

Ziege mit steigenden Dosen des Serums werden sie aber mit der Zeit derart empfindlich, dass sie selbst durch geringe Mengen des Serums *in vitro* nach Jacoby sofort gelöst werden.

Überempfindlichkeit besteht nach Wolff-Eisner beim Heufieber dem Pollen verschiedener Gramineen gegenüber, und etwas ähnliches wird auch bei der Urtikaria, die beim Genusse der Erdbeeren, Ananas oder verschiedener Krebse bei manchen Personen auftritt, vorliegen. Auch jene eigenartigen Hauterscheinungen, die auf Reizungen von seiten der chinesischen Primel, der Scilla und anderer Pflanzen zurückzuführen sind, mögen wohl hierher gehören. Spongienfischer leiden manchesmal an eigenartigen Hautödemen, die auf eine veränderte Reaktionsweise ihres Organismus zurückzuführen sind.

Von besonderem Interesse scheint es zu sein, dass das Phänomen der Überempfindlichkeit hauptsächlich bei aktiv hoch immunisierten Organismen beobachtet worden ist und daher tiefer in der ganzen zytogenen Organisation begründet sein muss, im Gegensatz zu den passiv immunen Lebewesen, bei denen sich die Immunität mehr auf einer humoralen Grundlage aufbaut.

Der überempfindliche Organismus reagiert den Reizen gegenüber anders, er hat neue Eigenschaften erworben. Ja, seine protoplasmatischen Eigenschaften im engeren Sinne des Wortes können sogar auf direktem Wege soweit geändert werden, dass die Selbsterhaltung des organischen Systems, wie dies gerade bei den aktiv immunen Organismen beim Tetanus, Aktiniengift etc. der Fall ist, negiert wird. Andererseits dürfte das Prinzip der Überempfindlichkeit gerade bei der Formenbildung der Lebewesen auf direktem Wege (z. B. insektenfressende Pflanzen) wirksam gewesen sein, indem in verhältnismäßig kurzer Zeit der Organismus seine Reaktionsweise selbst geringen Reizen gegenüber veränderte (Vaccine) und neue Eigenschaften gewann, die inuiger dem genannten Protoplasma (paradoxe Reaktion der aktiv immunen Tiere) anhaften und daher auch leichter vererbt werden können.

Beiträge zur Kenntnis der die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren.

Von Dr. Curt Hennings,

Privatdozent der Zoologie an der Technischen Hochschule in Karlsruhe.

(Mit einer Kurventafel, Taf. 1).

Zwischen den Idiothermen und den Poikilothermen besteht nicht nur ein Unterschied in bezug auf die eigene Körpertemperatur, sondern auch hinsichtlich der Entwicklung. Bei den ersteren ist die Dauer der Entwicklung eine fixierte, mag diese nun innerhalb des mütterlichen Organismus vor sich gehen, wie bei den Säugtieren, oder außerhalb desselben, wie bei den Vögeln. Beim Hühnchen beispielsweise beträgt bekanntlich die Brutwärme 40° C. und

die Brutdauer 21 Tage; sinkt während dieser Zeit die Temperatur des Eies nur um wenige Grad, so stirbt der Embryo ab.

Ganz anders bei den „Wechselwarmen“. Für die Amphibien z. B. lehren die kürzlich veröffentlichten Experimente R. Hertwig's (1906), dass bei niederer Temperatur gezüchtete Froschlarven erheblich größer wurden als solche, die in der Wärme gezüchtet wurden. Unter den Wirbeltieren jedoch liefern die Fische die bekanntesten Beispiele dafür, dass bei Erniedrigung der Temperatur der Umgebung, hier also des Wassers, die Embryonalentwicklung nicht etwa ganz unterbrochen, sondern nur verlangsamt wird; für den Lachs beträgt die sogen. „Inkubationsdauer“ bei 4° R. 106 Tage, bei 6° R. 71 und bei 8° R. 53 Tage, für den Bachsaibling bei 5,5° R. 73 und bei 8° R. 50 Tage u. s. w. Dies hat dazu geführt, dass man direkt mit einem konstanten Faktor, der „Wärmemenge“ rechnen kann, die in den beiden genannten Fällen $4 \times 106 = 6 \times 71 = 8 \times 53$ bzw. 400° R. ($5,5 \times 73 = 8 \times 50$) beträgt. Umgekehrt kann man — wie dies praktisch bei der künstlichen Fischzucht durchgeführt wird — die Inkubationsdauer beliebig regulieren, indem man dem Wasser die entsprechende Temperatur gibt.

Es lag nahe, diese „Wärmemenge“, deren Bedeutung man zuerst bei den Fischen kennen gelernt hatte, nun auch bei den Evertebraten zu suchen, zumal Boussingault (1844) bereits bei den Pflanzen etwas ähnliches gefunden zu haben meinte: nach ihm soll die Summe der mittleren Tagestemperatur während der Vegetationszeit einer jeden Art eine konstante sein, während die Vegetationszeit selbst variieren könne. Ich will mich hier unter den wirbellosen Tieren auf die Insekten beschränken: nachdem man bei einer Reihe von diesen beobachtet hatte, dass sie in verschiedenen Gegenden zu verschiedenen Zeiten erscheinen, wurde auch für sie die Theorie von der konstanten Wärmesumme angenommen. Das Schulbeispiel hierfür bildet seit langem der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* L.), der in Südwestdeutschland sowie in der Schweiz und in Frankreich eine dreijährige Generation hat, d. h. er durchläuft hier die Entwicklung vom eben abgelegten Ei bis zu dem aus diesem Ei entstandenen, erwachsenen und geschlechtsreifen Käfer innerhalb drei Jahren, während in Norddeutschland die Generation eine vierjährige ist. Für ihn suchte bereits Ratzeburg (1876) die Wärmemenge zu berechnen und gelangt zu dem Schluss: „Schließlich kommt hier alles, wie bei den Pflanzen, auf die „Wärmesumme“ in Boden und Luft an, welche eine Gattung oder Art zu ihrer Entwicklung bedarf.“ In ähnlicher Weise gibt Regener (1865) für das Ei-, das Raupen- und das Puppenstadium des Kiefernspinners (*Dendrolimus pini* L.) folgende Zahlen an: Bei 15—19° C.: 20, 119 und 49 Tage, bei 20—24° C. 17, 67 und 26 Tage, bei 24—28° C. 16, 56 und 21 Tage.

Bei wenigen Insektengruppen spielt die Dauer der Entwicklung praktisch eine so hervorragende Rolle wie bei den sogen. Borkenkäfern (*Scolytidae*), bei denen es sich aber nicht, wie bei dem Maikäfer, um mehrjährige Generationen, sondern umgekehrt um eine oder mehrere Generationen innerhalb von 12 Monaten handelt. Die Frage nach der Zahl der jährlichen Generationen bildet das Thema zahlreicher Polemiken und ist auch heute noch nicht für alle Vertreter der Familie geklärt, obgleich ihre wirtschaftliche Bedeutung eine eminente ist.

Es ist hier nicht der Ort, um auf diese „Generationenfrage“ näher einzugehen, ich tue dies an anderer Stelle (1906), hinweisen möchte ich nur darauf, dass für die Lösung dieser Frage verschiedene Faktoren in Betracht kommen, nämlich 1. die sogen. Schwärmtemperatur, d. h. diejenige Temperatur, bei welcher die Borkenkäfer ihre Geburtsstätten in großen Schwärmen verlassen, um sich neues, zum Brüten geeignetes Material zu suchen. 2. Die Legezeit, d. h. die Zeit, welche zwischen der Ablage des ersten und des letzten Eies ein und desselben Weibchens vergeht. 3. Die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Imago. 4. Die Brutbereitschaft der jungen Imagines und das Schicksal der sogen. Altkäfer, d. h. derjenigen Käfer, die bereits einer Generation das Leben gegeben haben.

Da diese vier Faktoren sich nicht für alle Borkenkäfer gleich verhalten, so wird auch die Frage nach der jährlichen Generationszahl nicht ohne weiteres generell für sämtliche Mitglieder der Familie zu beantworten sein; es scheint jedoch — und darauf hat auf Grund eigener Beobachtungen und Versuche namentlich Nüsslin (1904, 1905, 1906) hingewiesen — die Anschauung des Borkenkäfer-Monographen Eichhoff (1881) für die Mehrzahl dieser Tiere ihre Gültigkeit zu behalten: Eichhoff hatte seine Ansicht dahin zusammengefasst, „dass bei den Borkenkäfern eine mindestens doppelte Generation alljährlich die Regel ist und dass selbst eine dreifache nicht ganz ausgeschlossen ist.“

Auch für die Borkenkäfer nahm man bisher an, dass Legezeit und Entwicklungsdauer hauptsächlich oder ausschließlich durch die Lufttemperatur beeinflusst würden. Schon Ratzeburg (1837), Eichhoff (l. c.) und später Nitzsche (1895) glaubten dies, und bis in die neueste Zeit ist auch hier der Versuch gemacht worden, für die eine oder die andere Form eine annähernd fixierte „Wärmesumme“ zu berechnen; so gibt Knoche (1904) für den großen Kiefermarkkäfer *Myctophilus piniperda* L. folgende Zahlen: es bedarf das Embryonalstadium einer Wärmesumme von 409,2°, das Larvenstadium 512,5°, das Puppenstadium 154° und das Jungkäferstadium von der Entpuppung bis zum Ausflug 142°. Die entsprechenden Zahlen für den kleinen bunten Eschenbastkäfer *Hyle-sinus fraxini* F. sollen nach demselben Autor (l. c.) lauten: 424,4°

für das Embryonal-, 445,3⁰ für das Larven- und 502⁰ für das Puppen- und Jungkäferstadium. Auf Grund dieser Beobachtungen meint Knoche sogar, dass die Kenntnis wenigstens der ungefähren Temperatursumme, die eine Art zu ihrer Entwicklung benötigt, es uns möglich macht, die jeweils zu erwartende Generationszahl im voraus zu berechnen.

Dass auf die Legezeit und die Entwicklungsdauer auch noch andere Faktoren außer der Temperatur einen Einfluss haben, ist bisher nicht oder doch nicht genügend beachtet worden, und ich habe bei einem anderen Scolytiden, bei dem achtzähligen Fichtenborkenkäfer oder Buchdrucker, *Tomicus typographus* L., gerade in dieser Richtung Experimente angestellt, deren Resultate neben dem speziell forstlichen vielleicht auch einiges allgemein-biologische Interesse haben.

Auch bei *Typographus* wurde bisher als wichtig nur die für die Entwicklung erforderliche Wärmesumme angesehen, die von Uhlig (1875) auf 1145⁰ (= täglich durchschnittlich 22,02⁰ C.) für die erste Brut und auf 1228,5⁰ (= täglich durchschnittlich 20,48⁰ C.) für die zweite Brut berechnet wurde. Dass nicht nur „kalte“, sondern auch „nasskalte“ Witterung die Entwicklung verlangsamt, hatten schon früher die Beobachtungen im Freien gelehrt; mein Bestreben ging dahin, den Einfluss der Luftfeuchtigkeit ebenso wie den der Temperatur zahlenmäßig darzustellen, und ich habe daher den Käfer unter acht verschiedenen Bedingungen gezogen, nämlich bei 24⁰, 20⁰, 17⁰ und 14⁰ C. und für jede dieser Temperaturen wieder sowohl bei c. 55 % wie bei c. 96 % Luftfeuchtigkeit¹⁾. Im folgenden sind diese acht Modifikationen bezeichnet als 24⁰ = trocken, 24⁰ = feucht u. s. w.

Sobald die *Typographus*-Käfer ihre Entwicklung vollendet haben und ihre inneren und äußeren chitinigen Teile erhärtet sind,

1) Diese Abstufung und die genaue Innehaltung der gewählten Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurde mir durch folgenden Apparat ermöglicht: vier große Kästen von je 1 m Höhe, Breite und Länge lassen sich jeder durch die bekannte Thermostateinrichtung auf konstanter Temperatur erhalten; jeder Kasten ist auf zwei gegenüberliegende Seiten zu öffnen und durch eine dichtschießende Glaswand in zwei Abteilungen zerlegt, von denen die eine durch regelmäßiges Begießen mit Wasser feucht, auf 95—98 % Luftfeuchtigkeit, die andere durch Chlorcalcium und Entfernen jeglichen, von den eingebrachten Fichtenstammstücken herrührenden Niederschlags trocken, auf 55—56 % Luftfeuchtigkeit erhalten wurde. Die Feuchtigkeitsgrade wurden mit dem Hygrometer konstatiert. Ein elektrisch betriebener, durchschnittlich jeden Tag auf 1/2—1 Std. in Tätigkeit gesetzter Ventilator sorgte für Zuführung frischer Luft. — Der Direktor des hiesigen Instituts, Herr Geheimrat Nüsslin, hatte diesen Apparat früher zu anderen Zuchtversuchen konstruiert und gestattete mir freundlichst die Benützung zu den vorliegenden Experimenten. Hierfür, sowie für die Unterstützung bei Beschaffung des Materials u. s. w. bin ich Herrn Geheimrat Nüsslin zu großem Danke verpflichtet, dem ich auch hier Ausdruck geben möchte.

verlassen sie ihre Geburtsstätte und bohren sich durch die Fichtensrinde hindurch nach außen. Dies geschieht bei geeigneter Witterung meist in solchen Mengen, dass man im Freien direkt von „Massenschwärmen“ sprechen kann. Bei diesem Ausschwärmen wird nur der eine Zweck verfolgt, neues Material zum Einbohren zu suchen: ist es gefunden, so bohren sich die Käfer sofort in die Rinde ein und man findet sie dann meist familienweise beisammen. Eine solche „Familie“ besteht aus einem ♂ und 2—3 ♀♀. Diese letzteren beginnen nun bald mit der Anlage eines sogen. „Mutterganges“, eines von außen nicht sichtbaren, in der Rinde und zwar in der Längsrichtung des Stammes verlaufenden Kanals, der nur wenig breiter ist als das Tier selbst. Hier nagt dann das Weibchen rechts und links kleine Gruben aus, in denen es je ein Ei deponiert; nach Ablage von ungefähr je sechs Eiern bedarf es erneuter Kopulation, ohne die keine weiteren Eier abgesetzt werden. Nach Beendigung der Embryonalentwicklung schlüpfen die jungen Larven aus: sie nagen sich nun eigene, sogen. „Larvengänge“, die annähernd senkrecht vom Muttergang abgehen und je weiter sie sich von diesem entfernen, desto breiter werden, entsprechend der allmählichen Größenzunahme der Larve. Der Gang endet mit der sogen. „Puppenwiege“, einer etwas geräumigeren, aber gleich dem Mutter- und Larvengang vollständig in der Rinde gelegenen Kammer, in welcher die Verpuppung stattfindet. Der junge Imago („Jungkäfer“), der nach Beendigung der Puppenruhe erscheint, ist noch vollständig weiß und ganz weich, er bedarf noch einiger Zeit, bis er genügend erhärtet, gebräunt und stark genug ist, um sich dann erst unter der Rinde hervorzuwagen und zum „Freikäfer“ zu werden.

Aus der beigegebenen Kurventafel ist nun ersichtlich, in welcher Weise Temperatur und Luftfeuchtigkeit den Termin der Ablage des ersten Eies (I. E.) und des letzten Eies (l. E.) desselben Weibchens, sowie das Erscheinen der ersten Larve (L.), der ersten Puppe (P.), des ersten Jungkäfers (JK.) und des ersten Freikäfers (FrK.) beeinflusst. Da ich mit konstanter Temperatur und Feuchtigkeitsgraden arbeitete, so erübrigt es sich, auch die letzte Larve, letzte Puppe u. s. w. anzugeben: die letzte Larve erschien naturgemäß um so viel später als die erste Larve, wie das letzte Ei später als das erste abgelegt war; das gleiche gilt für die Puppe, den Jung- und den Freikäfer. Die Zahlen in der obersten Reihe der Tafel bedeuten die Anzahl Tage, die vergehen, bis die einzelnen Stadien bezw. das erste und das letzte Ei erschienen. Aus der Tafel ist auch gleichzeitig die verschiedene Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien erkennbar.

Ich will nunmehr versuchen, den Einfluss der Wärme und Feuchtigkeit der Luft auf die Legezeit und die Stadien gesondert darzustellen.

I. Das erste Ei erscheint:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 1 Tg.	— 1/2 Tg. —	b. 24° feucht n. 1 1/2 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 0 Tg.		1/2 Tg.
bei 20° trocken nach 1 Tg.	— 1 Tg. —	b. 20° feucht n. 2 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 2 1/2 Tg.		2 1/2 Tg.
bei 17° trocken nach 3 1/2 Tg.	— 1 Tg. —	b. 17° feucht n. 4 1/2 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 1 1/2 Tg.		2 1/2 Tg.
bei 14° trocken nach 5 Tg.	— 2 Tg. —	b. 14° feucht n. 7 Tg.

Die Ablage des ersten Eies kann also — unter den im Experiment gewählten Verhältnissen — durch ein Herabgehen der Temperatur um 3—4° bei gleichbleibender Luftfeuchtigkeit im Maximum um 2 1/2 Tage verzögert werden; eine fast ebenso große Verzögerung, nämlich um 2 Tage, tritt aber ein, wenn bei gleichbleibender Temperatur die Luftfeuchtigkeit erhöht wird.

II. Das letzte Ei erscheint:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 4 1/2 Tg.	— 1/2 Tg. —	b. 24° feucht n. 5 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 1 Tg.		5 Tg.
bei 20° trocken nach 5 1/2 Tg.	— 4 1/2 Tg. —	b. 20° feucht n. 10 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 9 1/2 Tg.		8 1/2 Tg.
bei 17° trocken nach 15 Tg.	— 3 1/2 Tg. —	b. 17° feucht n. 18 1/2 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 7 Tg.		10 1/2 Tg.
bei 14° trocken nach 22 Tg.	— 7 Tg. —	b. 14° feucht n. 29 Tg.

Temperaturunterschiede von 3—4° können also das Erscheinen des letzten Eies hinausschieben um 1—10 1/2 Tage (24° trocken: 20° trocken und 17° feucht: 14° feucht); eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bewirkt aber gleichfalls eine Verzöge-

rung, die bei hoher Temperatur (24°) nur $\frac{1}{2}$ Tag, bei niedriger Temperatur aber bis zu 7 Tagen (bei 14°) ausmacht.

III. Die Legezeit beträgt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach $3\frac{1}{2}$ Tg.	— 0 Tg. —	b. 24° feucht n. $3\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 1 Tg.		↓ 4 $\frac{1}{2}$ Tg.
bei 20° trocken nach $4\frac{1}{2}$ Tg.	— $3\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 20° feucht n. 8 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 7 Tg.		↓ 6 Tg.
bei 17° trocken nach $11\frac{1}{2}$ Tg.	— $2\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 17° feucht n. 14 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $5\frac{1}{2}$ Tg.		↓ 8 Tg.
bei 14° trocken nach 17 Tg.	— 5 Tg. —	b. 14° feucht n. 22 Tg.

Die Zeit, welche das Weibchen benötigt, um seine sämtlichen Eier abzulegen, kann durch ein Herabgehen der Temperatur um 1—8 Tage verlängert werden; aber auch hier zeigt sich der Einfluss der Luftfeuchtigkeit sehr deutlich, indem die Legezeit bei hoher Luftfeuchtigkeit bis zu 5 Tagen länger dauert als bei geringer.

IV. Das Embryonalstadium währt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach $5\frac{1}{2}$ Tg.	— 1 Tg. —	b. 24° feucht n. $6\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 3 Tg.		↓ 2 Tg.
bei 20° trocken nach $8\frac{1}{2}$ Tg.	— 0 Tg. —	b. 20° feucht n. $8\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 3 Tg.		↓ 4 Tg.
bei 17° trocken nach $11\frac{1}{2}$ Tg.	— 1 Tg. —	b. 17° feucht n. $12\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $4\frac{1}{2}$ Tg.		↓ $5\frac{1}{2}$ Tg.
bei 14° trocken nach 16 Tg.	— 2 Tg. —	b. 14° feucht n. 18 Tg.

Die Verzögerung durch klimatische Einflüsse ist also bei der embryonalen Entwicklung verhältnismäßig gering; ein Sinken der

Temperatur kann dieses Stadium um einige, bis zu $5\frac{1}{2}$ Tagen verlängern; steigender Feuchtigkeitsgehalt der Luft macht sich bei 20° überhaupt nicht, bei den anderen Wärme-graden durch eine Verzögerung um 1–2 Tage bemerkbar.

V. Das Larvenstadium dauert:

	Durch Feuch- tigkeitsunter- schiede bedingte Zeit- differenz	
bei 24° trocken nach $5\frac{1}{2}$ Tg.	— $1\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 24° feucht n. 7 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 2 Tg.		5 Tg.
bei 20° trocken nach $7\frac{1}{2}$ Tg.	— $4\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 20° feucht n. 12 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $5\frac{1}{2}$ Tg.		$5\frac{1}{2}$ Tg.
bei 17° trocken nach 13 Tg.	— $4\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 17° feucht n. $17\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $27\frac{1}{2}$ Tg.		$32\frac{1}{2}$ Tg.
bei 14° trocken nach $40\frac{1}{2}$ Tg.	— $9\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 14° feucht n. 50 Tg.

Von allen Entwicklungsstadien ist das larvale am meisten empfänglich für Einflüsse der Wärme und Feuchtigkeit: ein Herabgehen der Temperatur um nur $3-4^{\circ}$ hat im Maximum eine Verzögerung dieses Stadiums um $32\frac{1}{2}$ Tag, also um mehr als einen Monat, zur Folge. Wenn auch nicht ebenso groß, so doch recht bedeutend, bis zu $9\frac{1}{2}$ Tagen, ist die Verzögerung, wenn bei gleichbleibender Temperatur die Feuchtigkeit der Luft sehr erhöht wird.

VI. Das Puppenstadium beträgt:

	Durch Feuch- tigkeitsunter- schiede bedingte Zeit- differenz	
bei 24° trocken nach $5\frac{1}{2}$ Tg.	— $\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 24° feucht n. 6 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $5\frac{1}{2}$ Tg.		$6\frac{1}{2}$ Tg.
bei 20° trocken nach 11 Tg.	— $1\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 20° feucht n. $12\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $3\frac{1}{2}$ Tg.		3 Tg.
bei 17° trocken nach $14\frac{1}{2}$ Tg.	— 1 Tg. —	b. 17° feucht n. $15\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 2 Tg.		$1\frac{1}{2}$ Tg.
bei 14° trocken nach $16\frac{1}{2}$ Tg.	— $\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 14° feucht n. 17 Tg.

Wie das embryonale, so ist auch dieses Stadium gegenüber dem larvalen im ganzen wenig durch Änderungen in der Luftwärme und -feuchtigkeit zu beeinflussen; immerhin können Temperaturdifferenzen auch die Puppenruhe um einige, bis zu 6 $\frac{1}{2}$ Tage verlängern. Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bewirkt nur eine Verzögerung von $\frac{1}{2}$ —1 $\frac{1}{2}$ Tage. Eigentümlich ist es, dass sich hier gerade bei höherer Temperatur ein Sinken derselben viel mehr bemerkbar macht als bei niederer, ganz im Gegensatz zu den Erscheinungsterminen des ersten und letzten Eies, zur Legezeit und zu den anderen Entwicklungsstadien. Das Puppenstadium währt z. B. bei 20° feucht 6 $\frac{1}{2}$ Tage länger als bei 24° feucht, aber bei 14° feucht nur 1 $\frac{1}{2}$ Tage länger als bei 17° feucht.

VII. Das Jungkäferstadium.

Ich habe oben schon betont, dass mit Beendigung der Puppenruhe die Entwicklung keineswegs abgeschlossen ist und dass der junge Imago nach der Entpuppung noch längere Zeit — wie wir sehen werden, unter allen Umständen wohl mindestens eine Woche — bedarf, ehe er die Fähigkeit besitzt, sich hervorzunagen und ins Freie zu gelangen. Ich glaube deshalb, dass es angebracht ist, diese an der Geburtsstätte unter der Rinde verbrachte Zeit mit in die gesamte Entwicklungsdauer einzubeziehen; sie währt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 9 $\frac{1}{2}$ Tg.	— 3 Tg. —	b. 24° feucht n. 12 $\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 4 $\frac{1}{2}$ Tg.		2 $\frac{1}{2}$ Tg.
bei 20° trocken nach 14 Tg.	— 1 Tg. —	b. 20° feucht n. 15 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 12 $\frac{1}{2}$ Tg.		12 Tg.
bei 17° trocken nach 26 $\frac{1}{2}$ Tg.	— $\frac{1}{2}$ Tg. —	b. 17° feucht n. 27 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $\frac{1}{2}$ Tg.		1 Tg.
bei 14° trocken nach 27 Tg.	— 1 Tg. —	b. 14° feucht n. 28 Tg.

Von vornherein ist man geneigt, dem jungen Imago eine größere Widerstandsfähigkeit gegen klimatische Einflüsse zuzuschreiben als der doch sonst bei den Insekten meist recht empfindlichen Puppe; hier sehen wir aber gerade das Umgekehrte: die gleichen Temperaturdifferenzen, welche das Puppenstadium um 6 $\frac{1}{2}$ Tage verlängerten, bringen dem Jungkäferstadium eine Verzögerung bis zu 12 $\frac{1}{2}$ Tagen! Auch eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bei gleich-

bleibender Temperatur macht sich hier fühlbarer als bei der Puppe, indem eine solche Erhöhung die Dauer des Jungkäferstadiums um $\frac{1}{2}$ —3 Tage verlängern kann.

VIII. Die ganze Entwicklung vom Ei bis zum Freikäfer

zeigt naturgemäß die Summierung der durch Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsunterschiede bedingten Differenzen; sie dauert:

		Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz		
bei 24° trocken nach	26 Tg.	— 6 Tg. —	b. 24° feucht n.	32 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.:	15 Tg.			16 Tg.
bei 20° trocken nach	41 Tg.	— 7 Tg. —	b. 20° feucht n.	48 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.:	24 $\frac{1}{2}$ Tg.			24 $\frac{1}{2}$ Tg.
bei 17° trocken nach	65 $\frac{1}{2}$ Tg.	— 7 Tg. —	b. 17° feucht n.	72 $\frac{1}{2}$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.:	34 $\frac{1}{2}$ Tg.			40 $\frac{1}{2}$ Tg.
bei 14° trocken	100 Tg.	— 13 Tg. —	b. 14° feucht n.	113 Tg.

Diese Übersicht ist in mehrfacher Beziehung interessant: zunächst zeigt sich, dass bei den von mir gewählten Wärmeverhältnissen eine Differenz von nur 3—4° die Entwicklung um 2—6 Wochen oder genauer um 15 Tage (24°—20° = trocken) bis zu 40 $\frac{1}{2}$ Tage (17°—14° = feucht) verzögern kann. Erhöhung der Luftfeuchtigkeit vermag aber die Dauer der ganzen Entwicklung um 1—2 Wochen zu verlängern, und zwar macht sich dieser hemmende Einfluss der erhöhten Luftfeuchtigkeit um so mehr geltend, je niedriger die Temperatur ist: er bewirkt bei 24° eine Verzögerung um nur 6 Tage, bei 14° eine solche von 13 Tagen.

Aus dieser Tabelle geht ferner hervor, dass von einer auch nur annähernd konstanten für die Entwicklung erforderlichen „Wärmesumme“ keine Rede sein kann: die Temperaturen für die einzelnen Wärme- und Feuchtigkeitsgrade betragen:

bei 24° = trocken	624°
„ 24° = feucht	768°
„ 20° = trocken	820°
„ 20° = feucht	960°
„ 17° = trocken	1113,5°
„ 17° = feucht	1232,5°
„ 14° = trocken	1400°
„ 14° = feucht	1582°

und diese Zahlen lassen sich in keiner Weise auf ein allgemeines, für eine Vorausberechnung anwendbares Schema zurückführen.

Schließlich wird durch diesen Versuch noch bewiesen, dass die Entwicklung des *Typographus* unter günstigen Umständen noch beträchtlich schneller vor sich gehen kann, als man bisher angenommen hat: ist doch theoretisch, d. h. beim Zuchtversuch unter künstlichen Verhältnissen, 1 Generation pro Monat zu erhalten! Ich habe übrigens diesen Versuch durchgeführt und dabei niemals etwas von einer allmählichen Degeneration bemerken können.

Pauly, dem wir zahlreiche, bedeutungsvolle Borkenkäferstudien verdanken, veröffentlichte kürzlich (1906) auch einen Zuchtversuch mit dem Buchdrucker; er kommt dabei zu dem Resultat, dass 50 Tage wohl als die kürzeste Frist angesehen werden darf, in welcher er seine Entwicklung durchläuft. Allerdings rechnet Pauly dabei vom Ansetzen der Mutterkäfer bis zum Auskommen des letzten Freikäfers, um also seine Zahl mit den meinigen in Vergleich setzen zu können, müssen wir ca. 12 Tage für die Legezeit und weitere 2 Tage für das Einbohren und die Anfertigung der Rammelkammer in Abzug bringen; wir erhalten dann aber für die Dauer der eigentlichen Entwicklung vom Ei bis zu dem aus diesem Ei entstandenen Freikäfer immerhin noch 36 Tage, hinter welcher Zahl bei meinem Versuch die Entwicklungsdauer sowohl bei 24° = trocken wie bei 24° = feucht erheblich zurückbleibt. Eine Erklärung für die lange Entwicklungszeit bei dem Pauly'schen Versuch möchte ich erstens in dem Paraffinieren der zum Versuch verwandten Fichtenrollen sehen — ich komme später noch darauf zurück —, und zweitens darin, dass der Versuch in einem für tropische Wasserpflanzen eingerichteten Warmhaus ausgeführt wurde: Wärme und Wassergehalt der Luft waren, wie Pauly berichtet, während des Experiments nicht stets die gleichen, die Temperatur schwankte zwischen 20° und 40° C., während die Luftfeuchtigkeit der des tropischen Klimas entsprach: wir haben aber oben gesehen, dass hohe Luftfeuchtigkeit gerade einen stark retardierenden Einfluss auf die Entwicklung hat.

In noch beträchtlich kürzerer Zeit als in 26 Tagen dürfte nun selbst bei noch höherer Temperatur als ich sie wählte, und bei noch geringerer Luftfeuchtigkeit die Entwicklung kaum verlaufen können: schon bei 24° = trocken sah ich oftmals Tiere in eine Art „Wärmestarre“ verfallen. Dass andererseits die Entwicklung auch viel länger als 113 Tage — welche Zeit sie bei 14° = feucht brauchte — währen kann, ist bereits bekannt: *Typographus* überwintert nach zahlreichen Beobachtungen im Freien nicht nur im Larven- oder Puppenstadium — in solchem Fall handelt es sich natürlich nicht um die erste, sondern um eine zweite oder noch weitere Generation — sondern auch als Jungkäfer; dies letztere

findet allerdings nicht so häufig statt, und dann können wir eine in ihrer Entwicklung durch ungünstige klimatische Verhältnisse zurückgehaltene erste Generation vor uns haben. Das war z. B. nach den eingehenden Versuchen Nüsslin's (1904) im Jahre 1903 der Fall, wo die für die Borkenkäfer sehr widrigen Witterungsverhältnisse im Frühjahr den Anflug verspätet und im Sommer die Entwicklung derart verzögert hatten, dass der größte Teil der Jungkäfer der ersten Generation am Orte ihrer Geburt überwinterte. Damals dauerte also die Entwicklung vom Ei bis zum Freikäfer ca. $9\frac{1}{2}$ — $10\frac{1}{2}$ Monate! Derartiges gehört übrigens zu den Ausnahmen, die Regel ist für *Typographus* auch im Freien: mehrfache Generationen innerhalb von 12 Monaten.

Nachdem auf diese Weise neben der Temperatur auch für die Luftfeuchtigkeit eine wesentliche Beeinflussung der *Typographus*-Entwicklung konstatiert war, schien es mir von Wichtigkeit, auch noch anderen, wenn auch vielleicht weniger einflussreichen Faktoren nachzugehen. Einige Angaben in der Literatur berechtigten jedenfalls dazu, auch den jeweiligen Säftezustand des Brutmaterials hier in Betracht zu ziehen. So macht z. B. Eichhöff (1881) darauf aufmerksam, dass dieses Brutmaterial des *Typographus* weder vollständig gesund, vollaftig, noch auch ganz ausgetrocknet sein darf, dass der Käfer vielmehr am besten in solchem Holze gedeiht, das „halbfrisch oder welk“ ist.

Nüsslin (1904) gibt eine in dieser Richtung bedeutungsvolle Beobachtung: in 2 Fichten, die er Monate hindurch revidieren konnte, zeigte sich schließlich gleichzeitig das Jungkäferstadium, obgleich die eine über 1 Monat früher geschlagen und befallen war als die andere: die erstere war natürlich früher ausgetrocknet, ein Vorgang, der noch durch lange direkte Insolation — die Fichte lag nach Süden — gefördert wurde; der zweite Stamm, der später geschlagen (und befallen) war, konnte auch nicht so trocken werden, wie der erste, und war außerdem durch seine Lage vor Insolation geschützt: so war die Entwicklung in dem 4 Wochen früher befallenen Stamm langsamer vor sich gegangen als in dem zweiten¹⁾.

Solche und ähnliche Angaben in der Literatur legten es mir nahe, auch den Saftzustand des Brutmaterials in seinem Einfluss auf die Entwicklungsdauer zu prüfen. Es war natürlich unmöglich, diesen Einfluss zahlenmäßig zur Darstellung zu bringen, etwa in ähnlicher Weise wie bei der Temperatur und Luftfeuchtigkeit, denn die Säfteverhältnisse in meinen Versuchsrollen änderten sich ja während des Versuches fortwährend. Ich gab jedoch mehrmals

1) Bei meinen Experimenten habe ich deshalb auch besonderen Wert darauf gelegt, möglichst nur solches Holz zu verwenden, das von gleichzeitig geschlagenen Fichten stammte.

den Käfern Holz, das durch sechsmonatlichen Aufenthalt im Kesselhaus vollkommen ausgetrocknet war: es wurde nur sehr ungern angenommen, die Entwicklung wurde sehr verzögert und kam vielfach überhaupt nicht in normaler Weise zustande.

Das verhältnismäßig schnell eintretende Austrocknen der zum Versuch verwandten Stammstücke hatte seinerzeit Pauly (1888, 1889) Anlass zu seiner Paraffinmethode gegeben; um die Wasserverdunstung zu verlangsamen, hat er seither die Versuchsrollen an den Schnittflächen stets mit einem Überzug von Paraffin versehen.

Trotzdem habe ich davon Abstand genommen, seinem Beispiel zu folgen: einmal geht ja *Typographus* gerade nicht gern an saftiges Holz, und zweitens scheint mir doch eine Stockung und dadurch bedingte chemische Veränderung des Saftes in solchen paraffinierten Stammstücken nicht ausgeschlossen zu sein. Ich habe jedoch Parallelversuche mit paraffinierten Rollen gemacht und dabei hat sich gezeigt, dass in ihnen die Entwicklung viel langsamer von statten geht als in nicht-paraffinierten.

Darauf möchte ich auch das wenig günstige Resultat des Pauly'schen Warmhausversuches (s. o.) zurückführen, das übrigens ungünstig erscheint nicht nur wegen der verhältnismäßig langen Entwicklungszeit, sondern auch deswegen, weil Pauly von 34 Stück angesetzter Altkäfer nur 104 Käfer im ganzen (d. h. Altkäfer und junge Freikäfer) erzielte; ich habe meine Versuche mit ca. 800 Käfern, ungefähr je 100 Stück pro Kasten, begonnen und erhielt dabei von je 100 durchschnittlich 12—1300 Jungkäfer.

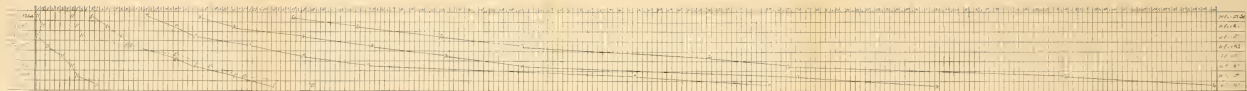
Wenn ich auch überzeugt bin, dass wir neben der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit und dem Säftezustand des Brutmaterials sicherlich, zumal bei anderen Insektengruppen, auch noch andere Faktoren kennen lernen werden, die Einfluss gewinnen auf die Dauer der Entwicklung, so hoffe ich doch, dass die obigen Ausführungen und Tabellen jedenfalls gezeigt haben, dass die Theorie von der konstanten Wärmesumme bei den an der Luft lebenden Poikilothermen nicht aufrecht zu erhalten ist.

Karlsruhe, 22. November 1906.

Literaturnachweis.

- Boussingault 1844. Die Landwirtschaft in ihren Beziehungen zur Chemie, Physik und Meteorologie. Deutsch von Gräger. 2. Bd. Halle.
 Eichhoff 1881. Die europäischen Borkenkäfer. Berlin.
 Hennings 1907. Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern. I. *Tomicus typographus* L. Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft. V. Jahrg. Heft 1 und 2.
 Hertwig, R 1906. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhandl. deutsch. zool. Ges. XVI. Jahresversammlung (Marburg).
 Knoche 1904. Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Forstwiss. Centralbl.

© Biodiversity Heritage Library, <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.zobodat.at



- Hagmann, Beobacht. üb. einen myrmekoph Schmetterl. am Amazonenstrom. 337
Nitsche 1895. Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde von Judeich und Nitsche. Bd. I. Wien.
Nüsslin 1904. Die Generationsfrage bei den Borkenkäfern. Forstwiss. Centralbl.
— 1905. Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. III. Jahrg. Heft 2.
— 1905. Der Fichtenborkenkäfer, *Tomicus typographus* L. im Jahre 1905 in Herrenwies und Pfullendorf. Ibid. III. Jahrg. Heft 11 u. 12, und Nachwort: Ibid. 1906. IV. Jahrg. Heft 1.
— 1906. Aus dem Leben der Borkenkäfer. Vortrag, gehalten im Naturwiss. Verein zu Karlsruhe.
Pauly 1888. Über die Generation der Bostrychiden. Allgem. Forst- u. Jagdztg. November.
— 1889. Erwiderung auf Herrn Oberförster W. Eichhoffs Artikel „Über die jährlich wiederholten Fortpflanzungen der Borkenkäfer“. Ibid. Juli.
— 1906. Borkenkäferstudien IV. Zuchtversuche mit *Tomicus typographus* in künstlichem tropischem Klima. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. IV. Jahrg. Heft 4.
Ratzeburg 1837. Die Forstinsekten. I. Die Käfer. Berlin.
— 1876. Die Waldverderber und ihre Feinde. VII. Aufl. von J. F. Judeich. Berlin.
Regener 1865. Erfahrungen über den Nahrungsverbrauch und über die Lebensweise, Lebensdauer und Vertilgung der großen Kiefernraupe. Leipzig.
Uhlig 1875. Zur Borkenkäferfrage. Tharander Forstliches Jahrbuch. 25. Bd.

Beobachtungen über einen myrmekophilen Schmetterling am Amazonenstrom.

Von Dr. Gottfried Hagmann aus Basel.

(Mit einer Figurentafel, Taf. 2.)

Myrmekophile Schmetterlinge sind eine relativ recht seltene Erscheinung. In Wasmann's „Kritisches Verzeichnis“ nehmen dieselben nur wenige Zeilen ein (p. 169—172). Sie teilen sich nach diesem Autor in solche, die als indifferent geduldete Einmieter ihre Entwicklung in den Ameisennestern durchmachen und in solche, die als Raupen von den Ameisen besucht und beleckt werden und oft auch in den Ameisennestern sich verpuppen. Während erstere Gruppe nur wenige Arten, meist Mikrolepidopteren (*Myrmecocela ochraceoella* Tgstr., *danniella* Zll., *Helia americana* und *Orrhodia rubiginosa*) zählt, ist die letztere etwas reicher vertreten (vorwiegend Lycaeniden).

In folgendem erlaube ich mir über einen von mir in Pará beobachteten neuen Fall zu berichten, der wohl der ersten Kategorie zuzurechnen ist und in manchen Beziehungen besonderes Interesse beanspruchen dürfte.

Anlässlich einer Exkursion, die ich am 11. November 1902 von Pará aus nach dem benachbarten Urwalde, in die Gegend von Murutucú, unternahm, fand ich im Innern des Nestes einer Ameise, *Dolichoderus gibboso-analis* Forel¹⁾, muschelförmige Kokons, die mit

1) Nach freundlicher Bestimmung durch H. Prof. Dr. Forel.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Hennings Curt

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren. 324-337](#)