

Der Einfluß von tagesperiodischen Wechseltemperaturen bei der Motte *Pectinophora*

I. Entwicklungsdauer, Larvengewicht und Reproduktionsrate *

P. Welbers

Zoologisches Institut der Universität Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie

Eingegangen am 16. Mai 1975

The Influence of Diurnally Alternating Temperatures on the Pink Bollworm *Pectinophora*

I. Duration of Development, Larval Body Weight and Fecundity

Summary. The temperature dependence of developmental time, larval body weight and fecundity of *Pectinophora gossypiella* was determined in 6 constant temperatures between 14° C and 34° C and 5 diurnally alternating temperature conditions, which had a nearly rectangular profile and an amplitude of 8° C.

In the measured temperature range no differences in the developmental time were found between constant and alternating temperatures. Both, the duration of embryonic development and the generation time of animals reared in alternation conditions, were in accordance with the values of the mean constant temperatures. Alternating temperatures, however, advanced the increase of larval body weight and stimulated oviposition. The number of eggs per female was nearly twice the number as compared with the corresponding constant temperature. The conditions for maximum fecundity were alternating temperatures around 26° C.

Additionally important effects of diurnally alternating temperatures, which may become effective for population increase also under field conditions, were an extended temperature range for oviposition, less egg mortality and an increase of larval diapause induction in alternating temperatures with low night temperatures.

Zusammenfassung. Die Temperaturabhängigkeit verschiedener Stoffwechselleistungen von *Pectinophora gossypiella* — Entwicklungsdauer, Larvalgewicht und Reproduktionsrate — wurde bei 6 konstanten und 5 tagesperiodisch wechselnden Temperaturbedingungen (rechteckförmiger Tagesgang, Amplitude 8° C) bestimmt.

Im Temperaturbereich von 14—34° C ergaben sich keine Unterschiede in der Entwicklungsdauer zwischen Konstant- und Wechseltemperaturen. Sowohl die Dauer der Embryonalentwicklung als auch die Generationsdauer der Wechseltemperatur-Tiere entsprach den Werten der jeweils mittleren Konstanttemperatur. Wechseltemperaturen förderten jedoch die Gewichtszunahme der Larven und stimulierten die Eiablage. Die Anzahl der pro Weibchen abgelegten Eier war fast doppelt so groß wie in den entsprechenden Konstanttemperaturen. Die höchsten Eiraten wurden in Wechseltemperaturen um 26° C erzielt.

Weitere für das Populationswachstum wichtige Effekte tagesperiodischer Wechseltemperaturen, die auch unter Freilandbedingungen wirksam werden könnten, waren ein erweiterter Temperaturbereich für die Eiablage, geringere Mortalität der Eier und zunehmende Diapausebereitschaft der Larven in Wechseltemperaturen mit kühlen Nachttemperaturen.

Die Körpertemperatur terrestrischer Insekten ändert sich im Freiland während eines Tages in beträchtlichem Umfang, und zwar hauptsächlich in Abhängigkeit von den Schwankungen zwischen Tag- und Nachttemperatur sowie der Sonnen-

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

exposition. Die Temperaturabhängigkeit ökologisch wichtiger Leistungen (Resistenz, Wachstum, Stoffwechselintensität u. a.) wurde bisher meist bei Konstanttemperaturen (abgekürzt KT) geprüft. Für die Leistung in tagesperiodischen Wechseltemperaturen (abgekürzt WT) wird häufig vereinfacht angenommen, daß sie in den einzelnen Tagesabschnitten der Leistung der entsprechenden Konstanttemperatur entspricht. In dieser Weise wurden von Kaufmann (1932) Erwartungswerte für Leistungen in WT anhand der im Konstantversuch ermittelten Daten durch anteilmäßige Addition berechnet.

In jüngster Zeit wurde das Problem über den Einfluß von tagesperiodischen Wechseltemperaturen erneut aufgegriffen (Remmert u. Wunderling, 1970; Braune, 1971; Hoffmann, 1974; Neumann u. Heimbach, 1975). Hierbei wurde geprüft, ob sich in künstlichen WT besondere Anpassungen in der Wachstumsleistung der Tiere nachweisen lassen. Ein besonders interessanter Befund dieser Untersuchungen ist, daß bei einigen Insekten in bestimmten WT Wachstumsbeschleunigungen auftraten (Clarke, 1967; Remmert, 1970; Braune, 1971). Um eine physiologische Interpretation dieses WT-Effektes zu finden, wurden in der vorliegenden Arbeit verschiedene Wachstumsleistungen mit der Stoffwechselintensität in KT und WT verglichen.

Als Versuchsobjekt wurde der Baumwollkapselwurm *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera) gewählt. Diese Art ist erstens in ihrem Verbreitungsgebiet im Verlauf eines Tages erheblichen Temperaturschwankungen ausgesetzt (Philipp, 1971), und zweitens sind von diesem Schmetterling bereits zahlreiche tagesperiodische Anpassungen und deren Kontrolle durch die „circadiane Uhr“ bekannt (z.B. Eiablage, Schlüpfzeit der Larven, Diapauseinduktion; vgl. Minis u. Pittendrigh, 1968).

In Teil I wurden die folgenden Wachstumsleistungen geprüft: Entwicklungsdauer, Larvengewicht, Reproduktionsrate. Hierbei traten in WT höhere Reproduktionsraten als in KT auf. In Teil II (Welbers, 1975) wurde anschließend versucht, die physiologischen Ursachen dieses WT-Effektes mit Hilfe von Atmungsmessungen zu erklären.

Material und Methoden

Zucht. Die Versuchstiere entstammten einer Zucht des United States Department of Agriculture¹. Sie wurden in Anlehnung an die Methoden von Adkisson (1960) und Clark (1961) weitergezüchtet. Als Zuchtgefäße dienten Petrischalen, deren Deckel und Boden mit Futtermedium (Casein-Weizenkeim-Diät) ausgegossen waren. Die ausgewachsenen Larven (IV. Larvenstadium) verließen das Futter und verpuppten sich in bereitgelegte, ca. 1 cm breite Wellpappstreifen. Die frisch geschlüpften Imagines wurden täglich abgesammelt und in einen zylindrischen Legebehälter gesetzt (Höhe 12 cm, Durchmesser 10 cm). Die obere Öffnung war mit einem feinmaschigen Drahtnetz abgedeckt, auf das von außen runde Filterpapiere (Durchmesser 5 cm) angedrückt wurden. Durch den Maschendraht hindurch legten die Imagines in jeder Nacht mehrere hundert Eier auf dem Filterpapier ab. Morgens wurden die Eipapiere gegen neue Filterpapiere ausgetauscht und kurz vor dem Schlüpfen der Eilarven in Futterschalen gelegt. Die frisch geschlüpften Eilarven bohrten sich im Verlauf des ersten Tages in das Futtermedium ein. Die alten Eipapiere konnten am nächsten Tag entfernt werden.

Versuchsbedingungen. Es wurden folgende Temperaturprogramme benutzt: 6 Konstanttemperaturen 14, 18, 22, 26, 30, 34° C und 5 tagesperiodische Wechseltemperaturen 22/14,

¹ United States Department of Agriculture, Agricultural Research Servial Plant Protection Division Pink Bollworm Moth Rearing Facility, 4125 East Broadway, Phoenix, Arizona 85040.

26/18, 30/22, 34/26° C und 22/30° C (Inverstag). In den Wechseltemperaturen änderten sich Warm- und Kaltphase im 12:12-Std-Rhythmus (warm 8—20 Uhr, kalt 20—8 Uhr). Außer bei den Inverstagversuchen (22/30° C) fielen die kalten Temperaturen in die Dunkelzeit (genaue Angaben des Temperaturprofils s. Neumann u. Heimbach, 1975). Für den Vergleich der Ergebnisse von Konstant- und Wechseltemperaturen erbrachte der Wechsel der Temperatur im 12:12-Std-Zyklus den Vorteil, daß die mittlere tägliche Temperatursumme der Wechseltemperaturen der mittleren Konstanttemperatur entsprach. Der Licht-Dunkel-Rhythmus betrug 15:9 Std (Licht 7—22 Uhr, mehr als 300 Lux). Durch die 15stündige Lichtzeit konnte eine photoperiodische Diapauseinduktion der Larven vermieden werden (kritische Photoperiode ca. 13,25 Std). Die Kombination von einer kürzeren Thermophase (12 Std) mit einer längeren Photophase (15 Std) entspricht in etwa natürlichen Bedingungen.

Auswertung. Die Zeitspanne zwischen dem Median der Eiablage und dem Medianwert der Schlüpfverteilung der Eilarven wurde als mittlere Dauer der Embryonalentwicklung gewertet. Die beiden Medianwerte wurden folgendermaßen bestimmt: Die Imagines legten ihre Eier während der ersten Nachthälfte ab. Der Medianwert der Eiablage liegt nach Minis (1965) 2,5 Std nach Licht-Aus. In einigen Versuchen konnte ich aber beobachten, daß die Tiere schon kurz vor Beginn der Dunkelheit mit der Eiablage begannen. Der Medianwert der Eiablage wurde deshalb bei allen Versuchen einheitlich etwas früher, und zwar bei 2 Std nach Licht-Aus, angenommen. Der zweite Medianwert zur Bestimmung der Dauer der Embryonalentwicklung wurde an Hand der in allen Versuchstemperaturen gemessenen tageszeitlichen Schlüpfverteilung der Eilarven berechnet.

Die Dauer der Larval- und der Puppenentwicklung wurde nicht bestimmt, um die Tiere durch tägliche Kontrollen nicht in ihrer Entwicklung zu stören. Es wurde deshalb nur die Generationsdauer gemessen, also die Zeitspanne vom Tag der Eiablage bis zum Schlüpfen der Imago.

Die Werte der Generationsdauer der Einzeltiere waren in den meisten Versuchen annähernd normalverteilt (5% Niveau, *R/s*-Test, Sachs, 1970), so daß in allen Versuchen die arithmetischen Mittel als mittlere Generationsdauer gewertet wurden. Zum Vergleich der Mittelwerte wurde der entsprechende *t*-Test benutzt (Sachs, 1969).

Temperaturvorbehandlung der Versuchstiere. Von vielen Insekten ist bekannt, daß die Temperaturvorbehandlung einen Einfluß auf Entwicklungsvorgänge haben kann. Bei Zuchten in Wechseltemperaturen (z.B. 30/22° C) könnte es daher für die Dauer der Larvalentwicklung von Bedeutung sein, ob die Eiablage und die Embryonalentwicklung bei der unteren (22° C), mittleren (26° C) oder oberen Konstanttemperatur stattfand. Es wurde deshalb für alle Versuchstemperaturen geprüft, ob die Zuchttemperatur der Elterngeneration und die Temperatur während der Embryonalentwicklung die Larvalentwicklung verlängern oder verkürzen kann. In diesen Voruntersuchungen konnte jedoch kein Hinweis auf den Einfluß irgendwelcher Vorbehandlungstemperaturen gefunden werden, so daß in allen folgenden Versuchen eine mögliche Präadaptation nicht berücksichtigt zu werden brauchte.

Ergebnisse

I. Die Entwicklungsdauer

In Wechseltemperaturen wurde die Entwicklungsdauer weder verkürzt noch verlängert. Die WT-Werte entsprachen sowohl bei der Embryonalentwicklung als auch bei der Generationsdauer jeweils der mittleren KT.

Embryonalentwicklung (Abb. 1). Die KT- und WT-Kurven gleichen einer Hyperbel, denn die entsprechenden Werte der Entwicklungsgeschwindigkeit, die Reziprokwerte der Entwicklungsdauer, liegen im gemessenen Temperaturbereich auf einer Geraden: KT-Gerade $100/y = 0,0750 x - 1,0135$, Korrelationskoeffizient zwischen der berechneten Geraden und den Meßwerten $r = 0,9999$; WT-Gerade (in Abb. 1 nicht eingezeichnet) $100/y = 0,0752 x - 1,0097$, $r = 0,9999$.

Generationsdauer (Abb. 2). Die WT-Werte der Generationsdauer lagen meist im Streubereich der KT-Werte (s. Tabelle 1). Kleine Differenzen zwischen Kon-

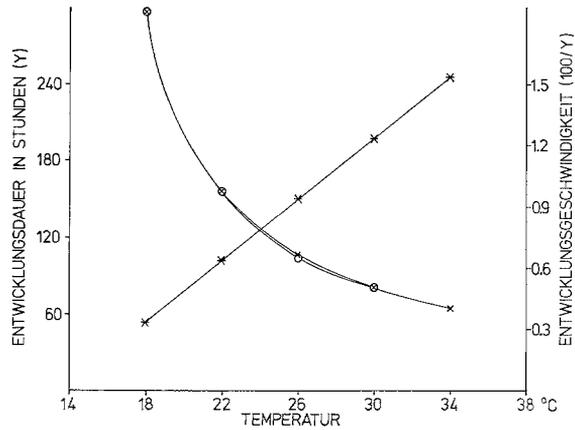


Abb. 1. Dauer der Embryonalentwicklung bei konstanten (×) und tagesperiodisch wechselnden Temperaturen (○). Die Gerade gibt die Entwicklungsgeschwindigkeit (*) für Konstanttemperaturen an

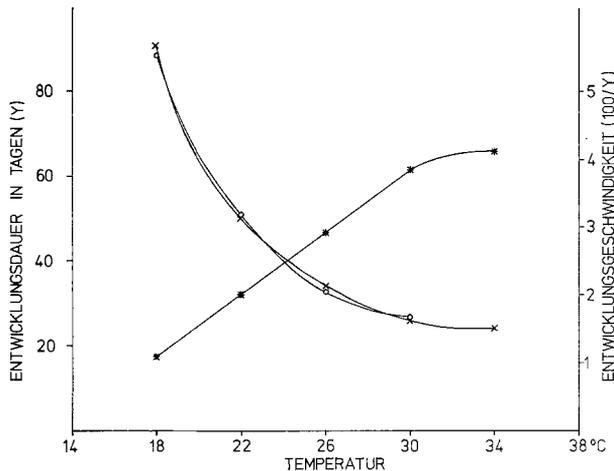


Abb. 2. Generationsdauer in Abhängigkeit von konstanten (×) und tagesperiodisch wechselnden Temperaturen (○), Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit (*) wurde nur für die Konstanttemperaturen eingezeichnet

stant- und Wechseltemperaturen stellen jedoch keinen besonderen WT-Effekt dar, sondern sie beruhen vermutlich auf geringfügigen Unterschieden zwischen der mittleren täglichen Temperatursumme der verschiedenen WT-Programme und den entsprechenden Konstanttemperaturen. Denn durch die Abkühl- bzw. Aufheizperiode entsprachen die WT nicht exakt einem Rechteckprofil, das rechnerisch bei dem Vergleich von KT und WT zugrunde gelegt wurde.

Die KT- und WT-Kurven der Generationsdauer gleichen ebenfalls in einem weiten Temperaturbereich einer Hyperbel, da die Entwicklungsgeschwindigkeit von 18° C bis 30° C linear mit der Temperatur ansteigt: KT-Gerade $100/y =$

Tabelle 1
Generationsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Temperatur

| Temperatur | Entwicklungs- dauer in Tagen (y) | s | n | Entwicklungs- geschwindig- keit (100/ y) |
|----------------------|--|-------|------|---|
| 18 | 90,8 | 6,95 | 107 | 1,10 |
| 22 | 49,9 | 3,03 | 2032 | 2,00 |
| 26 | 34,2 | 1,88 | 9113 | 2,92 |
| 30 | 26,0 | 2,02 | 5911 | 3,85 |
| 34 | 24,3 | 1,76 | 276 | 4,12 |
| 22/14 | 88,5 | 10,03 | 161 | 1,13 |
| 26/18 | 51,0 | 4,50 | 2925 | 1,96 |
| 30/22 | 32,2 | 1,69 | 4898 | 3,06 |
| 34/26 | 26,8 | 1,99 | 2845 | 3,73 |
| 22/30 (Inverstag) | 31,3 | 1,87 | 1795 | 3,19 |

n = Anzahl der gemessenen Tiere, s = Standardabweichung, Entwicklungsgeschwindigkeit (100/ y) = tägliche Entwicklungsrate in Prozent.

$0,2292x - 3,0345$, Korrelation zwischen der berechneten Gerade und den Meßwerten $r = 0,9999$ (berechnet ohne den 34°C -Wert), WT-Gerade $100/y = 0,2225x - 2,8700$, $r = 0,9961$ (WT-Gerade in Abb. 2 nicht eingezeichnet). In der Zuchttemperatur 34°C entwickelten sich die Tiere langsamer als bei einer linearen Extrapolation der Entwicklungsgeschwindigkeit (100/Generationsdauer) zu erwarten war. Wegen dieser etwas geringeren Entwicklungsgeschwindigkeit bzw. verlängerten Generationsdauer sollte aber nach den Überlegungen von Kaufmann in der Wechseltemperatur $34/26^\circ\text{C}$ eine von der mittleren Konstanttemperatur abweichende Generationsdauer gefunden werden, und zwar von 28,4 Tagen anstatt von 26 Tagen (= 30°C -Wert, s. Tabelle 1). Die gemessene Generationsdauer lag mit 26,8 Tagen zwischen dem Kaufmannschen Erwartungswert und dem Wert der mittleren Konstanttemperatur. Die Wachstumsrate wurde offenbar durch den halbtägigen Aufenthalt in einer ungünstigen Temperatur (34°C) nicht in dem Maße herabgesetzt, wie man aus den Werten einer Zucht bei 34°C KT schließen würde.

Zuchtversuche bei 14°C wurden nach 5 Monaten abgebrochen, da bei einem Versuchsansatz von ca. 20000 Eilarven nur ca. 10 Tiere als IV. Larvenstadium übriggeblieben waren. Man kann daher davon ausgehen, daß der theoretische Entwicklungsnullpunkt von $13,2^\circ\text{C}$, ermittelt aus dem Schnittpunkt der Geraden der Entwicklungsgeschwindigkeit mit der Abszisse, etwa der Temperatur entspricht, bei der ein Wachstum für die Larven nicht mehr möglich ist.

Die Phasenlage der Wechseltemperaturen zum Licht-Dunkel-Rhythmus scheint keinen besonderen Einfluß auf die Generationsdauer zu haben, denn im Inverstagversuch (tagsüber 22°C , nachts 30°C) entwickelten sich die Tiere genau so schnell wie im Normaltag (s. Tabelle 1, $30/22^\circ\text{C}$ -Wert und $22/30^\circ\text{C}$ -Wert). Entscheidend für die Generationsdauer war nur die tägliche Temperatursumme.

II. Das Larvengewicht

WT förderten die Gewichtszunahme der Larven. In allen Wechseltemperaturprogrammen wurden höhere Maximalgewichte gemessen als bei Larven aus der mittleren KT (Tabelle 2). Die Mittelwerte von KT und WT ließen sich in den unteren Versuchstemperaturen 18°C—22/14°C und 22°C—26/18°C mit Hilfe des *t*-Testes gegeneinander absichern ($P < 0,001$), in den höheren Temperaturen 26°C—30/22°C und 30°C—34/22°C waren die Differenzen der Mittelwerte dagegen nicht signifikant ($0,25 > P > 0,1$). Auffällig ist der v-förmige Verlauf der Gewichtskurve mit einem Minimum bei 26°C, und zwar in Konstant- und Wechseltemperaturen (Abb. 3).

Da sich bei 26°C und 30/22°C in den Kulturschalen die meisten Larven entwickelten, könnte der Einwand erhoben werden, daß sich die Larven durch eine höhere Populationsdichte in ihrem Wachstum gegenseitig behinderten. Relativ geringe Gewichte wurden jedoch bei Zuchttemperaturen um 26°C auch in Kulturschalen mit niedriger Populationsdichte gemessen. Die Maximalgewichte geben daher den Verlauf der Gewichtskurve besser wieder als die Mittelwerte, da bei ihnen Populationseffekte weitgehend ausgeschlossen sind. In den Maximalgewichten ist der v-förmige Kurvenverlauf am stärksten ausgeprägt. Besonders fällt dabei der Temperaturbereich um 26°C auf, da hier die Gewichtsunterschiede zwischen KT und WT deutlich geringer sind als bei höheren oder kälteren Temperaturen.

Die Phasenlage der WT zum Licht-Dunkel-Zyklus hatte auf den Gewichtszuwachs der Larven keinen nachweisbaren Einfluß, denn im Inverstag (22/30°C) wurden gleich große Maximalgewichte ermittelt wie im Normaltag (30/22°C) (s. Tabelle 2).

Tabelle 2. Gewichte des IV. Larvenstadiums bei verschiedenen Zuchttemperaturen

| Temperatur | Maximalgewicht | \bar{x} | <i>s</i> | <i>n</i> |
|------------|----------------|-----------|----------|----------|
| 18 | 44,5 | 28,2 | 6,34 | 66 |
| 22/14 | 58,5 | 33,5 | 6,95 | 193 |
| 22 | 42,6 | 26,2 | 5,92 | 310 |
| 26/18 | 54,1 | 27,8 | 6,84 | 455 |
| 26 | 39,7 | 24,0 | 5,10 | 286 |
| 30/22 | 42,2 | 24,6 | 5,59 | 377 |
| 22/30 | 42,5 | 27,5 | 5,64 | 262 |
| 30 | 44,5 | 27,7 | 6,11 | 215 |
| 34/26 | 50,9 | 28,7 | 7,59 | 123 |
| 34 | 41,7 | 26,0 | 5,74 | 133 |

\bar{x} = mittleres Gewicht, *n* = Anzahl der gewogenen Tiere, *s* = Standardabweichung.

III. Die Reproduktionsrate

Es war nun interessant zu prüfen, ob in WT die Reproduktionsrate entsprechend dem erhöhten Larvengewicht gesteigert wurde. Zusätzlich konnte unter-

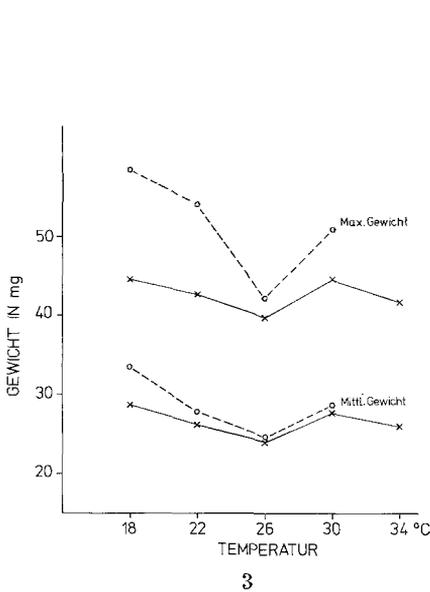


Abb. 3. Gewichte des IV. Larvenstadiums in Konstant- (x) und Wechseltemperaturen (o). Die Larven wurden auf $\frac{1}{10}$ mg genau gewogen

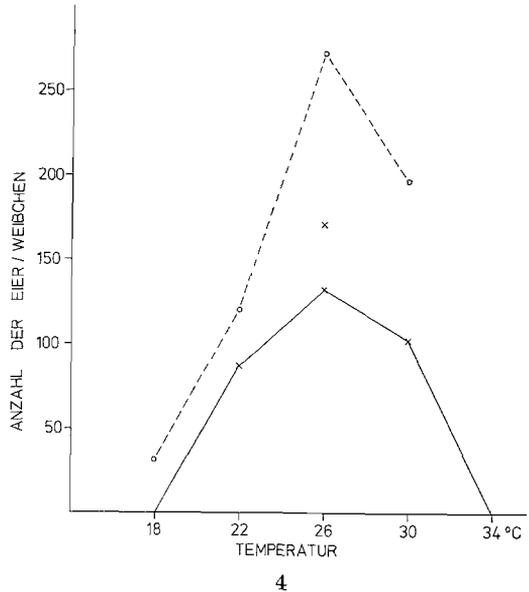


Abb. 4. Mittlere Eirate in Konstant- (x) und Wechseltemperaturen (o). Das einzelne Kreuzchen bei 26° C gibt die Anzahl der im Inverstagsprogramm (22/30° C) abgelegten Eier an

sucht werden, ob der Temperaturbereich, innerhalb dessen eine Eiablage stattfindet, in WT größer als in KT ist.

Die Rate der Eiablage zeigt bei *Pectinophora* wie bei vielen anderen Insekten in KT und WT den Verlauf einer Optimumskurve (Abb. 4). In WT wurden aber stets mehr Eier abgelegt als in der jeweiligen mittleren Konstanttemperatur, im Temperaturbereich von 26° C bis 30° C sogar doppelt so viele. Eine erhöhte Reproduktionsrate in WT wurde bereits bei einer Reihe anderer Insekten beobachtet (Messenger, 1964; Siddiqui, 1972; Hoffmann, 1974). Das Maximum der Eiablage war aber bei diesen Insekten in WT zu tieferen Temperaturen hin verschoben, während bei *Pectinophora* das Maximum der Eiablage in KT und WT im gleichen Temperaturbereich (26° C) lag.

Betrachtet man nur die tägliche Temperatursumme, so wird durch WT der Temperaturbereich erweitert, in dem noch eine Eiablage stattfindet. So produzierten die Imagines bei 18° C KT keine Eier, eine geringe Anzahl wurde aber in der Wechseltemperatur 22/14° C abgelegt (Eiablage nachts bei 14° C). Wenn man die Imagines einer 18° C-Zucht in die nur wenig wärmere Temperatur von 20° C setzte, so begannen auch sie nach 1—2 Tagen mit der Eiablage. Offensichtlich waren sie durch die kalte Temperatur nicht in ihrer Vitalität beeinträchtigt. In konstant 34° C gezüchtete Tiere legten dagegen weder bei der Aufzuchttemperatur noch nach Überführung in die Optimaltemperatur von 26° C Eier ab. Bei einem längeren Aufenthalt in 34° C treten also schon irreparable Temperaturschäden auf. Ob *Pectinophora* in einer Wechseltemperatur von $\pm 4^\circ$ C um 34° C

Tabelle 3. Eizahl und Mortalität in Abhängigkeit von der Temperatur

| Temperatur | Anzahl der beobachteten Pärchen | Anzahl der pro Weibchen abgelegten Eier | Prozentsatz der geschlüpften Eilarven | Anzahl der Eilarven pro Weibchen |
|------------|---------------------------------|---|---------------------------------------|----------------------------------|
| 18 | ca. 100 | — | — | — |
| 22 | 110 | 87 | 79,6 ± 3,8 | 69 |
| 26 | 152 | 132 | 77,6 ± 6,3 | 102 |
| 30 | 122 | 102 | 82,3 ± 5,3 | 84 |
| 34 | ca. 120 | — | — | — |
| 22/14 | 50 | 31 | 68,9 | 21 |
| 26/18 | 127 | 120 | 89,3 ± 6,1 | 107 |
| 30/22 | 145 | 272 | 88,6 ± 2,1 | 241 |
| 34/26 | 110 | 196 | 85,9 ± 1,6 | 168 |
| 22/30 | 100 | 171 | 84,6 | 145 |

noch Eier produziert, wurde allerdings nicht geprüft. Es ist jedoch recht wahrscheinlich, da Philipp (1971) in der Wechseltemperatur von 36,7/27,7° C noch eine hohe Eiablage erzielte (163 Eier pro Weibchen). Wichtig für die Eiablage in WT scheint zu sein, daß zumindest eine der beiden Temperaturen in den Temperaturbereich fällt, in dem auch bei KT noch eine Eiablage möglich ist.

Von einigen Insekten ist bekannt, daß mit zunehmender Eiproduktion das Gewicht der Eier oder der frisch geschlüpften Eilarven abnimmt (Hoffmann, 1974). Um zu überprüfen, ob bei der gesteigerten Reproduktionsrate in WT die Weibchen auch mehr organische Substanz produzieren, wurde von Eiern aus mehreren KT und WT das Frischgewicht bestimmt. Bei der Wägung wurde darauf geachtet, daß die Eier alle etwa gleich weit entwickelt waren. Außerdem wurden die Eier erst unmittelbar vor der Wägung aus den Klimakammern (RF > 75%) genommen, um den durch Verdunstung entstehenden Gewichtsverlust möglichst gering zu halten. Ein unterschiedliches Gewicht zwischen Eiern aus KT und WT wurde nicht festgestellt. Man kann daher davon ausgehen, daß in WT von den Weibchen mehr organische Substanz produziert wurde.

Neben der Anzahl der abgelegten Eier ist der Prozentsatz der schlüpfenden Eilarven ein wichtiger Parameter, der die Wachstumsrate und Ausbreitung einer Population bestimmt. Die Mortalität der Eier war in allen WT geringer als in der entsprechenden mittleren KT (Tabelle 3, Spalte 4). Der Prozentsatz der schlüpfenden Eilarven wurde aber zusätzlich durch die Feuchtigkeit bestimmt, die in den Versuchen nicht immer konstant gehalten werden konnte. Wenn z. B. die Eipapiere durch Kondenswasser des Futtermediums zu naß wurden, schlüpfen weniger Eilarven als zu erwarten waren (ein Teil blieb als fertige Eilarve im Ei). Bei zu trockener Luft vertrockneten die Eier. Diese nicht immer zu vermeidenden Einflüsse der Feuchte wirken sich bei einigen Versuchsbedingungen in der großen Streuung aus (s. Tabelle 3). Die Unterschiede im Prozentsatz der geschlüpften Eilarven lassen sich daher statistisch nicht mehr absichern ($P > 0,01$).

Kombiniert man die Ergebnisse von Reproduktionsrate und Mortalität, ergeben sich WT um 26° C als optimale Temperaturen für das Populationswachstum.

IV. Diapause

Eine Diapauseinduktion wird bei *Pectinophora* hauptsächlich durch die Photoperiode ausgelöst. Zusätzlich können jedoch kalte Temperaturen, der Wassergehalt der Nahrung oder das Alter der Elterntiere als auslösende Faktoren wirken (Raina, 1974). In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß auch in WT mit kühlen Nachttemperaturen Diapauselarven auftraten, obwohl die mittlere tägliche Temperatursumme der WT über dem für eine Diapauseinduktion kritischen Temperaturbereich lag. So wurden in Zuchten mit 22° C KT und allen wärmeren KT keine Diapauselarven gefunden. In der WT 26/18° C stieg, offenbar induziert durch die kalte Nachttemperatur, der Anteil der Diapauselarven auf 18%. In 18° C KT waren 32% aller IV. Larvenstadien Diapauselarven. Als Diapauselarven wurden die Tiere gewertet, die nach dem Ausschlüpfen fast aller Imagines einer Kulturschale noch immer den Habitus des IV. Larvenstadiums hatten und an denen keine Anzeichen des Vorpuppenstadiums zu erkennen waren.

Diskussion

Entwicklungsdauer

Besondere Stoffwechselleistungen, die die Entwicklungsgeschwindigkeit in tagesperiodisch wechselnden Temperaturbedingungen beschleunigen, wie sie bei verschiedenen anderen Insektenarten beobachtet wurden, konnten bei *Pectinophora* nicht festgestellt werden. Eier und Larven entwickelten sich im Temperaturbereich von 18—34 bzw. 18—30° C unabhängig vom tageszeitlichen Temperaturprogramm. Entscheidend für die Entwicklungsdauer in Wechseltemperaturen war in den geprüften Temperaturbedingungen allein die tägliche Temperatursumme. Selbst in den recht unphysiologischen Bedingungen des Inverstages (22/30° C) wurde die gleiche Entwicklungsdauer gemessen wie im Normaltag.

Diese Übereinstimmung der Entwicklungsdauer in Konstant- und Wechseltemperaturen kann sich jedoch bei WT mit sehr großen Temperaturamplituden ändern, wenn die beiden Temperaturen nahe der oberen und unteren Letaltemperatur liegen. So fand Philipp (1971) in Versuchen mit tagesperiodischen Temperaturschwankungen von 17 oder 18° C entweder eine kleine Beschleunigung in der Entwicklungsdauer oder eine deutliche Verzögerung, je nachdem, welchen Temperaturbereich die Wechseltemperaturen umfaßten. Da vielleicht auch die Länge der Lichtphase die Generationsdauer mit bestimmt, sind die Ergebnisse der Zuchtversuche in Wechseltemperaturen nicht unmittelbar auf die Freilandsituation übertragbar. Ökologisch wichtig jedoch scheint zu sein, daß bei großen tagesperiodischen Temperaturschwankungen die Entwicklungsgeschwindigkeit im Vergleich zur mittleren KT deutlich verzögert werden kann, während bei kleinen Temperaturamplituden, wie sie in dieser Untersuchung benutzt wurden, kein Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen Konstant- und Wechseltemperaturen auftrat.

Larvengewicht

Es lag die Vermutung nahe, daß das in WT erhöhte Larvengewicht auf einem größeren Anteil an Fettgewebe und der Speicherung anderer Reservestoffe beruht, die nach der Imaginalhäutung für die gesteigerte Reproduktionsrate von

Bedeutung sein könnten. Vorläufige Untersuchungen bestätigen diese Annahme. Es bestehen Hinweise darauf, daß die WT-Larven ein höheres Trockengewicht hatten als die Larven der mittleren KT. Der v-förmige Verlauf der Gewichtskurven, mit einem Minimum bei 26° C, wurde wahrscheinlich durch einen unterschiedlichen Wassergehalt der Larven hervorgerufen. Bei den wenigen bisher durchgeführten Messungen hatten die 26° C-Larven sogar das höchste Trockengewicht der KT-Larven (Hoffmann, 1974, mündliche Mitteilung der Ergebnisse einer Ganztieranalyse von Larven aus 26, 30, 26/18, 30/22 und 34/26° C, unveröffentlicht; Analysenmethode s. Collatz u. Speck, 1970; Hoffmann, 1973).

Reproduktionsrate

Die größere Eirate der WT-Tiere wurde im wesentlichen durch 3 Faktoren ermöglicht:

1. *Durch ein größeres Körpergewicht.* In WT hatten die Larven ein höheres Gewicht als in den mittleren KT. Man kann annehmen, daß auch die Imagines, die sich aus den WT-Larven entwickelten, schwerer waren als die Imagines der KT-Larven. Adkisson (1961) fand aber, daß die schwersten Imagines auch die meisten Eier ablegten.

2. *Durch eine längere Ablageperiode.* Die Imagines einer 30/22° C-Zucht legten im Gegensatz zu den Weibchen aus 26° C bis zum Tod Eier ab. Die Ablageperiode der 30/22° C-Tiere kann bis zu 7 Tage länger sein als die der 26° C-Tiere. Ähnliche Verhältnisse dürften bei einem Vergleich der anderen WT und der entsprechenden KT vorliegen. Als zweiter Faktor ist daher die länger andauernde Eiproduktion der WT-Tiere anzusehen.

3. *Durch eine höhere tägliche Eirate.* Das größere Larvengewicht und die längere Ablageperiode erklären nur etwa 50% der gesteigerten Reproduktionsrate der WT-Tiere. Der wichtigste Faktor ist die unabhängig vom Gewicht und von der Ablageperiode auftretende höhere tägliche Eirate der Weibchen der WT-Zuchten.

Die Eiablage wird weiterhin durch die Phasenlage der WT zum Licht-Dunkel-Rhythmus und durch die Temperaturamplitude der WT beeinflusst. In WT mit sehr großen Temperaturdifferenzen (17 oder 18° C) wurden zum Teil deutlich weniger Eier abgelegt als in der mittleren KT (Philipp, 1971). Da in seinen Versuchen die Eirate mit der Nachttemperatur der verschiedenen Versuchsbedingungen anstieg, nahm Philipp an, daß die Höhe der Reproduktionsrate im wesentlichen durch die Nachttemperatur bestimmt wird. Dieser Schluß erscheint mir jedoch nicht zwingend, da bei den hier dargestellten Ergebnissen im Inverstagversuch 22/30° C (nachts 30° C) zwar weniger Eier als im Normaltag, jedoch deutlich mehr als bei 30° C KT abgelegt wurden. Die Versuche in der WT 22/14° C belegen, daß auch die Tagestemperatur für die Eiablage wichtig ist, denn in 18° C KT wurden keine Eier produziert, wohl aber in der WT 22/14° C (Ablage nachts bei 14° C). Die geringeren Eiraten in WT mit großen Amplituden beruhen darauf, daß die Tages- und Nachttemperaturen der WT in einen für *Pectinophora* extremen Temperaturbereich fielen. Mit dieser Annahme ließen sich die unterschiedlichen Befunde von Philipp und mir erklären: geringe Eiraten in WT mit großen Temperaturamplituden, große Eiraten bei kleinen Temperaturdifferenzen. Eine entsprechende Wirkung von WT konnte Siddiqui (1972) an *Drosophila* zeigen. Die Fliegen legten in WT, die in den Temperaturbereich fielen, in dem die Tiere auch

bei KT wachsen können, mehr Eier ab als in der jeweiligen mittleren KT, und zwar um so mehr, je geringer die Temperaturamplitude war. Je größer jedoch die Differenz zwischen Tag- und Nachttemperatur wurde, d. h. je näher die Temperaturen an die obere und untere Letaltemperatur heranreichten, desto geringer wurden die Eiraten im Vergleich zur mittleren KT. Bei sehr großen Temperaturamplituden war die Reproduktionsrate der WT-Fliegen etwa ein Drittel kleiner als die der KT-Tiere.

Eine größere Reproduktionsrate in WT wurde auch bei einer Reihe anderer poikilothermer Organismen gefunden (Messenger, 1964; Dean, 1969; Siddiqui, 1972, 1973; Fahmy, 1973; Hagstrum u. Leach, 1973; Halbach, 1973; Hoffmann, 1974). Der zugrundeliegende Mechanismus, der diese Leistung ermöglicht, konnte bisher aber nicht geklärt werden.

Ökologische Bedeutung

Eine Übertragung der Befunde auf die Freilandsituation ist nicht ohne weiteres möglich, da nicht bekannt ist, welchen Temperaturschwankungen die Tiere tatsächlich ausgesetzt sind. Die Imagines verbergen sich tagsüber am Boden unter Büschen und Steinen oder verkriechen sich sogar in die Erde (Busch, 1917). In diesen Mikrohabitaten treten wahrscheinlich geringere Temperaturschwankungen im Verlauf eines Tages auf als in 1—2 m über dem Erdboden. Durch die Isolationswirkung der Baumwollfäden könnten auch die Larven in den Samenkapseln vor großen Temperatursprüngen zwischen Tag und Nacht geschützt sein. Um die Ergebnisse der Laboruntersuchungen auf die Freilandsituation übertragen und damit Vorhersagen über das Populationswachstum dieses Baumwollschädlings machen zu können, müßten daher genaue Messungen der tatsächlichen Temperaturschwankungen in den Mikrohabitaten der Tiere durchgeführt werden. Ein für die Freilandbiologie wichtiger Effekt dürfte jedoch sein, daß die Imagines in WT, bei denen die Tagestemperaturen 34° C und mehr betragen, fertil bleiben. Nachteilige Einflüsse der hohen Temperaturen treten unter diesen Bedingungen offenbar erst gar nicht auf oder können bei den kühleren Nachttemperaturen wieder kompensiert werden.

Obwohl die Laborbefunde keine direkten Rückschlüsse auf die Freilandbiologie der Tiere zulassen, so kann man dennoch annehmen, daß die gemessenen positiven Einflüsse von tagesperiodischen Wechseltemperaturen — höheres Larvengewicht, größere Reproduktionsrate und geringere Mortalität der Eilarven — insgesamt auch unter Freilandbedingungen das Populationswachstum fördern. Die zunehmende Diapausebereitschaft der IV. Larvenstadien in WT mit tiefen Nachttemperaturen könnte zusätzlich den Fortbestand einer Population sichern, indem bei kühlen Vegetationsperioden viele Larven im Herbst schon vor Erreichen der kritischen Photoperiode sich nicht mehr weiter entwickeln, sondern ins Diapausestadium eintreten.

Literatur

- Adkisson, P. L.: A wheat germ medium of the pink bollworm. *J. Econ. Entomol.* **53**, 759—762 (1960)
- Adkisson, P. L.: Fecundity and longevity of the adult pink bollworm reared on natural and synthetic diets. *J. Econ. Entomol.* **54**, 1224—1227 (1961)
- Braune, H. J.: Der Einfluß der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen. *Oecologia (Berl.)* **8**, 223—266 (1971)

- Busch, A.: The pink bollworm. *J. Agr. Res.* **9**, 343—370 (1917)
- Clark, E. W.: Artificial media and rearing techniques for the pink bollworm. *J. Econ. Entomol.* **54**, 4—8 (1961)
- Clarke, K. U.: The growth responses of *Locusta*. *Bull. ent. Res.* **57**, 259—270 (1967)
- Collatz, K. G., Speck, U.: Gesamtbestand an organischen Substanzen der Spinne *Tegenaria atrica* im Vergleich zu *Protophormia terrae novae* (Dipt.) und *Orconectes limosus* (Crust.). *Z. vergl. Physiol.* **70**, 35—44 (1970)
- Dean, G. J. W.: Survival and reproduction of *Glossina morsitans* in different types of cages exposed to variable and constant climatic conditions. *Bull. ent. Res.* **58**, 773—785 (1969)
- Fahmy, A.: Effect of temperature and humidity on the adult stage of the greasy cutworm *Agrotis ipsilon*. *Bull. Soc. Entomol. Egypte.* **57**, 379—386 (1973)
- Hagstrum, D. W., Leach, C. E.: Role of constant and fluctuating temperature in determining development time and fecundity in *Tribolium*, *Trogoderma*, *Sitophilus*. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **66**, 407—410 (1973)
- Halbach, U.: Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas as influenced by periodically oscillating temperature. In: Effect of temperature on ectothermic organism, W. Wieser, ed., p. 217—228. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1973
- Hoffmann, K. H.: Der Einfluß der Temperatur auf die chemische Zusammensetzung von Grillen (*Gryllus*, Orthopt.). *Oecologia (Berl.)* **13**, 147—175 (1973)
- Hoffmann, K. H.: Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia (Berl.)* **17**, 39—54 (1974)
- Kaufmann, O.: Einige Bemerkungen über den Einfluß von Temperaturschwankungen auf die Entwicklungsdauer und Steuerung bei Insekten und seine graphische Darstellung durch Kettenlinie und Hyperbel. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **25**, 353—361 (1932)
- Messenger, P. S.: The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid: *Therioaphis maculata*. *J. Econ. Entomol.* **57**, 71—76 (1964)
- Minis, D.: Parallel peculiarities in the entrainment of a circadian rhythm and photoperiodic induction in the pink bollworm. In: Circadian clocks, J. Aschoff, ed., p. 333—345. Amsterdam: North-Holland 1965
- Minis, D., Pittendrigh, C. S.: Circadian oscillation controlling hatching: Its ontogeny during embryogenesis of a moth. *Science* **159**, No. 3814 (1968)
- Neumann, D., Heimbach, F.: Das Wachstum des Kohlweißlings bei konstanten und tagesperiodisch wechselnden Temperaturen. *Oecologia (Berl.)* **20**, 135—141 (1975)
- Philipp, J. S., Watson, T. F.: Influence of temperature on population growth of the pink bollworm. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **64**, 334—340 (1971)
- Raina, A. K., Bell, R. A.: Influence of dryness of the larval diet and parental age on diapause in the pink bollworm. *Environ. Entomol.* **3**, 316—318 (1974)
- Remmert, H., Wunderling, K.: Temperature differences between arctic and alpine meadows and their ecological significance. *Oecologia (Berl.)* **4**, 208—210 (1970)
- Sachs, L.: Statistische Auswertungsmethoden. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1969
- Sachs, L.: Statistische Methoden: Ein Soforthelfer. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1970
- Siddiqui, W. H.: Population growth of *Drosophila melanogaster* vestigial at constant and alternating temperatures. *Ann. Ent. Amer.* **65**, 993—1001 (1972)
- Siddiqui, W. H.: Effects of some constant and alternating temperatures on population growth of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Can. Entomol.* **105**, 145—156 (1973)
- Welbers, P.: Der Einfluß von tagesperiodischen Wechseltemperaturen bei der Motte *Pectinophora*. II. Der Sauerstoffverbrauch. *Oecologia (Berl.)* **21**, 43—56 (1975)

Dr. Peter Welbers
 Fachbereich Biologie
 Lehrstuhl für Physiologie
 der Universität
 D-8400 Regensburg
 Postfach 397
 Bundesrepublik Deutschland