

Originalaufsätze.

Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (*Lymantria monacha* L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung.

Von

W. Zwölfer, München.

(Aus dem Institut für angewandte Zoologie.)

(Mit 15 Diagrammen und 3 Karten.)

Inhalt.	Seite
Vorbemerkungen	333
I. Zur Methode	335
II. Präimaginale Entwicklung und Lebensdauer der Falter	340
III. Die Totalentwicklung	357
IV. Nahrungsqualität und Entwicklungsdauer	363
V. Mortalität und Entwicklungsdauer	364
VI. Folgerungen aus den dargelegten Ergebnissen	366
a) Zur Phänologie der Entwicklungsstufen	368
b) „Nonnen-Temperaturindex“ und Verbreitungsgebiet	371
c) „Nonnen-Temperaturindex“ und Massenwechsel	379
Zusammenfassung	381

* * *

Vorbemerkungen.

Die im folgenden mitgeteilten Ergebnisse fußen auf experimentellen Untersuchungen, die in den Jahren 1931 und 1932 durchgeführt worden sind. Ein Teil der damaligen Resultate — und zwar jener, der den Einfluß hygrothermischer Bedingungen auf die Überlebensfähigkeit der Nonne und auf ihr Vermehrungspotential betraf, ist bereits früher veröffentlicht worden.¹⁾ Demgegenüber behandelt der vorliegende Bericht die Auswertung entsprechender Experimente im Hinblick auf die Entwicklungsdauer der Nonne in ihren einzelnen Stufen.²⁾ Darüber hinaus wird in ihm der Versuch einer Verwertung auch dieser experimentell-

¹⁾ Zwölfer (76).

²⁾ Neben einem Teil der früheren, sind hier noch weitere Versuchsreihen ausgewertet.

ökologischen Daten für die Bevölkerungslehre der Nonne unternommen, insbesondere für die Ermittlung des Verbreitungsgebietes dieser Art.

In letzterer Hinsicht erwies sich gerade die Nonne als außerordentlich dankbares Objekt: Bei ihrer eminenten wirtschaftlichen Bedeutung liegen verhältnismäßig zahlreiche Beobachtungen — zum mindesten für Europa — über ihr Auftreten vor, die kürzlich von Wilke (42) in einer sorgfältigen Arbeit zusammengetragen wurden. Auf Grund derselben kommt er wenigstens für Europa zu einer gut fundierten Grenze des Nonnenverbreitungsgebietes. So bietet seine Schrift vorzügliche Unterlagen zur Nachprüfung, inwieweit die auf das Temperatur-experiment gegründete Bestimmung der thermischen Verbreitungsgrenzen eines poikilothermen Organismus mit seiner tatsächlich beobachteten übereinstimmt.

Es sei hier vorweggenommen, daß dieser Vergleich durchaus befriedigende Ergebnisse zeigte: Die nach dem neuen Verfahren berechneten Grenzen decken sich gut mit den an Hand von Freilandbeobachtungen festgestellten. So hatte denn auch der weitere Versuch Berechtigung, für das asiatische Verbreitungsgebiet der Nonne, über das bisher nur spärliche Einzelbeobachtungen vorliegen, die Grenzen nach dem neuen Verfahren zu ermitteln. Es ist damit im Prinzip die Möglichkeit geboten, auch für manche andere Arten mit wenig oder unbekanntem Verbreitungsareal dieses auf Grund entsprechender experimenteller Untersuchungen zu ermitteln — zum mindestens insoweit, als seine Grenzen durch thermische Einflüsse bestimmt sind. Daß in diesem Zusammenhang noch andere lebenswichtige Umweltfaktoren — und zwar sowohl biotischer (Nahrung) als auch chthonischer Art — eine wesentliche Rolle spielen, dürfte das Grundsätzliche des Verfahrens kaum beeinträchtigen. Was es für die Praxis der angewandten Entomologie unter Umständen bedeuten kann, liegt auf der Hand und bedarf keiner weiteren Erörterung.

Noch in weiterer Hinsicht erwies sich die konsequente Auswertung der Versuchsergebnisse als wertvoll: Es zeigte sich, daß die aus der Temperatur-Entwicklungsdauer-Relation abgeleiteten „artspezifischen Konstanten“¹⁾ zum Massenwechsel der Nonne in Beziehung gesetzt werden können und für die Zukunft neue prognostische Hilfsmittel zu geben versprechen. —

In der älteren einschlägigen Literatur finden sich vereinzelt Beobachtungen mehr allgemeiner Art über die Entwicklungsdauer der Nonne unter verschiedenen Temperaturen. Sie sind in diesem Zusammenhang von untergeordneter Bedeutung. Eine systematische Bearbeitung des Themas hat neuerdings Janisch (14) versucht. Sie erschien nach Abschluß meiner Versuchsreihen (1933), etwa gleichzeitig mit dem I. Teil der vorliegenden Untersuchung. Da Janischs Arbeit den Gegenstand keineswegs erschöpft und unter grundsätzlich anderen Gesichts-

¹⁾ Der Ausdruck wurde in Anführungszeichen gesetzt, um darzulegen, daß es sich hier nicht um Konstanten im Sinne der Physik oder Chemie handelt, was bei der großen individuellen Variationsbreite biologischer „Reaktionen“ sich eigentlich von selbst versteht, aber doch vielfach übersehen wird.

punkten durchgeführt wurde, ist durch sie die vorliegende Darstellung, die auf einem umfangreichen Material aufbaut, nicht überholt. Ihre Veröffentlichung scheint um so wünschenswerter, als die Schlußfolgerungen des Genannten an Hand seiner Experimente etwas schwach fundiert sind. Seine Daten sind überdies sowohl für die Praxis als auch für die Bevölkerungswissenschaft der Nonne wenig brauchbar, da sie jeweils nur ein Extrem der individuellen Variationsbreite berücksichtigen. So geben sie vom Durchschnittsverhalten der Nonnenpopulationen keine richtige Vorstellung. Selbst für rein physiologische Zwecke bleibt ihr Wert problematisch, da die Beurteilung ihres Genauigkeitsgrades, mangels jeglicher Mitteilung über die Zahl der Versuchstiere im Einzelexperiment, nicht möglich ist.

I. Zur Methode.

Über Herkunft und Vorbehandlung des Materials sowie die Technik der Versuchsanordnung ist bereits im I. Teil der Arbeit alles Wesentliche mitgeteilt. Um indes Mißverständnissen vorzubeugen, sei hier kurz nochmals auf folgende Punkte verwiesen:

1. **Nahrung:** Die Fütterung der Raupe geschah durchweg mit Fichte, bei den ersten beiden Jugendstadien mit frischen Maitrieben, bei den älteren mit Maitrieben und alten Nadeln zugleich. Dies entspricht den natürlichen Lebensgewohnheiten der Nonne in Fichtenbeständen. Die strikte Einhaltung des Grundsatzes einheitlicher Nutzung im Experiment ist bei einer polyphagen Art unerlässlich, wenn vergleichbare Resultate über den Temperatureinfluß erzielt werden sollen. Nach den bei zahlreichen anderen polyphagen Arten bereits vorliegenden Erfahrungen über den Einfluß der Nahrungsqualität auf die Entwicklungsdauer¹⁾ — er konnte in einer besonderen Versuchsreihe auch für die Nonne wahrscheinlich gemacht werden — bedarf diese Forderung²⁾ keiner weiteren Begründung. —

2. **Temperatur:** Wie schon früher erwähnt, geschah die Temperaturregelung mit Hilfe des „Münchener Brückenthermostaten“. Da die Versuche in die Frühjahrs- und Sommermonate fielen, die Unterbringung des Apparates zudem in einem Nordzimmer lag, dessen Tagesschwankungen während dieser Zeit meist unter 2° C blieben, zeigten die entsprechenden Zelltemperaturen des Apparates für die überwiegende Mehrzahl aller Einzelversuche Schwankungen um $\pm 0,1$ bis $\pm 0,5^\circ \text{C}$.

Lediglich gegen Ende des Sommers, als die meisten Versuchsreihen bereits abgeschlossen waren, trat infolge länger anhaltenden Wettersturzes eine größere Temperaturschwankung am Aufstellungsort des Apparates ein, die eine Temperaturabweichung in den Zellen von $\pm 1^\circ \text{C}$ bewirkte. Sie wurde durch entsprechendes Umstellen der Schalen kompensiert, was keinerlei Schwierigkeiten bereitete, da der Arbeitsbereich und die Temperaturstaffelung des Apparates größte Bewegungsfreiheit gestattet.³⁾ Janischs Kritik an der Brauchbarkeit des Münchener Brückenthermostaten (unter verstümmelter Zitierung einer meiner früheren Schriften) ist demnach hinfällig. Bei sachgemäßer Behandlung arbeitet

¹⁾ Bodenheimer (3) hat einige derselben zusammengestellt.

²⁾ Die für einen Experimentalökologen selbstverständliche Konsequenz aus den vorliegenden Erfahrungen ist von Janisch nicht gezogen worden, da er seine Versuchstiere teils mit Haselpollen, teils mit Lärche, teils mit Fichtennadeln fütterte. (So unterliegen seine experimentellen Daten einer grundsätzlichen Fehlerquelle, deren Einfluß wesentlich größer sein kann als jener, wie er durch Temperaturschwankungen um Zehntelsgrade bedingt wird. Vgl. Abschnitt IV dieser Arbeit.)

³⁾ Dies gilt besonders für das von mir benutzte Modell, das für 20 Halbzellen eingerichtet war. Auf lange Dauer hat es sich besser bewährt als das 16zellige.

er nach den nunmehr 4jährigen Erfahrungen des hiesigen Institutes durchaus befriedigend. —

3. Feuchtigkeit: Zur Feuchtigkeitsregelung dienten die verbesserten Hygrostatenschalen (Zwölfer [45], S. 510, Abb. 9c). Im Laufe der letzten Jahre fanden sie im hiesigen Institut in größtem Umfang Verwendung. Abgesehen von gewissen Sonderfällen, so beispielsweise bei Fütterung der Versuchstiere mit stark wasserhaltigen, insbesondere krautartigen Blättern,¹⁾ bewährten sie sich gut. Dem Verfahren ist inzwischen auch von anderer Seite — so von Janisch (15) — zugestimmt worden.

Eidmann (7), der Versuche über den Einfluß alternierender Temperaturen anstellte, lehnt hierfür die Hygrostaten ab. Beim Arbeiten mit wechselnden Temperaturen trat nach ihm Kondenswasserbildung ein, dem empfindliche Versuchstiere zum Opfer fallen können: Es scheint, daß der Genannte mit der Handhabung der Schalen nicht recht vertraut war, sonst hätte er, durch allmähliche Überführung der Schalen aus hohen in niedere Temperaturen — was auch den natürlichen Verhältnissen wesentlich näher kommt — die Kondenswasserbildung leicht vermeiden können. Voûtes eingehende Versuche mit wechselnden Temperaturen bei Benutzung von Hygrostatenschalen haben dies zur Genüge gezeigt. —

4. Auswertung der Versuchsergebnisse: Grundsätzlich haben im folgenden bei Auswertung der Versuchsergebnisse die arithmetischen Mittelwerte der Einzelbeobachtungen als Unterlage gedient, wie das bislang auch bei der Mehrzahl aller experimentell-ökologischen und bevölkerungswissenschaftlichen Arbeiten üblich war. Der Umstand, daß diese Mittelwerte sich meist ziemlich zwanglos in Freihandkurven einordnen lassen, beweist, daß dieser Weg durchaus gangbar ist.

Einige Autoren — so Janisch und Eidmann (7) — haben bei Auswertung ihrer Versuche sich einseitig auf das eine Extrem der individuellen Variationsbreite gestützt, und zwar auf jenes der kürzesten Entwicklungsdauer im Einzelversuch (des Häutungsbeginns im Einzelversuch). Dieser Weg ist zweifellos wesentlich einfacher als jener der Bestimmung von Mittelwert und Standardabweichung. Erspart er doch dem Versuchsansteller die mühsame und zeitraubende Arbeit des Auswertens sämtlicher Einzelbeobachtungen. Für gewisse rein physiologische Fragestellungen mag das Verfahren unter Umständen Berechtigung haben. Ob indessen solche Daten bevölkerungswissenschaftlich verwandt werden können, scheint mehr als problematisch. In diesem Zusammenhang handelt es sich stets um das Verhalten von Populationen und ihre genetisch bedingte „Reaktionsweise“, nicht aber um ein solches extrem veranlagter Einzelindividuen. Der Praktiker vollends wird mit dem letzteren nichts anzufangen wissen, da er sowohl bei Stellung lang- und kurzfristiger Prognosen als auch beim Bestimmen des Termins bestimmter Kampfkationen auf das durchschnittliche, das normale Verhalten der Art Rücksicht nehmen muß. Wie sich einzelne „Querköpfe“ unter dem Riesenheer einer Schädlingspopulation benehmen, mit der er es zu tun hat, bleibt für ihn ziemlich belanglos.

Neben dem „Mittelwert“ sind in der vorliegenden Bearbeitung noch Variationsbreite und Standardabweichung („Streuung“, „Mittlerer Fehler“) der Einzelbeobachtungen berücksichtigt. Mittelwert und Variationsbreite geben bekanntlich für sich allein keine brauchbaren Anhaltspunkte zur Beurteilung von Beobachtungsreihen experimenteller Daten. Erst ihre Auswertung nach der Methode der kleinsten Quadrate, die zur Ermittlung der Standardabweichung

¹⁾ Ungünstige Erfahrungen unter solchen Versuchsbedingungen sind laut brieflicher Mitteilung von Herrn Dr. Meyer auch in den Blunckschen Laboratorien in Kitzeberg gemacht worden. Für derartige Fälle wird sich wahrscheinlich eine brauchbare Feuchtigkeitsregelung nur bei Anwendung bewegter Luft erreichen lassen.

führt, gibt eine befriedigende Darstellung und läßt in Zweifelsfällen eine zuverlässige Nachprüfung der auf Grund der Mittelwerte gezogenen Schlüsse zu.

Über das Verfahren selbst und seine grundsätzliche Bedeutung vergleiche Pütter (27), Behrens (1), Charlier (5). Hier sei kurz erwähnt, daß die Standardabweichung $\pm \mu$ anzeigt, in welchen Bereich um den mittleren Wert 68,26 %, also rund $\frac{2}{3}$ aller Einzelbeobachtungen fallen. Sie gibt somit ein Bild ihrer Verteilungsform. Aus zwei Mittelwerten M_1 und M_2 und den zugehörigen Standardabweichungen μ_1 und μ_2 erhält man ferner durch Bildung des

Quotienten $k = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{\mu_1^2 + \mu_2^2}}$ Aufschluß, ob ein grundsätzlicher Unterschied („signifikante Differenz“) oder inwieweit Übereinstimmung zwischen den beiden Mittelwerten der beiden Reihen besteht. Ist nämlich $k \leq 1,0$, so besteht gute Übereinstimmung. Für $k > 1,0$ ist die Übereinstimmung befriedigend. Bei k-Werten,

die zwischen 2,0 und 5,0 liegen, ist die grundsätzliche Übereinstimmung der Mittelwerte problematisch. Streng genommen gilt erst für $k = 5,0$, daß sicher eine signifikante Differenz beider Mittelwerte vorliegt. Für biologische Zwecke dürfte jedoch, wie Pütter näher auseinandersetzt, im allgemeinen schon ein k-Wert von 2,0 als Kennzeichen einer signifikanten Differenz anzusehen sein. Diese kurzen Erläuterungen seien der Darstellung vorangeschickt, da im speziellen Teil in Zweifelsfällen mehrfach auf den k-Wert und die „signifikante Differenz“ zurückgekommen werden muß.

Der Grundsatz der Berücksichtigung von Standardabweichung ist übrigens in der einschlägigen angelsächsischen Literatur längst im Gebrauch. Bei uns ist wiederholt und von verschiedenen Seiten auf die Notwendigkeit seiner Anwendung hingewiesen worden.¹⁾

Die Bestimmung der Standardabweichung selbst geschah im übrigen nach dem abgekürzten Verfahren unter Benutzung des „durchschnittlichen Fehlers“ $\sigma = \frac{\sum \Delta X}{n}$ und der Beziehung $\mu = 1,25331 \sigma$. Der Weg führt zwar nur zu einem Nährungswert, dessen Genauigkeit für die vorliegenden Zwecke sich jedoch völlig ausreichend erweist.

Streng genommen ist diese Methode der Bestimmung der Standardabweichung nur bei „symmetrischer Verteilung“ der Einzelbeobachtungen zulässig, d. h. wenn sie dem Verlauf der Gaußschen Fehlerkurve folgen. Wie bereits aus den Darstellungen von Kühn und Henke (18) für die Mehlmotte hervorgeht, trifft dieser Verteilungsmodus für die Variationsbreite der Entwicklungsdauer bei Insekten nicht genau zu. Auch für die Nonne ließ sich bei entsprechender Zusammenstellung der Einzeldaten eine gewisse Asymmetrie, mithin kein völliges Übereinstimmen mit der Gaußschen Funktion feststellen. Da indes diese Asymmetrie relativ klein blieb, dürfte der durch ihre Vernachlässigung entstandene Fehler bei der Berechnung der Standardabweichung gering sein. Die rechnerische Berücksichtigung der sogenannten „Schiefheit“ hat übrigens nur Sinn, wenn — wie das Pütter ausführt — mindestens 1000 Einzelbeobachtungen einer Reihe vorliegen, was bei den hier geschilderten Versuchsergebnissen nirgends der Fall ist.

Darstellung der Ergebnisse: Aus Raumangel mußte auf die Wiedergabe umfangreicher Zahlentabellen sämtlicher einzelnen Versuchsergebnisse verzichtet werden. Lediglich, wo durch die Neuartigkeit des eingeschlagenen Weges eine Mitteilung von Zahlenmaterial zum Verständnis unerläßlich schien, wurde sie durchgeführt. Im übrigen haben sämtliche Einzeldaten in den Diagrammen, die die Versuchsergebnisse enthalten, Berücksichtigung gefunden. So ist in diesen neben den Mittelwerten der Entwicklungsdauer in den einzelnen Versuchen (Kreispunkte), jeweils auch die Variations-

¹⁾ So beispielsweise von Martini (21), Stellwaag (36), Schedl (29).

breite (punktierte Linie) und die Standardabweichung (ausgezogene Linie) verzeichnet. Die Zahlen (n) unter dem untersten Querstrich zeigen die Anzahl der Einzelbeobachtungen an, aus denen die zugehörigen Mittelwerte abgeleitet worden sind.

Soweit die Diagramme der Arbeit die Abhängigkeit der Entwicklung von der Temperatur behandeln, wurden sie jeweils in zwei Darstellungen gegeben. Die untere Abbildung (im karierten Feld) zeigt die empirischen Daten der Entwicklungsdauer auf, nebst der sie zwanglos verknüpfenden Freihandkurve (dick ausgezogen). Die gestrichelte Kurve dieses Bildfeldes stellt die zugehörige Hyperbelfunktion dar. Die obere Darstellung (im linienfreien Bildfeld) bezieht sich auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen. Sie ist an Hand der Mittelwerte durch Bildung des Quotienten

$$\frac{1}{\text{Entwicklungsdauer}}$$

berechnet und ebenfalls als Freihandkurve eingezeichnet.

Diese ist demnach die Reziproke der Entwicklungsdauerfreihandkurve. Die gestrichelte Gerade des oberen Bildfeldes ist entsprechend die Reziproke der Hyperbelfunktion. Außerdem enthält das obere Bild jeweils noch die „Streuung“ unter Berücksichtigung der Standardabweichung der mittleren Entwicklungsdauer.

Diese Doppeldarstellung der Daten als Entwicklungsdauer einerseits und Entwicklungsgeschwindigkeit andererseits hatte ihre guten Gründe: Daß die Entwicklungsdauerkurve auf dem Wege der graphischen Interpolation für die verschiedensten Temperaturen im untersuchten Bereich die zugehörigen Zeiten abzulesen gestattet, ist bekannt, und dieses Verfahren wird in der Regel auch zur näherungsweisen Bestimmung der Entwicklungsdauer bei variierenden Temperaturen benutzt. Also beispielsweise wenn es gilt, an Hand von Freilandtemperaturen eine ungefähre Voraussage für die Dauer eines bestimmten Stadiums zu treffen. Da, wo es für letztere Fälle auf Genauigkeit ankommt, also insbesondere auch im vergleichenden physiologischen Experiment über den Einfluß variierender Temperaturen, genügt jedoch dieses einfache Verfahren nicht. Shelfords Verdienst ist es, für solche Fälle eine Methode ausgearbeitet zu haben, die auf graphischem Wege gestattet, die für Bruchteile von Tagen wirksamen Temperaturen einzeln zu berücksichtigen. Näheres hierüber ist bei Shelford (32—34) oder Uvarov (37) nachzulesen. Will man, wie dies etwa Marcus (20) für die Kieferneule getan hat, einen Vergleich der Entwicklungsdauer bei variierenden Freilandtemperaturen mit den Werten durchführen, wie sie das Experiment liefert, so ist — worauf schon Shelford hingewiesen hat — ausschließlich der Weg über die Entwicklungsgeschwindigkeit gangbar, der erlaubt, die Freilandtemperaturen in zweistündigen Intervallen in Rechnung zu stellen. Mit mittleren Temperaturen kommen wir bei solchen Vergleichen, die auf Genauigkeit abzielen, nicht weiter. Dies ist von Marcus übersehen worden. So sind seine diesbezüglichen Folgerungen — er schließt auf eine beschleunigende Wirkung der Freilandtemperaturen von 25 % gegenüber „konstanten Temperaturen“ — nicht ganz stichhaltig.

Hyperbel- oder Exponentialfunktion? Es ist nicht beabsichtigt, an dieser Stelle die alte Streitfrage noch einmal aufzurollen, ob der „Hyperbel“ oder „exponentialen Funktionen“ als Ausdruck der Temperatur-Entwicklungsdauer-Relation bei Poikilothermen der Vorzug gebührt.¹⁾ Zumal Voûte (38) gezeigt hat, daß weder die eine noch die andere die empirischen Daten exakt wiedergibt. Beiden kommt im Grunde nur die Bedeutung von Interpolationsformeln zu; beide haben also solche je nach dem verfolgten Ziel ihre Berechtigung.

Von der Hyperbel ist bekannt — und dies ließ sich auch entgegen Janischs Angaben (14) — für die Nonne bestätigen, daß sie innerhalb eines vitalen Temperaturbereichs die empirischen Daten befriedigend zusammenfaßt. Die exponentialen Funktionen geben demgegenüber unter gewissen Voraussetzungen der Versuchsanordnung²⁾ auch die Verhältnisse bei Extremtemperaturen angenähert wieder. Während indes die exponentialen Funktionen — soweit ich das übersehe — nur ein Interpolationsverfahren zur rechnerischen Bestimmung der Entwicklungsdauer vorstellen, die ebenso gut, wenn nicht gar besser, auf graphischem Wege erfolgen kann, eröffnet die konsequente Auswertung der Hyperbelkonstanten eine Reihe weiterer Möglichkeiten und gerade hierin liegt ihre Bedeutung sowohl für die Praxis als auch für die Bevölkerungswissenschaft mancher Arten. Bodenheimers (3) Verdienst ist es, auf eine dieser Möglichkeiten — und mit der wichtigsten vielleicht — erstmals hingewiesen zu haben. Ich habe mich dazu an anderer Stelle zusammenfassend geäußert (Zwölfer [47]). Die vorliegende Arbeit ist eine Nutzenanwendung der dort gegebenen Richtlinien.

Meinen grundsätzlichen Standpunkt in der Frage möchte ich folgendermaßen zusammenfassen: Da mathematische Formulierungen in der Biologie nur Wege und keine Ziele sind,³⁾ ihnen also rein methodische Bedeutung zukommt, wird im Zweifelsfall jenem Verfahren der Vorzug zu geben sein, das die meisten Möglichkeiten der Auswertung empirischer Einzelergebnisse verspricht. Dies traf im vorliegenden Fall für die Hyperbelfunktion zu. So fand sie durchgehends Anwendung.

¹⁾ Von der umfangreichen Literatur hierüber sei an dieser Stelle nur auf Janisch (13) verwiesen.

²⁾ Näheres bei Voûte (38).

³⁾ Dies wird vielfach und namentlich von jenen übersehen (Horn [12]), die Gegner der mathematischen Methode bei Bearbeitung biologischer Probleme sind: In der Forschung hat jeder Weg Berechtigung, der zur Auffindung neuer Tatsachen und Zusammenhänge führt. Daß dies auch durch rechnerische Hilfsmittel möglich ist, kann niemand bestreiten, der die einschlägige Literatur kennt. Selbst für den Systematiker besitzen derartige Verfahren Bedeutung, wie dies kürzlich die schöne Arbeit Morgenthals zeigte (23, S. 437 ff.), die mit Hilfe variationsstatistischer Methoden zur Auffindung bzw. einwandfreien Diagnostizierung neuer Milbenarten führte.

Bezüglich der Bestimmung der Hyperbelkonstanten, und zwar des t_{α} -Wertes (sogenannter „Entwicklungsnullpunkt“ der älteren Literatur) wurde stets die erstmals von Shelford angegebene graphische Methode verwendet.¹⁾ Sie liefert brauchbarere Werte für t_{α} als das rein rechnerische Verfahren und ist zudem wesentlich einfacher in der Handhabung als dieses.

II. Die präimaginale Entwicklungsdauer.

Der folgende Abschnitt behandelt zunächst die Temperaturabhängigkeit der einzelnen Entwicklungsstufen der Nonne, wie sie aus den Versuchen bei konstanten Temperaturen, Luftfeuchtigkeitsverhältnissen und einheitlicher Nahrung resultierten. Auf den besonderen Einfluß der Nahrungsqualität wird später zurückgekommen.

Das Verhalten der einzelnen Entwicklungsstufen ist in der Reihenfolge mitgeteilt, wie die Stadien im Laufe der Vegetationsperiode in freier Natur auftreten. Da die Überwinterung der Nonne im Eistadium mit fertig entwickeltem Embryo erfolgt, beginnt die Darstellung mit dem Verhalten des Eies während der Schlüpfperiode im Frühjahr.

Die Kontrolle der Einzelversuche fand einmal täglich, und zwar annähernd zu derselben Zeit statt. Mithin sind in den folgenden Zahlenangaben die „Einer“ als genau, die erste Dezimalstelle als geschätzt anzusehen.

Schlüpfdauer des Eies: Die diesbezüglichen Versuche verteilen sich auf 3 Beobachtungsreihen, von denen die eine bei ca. 98—100 % relativer Luftfeuchtigkeit, die zweite bei 70—80 %, die letzte endlich bei 30—40 % relativer Luftfeuchtigkeit lief.

a) **Schlüpfdauer bei feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre:** Die Ergebnisse sind in Abb. 1 niedergelegt. Sie fußt auf der Auswertung von insgesamt 1015 Einzeldaten, die sich, wie in der Abbildung angegeben, auf die einzelnen Experimente verteilen. Die Freihandkurve (dick ausgezogen), die die Mittelwerte zwanglos verknüpft, besitzt ihr Minimum zwischen 22—23 °C. Hier bei 22,1 °C lag die kürzeste beobachtete Entwicklungsdauer mit $3,9 \pm 0,4$ Tagen. Unterhalb, ebenso oberhalb dieses Temperaturbereichs findet Verlängerung der Entwicklungsdauer statt. Bei 6,1 °C gelangte die längste Schlüpfdauer mit $39,6 \pm 5,1$ Tagen zur Beobachtung. In der extremsten oberen Temperaturstufe, bei der ein Schlüpfen der Eier noch festgestellt werden konnte, nämlich bei 30,4 °C, betrug sie $6,5 \pm 2,4$ Tage.

Bemerkenswert ist das Verhalten der Standardabweichung (ausgezogene Vertikallinien), d. h. jenes Bereichs der Einzelversuche, in dem rund $\frac{2}{3}$ aller Eiraupen schlüpften. Hier ergab sich der geringste Wert mit $\mu = \pm 0,4$ Tagen für den Temperaturbereich der kürzesten Entwicklungsdauer (22,1 °C), während er sowohl für tiefe wie für hohe Temperaturen ständig größer wird. Die Verhältnisse sind aus Abb. 1

¹⁾ Näheres bei Shelford, ebenso bei Uvarov (37, S. 28).

deutlich zu entnehmen. Kürzeste Entwicklungsdauer und geringster Streuungsbereich fallen demnach zusammen. Dies ließ sich grundsätzlich auch bei allen anderen Entwicklungsstadien feststellen. In der Variationsbreite (punktierte Linien in Abb. 1) ist die Erscheinung ebenfalls angedeutet, doch kommt sie in ihr wesentlich unklarer zum Ausdruck.

Wird auf Grund der mittleren Werte der Entwicklungsdauer und ihrer Streuung die „Entwicklungsgeschwindigkeit“ bei den einzelnen Temperaturen ermittelt, so führt dies zu dem im oberen Feld von Abb. 1 wiedergegebenen Kurvenbild, das die bekannte S-Form zeigt. Innerhalb des Bereichs zwischen etwa $7,5^{\circ}$ und 22°C lassen sich die Mittelwerte verhältnismäßig gut durch eine Gerade (gestrichelt) zusammenfassen, die im vorliegenden Fall bekanntlich die Hyperbelreziproke vorstellt. Der Schnittpunkt mit der Temperaturachse liegt bei $4,9^{\circ}\text{C}$, welche Stufe den t_a -Wert der Entwicklung (sogenannten „Entwicklungsnullpunkt“) vorstellt. Mit Hilfe dieses t_a -Wertes, sowie der Mittelwerte der Entwicklungsdauer läßt sich die Hyperbelfunktion für die Schlüpfdauer des Nonneneies bei 98–100% relativer Luftfeuchtigkeit berechnen.¹⁾

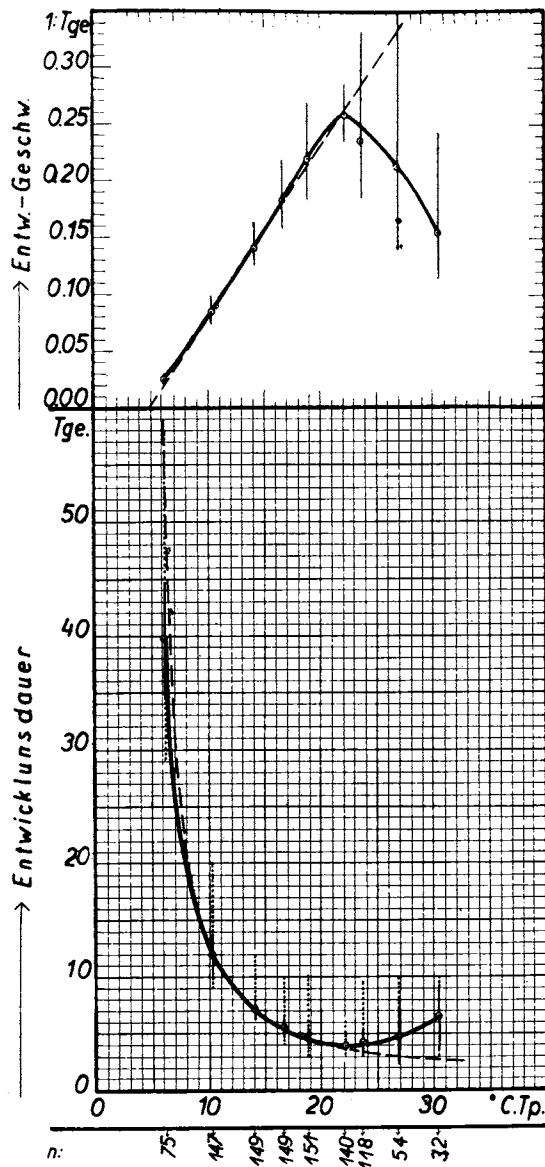


Abb. 1.

Schlüpfdauer und Schlüpfgeschwindigkeit des Eies bei 100prozent. relativer Luftfeuchtigkeit und verschiedenen Temperaturen.

¹⁾ Bei dieser und den folgenden Bestimmungen blieben grundsätzlich jene Mittelwerte der Entwicklungsdauer unberücksichtigt, die außerhalb des Tempe-

Man erhält hierfür:

$$T \cdot (t - 4,9) = 65 \pm 1.$$

Die zugehörige Hyperbel ist (gestrichelt) im unteren Feld von Abb. 1 eingezeichnet. Wie schon aus dem Verlauf der Hyperbelreziproken zu entnehmen ist, läßt ihre Deckung mit den empirischen Mittelwerten innerhalb des Temperaturbereichs von $7,5^{\circ}$ — 22° C nichts zu wünschen übrig. Außerhalb dieser Temperaturen verläuft sie im wesentlichen durch das Streuungsgebiet der empirischen Daten, das sie lediglich bei den beiden extremsten Beobachtungstemperaturen verläßt.

In freier Natur pflegt das Schlüpfen des Nonneneies in eine Periode zu fallen, deren mittlere Temperaturen in typischen Nonnengebieten zwischen ca. 8 — 16° C schwanken. So erscheint die Verwendung der Hyperbelfunktion — wenn man nicht der graphischen Interpolation den Vorzug geben will — für Überschlagsrechnungen in der Praxis durchaus brauchbar. Da, wo es auf besondere Genauigkeit der Bestimmung ankommt, also insbesondere beim vergleichenden Studium des Einflusses von Wechseltemperaturen kann unter Benutzung der Shelford'schen Methode das Kurvenbild des oberen Feldes in Abb. 1 als Grundlage dienen.

Das Verhalten der Schlüpfdauer des Nonneneies bei feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre wurde im Vorstehenden eingehender berücksichtigt, da es bei der versteckten Lage der Eiplätze in mehr oder weniger feuchten, bemoosten Rindenritzen den Verhältnissen in freier Natur am nächsten kommen dürfte.

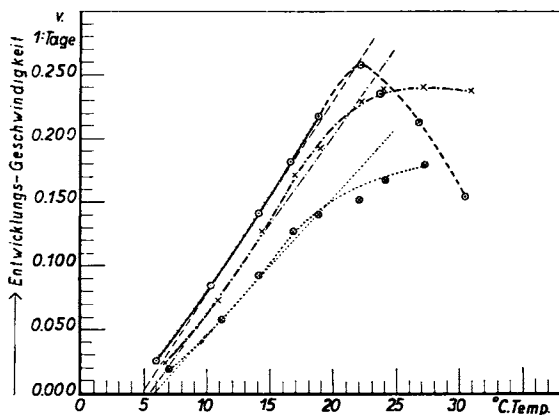


Abb. 2. Schlüpfgeschwindigkeit des Eies bei 100prozent. relativer Luftfeuchtigkeit (— — —), 70—80prozent. relativer Luftfeuchtigkeit (— · — · —) und 30—40prozent. relativer Luftfeuchtigkeit (.....).

b) Schlüpfdauer des Eies bei anderen Luftfeuchtigkeitsgraden: Die Versuchsreihe über die Schlüpfdauer bei 70 bis 80 % relativer Luftfeuchtigkeit umfaßt 1239 Einzeldaten, die sich auf insgesamt 9 Temperaturstufen verteilen; jene bei 30—40 % relativer Luftfeuchtigkeit 466 Einzelbeobachtun-

raturbereichs liegen, in denen brauchbare Deckung zwischen der Hyperbelreziproken und den Entwicklungsgeschwindigkeitsdaten bestehen. Im obigen Beispiel also alle empirischen Daten oberhalb $22,1^{\circ}$ C und unterhalb $7,5^{\circ}$ C. Dieser Verzicht versteht sich eigentlich von selbst, wenn man sich daran erinnert, daß die Hyperbel im allgemeinen nur innerhalb einer „vitalen Temperatur“ als brauchbarer Ausdruck der empirischen Daten gilt, — ein Umstand, der von einzelnen Autoren immer wieder übersehen wird.

gen. Abb. 2 gibt die Mittelwerte der festgestellten Entwicklungsgeschwindigkeit der beiden Versuchsreihen wieder und enthält zu Vergleichszwecken auch jene bei feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre. Sie gibt ferner die entsprechenden Freihandkurven sowie die Auswertung der Daten unter Zugrundelegung der Hyperbelreziproken an.

Der Abbildung ist deutlich zu entnehmen, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit bei 98—100 % relativer Luftfeuchtigkeit (— — — —) im weitaus größten Teil des Temperaturbereichs der Versuche den höchsten Wert besitzt. Es folgt die Geschwindigkeitskurve bei 70 bis 80 % relativer Luftfeuchtigkeit (— · — · —). Die geringsten Werte der Entwicklungsgeschwindigkeit endlich sind bei 30—40 % relativer Luftfeuchtigkeit (· · · ·) festzustellen. Mit anderen Worten: unter vergleichbaren Temperaturverhältnissen erfolgt das Schlüpfen des Nonneneies

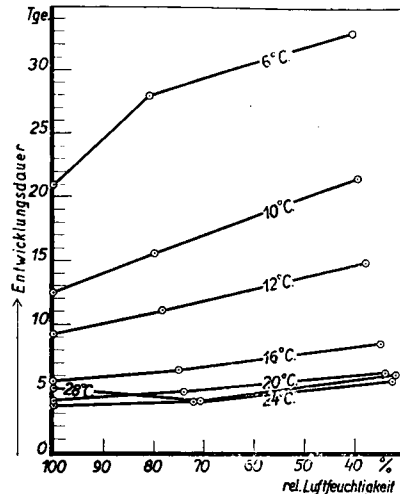


Abb. 3. Schlüpfdauer des Eies bei verschiedener Luftfeuchtigkeit und verschiedener Temperatur.

bei feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre am raschesten und verlangsamt sich ständig mit sinkender relativer Luftfeuchtigkeit. Abb. 3 läßt diese Zusammenhänge klar erkennen. Sie zeigt zugleich, daß bei niederen Temperaturen (ca. 6—12 °C) die beschleunigende Wirkung höherer Luftfeuchtigkeit auf die Schlüpfdauer verhältnismäßig groß ist. Bei höheren Temperaturen (20—28 °C) verwischen sich diese Verhältnisse.

Auch die Werte für t_a , ebenso jene für die Thermalkonstante erleiden dadurch — wenn man die Verhältnisse unter dem Gesichtspunkt der Hyperbelfunktion betrachtet — Änderungen: Gilt für gesättigte Luftfeuchtigkeit die Relation:

$$T \cdot (t - 4,9) = 65 \pm 1,$$

so erhält man bei

70—80 % relativer Luftfeuchtigkeit die Beziehung:

$$T \cdot (t - 5,4) = 72 \pm 4 \text{ und bei}$$

30—40 % relativer Luftfeuchtigkeit die Beziehung:

$$T \cdot (t - 5,9) = 90 \pm 3.$$

Empirische Daten, Freihandkurve und Hyperbelverlauf sind für alle 3 Beobachtungsreihen in Abb. 15 vergleichend zusammengestellt. Aus ihr geht hervor, daß für die niedrigeren Luftfeuchtigkeitsgrade Hyperbel und empirische Daten sich nicht ganz im selben Temperaturbereich wie bei gesättigter Luftfeuchtigkeit decken.

In diesem Zusammenhang sei an die Versuche von Sacharov, Payne und Robinson erinnert. Besonders jene des Letztgenannten

haben deutlich gezeigt, daß der Übergang aus dem latenten Überwinterungszustand in das aktive Stadium bei Insekten mit tiefgehenden Änderungen des Wasserhaushaltes im Organismus verknüpft ist. Der Übergang geht Hand in Hand mit einer Zunahme seines Wassergehaltes, genauer gesagt des Anteils an „freiem“ nicht gefrierbarem und nicht kolloidal gebundenem Wasser (nach Robinsons Theorie). Im Latenzzustand der Überwinterungsperiode zeigen die Arten im Zusammenhang mit der Kälteresistenz geringsten Wassergehalt. In diesem Sinne dürften auch die obigen Beobachtungen am Nonnenei zu deuten sein: Der Umstand, daß das Schlüpfen in feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre am raschesten vor sich geht, während dieser Vorgang bei niederen Luftfeuchtigkeitsgraden zunehmend verzögert wird, legt die Vermutung nahe, daß das Nonnenei in diesem Zustand befähigt ist Wasser unmittelbar aus der Atmosphäre auf hygroskopischem Wege aufzunehmen, um den erforderlichen Ausgleich seines Wasserhaushaltes zu erreichen. Zutreffendenfalls wäre mit einer Gewichtszunahme der Eier in dieser Periode zu rechnen. Versuche in dieser Hinsicht lieferten, da die Zeit bereits zu weit vorgerückt war, leider keine einwandfreien Resultate. Künftige Untersuchungen werden dies nachzuholen haben.

c) Beeinflussung der Schlüpfdauer durch die Vorbehandlung des Eies: Außer der Luftfeuchtigkeit können noch — wie sich im Laufe der Versuche zeigte — unter gewissen Voraussetzungen niedere Temperaturen von 0—4° C beschleunigenden Einfluß auf die Schlüpfdauer haben. Leider ist eine systematische Klärung dieser Frage nicht mehr möglich gewesen. In großen Zügen hat sich ergeben, daß das Schlüpfen der Eier im vitalen Temperaturbereich um so rascher erfolgt, je länger die Expositionszeit mit niederen Temperaturen vor Versuchsbeginn währte. Die Unterschiede können recht beträchtliche sein. In einzelnen Fällen ließ sich die Schlüpfdauer um fast die Hälfte verkürzen.

Im Prinzip ist diese Erscheinung schon bekannt: Parker (24) hat sie für überwinterte Heuschreckeneier systematisch studiert, bei denen er durch entsprechend lange Einwirkung niederer Temperaturen von 0° ihre spätere Schlüpfdauer bei hohen Temperaturen auf fast $\frac{1}{5}$ verkürzen konnte.

Unter diesen Umständen besitzen die Zahlenangaben der oben mitgeteilten Versuche über die Schlüpfdauer des Nonneneies nur relative und keine absolute Bedeutung. Da die Vorbehandlung des Materials jedoch weitgehend den Verhältnissen in freier Natur angepaßt (Überwinterung bei 4° C) und der Beginn der Versuchszeit so gewählt war, daß er mit den Witterungsverhältnissen im Freien korrespondierte, dürften die Daten für praktische Zwecke näherungsweise Gültigkeit besitzen. —

Entwicklungsdauer der Larvenstadien und der Puppen: Der nachfolgenden Zusammenfassung über die Temperatur-Entwicklungsdauer-Relation der verschiedenen Larvenstadien und jene der Puppe sei vorausgeschickt, daß die Vorbehandlung des Versuchsmaterials einheitlich erfolgte. Die Larven wurden unter mehr oder minder gleichmäßigen Laboratoriumsbedingungen in groß angelegten Zuchten an Fichte aufgezogen (Temperatur 18—22° C; relative Luftfeuchtigkeit 70—80 %). Diese Bedingungen liegen demnach für die einzelnen Stadien der Nonne annähernd im Bereich ihres „vitalen Opti-

mums“ (vgl. Z w ö l f e r [46]). Das bei der täglichen Kontrolle anfallende Material frischgehäuteter Stadien wurde gesammelt,¹⁾ nach Altersklassen sortiert und zu den einzelnen Versuchen verwendet. Die Unterscheidung geschah hierbei nach der Kopfkapselbreite (Z w ö l f e r [46]). Da bei den älteren Stufen dieses Verfahren wegen des Überschneidens der Kopfkapselbreite keine unbedingt zuverlässigen Resultate liefert, wurden diese Altersklassen schon in der Vorbehandlung getrennt aufgezogen. Den jeweiligen thermohygrostatischen Bedingungen des Einzelversuchs waren die Tiere bis zur folgenden Häutung bzw. beim letzten Raupenstadium bis zum Eintritt der Verpuppung ausgesetzt. Sie schieden alsdann aus den Versuchsreihen ganz aus.

Es ist notwendig, auf diese Verhältnisse ausdrücklich hinzuweisen, nachdem durch V o ù t e s (38) Untersuchungen an *Ephesia Kühniella* wahrscheinlich gemacht worden ist, daß die Vorbehandlung des Materials (auch wenn sie unter optimalen Bedingungen erfolgte) einen gewissen, teils beschleunigenden, teils verzögernden Einfluß auf die folgende Entwicklungsdauer unter einer bestimmten Temperatur besitzen kann.

Einfluß der Luftfeuchtigkeit: Zur Beurteilung des Einflusses der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer der Nonnenraupen stehen Versuchsreihen mit Larve I zur Verfügung. Bei allen diesen Versuchen hat sich — wie hier zusammenfassend erwähnt sei — gezeigt, daß innerhalb des Bereichs einer Luftfeuchtigkeit von rund 40—100 % ein tieferer Einfluß der Luftfeuchtigkeit nicht feststellbar ist. Der Vergleich der Mittelwerte von 38 Einzelversuchen und ihrer Streuung bei entsprechenden Temperaturen und verschiedener Luftfeuchtigkeit zeigte innerhalb des oben genannten Bereichs mit einer einzigen Ausnahme, daß die Werte für k zwischen 0—2,0 liegen. Das bedeutet gute bis befriedigende Übereinstimmung der Einzelergebnisse. Eine „signifikante Differenz“ im Sinne der Variationsstatistik liegt nicht

¹⁾ E i d m a n n (7) vermutet, daß in meinen früheren Versuchen über den Einfluß hygrothermischer Bedingungen auf die Kieferneule (Z w ö l f e r [44]) durch Berührung der jungen Eirauen Fehler entstanden seien. Er will damit gewisse Unterschiede zwischen seinen und meinen Versuchsergebnissen erklären. Abgesehen davon, daß ein Vergleich von wenigen Einzelexperimenten, wie sie E i d m a n n ausführte, mit Folgerungen, die sich auf über 70 Versuchskombinationen aufbauen, sehr gewagt erscheint, muß ausdrücklich festgestellt werden, daß sowohl damals als auch im vorliegenden Fall bei Bearbeitung der Nonne eine Berührung von Eirauen höchstens ausnahmsweise einmal (mit Pinsel) stattfand. Sie wurden vielmehr „unter sinngemäßer Ausnutzung ihrer ausgesprochenen Photophylie“ — worauf ich schon früher hinwies — umgesetzt, also ohne direktes Berühren. Das Verfahren, von dem E i d m a n n glaubt, daß er es erstmals angewendet hätte, ist im Münchener Institut schon seit 4 Jahren in Gebrauch und keineswegs neu. Damit steht und fällt E i d m a n n s Kritik an meinen früheren Untersuchungen zur Epidemiologie der Kieferneule. Die Unterschiede zwischen seinen und meinen Versuchsergebnissen dürften vielmehr der genetischen Verschiedenartigkeit unseres Versuchsmateriales zuzuschreiben sein.

vor.¹⁾ Innerhalb dieses Feuchtigkeitsbereiches ist demnach eine Wirkung der Luftfeuchtigkeit nicht nachweisbar.

So wurden in der folgenden Darstellung die Versuchsergebnisse und die Entwicklungsdauer von Larve I bei ein und derselben Temperatur und innerhalb des oben genannten Feuchtigkeitsbereichs zusammengefaßt, um die Diagramme und Mittelwerte auf möglichst zahlreiche Einzelbeobachtungen zu fundieren. Für die älteren Larvenstadien, ebenso für die Puppenentwicklung standen Versuchsreihen mit relativer Luftfeuchtigkeit von 70—80 % zur Verfügung. Dieser Feuchtigkeitsbereich entspricht — wie W e i l e n s t e i n s (40) mikroklimatischen Messungen zu entnehmen ist — den normalen Bedingungen am natürlichen Aufenthaltsort der Nonnenraupen. Die Daten dürften somit brauchbare Unterlagen für die im zweiten Abschnitt dieser Arbeit versuchte bevölkerungswissenschaftliche Auswertung der Temperatur-Entwicklungsdauer-Relation der Nonne abgeben.

Etwas anders liegen die Verhältnisse für niedrigere Luftfeuchtigkeitsgrade etwa unterhalb 40 %: Bei den entsprechenden Versuchen ist eine mehr oder minder weitgehende Verlängerung der Entwicklungsdauer feststellbar. Ob dies auf direkten oder indirekten Einflüssen beruht, ließ sich nicht entscheiden. Mit letzterer Möglichkeit muß jedenfalls gerechnet werden, da durch derartig geringe Luftfeuchtigkeitsgrade eine Beeinflussung der Turgeszenz der als Futter gereichten Fichtentriebe wahrscheinlich ist, die Futterqualität somit in den niederen und in den höheren Luftfeuchtigkeitsstufen vielleicht nicht völlig übereinstimmt. Ehe diese Frage geklärt ist, erübrigt sich eine ins einzelne gehende Mitteilung der entsprechenden Daten.

Das vorliegende Resultat über den Einfluß der Feuchtigkeit deckt sich nicht ganz mit Folgerungen, die J a n i s c h (14) aus seinen Experimenten zog. Nach ihm übt die Luftfeuchtigkeit einen deutlichen Einfluß auf die Entwicklungsdauer der Nonnenraupe aus. Indessen sind die Ergebnisse unserer Versuche schwer vergleichbar: Zunächst benutzt der Genannte grundsätzlich nur ein Extrem der Variationsbreite, während die vorliegende Darstellung Mittelwerte berücksichtigt. Weiterhin stützen sich J a n i s c h s Folgerungen — soweit ich sehe — auf durchlaufende Zuchten, während bei den hier mitgeteilten Befunden die einzelnen Entwicklungsstufen im Experiment gesondert behandelt worden sind. Es ist anzunehmen, daß bei durchlaufender Zucht etwa vorhandene geringfügige Wirkungen der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer des Einzelstadiums sich allmählich summieren. Jedenfalls sind auch bei J a n i s c h innerhalb des oben genannten Luftfeuchtigkeitsbereiches die Unterschiede der Entwicklungsdauer sehr geringfügig und machen sich erst im tieferen Luftfeuchtigkeitsbereich auffallend bemerkbar. Deutlich geht dies aus den in seiner Abb. 2 eingezeichneten experimentellen Daten hervor (nicht aus seiner dort

¹⁾ Vgl. S. 337 dieser Arbeit; ferner P ü t t e r (27).

gegebenen Freihandkurve!). Die dargestellten empirischen Punkte sind hier derartig im Diagramm verteilt, daß innerhalb des Luftfeuchtigkeitsbereichs von 40—100 % bei kritischer Betrachtung der Einfluß der Feuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer der Nonnenraupen keineswegs sichergestellt und der Verlauf seiner Freihandkurven stellenweise gewagt erscheint. —

Larve I: Abb. 4 gibt die Beziehungen zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer für dieses Stadium wieder auf Grund der Versuchsstufen in 9 Temperaturstufen. (In der zehnten Temperaturstufe, die oberhalb 35 °C lag, trat 100 % Sterblichkeit auf.) Die eingezeichneten Mittelwerte (Kreispunkte) sind für jede Temperaturstufe auf Grund der Versuche im Luftfeuchtigkeitsbereich von 40 bis 100 % berechnet. Bezüglich der Darstellung von „Streuung“ und Variationsbreite vergleiche die früheren Erläuterungen. Im ganzen fußt die Darstellung auf 763 Einzelbeobachtungen, die sich in der im Diagramm angegebenen Weise (n:) auf die einzelnen Temperaturstufen verteilen. Die vergleichsweise geringe Anzahl von Beobachtungen für die Extremtemperaturen (für 7 °C n=3; für 32 °C n=19) hängt mit der unter diesen Verhältnissen auftretenden großen Sterblichkeit zusammen.

Der Verlauf der Geschwindigkeitskurve (Abb. 4 oberes Feld) läßt sich im Temperaturbereich zwischen 10—30 °C näherungsweise durch eine Gerade wiedergeben. Ihre Verlängerung bis zum Schnitt mit der Temperaturachse führt zu einem t_a -Wert von 3,2°. Hiernach be-

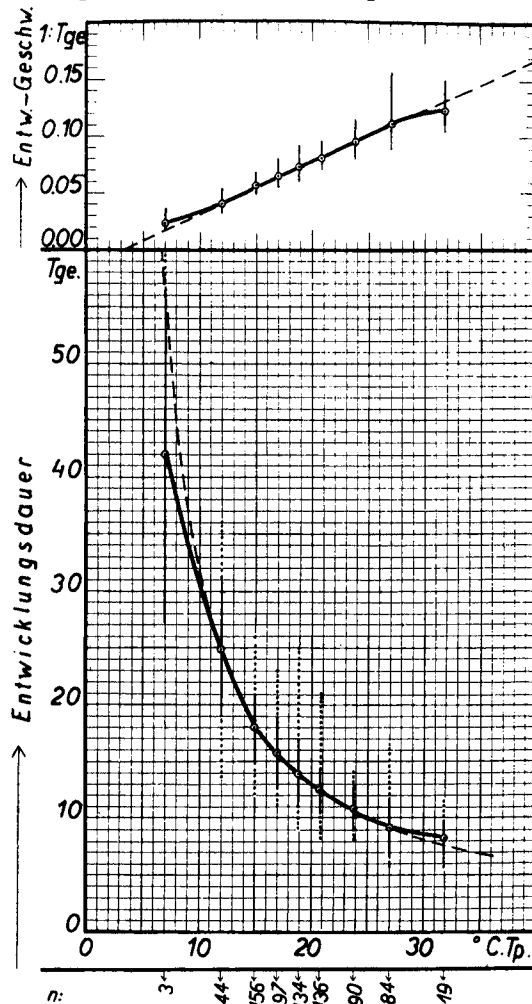


Abb. 4. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit von Larve I.

rechnet sich die Hyperbelfunktion für die Entwicklungsdauer von Larve I mit:

$$T \cdot (t - 3,2) = 217 \pm 2.$$

Die im unteren Feld eingezeichnete Hyperbel (gestrichelt) zeigt im oben genannten Temperaturbereich von 10—30 °C völlig befriedigende Deckung mit den empirischen Daten. Es ist dies jener Wärmebereich, der in freier Natur normalerweise während der Entwicklung des ersten Raupenstadiums der Nonne nicht überschritten wird (Ende Mai bis Anfang Juni). Für die beiden extremen Temperaturstufen fällt der Hyperbelverlauf noch in den Bereich der entsprechenden Streuung. —

Larve II: Die empirischen Daten über die Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer von Larve II und ihre Auswertung im Sinne der Hyperbelfunktion sind in Abb. 5 niedergelegt. Die Darstellung fußt auf

den Mittelwerten aus 328 Einzelbeobachtungen, die sich in der im Diagramm angegebenen Weise auf die einzelnen Temperaturstufen verteilen.

Auch für dieses Stadium läßt sich die Entwicklungsgeschwindigkeitskurve (Abb. 5 oben) für ihren größten Teil und im Temperaturbereich von ca. 11 bis 28 ° durch eine Gerade wiedergeben, die auf einen t_a -Wert von 5,7 °C führt. Im entsprechenden Temperaturbereich deckt sich die Hyperbel (Abb. 5 unten) in bester Weise mit den empirischen Daten. Ihre Berechnung nach den früher gegebenen Erläuterungen führt im übrigen auf den Ausdruck:

$$T \cdot (t - 5,7) = 84 \pm 2.$$

Die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer

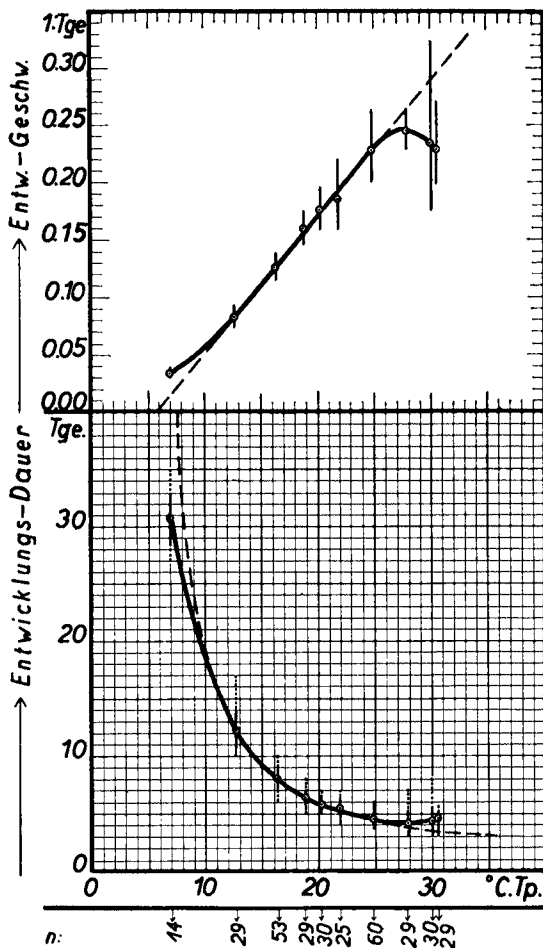


Abb. 5. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit von Larve II.

liegt für dieses Stadium bei 27—28 °C und beträgt hier 4,1 Tage. In diesem Temperaturbereich liegt auch die geringste Streuung mit $\mu = \pm 0,3$ Tage. Die längste Entwicklungsdauer kam bei 7 °C mit 31 Tagen (im Mittel!) zur Beobachtung. Im übrigen zeigt sich wie schon bei der Schlüpfdauer des Eies und ebenso bei Larve I auch eine Zunahme von Variationsbreite und Streuung, mit fallender und ebenso mit steigender Temperatur (von der Temperatur der kürzesten Entwicklungsdauer an gerechnet).

Auffallend ist, daß sowohl Variationsbreite wie Streuung in sämtlichen Temperaturstufen für dieses Stadium bedeutend geringer sind als für das vorhergehende (Larve I), eine Erscheinung, die sich auch bei allen späteren Entwicklungsstufen wiederholt. Sie deutet nach meiner Ansicht darauf hin, daß Larve I bezüglich ihres Baustoffwechsels, ihrer Nahrungsresorption usw. (die bekanntlich stark von der Temperatur beeinflußt werden) empfindlicher ist als alle übrigen Larvenstufen der Nonne, was wiederum in guter Übereinstimmung mit den früher mitgeteilten Befunden über die Vitalität der einzelnen Larvenstadien unter verschiedenen thermischen Bedingungen steht. —

Z. ang. Ent. Bd. XXI Heft 3.

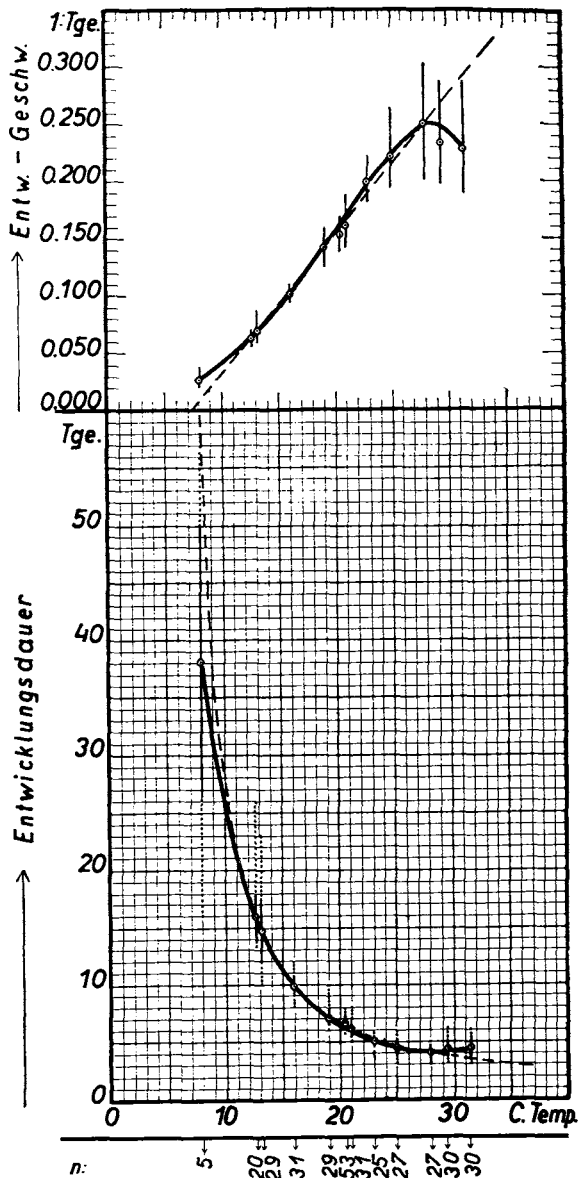


Abb. 6. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit von Larve III.

Larve III: Die für Larve III ermittelten Verhältnisse (bei 70 bis 90 % relativer Luftfeuchtigkeit) gibt Abb. 6 wieder, die auf insgesamt 337 Einzelbeobachtungen fußt. Die Entwicklungsgeschwindigkeitskurve (Abb. 6 oben) zeigt hier zwischen 21—27 °C eine leichte konvexe Ausbuchtung. Im ganzen aber läßt sie sich im Temperaturbereich von 11 bis ca. 28 °C noch in brauchbarer Weise durch eine Gerade — die Hyperbelreziproke — darstellen. Letztere führt zu $t_u = 7,2$ °C. Die Hyperbelfunktion für Larve III berechnet sich hiernach auf

$$T \cdot (t - 7,2) = 84 \pm 3.$$

Die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer liegt mit 4 Tagen bei 28 °C, die längste kam bei 8 °C mit 38 Tagen (im Mittel) zur Beobachtung. Bezüglich Variationsbreite und Streuung gilt das schon früher Gesagte. Wie aus dem Diagramm hervorgeht, ist gute Deckung von Hyperbel und empirischer Entwicklungsdauerkurve zwischen 11—28 °C vorhanden, mithin in einem Temperaturbereich, dem Larve III in freier Natur — ihr zeitliches Auftreten fällt bei uns in den Monat Juni — normalerweise angehört.

Larve IV: Abb. 7 umfaßt die für die Entwicklungsdauerabhängigkeit von Larve IV ermittelten Verhältnisse auf Grund von 134 Einzelbeobachtungen (und bei relativer Luftfeuchtigkeit von 70—80 %). Die empirische Entwicklungsgeschwindigkeitskurve (Abb. 7 oben) zeigt ähnliche konvexe Ausbuchtung wie bei

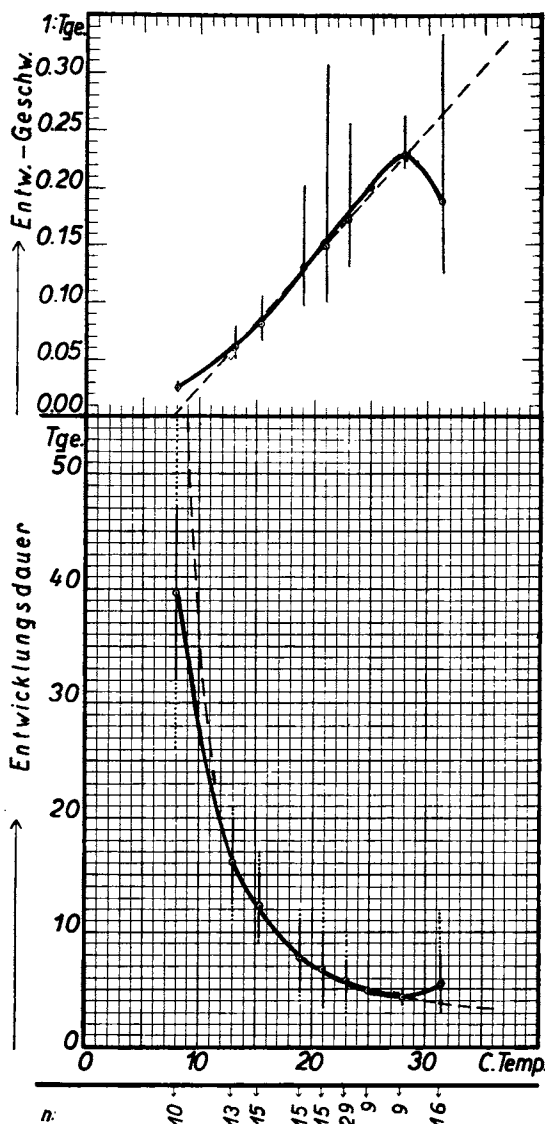


Abb. 7. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit von Larve IV.

Larve III, läßt sich aber auch hier noch in brauchbarer Weise im Temperaturbereich zwischen ca. 12—28 °C durch eine Gerade erfassen. t_a nimmt für Larve IV einen Wert von 7,6 °C an. Die Hyperbelfunktion berechnet sich für dieses Stadium auf:

$$T \cdot (t - 7,6) = 90 \pm 3.$$

Die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer liegt mit $4,4 \pm 0,6$ Tagen bei 28,5 °C, die längste bei 7,5—8 °C mit $39,6 \pm 7,9$ Tagen. Hyperbel und empirische Kurve decken sich im oben genannten Temperaturbereich (12—28 °), der wie auch bei den früher betrachteten Stadien den jeweiligen normalen Verhältnissen am natürlichen Aufenthaltsort der einzelnen Altersklassen entspricht.

Larve V: Bei diesem Stadium weicht die Form sowohl der empirischen Geschwindigkeits- als auch der entsprechenden Entwicklungsdauerkurve, wie sie auf Grund von 87 Einzelbeobachtungen (bei 70 bis 80 % relativer Luftfeuchtigkeit) in Abb. 8 dargestellt sind, etwas von den früher behandelten Verhältnissen ab. Erstere läßt sich in ihrem ganzen Verlauf mit guter Annäherung durch eine Gerade wiedergeben (Abb. 9 oben), letztere deckt sich dementsprechend in ihrer gesamten Länge mit einer Hyperbel (Abb. 8, unteres Bildfeld). Für t_a folgt aus der Geschwindigkeitsgeraden der Wert 7,8 °C. Die Hyperbelfunktion für Larve V berechnet sich hiernach zu:

$$T \cdot (t - 7,8) = 132 \pm 3.$$

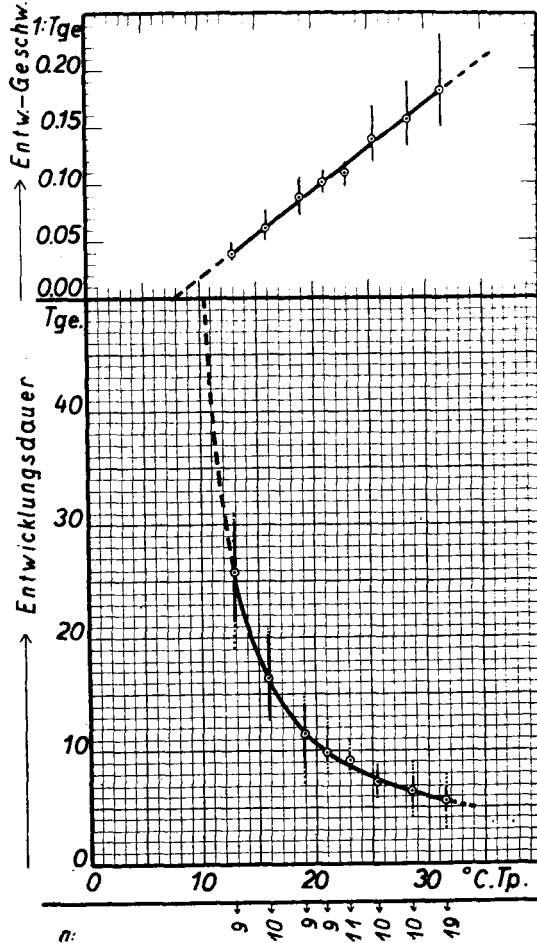


Abb. 8. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit von Larve V.

Die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer lag mit $5,5 \pm 1,2$ Tagen bei $31,5^\circ \text{C}$, die längste mit $25,7 \pm 4,5$ Tagen bei 13°C . Weitere Einzelheiten sind dem Diagramm zu entnehmen.

Die Ursache für das abweichende Verhalten der Geschwindigkeits- und der Entwicklungsdauerkurve erscheint wenigstens für den extrem

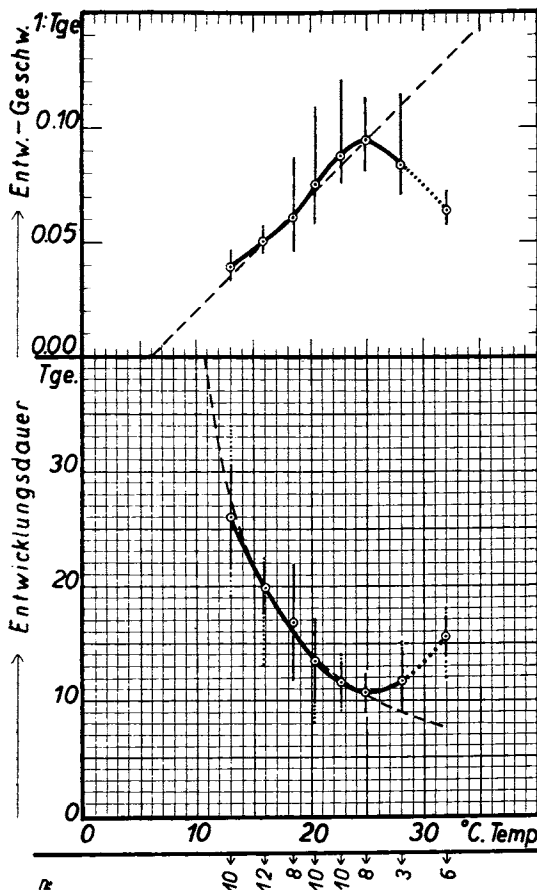


Abb. 9. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit von Larve VI.

tiefen Temperaturbereich verständlich: Da in den Versuchen unterhalb 10°C 100 % Sterblichkeit auftrat, das fünfte Stadium demnach nicht zum Abschluß gelangte, fehlen für diesen Bereich empirische Daten. So ist die im Vergleich zum Hyperbelverlauf kürzere empirische Entwicklungsdauer im niederen Temperaturbereich, die bei den anderen Stadien mehr oder minder deutlich hervortrat, hier nicht feststellbar.

Schwerer verständlich bleibt das Ausbleiben der Entwicklungsdauerverlängerung bei extrem hohen Temperaturen, das bei den bisher behandelten Fällen als Regel auftrat. Vielleicht hängt die Erscheinung mit dem Umstand zusammen, daß ein Teil der Versuchstiere (und zwar überwiegend die männlichen Raupen)

schon nach Ablauf des fünften Stadiums zur Verpuppung schritten, während der andere Teil (meist weibliche Tiere) erst nach Ablauf von 6 Raupenstufen das Puppenstadium erreicht.

Larve VI: Die sechste Larvenstufe, die sich hauptsächlich aus weiblichen Raupen zusammensetzt, zeigt im Verlauf der empirischen Entwicklungsgeschwindigkeit und der Entwicklungsdauerkurve wieder Verhältnisse, die an die früheren Stadien erinnern. Die Darstellung in Abb. 9 gibt die diesbezüglichen Befunde wieder. Sie fußt auf insgesamt 67 Einzelbeobachtungen.

In der Temperaturstufe von 32 ° C traten lediglich Notverpuppungen auf mit folgendem Absterben der Versuchstiere. Das entsprechende voraufliegende Kurvenstück ist daher punktiert gezeichnet. Zwischen 20—25 ° C macht sich wiederum eine schwache konvexe Krümmung in der Geschwindigkeitskurve bemerkbar. Diese läßt sich im übrigen zwischen ca. 14—25 ° C näherungsweise durch eine Gerade ersetzen. Letztere führt auf einen t_a -Wert von 6,0 ° C. An Hand desselben läßt sich für die Hyperbelfunktion von Larve VI der Ausdruck berechnen:

$$T \cdot (t - 6,0) = 197 \pm 7.$$

Die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer liegt bei 25—25,5 ° C mit $10,6 \pm 1,7$ Tagen. Die längste kam bei 13 ° C mit $25,6 \pm 4,5$ Tagen zur Beobachtung. Brauchbare Deckung zwischen Hyperbel und empirischer Entwicklungsdauerkurve besteht im oben genannten Temperaturbereich von 14—25 ° C. Für die extrem niedere und extrem hohe Temperaturstufe, soweit in diesen noch normale Verpuppung erfolgte, verläuft die Hyperbel noch innerhalb des Streubereichs bzw. berührt denselben.

Wie schon erwähnt, ist das Material dieser Versuchsreihe nicht einheitlicher Beschaffenheit, insofern als es teils aus männlichen, teils aus weiblichen Raupen bestand. Letztere überwogen. Die Darstellung in Abb. 9 fußt auf Durchschnittswerten ohne Rücksicht auf einen etwaigen Einfluß der geschlechtlichen Zugehörigkeit der Raupen. Daß diese im Larvenstadium VI für die Entwicklungsdauer Bedeutung besitzt, konnte wenigstens für die beiden unteren Temperaturstufen von 13 ° C und 15,9 ° wahrscheinlich gemacht werden, deren Versuchsmaterial nach vollzogener Verpuppung mit Hilfe der bekannten Merkmale auf seine Geschlechtszugehörigkeit geprüft worden ist. Für die Entwicklungsdauer männlicher und weiblicher Raupen der Larve VI-Stufe ergaben sich dabei folgende Werte:

Temperatur	Entwicklungsdauer			
	♂ L. VI:	n:	♀ L. VI:	n:
13,0 ° C	19,7 Tage \pm 1,3	3	28,1 Tage \pm 2,8	7
15,9 ° C	16,3 Tage \pm 2,8	3	21,0 Tage \pm 0,8	9

Bestimmt man aus den zusammengehörigen Paaren von Mittelwerten den Quotienten k , so wird dieser für 13,0 ° C: $k = 2,7$; für 15,9 ° C: $k = 1,6$. Hier ist demnach zum mindesten im ersten Fall eine signifikante Differenz vorhanden, während sie für die Unterschiede der Mittelwerte bei 15,9 ° C nicht sicher erwiesen ist.

Es folgt hieraus, daß für niedrigere Temperaturen um 13 ° C die Entwicklungsdauer der männlichen Nonnenraupe vom VI. Stadium wesentlich kürzer ist als jene der weiblichen.

Puppe: Auch für die Puppe, deren Verhalten Abb. 10 wiedergibt — das Diagramm fußt auf insgesamt 128 Einzelbeobachtungen —, sind zunächst die Werte ohne Rücksicht auf die geschlechtliche Zugehörig-

keit zusammengefaßt.¹⁾ Die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei den früher besprochenen Stadien. Die Entwicklungsgeschwindigkeitsgrade fügt sich ziemlich zwanglos im Temperaturbereich von ca. 12—25 °C den empirischen Daten ein und führt zu einem t_d -Wert von 8,4 °C. Für die Thermalkonstante bzw. die Hyperbelfunktion dieses Stadiums folgt hiernach der Ausdruck:

$$T \cdot (t - 8,4) = 130 \pm 2.$$

Die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer liegt zwischen 28 bis 28,5 °C mit $7,7 \pm 7$ Tagen, die längste wurde bei 12,5 °C mit $31,8 \pm 2,5$ Tagen festgestellt.²⁾ Hyperbel (gestrichelt) und empirische Entwicklungsdauerkurve decken sich im oben genannten Temperaturbereich (12—25 °C) durchaus befriedigend (vgl. Abb. 9 unteres Bildfeld).

Während für die Entwicklungsdauer der Larve VI wahrscheinlich gemacht werden konnte, daß jene der männlichen Raupe kürzer ist als die der weiblichen, zeigten die Puppen entgegengesetztes Verhalten: So währte unterhalb 20 °C in 3 vergleichbaren Temperaturstufen die Dauer der männlichen Puppe $32,1$

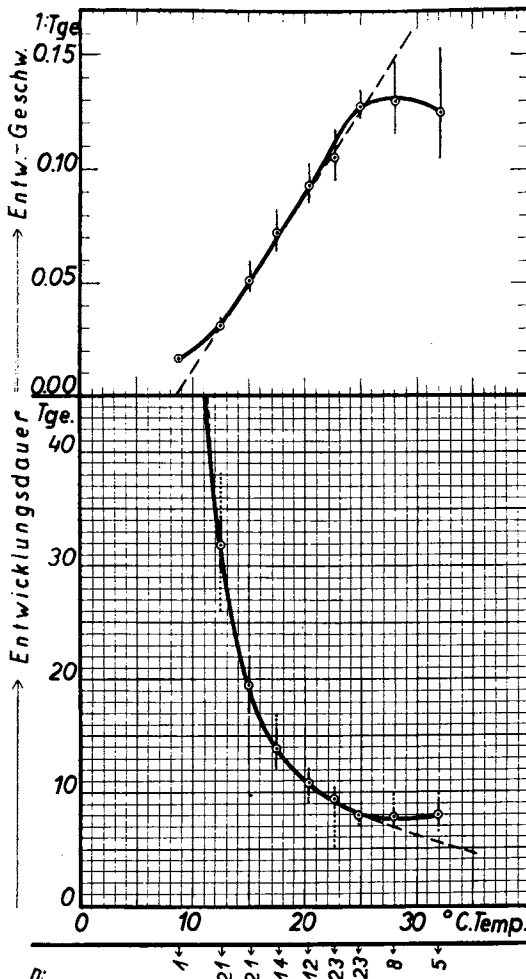


Abb. 10. Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit der Puppe (♂♀).

$\pm 3,9$ Tage, $21,3 \pm 1,5$ Tage und $16,0 \pm 1,3$ Tage. Die weibliche Puppe benötigte demgegenüber in den entsprechenden Temperaturstufen:

¹⁾ Auf den Einfluß des Geschlechtes auf die Gesamtentwicklungsdauer der Nonne wird weiter unten zurückgekommen.

²⁾ In der tiefen Temperaturstufe von 8 °C gelangte nur 1 Falter zum Schlüpfen. Hier währte die Puppenzeit insgesamt 99 Tage. Da jedoch dieses Exemplar verküppelt blieb, ist es oben außer acht gelassen.

30,7 ± 3,1 Tage; 18,5 ± 2,0 Tage und 12,3 ± 0,7 Tage. Eine deutliche „signifikante Differenz“ ist zwar hier nicht vorhanden, wenn die k-Werte als Maßstab zu Hilfe genommen werden, immerhin ist das gleichmäßige Verhalten in den 3 Stufen ein Zeichen, daß doch geringe Unterschiede in der Puppendauer bei Männchen und Weibchen bestehen, und zwar in der Weise, daß die männliche Puppe bei kühleren Temperaturen eine längere Entwicklungszeit beansprucht als die weibliche. Oberhalb 20° C herrschte mehr oder minder weitgehende Über-

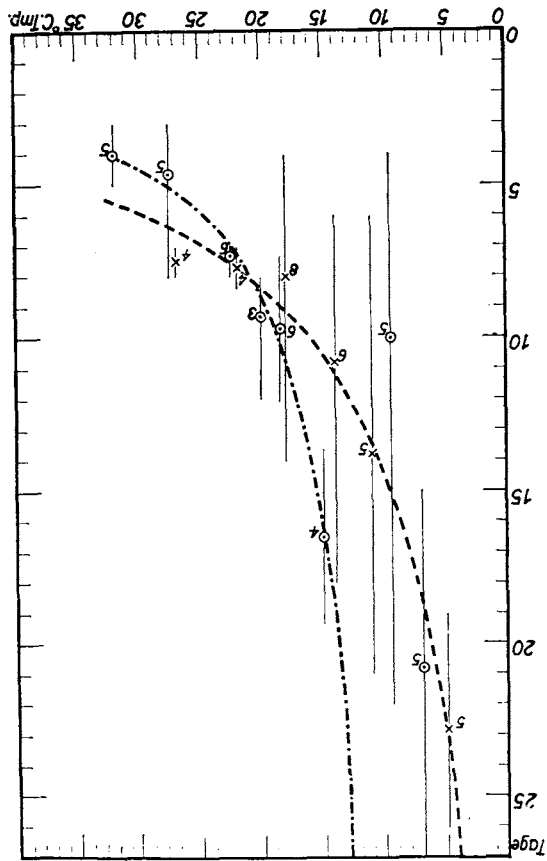


Abb. 11. Lebensdauer der Falter. (○) mittlere Lebensdauer der ♂♂; (×) mittlere Lebensdauer der ♀♀; — theoretische Lebensdauerkurve der ♂♂; - - - theoretische Lebensdauerkurve der ♀♀.

einstimmung in die Entwicklungsdauer der Puppen beider Geschlechter. —

Lebensdauer der Fal-

ter: Die vorhandenen

Daten über die Lebens-

dauer der Falter unter

verschiedenen Tempe-

raturen (und bei Luft-

feuchtigkeitsgraden zw-

ischen 70—80%) lassen

sich nicht so klar in eine

Freiandkurve einord-

nen, wie jene der bisher

betrachteten Stadien. Es

hängt dies vermutlich

mit der geringeren Zahl

von Einzelbeobachtungen

dieser Versuchsserie zu-

sammen (39 ♀♀; 32 ♂♂).

Aus diesem Grunde

wurde auch von einer

Berechnung der Stan-

dardabweichung Abstand

genommen. Abb. 11 ent-

hält die festgestellten

Mittelwerte der Lebens-

dauer für ♀♀ (○) und

♂♂ (×) gesondert, so-

wie die jeweilige Va-

riationsbreite. Die Zif-

fern neben den Mittel-

werten beziehen sich auf die Anzahl der jeweiligen

Beobachtungen. Die Lebensdauerabhängigkeit der ♀♀ Falter läßt sich oberhalb 15° C annähernd durch eine Hyperbel zum Ausdruck bringen (—). Ihre Formel lautet:

$$T \cdot (t - 9,4) = 91 \pm 5.$$

Die kürzeste mittlere Lebensdauer der ♀♀ wurde bei 32 °C mit 4 Tagen, die längste bei ca. 7 °C mit 21 Tagen beobachtet.

Die Lebensdauer der ♂♂ ist in ihrem ganzen Verlauf mit brauchbarer Annäherung durch eine Hyperbel ausdrückbar. Deren Formel lautet:

$$T \cdot (t - [-3,5]) = 195 \pm 15.$$

Für die Männchen lag die kürzeste mittlere Lebensdauer bei 27 °C mit 7,5 Tagen; für ihre längste wurde bei 5 °C 22,8 Tage ermittelt.

Der Vergleich des Kurvenverlaufs für männliche und weibliche Lebensdauer läßt erkennen, daß unterhalb 20 °C die ♀♀ erheblich länger leben als die ♂♂. Oberhalb 20 °C verwischen sich diese Verhältnisse. (Da das Stück der männlichen Lebensdauerkurve in diesem letzteren Bereich nur auf einem Mittelwert aus 4 Einzelbeobachtungen fußt, kann ihm keine grundsätzliche Bedeutung beigemessen werden.) Erwähnt sei schließlich, daß sowohl die ♂♂ als auch die ♀♀ dieser Versuchsreihe ihre geschlechtliche Tätigkeit nicht ausübten.

Embryonalentwicklung des Eies: Bekanntlich setzt beim Nonnenei nach vollzogener Ablage die Embryonalentwicklung ein, die normalerweise noch im selben Herbst zum Abschluß kommt. Das Ei durchläuft dabei eine Verfärbung von weißgrau über rötlichbraun bis schwarzgrau bzw. schwarzbraun. Im letzteren Zustand ist die Embryonalentwicklung abgeschlossen und der Embryo durch die durchscheinende Eihülle deutlich erkennbar.

Der geschilderte Übergang ist ein allmählicher. Infolgedessen ist eine genaue Erfassung der Dauer der Embryonalentwicklung schwer möglich. Die im folgenden mitgeteilten Daten, die jeweils auf der Beobachtung einiger hundert Nonneneier beruhen, geben daher nur ungefähre Anhaltspunkte. Es beträgt die Embryonalentwicklungsdauer des Nonneneies bei:

3—4 °C	6—8 °C	12 °C	15 °C	18 °C
—	ca. 150 Tage,	ca. 50 Tage,	ca. 30 Tage,	ca. 20 Tage.

Diese Zeiten decken sich im großen ganzen mit dem, was aus dem Freiland über die Embryonalentwicklungszeit des Nonneneies bekannt ist. Unter normalen Wetterverhältnissen mit Durchschnittstemperaturen für August von ca. 14—15 °C pflegt sie hier im Laufe des September rund 6 Wochen nach der Ablage beendet zu sein.

Da die obigen etwas unsicheren Daten zur Embryonalentwicklungsdauer des Nonneneies nur für einen beschränkten Temperaturbereich vorliegen, erscheint es angebracht, für diesen Abschnitt der Entwicklung einen Durchschnittswert für t_a einzusetzen, wie er sich aus der Gesamtentwicklung der Nonne ableitet. Wie weiter unten gezeigt werden wird, beträgt er $t_a = 6,8$ °C. Kombiniert man ihn mit den obigen Entwicklungszeiten, so folgt mit grober Annäherung für die Thermalkonstante der Embryonalentwicklung der Wert 240. Die entsprechende Hyperbelfunktion lautet dann $T \cdot (t - 6,8) = 240$. —

In diesem Zusammenhang sei kurz die Frage berührt, ob Nonneneier, die im Herbst infolge mangelnder Temperatur ihre Embryonalentwicklung nicht mehr zum Abschluß bringen konnten, in der Lage sind, diese im folgenden Frühjahr im Anschluß an die Überwinterung nachzuholen. Entsprechendes Eimaterial mit rotbraunem Farbton und mehr oder minder deutlichen Anzeichen begonnener Embryonalentwicklung wird gelegentlich beim „Probeeiern“ im Winter oder Vorfrühling im Freien gefunden. Normalerweise dürfte es aus verspäteten Eiablagen stammen.

Ein Eihaufen von 25 Stück derartiger rotbrauner Eier mit verspätet begonnener Embryonalentwicklung (Herkunft: Forstamt Mitterteich) wurden am 3. April 1933 zugleich mit einer Kontrollprobe von 30 Nonneneiern mit normal abgeschlossener Embryonalentwicklung einer Temperatur von 17 °C (und 76 % relativer Luftfeuchtigkeit) ausgesetzt. Während die normalen Eier der Kontrolle sämtlich schlüpften, gelangte von den roten Eiern mit begonnener Embryonalentwicklung kein einziges zum Abschluß der Entwicklung bzw. zum Schlüpfen.

Es ist demnach anzunehmen, daß Nonneneier, die ohne abgeschlossene Embryonalentwicklung in die Überwinterung treten, späterhin sämtlich zugrunde gehen. Fortsetzung und Abschluß dieser Entwicklung im folgenden Frühjahr scheint bei ihnen nicht möglich zu sein.

III. Die Totalentwicklung.

a) Die Gesamtentwicklungsdauer, dargestellt als Summe der Teilprozesse ist im Diagramm Abb. 12 wiedergegeben. Es umfaßt eine Zusammenstellung der Einzelkurven vom Schlüpfen des Eies angefangen bis zum Tode des ♀ Falters. Das Bild entsteht durch Addition der empirischen Entwicklungsdauerkurven der einzelnen Stadien, wie sie in Abb. 4—10 niedergelegt sind. (Lediglich für die Lebensdauer der ♀ Falter ist aus Abb. 11 die entsprechende theoretische Kurve zugrunde gelegt.)

In der Darstellung bedeuten L_1 den Zeitpunkt, an dem bei entsprechenden Temperaturen im Durchschnitt die erste Häutung der Raupen einsetzt. L_2 zeigt den entsprechenden Zeitpunkt der zweiten Häutung an usw. $P \text{ ♂♀}$ gibt den Durchschnittszeitpunkt wieder, an dem das Schlüpfen der Falter eintrat, $F♀$ endlich jenen des Ablebens der weiblichen Falter. Der Übersichtlichkeit wegen sind Streuung und Variationsbreite nicht eingezeichnet.

Das Diagramm ist in erster Linie für praktische Zwecke bestimmt. Für seinen Gebrauch gelten die Erläuterungen, die bei der entsprechenden Darstellung der Entwicklungsdauer der Kieferneule gegeben wurden.¹⁾ Im Gegensatz zu jener ist das vorliegende für die Nonne geltende Diagramm wesentlich besser fundiert. Insbesondere gilt dies

¹⁾ Zwölfer (44).

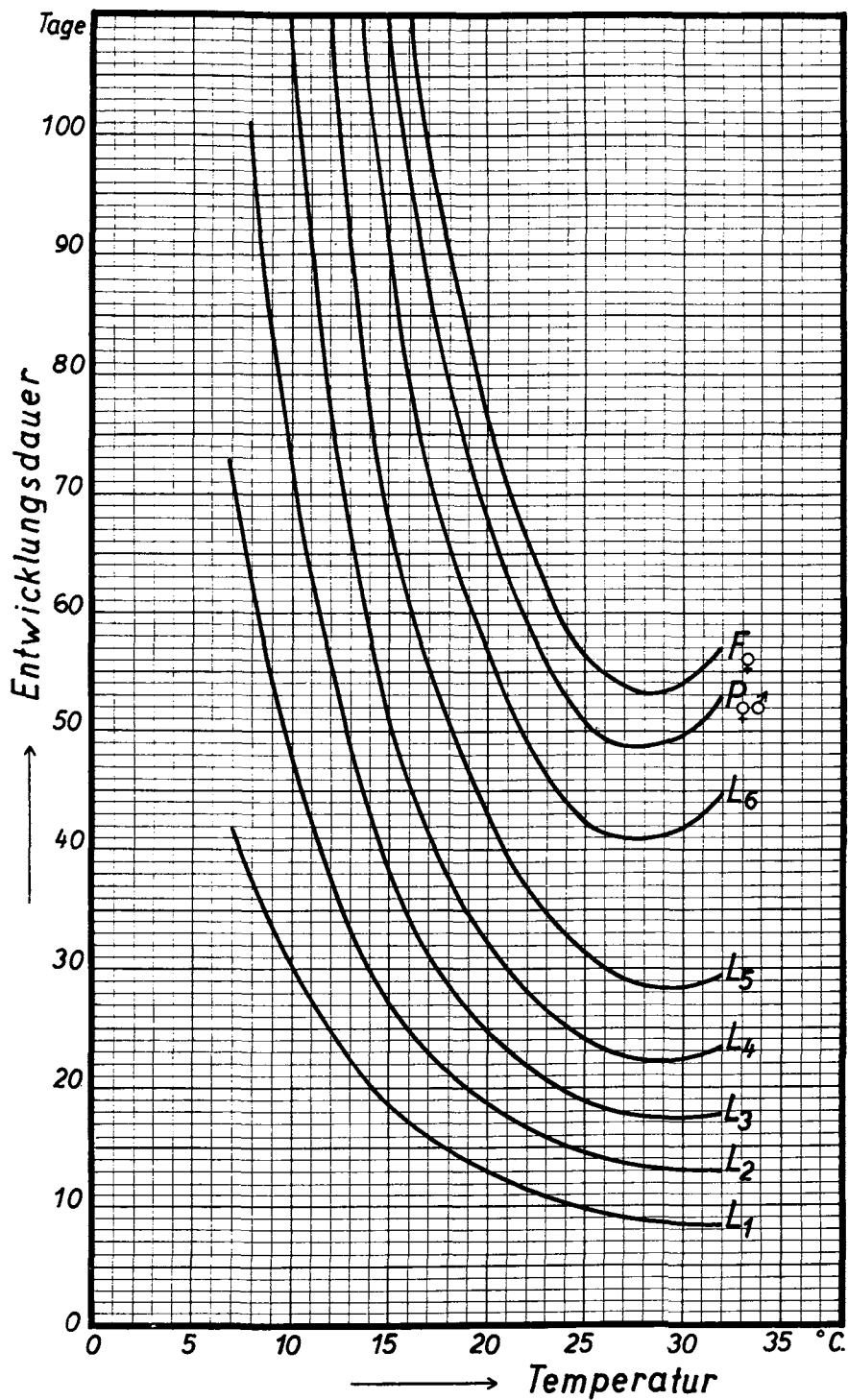


Abb. 12. Totalentwicklungsdauer vom Schlüpfen der Larve I bis zum Tode der Falter (♀), dargestellt als Summe der Partialprozesse. (Näheres im Text.)

für die älteren Stufen. Auch umfaßt es einen größeren Temperaturbereich.

Die kürzeste Gesamtentwicklung vom Schlüpfen des Eies bis zum Schlüpfen des Falters liegt hiernach bei ca. 28°C und beträgt 49 Tage. Bis zum Tode des weiblichen Falters gerechnet würde die kürzeste Zeit bei 28°C 53 Tage betragen. —

b) Gesamtentwicklung bei durchlaufender Zucht: Mehr von theoretischem Interesse ist die Frage, welche Zeiten die Gesamtentwicklung der Nonne bei durchlaufender Zucht vom Eischlüpfen bis zum Erscheinen der Imago unter verschiedenen Temperaturen beansprucht und ob diese grundsätzlich von jener abweicht, wie sie bei Summierung der Teilprozesse resultiert.

Abb. 13 enthält entsprechende Daten (ausgezogene Linien), die hier zunächst ohne Rücksicht auf die geschlechtliche Zugehörigkeit der Versuchstiere zusammengefaßt sind, und vom Schlüpfen des Eies bis zum Schlüpfen des Falters reichen. Die Darstellung fußt auf Versuchen bei 6 verschiedenen Temperaturstufen. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang, daß außerhalb der Temperaturbereiche eine durchlaufende Zucht bis zum normalen Schlüpfen der Falter nicht gelang.

Die kürzeste Gesamtentwicklungszeit liegt hier ebenfalls bei rund $28\text{--}29^{\circ}\text{C}$, beträgt aber 51 Tage. Sie währt somit rund 2 Tage länger als jene bei Summierung der Einzelprozesse. Überträgt man die entsprechende Kurve dieser letzteren aus Abb. 12 (Puppe ♂♀) in Abb. 13 (gestrichelte Linie), so scheint zunächst, als ob bei durchlaufender Zucht grundsätzlich andere Verhältnisse vorliegen als bei Addition der Entwicklungs-

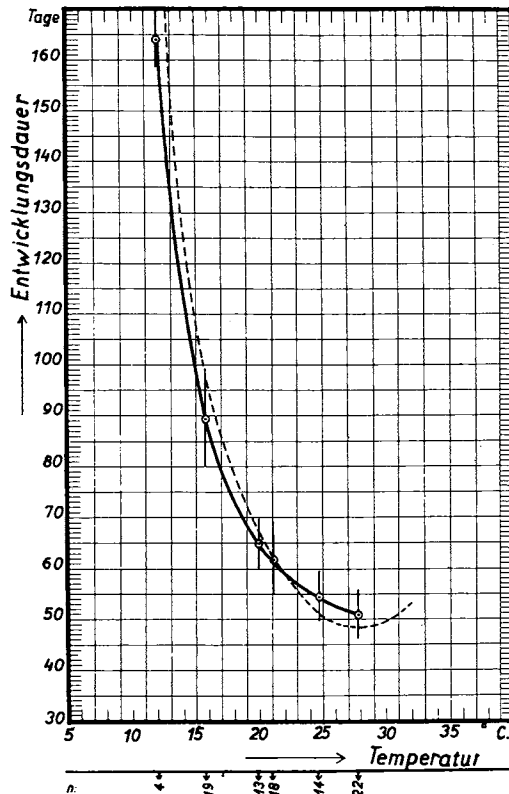


Abb. 13. Totalentwicklungsdauer vom Schlüpfen der Larve I bis zum Schlüpfen des Falters bei durchlaufender Zucht unter verschiedenen Temperaturen (—), nebst Mittelwert und Variationsbreite. (Gestrichelte Kurve: Totalentwicklung vom Schlüpfen der Larve I bis zum Schlüpfen des Falters bei Summierung der Partialprozesse.)

dauer der Einzelprozesse. Unterhalb rund 24°C sind die Entwicklungszeiten bei durchlaufender Zucht sämtlich kürzer, oberhalb dieser Temperatur länger als jene Werte, wie sie durch die Summenkurve dargestellt wird.

Prinzipielle Bedeutung dürfte der Erscheinung jedoch kaum zukommen: Sie findet eine plausible Erklärung in dem Umstand, daß bei durchlaufender Zucht in den Temperaturen unterhalb 20°C die männlichen Versuchstiere über-

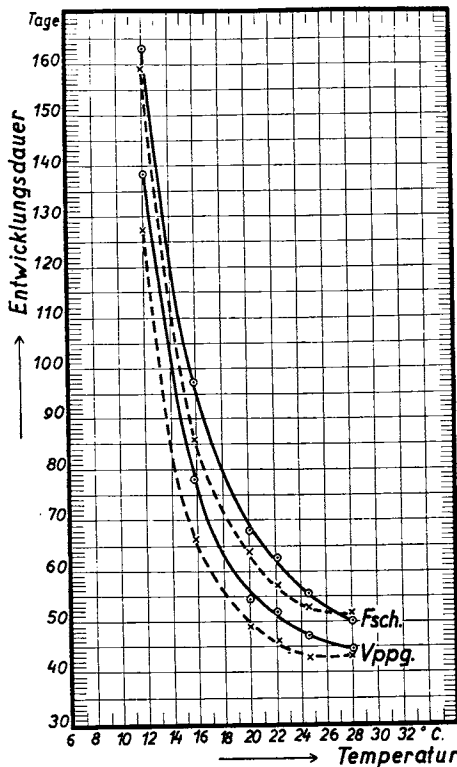


Abb. 14. Entwicklungsdauer vom Schlüpfen der Larve I bis zur Verpuppung (Vppg.) und bis zum Falterschlüpfen (Fsch.) getrennt für Männchen (X — — —) und Weibchen (⊙ — — —).

wogen, während für die oberen Temperaturstufen bei Abschluß der Versuche der Anteil der ♀♀ sich erheblich größer erwies als jener der ♂♂. Die beiden Geschlechter beanspruchen aber in ihrer Gesamtentwicklung bei durchlaufender Zucht verschiedene Zeiten, wie dies aus Abb. 14 hervorgeht. Ihr ist zu entnehmen, daß sowohl die Verpuppung der männlichen Raupen als auch das Schlüpfen der männlichen Falter bei entsprechenden Temperaturen deutlich jenem der weiblichen Tiere vorausseilt. Die Nonne ist demnach ausgesprochen protandrisch, wie das auch durch zahlreiche Freilandbeobachtungen schon belegt ist.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Gesamtent-

wicklungsdauer der Nonne bei durchlaufender Zucht unter verschiedenen Temperaturbedingungen wahrscheinlich grundsätzlich mit jener übereinstimmt, die bei Summierung der Einzelprozesse resultiert. Es ist dies in letzter Konsequenz eine gewisse Bestätigung der Richtigkeit des Gedankens, der der Temperatursummenregel zugrunde liegt.

c) Ist die Gesamtentwicklung der Nonne als Hyperbelfunktion darstellbar? Für die Einzelprozesse vom Einschlüpfen bis zur Erreichung des Imaginalstadiums konnte im Vorausgehenden gezeigt werden, daß sie im großen ganzen befriedigend und für einen relativ großen Temperaturbereich durch eine Hyperbel ausdrückbar sind. Da hierbei das Temperaturintervall,

für das Übereinstimmung von Hyperbel und empirischer Kurve herrschte, von Fall zu Fall wechselte, gilt dies nicht ohne weiteres auch für die Gesamtentwicklungsdauer.

Legt man der letzteren die Daten der P-♂♀-Kurve aus Abb. 12 zugrunde, so resultiert eine Geschwindigkeitskurve, die nur in einem Bereich von ca. 13 bis 24 ° C durch eine Gerade ausdrückbar ist. Ihre Verlängerung schneidet die Temperaturachse bei 6,8 ° C, welcher Punkt demnach dem durchschnittlichen t_a -Wert der Gesamtentwicklung entspricht. Der Temperaturbereich, in dem die empirische Geschwindigkeitskurve durch eine Gerade — die Hyperbelreziproke — dargestellt werden kann, stimmt bekanntlich mit jenem Temperaturabschnitt überein, bei dem Deckung zwischen Hyperbel und empirischer Entwicklungsdauer besteht. Er ist für die Gesamtentwicklung der Nonne mit 13—24 ° C relativ beschränkt. Die Verwendung einer Hyperbelfunktion für die Gesamtentwicklung zum Studium gewisser bevölkerungswissenschaftlicher Fragen ist demnach bei der Nonne nicht angebracht. Richtig ist es für solche Fälle, bei dieser Art die Funktionen der Einzelprozesse heranzuziehen, wie das auch im weiteren Verlauf dieser Untersuchung geschehen ist.

Man darf das hier für die Nonne Gesagte nicht ohne weiteres verallgemeinern. Es gilt wahrscheinlich nur für solche Arten, deren Gesamtentwicklung in freier Natur sich über einen längeren Zeitraum erstreckt und deren einzelne Stadien infolgedessen an ihrem natürlichen Biotop unter grundsätzlich verschiedenen Temperaturverhältnissen aufwachsen. Es ist anzunehmen, daß diese Stadien in ihrer Reaktionsweise bis zu einem gewissen Grade den Änderungen jener Umweltbedingungen angepaßt sind, die im natürlichen Biotop während ihrer normalen Erscheinungszeit herrschen. So wird ein Stadium, das in die Frühjahrsmonate fällt, anders auf niedere Temperaturen reagieren als ein solches, das im Hochsommer auftritt usw.

Die Unterschiede für die t_a -Werte, wie sie sich für die einzelnen Entwicklungsstufen der Nonne ergaben, dürften zum Teile hiermit zusammenhängen. So zeigten die Frühjahrsstadien (Ei und Larve I) t_a -Werte zwischen rund 3—5 ° C. Die in den Vorsommer fallende Larve II besitzt einen t_a -Wert von 5,7 ° C. Die älteren Stufen (Larve III — Puppe einschließlich), deren Auftreten in die warmen Sommermonate fällt, wiesen t_a -Werte zwischen rund 6—8,4 ° C auf. Für die relativ gut durch experimentelle Daten belegten Hyperbelfunktionen der Einzelprozesse ergeben sich im Extrem Unterschiede der t_a -Werte von 3,2 ° C auf der einen und 8,4 ° C auf der anderen Seite. (Von der Lebensdauerhyperbel der Falter, die weniger gut fundiert ist, ist hierbei abgesehen.)

Auch die untere Temperaturgrenze, bei der zwischen Hyperbel und empirischer Entwicklungskurve noch Deckung besteht, steigt dem zeitlichen Auftreten der Stadien entsprechend von Stufe zu Stufe. Für das im Frühjahr erfolgende Eischlüpfen lag sie bei 7,5 ° C, für die folgende Larve I bei 10 ° C; für Larve II bei rund 11 ° C; für die Sommerstadien Larve III bis Puppe endlich bei 11—13 ° C. erinnert man sich in diesem Zusammenhang, daß nach der herrschenden Auffassung — und ihre Gültigkeit ließ sich auch für die Nonne bestätigen — die Hyperbel innerhalb eines „vitalen Temperaturbereichs“ die Ent-

wicklungsdauerabhängigkeit annähernd richtig wiedergibt, so erscheinen diese Verhältnisse verständlich und bedürfen keines weiteren Kommentars.

d) Die Thermalkonstante („Temperatursumme“) der Gesamtentwicklung: Nachdem oben gezeigt wurde, daß bei der Nonne die Hyperbel als Ausdruck der Gesamtentwicklung (bis zum Schlüpfen der Falter) nur innerhalb eines beschränkten Temperaturbereichs Gültigkeit besitzt, ist es zwecklos, die aus der Summierung der Einzelprozesse resultierende Gesamtzeit zur Berechnung einer Thermalkonstanten zu benutzen. Richtiger erscheint es in diesem Fall, die Temperatursumme der Gesamtentwicklung durch Addition der Thermalkonstanten der Teilprozesse zu ermitteln. Dies ist im folgenden durchgeführt:

Ei (Schlüpfperiode)	T. (t — 4,9) = 65 ± 1
Larve I . . .	T. (t — 3,2) = 217 ± 2
Larve II . . .	T. (t — 5,7) = 84 ± 2
Larve III . . .	T. (t — 7,2) = 84 ± 3
Larve IV . . .	T. (t — 7,6) = 90 ± 4
Larve V . . .	T. (t — 7,8) = 132 ± 3
Larve VI . . .	T. (t — 6,0) = 197 ± 7
Puppe ♂♀ . . .	T. (t — 8,4) = 130 ± 2
Ei (Embryonalzeit)	T. (t — 6,8) $\simeq 240$
<hr/>	
Sa.: 1239 ± 10	

In dieser Zusammenstellung ist die Lebensdauer der Falter unberücksichtigt geblieben, da sie mit der Entwicklungsdauer im engeren Sinne nichts zu tun hat. Auch für eine Präovipositionsperiode erübrigt es sich einen besonderen Wert einzusetzen, da eine solche bei der Nonne nicht deutlich in Erscheinung tritt.

Was die Genauigkeit der Thermalkonstanten der Teilprozesse anbetrifft, so ist sie für die Vorgänge bis zum Schlüpfen der Falter vergleichsweise befriedigend. Die entsprechenden mittleren Fehler betragen im Höchstfall rund 4 % (so bei Larve IV mit 90 ± 4). Unsicher dagegen ist, wie schon früher erwähnt, die Thermalkonstante oder Temperatursumme der Embryonalentwicklung mit 240. Bei dieser wurde von einer Bestimmung des mittleren Fehlers Abstand genommen, da nur 3 Werte zur Berechnung zur Verfügung standen. Unter Berücksichtigung dieser Unsicherheit wird man demnach die Standardabweichung für die Thermalkonstante der Gesamtentwicklung etwas höher anzusetzen haben als mit ± 10 , welcher Wert sich nach der bekannten Formel berechnet.¹⁾ Schätzungsweise dürfte sie ± 40 betragen.²⁾ Man kann demnach die Thermalkonstante oder Temperatur-

¹⁾ $\mu = \sqrt{\mu_1^2 + \mu_2^2 + \mu_3^2 + \dots + \mu_n^2}$.

²⁾ Wenn Variationsbreite oder Streuung der Einzelprozesse berücksichtigt werden, dann wird diese Standardabweichung noch erheblich größer als oben angegeben. Eine Durchführung der gesamten Berechnungen auf dieser Grundlage mußte indessen aus technischen Gründen unterbleiben.

summe für die gesamte Entwicklung der Nonne (unter Einschluß der Embryonalzeit) im großen und ganzen durch den Wert zum Ausdruck bringen:

$$\text{Gesamttemperatursumme} = 1240 \pm 40.$$

Sedlaczek (30), der das Verhalten der Nonne an Hand von Freilandbeobachtungen und meteorologischen Daten studierte, gibt an, daß für ihre Larven- und Puppenentwicklung in den Monaten Mai, Juni, Juli eine wirksame Temperatursumme von über 1500 (Tagesgraden) erforderlich sei. Dieser Wert ist im Sinne der alten Temperatursummenregel durch einfache Addition der Tagesgrade berechnet. Er ist somit mit den vorliegenden Zahlen, die auf experimentellen Daten fußen, und nach der verbesserten Blunckschen Temperatursummenregel (2) unter Berücksichtigung des t_a -Wertes (sogenannter „Entwicklungsnullpunkt“) ermittelt worden sind, nicht vergleichbar. Die Larven- und Puppenzeit der Nonne, also ohne die Eiperiode im Frühjahr und Herbst, erfordert nach den obigen Zahlen eine Temperatursumme von rund 930. Der Wert ist erheblich geringer als der von Sedlaczek genannte. Er stellt, ebenso wie jener für die Gesamtentwicklung (mit Einschluß der Eizeit) von 1240 die eigentliche „effektive Temperatursumme“ vor, insofern als bei beiden Zahlen die t_a -Werte, unterhalb deren die Temperaturen für die Entwicklung im wesentlichen unwirksam bleiben, berücksichtigt wurden.

IV. Nahrungsqualität und Entwicklungsdauer.

Zwecks Feststellung, inwieweit die Nahrungsqualität die Entwicklungsdauer der Nonne (bei sonst gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen) zu beeinflussen vermag, wurden zunächst 4 Einzelversuche mit Larve I in jeweils doppelter Wiederholung angesetzt. Als Nahrung wurde in den beiden Versuchsreihen gereicht: Fichte (Maitriebe), Kiefer (treibende Knospen), Buche (junge Blätter), Lärche (frische Maitriebe). Die Versuchstiere wurden bis zur Häutung durchgehend in jedem Einzelversuch mit ein und derselben Futterart ernährt. Im übrigen liefen die Einzelversuche bei Temperaturen von

Versuchsreihe	Fichte	Kiefer	Buche	Lärche
I { n = . . .	99	80	31	61
I { M = . . .	14,9 ± 3,2 Tage	16,0 ± 2,9 Tage	16,0 ± 1,8 Tage	19,0 ± 4,6 Tage
II { n = . . .	79	40	9	33
II { M = . . .	16,9 ± 3,6 Tage	17,3 ± 3,3 Tage	16,7 ± 3,4 Tage	18,8 ± 4,1 Tage
Insgesamt { n = . . .	178	120	40	94
Insgesamt { M = . . .	15,8 ± 3,5 Tage	16,4 ± 3,1 Tage	16,1 ± 2,1 Tage	18,9 ± 4,4 Tage
Variationsbreite { kürzeste Zeit	10 Tage	12 Tage	14 Tage	12 Tage
Variationsbreite { längste Zeit	25 Tage	27 Tage	25 Tage	33 Tage

17—18 °C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 98—100 %.¹⁾ Ihre Ergebnisse sind in der vorstehenden Tabelle zusammengestellt:

Faßt man hier lediglich die Mittelwerte der beiden Versuchsreihen und jene des Gesamtdurchschnittes ins Auge, so scheint ohne weiteres ein deutlicher Einfluß der Nahrungsqualität auf die Entwicklungsdauer des ersten Larvenstadiums vorzuliegen. Berücksichtigt man indessen die relativ große Standardabweichung der Einzelversuche nach den strengen Regeln der mathematischen Statistik, so wird diese Schlußfolgerung problematisch! In keinem einzigen Fall läßt sich — selbst wenn man die extremsten Mittelwerte von Fichte mit $14,9 \pm 3,2$ Tagen auf der einen Seite und Lärche mit $19,0 \pm 4,6$ Tagen auf der andern Seite einander gegenüberstellt — mit Sicherheit eine „signifikante Differenz“ nachweisen.

Da indes für Lärche sowohl Standardabweichung als auch Variationsbreite einen erheblich größeren Wert besitzen als für Fichte, Kiefer und Buche — für welche letzteren sie sich annähernd in denselben Grenzen bewegen — dürfte der Lärche als Nährpflanze doch wohl ein gewisser verzögernder Einfluß auf die Entwicklungsdauer zukommen. Sicher nachweisbar ist er allerdings bei Berücksichtigung lediglich des ersten Stadiums nicht.

Der Gedanke lag nahe, daß bei durchlaufender Zucht an verschiedenen Nährpflanzen bis zur Erreichung des Puppenstadiums etwa vorhandene Unterschiede deutlicher in Erscheinung treten. Ein entsprechend groß angelegter Versuch mußte leider ergebnislos abgebrochen werden, da von ihm wegen Auftretens der Polyederkrankheit keine einwandfreien Ergebnisse mehr zu erwarten waren.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auf Grund von Fütterungsversuchen mit Fichte, Kiefer, Buche und Lärche an Larve I unter übereinstimmenden Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbedingungen die ersteren 3 Nährpflanzen keinen bemerkenswerten Einfluß auf die Entwicklungsdauer zeigen, während bei Lärche als Nahrung scheinbar eine geringe Verzögerung der Entwicklungsdauer eintritt.

V. Mortalität und Entwicklungsdauer.

Aus den vorhandenen Versuchsreihen sei hier als Beispiel nur jene der Eimortalität und der Schlüpfdauer des Eies vergleichend gegenübergestellt. Da bei ihr infolge Wegfalls der täglichen Fütterung usw. keinerlei Fehlerquellen entstehen, gibt sie das Wesen der Erscheinung am deutlichsten wieder:

¹⁾ Auf die Mitteilung der Ergebnisse von weiteren 16 Einzelversuchen mit Larve I zur Frage des Nahrungseinflusses, die jedoch bei anderen Luftfeuchtigkeitswerten angesetzt waren, sei hier verzichtet. Da bei diesen die verschiedenartige Änderung der Turgeszenz von Fichte, Kiefer, Buche und Lärche in trockener Luft als Fehlerquelle in Erscheinung trat, sind ihre Resultate nicht einwandfrei vergleichbar.

In Abb. 15 (A, B, C) sind zunächst für 3 verschiedene Luftfeuchtigkeitsstufen, und zwar 100 % (15 A), 70—80 % (15 B) und 30—40 % (15 C) die jeweils empirisch ermittelten Schlüpfdauerkurven eingezeichnet (— · — · —). Jede der 3 Figuren enthält gleichzeitig die entsprechende theoretische Hyperbelkurve (——). Den Abbildungen ist zu entnehmen, daß der Deckungsbereich von theoretischer und empirischer Kurve sich je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen des Experimentes ändert. Er liegt für:

100 %	relativer Luftfeuchtigkeit zwischen rund	7,5—22 °C
70—80 %	„ „ „ „	8,5—20 °C
30—40 %	„ „ „ „	9,5—20 °C

Die rechte Ordinatenachse gibt in den 3 Einzeldarstellungen den Maßstab der Mortalitätsprozente an, wie sie von Fall zu Fall zur Beobachtung gelangten. Die entsprechenden Punkte (o) sind durch gestrichelte Linien verbunden.

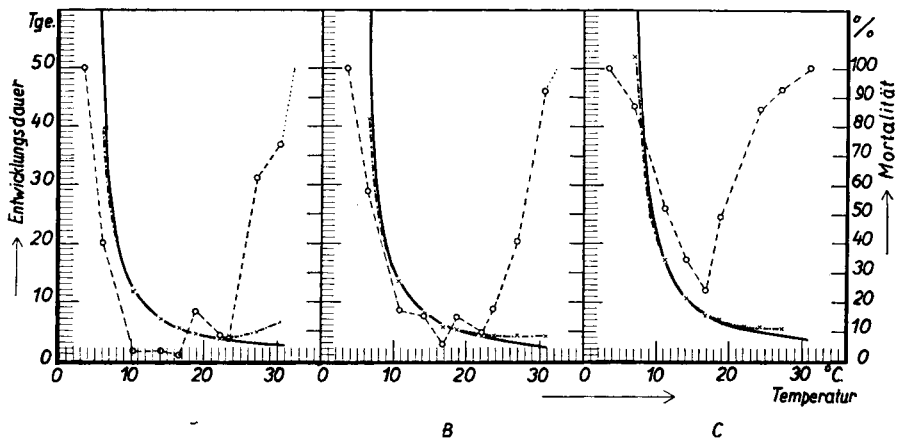


Abb. 15. Schlüpfdauer des Eies und Mortalität. (Näheres im Text.)

Vergleicht man den Verlauf dieser Mortalitätslinien mit jenem der Schlüpfkurve des Eies, so fällt zunächst auf, daß der Bereich geringster Sterblichkeit nicht mit jenem der kürzesten Entwicklungsdauer zusammenfällt. Er liegt vielmehr in einer mittleren Temperaturzone, die demnach die günstigsten vitalen Bedingungen umfaßt.

Das Ergebnis deckt sich im wesentlichen mit den Befunden, die Kozhantschikov (16, 17) kürzlich veröffentlichte. Sie sind — was besonders bemerkenswert ist — auf grundsätzlich anderer experimenteller Basis gewonnen worden (Herzschlagfrequenz usw.). Auch dieser Autor folgert, daß nicht jene Temperaturen, in denen gewisse physiologische Prozesse am raschesten ablaufen, dem Optimum der Bedürfnisse der Art entsprechen. Der Bereich liegt vielmehr auch nach ihm in einer mittleren Temperaturzone, die einen gleichmäßigen Ablauf der Prozesse gewährleistet.

Weiterhin geht aus den 3 Teilbildern (Abb. 15 A, B und C) hervor, daß Hyperbel und empirische Schlüpfkurve in jenem Bereich in brauchbarer Deckung stehen, in dem die relativ geringste Sterblichkeit auftritt: Da, wo die Mortalität etwa unter 25 % liegt, ist im großen ganzen noch befriedigende Übereinstimmung vorhanden.¹⁾ Außerhalb dieser Zone laufen theoretische und empirische Kurve mehr oder minder auseinander. Es bestätigt dieses Verhalten somit die Gültigkeit der herrschenden Auffassung, wonach die Hyperbel innerhalb eines „vitalen Temperaturbereiches“ die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur in befriedigender Weise auszudrücken vermag.

Im Prinzip ähnlich — wenn auch nicht ganz so überzeugend wie bei obigem Beispiel — lagen die entsprechenden Verhältnisse zwischen Larvensterblichkeit und larvaler Entwicklungsdauer, worauf in diesem Zusammenhang nur kurz hingewiesen sei.

VI. Folgerungen aus den dargelegten Ergebnissen.

In den vorausgehenden Abschnitten sind die Ergebnisse umfangreicher experimenteller Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsdauer der Nonne zusammengestellt. Ihre Auswertung führte zur Auffindung gewisser „artspezifischer Konstanten“, so der t_a -Werte der Entwicklung („Entwicklungsnullpunkt“) und der Thermalkonstanten bezw. der Temperatursumme. Daß der allgemeinen Nutzbarmachung dieser Zahlen für praktische und theoretische Zwecke Schwierigkeiten im Wege stehen, darf nicht übersehen werden.

Zunächst sind es Bedingtheiten genotypischer Art, die eine allgemeine Verwendbarkeit dieser Konstanten beeinträchtigen. Schon der Umstand, daß jedes Entwicklungsstadium, wie gezeigt werden konnte, seinen besonderen t_a -Wert besitzt, und daß bei der Nonne mit einem Durchschnittswert dieser Größe für die Gesamtentwicklung nicht viel anzufangen ist, erschwert das praktische Arbeiten mit den Zahlen, wenn es ein solches auch keineswegs ausschließt. Wichtiger erscheinen in diesem Zusammenhang Goldschmidts (10) Erfahrungen beim Schwammspinner, denen zufolge bei verschiedenen geographischen Rassen einer Art mit gewissen Unterschieden der „Konstanten“ gerechnet werden muß. Endlich legen die Ergebnisse Kühns (18, 19) an *Ephestia Kühniella* die Vermutung nahe, daß auch für Insektenpopulationen ein und derselben Herkunft je nach der Generation gewisse Schwankungen der „Konstanten“ eintreten werden. Es hängt dies wahrscheinlich mit dem Umstand zusammen, daß in freier Natur auftretende Populationen keine reinen Linien im Sinne der Genetik zu sein pflegen. Je nach den Schicksalen

¹⁾ Ob dieser Mortalitätsgrenzenwert auch bei anderen Arten, bezw. anderen Entwicklungsstufen gilt, sei dahingestellt.

einer Generation wird innerhalb einer Population der Anteil bald der einen, bald der anderen Linie mehr in den Vordergrund treten und damit die Durchschnittswerte der „Konstanten“ entsprechend beeinflussen. Der Begriff der „artspezifischen Konstanten“ ist unter diesen Umständen kaum scharf zu erfassen.

Aber auch *paratypische Faktoren* nicht thermischer Art können die Entwicklungsdauer und damit t_{α} -Wert und Thermalkonstante bis zu einem gewissen Grad abändern, so insbesondere die Luftfeuchtigkeit, sodann Qualität und Quantität der Nahrung. Gerade die letztere kann bei manchen polyphagen Arten für die Entwicklungsdauer bekanntlich außerordentlich bedeutungsvoll werden.

Im besonderen Fall der Nonne, mit der wir es hier zu tun haben, dürfte allerdings die Wirkung der Luftfeuchtigkeit im natürlichen Biotop nicht wesentlich sein. Hier sind Schwankungen der Luftfeuchtigkeitsgrade im Bereich von 50—100 % die Regel. Von diesem Intervall aber konnte (wenigstens für das erste Stadium) gezeigt werden, daß sein Einfluß auf die Entwicklungsdauer nicht übermäßig groß ist. Etwas anders liegen die Verhältnisse für das Ei (während seiner Schlüpfperiode). Bei diesem muß indes berücksichtigt werden, daß der natürliche Aufenthaltsort des Nonneneies unter feuchter Borke oder in Rindenritzen eine ziemlich gleichmäßige Luftfeuchtigkeit gewährleistet, die schätzungsweise 50—100 % entsprechen dürfte. Was den Einfluß der Nahrungsqualität auf die Entwicklungsdauer angeht, so dürfte er nach den mitgeteilten Erfahrungen wenigstens für die Hauptnährpflanzen der Nonne kaum von grundsätzlicher Bedeutung sein.

Eine weitere Schwierigkeit folgt aus dem Wesensunterschied der klimatischen Verhältnisse am natürlichen Aufenthaltsort der Nonne, und jenen, wie sie im Laboratoriumsexperiment bestehen, auf welches letzteres sich die Berechnung der Konstanten aufbaut. Im ersteren Fall wirken Wechseltemperaturen mit mehr oder minder weitgehenden täglichen Schwankungen. Im letzteren Fall ist weitgehende Konstanz der wirkenden Temperaturen angestrebt. Daß diese beiden Expositionsarten des Temperaturfaktors verschiedene Wirkungen zeigen können, ist durch Untersuchungen amerikanischer Autoren und neuerdings solcher von Voûte (38) belegt. Gesetzmäßige Zusammenhänge sind bislang noch nicht festgestellt. Immerhin sprechen Shelfords Erfahrungen dafür, daß die Mittelwerte von Freilandtemperaturen im Vergleich zu entsprechenden konstanten Temperaturen eine Beschleunigung der Entwicklungsgeschwindigkeit von rund 8 % bewirken. Voûte zeigte bei *Ephestia kühniella*, daß teils beschleunigender, teils verzögernder Einfluß eintritt, je nach Lage des Intervalls, in dem das Variieren der Temperaturen erfolgt.¹⁾

Endlich bleibt zu erwägen, daß die Temperaturen des Mikroklimas, denen die Tiere an ihrem natürlichen Aufenthaltsort exponiert sind,

¹⁾ Eidmann (7) folgert aus entsprechenden Untersuchungen bei der Kieferneule, daß Mittelwerte von Wechseltemperaturen denselben Einfluß auf die Entwicklungsdauer besitzen wie entsprechend konstante Temperaturen. Da seine Schlüsse auf viel zu geringen experimentellen Daten beruhen, erscheint mir die Zulässigkeit ihrer Verallgemeinerung zunächst noch problematisch.

nicht ohne weiteres mit jenen identifiziert werden können, die uns auf Grund allgemeiner meteorologischer Messung für unsere Zwecke im praktischen Fall allein zur Verfügung stehen.

Faßt man die hier angedeuteten Schwierigkeiten ins Auge, dann versteht sich von selbst, daß der Versuch einer Nutzbarmachung der experimentell gewonnenen Konstanten für weiterreichende Ziele zu keiner „absoluten“ Übereinstimmung mit der Wirklichkeit führen kann. Bei der unübersehbaren Mannigfaltigkeit der Wechselbeziehungen in der Welt der Erscheinungen ist es a priori aussichtslos, einen derartigen Übereinstimmungsgrad zu erreichen. Man muß sich vielmehr nach Lage der Dinge von vornherein mit Näherungswerten begnügen. Daß diese sowohl in praktischer als auch theoretischer Hinsicht durchaus brauchbar sein können, ist den folgenden Ausführungen zu entnehmen. —

a) Zur Phänologie der Entwicklungsstufen: Die Vorausbestimmung der Erscheinungszeit der einzelnen Stadien spielt in der Nonnenbekämpfung eine wichtige Rolle: Da die wirksamen modernen Kampfmittel nur bei den jüngeren Stufen dieser Art (I—III) vollen Erfolg versprechen, ist das Ergebnis der Bekämpfung von der rechtzeitigen Voraussage ihres Erscheinens abhängig.

Unter Zugrundelegung von Wellensteins (40) sorgfältigen Freilandbeobachtungen im Neustadter Revier zur Phänologie der Nonne und unter Heranziehung von Monatsmitteltemperaturen einer benachbarten meteorologischen Station (C o b u r g) sei an einem Beispiel die praktische Verwendbarkeit der experimentellen Befunde auseinandergesetzt.

Nach den phänologischen Kurven des genannten Autors traten 1931 in Neustadt die einzelnen Nonnenstadien im wesentlichen ¹⁾ während folgender Zeiten in Erscheinung:

Schlüpfen des Eies	vom 4. Mai bis 18. Mai; Hauptzeit 12. Mai
Auftreten von Larve 1 . . .	vom 4. Mai bis 22. Mai; Hauptzeit 12. bis 16. Mai
Auftreten von Larve 2 . . .	vom 16. Mai bis 1. Juni; Hauptzeit 18. bis 22. Mai
Auftreten von Larve 3 . . .	vom 22. Mai bis 8. Juni; Hauptzeit 26. Mai
Auftreten von Larve 4 . . .	vom 28. Mai bis 13. Juni; Hauptzeit 3. bis 7. Juni
Auftreten von Larve 5 . . .	vom 5. Juni bis 7. Juli; Hauptzeit 15. Juni
Auftreten von Larve 6 . . .	vom 17. Juni bis 19. Juli; Hauptzeit 19. bis 31. Juli
Auftreten von Puppe	vom 19. Juni bis 23. Juli; Hauptzeit 1. bis 9. Juli
Auftreten von Falter	vom 9. Juli bis 10. August; Hauptzeit 23. Juli

Die mittleren Temperaturen für C o b u r g und das Jahr 1931 sind folgende: ²⁾

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
— 0,8	— 1,5	0,2	5,8	16,1	16,9	16,9	15,6	9,8	6,6	3,7	— 1,8° C

¹⁾ Es sind hier die Zeiten herausgegriffen, in denen mehr als 10 % der vorhandenen Population dem betreffenden Stadium angehörten. Unter „Hauptzeit“ ist der Termin zu verstehen, in den der Gipfelbereich der phänologischen Kurve fällt.

²⁾ Vgl. Deutsches Met. Jahrbuch; Bayern 1931, Jahrg. 53. München 1932.

Zieht man zunächst t_a -Wert und Entwicklungsdauerkurve des Eies während der Schlüpfperiode in Betracht (Abb. 1), mit dem im Frühjahr die Nonnenentwicklung einsetzt, so scheiden bei einem t_a -Wert von $4,9^\circ\text{C}$ für dieses Stadium die Monate I—III (einschließlich) für Coburg 1931 wegen zu tiefer mittlerer Temperaturen aus der Nonnenentwicklung aus. Erst im April übertrifft die Mitteltemperatur von $5,8^\circ\text{C}$ den t_a -Wert des Eies um $0,9^\circ$. Bei dieser Temperatur von $5,8^\circ$ würde die Entwicklungsdauer des Eies rund 60 Tage beanspruchen (vgl. Abb. 1). Da im April nur 30 Tage zur Verfügung stehen, bleibt rund $\frac{1}{2}$ der Entwicklung im Mai zu durchlaufen übrig. Dieser Monat weist eine Mitteltemperatur von $16,1^\circ\text{C}$ auf. Bei ihr beansprucht die Gesamteischlüpfdauer rund 6 Tage. Da $\frac{1}{2}$ der Entwicklung bereits im April durchlaufen ist, würden mithin im Mai noch rund 3 Tage für das Ei erforderlich sein.

In entsprechender Weise ist für die übrigen Stadien zu verfahren, unter jeweiliger Heranziehung der betreffenden Entwicklungsdauer-Diagramme (Abb. 4—10) und des entsprechenden t_a -Wertes. Vom Oktober (einschließlich) ab sind die mittleren Temperaturen wieder als unwirksam zu bezeichnen, da dieser Monat mit $6,6^\circ\text{C}$ im Mittel bereits unter dem t_a -Wert des Eies während der Embryonalzeit ($6,8^\circ\text{C}$) liegt. Verfährt man in der angedeuteten Weise, so erhält man für die Phänologie der Nonne in der Umgebung Coburgs im Jahre 1931 folgende theoretisch berechneten Verhältnisse:

Monat	Stadium	Tage ¹⁾	(Mitteltemp. — t_a)	part. Temp. = Summe ¹⁾
IV.	Ei (Schlüpfperiode) . . .	30.	(5,8 — 4,9)	= 27
V.	{ Ei (Schlüpfperiode) . . .	3.	(16,1 — 4,9)	= 34
	{ L ₁	17.	(16,1 — 3,2)	= 220
	{ L ₂	8.	(16,1 — 5,7)	= 83
	{ L ₃	3.	(16,1 — 7,2)	= 27
VI.	{ L ₃	6.	(16,9 — 7,2)	= 58
	{ L ₄	10.	(16,9 — 7,6)	= 93
	{ L ₅	14.	(16,9 — 7,8)	= 127
VII.	{ L ₅	18.	(16,9 — 6,0)	= 196
	{ P ♂ ♀	13.	(16,9 — 8,4)	= 110
VIII.	{ P ♂ ♀	2.	(15,6 — 8,4)	= 14
	{ Rest (Ei-Embryo) . . .	29.	(15,6 — 6,8)	= 225
IX.	Rest (Ei-Embryo) . . .	30.	(9,8 — 6,8)	= 90
Gesamtsumme				= 1334

Vergleicht man zunächst in großen Zügen diese theoretisch berechnete phänologische Tabelle mit Wellensteins Freilandbeobachtungen, so ist eine gewisse Übereinstimmung unverkennbar: theoretisch beginnt das Eischlüpfen Anfang Mai. Auf diesen Monat ent-

¹⁾ Abgerundet.

fällt auch Larve I, Larve II, Larve III. Im Juni tritt nach der theoretischen Rechnung noch ein Teil von Larve III, anschließend Larve IV und Larve V auf. Juli wird durch Larve VI und Puppezeit ausgefüllt. Letztere findet Anfang August ihr Ende.

Bei genauer Betrachtung liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Der Beginn des Eischlüpfens fällt nach der theoretischen Berechnung auf den 3. Mai. Wellensteins empirische Daten nennen hierfür den 4. Mai.

Larve I müßte zufolge der theoretischen Rechnung vom 4. Mai bis 20. Mai auftreten. Wellensteins Freilanddaten geben als Erscheinungszeit dieses Stadiums im wesentlichen die Zeit vom 4. Mai bis 22. Mai an.

Larve II: theoretisch berechnete Erscheinungszeit: 21. Mai bis 28. Mai; Freilandbeobachtungen Wellensteins: 16. Mai bis 1. Juni.

Larve III: theoretische Erscheinungszeit: 29. Mai bis 6. Juni; Freilandbeobachtung: 22. Mai bis 8. Juni.

Larve IV: theoretische Erscheinungszeit: 7. Juni bis 16. Juni; Freilandbeobachtung: 28. Mai bis 13. Juni.

Larve V: theoretische Erscheinungszeit: 7. Juni bis 30. Juni; Freilandbeobachtung: 5. Juni bis 7. Juli.

Larve VI: theoretische Erscheinungszeit: 1.—18. Juli; Freilandbeobachtung: 17. Juni bis 19. Juli.

Puppe: theoretische Erscheinungszeit: 19. Juli bis 2. August; Freilandbeobachtung: 19. Juni bis 23. Juli.

Falter: theoretisch ab 3. August; beobachtet im Freiland: 9. Juli bis 10. August.

Für den Beginn des Eischlüpfens, ebenso für das Auftreten von Larve I und Larve II ist demnach die Übereinstimmung der theoretisch ermittelten Erscheinungszeiten mit den beobachteten Freilandverhältnissen gut bis sehr gut. Für Larve III und Larve IV ist sie noch als befriedigend und für praktische Zwecke durchaus brauchbar zu bezeichnen.

Erst von Larve V ab ergeben sich größere Differenzen. Diese älteren Stadien beginnen mit ihrem Auftreten stets wesentlich früher als dies zufolge der theoretischen Rechnung der Fall sein sollte. Bei der Puppenzeit macht diese Differenz im ersten Auftreten volle 4 Wochen aus.

Man muß in diesem Zusammenhang erwägen, daß ein Teil der Larven schon nach Abschluß des fünften Larvenstadiums zur Verpuppung schreitet, was in der theoretischen Berechnung nicht berücksichtigt werden kann. Für alle Stadien gilt ferner, daß sie sich in freier Natur in ihrem zeitlichen Auftreten weitgehend überschneiden, während in der Berechnung die Stufen in strenger Aufeinanderfolge (also scharf getrennt) eingesetzt werden müssen. Wahrscheinlich spielt schließlich auch der Umstand eine Rolle, daß die wechselnden Freilandtemperaturen eine gewisse Beschleunigung der Entwicklung herbeiführen, die

sich natürlich mehr und mehr bemerkbar machen wird, je weiter die Gesamtentwicklung vorrückt.

Alles in allem läßt sich zusammenfassend sagen, daß für die in der Praxis der Bekämpfung besonders bedeutungsvollen jüngeren Stadien der Nonne die theoretische Berechnung an Hand der experimentellen Befunde selbst unter Berücksichtigung von Monatsmitteltemperaturen benachbarter Orte durchaus brauchbare Unterlagen liefert. Erst in den älteren Stufen, etwa von Larve V ab bis zu Beginn des Falterschlüpfens treten Unregelmäßigkeiten auf, die eine praktische Verwendung der berechneten Werte erschweren.

Wahrscheinlich würde bei Verwendung von Temperaturmittelwerten aus Dekaden oder Pentaden, die am Ort des Nonnenauftritts selbst ermittelt werden, die Übereinstimmung noch wesentlich weitergehen als im oben ausgeführten Beispiel. —

b) „**Nonnen-Temperaturindex**“ und **Verbreitungsgebiet**: Inwieweit Bluncks Temperatursummenregel geeignet ist festzustellen, ob eine Örtlichkeit die für das Auftreten einer Art erforderlichen thermischen Bedingungen erfüllt, dafür ist an anderer Stelle¹⁾ das Grundsätzliche bereits mitgeteilt: Wenn die Thermalkonstante der Gesamtentwicklung jene spezifische Temperatursumme wiedergibt, die eine volle Generation zu ihrem Ablauf erfordert, dann ist die dauernde Existenz der Art nur in Gebieten möglich, deren Temperaturverhältnisse alljährlich diese Temperatursumme aufweisen. Wo dies nicht der Fall ist, muß die Art notwendig verschwinden, wo der Wert gerade erreicht wird, eine Grenze des Verbreitungsgebietes liegen.

Anders ausgedrückt: Wird der Quotient aus

$$\frac{\text{„örtlicher Jahrestemperatursumme“}}{\text{„Thermalkonstante der Gesamtentwicklung“}} \geq 1,$$

so ist dort bezüglich der Temperatur die Existenz der Art theoretisch möglich. Wird dieser Quotient < 1 , so ist die zum Ablauf einer vollen Generation erforderliche Temperatursumme am Ort nicht vorhanden. Die Art, sofern sie eine einzige erblich fixierte Generation im Jahr besitzt, wird an Orten mit solchen thermischen Bedingungen fehlen. Der Einfachheit wegen sei im folgenden dieser Quotient als „**Nonnen-Temperaturindex**“ eines Ortes bezeichnet.

Wie die örtliche Temperatursumme, bezogen auf die Nonne, bestimmt werden kann, ist an einem konkreten Beispiel für Coburg und das Jahr 1931 gezeigt worden. Sie belief sich im obigen Fall auf 1334.

¹⁾ Zwölfer (47).

Auf Grund der experimentellen Befunde betrug die Thermalkonstante der Gesamtentwicklung für die Nonne rund 1240. Der „Nonnen-Temperaturindex“ für Coburg und 1931 wird demzufolge:

$$\frac{\text{örtliche Temperatursumme}}{\text{Thermalkonstante der Gesamtentwicklung}} = \frac{1334}{1240} \sim 1,09 \sim 1,1.$$

Hier ist der Nonnen-Temperaturindex eines Ortes berechnet unter Zugrundelegung der Monatsmitteltemperaturen eines bestimmten Jahrgangs. Verschiedene Jahrgänge zeigen bekanntlich verschiedene Monatsmitteltemperaturen. Demzufolge wird jeder Jahrgang Schwankungen des Temperaturindex aufweisen.¹⁾

Bei Benutzung langjähriger Monatsmittelwerte eines Ortes zur Berechnung der Jahrestemperatursumme gibt der Nonnentemperaturindex naturgemäß Aufschluß, ob die thermischen Bedingungen einer Gegend auf lange Sicht ein Auftreten der Nonne gestatten. Praktisch vollzieht sich die Bestimmung dieses Indexwertes bei Verwendung langjähriger Monatsmittel in analoger Weise wie im obigen Zahlenbeispiel. Berechnet man in dieser Weise für ein großes Gebiet und eine große Anzahl von Orten die Nonnentemperaturindizes auf Grund langjähriger Monatsmittel und stellt sie kartographisch zusammen, so muß sich hieraus zunächst die Lage der Nordgrenze und ebenso jene der vertikalen oberen Verbreitungsgrenze der Nonne (soweit sie thermisch bedingt sind) ohne weiteres ergeben. An sich sind derartige Grenzen nicht starr, sondern in steter vor- und rückläufiger Bewegung zu denken, wie denn auch die Temperaturindizes von Jahr zu Jahr Schwankungen unterliegen.¹⁾ Das „normale Verhalten“ kann demnach nur die im Durchschnitt der Jahre vorliegende Verbreitungsgrenze wiedergeben.

Daß dieses Verfahren zur Bestimmung der Nordgrenze und der vertikalen oberen Grenze des Verbreitungsgebietes der Nonne verwendbar ist, erscheint verständlich. Schwieriger liegt der Fall, wenn mit Hilfe des Temperaturindex die (thermisch bedingte) Südgrenze bzw. die vertikale untere Grenze der Nonnenverbreitung ermittelt werden soll. Abgesehen von dem Umstand, daß sie wahrscheinlich vielfach durch biotische Faktoren, insbesondere durch das Vorhandensein oder Fehlen geeigneter Nährpflanzen mitbestimmt wird, ist logisch nicht ohne weiteres erkennbar, durch welchen Indexwert die Südgrenze festgelegt werden soll. Hier ist man auf die Erfahrung angewiesen: Ein Vergleich der Indexwerte an Orten, die durch Beobachtung als Südgrenze der Nonnenverbreitung bekannt sind, kann zu den gesuchten Werten führen.

¹⁾ Im Laufe von 7 aufeinanderfolgenden Jahren lag er beispielsweise für Coburg im Extrem zwischen 1.09 und 1.39, also rund 1,1 und 1.4.

Der Gedanke, auf diesem Wege den zweiten Grenzwert für den Temperaturindex festzulegen, knüpft an das Optimumgesetz an: Diesem zufolge ist bekanntlich jeder ökologische Faktor in seiner Wirksamkeit nach unten und nach oben begrenzt. Auch der Temperaturindex eines Ortes kann als quantitativer Ausdruck ökologischer Faktoren aufgefaßt werden. Sein unterer Grenzwert liegt, wie oben gezeigt wurde, bei 1,0 (bezw. um 1,0). Sein oberer Grenzwert muß durch Vergleich mit der durch Beobachtung ermittelten Südgrenze festgestellt werden.

In unserem Sonderfall ist es zweckmäßig, die relativ gut bekannten Verbreitungsverhältnisse der Nonne in Südrußland zum Vergleich heranzuziehen. Da dieses Gebiet einem großen Kontinentalblock angehört und einförmige orographische Verhältnisse aufweist, zeigt es mit fortschreitender geographischer Breite gleichmäßige Übergänge seiner Temperaturverhältnisse bezw. der Temperaturindexwerte. Ein entsprechender Vergleich führt hier zu dem Ergebnis, daß die Südgrenze der Nonnenverbreitung durch den Nonnentemperaturindex von 1,5—1,6 gekennzeichnet ist. Er muß sinngemäß auch für die vertikale untere Verbreitungsgrenze gelten. —

Europäisches Verbreitungsgebiet: Nach diesen allgemeinen Richtlinien ist in der Kartenskizze Abb. 16 das thermische Verbreitungsgebiet der Nonne für Europa entworfen, wie es sich auf Grund der Berechnung aus langjährigen Monatsmittelwerten für rund 190 Orte darstellt. Zum Vergleich sind die durch Beobachtung festgestellten nördlichsten und südlichsten Vorkommnisse der Nonne durch schwarze Kreispunkte eingezeichnet. Letztere sind Wilkes (42) eingehender Arbeit entnommen. Die in der Karte eingezeichneten Zahlen geben die Nonnentemperatur-Indexwerte der betreffenden Ortschaften an.

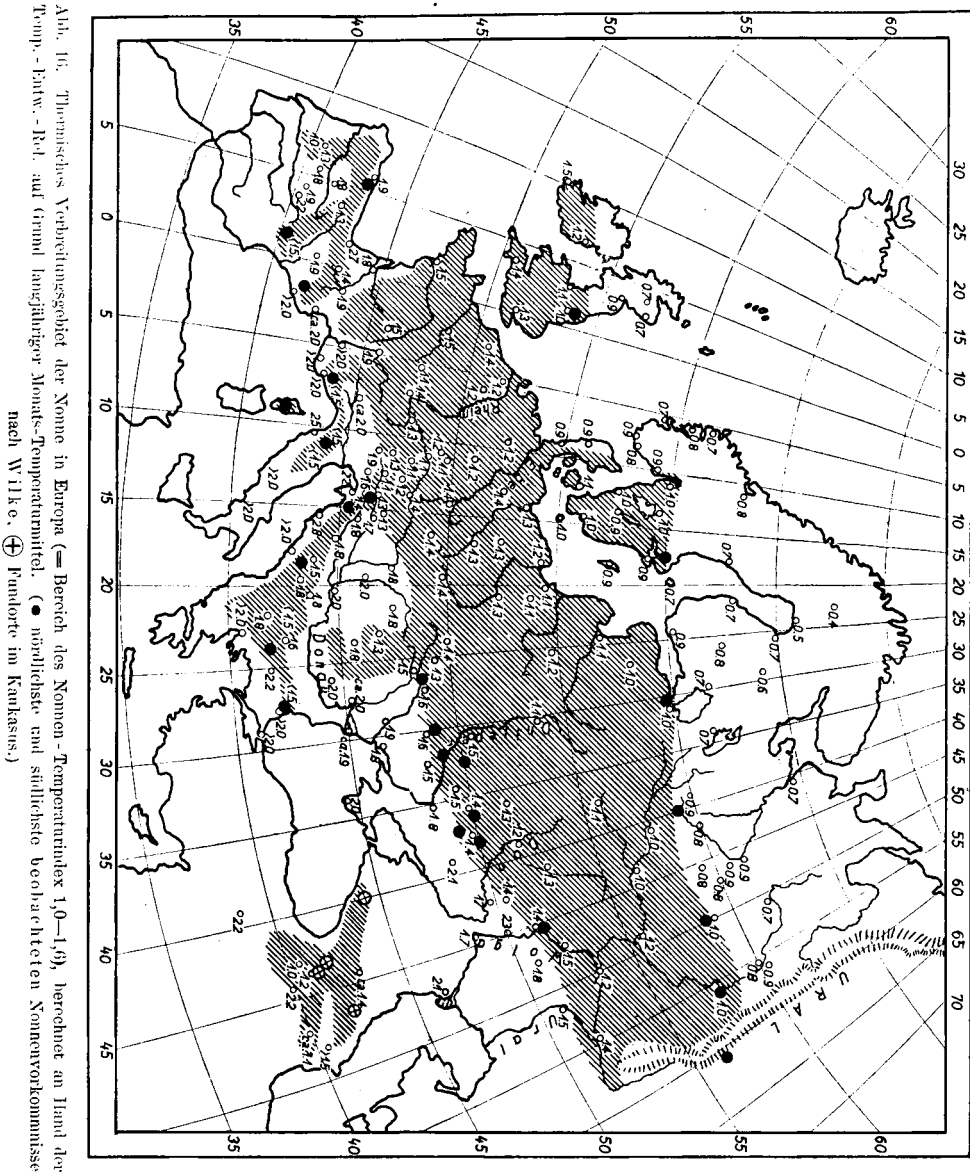
Die Einzeichnung der Ortsnamen mußte in dieser Karte aus Gründen der Übersichtlichkeit unterbleiben. Die Indexwerte sind berechnet teils nach Hann (11), teils, und zwar für Rußland, nach dem umfassenden Werk von Wild (41). Außerdem fanden noch einige andere bei Hann zitierte Spezialarbeiten Berücksichtigung, soweit dieselben zugänglich waren. Das Werk von Wild gibt „wahre Temperaturmittel“, also reduzierte Werte. Er führt die entsprechenden Korrektionsgrößen auf. Sie sind vergleichsweise gering und die aus ihrer Vernachlässigung resultierenden Fehler erscheinen im vorliegenden Fall unwesentlich.

Ein Blick auf Abb. 16 zeigt, daß die berechnete Nordgrenze sich gut mit der durch Beobachtung festgestellten deckt, und zwar sowohl für das europäische Rußland, als auch für Schweden, Norwegen und England.

Für Norwegen beispielsweise ist bisher nur ein Fundort der Nonne aus der Umgebung Kristianias bekannt. Und dies ist auch der einzige Ort Norwegens, dessen Nonnentemperaturindex im langjährigen Mittel den Grenzwert 1,0 erreicht. Alle übrigen Orte Norwegens zeigen Indexwerte $< 1,0$.

In England muß die theoretisch berechnete Nordgrenze zwischen York mit 1,0 und Edinburgh mit 0,9 liegen. In der Tat ist auch hier das nördlichste Vorkommen der Nonne bei York festgestellt worden.

Südschweden hat mehrere Orte mit einem Indexwert von 1,0, die theoretische Grenzziehung mit dem 60. Breitengrad ist hier etwas unsicher, da für Upsala, in dessen Umgebung die Nonne noch auftritt,



Temperaturmittelwerte nicht zu beschaffen waren. Stockholm, südlich von Upsala, hat einen Indexwert von 0,9. Doch muß hier berücksichtigt werden, daß Stockholm durch seine Küstenlage etwas exponiert ist. Das in ähnlicher geographischer Breite wie Upsala aber im Inland

liegende Karlstadt besitzt einen Indexwert von 1,0. Upsala dürfte demnach denselben Wert aufweisen.

Finnland ist nach Wilke nonnenfrei. Dies entspricht vollkommen der theoretischen Berechnung, die für ganz Finnland zu Nonnen-Temperaturindexwerten $< 1,0$ führt.

Für das europäische Rußland ist die Übereinstimmung der berechneten mit der beobachteten Nordgrenze in jeder Hinsicht befriedigend. Die Beobachtete verläuft etwa in der Linie Petersburg—Perm. Dasselbe gilt für die berechnete Nordgrenze.

Die Südgrenze der Nonnenverbreitung fällt in Südrußland bekanntlich mit der Südgrenze der Sommerlaubholzgewächse zusammen. Sie deckt sich auch annähernd mit den Indexwerten 1,5 bis 1,6. Es ist kaum zu entscheiden, welcher dieser beiden ökologischen Faktoren hier für die Begrenzung der wichtigere ist. Berücksichtigt man den letzteren, so folgt für den weiteren Verlauf der Südgrenze im übrigen Europa das in der Karte eingezeichnete Verhalten. Es deckt sich im großen ganzen mit dem von Wilke mitgeteilten südlichsten Vorkommen der Nonne. Zuzufolge der thermischen Verhältnisse müßte allerdings (und zwar im Gegensatz zu Wilkes Karte) die ungarische Tiefebene, ebenso der rumänische, serbische und bulgarische Anteil der Donautiefebene, sodann die Poebene und ein Teil Südfrankreichs nonnenfrei sein. Sie weisen Temperatur-Indexwerte auf, die größer als 1,6 sind. Ob das Fehlen der Nonne für diese Gebiete zutrifft, ist aus Wilkes Zusammenstellung der beobachteten Nonnenauf treten nicht ohne weiteres ersichtlich. In Rumänien z. B. soll die Nonne (nach Caradji) häufig sein. Das kann sich ebensogut auf die Vorberge der Karpathen beziehen, die ziemlich weit ins Land hineinreichen. Ähnliches gilt für Bulgarien. Hier ist bei Sofia die Nonne noch zur Beobachtung gelangt, was mit dem Temperaturindex von 1,6 dieses Ortes übereinstimmen würde.

Es darf in diesem Zusammenhang nicht übersehen werden, daß die theoretische Berechnung natürlich nur darüber Aufschluß geben kann, ob die Nonne an einem Ort ihre Entwicklung auflange Sicht *vollenden* kann. Daß einzelne Tiere oder ganze Schwärme der Nonne auf beträchtliche Distanzen verweht werden können bzw. aktive Wanderungen unternehmen, ist bekannt. Solche Wanderungen können naturgemäß auch in Gebiete führen, die auf die Dauer für das Auftreten der Art ungeeignet sind. Und so kann unter Umständen ein unmittelbar beobachteter Fundort zu Unklarheiten über den wahren Grenzverlauf des Verbreitungsgebietes führen.

Für die südeuropäischen Länder ergeben sich bei der theoretischen Berechnung der Verbreitungsgrenze durch die Gebirgsverhältnisse und den Umstand, daß meist nur für Talstationen langjährige Mittelwerte vorliegen, gewisse Schwierigkeiten. In Nordspanien, Südfrankreich und Oberitalien (Gebiet der See-

alpen) ließ sich die vertikale untere Grenze des Nonnenauf-tretens auf Grund der Indexwerte mit rund 800—1000 m bestimmen. Ähnlich liegt sie im nördlichen Griechenland, für das Seitz (31) und Spuler (35) das Vorkommen der Nonne noch erwähnt. Im nördlichen Teil der Balkanhalbinsel (Serajewo 560 m : 1,5; Sofia 550 m : 1,6) dürfte sie zufolge der Temperaturindexwerte auf 500—600 m herabgehen. Bei der Festlegung des Verlaufs der Südgrenze in diesen Gebieten ist ferner auf die Verbreitung der Hartlaubgewächse, bezw. die Südgrenze der Sommerlaubgewächse Rücksicht genommen worden.¹⁾

Während in Südeuropa zufolge der Temperaturverhältnisse das Verbreitungsgebiet der Nonne eine gewisse Höhenlage auf die Dauer nicht unterschreiten kann, die südliche Grenze hier also mit der vertikalen unteren Grenze mehr oder minder zusammenfällt, liegen die Verhältnisse in Mitteleuropa entgegengesetzt. Hier erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Nonne über Tiefland und Mittelgebirge und pflegt eine vertikale obere Grenze auf die Dauer nicht zu überschreiten. Die Temperaturindexwerte dieser Gegenden zeigen an — was hier nur zusammenfassend erwähnt sei —, daß beispielsweise für Nord- und Mitteldeutschland die vertikale obere Grenze der Nonnenverbreitung bei etwa 500—600 m liegt (im langjährigen Mittel!). In Süddeutschland (bayerische Voralpen) zeigt die theoretische Berechnung Grenzlagen von rund 700 m an. Das steht in guter Übereinstimmung mit dem, was Wilke über die beobachtete vertikale obere Grenze der Nonnenverbreitung in Deutschland berichtet.²⁾

Zusammenfassend läßt sich sagen: Das thermische Verbreitungsgebiet der Nonne im langjährigen Mittel ist durch Temperaturindexwerte in den Grenzlagen von rund 1,0—1,6 gekennzeichnet. Unter zweckmäßiger Benutzung dieser Größen, die mit Hilfe der Temperatur-Entwicklungsdauer-Relation aus den langjährigen Monatsmitteltemperaturen einer Gegend zu berechnen sind, läßt sich in befriedigender Weise sowohl Nordgrenze und vertikale obere Grenze, als auch Südgrenze und vertikale untere Grenze des Verbreitungsgebietes ermitteln. Dies gilt zunächst nur insoweit das Verbreitungsgebiet der Nonne durch thermische Verhältnisse bedingt ist. Der Vergleich des theoretisch festgestellten Verbreitungsgebietes der Nonne für Europa, mit dem hier tatsächlich beobachteten legt jedoch den Schluß nahe, daß die Temperatur den allen anderen übergeordneten ökologischen

¹⁾ Letzteres nach der Weltkarte von Brockmann-Jarosch (in: Rubner [28]).

²⁾ Natürlich dürfen dieser Nonnenverbreitung nicht Ausnahmejahre mit extremen Witterungsverhältnissen zugrunde gelegt werden, sondern nur die langjährigen Normen.

Begrenzungsfaktor des Verbreitungsgebietes der Nonne vorstellt.

Es muß an dieser Stelle kurz erwähnt werden, daß schon von anderer Seite Versuche unternommen wurden, das Verbreitungsgebiet der Nonne mit Temperaturverhältnissen in Zusammenhang zu bringen. Im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit wurden jedoch dabei lediglich gewisse Monatsisothermen vergleichsweise herangezogen. So bezeichnet Zederbauer (43) die 16° Juli-Isotherme als nördliche und vertikale obere Grenze der Nonnenverbreitung. Wilke hat bereits ihre Unbrauchbarkeit nachgewiesen. Er setzt statt dessen die 10,5° September-Isotherme. Diese befriedigt jedoch lediglich für Rußland einigermaßen. Für Skandinavien und England versagt auch sie. Demgegenüber zeigt der hier eingeschlagene Weg wesentlich bessere Übereinstimmung der berechneten und der beobachteten Verhältnisse. Er beweist zugleich, daß Warnecke (39) im Unrecht ist, wenn er grundsätzlich Monatsmitteltemperaturen als zur Bestimmung des Verbreitungsgebietes der Arten ungeeignet ablehnt.¹⁾ Sie lassen sich hierzu — zum mindesten für die Nonne — mit durchaus befriedigendem Resultat benutzen und „der darauf verwendete Scharfsinn“ ist keineswegs vergeblich. —

Asiatisches Verbreitungsgebiet: Aus diesem Verbreitungsgebiet der Nonne liegen nur spärliche unmittelbare Beobachtungen vor; zu seiner scharfen Abgrenzung reichen sie nicht aus. Man ist hier einstweilen in der Bestimmung des Grenzverlaufes ganz auf das theoretische Verfahren unter Zugrundelegung langjähriger Temperaturmonatsmittel angewiesen.

Um zunächst kurz die Verhältnisse in Kaukasien und Armenien zu berühren, so gibt Wilke für das erstere 4 Fundorte an (in Abb. 16 mit ⊕ bezeichnet). Für Armenien wird das Nonnen-vorkommen von Spuler (35) erwähnt, ebenso von Seitz (31). Da aus beiden Gebieten nur spärliche meteorologische Daten vorliegen, konnte der Nonnen-Temperaturindex nur für wenige Orte bestimmt werden:

Kars in 1745 m Meereshöhe besitzt einen Nonnenindex von 1,0; Alexandropol (1470 m) einen solchen von rund 1,2. Erivan (1040 m) und Kharput (1290 m) weisen Indexwerte von 2,2 auf. Die genannten Orte liegen auf armenischem Gebiet.²⁾

Die vertikale untere Verbreitungsgrenze der Nonne dürfte demnach in Armenien schätzungsweise bei 1300—1400 m liegen; die obere vertikale Verbreitungsgrenze mit der Baumgrenze zusammenfallen, die in Vorderasien im allgemeinen bei rund 1800 m liegt.³⁾

Im nördlichen Kaukasus besitzt Wladikawkas (680 m) einen Nonnen-Index von 1,4—1,5. Im südöstlichen Kaukasus ist Schuscha (1180 m)

¹⁾ Vergleiche auch die Diskussionsbemerkungen zum Vortrag Warnecke!

²⁾ Kharput im türkischen Teil des früheren Armeniens.

³⁾ Vgl. Philippon (25).

mit ca. 1,1 und Schemachu (710 m) mit ca. 1,7 zu nennen. Im nördlichen Kaukasus wird somit die vertikale untere Grenze vermutlich bei 600 m, im südlichen Kaukasus bei 800—1000 m zu suchen sein.

Für das übrige Asien sind die ermittelten Verhältnisse in der Kartenskizze Abb. 17 dargestellt.¹⁾ Die aus dem Gebiet bekannt gewordenen Nonnenvorkommen (●) sind Wilkes Darstellung entnommen. Mit Ausnahme eines einzigen in Ostasien gelegenen fallen sie sämtlich in das auf Grund langjähriger Monats-Temperaturmittel theoretisch berechnete Verbreitungsgebiet der Nonne.



Abb. 17. Thermisches Verbreitungsgebiet der Nonne in Asien, berechnet auf Grund langjähriger Monats-Temperaturmittel. (● bislang beobachtete Fundorte nach Wilke.)

Was den Ausnahmefall im Süden des Ochotskischen Meerbusens betrifft, so beruht dieses Vorkommnis vielleicht auf einer Verwechslung. Wilke erwähnt ihn — soweit ich sehe — auf Grund brieflicher Mitteilung eines russischen Gewährsmannes. Hiernach soll in den Ochotskischen Wäldern die Nonne anzutreffen sein. Die Temperaturverhältnisse dieses Gebietes sind extrem kühl und entsprechen ungefähr jenen, wie man sie in Nordeuropa antrifft. Ich bezweifle daher die Richtigkeit dieses Nonnenvorkommens! Künftige Forschungen werden hier Klarheit zu schaffen haben.

In Westsibirien greift das theoretisch berechnete Verbreitungsgebiet in die Steppenregion bzw. das Schwarzerdegebiet über. Letztere reicht nördlich etwa bis Omsk. Es ist daher möglich, daß in

¹⁾ Die langjährigen Monatstemperaturmittel zu ihrer Berechnung sind teils Hann (11), hauptsächlich aber Wild (41) entnommen.

diesem Teil die wirkliche Südgrenze infolge Mangels an Nährpflanzen nördlicher liegt, als wie sie auf Grund der thermischen Verhältnisse ermittelt wurde.

Der ostasiatische Teil des Verbreitungsgebietes der Nonne, welcher zufolge der Temperaturindexwerte in die Amurgegend, die Nordmandschurei, teilweise auch nach Nordchina fällt, scheint normalerweise mit dem westasiatischen nicht zusammenzuhängen. Wenigstens weisen die östlich des Baikalsees liegenden Orte, soweit hierfür Temperaturdaten zur Verfügung standen, im langjährigen Mittel Nonnen-Indexwerte von 0,9 auf. Es ist aber anzunehmen, daß in warmen Klimaperioden eine Überbrückung dieses Gebietes stattfindet.

Von den japanischen Inseln besitzt nur die nördlichste (Jesso) Nonnen-Indexwerte, die theoretisch auf ein Auftreten der Nonne schließen lassen. Tatsächlich ist auch der einzige von Wilke für Japan angegebene Fundort auf dieser Insel gelegen.

Ob die südlichere Insel (Hondo) in ihren Gebirgslagen für die Nonne geeignete Temperaturverhältnisse besitzt, konnte mangels entsprechender meteorologischer Daten nicht nachgeprüft werden. —

c) „**Nonnen-Temperaturindex**“ und **Massenwechsel**: Der Gedanke, den Temperaturindex der Nonne auch im Hinblick auf das Massenwechselphänomen dieser Art zu untersuchen, war naheliegend. Die in dieser Richtung durchgeführten Studien besitzen bislang mehr orientierenden Charakter und ihre Ergebnisse bedürfen der Sicherstellung durch Untersuchungen an umfangreicherem Material über die jahrgangsweisen Schwankungen im zahlenmäßigen Auftreten von Nonnenbevölkerungen. Immerhin macht schon dieser erste Versuch wahrscheinlich, daß Beziehungen zwischen Massenwechsel und Temperaturindex eines Ortes bestehen, die ein neues prognostisches Hilfsmittel zu geben versprechen.

Der Entwurf in Abb. 18 umfaßt zunächst das (thermische) Gesamtverbreitungsgebiet der Nonne, wie es aus den Teildarstellungen der Kartenskizzen in Abb. 16 und Abb. 17 resultiert. In ihm sind ferner unter Berücksichtigung von Wilkes Zusammenstellung die bisher bekannt gewordenen Massenwechselgebiete der Nonne in großen Zügen eingetragen.

Ein Vergleich der Lage dieser Gebiete mit den Temperaturindexwerten der entsprechenden Orte auf Abb. 16 und 17 läßt erkennen, daß sie im langjährigen Mittel Indexwerte zwischen 1,0—1,4 aufweisen. Erstere gelten beispielsweise für das schwedische Massenwechselgebiet, letztere für das zentrale Böhmen. Typische Massenwechselgebiete, in denen mit gewisser Periodizität Massenvermehrungen der Nonne eintreten, weisen im langjährigen Durchschnitt Indexwerte von 1,1—1,4 auf. Derartige Verhältnisse liegen beispielsweise in Ostdeutschland und im deutsch-böhmischen Massenwechselgebiet der Nonne vor.

Noch klarer treten Beziehungen hervor, wenn die Schwankungen der Indexwerte eines Ortes in aufeinanderfolgenden Jahren mit entsprechenden Schwankungen im quantitativen Auftreten der Nonne verglichen werden. Für Coburg beispielsweise lagen die Indexwerte in den Jahren 1926 bis 1932 und der entsprechende Vermehrungsfaktor¹⁾ der Nonne (soweit letzterer ermittelt werden konnte) für das benachbarte Neustadt folgendermaßen:

Jahr	1926	1927	1928	1929	1930	1931	1932
Nonnen-Temperaturindex .	1,10	1,10	1,10	1,31	1,21	1,09	1,39
Vermehrungsfaktor ca. . .	?	?	?	100 ×	3 ×	$\frac{1}{17} \times$	

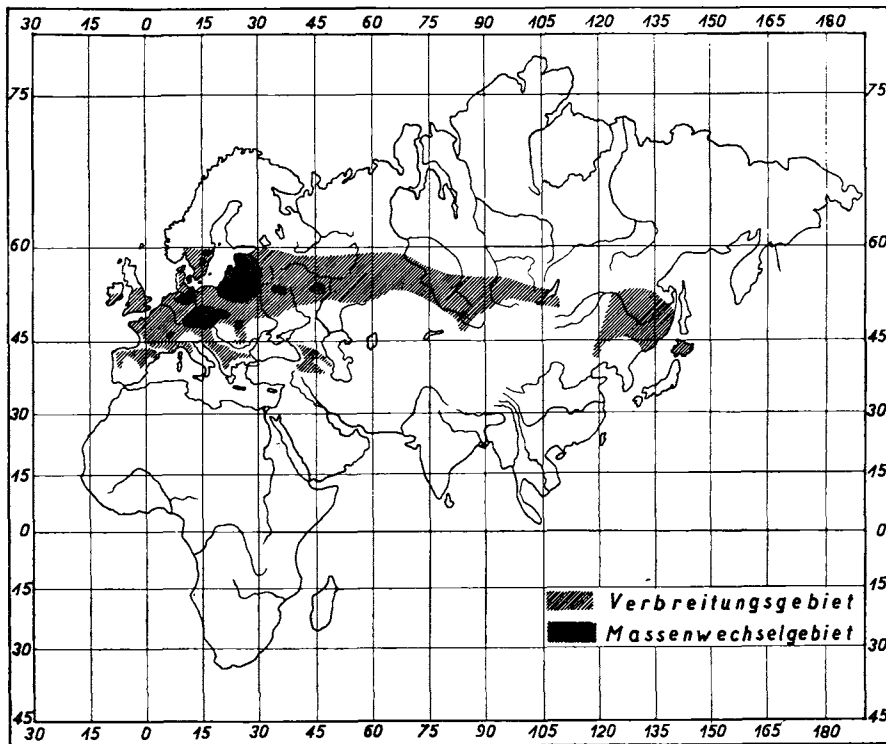


Abb. 18. Weltkarte des thermischen Nonnen-Verbreitungsgebietes (berechnet) und der Massenwechselgebiete der Nonne (beobachtet).

Für die Jahre 1926—1928 fehlen quantitative Unterlagen. Wellensteins Darstellung, aus der die obigen Vermehrungsfaktoren berechnet wurden, gibt für diese Jahre ein „Minimum“ des Nonnenauftretens an. Ähnliche „Minimum“-Jahrgänge früherer Zeiten wiesen nach ihm Falterzahlen von 0,11, 1,62, 0,22 usw. je Hektar auf. Man wird für 1926—1928 mit einer ähnlichen Bevölkerungsdichte der Nonne bei Neustadt rechnen dürfen. 1929 ergab der als Kampfmaß-

¹⁾ Vgl. Martini (22).

nahme geübte Falterfang nach Wellenstein eine Bevölkerungsdichte von 5,7 Falter je Hektar; 1930 betrug sie 562; 1931 lag sie bei 1732 je Hektar und 1932 endlich wurden rund 105 Falter je Hektar gesammelt. Die stärkste Steigerung mit einem rund 100fachen Vermehrungsfaktor liegt demnach zwischen 1929 und 1930. Sie folgt auf das Jahr mit einem Maximum des Nonnentemperaturindex von 1,31. Es liegt nahe, ihn mit dem 100fachen Zuwachs der Nonnenbevölkerung in Zusammenhang zu bringen, zumal wenn man die bei früherer Gelegenheit mitgeteilten Ergebnisse über den tiefgreifenden Einfluß der Temperatur auf die Nachkommenproduktion der Nonne berücksichtigt.¹⁾

Ein zweites Maximum erreichte der Indexwert mit 1,39 im Jahre 1932. Für das Folgejahr 1933 standen mir Sammeldaten aus dem Neustadter Revier nicht zur Verfügung. Zuzufolge forstamtlicher Berichte war die Kalamität 1931 und 1932 zusammengebrochen, wobei die bekannten seuchenartigen Krankheiten die entscheidende Rolle spielten. Dagegen machte sich 1933 in anderen bayerischen Revieren — so im Forstamt Freudenberg — ein Massenauftreten der Nonne bemerkbar, das vielleicht auf den hohen Indexwert des Jahres 1932 zurückzuführen ist.

Wenn auch die wenigen hier mitgeteilten Zahlen noch kein unbedingt zuverlässiges Bild über die Zusammenhänge von Nonnentemperaturindex und Massenwechsel geben, so machen sie doch wahrscheinlich, daß ein Jahresindexwert von rund 1,3 Anlaß zu einem erheblichen Anwachsen der Nonnenbevölkerung gibt, was bekanntlich der erste entscheidende Schritt zur Entstehung von Massenvermehrung zu sein pflegt. Es scheint, daß durch diesen Wert das „Vorbereitungsjahr“²⁾ einer Nonnenkalamität gekennzeichnet ist. —

Es sei zum Schluß ausdrücklich darauf hingewiesen, daß der im vorstehenden erörterte „Temperaturindex“ der Nonne nur eine der Grundvoraussetzungen für das Auftreten dieser Art sein kann. Es gibt deren — was nicht übersehen werden darf — noch eine Reihe anderer, die hier nicht zur Diskussion stehen. Zeigt sich im Einzelfall, daß die Bedingungen hinsichtlich des Indexwertes erfüllt sind, die Nonne an einem Ort aber dennoch fehlt oder zu keinem nennenswerten Bevölkerungszuwachs schreitet, so bleibt zu untersuchen, welche der übrigen Grundvoraussetzungen dort nicht erfüllt sind. —

Zusammenfassung.

1. Die Relation zwischen partieller Entwicklungsdauer der einzelnen Nonnenstadien und der Temperatur wird an Hand experimenteller Daten dargelegt.

¹⁾ Vgl. Zwölfer (46).

²⁾ Vgl. Escherich (8, 9).

2. Innerhalb eines je nach dem Stadium wechselnden Temperaturbereichs ist die Hyperbelfunktion als Ausdruck dieser Abhängigkeit der Partialentwicklung befriedigend brauchbar.

3. Im Gegensatz hierzu gilt für die Totalentwicklung der Nonne die Hyperbelfunktion nur in einem relativ beschränkten Temperaturbereich.

4. Jede Entwicklungsstufe besitzt ihren besonderen t_a -Wert („Entwicklungsnullpunkt“) und ihre besondere Thermalkonstante. Ersterer schwankt im Extrem zwischen $3,2^\circ$ bis $8,4^\circ\text{C}$ und zeigt im ganzen eine Steigerung, die ungefähr der Reihenfolge des Auftretens der Einzelstufen in freier Natur entspricht: Die Frühjahrsstadien haben einen niederen, die Sommerstadien einen höheren t_a -Wert.

5. Im Durchschnitt der Gesamtentwicklung liegt der t_a -Wert bei $6,8^\circ\text{C}$. Ihre Thermalkonstante, als Summe der partiellen Thermal-konstanten berechnet, beträgt rund 1240 ± 40 .

6. Der Temperaturbereich geringster Sterblichkeit fällt im wesentlichen in den Deckungsbereich der Hyperbel mit der empirischen Entwicklungsdauerkurve. Die Anschauung, daß die Hyperbel innerhalb eines „vitalen Temperaturbereichs“ gilt, besteht demnach zu Recht.

7. Bezüglich des Einflusses der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer zeigt besonders das Ei während seiner Schlüpfperiode starke Abhängigkeit. Feuchtigkeitsgesättigte Atmosphäre führt bei ihm vergleichsweise zum raschesten Schlüpfen. Auf die Dauer der Larvenstadien I und II besitzt die Luftfeuchtigkeit innerhalb eines Bereiches von rund 40—100 % keinen tiefgreifenden Einfluß.

8. Die Schlüpfbereitschaft des überwinterten Nonneneies kann bedeutend gesteigert werden durch langanhaltende tiefe Temperaturen vor Versuchsbeginn.

9. An Hand der Partial-Entwicklungsdauer wird gezeigt, daß die üblichen Monatsmitteltemperaturen eine für praktische Zwecke brauchbare Grundlage zur Berechnung der Erscheinungszeiten der jüngeren Entwicklungsstadien (Eischlüpfen — Larve IV) der Nonne abgeben.

10. Der Begriff des „Nonnentemperaturindex“ eines Ortes wird aus Bluncks Temperatursummenregel abgeleitet. Mit seiner Hilfe sind langjährige Monatsmitteltemperaturen zur Berechnung des thermischen Verbreitungsgebietes der Nonne verwendbar. Nach den aufgestellten Richtlinien wird eine Weltkarte der Verbreitung der Nonne entworfen, deren Grenzlagen sich in befriedigender Weise mit den bisher durch Beobachtungen ermittelten decken. Kennzeichnend für das Verbreitungsgebiet der Nonne sind Indexwerte zwischen rund 1,0—1,6.

11. Die typischen Massenwechselgebiete der Nonne sind im langjährigen Mittel gekennzeichnet durch einen Temperaturindex von 1,1 bis 1,4. Das „Vor bere it u n g s j a h r“ einer Kalamität scheint einen solchen von 1,3 zu besitzen. —

Literatur.

1. Behrens, W. U., Mathematische Methoden für Versuchsansteller. Stuttgart 1933.
2. Blunck, H., Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis*, L. vom Ei bis Imago. 2. Die Metamorphose. Zeitschr. wiss. Zool. 1923, Bd. 121, S. 171—391.
3. Bodenheimer, F. S., Über die Voraussage der Generationenzahl von Insekten. III. Zeitschr. ang. Ent. 1926, Bd. 12, S. 91—122.
4. Ders., Der Massenwechsel in der Tierwelt. Grundriß einer allgemeinen tierischen Bevölkerungslehre. Arch. Zool. Italiano 1931, Vol. 16, S. 98—111.
5. Charlier, C. V. L., Vorlesungen über die Grundzüge der mathematischen Statistik. Verl. Scienta Lund, Druck bei Lütcke & Wulff, Hamburg 1920.
6. Deutsches Meteorologisches Jahrbuch. Bayern. Jahrg. 1892—1932.
7. Eidmann, H., Der Einfluß alternierender Temperaturen auf die Eiraupe der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) nebst Bemerkungen über die epidemiologische Bedeutung dieses Stadiums. Forstw. Centralbl. 1933, Bd. 55, S. 185—199.
8. Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. III. Berlin 1931.
9. Ders., Das neue Gesicht der Forstentomologie. Forstw. Centralbl. 1930, Bd. 52, S. 525—546.
10. Goldschmidt, R., Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. V. Analyse der Überwinterungszeit als Anpassungscharakter. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Org. (Abt. D. der Zeitschr. wiss. Biologie) 1932, Bd. 126, S. 674—768.
11. Hann, J., Handbuch der Klimatologie, Bd. III. Teil II: Klima der gemäßigten Zonen und der Polarzonen. Stuttgart 1911.
12. Horn, W., Agnostische Gedanken über die Rolle der Mathematik in der Biologie. Anz. f. Schädlingskde. 1932, Bd. 8, S. 89—92.
13. Janisch, E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin 1927.
14. Ders., Untersuchungen über die Ökologie und Epidemiologie der Nonne. I. Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- und Forstw. 1933, Bd. 20, S. 269—290.
15. Ders., Über die Methoden zur Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. Handb. biol. Arbeitsmethoden. Abt. V, Teil 10, S. 87—112. Berlin und Wien 1933.
16. Kozhantschikov, I. W., Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. Zool. Anz. 1933, Bd. 103, S. 30—35.
17. Ders., Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. II. Über die Temperaturabhängigkeit einzelner physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. Zeitschr. ang. Ent. 1933, Bd. 20, S. 590—610.
17. Kühn, A., und Henke, K., Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zell., VIII—XII. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-Phys. Kl. 1932, Bd. 15.
19. Kühn, A., Genwirkung und Artveränderung. Der Biologe 1934, Bd. 3, S. 217—227.
20. Marcus, B. A., Die Entwicklung der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) 1931 im Lorenzer Reichswald. Zeitschr. ang. Ent. 1933, Bd. 20, S. 169—203.
21. Martini, E., Diskussionsbemerkungen zum Vortrag Janisch. Verhdlg. Deutsche Ges. ang. Ent. Hamburg, S. 65—67. Berlin 1926.
22. Ders., Zur Terminologie in der Lehre vom Massenwechsel der Organismen. Zeitschr. ang. Ent. 1931, Bd. 18, S. 440—459.
23. Morgenthaler, O., Krankheitserregende und harmlose Arten der Bienenmilbe *Acarapis*, zugleich ein Beitrag zum Speziesproblem. Rev. Suisse d. Zool. 1934, Bd. 41, S. 429—446.

24. Parker, I. R., Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus*, Saussure, and *Camnula pellucida*, Scudder. Bull. Univ. Montana Agric. Exp. Stat. 1930, Bd. 223, S. 1—132.
 25. Philippson, A., Die Vegetation des westlichen Kleinasien. Mitt. Perthes geogr. Anst. 1919, Bd. 65, S. 168—173.
 26. Prochnow, O., Die Abhängigkeit der Entwicklungs- und Reaktionsgeschwindigkeit bei Pflanzen- und poikilothermen Tieren von der Temperatur. Inaug.-Dissertation. Berlin 1908.
 27. Pütter, A., Die Auswertung zahlenmäßiger Beobachtungen in der Biologie. Berlin und Leipzig 1929.
 28. Rubner, K., Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues. Neudamm 1934.
 29. Schedl, K., Probesammeln bei Freilandversuchen. Verhdlg. Deutsche Ges. f. ang. Ent. Erlangen, S. 63—84. Berlin 1934.
 30. Sedlacek, W., Einwirkung des Klimas auf die Entwicklung der Nonne. Verhdlg. zool.-bot. Ges. Wien 1916, Bd. 66, S. 28—33.
 31. Seitz, A., Die Großschmetterlinge der Erde, I. Abt., Bd. 2 (Text). Stuttgart 1913.
 32. Shelford, V. E., The temperature velocity of development curve for the pupal stage of the codling moth in comparison with Q_{10} and Arrhenius curve. Anat. Rec. 1926, Bd. 34, S. 117.
 33. Ders., An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate. Bull. Illinois Nat. Hist. Surv. 1927, Bd. 16, S. 317 bis 440.
 34. Ders., Laboraty and field ecology. London 1929.
 35. Spuler, A., Schmetterlinge Europas, Bd. 1. Stuttgart 1908.
 36. Stellwaag, F., Giftigkeit und Giftwert der Insektizide. Teil III. Anz. f. Schädlingskde. 1930, Bd. 6, S. 64—68.
 37. Uvarov, B. P., Insects and Climate. Trans. Ent. Soc. London Vol. 79. London 1931.
 38. Voûte, A. D., Die Entwicklung der Mehlmotte, *Ephestia kühniella* Zell. bei konstanten und bei schwankenden Temperaturen. Teil I und II. Im Druck. Erscheint: Zeitschr. f. ang. Ent.
 39. Warnecke, G., Mikroklima und Verbreitung der Lepidopteren. Ent. Beih. aus Berlin-Dahlem 1934, Bd. 1, S. 120—130.
 40. Wellenstein, G., Beiträge zur Biologie der Nonne. Im Druck. Erscheint: Zeitschr. f. ang. Ent.
 41. Wild, H., Die Temperaturverhältnisse des Russischen Reiches. Suppl.-Bd. zum Repert. f. Meteor. Teil 1 und 2. St. Petersburg 1877 und 1881.
 42. Wilke, S., Über die Bedeutung tier- und pflanzengeographischer Betrachtungsweise für den Forstschutz. (I. Dargestellt an *Lymantria monacha* L., *Ips typographus* L. und *Hylurgops glabratus* Zett.) Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- und Forstw. 1931, Bd. 18, S. 583—675.
 43. Zederbauer, E., Klima und Massenvermehrung der Nonne, *Lymantria monacha* L. Mitt. Forstl. Versuchsw. Öster. 1911, Bd. 36, S. 1—19.
 44. Zwölfer, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule, *Panolis flammea* Schiff. Z. ang. Ent. 1931, Bd. 17, S. 475—562.
 45. Ders., Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Ibid. 1931, Bd. 19, S. 497—513.
 46. Ders., Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne, *Lymantria monacha* L. (Vermehrungspotential und Sterblichkeit der Entwicklungsstufen in ihren Beziehungen zu Temperatur und Luftfeuchtigkeit.) Ibid. 1933, Bd. 20, S. 1—50.
 47. Ders., Die praktische Bedeutung der verbesserten Temperatursummenregel in der Forstentomologie. Verhdlg. Deutsche Ges. f. ang. Ent. Erlangen, S. 20 bis 27. Berlin 1934.
-