

Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien

Über die Beendigung der Puppendiapause von *Philosamia cynthia* DRU

Von Herbert NOPF und Helmut PRUSCHA, Wien

Einleitung

Die fakultative Puppendiapause des mitteleuropäischen Ailanthusspinners, *Philosamia cynthia* DRU., wird bei mittleren Temperaturen (22–28° C) durch Kurztagbedingungen (maximal 14 Stunden Licht pro Tag) während des vierten Larvenstadiums induziert. Durch Anwendung (konstanter) Extremtemperaturen kann allerdings die photoperiodische Induktion weitgehend unterdrückt werden: Bei 17–20° C entstehen trotz Langtagbedingungen im 4. und 5. Larvenstadium Diapausepuppen, bei 30° C erfolgt trotz Kurztagbedingungen subitane Entwicklung (PAMMER 1966). In dieser Hinsicht unterscheidet sich *Philosamia cynthia* nur graduell von anderen untersuchten Saturniiden, wenn auch naturgemäß artliche Differenzen der kritischen Photoperiode, der sensiblen Phase und des Temperaturvalenzbereiches vorkommen (DANILEVSKII 1965, JOLLY und Mtb. 1971, MANSINGH und SMALLMAN 1966, 1967, WILLIAMS und ADKISSON 1964 u. a.).

Wesentlich uneinheitlicher erscheinen die Ergebnisse über die Beendigung der Puppendiapause: Zwar wird das von WILLIAMS (1946, 1947, 1952, 1956) erarbeitete Grundschema des physiologischen Mechanismus der Puppendiapause bis heute allgemein akzeptiert, daß das Ausbleiben eines Gehirnhormons die Ecdyson-Produktion der Prothoraxdrüsen unterbindet und dadurch den Eintritt der Diapause auslöst; die Wiederaufnahme der sekretorischen Tätigkeit des Gehirns führt später zu erneuter Ecdysonproduktion durch die Prothoraxdrüsen und führt die Adultentwicklung herbei. Wieweit jedoch Außenfaktoren wie Licht und Temperatur auf die Reaktivierung der Prothoraxdrüsen entweder direkt oder auf dem Umweg über das Gehirn wirksam sind und, wenn ja, in welchem zeitlichen Muster, darüber weichen die einzelnen Angaben auch bei nahe verwandten Arten deutlich voneinander ab. So ist z. B. die Wirksamkeit einer vorübergehenden Temperaturniedrigung oder von Langtageinwirkung für die Beendigung der Puppendiapause offensichtlich auch bei nahestehenden Arten und sogar Unterarten nicht einheitlich, wobei zusätzlich noch Unterschiede der Untersuchungsmethode auf die Ergebnisse zurückwirken (WILLIAMS 1956, WILLIAMS und ADKISSON 1964, MANSINGH und SMALLMAN 1966, 1967, 1971, JOLLY und Mtb. 1971, FERGUSON 1972 u. a.) (siehe auch S. 135). Im folgenden werden Versuche mitgeteilt, die in den Jahren 1973 bis 1977 über die Beendigung der Puppendiapause des eingangs genannten Ailanthusspinners durchgeführt wurden.

Material und Methode

Die verwendeten Ailanthusspinner stammen aus dem Wiener Stadtgebiet, wo sie seit etwa 100 Jahren heimisch sind. Nach E. PRIESNER handelt es sich dabei um die Unterart *Philosamia cynthia walkeri* FELD. (die möglicherweise mit den „walkeri“ amerikanischer Autoren nicht identisch ist — vgl. dazu NOPP-PAMMER und NOPP 1968). Die Institutszucht erhält etwa alle 2–3 Jahre durch Winterpuppen oder Falter eine „Auffrischung“, sodaß keine enge Inzucht betrieben wird. Die Haltung und Aufzucht erfolgte im wesentlichen so, wie schon früher beschrieben wurde (PAMMER 1966): Die frisch geschlüpften Larven wurden auf Ailanthus-Jungpflanzen unter natürlichen Lichtbedingungen (meist Langtag; 22–28° C) bis zum Ende des 3. Larvenstadiums gehalten und dann bei Kurztagbedingungen (Licht/Dunkel = 8/16 Std.), $18 \pm 1^\circ$ C und 75–95% r. F. bis zur Verpuppung weiter gezogen, wobei Blattwedel des Götterbaumes (*Ailanthus glandulosa*) als Futter dienten. Unter diesen Umständen resultierten 100% Diapausepuppen, gleichgültig ob sich die Tiere im Juli oder im November verpuppten. Die Mehrzahl der verwendeten Tiere verpuppte sich im August–September, Ausnahmen werden bei der Besprechung der Ergebnisse gesondert erwähnt.

Freilandtiere der Herbstgeneration, die sich im September–Oktober verpuppen, schlüpfen unter natürlichen Bedingungen Ende Mai bis Anfang Juli des folgenden Jahres. Die Diapausepuppen, die in der oben beschriebenen Weise erzielt wurden, verblieben z. T. im Instituts Keller bei Kurztagbedingungen und langsam bis auf $9 \pm 1^\circ$ C absinkender Temperatur; diese Minimaltemperatur wurde im Jänner–Februar erreicht, danach erwärmte sich der Keller wieder langsam bis auf ca. 18° C im Juli. Auch unter diesen Bedingungen schlüpfen die Diapausepuppen bevorzugt im Juni des folgenden Jahres (s. Abb. 1A). Zur Untersuchung des Temperatur- und Langtageinflusses auf die Beendigung der Diapause wurden Gruppen von 10–30 (meist 20–25) Puppen zu bestimmten Zeiten entweder für die Dauer von 3 Wochen oder bis zum Schlüpfen auf konstante Temperaturen zwischen 15 und 30° C und Langtag (LT: L/D = 16/8) oder Kurztag (KT: L/D = 8/16) gebracht. Insgesamt wurden in den Wintern 1973/74 bis 1976/77 rund 480 Puppen, aufgeteilt in 24 Gruppen, verwendet; im Mittel entfielen daher 20 Individuen auf eine Gruppe.

Als Maß für den Erfolg einer Behandlung der Puppen wurde die Zeitdauer von Beginn der Behandlung bis zum Schlüpfen von 50% der behandelten Puppen im Vergleich zum Schlüpfen von 50% von un- oder andersbehandelten Puppen gewählt; es diente also der Zentralwert (Median) als Lageparameter der Verteilung (die Entwicklungsdauer einer Versuchsgruppe wich mitunter deutlich von einer Normalverteilung ab, einzelne Individuen schlüpfen weit vor oder nach der Hauptmasse oder die ganze Gruppe schlüpfte über einen relativ weiten Zeitraum (z. B. 4 Wochen) verstreut, weswegen das arithmetische Mittel der Entwicklungsdauer zur Charakterisierung ungeeignet erschien). Aus den gleichen Gründen schied auch der t-Test zur Prüfung von Unterschieden zweier Gruppen aus und es wurde der Mediantest verwendet: Dabei wird geprüft, wieviele Individuen in den beiden zu vergleichenden Gruppen über bzw. unter dem (errechneten) gemeinsamen Median zu liegen kommen und die

Signifikanz eines allfälligen Unterschiedes mittels X^2 -Test (wenn $N_1+N_2>40$) oder Fisher-Test (wenn $N_1+N_2<40$) geprüft (WEBER 1967, SIEGEL 1956). Es wurden normalerweise nur solche Versuchsgruppen gegeneinander getestet, die der gleichen Aufzucht entstammten, wo die Vorgeschichte also außer der distinkten Behandlung während eines bekannten Zeitraumes der Puppenzeit

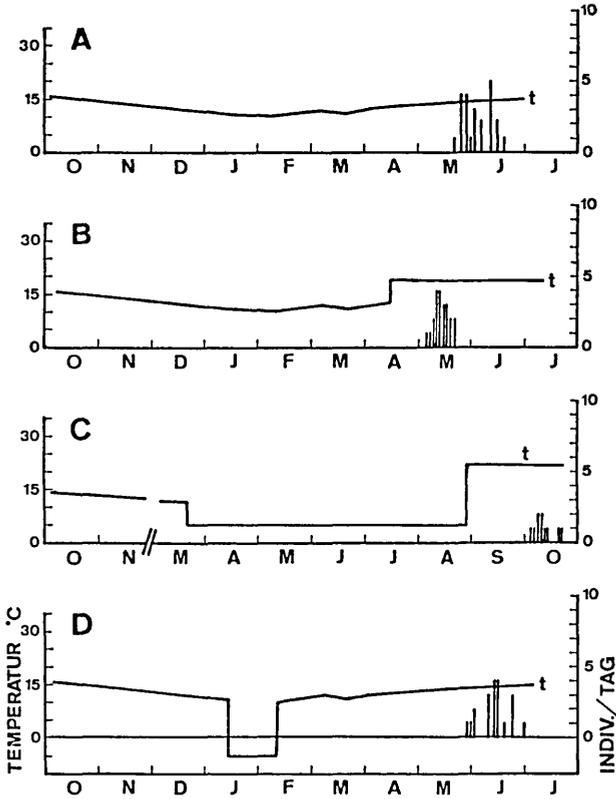


Abb. 1: Entwicklungsdauer von Diapausepuppen in Abhängigkeit von der Temperatur. Ordinate: Temperatur in °C bzw. geschlüpfte Individuen pro Tag. Abszisse: Zeit in Monaten. Die mit t gekennzeichnete Linie gibt den Temperaturverlauf wieder, die geschlüpfte Individuen sind als senkrechte Striche eingetragen

als gleich angenommen werden konnte. Verwendete Symbole: Md = Median, N = Größe der Stichprobe, P = Irrtumswahrscheinlichkeit. Streubreite nicht in Zahlenwerten angegeben, ist den Abb. 1 und 2 zu entnehmen.

Ergebnisse

1. Temperatur

Nach allen Versuchen zur Beendigung der Puppendiapause von *Philosamia cynthia* ist die Temperatur der entscheidende Faktor. Beließen wir z. B. eine

Versuchsgruppe unter Kurztagsbedingungen im Keller des Instituts, so schlüpfen die Tiere Anfang Juni des folgenden Jahres innerhalb eines Zeitraums von etwa 3 Wochen; der Temperaturverlauf ist aus der Abb. 1A ersichtlich: 16–17° C zum Zeitpunkt der Verpuppung, langsame Abkühlung auf ca. 9° C im Jänner/Februar und langsamer Anstieg bis auf etwa 14° C im Juni (Tagesschwankung der Temperatur meist 0,1–0,2°, selten 0,5° C). Erhöht man die Temperatur im April um 5° C (Abb. 1B), so schlüpfen die Tiere signifikant früher ($P < 0,1\%$). Kühlt man unter den gleichen Voraussetzungen die Puppen dagegen im März oder April auf 5° C ab, so setzt die Adult-Entwicklung erst nach anschließender Erwärmung ein (Abb. 1C). Aus diesen drei einfachen Versuchen geht zunächst dreierlei hervor: Daß eine Temperatur von 14° C für die Beendigung der Diapause ausreichen kann, daß eine Temperatur von 5° C für das Einsetzen der Adultentwicklung offensichtlich nicht reicht, und daß schließlich eine Abkühlung auf 9–10° C genügt, um (unter permanenten Kurztagbedingungen) bei nachfolgender Erwärmung eine Adultentwicklung zuzulassen. Die letztgenannte Folgerung bedarf einer Erläuterung: Wie bei anderen diapausierenden Lepidopterengruppen wird auch bei einigen Saturniidpuppen (*Hyalophora cecropia*, WILLIAMS 1956) angegeben, daß eine Abkühlung auf 5–10° C während eines Zeitraums von 5–10 Wochen notwendig sei, um Adultentwicklung auslösen zu können („Verschiebung des Temperaturvalenzbereiches nach unten“ — MÜLLER 1976, „Chilling“ bei englischsprachigen Autoren). In anderen Fällen wird angegeben, daß Abkühlung und/oder Langtagbedingungen die Adultentwicklung einleiten können (*Antheraea pernyi*, *Antheraea polyphemus*, *Hyalophora cecropia* — WILLIAMS und ADKISSON 1964, MANSINGH und SMALLMAN 1967, 1971) und in wieder anderen Fällen scheint nur Wärme und/oder Langtag ohne vorausgehende Abkühlung für die Diapausebeendigung vonnöten zu sein (*Samia cynthia pryeri*, ROSENTHAL und Mtb. 1968; *Antheraea mylitta*, JOLLY und Mtb. 1971). Deswegen widmeten wir mehrere Versuchsreihen der Frage, ob und inwieweit eine derartige Abkühlung für die Diapausebeendigung von *Ph. cynthia* notwendig ist. Die Abb. 1D im Vergleich zur Abb. 1A zeigt, daß eine einmonatige Abkühlung auf –5° C keine beschleunigte Entwicklung, sondern sogar eine Verzögerung hervorrief ($P = 0,5\%$). Auch die in der Abb. 2A–C dargestellten Versuchsreihen demonstrieren, daß eine Abkühlung auf –5° (B, C) keine beschleunigte Entwicklung gegenüber einer analogen Behandlung bei +5° (A) hervorbrachte: Alle drei Gruppen schlüpfen etwa 40 Tage nach der Überführung in 25° C (Unterschiede nicht signifikant). Einerseits genügt also eine Minimaltemperatur von 10° C für die Zeit von einigen Wochen, um bei nachfolgender Erwärmung zur Adultentwicklung zu führen. Andererseits erweist sich die vorübergehende Abkühlung auf dieses Temperaturniveau zwar nicht als absolut, aber doch als notwendig, wie die drei folgenden Versuchsgruppen zeigen: Gruppe 1 (N = 10) wurde wie die Gruppe der Abb. 1A im Keller bei KT gehalten, der kälteste Monat aber durch Erwärmung auf 30° C „überbrückt“; die Tiere schlüpfen im darauffolgenden Jahr nicht (Abb. 2D). Gruppe 2 (N = 10) wurde unmittelbar nach der Verpuppung in einen 16/8-Langtag und 15° C Dauertemperatur gebracht: Diese Puppen schlüpfen nach der extrem langen Zeitspanne von 290 Tagen. Gruppe 3

(N = 20) kam unmittelbar nach der Verpuppung (die bei 17° C und Kurztag erfolgte) unter Langtagbedingungen und 28° C: 9 von 10 Männchen und 1 Weibchen ertrugen diese Behandlung nicht und starben; bei den übrigen vermochte die hohe Temperatur die Diapause zu brechen, sie schlüpfen allerdings erst nach der ebenfalls überlangen Entwicklungszeit von 82–142

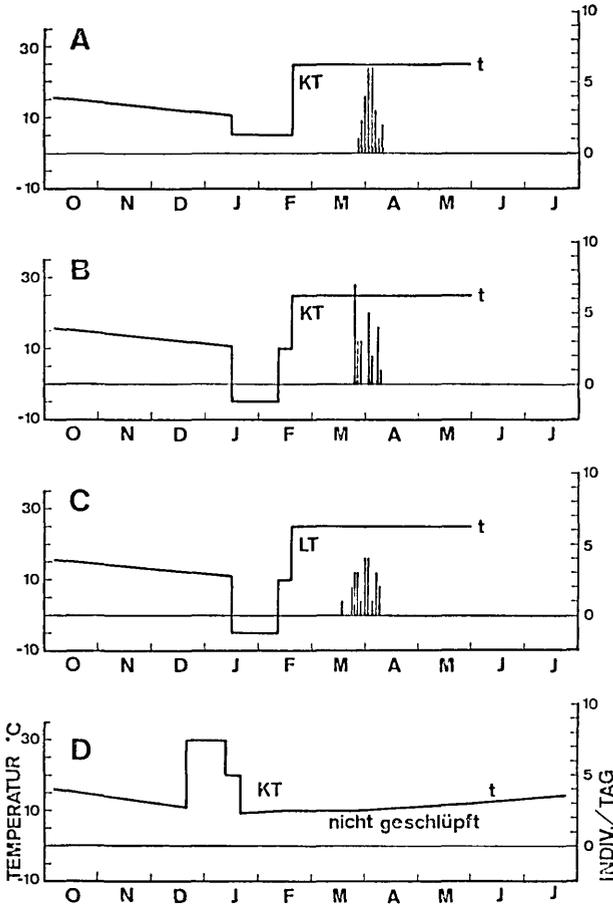


Abb. 2: Entwicklungsdauer von Diapausepuppen in Abhängigkeit von Temperatur und Photoperiode. Legende wie Abb. 1

Tagen (Md = 98,5 Tage), der längsten bei dieser Temperatur festgestellten Entwicklungsdauer. Zwischen 10 und 15° C liegt also ein „Schaltbereich“, der in einer bestimmten Phase der Diapausentwicklung unterschritten werden sollte.

Abschließend zum Kap. „Temperatur“ sei noch von 5 Gruppen zu je 10 Tieren berichtet, bei denen die Kellerlagerung der Puppen für jeweils

3 Wochen unterbrochen und die Tiere auf 28° C LT gebracht und anschließend wieder in den Keller zurückgestellt wurden: Obwohl diese „Wärmeblöcke“ je nach Gruppe zwischen Oktober und März dargeboten wurden, konnte in keinem Falle eine Entwicklungsbeschleunigung festgestellt werden. Diese Wirkungslosigkeit dreiwöchiger Warmphasen für die Adultentwicklung ist deshalb so beachtlich, weil sie zu bedeuten scheint, daß nicht die Temperatursumme, sondern die zurückgelegte Zeitdauer zusammen mit einer gewissen Mindesttemperatur die Adultentwicklung bestimmen (vgl. aber 2).

2. Jahreszeit

Interessante Ergebnisse zeitigte eine Versuchsserie, bei welcher der Einfluß fortschreitender Diapusedauer (und der Tageslänge, s. 3) auf die Entwicklungsdauer nach dem Erwärmen geprüft wurde: Die Puppen einer

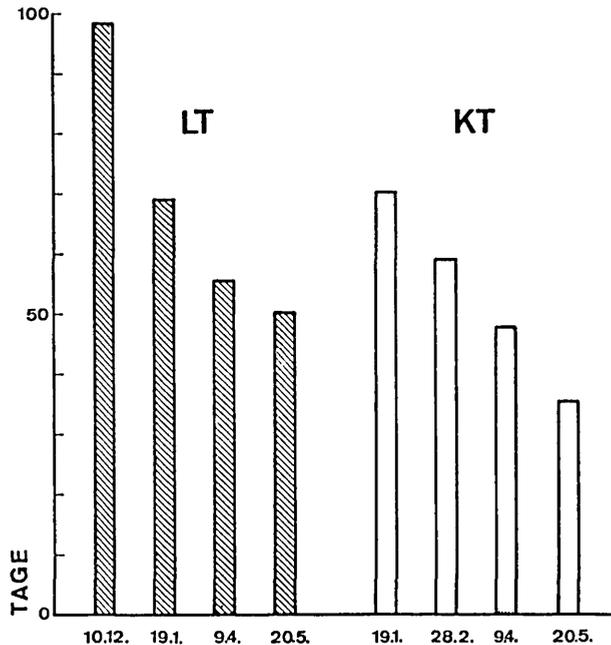


Abb. 3: Mittlere (mediane) Entwicklungszeit von Diapausepuppen bei 28° C. Ordinate: Zeitdauer vom Warmstellen (10°→28° C) bis zum Schlüpfen. Abszisse: Datum des Warmstellens. LT = Langtag, KT = Kurztag. 15–20 Individuen pro Gruppe

Aufzuchtgeneration wurden nach dem Verpuppen je zur Hälfte unter 10° C KT und 10° C LT gebracht, d. h. die Lagertemperatur war in beiden Fällen 10° C, die Tageslänge der beiden Serien aber von der Verpuppung weg verschieden; ab Dezember wurden alle 40 Tage je 20 Puppen aus 10° C KT in 28° C KT und aus 10° C LT in 28° C LT gebracht und die Dauer bis zum Schlüpfen untersucht (Abb. 3). Die Entwicklungsdauer nahm von Termin zu Termin ab (die meisten

Nachbargruppen sind hochsignifikant voneinander verschieden). (Daß die LT-Tiere durchwegs etwas später schlüpften als die KT-Tiere, soll im nächsten Abschnitt behandelt werden.) Die Abnahme der Entwicklungsdauer mit fortschreitender Diapausedauer zwingt zu dem Schluß, daß bei 10° C ein gewisses Fortschreiten der Diapausentwicklung stattfindet und dadurch die Entwicklungsdauer nach dem Erwärmen verkürzt wird. Betrachtet man nur die Kurztagtiere, so verkürzte sich die mittlere Entwicklungsdauer bei 28° C immerhin von 70,5 Tagen im Jänner/Februar auf 35,3 Tage im Mai/Juni, also auf die Hälfte!

Im Übrigen hängt die Entwicklungsdauer nach dem Warmstellen nicht nur vom Zeitpunkt des Aufwärmens, sondern auch noch von anderen Parametern der Vorgeschichte ab: Außer den 10°-KT-Tieren der Abb. 3 (N = 60), die sich im November verpuppt hatten und anschließend auf 10° C LT gebracht worden waren, wurden auch noch 30 Puppen in gleicher Weise behandelt, die sich schon im Juli verpuppt hatten (unter KT und 17° C). Die Diapausepuppen aus dem Sommer schlüpften hochsignifikant früher als die Diapausepuppen aus dem Herbst, obwohl sie gleichzeitig von 10° LT in 28° LT gebracht wurden (im April/Mai z. B. $Md_1 = 36$ Tage, $Md_2 = 56$ Tage, $P < 0,5\%$).

Ohne weitere Versuche läßt sich vorläufig nicht entscheiden, ob die Dauer der zurückgelegten Diapausezeit (im Sinne des Ablaufens einer „Uhr“), die konsumierte Wärmemenge („Temperatursumme“) oder ein anderer Faktor diese „jahreszeitlichen Effekte“ hervorbringt. Die zuletzt genannten Unterschiede könnten z. B. auch durch eine Änderung der Futterqualität (Juli—November) bedingt sein (vgl. ANKERSMIT und ADRISSON 1967, MANSINGH 1972).

3. Tageslänge

Wie schon bei der Besprechung der Abb. 3 erwähnt wurde, benötigten die LT-Tiere durchwegs längere Zeit bis zum Schlüpfen als die KT-Tiere. Dieses Ergebnis schien aus drei Gründen sehr unwahrscheinlich zu sein: Erstens mutet es vor dem Hintergrund des Jahreszyklus von *Philosamia cynthia* paradox an, daß KT die Entwicklung beschleunigen oder Langtag die Entwicklung hemmen sollte; zweitens bestätigte sich für die meisten Puppendiapausen, daß die induzierenden Bedingungen der Diapausebeendigung entgegenwirken und umgekehrt (OLIVER 1969, JOLLY und Mtb. 1971 u. v. a.); drittens sprachen Versuche aus dem Winter 1974/75 eindeutig dagegen, die keinerlei Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen Langtag und Kurztag erkennen ließen (s. z. B. Abb. 2B, C). Eine genaue Nachprüfung der Versuchsbedingungen der Versuchsserien der Abb. 3 brachte dann auch zutage, daß die vorhandenen Unterschiede mit hoher Wahrscheinlichkeit als Temperatureffekt zu deuten sind: Die LT- und KT-Käfige waren beide im gleichen 10°-Raum untergebracht; wegen ihrer unterschiedlichen Größe und Aufstellung hatte sich aber die Temperatur innerhalb der Lichtkäfige etwas unterschieden. Während die Temperatur im LT-Käfig gleichmäßig $10 \pm 0,2^\circ$ C betrug, erwärmte sich der KT-Käfig während der achtstündigen Lichtphase bis auf 12° C und kühlte während der sechzehnstündigen Dunkelphase auf

8° C aus. Die KT-Tiere waren also nicht einer 10°-Dauertemperatur, sondern einer 12/8°-Thermoperiode unterworfen gewesen, womit sich der Entwicklungsvorsprung gegenüber den 10°-LT-Tieren erklärt. Dies wurde deshalb ausführlich dargestellt, weil es zeigt, wie unscheinbare Differenzen der Versuchsdurchführung das Ergebnis beeinflussen können. Da es in den übrigen Serien keinerlei Hinweise auf eine Wirksamkeit des Langtags für die Beendigung der Diapause gibt, muß angenommen werden, daß diese hauptsächlich von der Temperatur bestimmt wird.

Diskussion

Überblickt man die geschilderten Versuche zur Beendigung der Puppen diapause des mitteleuropäischen Ailanthusspinner in ihrer Gesamtheit, so ist festzuhalten, daß bisher kein eindeutiger Hinweis für eine diesbezügliche Bedeutung der Photoperiode gefunden werden konnte. Dagegen spielt die Temperatur eine dominierende Rolle für die Termination der Diapause, wobei zunächst nach der Verpuppung eine Zeit erniedrigter Außentemperatur („chilling“) notwendig ist, damit später durch wieder erhöhte Temperatur die Adultentwicklung einsetzen kann. Die Mindesdauer dieser Entwicklungsphase wird bei verwandten Arten mit 5–12 Wochen, die Temperatur in dieser Zeit mit 5–15° C angegeben; aus unseren Versuchen geht hervor, daß 5–6 Wochen bei 10° C für eine spätere „normale“ Adultentwicklung genügen und daß 15° C Dauertemperatur in dieser Phase bereits etwas zu warm sind. Daß es bei einem Teil der Individuen gelingt, durch 15° C oder 28° C Dauertemperatur ab der Verpuppung ein Schlüpfen zu erzwingen, widerspricht nur anscheinend der Feststellung eines „Schaltbereiches“ zwischen 10 und 15°: Die extreme Entwicklungsdauer und die hohe Mortalität weisen diese Versuche als physiologisch gerade noch möglich, biologisch aber fast schon irrelevant aus. In ganz ähnlicher Weise gibt übrigens WILLIAMS (1956) für *Hyalophora cecropia* an, daß bei 25° C die Adultentwicklung nach 27 Wochen einsetzt, während nach 10 Wochen bei 6° C und anschließender Überführung in 25° C der Beginn der Adultentwicklung schon nach einem Tag festgestellt werden kann — auch er bezeichnet die Abkühlung daher als notwendig. Der rasche Entwicklungsbeginn nach der Abkühlphase gilt nur für *H. cecropia*, für „*Samia cynthia*“ (vermutlich *Philosamia cynthia advena* PACK. — siehe NOPP-PAMMER und NOPP 1968) gibt WILLIAMS (1968) an, daß die Adultentwicklung 30–50 Tage nach dem Umsetzen von 8 auf 25° einsetzt und die Tiere nach weiteren 19–21 Tagen schlüpfen. Bei 5°-Puppen von *Antheraea pernyi* setzt die Adultentwicklung bei 26° C nach 1 Woche ein und sie schlüpfen nach weiteren 3 Wochen (TRUMAN 1973).

Der Mechanismus der Schaltwirkung der Abkühlung wird seit den Untersuchungen an *H. cecropia* (WILLIAMS 1956) darin gesehen, daß das Gehirn (vermutlich die neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis des Protocerebrum) wieder aktiviert wird und dessen prothorakotropes Hormon dann die Prothoraxdrüse zu erneuter Ecdysonbildung veranlaßt. Diese Reaktivierung kann bei manchen Arten nun offenbar auch durch Langtag statt Abkühlung hervorgerufen werden, wobei die relative Wirksamkeit von „Chilling“ und Langtag wechseln kann (z. B. *Antheraea polyphemus* und *A. pernyi* — MANSINGH

und SMALLMAN 1971). Bei anderen Arten scheint die Abkühlung überhaupt wenig zu wirken (*A. mylitta* — JOLLY und Mtb. 1971).

Den anscheinenden oder tatsächlichen Widersprüchen in den Ergebnissen verschiedener Autoren wird man am besten gerecht werden, wenn man erstens die Möglichkeit artlicher oder unterartlicher Unterschiede der diapausesteuernden Mechanismen ins Auge faßt. Wie NOPP (1974) näher ausführte, sind solche Unterschiede auf dem Hintergrund der unterschiedlichen Verbreitungsgebiete und damit der Notwendigkeit ökologischer Einpassung in unterschiedliche Klimabereiche direkt zu erwarten; innerartlicher Polymorphismus im Zusammenhang mit der Puppendiapause wurde auch mehrfach bewiesen (bimodale Diapausebeendigung bei *H. cecropia* — WALDBAUER und STERNBERG 1973; Diapauseinduktion bei *Ph. cynthia canningii* — NOPP 1974). Zweitens mildern sich methodisch bedingte Widersprüche in den Ergebnissen, wenn man eine dynamischere Betrachtungsweise der Insekten diapause vorzieht. Nach BODNARYK (1977) hat ANDREWARTHA (1952) zuerst den Begriff der „Diapauseentwicklung“ geprägt und darunter die „komplexen physiologischen und biochemischen Änderungen verstanden, die im Insekt von Beginn der Diapause bis zu ihrer Beendigung vor sich gehen“. In der Tat konnte mit ganz unterschiedlicher Methodik bewiesen werden, daß die Puppendiapause der Lepidopteren kein gleichförmiges Ruhestadium darstellt, sondern einzelne Phasen oder Stadien erkennen läßt, die verschiedene Faktorenabhängigkeit und Ablaufgesetzmäßigkeiten haben können: WILSON und LARSEN (1974) untersuchten die Puppendiapause von *Manduca sexta* durch Exstirpation der Gehirne zu verschiedenem Zeitpunkt und kamen zu dem Schluß, daß sich mindestens vier endokrine Stadien („Diapause-Niveaus“) unterscheiden lassen; sie entwarfen auch Schemata der Ablaufgeschwindigkeit und -Muster dieser Stadien, die verschiedenen Puppendiapausen gerecht werden können (u. a. auch von *H. cecropia* und *A. polyphemus*). An Diapausepuppen von *Mamestra brassicae* gelang es AGUI (1975) zu zeigen, daß inaktive Prothoraxdrüsen *in vitro* durch aktive Gehirne aktiviert werden können; dabei stellte sich heraus, daß (im Gegensatz zu KAMBYSELLIS und WILLIAMS 1971) auch Hirne ganz junger Diapausepuppen aktivieren können und daß die Antwortbereitschaft der Prothoraxdrüsen im Laufe der Puppenzeit deutlich abnimmt, wodurch sich ebenfalls mehrere Stadien unterscheiden lassen. Bei der Puppendiapause der verwandten *Mamestra configurata* unterschied BODNARYK (1977) auf Grund der wechselnden Ecdyson-Empfindlichkeit vier Stadien der Diapauseentwicklung, die darin verschieden sind, daß die Adultentwicklung in den einzelnen Stadien durch sehr unterschiedlich hohe, injizierte Ecdysonmengen herbeigeführt werden kann; zudem konnte er zeigen, daß eine zu frühe Abkühlung auf 5° C bei dieser Art den Eintritt der eigentlichen Diapause (Stadium 3) verhindert und zu einer anderen Dormanzform („very shallow diapause“) führt. Diese drei Beispiele illustrieren hinlänglich, daß sowohl die steuernden Zentren (Gehirn, Prothoraxdrüse) als auch die Reaktionsbereitschaft der peripheren Gewebe ihre eigenen Ablaufgesetzmäßigkeiten und unterschiedlichen Ablaufmuster haben können. So wird es verständlich, daß WILLIAMS (1946—56) bei *Hyalophora cecropia*-Puppen durch Enthirnen „Dauerpuppen“ erzielen konnte, die sich ausschließlich nach Implantation

eines aktiven oder aktivierbaren Gehirns weiterentwickelten, während MCDANIEL und BERRY (1967) bei der gleichen Art die durch Enthirnen erzielten Dauerpuppen auch durch Wundsetzung oder „chilling“ (ohne Gehirn!) zur Adultentwicklung veranlassen konnten: Unterschiede im Zeitpunkt der Extirpation der Gehirne und in der Temperaturvorgeschichte vor dem Enthirnen erklären den Widerspruch.

Nach der Phase der Abkühlung entscheidet wohl hauptsächlich die Temperatur über die Geschwindigkeit der weiteren Diapauseentwicklung. Vieles spricht dafür, daß im Wesentlichen die Temperatursumme die weitere Entwicklungsgeschwindigkeit und den Übergang zur Adultentwicklung bestimmt, wenn auch nicht alles in diese Vorstellung zu passen scheint (s. 1., S. 132). Die im Abschnitt „Jahreszeit“ beschriebenen Ergebnisse ließen sich z. B. gut mit einem Temperatursummenkonzept in Einklang bringen. Eine Temperatursummenberechnung scheidet vorläufig daran, daß es schwer fällt, für ein Dormanzstadium einen „Entwicklungsnullpunkt“ zu bestimmen, noch dazu ohne die einzelnen Entwicklungsphasen innerhalb des Puppenstadiums zu kennen. Ebenso muß vorläufig offen bleiben, ob neben einer eventuellen Temperatursummenwirkung noch andere Faktoren für die erwähnten Jahreszeiteffekte verantwortlich sind.

Das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Untersuchung beinhaltet wohl der Abschnitt 2. mit dem Befund, daß die Entwicklungsdauer nach der Abkühlungsphase keine konstante Größe darstellt, sondern mit fortschreitender Diapusedauer abnimmt. Dadurch werden viele Literaturangaben über Entwicklungszeiten von Diapausepuppen (S. 134) relativiert; meist lagerte man nämlich die Puppen bei 5–10° C und verwendete sie im Verlauf von Wochen oder Monaten zu Experimenten in der Annahme, gleiches Ausgangsmaterial zu benützen, was offensichtlich nicht der Fall ist. Außerdem eröffnet dieses Ergebnis die Möglichkeit, ohne chirurgischen Eingriff in schonendster Weise gewisse Gesetzmäßigkeiten der späten Diapauseentwicklung ausführlicher zu untersuchen.

Zusammenfassung

1. Diapausepuppen mitteleuropäischer *Philosamia cynthia* DRU. benötigen nach der Verpuppung einige Wochen eine Abkühlung auf etwa 10° C damit die nachfolgende Adultentwicklung mit normaler Geschwindigkeit abläuft.

2. Nach dieser Abkühlungsphase bestimmt hauptsächlich die Temperatur die Geschwindigkeit der Adultentwicklung.

3. Die Entwicklungsgeschwindigkeit hängt auch vom Zeitpunkt ab, zu dem die Erwärmung der kühlgestellten Puppen erfolgt: Je längere Zeit die Puppen bei 10° C gelegen sind, desto rascher erfolgt nachher die Adultentwicklung.

Literatur

- AGUI, N., 1975: Activation of prothoracic glands by brains in vitro. J. Insect Physiol. 21, 903–913.
ANDREWARTHA, H. G., 1952: Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev. 27, 50–107.

- ANKERSMIT, G. W., and ADKISSON, P. L., 1967: Photoperiodic responses of certain geographical strains of *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera). *J. Insect Physiol.* 13, 553—564.
- BODNARYK, R. P., 1977: Stages of diapause development in the pupa of *Mamestra configurata* based on the β -Ecdysone sensitivity index. *J. Insect Physiol.* 23, 537—654.
- DANILEVSKII, A. S., 1965: Photoperiodism and the seasonal development of insects. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- FERGUSON, D. C., 1972: The Moths of America North of Mexico, Nr. 20, 2 B, Bombycoidea: Saturniidae. E. W. Classey Ltd., Middlesex.
- JOLLY, M. S., SINHA, S. S., and RAZDAN, J. L., 1971: Influence of temperature and photoperiod on termination of pupal diapause in the Tasar silkworm, *Antheraea mylitta*. *J. Insect Physiol.* 17, 753—760.
- KAMBYSELLIS, M. and WILLIAMS, C. M., 1971: In vitro development of insect tissues. II. The role of ecdysone in the spermatogenesis of silkworms. *Biol. Bull.* 141, 541—552.
- MANSINGH, A. and SMALLMAN, B. N., 1966: Photoperiod control of an „obligatory“ pupal diapause. *Can. Ent.* 93, 613—616.
- — 1967: Effect of photoperiod on the incidence and physiology of diapause in two saturniids. *J. Insect Physiol.* 13, 1147—1162.
- — 1971: The influence of temperature on the photoperiodic regulation of diapause in saturniids. *J. Insect Physiol.* 17, 1735—1739.
- 1972: Developmental response of *Antheraea pernyi* to seasonal changes in oak leaves from two localities. *J. Insect Physiol.* 18, 1395—1402.
- MCDANIEL, C. N. and BERRY, S. J., 1967: Activation of the prothoracic glands of *Antheraea polyphemus*. *Nature, Lond.* 214, 1032—1034.
- MÜLLER, H. J., 1976: Formen der Dormanz bei Insekten als Mechanismen ökologischer Anpassung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1976, 46—58.
- NOPP-PAMMER, E. and NOPP, H., 1968: Gehirnhormon und Spinnverhalten bei *Philosamia cynthia* DRU. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1968, 508—519.
- NOPP, H., 1974: Zur ökologischen Einpassung hormonal gesteuerter Vorgänge bei *Philosamia cynthia* DRU. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 114, 13—19.
- OLIVER, C. G., 1969: Experiments on the diapause dynamics of *Papilio polyxenes*. *J. Insect Physiol.* 15, 1579—1589.
- PAMMER, E., 1966: Auslösung und Steuerung des Spinnverhaltens und der Diapause bei *Philosamia cynthia* DRU. *Z. vergl. Physiol.* 53, 99—113.
- ROSENTHAL, J. D., SULLIVAN, W. N., ADLER, V. E., and MCGUIRE, J. O., 1968: Influence of temperature and light regimens on diapause of *Samia cynthia pryeri*. *J. econ. Ent.* 61, 578—579.
- SIEGEL, S., 1956: Nonparametric statistics for behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company, New York.
- TRUMAN, J. W., 1973: Physiology of insect ecdysis. II. The assay and occurrence of the eclosion hormone in the Chinese oak silkworm, *Antheraea pernyi*. *Biol. Bull.* 144, 200—211.
- WALDBAUER, G. P. and STERNBERG, S., 1973: Polymorphic termination of diapause by cecropia: genetic and geographical aspects. *Biol. Bull.* 145, 627—641.
- WEBER, E., 1967: Grundriß der biologischen Statistik. G. Fischer, Jena, 6. Aufl.
- WILLIAMS, C. M., 1946: Physiology of insect diapause: The role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.* 90, 234—243.
- 1947: Physiology of insect diapause. II. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.* 93, 89—98.
- 1952: Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic gland as an endocrine system in the cecropia silkworm. *Biol. Bull.* 103, 120—138.
- 1956: Physiology of insect diapause. X. An endocrine mechanism for the influence of temperature on the diapausing pupa of the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull.* 110, 201—218.
- and ADKISSON, P. L., 1964: Physiology of insect diapause. XIV. An endo-

- crine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, *Antheraea pernyi*. Biol. Bull. 127, 511—525.
- WILLIAMS C. M., 1968: Ecdysone and ecdysone analogues: their assay and action on diapausing pupae of the *Cynitha* silkworm. Biol. Bull. 134, 344—355.
- WILSON, G. R. and LARSEN, J. R., 1974: Debraining and diapause development in *Manduca sexta* pupae. J. Insect Physiol. 20, 2459—2473.

Eingelangt: 7. 11. 1977.

Anschrift der Verfasser: Univ. Doz. Dr. Herbert NOPP und Dr. Helmut PRUSCHA, II. Zoolog. Inst. der Universität, Dr. Karl Lueger-Ring 1, A-1010 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [116-117](#)

Autor(en)/Author(s): Nopp Herbert, Pruscha Helmut

Artikel/Article: [Über die Beendigung der Puppendiapause von *Philosamia cynthia* DRU 127-138](#)