

Zur Morphologie und Biologie von *Anatis ocellata* (L.) (Coleoptera, Coccinellidae)¹

VON URSULA KESTEN

Mit 20 Abbildungen

I. Einleitung

Die zum Teil sehr auffällige, variable Färbung der Coccinelliden lenkte schon vor 200 Jahren das Interesse von Forschern auf diese Käfer. Dabei erkannte man ihre Bedeutung als natürliche Feinde vieler pflanzenschädlicher Homopteren und Milben und beschäftigte sich mit Möglichkeiten, sie zur Bekämpfung von Schädlingen einzusetzen. Erst als zahlreiche derartige Versuche biologischer Schädlingsbekämpfung an mangelnden Kenntnissen über die Entwicklung und die Umweltansprüche der ausgesetzten Coccinelliden scheiterten, erarbeitete man bionomische Daten. Einige häufig vorkommende und auf krautigen Pflanzen und Laubhölzern weit verbreitete Species wurden eingehender untersucht. Noch wenig aber wissen wir über die seltener auftretenden Arten, darunter auch die an Nadelholz gebundene *Anatis ocellata* (L.). Obwohl letztere als größte mitteleuropäische Art gilt, blieben ihre Lebensgewohnheiten bisher weitgehend unbekannt. Mit der vorliegenden Arbeit soll ein Beitrag zur Morphologie, Biologie und Ökologie dieses Käfers geleistet werden.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, die Gewährung von Arbeitsraum und Material sowie für mannigfachen Rat möchte ich Herrn Professor Dr. H. HEDDERGOTT herzlich danken. Sehr dankbar bin ich auch den Herren Professor Dr. LINDNER (Ludwigsburg), Dr. HARDE (Ludwigsburg) und Dr. KEISER (Basel), die sich um die Bestimmung der parasitischen Diptere bemühten. Herrn Professor Dr. HEINZE danke ich für die Determination der Aphiden.

II. Material und Methode

Die erforderlichen Käfer wurden in Kiefernforsten der Westfälischen Bucht in der Umgebung von Telgte, Saerbeck und Salzbergen gesammelt. Auch alle Freilandstudien wurden in den genannten Gebieten durchgeführt.

Im Labor wurden die Coccinelliden bei natürlichem Tageslicht in etwa 40 × 30 × 50 cm großen drahtbespannten und verglasten Kästen mit eingetopften Jungkiefern gehalten. Temperatur und Luftfeuchtigkeit schwankten zwischen 17,5 und 23° C sowie 40–50 % r. L. im Winter und 18–28° C sowie 60–80 % r. L. im Sommer. Bananenfruchtfleisch und stark verdünnte Saccharoselösung bildeten die Hauptnahrung, die zweimal wöchentlich durch Blattläuse: *Schizolachnus pineti* F. und *Myzodes persicae* Sulz. ergänzt wurde.

¹ Gekürzte Fassung einer von der Mathem.-Naturwiss. Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster angenommenen Inaugural-Dissertation.

Petrischalen mit Eiern oder Larven wurden in Zuchtkästen von 60 : 80 : 60 cm Größe gehalten. Schwarzer Karton und Filz schirmten diesen gegen Tageslicht ab. Im Innern 40 cm über dem Boden aufgehängte und jeweils 16 Stunden am Tag brennende Leuchtstoffröhren (Philips TL 20 W/10 blaues Licht und TL 20 W/29 rötliches Licht) erzeugten eine Helligkeit von 400–600 Lux und zusätzliche Wärme, so daß Temperaturen von 19 bis 30° C (Durchschnitt 23° C) herrschten. Die relative Luftfeuchtigkeit erreichte Werte von 35 % bis 63 % (Durchschnitt 40,3 %).

Zur künstlichen Überwinterung wurden 50 Käfer in unterschiedlich hergerichteten Gefäßen in einen Klimaraum gebracht. Gefäß A enthielt außer einer dünnen Erdschicht nur Kiefernborke, B ein dickes Moospolster, C Bodenstreumaterial (trockene Kiefernadeln, trockene Birken und Buchenblätter, Zweigstückchen). Die Versuche wurden bei stark abgeschwächtem Tageslicht durchgeführt. Die Temperatur wurde dem Verlauf der Außentemperatur etwa angeglichen, jedoch höher als draußen gehalten. Sie schwankte zwischen 2 und 15° C.

Für die Überwinterung unter natürlichen Bedingungen wurde ein geräumiger Käfig (3,70 × 3,60 × 2 m) aus feinem Drahtgitter benutzt, der im Freiland über einer imitierten Kiefernkultur (Sand, Nadelstreu, Moos, Heidekraut, Kiefern) stand.

Das Verhalten der *Anatis*-Larven gegenüber Licht- und Schwerkrafteinflüssen, ihre Photo- und Geotaxis wurde mit einem Turm aus schwarzem Karton geprüft. Er maß 12 cm in der Höhe, 4 cm im Durchmesser und besaß am unteren Rand eine 5 × 8 mm große Öffnung. Seine Dach- und Bodenplatte, ebenfalls aus schwarzem Karton, ließen sich abnehmen.

III. Systematik und Verbreitung

Die systematische Stellung der Coccinelliden ist umstritten. Ältere Systematiker rechneten sie zu den *Clavicornia*. Selbst FREUDE/HARDE/LOHSE (1967) behielten diese Anordnung bei, sicher mehr aus praktischen als aus rein systematischen Erwägungen. Denn viele Gründe sprechen dafür, daß die Familie der *Coccinellidae* den *Chrysomelidae* näher steht als den *Clavicornia*. CROWSON (1955) reihte sie dementsprechend neu ein.

Die Gattung *Anatis* wurde von MULSANT (1846) aufgestellt. In LINNES Originalbeschreibung (1758) findet man den Käfer noch unter dem Gattungsnamen *Coccinella*. – WESTHOFF (1881) führt aus Westfalen vier *A. ocellata*-(L.-)Aberrationen an; SCHILSKY (1909) fand zwei weitere.

In der Paläarktis ist die Gattung *Anatis* nur durch die Art *A. ocellata* (L.) vertreten (Abb. 1). Aus Nordamerika sind zwei Arten beschrieben: *A. quindecimpunctata* Ol. und *A. rathvoni* Le Conte (MCKENZIE 1937). *A. ocellata* (L.) wird in der Literatur übereinstimmend als typische Nadelholz-Coccinellide bezeichnet, die man in Kiefern- (*Pinus silvestris* L.) und Fichtenkulturen (*Picea abies* [L.] Karst.; *P. sitchensis* Carr.; *Pseudotsuga taxifolia* [Poir.] Britt.) findet. Seltener wurde sie auch auf Tanne oder auf Laubhölzern beobachtet.

Während meiner mehrjährigen Beobachtungen traf ich *A. ocellata* (L.)

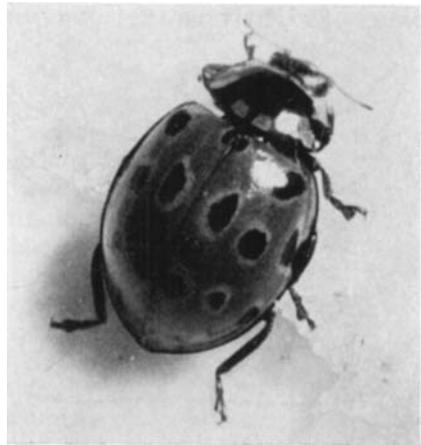


Abb. 1. Imago von *A. ocellata* (L.)

hauptsächlich in jungen, 2–5 m hohen Kiefernplantagen an, die inmitten älterer Bestände lagen. Sind erstere von *Schizolachnus pineti* F. (Homoptera, Lachnidae) befallen, und besitzt der Boden einen mittleren Feuchtigkeitsgrad, bilden sie den geeigneten Lebensraum. Der Bodenfeuchte kommt hinsichtlich der Ruheperioden des Käfers entscheidende Bedeutung zu (s. u.).

Das Untersuchungsgebiet, die Westfälische Bucht, eine der vier naturlandschaftlichen Einheiten im Raum Westfalen (MÜLLER-WILLE 1942) und zugleich ein Teil des Norddeutschen Tieflandes, ist ein niedriges Schichtstufenland. Seine Höhen liegen meistens unter 100 m, nur einige Berg- und Hügelgruppen erreichen 150–180 m, im Süden und Südosten stellenweise 300 bis 360 m. Es entwickelte sich aus flachmuldenförmig gelagerten Oberkreide-schichten und wurde zum Teil glazial überformt. Abgesehen von einzelnen Trockengebieten in Leelagen zählt der Raum zur atlantischen, küstennahen Klimaregion. Sandlandschaften nehmen 53% der Bucht ein. Die in ihnen verbreitete, natürliche Waldgesellschaft, der Eichenbirkenwald, wurde verdrängt durch ausgedehnte Heiden, seit 1800 durch Kiefernauflorungen. Diese Kiefernplantagen auf diluvialen und alluvialen Sanden sind in der Mehrzahl geeignete Biotope von *A. ocellata* (L.). Auch aus den der Westfälischen Bucht benachbarten Bergländern ist der Käfer bekannt.

IV. Morphologie

1. Imago

Morphologische Eigenarten, die die Gattung *Anatis* und die Art *ocellata* von anderen Coccinelliden trennen, sind auf Grund der Arbeiten von GANGLBAUER 1899, REITTER 1911, WATSON 1956 u. a. hinreichend bekannt. Im folgenden seien die noch wenig untersuchten sekundären Geschlechtsmerkmale von *A. ocellata* näher betrachtet.

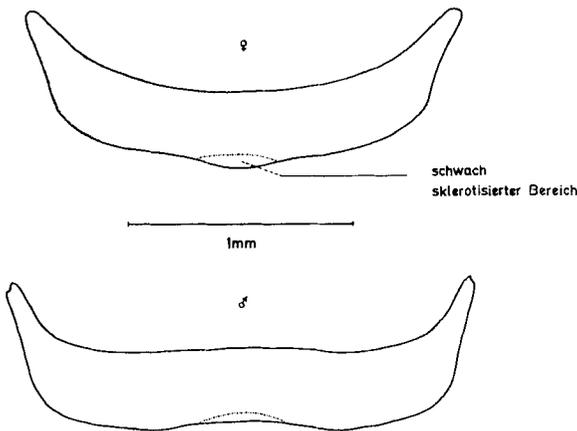


Abb. 2. Sternit des 8. Abdominalsegmentes

Das Geschlecht läßt sich an Hand der differenzierenden Struktur der 8. Abdominalsternite sicher bestimmen (Abb. 2). Der Hinterrand dieser Platte ist beim Weibchen gerundet, beim Männchen deutlich eingebuchtet, bei beiden aber im mittleren Abschnitt schwächer sklerotisiert.

Hinsichtlich der Beborstung zeigen sie große Übereinstimmung. Zwischen den feinen, cuticularen, zu kleinen Bögen aufgereihten Härchen stehen im hinteren Streifen zahlreiche längere Borsten. Unmittelbar an deren Ansatzstellen, meistens zu zweit oder dritt gruppiert und zwischen ihnen verstreut, fallen trichterartige Ge-

stung zeigen sie große Übereinstimmung. Zwischen den feinen, cuticularen, zu kleinen Bögen aufgereihten Härchen stehen im hinteren Streifen zahlreiche längere Borsten. Unmittelbar an deren Ansatzstellen, meistens zu zweit oder dritt gruppiert und zwischen ihnen verstreut, fallen trichterartige Ge-

bilde auf. DOBRŽANSKIJ (1924) erklärte ähnliche, bei anderen Coccinelliden beobachtete Poren als Ausführöffnungen einzelliger Drüsen. Die Länge und vor allem die Breite dieser Sternite variieren sehr stark in Abhängigkeit von der Gesamtgröße des Käfers.

Auf der Ventralseite der *Anatis*-Imagines bietet sich noch ein weiteres Merkmal zur Unterscheidung der Geschlechter an, das ohne Anwendung optischer Hilfsmittel zu erkennen ist. Die Hinterränder des 4.–7. Abdominalsegmentes weisen beim Männchen flachbogenförmige, hellbraun gefärbte Zonen auf. Die Sternite des Weibchens sehen einheitlich schwarz aus. In seltenen Fällen sind auch sie braun gesäumt, aber dann nur sehr schmal und nicht bogenförmig (Abb. 3).

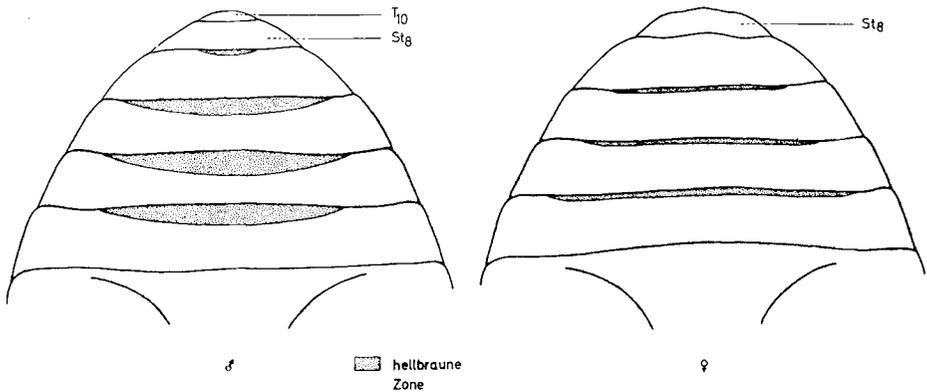


Abb. 3. Ventralseite des Abdomens – T_{10} = 10. Abdominaltergit, St_8 = 8. Abdominalsternit

2. Ei

Die frisch abgelegten Eier von *A. ocellata* (L.) (Abb. 4) sind ellipsenförmig, 1,90–1,97 mm lang, 0,89–0,92 mm breit und von gelber Farbe. Ein feiner Flüssigkeitsfilm überzieht das glänzende, glatte Chorion und bewirkt die gegenseitige Adhäsion der Eier. Eine die gesamte Schalenoberfläche erfassende Skulpturierung fehlt. Lediglich am apikalen Teil, der einen etwas größeren Umfang aufweist als der basale, umgibt ein Kranz aus 20–25 winzigen Zacken die Mikropyle. Er ist, da die Eier an Nadeln geklebt nach unten hängen, stets dem Erdboden zugekehrt und typisch für diese Coccinellidenart.

Während der Embryonalentwicklung, einige Stunden vor dem Schlüpfen der Junglarve, schwindet der jedes Ei überziehende Flüssigkeitsfilm bis auf den Bereich an der Berührungsstelle der Eier untereinander. Das Chorion trocknet und wird fein gerunzelt. Am apikalen Pol ordnen sich die kleinen Fältchen in mehrere konzentrische Kreise. Dieses Abtrocknen verändert die Eifarbe von dottergelb zu silbriggelb.

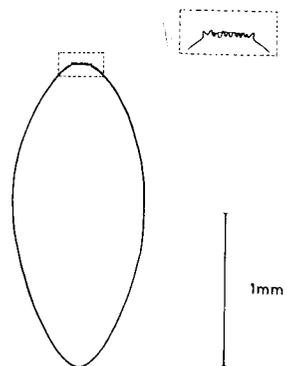


Abb. 4. Ei von *A. ocellata* (L.)

3. Larvenstadien

Arbeiten über allgemeine Morphologie der Coccinellidenlarven, ergänzt durch spezielle Beobachtungen, liegen vor von GAGE (1920) und STROUHAL (1926). Beide untersuchten auch *Anatis*, GAGE die nordamerikanische Art *A. quindecimpunctata* Ol., die unserer sehr ähnlich ist. STROUHAL *A. ocellata* (L.), beschränkten sich aber auf ausgewachsene Larven. VAN EMDEN (1949) veröffentlichte eine Tabelle zur Bestimmung britischer Coccinelliden, der er mehrere Detailzeichnungen beifügte, von *A. ocellata* (L.) jedoch nur eine Seitenansicht der letzten vier Abdominalsegmente einer L₁. Allein VAN DINTHER (1951) verfolgte die Entwicklung morphologischer Merkmale, im wesentlichen die Färbungsmuster, von der jüngsten bis zur ältesten Larve. Seine kurze Zusammenstellung reicht jedoch für eine genauere morphologische Charakterisierung der *Anatis*-Larven nicht aus.

A. ocellata (L.) hat wie fast alle Coccinelliden 4 Larvenstadien, die sich nach Größe, Beborstung und Färbung unterscheiden. Gemeinsam ist ihnen die gestreckte Körperform mit klarer Gliederung in Kopf, Thorax und Abdomen. Dorsal sind sie etwas gewölbt, ventral abgeflacht, am breitesten im Bereich des Metathorax. Alle besitzen sechs gut ausgebildete, ziemlich lange Beine und eine durch ihre Mannigfaltigkeit verwirrende Beborstung.

Erstes Larvenstadium

Kopf

Der Kopf (Abb. 5) ist 0,56 bis 0,61 mm breit, 0,51–0,59 mm lang, von oben rundlich, seitlich gesehen oval. In nahezu ganzer Breite setzt er über die schmale Halshaut an den Prothorax an, in den er etwas hineingezogen werden kann. Er ist schräg abwärts gerichtet, so daß die Mundöffnung fast ventral liegt.

Der wegen ihrer hellen Färbung auffälligen, ursprünglich Y-förmigen, *Epicranialnaht* (Frontalnaht) fehlt bei *Anatis* wie bei anderen höher entwickelten Coccinellidenarten der Epicranialstamm, die Coronalnaht. Die Epicranialarme oder Frontalnahte (Abb. 5 frn) gehen unmittelbar am Occipitalforamen unter einem Winkel von 100–110° auseinander, biegen auf ungefähr halber Strecke zwischen Postoccipital- und Clypealnaht zu den Seiten hin um und markieren dadurch den inneren Rand der beiden als grubenartige Vertiefungen erkennbaren Spuren der Tentoriumseinstülpung. Immer undeutlicher werdend, verlaufen die Nähte dann zu den Antennen.

Die Reste der Clypealnaht (cln), vom dorsalen Mandibelgelenk ausgehend, sind bei *A. ocellata* (L.) im Gegensatz zu anderen *Coccinelliden* tief

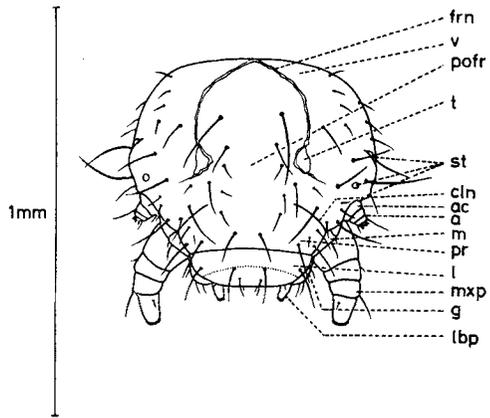


Abb. 5. Kopf der L₁, dorsal

a = Antenne, ac = Antacoria, cln = Clypealnaht, frn = Frontalnaht, g = Galea, l = Labrum, lbp = Labialpalpus, m = Mandibel, mxp = Maxillarpalpus, pr = Praeclypeus, pofr = Postclypeofrons, st = Stemmata, t = Stelle der Tentoriumseinstülpung, v = Vertex - Die punktierte Linie grenzt den vorderen, nicht pigmentierten, weichhäutigen Teil des Labrums ab

eingekerbt und ziemlich lang. Mit einer kleinen Stufe, deren Vorderseite membranös und nicht pigmentiert ist, fällt der Praeclypeus zum Labrum hin ab. Wegen der Elastizität dieses Grenzsaumes wird die Oberlippe beim Freißakt oft teleskopartig unter den Clypcus geschoben.

Wie dieser ist das *Labrum* stark gewölbt und nur auf seiner Oberseite chitinisiert.

Das in Abb. 5 enthaltene Beborstungsmuster ist nicht immer vollständig ausgebildet; insbesondere die kleineren Borsten können paarweise oder auch einzeln fehlen.

Die larvalen Lichtsinnesorgane, die *Stemmata*, sind so angeordnet, daß sie die Eckpunkte eines fast gleichseitigen Dreiecks bilden. Zwei der Augen sind dorsal sichtbar, eines, das dem Antennengraben am nächsten ist, liegt unterhalb des Kopfrandes. Im Mittelpunkt des Dreiecks entspringt eine starke Borste.

Kopfanhangsorgane

Die *Antennen* (Abb. 5,6) setzen ein wenig vor der breitesten Stelle des Craniums an dessen Seitenrand an, mit ihm durch eine Membran beweglich verbunden. Diese Membran, von GAGE *Antacoria* genannt, kann aufgebläht weit aus der Antennengrube hervorquellen und dann als erstes Segment mißverstanden werden. Die Fühler sind dreigliedrig und durchschnittlich 0,05 mm lang.

Der *Scapus* ist viel breiter als lang, ebenso der *Pedicellus*, der nahe der oberen Kante dorsal und ventral eine kräftige Borste trägt und außerdem einen nicht zu übersehenden Anhang, der wohl einen Sinneszapfen darstellt. STROUHAL weist ihn dem dritten Glied zu. Nach meinen Untersuchungen und einigen Zeichnungen von GAGE und VAN EMDEN entspringt er jedoch auf dem verbreiterten Vorderrand des mittleren Gliedes. Dem *Pedicellus* sitzt als kleiner, nach hinten verschobener Hügel das nur aus einem Glied bestehende *Flagellum* auf.

Die Mundwerkzeuge der *Anatis*-Larven gehören wie die der Imagines dem beißenden Typ an. Die *Mandibeln* sind, den Basalzahn nicht berücksichtigt, im Umriss dreieckig und laufen in zwei übereinanderliegende Zähne aus. Der proximale Abschnitt der konkaven Innenkante trägt die keilförmige, pelzartig behaarte *Mola*.

Der gesamte Komplex aus Unterlippe und Unterkiefer liegt dickwulstig der Kopfunterseite auf. *Stipes* und *Cardo* der *Maxillen* sind teilweise miteinander verschmolzen.

Der *Maxillarpalpus* ist dreigliedrig und $1\frac{1}{2}$ -2mal so lang wie breit. GAGE und VAN EMDEN zählten ebenfalls nur drei Glieder, STROUHAL jedoch vier.

Die *Galea*, am Grunde sehr schmal, verdickt sich nach vorn hin keulig. An ihrem Innenrand befinden sich zwei auffällige, hintereinander liegende, verfestigte Zähnchenkomplexe, deren jeder sich aus einem Sockel mit zwei stumpfborstenförmigen Anhängen zusammensetzt. Diese Gebilde können weit in die *Galea* zurückgezogen werden. VAN EMDEN zeichnete sie, nannte sie *Styli*, gab aber keine Deutung. GAGE erwähnt sie in seiner Arbeit gar nicht. STROUHAL hält sie für Sinnesorgane. Eine solche Erklärung liegt nahe.

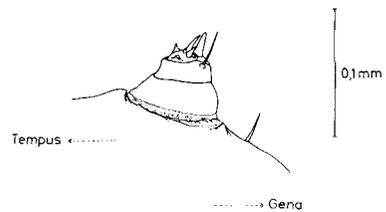


Abb. 6. Linke Antenne der L₁, dorsal gesehen

Welche Funktion ihnen zukommt, möchte ich nicht entscheiden, glaube aber, die Styli als Rudimente der sonst fehlenden Lacinia auffassen zu dürfen.

Distal der Gula, beiderseits eingefakt von den Cardio-Stipes-Stücken, liegt das in seiner Gestalt an eine Hantel erinnernde *Postmentum*. Es ist wie die Gula membranös.

Mentum und Submentum sind vollkommen miteinander verwachsen. Allein der Vergleich mit dem imaginalen Labium zeigt, wo die Naht zu suchen ist. Sie verläuft quer zur Längsachse der Hantel und halbiert sie. Auf dem Mentum stehen 4, seltener 6 kräftige Borsten in einer Doppelreihe, zwei kleinere weiter lateral. Ihre Gruppierung ist bei den verschiedenen Coccinellidengattungen spezifisch. Beiderseits der angedeuteten, mittleren Verwachsungslinie sind die zweigliedrigen *Labialpalpen* eingelenkt.

Thorax

Die Beborstung der Coccinellidenlarven ist mannigfaltig und jeweils typisch für die einzelnen Gattungen und Arten. GAGES Bezeichnungen für ihre Form und Lokalisation ermöglichen es, die Borstengruppen relativ exakt zu definieren und einem Verteilungsschema einzuordnen. Würde man, wie ich es für *A. ocellata* (L.) versucht habe, für alle Coccinellidenspecies Borstengruppen-Schemata entwerfen, ließen sich Bestimmungen und Vergleiche wesentlich erleichtern (s. u.). Die wichtigsten der zur Kennzeichnung der Beborstungsverhältnisse der *Anatis*-Larven verwendeten Termini sind folgende:

Chalaza	=	pustelartige Erhebung, endständig eine Borste
Struma	=	hügelähnliche Aufwölbung mit einigen Chalazae
Verruca	=	reduziertes Struma: hügelähnliche Aufwölbung mit einfachen Borsten, die nicht wie bei einer Chalaza einem Sockel aufsitzen
Parascolus	=	verzweigter Fortsatz; maximal dreimal so lang wie basal breit, jeder Ast trägt distal eine Borste
Pinaculum	=	± chitinisierter Bereich am Grunde eines Parascolus oder Sentus, oft kurz und fein beborstet.

Der *Prothorax* übertrifft in seinen Ausmaßen alle folgenden Segmente. Das Tergum ist queroval und durch eine helle Naht in zwei symmetrische Hälften geteilt. Diese Naht bildet wie die Epicranialarme einen Teil der praeformierten Häutungsnaht, die noch caudalwärts bis zum 9. Abdominalsegment verfolgt werden kann (Abb. 7). Der Halsschild ist dorsal sklerotisiert, seitlich wird er weichhäutig.

Ein wulstiger Rand mit aufgereihten Setae und Chalazae umgibt die skulpturierte Innenfläche, den Diskus. Die Borsten des Vorderrandes sind spitz wie die des Kopfes, an den Seiten wechseln spitze mit stumpfen ab, auf dem Hinterrand stehen nur stumpfe Borsten. Sie ähneln den Hafthaaren der Ameisenlarven, sind distal etwas kelchartig verbreitert und zu kleinen Zipfeln ausgezogen. Besonders ausgeprägt sind die beiden dorsalen und dorsolateralen Chalazae des Hinterrandes, zwischen denen je eine schwächere steht (Abb. 8).

Zwischen der dorsalen Chalaza und der schwächeren mittleren zieht ein Streifen mit 20–30 winzigen Zähnchen zum Tergumhinterrand. Es sind Schalensprenger, die der Junglarve bei der Befreiung aus dem Chorion helfen.

Die Breite des *Mesothorax* entspricht der des *Prothorax*, seine Länge erreicht jedoch nur die Hälfte desselben. Das Notum besitzt hier im Gegensatz zum vorangehenden Segment 2 durch einen breiten Zwischenraum voneinander getrennte Sklerite mit je einem dorsalen und dorsolateralen Parascolus.

Die Anordnung der beiden Chalazae gleicht vollkommen der der genann-

ten, schwächeren Mittelchalazae des hinteren Halsschildrandes. Auch auf dem Rückenschild des Mesothorax sind Schalensprenger an entsprechender Stelle anzutreffen, jedoch in viel geringerer Anzahl (1–7); außerdem kann der Dorn fehlen. Zum Mesothorax gehört ein auffallend großes Stigmenpaar. Jedes Stigma liegt oberhalb des dorsolateralen Parascolus (Abb. 7) auf einem kleinen Hügel, der durch einen tiefen Einschnitt vom Tergit getrennt ist.

Der *Metathorax* ist nur unbedeutend breiter als die beiden vorderen Segmente. In allen Merkmalen ist er diesem so ähnlich, daß er nicht gesondert beschrieben zu werden braucht. Nur zwei abweichende Details sind zu erwähnen: das Fehlen der Stigmen und die weitergehende Reduktion der Schalensprenger.

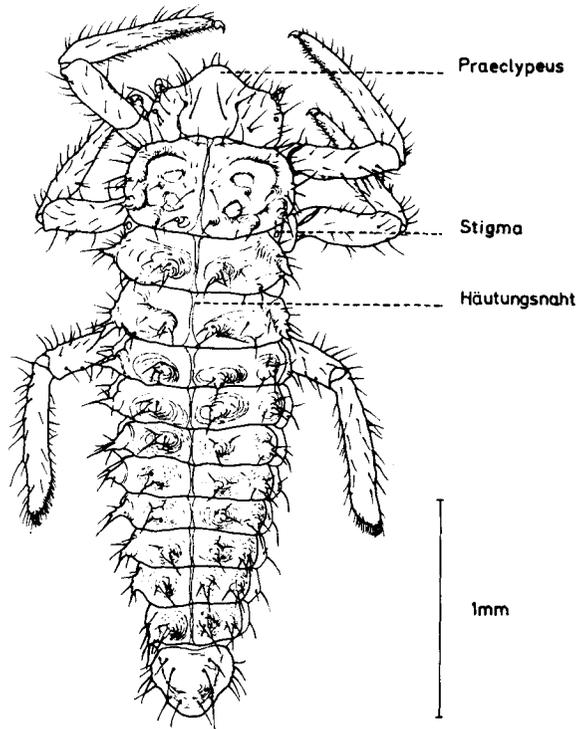


Abb. 7. Larve des ersten Stadiums (Alkoholfixierung), Lateralwülste zum Teil durch Verschiebung der Terga nicht sichtbar

Beine

Die Beine der *Anatis*-Larve sind im Verhältnis zum Körper sehr lang, schlank, gut entwickelt und reich beborstet. Bis auf die dem Praetarsus folgenden Tarsalglieder sind bereits alle Teilstücke deutlich ausgebildet. Die Vorderbeine sind länger als die folgenden.

Auf der Innenseite der Schienen dehnt sich in der distalen Hälfte ein weichhäutigeres, dichter und feiner beborstetes Feld aus, dem nahe dem Tarsalgelenk 10–15 beilartig verbreiterte, lange Haare entspringen. Sie finden sich gleichmäßig an allen Beinpaaren und sind wohl als Hafthaare zu deuten (GAGE, STROUHAL), die der Larve auf glatten, senkrechten Flächen Halt geben. Der Praetarsus, auch Tarsungulum genannt, ist stark chitiniert. Auf seinem erweiterten Basalstück trägt er eine Borste, endständig die sichelförmige, spitze Kralle.

Abdomen

Die ersten drei Abdominalsegmente haben etwa die Breite des Mesothorax. Die folgenden verschmälern sich allmählich bis auf die Hälfte (Abb. 7). Dorsal sind neun Glieder zu erkennen, ventral zehn. Alle, die beiden umgestalteten letzten ausgenommen, sind ungefähr gleich lang.

Auf dem Dorsum des 1. Abd.-Segmentes erheben sich vier Parascoli in

einer mittleren Querreihe (Abb. 8). Sie sind weich, beweglich, basal etwas verstärkt durch langovale bis rundliche, nicht behaarte Pinacula. Die beiden dorsalen Anhänge sind in der Regel drei-, die dorsolateralen vierästig. Jeder Ast endet mit einer kurzen, stumpfen Borste. Eine Tendenz zur Skleritbildung besteht nicht. Die Stigmen liegen beiderseits seitlich des dorsolateralen Parascolus oberhalb seines Mittelpunktes.

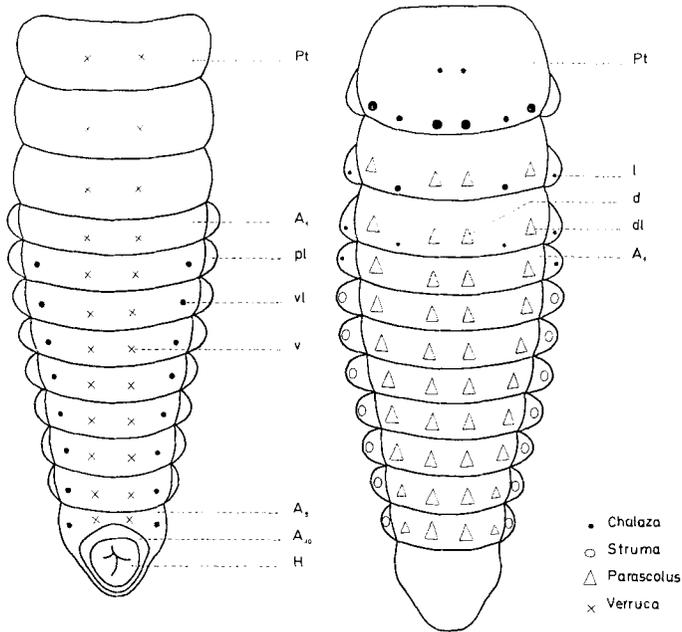


Abb. 8. Larve des 1. Stadiums: Beborstungsschema (Einzelborsten nicht eingezeichnet, Chalazae nur an einigen Stellen) – links: ventral, rechts: dorsal

Pt = Prothorax, A₁ = 1. Abdominalsegment, d = dorsale Gruppe, l = laterale Gruppe, dl = dorsolaterale Gruppe, pl = parolaterale Gruppe, vl = ventrolaterale Gruppe, v = ventrale Gruppe, H = Haftscheibe

Auch im Pleuralbereich des Abdominalsegmentes findet sich der bereits von Thorakalsegmenten bekannte Lateralwulst mit Borste und Chalaza wieder. Auf dem Sternum sind zwei weichhäutige Verrucae mit je 3 Borsten beidseits der Mittellinie angeordnet.

Auf dem zweiten Abdominalglied taucht erstmalig ein ventrolateraler Fortsatz auf, der nur von einer einzelnen Borste auf einer kleinen, chitinisierten Erhebung repräsentiert wird.

In der Ausbildung all seiner Anhänge kann das zweite Abdominalsegment stellvertretend gelten für die folgenden, bis zum achten einschließlich.

Durch sein schildartig sklerotisiertes Tergum, das Fehlen der Stigmen und die Reduktion der Parascoli zu Borsten und Chalazae weicht das neunte Segment von den anderen ab.

Das zehnte Segment wird vom neunten so umfaßt, daß es dorsal nicht sichtbar ist. Auf seiner Bauchseite weist es statt der Verrucae 4 Einzelborsten auf. Eine Besonderheit stellt der ausstülpbare, rosettenförmig aufgetriebene Haftapparat dar. Er unterstützt die Fortbewegung der Larve auf glatten

Flächen. Bei der Häutung und während der Nahrungsaufnahme, wenn Vorder- und zum Teil Mittelbeine die Beute festhalten, dient er der Anheftung.

Die Larven des 1. Stadiums sind 2,0 bis 4,0 mm lang. Ihre fein gerunzelte, matte Cuticula ist gelblichgrau. Schwarz sind der größte Teil des Kopfes und der Beine, die Thorakalsklerite, die dorsalen Pinacula des Hinterleibes, die Oberseite des neunten Abdominalsegmentes und die Setae.

Das vorstehend entworfene Beborstungs-Schema gilt im Prinzip für alle 4 Larvenstadien von *A. ocellata*. Es kommen lediglich paraterale Borstengruppen hinzu, andere ändern ihre Form.

Zweites Larvenstadium

Die L₂-Larven von *A. ocellata* (L.) sind 4,0 bis 6,7 mm lang. Ihre Körperform gleicht der L₁, nicht aber Borsten und Skulpturierung. Beide weichen so sehr ab, daß sie gute Unterscheidungsmerkmale darstellen.

Die Kopfkapseln maßen 0,71–0,82 mm in der Breite und 0,69 bis 0,76 mm in der Länge. Ihre Sklerotisierung hat wie auch die der übrigen stärker chitinisierten Körperpartien zugenommen.

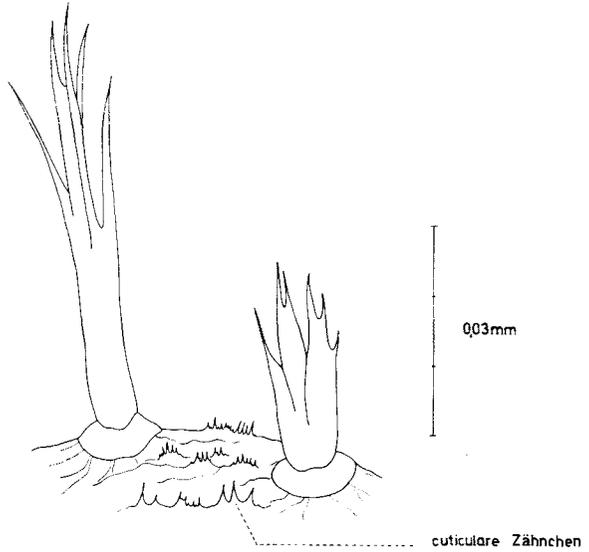


Abb. 9. Pinselborsten der ventralen Verrucae (auf dem 5. Abdominalsegment der L₂)

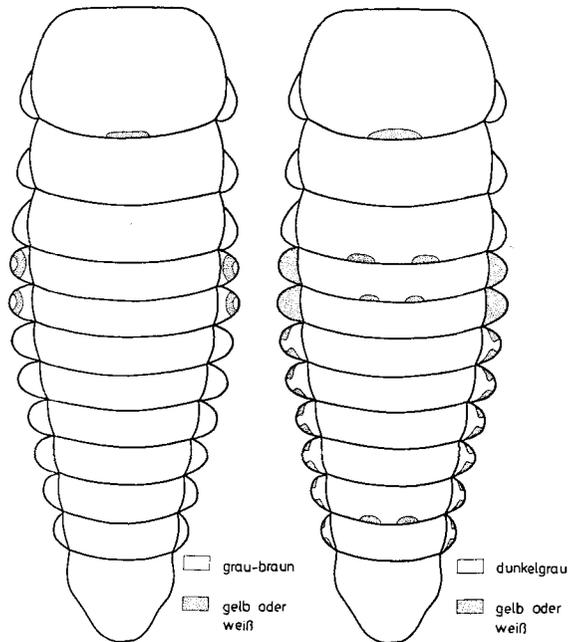


Abb. 10 (links). Larve des 2. Stadiums: Farbmuster der Dorsalansicht, schematisch – Abb. 11 (rechts). Larve des 3. Stadiums: Farbmuster der Dorsalansicht, schematisch

Die Tergite des Thorax sind bedeutend stärker skulpturiert und verhärtet als bei der L_1 . Die dorsalen und mittleren Chalazae des Pronotum-Hinterrandes haben sich zu kurzen Senti (GAGE, 1920; STROUHAL, 1926), d. h. zu gestreckt-kegelförmigen, unverzweigten Fortsätzen mit Borsten entwickelt. Die dorsolateralen Chalazae sind zu kleinen Parascoli reduziert.

Die praeformierte Häutungsnaht, die sich bei der L_1 bis zum 9. Abdominalsegment verfolgen ließ, ist bei der älteren Larve nur noch auf der Rücken- seite des Thorax zu erkennen.

Dort trennt sie auf dem mittleren und hinteren Abschnitt jeweils zwei kleine, helle, grubenartige Vertiefungen voneinander. Es sind Muskelansatzstellen, die man auch längs der Mittellinie auf dem 1.–8. Abdominalsegment findet, parallel dazu in Längsreihen zwischen dorsalen und dorsolateralen Gruppen, zwischen den dorsolateralen und lateralen Anhängen hinter den Stigmen und an entsprechenden Stellen der Ventralseite. Bei der Larve des ersten Stadiums sind solche Vertiefungen ebenfalls vorhanden, aber nur ganz flach und kaum sichtbar.

Eine eigenartige Besonderheit zeigen die Unterseiten des 4. und 5. Abdominalsegmentes. Dort sind nämlich fast alle ventralen Borsten und zum Teil auch die ventrolateralen dicker als gewöhnlich und tief zerschlitzt (Abb. 9). Ich möchte sie Pinselborsten nennen. Wahrscheinlich erhöhen sie die Haftung der Tiere an den Pflanzen ihres Biotops. Sie fehlen nur der Junglarve.

Der gewölbte Diskus des abgewandelten neunten Segmentes ist dichter als beim 1. Stadium mit Borsten und Chalazae besetzt.

Die Grundfarbe der Larve, ein bräunliches Grau, hellt sich zur Ventralseite hin auf. Schwarz glänzen die stark chitinisierten Teile.

Zum erstenmal während der Larvalentwicklung zeigt sich im 2. Larvenstadium ein Farbmuster (Abb. 10). Der Halsschildhinterrand besitzt in der Mitte der weichhäutigen Zone einen schwachgelben Fleck. Zudem sind die lateralen Parascoli des ersten Abdominalsegmentes gelblich umsäumt, die des zweiten weißlich.

Drittes Larvenstadium

Die Länge der Larven des dritten Stadiums schwankte zwischen 6,0 mm und 9,5 mm. Durch die Kopfkapselmaße (Breite: 1,03–1,10 mm; Länge: 0,98 bis 1,06 mm) und das Färbungsmuster (Abb. 11) sind sie leicht von jüngeren Larven zu trennen. Beborstung und Skulpturierung entfallen als Unterscheidungsmerkmale, da sich L_2 - und L_3 -Larven in dieser Hinsicht nahezu gleichen. Nur sind bei letztgenannten die Anzahl der Setae bedeutend größer, die Körperfortsätze länger und die Wölbungen der Cuticula höher.

Die dunkelgraue Farbe der Larvenoberseite und die hellere ihrer Unterseite werden mit zunehmendem Alter bräunlicher. Das Muster ist ausgeprägter, leuchtender und umfangreicher als das einer L_2 . Ein weißlich-gelber, quer-ovaler Abschnitt markiert die Mitte des nicht sklerotisierten Pronotum-Hinterrandes. Eben solche Flecken finden sich auch auf dem caudalen Rand des metathorakalen und des ersten und siebten abdominalen Tergums. Die Aufhellungen im Bereich der Pleuren bilden, grob gesehen, einen caudalwärts schwächer werdenden Längsstreifen. Die beiden ersten Lateralwülste sind kräftig gelb gefärbt, ebenso deren Parascoli mit Ausnahme der hellbraunen Spitzen. Die folgenden besitzen nur jeweils im hinteren und viel unscheinbarer im vorderen Teil einen weißlichen Flecken. Ihre Fortsätze bleiben schwarz.

Viertes Larvenstadium

Die Larven des vierten Stadiums (Abb. 12) sind wegen der Größe ihrer Kopfkapseln (Breite: 1,28–1,49 mm; Länge: 1,15–1,38 mm) und der deutlich sichtbaren Zeichnung nicht mit denen der dritten Phase zu verwechseln. Ihre Körperlänge (9,0–14,0 mm) kann nur ergänzend zur Bestimmung hinzugezogen werden, da ausgewachsene L_3 -Larven dieselben Maße erreichen können wie junge oder unterernährte L_4 .

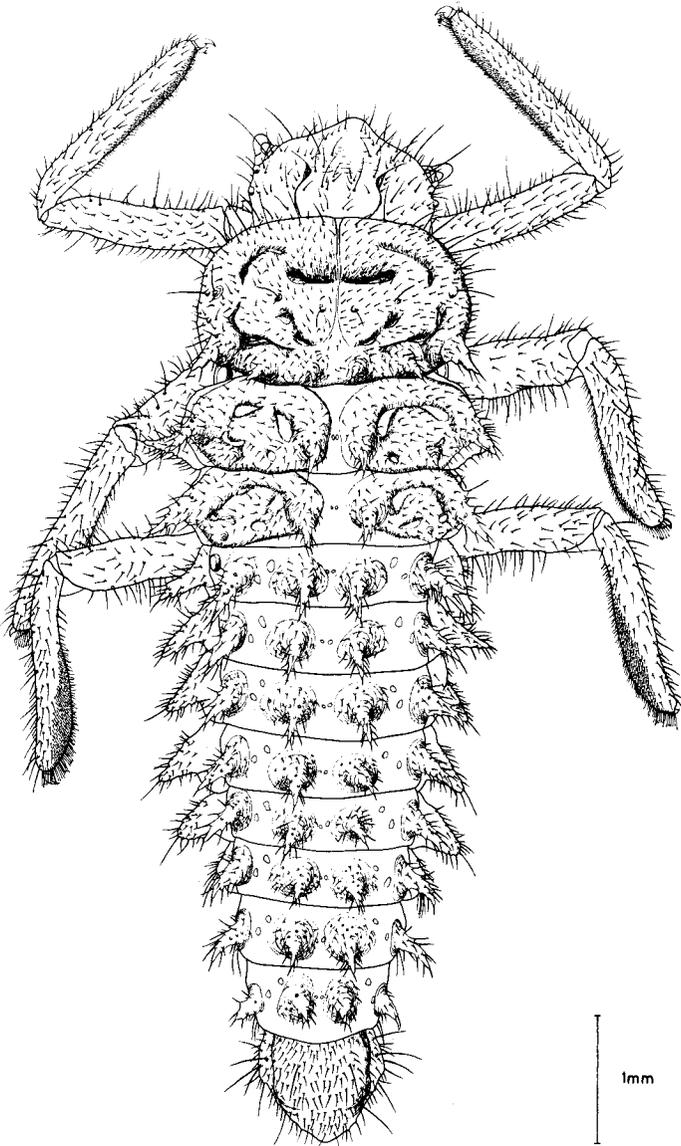


Abb. 12. Larve des vierten Stadiums (Alkoholfixierung)

Bezüglich der Borsten der Kopfoberseite ist auffallend, daß sie keine exakte bilaterale Symmetrie erkennen lassen; nur die sehr kräftigen Setae, solche, die schon zu Beginn der Entwicklung ausgebildet worden waren, darf man auf beiden Kopfhälften an entsprechenden Stellen erwarten und dort bei allen Larven dieses Stadiums.

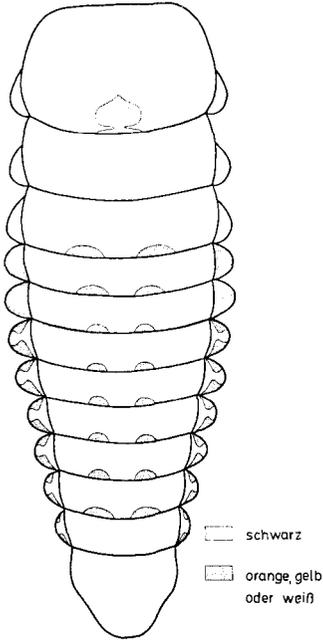


Abb. 13. Larve des 4. Stadiums:
Farbmuster der Dorsalseite,
schematisch

Der Größe und dem Gewicht der Larve angemessen hat die Zahl der Hafthaare an den Beinen stark zugenommen. Auf den Hinter- und Mittelbeinen sind es 50–100, an den Vorderbeinen weniger.

Die gelblichen Farbflächen heben sich kontrastreich von der schwarzen, nur auf der Ventralseite beigegrauen Larve ab. Sie haben sich über weitere Körperpartien ausgedehnt. Den Prothorax kennzeichnet ein dottergelbes Dreieck (Abb. 13). Eine Spitze weist cephal, auf den beiden anderen sitzen die dorsalen, bis zur schwarzen Spitze ebenfalls gelben Senti. Gelblichweiß aufgehellt ist der untere Seitenrand des Rückenschildes in seinem vorderen Teil.

Ergänzt wird das Muster durch die gelben Stellen auf den Hinterrändern des zweiten bis sechsten Tergums, so daß jetzt beiderseits der Mittellinie eine vollständige Punktreihe vom 3. Thorakal bis zum 8. Abdominalsegment zieht.

Alle bereits bei der L₃ auftretenden gelben und weißen Flecken finden sich farbkräftiger auf der L₄ wieder.

Ein für eine L₄ charakteristisches Merkmal ist die Zeichnung auf der Kopfoberseite. Das schmutzige, glasige Gelb, die Farbe des nicht pigmentierten Chitins, dehnt sich auf dem gesamten Praeclypeus aus und zieht in 3 Zipfeln zu den beiden dunkel gefärbten Tentoriumseinstülpungen und längs der Mittellinie caudalwärts.

4. Puppe

Nach dem vierten Stadium verpuppen sich die Larven. Die Puppe der *Coccinelliden* gilt als Sonderfall unter den Coleopterenpuppen, als *Pupa obtecta*, im Gegensatz zur *Pupa exarata libera* fast aller anderen. Bei ihr sind die Antennen-, Bein- und Flügelscheiden durch die erhärtende Exuvialflüssigkeit mit dem Rumpf verklebt und die freiliegenden Cuticularflächen pigmentiert und stark sklerotisiert (WEBER 1954).

Die *Anatis*-Puppe ist breitoval (Länge: 6,0–8,0 mm; Breite: 4,0–5,0 mm) und dorsoventral abgeflacht. Sie hängt, durch ein Sekret mit der Analscheibe angeheftet, ventral eingekrümmt mit der Rückenseite nach unten an den Kiefernadeln oder anderen Teilen des Kiefern. Die alte Larvenhaut liegt zusammengeschoben als schwarzer Ring um die letzten Abdominalsegmente (Abb. 14 u. 15).

Die Dorsalseite der ausgefärbten Puppe ist cremefarbig und weist ein Muster schwarzer Flecken auf, die Unterseite ist dunkelgrau bis schwarz.

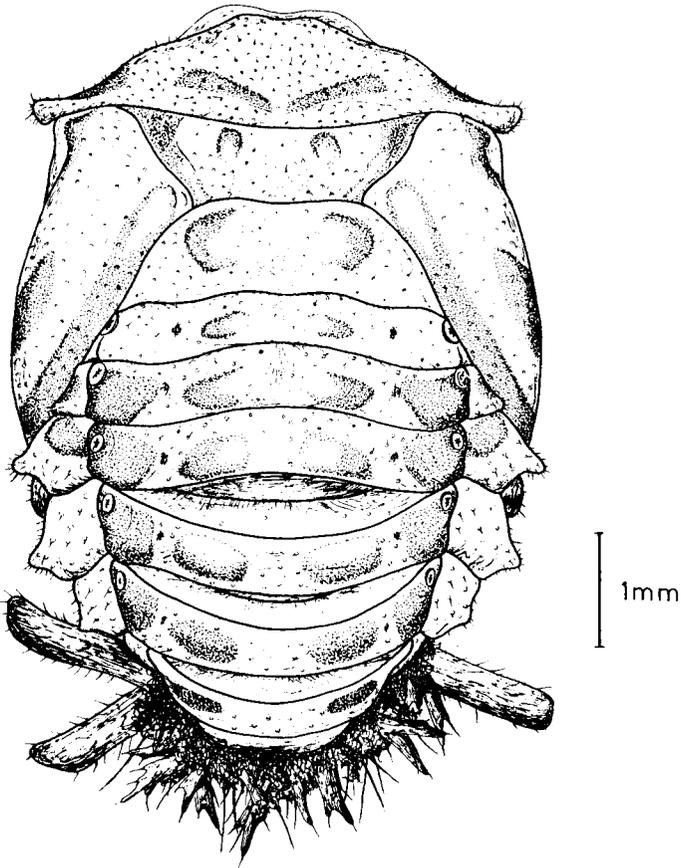


Abb. 14. Puppe, dorsal

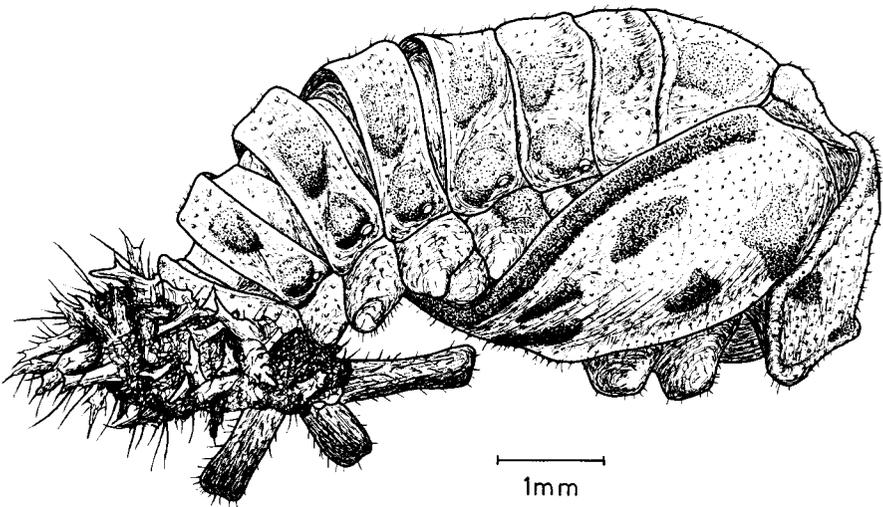


Abb. 15. Puppe von der Seite

Die Sterna, die jedoch alle entweder durch die Flügel und Beine oder durch die Larvenhaut verdeckt sind, erscheinen gelblich und sind weichhäutiger. Alle Körperteile der Puppe glänzen. Ihre kurzen, feinen Borsten werden leicht übersehen, da sie meist unter der zu einem dünnen Lackfilm erstarrten Exuvialflüssigkeit auf der Haut kleben. Ihre Ansatzstellen aber sind deutlich als Knötchen zu erkennen.

Ganz dicht der Ventralseite anliegend, bildet der Kopf der Puppe fast einen rechten Winkel mit dem Halsschild.

Die Hinterbeine werden bis auf die Kniegelenke, die sich zwischen die Lateralplättchen des dritten und vierten Abdominalsegmentes schieben, von den Flügeln verdeckt. Die Vorder- und Mittelbeine liegen den Epipleuren auf. Ihre klar gegliederten Tarsen sind aneinandergeklebt, die mittleren zudem mit dem Elytrenrand verbunden.

V. Entwicklung

1. Auskriechen der Junglarve

Im Freiland vollzieht sich die Embryonalentwicklung von *A. ocellata* in der Regel im Mai bei Durchschnittstemperaturen um 13° C. Sie ist dann nach 6¹/₂–8¹/₂ Tagen abgeschlossen. Unter künstlichen Verhältnissen (Temp. 23° C) verkürzt sich diese Zeit auf 3¹/₂–4¹/₂ Tage. Ungefähr eine Stunde (bei 20 bis 25° C) vor dem Schlüpfen der Junglarve, wenn die Pigmentierung ihrer Cuticula beginnt, verfärbt sich das Ei gelblichgrau. Die einzelnen Segmente der Larve, ihre Stigmen und die zunächst gelb bleibenden Sklerite lassen sich dann schon durch die Eihülle hindurch gut voneinander unterscheiden.

Die Phasen des Schlüpfvorganges sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Während des Erhärtens und der Ausfärbung der Cuticula steckt die Larve ganz ruhig, die Beine angewinkelt, mit dem Abdomen in der Eischale (Phase V). Nach dieser Ruheperiode verläßt sie die Hülle.

Tabelle 1

Schlüpfen der Junglarve
(Temperatur ca. 23° C)

	Dauer in min	Phase
„Säge“-bewegungen	~ 30	I
Aufreißen des Chorions	10–30	II
Freiwerden des Thoraxrückens		
Freiwerden des Kopfes	~ 5	III
Freiwerden der Beine und Beinbewegungen	10–15	IV
Ruheperiode	75–90	V
Auskriechen	Gesamtdauer des Schlüpfvorganges	
	2–3 h	

2. Larvalentwicklung

Vier Stadien, durch Häutungen voneinander getrennt, gliedern die Entwicklung von der Junglarve zur Puppe. Die drei ersten sind relativ kurz, das

letzte ist sehr viel länger. Ihre jeweilige Dauer hängt von der Nahrungsmenge und von der Temperatur ab. Wie entscheidend diese beiden Faktoren sind, machen die in Tab. 2 gegebenen Werte deutlich. Optimale (künstliche) Verhältnisse beschleunigen die Entwicklung so sehr, daß sie schon nach 14 bis 16 Tagen abgeschlossen wird. Im natürlichen Biotop hemmen Kälte, Niederschlag und die viel Zeit beanspruchende Suche nach Beute das Wachstum.

Tabelle 2
Larvalentwicklung

	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄
A	1 -2	1-2,5	1-2	4- 6
B	2,5-4	2-6	3-6	8-16,5

A = unter künstlichen Verhältnissen (Temp. 23° C, rel. Luftf. 40,3 %, 16-h-Tag).
B = unter natürlichen Verhältnissen (Mai, Juni 1966 und 1967).
(Dauer der Stadien in Tagen.)

Jeder der drei Häutungen gehen einige Stunden zunehmender Passivität voraus. Dann befestigt sich die Larve mit der Analscheibe an Kiefernadeln, bevorzugt nahe deren Spitzen. Streckende Bewegungen spannen die alte Haut und lassen sie über der Rückenseite des Thorax aufplatzen. Wie beim Schlüpfen aus der Eischale werden zunächst der Kopf, später die Beine befreit. Die einzelnen Phasen werden aber viel schneller durchlaufen, so daß die Larve nach 10-15 Minuten (bei ca. 23° C) auskriecht.

3. Verpuppung und Puppenruhe

Einige Tage vor der Verpuppung entleert die Larve den Darmtrakt, stellt die Nahrungsaufnahme ein und befestigt sich unter Absonderung eines Sekrets mit der Analscheibe an Kiefernadeln, fast ausnahmslos in deren vorderen Abschnitten. Dabei werden das zehnte und neunte Abdominalsegment in das achte hineingezogen. Angeheftet hängt die Larve dann tropfenförmig kopfabwärts herunter. Während der folgenden Stunden krümmt sie sich ein und zieht sich bis auf die Hälfte ihrer normalen Körperlänge zusammen. Ihre Hautfarbe verblaßt zu einem hellgrauen, fahlen Gelb. Die anfangs abgespreizten Beine werden später geknickt und angelegt.

Ungefähr eine Stunde vor dem Abstreifen der Cuticula richtet sich die Larve aus ihrer Krümmung etwas auf. Ihre stemmenden und streckenden Bewegungen, die mit immer kürzeren Intervallen aufeinanderfolgen, führen schließlich zum Platzen der Haut.

Sodann bäumt sie sich auf, biegt sich mehrmals weit nach hinten und schiebt so die alte Larvenhaut zu einem das Hinterende umgebenden Ring zusammen. Während dieser ersten Minuten sind alle Körperanhänge der jungen Puppe frei beweglich. Dann, beim Eintrocknen der Exuvialflüssigkeit, kleben sie an.

Unter Zuchtbedingungen (Temp. 23° C) ist die Puppenruhe nach 4^{1/2}-5 Tagen beendet. Im Freiland kriecht der Käfer erst nach 10-15 Tagen aus.

4. Schlüpfen der Imago, Imaginalreife, Lebensdauer

Der Zeitpunkt des Schlüpfens steht unmittelbar bevor, wenn das weitgehend ausgefärbte, imaginale Pronotum durch die dünne Puppenhaut scheint. Rhythmische Muskelkontraktionen leiten die Befreiungsversuche des Käfers ein. Starke ruckartige Bewegungen helfen schließlich dem Käfer, die Exuvie zu sprengen.

Nach dem Auskriechen, während der Erhärtung des Chitins und der beginnenden Ausfärbung verharret der Käfer auf der Exuvie oder unmittelbar daneben. Seine gelblichweißen, zunächst fein knitterigen, matten Elytren werden schnell glatt und glänzend. Nach ungefähr 30 Minuten entfaltet er die Alae. 4 Stunden später ist die Ausfärbung so weit fortgeschritten, daß sich alle Punkte, fast schwarz, jeweils umgeben von dem weißlichen Ring, deutlich von den durchscheinenden, graugelben Flügeldecken abheben. Auch alle übrigen Körperteile, obwohl noch weich und druckempfindlich, haben nahezu ihre endgültige Farbe angenommen.

Die Sexualreife der Männchen von *A. ocellata* vollzieht sich überraschend schnell. Schon wenige Tage nach dem Schlüpfen besitzen sie reifes Sperma. Die Eibildung der Weibchen dauert wesentlich länger. Anfang November, kurz vor der Abwanderung in die Winterquartiere, sind die ältesten Oocyten im Durchschnitt nicht länger als 0,7 mm und damit noch nicht einmal halb so lang wie reife Eier.

Auf Grund der klimatisch bedingten 6–7wöchigen Entwicklungszeit von *A. ocellata* im Mai/Juni, der Diapause während der Sommermonate und der nur zögernd fortschreitenden Oogenese kann in unseren Breiten jährlich nur eine Generation heranwachsen; *Anatis* ist somit hier monovoltin. Die gegen Ende Juni schlüpfenden Käfer überwintern, pflanzen sich erst im nächsten Frühjahr fort und sterben danach ab, die Männchen eher, wenige Tage nach der Kopulation, meist bereits Anfang Mai, so daß zu Beginn des nächsten Monats fast nur noch Weibchen gefunden werden. Diese leben bis Mitte Juni. Kriechen die jungen Käfer aus, sind normalerweise keine Altkäfer mehr auf den Bäumen anzutreffen. *Anatis* wird somit ungefähr ein Jahr alt. Unter guten Zuchtbedingungen im Labor ließ sich ihre Lebensdauer bis auf maximal 1 Jahr, 11 Monate und 3 Tage verlängern.

VI. Lebensweise

1. Überwinterung

Nach einer Phase geringer Aktivität im Herbst verläßt *A. ocellata* (L.) in den ersten Novembertagen die Kiefern.

Die Abwanderung erfolgt sehr zögernd, 1965 wurden noch am 14., 1966 am 17. des Monats Käfer gefunden, die trotz Schneefalls und niedriger Temperaturen auf den Bäumen ausharrten. Darüber, welcher Reiz sie dann schließlich veranlaßt, die geschützten Winterlager aufzusuchen, besteht noch Unsicherheit. Auch weiß man nicht, wie er die Kette von Reflexen und Taxien auslöst, die die Imagines an die geeigneten Stellen führt. Zahlreiche Außenfaktoren wie Lichtverhältnisse, Feuchte, Temperatur und Nahrungsmangel wirken auf die Coccinelliden ein. Erzeugen sie als gleichwertige Komponenten gemeinsam den Induktionsreiz, oder muß man wie bei der Entstehung der Sommerdiapause eine Rangfolge unter ihnen annehmen und der Photoperiode den ersten Platz zuweisen? Es scheint, als verdiene sie auch hier größere Beachtung; denn gäbe die Temperatur den Aus-

Wie wichtig das Vorhandensein freien Kapillarwassers für das Überleben des ruhenden *Anatis* ist, zeigen die unter künstlichen Verhältnissen (Kap. II) durchgeführten Überwinterungsversuche. In den vollkommen trockenen Gefäßen A (Kiefernborke) und C (trockenes Laub und trockene Nadeln) starben in der Zeit vom 20. Oktober 1965, vom Tag des Testbeginns, bis zum 5. April 1966 erheblich mehr Käfer als im Gefäß B (Moos) (Tab. 3).

Tabelle 3

Mortalität während künstlicher Überwinterung

Gefäßnr.	Anz. d. Käfer	lebend	tot	Mortalität %
A	20	10	10	50,0
B	15	12	3	20,0
C	15	5	10	66,7

So war es bei *Anatis* unter anderem die Klimatotaxis, die sie im Freilandkäfig in die feuchte Moos-, Streu- oder Bodenschicht leitete und eine Anziehung durch die an 2 m langen, senkrecht stehenden Pfählen befestigten Borkenstücke ausschaltete. Kein Käfer hatte an diesen höher gelegenen, trockenen Stellen Schutz gesucht.

Wanderflüge wie sie für viele andere Käferarten zur Erreichung des Winterquartiers typisch sind, werden von *A. ocellata* nicht unternommen.

Nach Beendigung der Winterruhe bemühten sich die in den Gefäßen A bis C gehaltenen Coccinelliden als erstes darum, die Wasserbilanz in ihrem Körper wieder auszugleichen. Lange und fast unbeweglich saugten sie gebotene Flüssigkeit auf.

Wie stark das Feuchtigkeitsbedürfnis und wie entscheidend die Hygropräferenz für das Verhalten von *Anatis* ist, zeigten auch im Labor bei 40–50 % rel. Luftfeuchtigkeit lebende Käfer. Zu dem von ihnen bevorzugten Platz im Zuchtkäfig wählten sie die Unterseite eines in Zuckerwasser eintauchenden Filtrierpapierses, so daß sie, unter ihm hängend, mit ihren Elytren fast die Flüssigkeitsoberfläche berührten.

Setzt man *Anatis* nach Beendigung der Sommerdiapause (s. u.) im Freiland sehr günstigen Laborverhältnissen aus, so erreichen sie, wie auch für *Coccinella septempunctata* L. festgestellt wurde (HODEK 1958, 1960, 1962; HODEK/ČERKASOV 1960) rasch ihre volle Aktivität, paaren sich und legen Eier. Unter den Mitte Oktober 1965 gesammelten und künstlich weiter gezogenen Käfern fand am 21. Dezember die erste Kopulation, am 1. Januar die erste Eiablage statt. Danach waren Paarungen und Eiablagen fast täglich zu verzeichnen. 1966, wohl verursacht durch die länger einwirkenden Zuchtbedingungen, setzten Kopulationen bereits am 11. November, Eiablagen am 18. November ein. Das beweist, daß die Überwinterung im Gegensatz zur echten Diapause im Sommer nur eine Quieszenz ist, die sich auf hemmende Außenfaktoren zurückführen und deshalb unterdrücken läßt.

2. Beendigung der Winterruhe

Glaubte man früher, die Ursache für das Erwachen aus der Winterquieszenz in inneren Vorgängen wie dem Reifebeginn der Geschlechtszellen (DOBRŽANSKIJ 1922) suchen zu müssen, so neigt man jetzt dazu, ihre Be-

endigung als temperaturbedingtes Phänomen aufzufassen. Die von mir erzielten Ergebnisse bestätigen diese Annahme. Ob, und wenn in welchem Maße andere Einflüsse Bedeutung gewinnen, ist nicht bekannt.

A. ocellata verläßt ihr Winterquartier, nachdem die Temperatur im Unterschlupf Werte über 10° C erreicht hat.

Den gleichen Wärmegrad ermittelte HODEK (1960) für *Cocinella septempunctata* L. In beiden Beobachtungsjahren (1966 und 1967) erfolgte dieser Temperaturanstieg jeweils zweimal, durch eine Kälteperiode unterbrochen, Anfang März und Anfang April. Der erste, frühe Wärmereiz vermochte jedoch nur einzelne Käfer zu aktivieren, erst der spätere, zweite, löste eine allgemeine Reaktion aus und veranlaßte sie dazu, wieder auf die Kiefern zurückzukehren.

Die auf die Kiefern zurückgekehrten *A. ocellata* können mehrere Tage auf Kosten der ihnen verbliebenen Reservestoffe leben. Im Frühjahr 1966 setzte der Lachniden-Befall der Kiefern nicht vor dem 24. April ein. Sonstige Nahrungsquellen fehlten. Im darauffolgenden Jahr, als (bedingt durch den sehr milden Winter) reichlich Läuse vorhanden waren, „fielen“ die überwinterten Käfer keineswegs „hungrig über diese her“. Nur selten sah ich sie nach Beute suchen oder fressen, während die Menge der an den Kiefernadeln saugenden *Schizolachnus pineti* F. täglich zunahm. Als deren populationsbegrenzender Faktor haben die Käfer deshalb zu dieser Zeit sicher keine größere Bedeutung.

Die aus der Winterruhe erwachten Imagines verbrachten die Morgenstunden fast reglos an den Zweigen. Schien die Sonne, so saßen sie bevorzugt an den von ihr bestrahlten Stellen, auffallend häufig am Stamm an den Astwirteln. Auf der Nordseite der Bäume konnte ich nie einen Käfer beobachten. Gegen Mittag, meistens erst nach 11.00 Uhr, wurden die Käfer aktiv. Sie flogen auf benachbarte Bäume, krochen lebhaft umher und liefen dabei oft über Läuse hinweg, ohne sie zu fressen. Der Fortpflanzungstrieb war stärker, die Suche nach einem Kopulationspartner beherrschte ihr Verhalten.

3. Paarung

Die Paarungsstimmung macht sich bei *A. ocellata* durch starke Aktivität bemerkbar. Schnell und unablässig laufen die Käfer beiden Geschlechts am Stamm der jungen Kiefern auf- und abwärts, kriechen auf Seitenzweige und fliegen auf benachbarte Kiefern.

1967 wurde das erste kopulierende Paar am 29. April entdeckt, 1966 am 25. 4., drei weitere am 27. 4. Jedesmal blieben die Partner länger als 60 Minuten vereinigt. Die unter Laborbedingungen erhaltenen Zeitwerte schwanken sehr stark. So waren dort Kopulationen der Käfer von < 1/2 Std. neben solchen von > 5 Std. zu verzeichnen.

Das Vorspiel zur Paarung zieht sich nur über wenige Sekunden hin. Das Männchen „überfällt“ das Weibchen meistens von der Seite oder von hinten und setzt schnell seine Vorder- und Mittelbeine auf dessen Deckflügel. Gestützt auf die Hinterbeine, führt es mit schaukelnden Seitenbewegungen den ausgestreckten Aedoeagus halbkreisförmig unter dem Abdomenrand des Weibchens entlang. Diese Bewegung kann mehrmals wiederholt werden. Danach klammert sich das *Anatis*-Männchen mit den gespreizten Parameren an die letzten Hinterleibssternite des Weibchens und schiebt den Penis in dessen Geschlechtsöffnung. Das seitliche „Schaukeln“ behält es, unterbrochen von einzelnen Ruhepausen, während der gesamten Begattungszeit bei.

Ist ein *Anatis*-Weibchen nicht paarungswillig, ergreift es vor dem Männchen die Flucht, im Freiland mit Erfolg.

Im Zuchtgefäß, wenn beide Tiere auf einen relativ kleinen Raum beschränkt sind, ist es für den weiblichen Käfer weniger leicht, sich der Paarung zu entziehen. Dennoch kann er unter Umständen eine Begattung verhindern. So sah ich, wie ein Weibchen auf nahezu „geschickte“ Weise so oft unter Gegenstände lief, bis das Männchen dadurch abgeworfen wurde. Das Nichtbereitsein zur Paarung dürfte durch die kurz bevorstehende Eiablage bedingt gewesen sein.

Die Begattung erfolgt bei Coccinelliden mehrmals. Im Experiment, als beide Partner zusammengehalten wurden, kam es innerhalb von 13 Wochen zu 24 Kopulationen. Sie fanden überwiegend abends statt, in Abständen von einigen Tagen, seltener wenigen Stunden. Die Anzahl der Kopulationen unter natürlichen Umweltverhältnissen wird weit niedriger sein. Bei geringer *Anatis*-Dichte, wie sie im Untersuchungsgebiet herrschte, und bei der kurzen Paarungszeit (1 Woche), mag ihr Durchschnittswert bei 3–5 liegen. Theoretisch besteht zudem die Möglichkeit, daß auf Grund des bereits reifen Spermias noch vor Beginn der Winterruhe Begattungen stattfinden könnten.

Erhält ein Käferweibchen nur einmal Sperma, so sind lediglich die Eier des ersten Geleges voll entwicklungsfähig. Der Prozentsatz unbefruchteter Eier in folgenden Gelegen steigt schnell an. In dem von mir näher untersuchten Fall wurden 14 Eiablagen vermerkt. Vom letzten Gelege war kein Ei, vom vorangegangenen (15 Eier) waren nur 3 befruchtet.

4. Eiablage

8–12 Tage nach der Begattung im Freiland, Anfang Mai, werden die Eier in Gruppen von 6–28 (maximal 43) abgelegt. Sinneshaare und Tastborsten der beiden letzten, umgestalteten Abdominalsegmente ermöglichen es dem *Anatis*-Weibchen, sie ganz dicht nebeneinander abzusetzen. Mit einem Sekret werden sie in Zeitabständen von 30–60 Sekunden an die Kiefernadeln geheftet und lassen sich dann, da die basalen Pole fest verankert sind, ohne Schädigung nicht mehr ablösen.

VAN DINTHER (1951) fand *A. ocellata*-Gelege von 8–10 Eiern. Diese Werte treffen nur für 21 % der von mir gezählten Gelege zu.

Vor jeder Eiablage läuft das Käferweibchen unruhig über Zweige und Nadeln hinweg, ein Ausdruck starker Erregung. Daß es dabei nach geeigneten Ablagestellen sucht, ist nicht anzunehmen; denn außer der noch zu erwähnenden geschützten Lage scheinen keine besonderen Ansprüche an das Substrat gestellt zu werden. Weder das Vorhandensein von Aphiden – keines der mehr als 100 untersuchten Gelege befand sich auf mit Blattläusen besetzten Nadeln – noch ein bestimmter Neigungswinkel der Kiefernadeln erwiesen sich als notwendige Voraussetzung. Immer jedoch bringt *Anatis* die Eier auf der dem Erdboden zugewandten Seite derselben an. Sie werden zum Teil auch auf die Blattkante gesetzt, aber niemals, auch bei sehr umfangreichen Gelegen nicht, sieht man sie über beide Nadelseiten verteilt. Das widerspricht auch dem zuvor genannten Ausrichtungsprinzip. Der auf der Nadel bevorzugte Bereich für die Ablage ist der Abschnitt von der Mitte bis zur Spitze. Stets fand ich die Gelege auf den Jungkiefern der Schonungen in einer Höhe von 0,50–1,80 m, dem Stamm näher als den Astspitzen. Sie sind dort sehr gut geschützt gegen direkte Sonneneinstrahlung und mechanische Schädigung.

Keinen Einfluß auf die Eiablage scheint der physiologische Zustand der Nadel zu haben. Zahlreiche Eier klebten an braunen, eingerollten Nadeln, die nur lose am Zweig haften oder, sogar bereits abgeworfen, noch an anderen hängengeblieben waren. Das bedingt gewisse Verluste an Gelegen, da solche Nadeln durch Wind und die Bewegung der Bäume leicht zu Boden fallen.

Eine für *A. ocellata* typische, artspezifische Gruppierung der Eier eines Geleges ist nicht festzustellen.

Es gibt keine Anhaltspunkte, die ohne optische Hilfsmittel eine Unterscheidung der Gelege dieser Art von denen der *Ncomysia oblongoguttata* (L.), einer im gleichen Biotop lebenden, nahe verwandten Coccinellide, ermöglichen würden, zumal auch die Legeperiode beider Käfer zeitlich zusammenfällt. 1966 und 1967 erstreckte sich diese über 6 Wochen, vom 1. Mai–Mitte Juni im ersten Jahr, von Ende April–Anfang Juni im zweiten. Sie entspricht damit annähernd der von JÖHNSSEN (1930) für *Coccinella septempunctata* L. ermittelten Dauer von durchschnittlich 58 Tagen.

Daß unter künstlichen, optimalen Verhältnissen auch mitten im Winter voll entwicklungsfähige Eier zu erhalten sind, wurde bereits erwähnt. Von einem der Käfer erzielte ich Gelege am 2., 4., 6., 8., 10., 13., 16., 21. Januar und weiter bis zum 24. Juli. Der kurze zeitliche Abstand zwischen den einzelnen Daten wurde bis Mitte April beibehalten, danach lagen jeweils fast vier Wochen dazwischen. Insgesamt lieferte das eine Weibchen etwa 300 Eier in 28 Gelegen.

5. Nahrungserwerb

Da die Eier von *A. ocellata* nur selten in der Nähe einer Blattlauskolonie abgelegt werden, hängt das Überleben der jungen Larven in hohem Maße von ihrer Suchleistung ab. Im Gegensatz zu „lauernden Räubern“, sind die als „Pirschjäger“ zu bezeichnenden Coccinelliden dabei auf ihr Laufvermögen angewiesen.

Eine sie über größere Entfernungen hinweg zur Nahrung leitende, spezifische Chemotaxis existiert nicht. Auch optische Reaktionen müssen in diesem Zusammenhang wohl ausgeschlossen werden. Phototaxis auf Grund eines Hell-Dunkel-Unterscheidungsvermögens und Geotaxis, beide als allgemeine Orientierungsbewegungen ohne

direkte Ausrichtung auf die Beute, scheinen die einzigen Steuermechanismen zu sein. In dieser Ansicht stimmen meine Beobachtungen an *A. ocellata* (L.) mit denen von FLESCNER 1950, DIXON 1959, KADDOU 1960 und BÄNSCH 1964 an anderen Coccinelliden überein. Da aber die Arbeit von KADDOU artspezifische Differenzen andeutet, BÄNSCHS Beobachtungen zum Beutefangverhalten Zweifel aufkommen lassen und zudem bisher einige Fragen nicht berücksichtigt wurden, lag es nahe, diese Frage bei *A. ocellata* näher zu untersuchen.

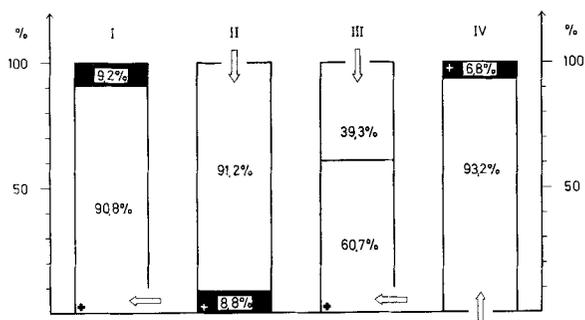


Abb. 17. Ergebnisse der Turmversuche (Kreuze bezeichnen die Ausgangsstellung der Larven, Pfeile den Lichteinfall)

Der Einfluß des Lichtes und der Schwerkraft auf die Orientierung wurde mit Hilfe der in Kap. II erklärten Apparatur nachgewiesen. Sie gestattete es, zugleich mit der Einzelwirkung dieser Faktoren auch ihr Zusammenspiel, ihre Rangordnung zu erkennen. Jeweils 39–54 sechs bis zwölf Stunden alte Larven der ersten drei Entwicklungsstadien wurden getestet, 767 Einzelergebnisse ausgewertet (Abb. 17).

Versuch 1 (Larve auf der Bodenfläche im Turm, Licht fällt nur durch die untere Seitenöffnung ins Innere) zeigt deutlich die positive Phototaxis. Bei 90,8 % der Tests krochen die Tiere dem Lichteinfall entgegen, sehr oft spontan. Larven im ersten Stadium zögerten nie. Ältere Larven erkletterten manchmal zunächst den unteren Turmrand und liefen, ihm folgend, im Kreise. Nach einer, spätestens zwei Minuten ließen auch sie sich jedoch vom Licht nach außen leiten.

Dasselbe Phänomen, nur von der Horizontalen in die Vertikale verlagert, wiederholte sich im Versuch 2 (Larve wie bei 1, Licht fällt durch die freie Dachöffnung ins Innere). Lichteinfall zugleich durch die untere, seitliche und durch die obere Öffnung (Versuch 3) brachte das jeweilige Versuchstier in eine Konfliktsituation. Mit erhobenem Kopf, aufgerichtem Prothorax und „trillernden“ Vorderbeinen versuchte es, sich zu orientieren, kroch mehrmals an der Innenwandung hoch, dann auf den Boden zurück. In 60,7 % der Fälle bestimmte der von unten ausgehende Reiz die Bewegungsrichtung, 39,3 % bevorzugten das Licht von oben. Führten im Verlauf der bisherigen Experimente positive Phototaxis und negative Geotaxis die Larven zum Licht, so beweist Versuch 4 (Turm senkrecht hängend befestigt, Bodenplatte entfernt; Larve unter der Dachfläche im Turm, Licht dringt durch die Bodenöffnung ins Innere), daß die Tiere auch positive Geotaxis nicht scheuen, um ins Helle zu gelangen. Das zeigt die Dominanz des Lichtes über den Faktor Schwerkraft. Erst auf horizontaler Fläche gewinnen Geotaxien an Bedeutung. *Anatis* bevorzugt Auf- und Abwärtsbewegungen vor solchen in der Ebene.

Wie stark die Ausrichtung zum Lichteinfall die Suchweise der Larven auf vertikaler Fläche beeinflußt, zeigt die Abb. 18. Die Einstellung erfolgt so genau, daß die Spuren annähernd parallel verlaufen. Larven im ersten Stadium kriechen zudem meistens aufwärts, ein Verhalten, das sich im natürlichen Biotop sehr günstig auswirkt. Es hindert sie daran, sich von der Nahrungsquelle zu entfernen und auf den Erdboden zu gelangen. Eine gewisse Labilität deutet sich aber auch schon bei ihnen an. Bei älteren Larven nimmt die Tendenz zu negativer Geotaxis stark ab. Die Hinwendung zum Licht bestimmt ihre Bewegungsrichtung.

Je länger die Larven hungerten, um so ungerichteter wurden ihre Suchbewegungen. Eine 48 Stunden hungernde L_1 drehte sich fast ausschließlich im Kreis.

Ähnliche Kreiselbewegungen aber, auf engem Raum, führen die Larven durch, wenn sie, auf Nahrung gestoßen, nach weiteren Beutetieren suchen. Da die Aphiden stets in Gruppen an den Kiefernadeln saugen, trägt dieses, den Gegebenheiten hervorragend angepaßte Verhalten entscheidend zum Überleben bei.

Ein sehr wichtiges, vielleicht das bedeutendste Sinnesorgan, mit dem Larven und Imagines von *A. ocellata* Beute erkennen, scheinen die Maxillarpalpen zu sein. Unablässig betasten sie damit ihre Umgebung und prüfen so jeden Gegenstand, auf den sie treffen. Wegen der Länge dieser Taster und ihrer zweckentsprechenden Stellung, nach vorne und unten gerichtet, sind sie es meistens, die zuerst einen Reiz aufnehmen.

Die Abtrennung von Labial- und Maxillartastern bei Larven und bei Käfern eine zusätzliche Amputation der Antennen (die Operationen wurden nach Unterkühlung durchgeführt) erschweren das Auffinden der Nahrung, machen es aber nicht unmöglich. Als Beute wahrgenommen und gefressen werden dann nur noch die Blattläuse, die direkt mit dem Mundfeld in Be-

rührung kommen. Erhält man dagegen dem Versuchstier nach Ausschalten der beiden anderen Sinnesorganträger die Maxillarpalpen in funktionsfähigem Zustand, macht sich kaum eine Beeinträchtigung bemerkbar.

Auch während meiner Beobachtungen fand ich wie andere Autoren bei anderen Arten keinen Hinweis darauf, daß Nahrung bereits erkannt wird, bevor eine Berührung erfolgt. Immer scheint die Fangreaktion erst durch einen taktilen Reiz ausgelöst zu werden. Dann aber tritt sie so plötzlich und so blitzschnell ein, daß kaum Einzelheiten der Kontaktaufnahme zu erkennen sind.

Käfer und Larven beißen mit ihren Mandibeln in die zufällig nächstliegende Körperseite der aufgefundenen Aphide. Maxillartaster und Vorderbeine unterstützen den Freßvorgang. *Anatis* hat wie die meisten anderen Räuber extraintestinale Vorverdauung. Injektion eines schwarz-grünen Mitteldarmsaftes in das Beutetier und Aufnahme der damit vermischten Nahrungsbestandteile wechseln miteinander ab. Larven im ersten und zweiten Entwicklungsstadium saugen die Blattläuse nur aus. Die nächstälteren fressen kleine Aphiden ganz auf, von großen aber ebenfalls nur das weiche Leibesinnere oder lassen deren Beine und Fühler zurück. Eine L₄ saugt dicke Läuse erst aus und zieht dann die Haut und die Körperanhänge nach.

Die Käfer suchen ihre Nahrung mit großer Schnelligkeit und erstaunlicher Ausdauer, aber mit geringer Gründlichkeit. Das erschwert, schon behindert durch den Mangel an geeigneten Fernsinnesorganen, das Auffinden der Beute noch zusätzlich. Auf den Kiefern suchen sie in lockeren Schraubenwindungen zwar die meisten der Nadeln ab, auf die sie stoßen, nur selten jedoch folgen sie deren ganzer Länge. Gewöhnlich werden allein der winzige Kurztrieb und die trockenhäutigen Niederblätter mit den Maxillarpalpen abgetastet, so daß ihnen sehr viele Läuse entgehen. Larven sah ich viel öfter die Nadeln bis zur Spitze erklettern. *Schizolachnus pineti* F. ist im Vergleich zu anderen Aphiden eine leicht zu ergreifende Beute. Erschütterungen, verursacht durch das Herannahen ihres Feindes, beunruhigen sie nicht. Erst Berührung löst die Flucht aus. Aber dazu ist es dann meistens wegen des hervorragenden Reaktionsvermögens der Käfer und Larven bereits zu spät.

Ist das Nahrungsangebot auf den Kiefern zu gering, wandert *Anatis*, auf der Suche nach neuen Futterplätzen, ab. So wurden am 1. Mai 1966 14 Imagines auf stark verlausten Birken in der Nähe von Kiefern gefunden.

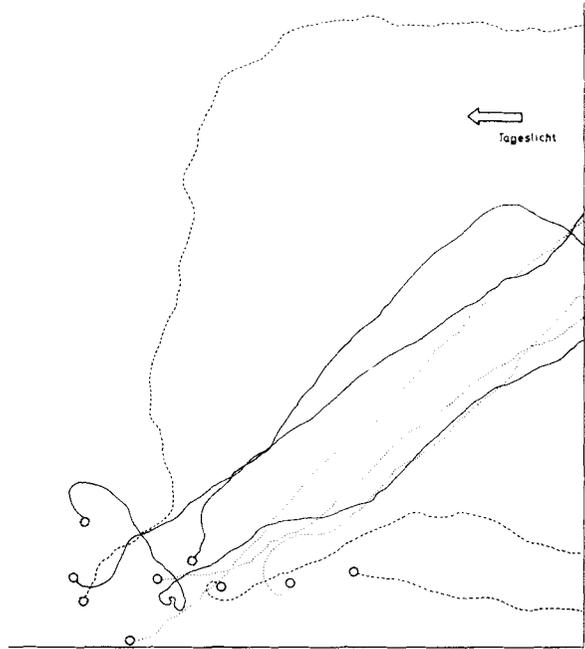


Abb. 18. Suchspuren drei verschiedener L₁ auf vertikaler Fläche (Larven 12 h alt, seit dem Schlüpfen ohne Nahrungsaufnahme; Temp. 26° C; rel. Luftf. 66 %)

6. Übersommerung

Ab Ende Juli, also etwa drei bis vier Wochen nach Verlassen der Puppenhüllen, sind nur noch wenige Jungkäfer auf den Kiefern anzutreffen. Bereits VAN DINTHER (1951) erwähnte dies, konnte es aber nicht erklären. Die Frage, ob Imagines in dieser Zeit verborgene Stellen aufsuchen oder ob Biotop- und Nahrungswechsel die Ursachen sind, blieb bisher unbeantwortet.

Größeren Wanderungen müßte erhöhte Flugaktivität vorangehen, die jedoch im Freilandkäfig nicht festgestellt werden konnte. Da zudem Meldungen über *Anatis*-Funde in „fremder“ Umgebung fehlen, war anzunehmen, daß die Käfer auch die Sommerwochen in dem für sie typischen Lebensraum verbringen. Diese Annahme fand ihre Bestätigung: alle vermißten Imagines fand ich im Moos wieder – eine Tatsache, die nicht mehr überraschte, nachdem sich ein großer Teil der im Labor lebenden Käfer zur selben Zeit an der schattigen, feuchten Tonwandung eines Blumentopfes oder unter locker liegenden Torfstückchen in dessen Innerem zur „Ruhe“ verbarg. Damit wird erneut die Klimatotaxis dieser Spezies deutlich. – Mitte bis Ende September, nach 8–10 Wochen, verläßt *Anatis* ihr Sommerquartier und kehrt auf die Kiefern zurück.

Dieses Verhalten wird verständlich, betrachtet man die Hemmung der Oogenese (Kap. V: 3), die Passivität der Käfer, die sich auch nicht durch Schaffung optimaler Lebensbedingungen beenden läßt und die strenge Fixierung dieser Ruhephase auf eben jenes ontogenetische Stadium als Kriterien einer Diapause (FUZEAU-BRAESCH 1961; HODEK 1962; SCHWERTFEGER 1963; MÜLLER 1965). Eine solche Imaginaldiapause wurde auch für *Coccinella septempunctata* L. nachgewiesen (DOBŘŤANSKIJ 1922; HODEK 1958, 1960, 1962; HODEK-ČERKASOV 1960). Obwohl durch hormonale Steuerung dem direkten Einfluß der Außenfaktoren entzogen, muß sie dennoch als umweltbedingte Anpassungsreaktion aufgefaßt werden. Arbeiten der letzten Jahre (Zusammenstellung: MÜLLER 1965) zeigten ihre enge Koppelung an die Photoperiode. Der *Anatis ocellata* ermöglicht sie, den durch den sommerlichen, meist äußerst starken Rückgang der Lachniden-Populationen unvermeidbaren Nahrungsmangel zu überleben.

VII. Bindung an den Biotop

In der Westfälischen Bucht entwickelt sich *A. ocellata* nach meinen Befunden nur auf Kiefern. Wurden Imagines auf krautigen Pflanzen oder Laubholz entdeckt, so zeigte ihr baldiger Abflug, daß sie nur zufällig dort verweilt hatten. Auch die wenigen und sehr alten Arbeiten, die über die Coleopterenfauna dieses Raumes veröffentlicht wurden (WESTHOFF 1881; VERHOEFF 1890; DAHMS 1927; PEETZ 1932), geben keinen Hinweis darauf, daß *Anatis* auch andersartige Biotope besiedelte.

Erweisen sich nun die Käfer nach meinen Untersuchungen als typische Kiefern-Coccinelliden, stellt sich damit sofort die Frage nach dem Grund dieser Bindung. Was hält sie in diesem besonderen Lebensraum? Welche von ihm ausgehenden Reize ziehen sie an? Sind es die als Hauptnahrung dienenden, spezifischen Aphiden oder deren Wirtspflanzen, die Kiefern selbst?

Um dieses Problem zu klären, ließ ich Käfer im Wahlversuch in eine aus Glasgefäßen kombinierte Apparatur laufen, in der sie zwischen *Schizolach-*

nus pineti F. und zerschnittenen Kiefernadeln wählen konnten. Die Anordnung der beiden damit gefüllten, randlosen Schälchen wurde während der Testreihe mehrmals verändert. Außerdem gab ich Versuchstieren nur solche Kiefernadeln, die mit Sicherheit nicht zuvor von Läusen besetzt gewesen waren und benutzte zu jedem Versuch neue, noch nicht getestete *Anatis*. Mochte die Menge der angebotenen Blattläuse auch noch so umfangreich sein, ließen doch alle Experimente eine eindeutige Bevorzugung der Nadeln erkennen. Sämtliche Käfer liefen gerichtet auf diese zu und untersuchten sie nach Nahrung. An den Läusen liefen sie jedoch oft im Abstand von 2–3 mm vorbei, wenn sie nicht schließlich vereinzelt durch Zufall auf sie stießen. Das geschah während der zwölf mit insgesamt 75 Käfern durchgeführten Versuchsreihen nur neunzehnmal. Zweiundachtzigmal suchten sie innerhalb der ihnen jeweils gewährten Zeit von 15–30 Minuten die Nadeln auf.

Dieses Ergebnis, auf natürliche Verhältnisse bezogen, berechtigt zu der Annahme, daß von den Kiefern ausgehende, olfaktorische Reize *A. ocellata* anlocken, und die auf ihnen vorhandenen Aphiden sie dort zurückhalten. Ein nahrungsfremder Reiz also, der Geruch der Futterpflanze des Beutetieres, führt den Käfer mittelbar zur Nahrung und meistens zugleich in den geeigneten Biotop. Daß er ihn allein auf Grund attraktiver Reize der Blattläuse finden könnte, war ohnehin kaum zu erwarten. Denn wie meine Beobachtungen zum Nahrungserwerb erwiesen, fehlen ihm auf Beute ausgerichtete Fernsinnesorgane.

VIII. Wirkung einiger Umweltfaktoren auf die Entwicklungsstadien

1. Einfluß trophischer Faktoren

1a. Nahrungsart

Obwohl *A. ocellata* sehr deutlich die Aphide *Schizolachnus pineti* F. bevorzugt, zeichnet sie sich im Gegensatz zu einseitig spezialisierten Coccinelliden durch ein breites Nahrungsspektrum aus. Die Art ist im weitesten Sinne entomophag. Doch die Valenz der angenommenen Beutetiere erweist sich als sehr unterschiedlich. In vielen Fällen sind sie als Hauptnahrung ungeeignet. Sie hemmen das Wachstum, zögern die Entwicklung hinaus oder wirken sogar letal. Als zusätzliche Quelle bei Nahrungsmangel kommt ihnen jedoch oft große Bedeutung zu.

Der von SMIRNOFF (1958) zur Züchtung mehrerer Coccinellidenarten mit Erfolg angewandte künstliche Futter-Gelee wirkte sich in meinen Versuchen bei *A. ocellata* sehr negativ aus.

Nach den in der Literatur enthaltenen Hinweisen wurde *A. ocellata* bisher an verschiedenen Entwicklungsstadien zahlreicher Homopteren-, Copeognathen-, Thysanopteren-, Hymenopteren-, Coleopteren- und Lepidopteren-Arten fressend beobachtet.

Von den dabei genannten Aphiden wurden drei von mir zur Larvenaufzucht verwendet. Alle ermöglichten eine vollständige Entwicklung innerhalb von ungefähr 2 Wochen (Abb. 19). Wie die in ihrem natürlichen Biotop verbreitete Kiefernlaus *Schizolachnus pineti* F. nahmen die Tiere auch die ihnen „fremde“ *Myzodes persicae* Sulz. ohne Zögern an. Gegenüber *Rhopalosiphum padi* L. jedoch machte sich eine gewisse Abneigung bemerkbar. Ein

deutlicher qualitativer Unterschied der angebotenen Läuse kam in der Vitalität der mit ihnen herangezogenen Imagines zum Ausdruck. Die während ihrer Jugendstadien mit *Myzodes* oder *Rhopalosiphum* gefütterten Käfer starben früher, oft schon nach einigen Tagen, spätestens aber nach mehreren Wochen. In Größe und Färbung standen sie den anders ernährten aber nicht nach.

Fütterung mit zerschnittenen Maden der Stubenfliege (*Musca domestica* L.) hatte Entwicklungsstörungen (Abb. 19) und erhöhte Mortalität zur Folge. Die Larven starben in zahlreichen Fällen kurz vor oder während der Häutungen, die Imagines wenige Tage nach dem Schlüpfen.

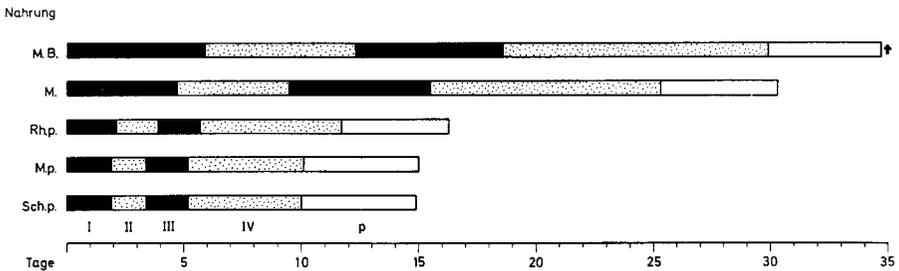


Abb. 19. Larvalentwicklung bei unterschiedlicher Nahrung

I, II, III, IV = Larvenstadien, p = Puppenphase, + = Tod, M.B. = *Musca domestica* L. + Banane, M. = *Musca domestica* L., Rh.p. = *Rhopalosiphum padi* L., M.p. = *Myzodes persicae* Sulz., Sch.p. = *Schizolachnus pineti* F.

Standen den Larven nur Bananenstückchen zur Verfügung, unterblieb ein normales Wachstum. Sie erreichten zwar das zweite Larvenstadium und lebten mehrere Tage als L₂, aber fehlende Sklerotisierung und Pigmentierung des Chitins zeigten bald schwere, tödlich wirkende Stoffwechselstörungen an. Wurde die Nahrung durch tierische Stoffe ergänzt (*Musca*-Larven und Banane in täglichem Wechsel), wurde oft das Puppenstadium erreicht. Nur selten jedoch gelang es den Käfern, sich vollkommen von der Exuvie zu lösen: sie starben während des Auskriechens oder kurz danach (Abb. 19).

Adulte Tiere ertragen Pflanzenkost sehr viel besser. Monatelang sind sie mit Bananenfruchtfleisch zu ernähren, ohne dadurch ihre Fortpflanzungsfähigkeit zu verlieren. Der Duft aromatischer Bananen übt eine starke Anziehungskraft auf sie aus.

1b. Nahrungsmenge

Entscheidend für die Wirksamkeit eines Blattlaus-Prädatoren wie *Anatis* ist nicht nur seine Fraßkapazität, sondern auch seine Fähigkeit, bei Futtermangel zu überleben. Deshalb wurden einerseits der durchschnittliche tägliche Bedarf an Aphiden festgestellt, andererseits Auswirkungen eines Nahrungsminimums untersucht. Alle Ergebnisse gelten für die in Kap. II angegebenen, künstlichen Verhältnisse.

Larvalentwicklung bei Nahrungsüberfluß

Fanden *Anatis*-Larven ohne längere Suche reichlich Beute, fraßen sie während ihrer Entwicklung zur Puppe, innerhalb von 9–11 Tagen im Durch-

schnitt 902,5 mittelgroße Exemplare von *Schizolachnus pineti* F. oder 1059,9 von *Myzodes persicae* Sulz. Wieviel Läuse pro Tag verbraucht werden, läßt sich aus Abb. 20 ersehen.

Die gefundenen Werte beziehen sich zwar ausschließlich auf Zuchttiere mit stark erhöhter Stoffwechselintensität und beschleunigter Entwicklung, behalten aber zum größten Teil auch unter natürlichen Verhältnissen ihre Gültigkeit. Zur optimalen Entwicklung bei hohen oder niedrigen Temperaturen, wird die gleiche, bestimmte Futtermenge, von der schwachen, individuellen Variabilität abgesehen, benötigt. Nur verlängert sich proportional sinkenden Temperaturen die Zeit, die zur Deckung des Nahrungsbedarfes aufgewendet werden muß. Die Larven fressen pro Tag weniger, auf Grund der dadurch bedingten langsameren Entwicklung aber länger, bis schließlich die erforderliche Nahrungsmenge aufgenommen werden konnte. Deshalb, etwas vereinfacht ausgedrückt, braucht *Anatis* zu optimalem Wachstum auch in ihrem natürlichen Biotop durchschnittlich etwa 900 Exemplare von *Schizolachnus pineti* F.

Larvalentwicklung bei Nahrungsmangel

Verhinderte niedrige Dichte der Beutetiere eine ausreichende Ernährung, beendete oft eine vorzeitige Puppenhäutung die Hungerperiode. Wie gering die Futtermenge sein kann, die noch gerade eine vollständige Entwicklung ermöglicht, wurde unter künstlichen Verhältnissen untersucht. 20 *Myzodes persicae* Sulz. pro Tag erwiesen sich als ausreichend. Die Länge der drei ersten Stadien unterschied sich dann kaum von der normalen, während des vierten Stadiums jedoch machte sich eine starke Verzögerung bemerkbar. Bestand die Möglichkeit, das Nahrungsdefizit auszugleichen, nicht, häuteten sich die Larven trotz des unterernährten Zustandes zu Puppen, aus denen nach $4\frac{1}{2}$ –5 Tagen die Imagines schlüpften. Die Käfer, sehr klein und schwach, starben jedoch kurz nach dem Auskriechen.

Erhielten die Larven nur 5 oder 10 *Myzodes persicae* Sulz. pro Tag, trat der Tod schon während der Larvalentwicklung ein. Nicht nur eingengter, sondern auch absoluter Nahrungsmangel wurde erstaunlich gut ertragen. Larven im ersten Stadium vermochten 2–3 Tage auf Kosten der aus dem Eimaterial gewonnenen Reserven zu leben. L_2 und L_3 , die sich während der vorangegangenen Entwicklungsphasen ausreichend ernähren konnten, überdauerten 2 Tage, erstere häuteten sich sogar. Larven im letzten Stadium sind etwas widerstandsfähiger. Sie starben erst nach 2–3 Tagen. Jungkäfer konnten 7 Tage lang von den während der Larvenzeit aufgespeicherten Nährstoffen leben.

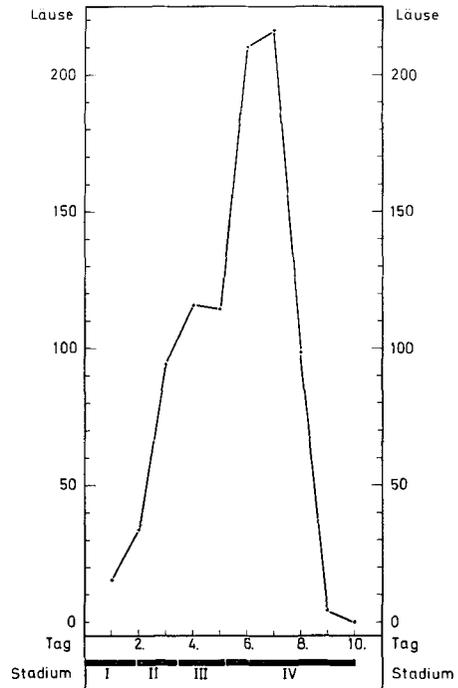


Abb. 20. Übersicht über den durchschnittlichen täglichen Aphidenverzehr (*Schizolachnus pineti* F.) der Larven

2. Einfluß biotischer Faktoren

2a. Kannibalismus

Kannibalismus bei Coccinelliden ist eine bekannte aber hinsichtlich natürlicher Verhältnisse wohl oft überbewertete Tatsache. Bei *A. ocellata* kommt ihr in der Westfälischen Bucht ohne Zweifel nur geringe Bedeutung zu. Entwicklungsrhythmus und niedrige Populationsdichte verhindern eine stärkere Selbstdezimierung. Mit Beginn der Haupteiablagezeit stirbt die Mehrzahl der Männchen ab. Die noch verbleibenden Imagines treffen selten auf Gelege. Stoßen sie zufällig auf eines, werden die Eier gefressen, selbst dann, wenn das Aphiden-Angebot ausreicht. Schlüpfen die Larven, leben kaum noch Käfer auf den Kiefern. Die Larven selbst sind einander die ärgsten Feinde. Ihr Kannibalismus macht sich bereits im Gelege bemerkbar. Die mit etwas Zeitvorsprung auskriechenden Junglarven saugen benachbarte Eier und andere, sich noch vom Chorion befreiende Tiere aus, ein Verhalten, das sich bei Nahrungsmangel als sehr günstig erweist. Die durch sofortige Nahrungsaufnahme gekräftigten Larven können länger überleben als die, die nur von Dotterreserven zehren. Laborversuche unter künstlichen Bedingungen mögen das veranschaulichen. Larven im ersten Stadium, die je 1 Ei aussaugten, lebten 3–4 Tage, starben als L_1 oder häuteten sich noch zur L_2 . Ihre Lebensdauer verlängerte sich proportional der Menge aufgenommenen Eier und Embryonen. 3–4 Eier befähigten sie, 5–6 Tage alt zu werden und sich einmal zu häuten. Eier schienen gegenüber Embryonen und Junglarven den größeren Nährwert zu besitzen. Begegneten sich ältere, hungernde Larven auf der Kiefer, schnappte immer die kräftigere nach der schwächeren und verfolgte sie, meistens aber vergeblich.

Will man *Anatis* in großer Anzahl züchten, ist der Kannibalismus ein äußerst lästiger, zeit- und materialraubender Umstand. Eier müssen bald nach der Ablage aus dem Käfig mit Käfern entfernt oder abgedeckt, alle Larven getrennt voneinander aufgezogen werden.

2b. Prädatoren

In den von SCHILDER (1928) und JÖHNSEN (1930) ausgearbeiteten Zusammenstellungen der für *Coccinella septempunctata* L. und *Adalia bipunctata* (L.) ermittelten Feinde blieben die Spinnen unbeachtet. Aber gerade sie beeinträchtigten durch ihr räuberisches Verhalten die Besiedlungsdichte von *A. ocellata* (L.) erheblich stärker als Hemipteren und Vögel. Fördern milde Winter und günstige Witterung im darauffolgenden Frühjahr eine rasche Vermehrung der Blattläuse und Spinnen, sind schon Anfang Juni die jungen Kiefern so dicht von Netzen überzogen, daß sich viele der Larven und Imagines von *Anatis* darin verfangen. Im Gegensatz zu den trotz ihrer Dornen und Borsten vor Cheliceren nicht geschützten, weichen Larven bieten die Käfer durch ihre stark chitinisierte, glatte Cuticula dem Angriff von Spinnen starken Widerstand. Sie könnten sich gewiß in vielen Fällen befreien, würde nicht das durch die Erregung ausgelöste Thanatoseverhalten sie in ihrer Aktivität lähmen. So, mit angezogenen Beinen wie leblos in den Geweben hängend, werden sie eine leichte Beute ihrer Räuber. Erwachen sie aus dem Starrezustand, ist es zu spät.

Den nicht den Spinnenbissen zum Opfer fallenden Larven und Käfern wird der Zugang zu den Lachniden oft sehr erschwert, da oft alle stark ver-

lausten Astpartien dicht eingesponnen werden. Im Freilandkäfig, der ja die Vögel als natürliche Feinde der Spinnen abhielt, nahm ihre Zahl in einem solchen Maße zu, daß sie weitere Zuchtversuche an *Anatis* unmöglich machten. Innerhalb von 10 Wochen vernichteten sie 70–80 % der Larven, Puppen und Käfer. Auch im natürlichen Biotop sind Spinnen die bedeutendsten Prädatoren dieser Coccinellide. Lebend eingesponnene oder tote Tiere wurden in den Netzen von Theridioniden (*Theridion varians* Hahn), Araneiden (*Meta segmentata* Clerck) und Linyphiiden (*Linyphia triangularis* Clerck) gefunden².

Viele der auf Kiefern lebenden Spinnen sind zugleich Nahrungskonkurrenten des Käfers, da sie wie dieser die an den Nadeln saugenden Blattläuse fressen.

2c. Parasiten

Für *A. ocellata*, wie überhaupt für die Mehrzahl der Coccinelliden, fehlen bisher Angaben über die Parasitierung. Nur auf Grund einzelner Beobachtungen und der vor allem an *Coccinella septempunctata* L. und *Adalia bipunctata* (L.) durchgeführten Untersuchungen wissen wir, welche Tiere als Parasiten dieser Käfergruppen infrage kommen. Es sind fast ausschließlich Hymenopteren (*Chalcididae*, *Braconidae*) und Dipteren (*Phoridae*).

Auch die kleinen, weißen Larven, die ich aus Puppen von *A. ocellata* (L.) ziehen konnte, gehören einer dieser Familien an, den Buckelfliegen (*Phoridae*). Sie lebten zu 4 oder 5 in einem Wirt und verließen ihn nach Beendigung ihrer Larvalentwicklung durch ein umfangreiches Schlupfloch, das sie in seine Thoraxunterseite fraßen. Parasitierte Puppen unterscheiden sich in sehr auffälliger Weise von gesunden. Statt stark ventral eingekrümmt der Kiefernadel mit dem Kopf anzuliegen, hängen sie leblos und schlaff fast senkrecht herab. Zudem hat sich ihre Cuticula, bedingt durch das Absterben, bräunlich verfärbt.

Im Juni 1966 wurden 25–30 % der *Anatis*-Puppen von Buckelfliegen befallen. Ihre Bestimmung ist zur Zeit noch nicht beendet.

IX. Bedeutung von *Anatis ocellata* (L.) als Begrenzungsfaktor für die Populationsdichte von *Schizolachnus pineti* F. (Homoptera, Lachnidae)

Zahlreiche Eigenschaften von *A. ocellata* berechtigen dazu, in ihr einen wirksamen, natürlichen Feind der Kiefernläuse zu sehen, die bei starkem Befall schwere Wachstumsstörungen ihrer Wirtspflanzen verursachen. Das breite Nahrungsspektrum des Käfers und seine weitgehende Toleranz gegen Futtermangel ermöglichen es ihm, den einmal erreichten Biotop fortwährend zu besiedeln. Da er ihn auf Grund seiner Bindung an besondere Lebensverhältnisse und seiner Spezialisierung auf Koniferen-Läuse auch normalerweise nicht verläßt, gewinnt er als sehr beständiger Faktor bei der Verringerung der Aphidendichte in Nadelholzbeständen Bedeutung. Hohe Fertilität, die relativ kurze Entwicklungszeit, Ausdauer bei der Nahrungssuche und eine erstaunliche Fraßkapazität verstärken den dezimierenden Einfluß.

Allerdings wird die Wirksamkeit des Räubers weniger durch den absoluten Blattlausverzehr bestimmt, als vor allem durch das Verhältnis der Ver-

² Ihre Bestimmung übernahm freundlicherweise Herr Dr. DÖHL, Zoolog. Inst., Münster.

nichtungsrate zur Zuwachsrate der Aphiden. Und diese Relation ist bei *Anatis* weniger günstig als erwartet. Ein endgültiges Urteil läßt sich zwar erst nach Untersuchungen zur Dynamik der Lachnidenpopulationen fällen. Meine Beobachtungen aber zeigen bereits, daß *Anatis* nur während weniger Wochen im Frühjahr und Herbst eine schädliche Vermehrung von *Sch. pineti* F. verhindern kann. Das trifft, grob gerechnet, für den Monat Mai, während der Larvalentwicklung des Käfers, und für den Juni und Oktober zu, wenn die Imagines zur Überdauerung der Ruheperioden „auf Vorrat“ fressen. Aber auch dann verringern meistens hemmende Einflüsse ihre Wirksamkeit. So beeinträchtigen die im Frühjahr bei hoher Luftfeuchtigkeit gewöhnlich herrschenden niedrigeren Temperaturen, wie frühere Arbeiten nachweisen konnten, die Entwicklung und Vermehrung der Coccinelliden in viel stärkerem Maße als die der Läuse. Hinzu kommt die zahlenmäßige Überlegenheit ihrer Nahrungskonkurrenten und Feinde, der Spinnen. Beides, die ungünstige Witterung wie die räuberische Tätigkeit der Spinnen bewirken, daß die Käfer ihren Beutetieren gegenüber zahlenmäßig stark in Nachteil geraten. Würde *Anatis* in zwei oder drei Generationen pro Jahr auftreten, wäre sie als Feind der *Sch. pineti* F. natürlich weitaus wirksamer.

Dennoch sollte ihr Nutzen nicht unterschätzt werden. Gemeinsam mit den übrigen auf Koniferen heimischen Coccinelliden trägt sie dazu bei, den Aphidenbefall der Forsten, wenn nicht gerade ein Zusammentreffen verschiedener Faktoren eine Massenvermehrung dieser Schädlinge begünstigt, in erträglichen Grenzen zu halten.

Der Einsatz von *A. ocellata* im Rahmen einer gezielten biologischen Bekämpfung von *Sch. pineti* F. würde aus den genannten Gründen nicht den erwünschten Erfolg bringen und wegen der Schwierigkeiten einer Massenzucht auch vom ökonomischen Standpunkt her nicht zu vertreten sein. Deshalb scheint eine Kombination selektiv wirkender Bekämpfungsverfahren gegen die Kiefernblattläuse, bei denen diese nützlichen Käfer verschont werden, mit der Anlage von Mischkulturen aus Laub- und Nadelhölzern auch weiterhin die geeignetste Maßnahme zur Verhinderung der durch Aphiden verursachten Waldschäden zu sein. Derartige „integrierte Forstschutzmaßnahmen“ gewinnen in neuerer Zeit ohnehin erhöhte praktische Bedeutung.

Zusammenfassung

Es wurden im Labor sowie im Freiland (Westfälische Bucht) Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Ökologie der größten mitteleuropäischen, aber dennoch wenig bekannten Coccinellidenart, *Anatis ocellata* (L.), durchgeführt.

Die äußeren Geschlechtsmerkmale der Imago wurden beschrieben. Bei den Larvenformen wurde versucht, die Erfassung der Skulpturierung und Beborstung durch die Einführung von Symbolen zu vereinfachen und sie in Schemazeichnungen übersichtlich anzuordnen.

Die biologischen Untersuchungen betrafen im 1. Teil: das Auskriechen der Junglarven, die Verpuppung sowie das Schlüpfen der Imagines, Paarungsverhalten, Eiablage, Kannibalismus, die Länge der verschiedenen Entwicklungsstadien sowie den Lebenszyklus des Käfers. *A. ocellata* ist monovoltin. Durch die Wahl des Winter- und Sommerquartiers erweist sich die Art als klimatotaktisch reagierend.

In den Mittelpunkt des 2. Teiles wurde der Nahrungserwerb von *A. ocellata* gestellt. Tests gaben Aufschluß über die Orientierung der Larven und Käfer, ihre Suchweise und das Auffinden von Beute. Kennzeichnend für *A. ocellata* sind: ihre positive Phototaxis, die Dominanz des Lichtes über den Faktor Schwerkraft und das Fehlen geeigneter Sinnesorgane, Nahrung auf Abstand wahrzunehmen. So hängt der Erfolg ihrer Nahrungssuche im wesentlichen vom Zufall, von der Populationsdichte ihrer Beutetiere, insbesondere der Kiefernläuse, und vom eigenen Laufvermögen ab.

Sehr empfindlich reagiert *A. ocellata* auf Geruchsstoffe von Kiefernadeln. Die von diesen ausgehenden olfaktorischen Reize locken die Käfer an und führen sie damit mittelbar auch zur Hauptnahrung, den an Kiefernadeln saugenden Aphiden. Zuchtversuche zeigten, welch starken Einfluß Art und Menge der Nahrung auf die Entwicklung und Lebensdauer dieser Coccinellide ausüben. Sie bevorzugt die Kiefernlaus *Schizolachnus pineti* F., nimmt aber, falls diese fehlt, auch andere Beutetiere und sogar Pflanzenkost an.

Auf Grund des großen Blattlausverzehr wäre *A. ocellata* (L.) zumindest im Frühsommer als bedeutender Feind von *Sch. pineti* F. anzusehen, würden nicht Spinnen und ein Puppenparasit (*Phalacrotophora*?, *Phoridae*) die Wirkung in hohem Maße beeinträchtigen.

Summary

Investigations on the morphology, biology and ecology of the largest species of Coccinellids, *Anatis ocellata* (L.), were carried out both in the laboratory and in the field (Westfälische Bucht). The external sexual characteristics of the imago were described. An attempt was made to simplify the filing of the sculpture and setation of the larvae by using symbols and schematic drawings.

In the first part the biological research deals with the following problems: hatching of youngest larvae, pupation, hatching of imagines, mating behaviour, egg-laying, cannibalism, duration of the various developmental stages, and life-cycle of the beetles. *A. ocellata* is monovoltine and shows climatotactical behaviour by taking special hiding places in winter and summer.

The second part deals with food supply. Tests informed of the orientation of larvae and beetles, their searching behaviour and finding of the prey. Characteristic features of *A. ocellata* are: positive phototaxis, the prevailing influence of light over gravity and the absence of adequate organs to perceive food at some distance. Hence, the success of the search for food mainly depends on coincidence, on the density of the prey animal population (especially coniferous aphids) and on their own capacity of locomotion.

A. ocellata reacts very sensitively to aromatic substances of pine-needles. The olfactory stimulus of these needles attracts the beetles and leads them indirectly to their main diet, viz. to the aphids that suck the juice from the needles. Breeding experiments demonstrated how great the influence of the type and quantity of food was on the development and longevity of this Coccinellid which mainly feeds on the pine-aphid *Schizolachnus pineti* F., but also on other insects or even on fruit if the pine-aphid is not present.

A. ocellata could be considered – at least in early summer – as the main

enemy of *Sch. pineti* F. unless spiders and a parasite of the pupae (*Phalacrotophora?*, *Phoridae*) interfered in a high degree.

Literatur

- BÄNSCH, R., 1964: Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Beutefangverhalten aphidivorer Coccinelliden, Chrysopiden und Syrphiden. Zool. Jb. Abt. Syst., Ökol., Geogr., Jena **91**, 271–340.
- CROWSON, R. A., 1955: The natural classification of the families of Coleoptera. London.
- DAHMS, 1927: Vorläufiges Verzeichnis der bei Oelde in Westfalen bis 1927 aufgefundenen Käfer. Ber. nat. Ver., Bielefeld.
- DINTHER VAN, J. B. M., 1951: Twee Coccinellidae als roofvijanden van *Dreyfusia piceae* Ratz. (*Homoptera*). Tijdschr. Ent., Amsterdam **94**, 169–188.
- DIXON, A. F. G., 1959: An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). J. Animal Ecol., Oxford **28**, 259–281.
- DOBŘŽANSKIJ, F. G., 1922: Imaginal'naja diapauza u bozych korovok. Imaginale Diapause bei Marienkäfern. Rept. Bureau Appl. Ent. Agr. Sci. Comm., Petrograd **2**, 229–234.
- 1924: Die weiblichen Geschlechtsorgane der Coccinelliden als Artmerkmal betrachtet. Ent. Mitteil., Berlin-Dahlem **13**, 18–27.
- EMDEN VAN, F. J., 1949: Larvae of British beetles VII (*Coccinellidae*). Ent. Monthly Mag., London **85**, 265–283.
- FLESCNER, C. A., 1950: Studies on searching capacity of the larvae of three predators of the citrus red mite. Hilgardia **20**, 233–265.
- FREUDE, H., HARDE, K. W., und LOHSE, G. A., 1967: Die Käfer Mitteleuropas VII. Krefeld.
- FUZEAU-BRAESCH, S., 1961: Les déterminismes de la diapause chez les insectes. Ann. Biol., Paris **37**, 43–69.
- GAGE, H. J., 1920: The larvae of the Coccinellidae. Ill. Biol. Monographs, Urbana, Illinois **6**, 1–62.
- GANGLBAUER, L., 1899: Die Käfer von Mitteleuropa III/2 Clavicornia. Wien.
- HAGEN, K. S., 1962: Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. Ann. Rev. Ent., Palo Alto **7**, 289–326.
- HODEK, I., 1958: Ecology of aphidiphagous Coccinellidae. Trans. Intern. Conf. Insect. Pathol. Biol. Control, Praha 543–547.
- 1960: Hibernation – bionomics in Coccinellidae. Acta Soc. Ent. Českoslov., Praha **57**, 1–20.
- 1962: Experimental influencing of the imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. (*Coleoptera*, *Coccinellidae*). Acta Soc. Ent. Českoslov., Praha **59**, 297–313.
- and ČERKASOV, J., 1960: Prevention and artificial induction of the imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. (*Coleoptera*, *Coccinellidae*). Nature, London **187**, 345.
- JÖHNSEN, A., 1930: Beiträge zur Entwicklungs- und Ernährungsbiologie einheimischer Coccinelliden unter besonderer Berücksichtigung von *Coccinella septempunctata* L. Z. ang. Ent., Hamburg u. Berlin **16**, 87–158.
- KADDOU, I. K., 1960: The feeding behaviour of *Hippodamia quinquesignata* (Kirby) larvae. Univ. Calif. Publ. Ent., Berkeley **16**, 181–232.
- LINNÉ, C., 1758: Systema Naturae I. ed. X, *Lipsiae*.
- McKENZIE, H. L., 1937: An anatomical and systematic study of the genus *Anatis* of America (*Coleoptera*, *Coccinellidae*). Univ. Calif. Publ. Ent., Berkeley **6**, 263–272.
- MÜLLER, H. J., 1965: Probleme der Insektendiapause. Verh. dtsh. Zool. Ges., Leipzig **192–222**.
- MÜLLER-WILLE, W., 1942: Die Naturlandschaften Westfalens. Westf. Forschungen, Münster **5**, 1–2.
- MULSANT, M. E., 1846: Histoire naturelle des coléoptères de France, Sécuripalpes. Paris **133–137**.
- PEETZ, 1932: Beiträge zur Käferfauna des westfälisch-lippischen Weserberglandes. Abhdlg. Westf. Provinzialmuseum Nat., Münster.
- PULLIAINEN, E., 1964: Studies on the humidity and light orientation and the flying activity of *Myrrha octodecimguttata* L. (*Coleoptera*, *Coccinellidae*). Ann. ent. Fenn., Helsinki **30**, 117–141.
- 1966: On the hibernation sites of *Myrrha octodecimguttata* L. (*Coleoptera*, *Coccinellidae*) on the butts of the pine (*Pinus silvestris* L.) Ann. ent. Fenn., Helsinki **32**, 99–104.

- REITTER, E., 1911: Fauna Germanica III. Stuttgart.
- SCHILDER, F. A., und SCHILDER, M., 1928: Die Nahrung der Coccinelliden und ihre Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirt., Berlin-Dahlem **16**, 213-283.
- SCHILSKY, I., 1909: Systematisches Verzeichnis der Käfer Deutschlands und Deutsch-Osterreichs. Stuttgart.
- SCHWERDTFEGER, F., 1963: Autökologie. Hamburg u. Berlin.
- SMIRNOFF, W. A., 1958: An artificial diet for rearing Coccinellid beetles. Canad. Ent., Ottawa **90**, 563-565.
- STROUHAL, H., 1926: Die Larven der palaearktischen *Coccinellini* und *Psylloborini* (Coleoptera). Arch. Naturgesch. Abtlg. A, Berlin **92**, 1-63.
- VERHOEFF, C., 1890: Die Coleopterenfauna von Soest in Westfalen. Verh. nat.-hist. Ver. preuß. Rhld. u. Westf. Bonn **47**.
- WATSON, W. Y., 1956: A study of the phylogeny of the genera of the tribe *Coccinellini* (Coleoptera). Contrib. Roy. Ontario Mus. Div. Zool. Palaeontol., Toronto **42**, 1-52.
- WESTHOFF, F., 1881: Die Käfer Westfalens. Suppl. zu den Verh. nat.-hist. Ver. preuß. Rhld. u. Westf., Bonn **38**.