

*Dr. Bernhard Klausnitzer · Hertha Klausnitzer*

# MARIENKÄFER



DIE NEUE BREHM-BÜCHEREI

# Marienkäfer

*(Coccinellidae)*

von Dozent Dr. sc. nat. Bernhard und Hertha Klausnitzer,  
Dresden/Leipzig

2., neubearbeitete Auflage

*Mit 56 Abbildungen und 2 Farbtafeln*



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg · Lutherstadt · 1979

**Die Neue Brehm-Bücherei 451**

---

© A. Ziemsen Verlag, DDR Wittenberg Lutherstadt, 1979

Lizenz-Nr. 251-510/19/79 · LSV 136 5

Herstellung: Messedruck Leipzig

Printed in GDR

Bestellnummer 800 011 4

DDR 7,80 M

## Aus der Einleitung zur 1. Auflage

- 42 Millionen Marienkäfer dicht gedrängt auf einem Fleck! – Phänomen gemeinschaftlicher Überwinterung!
- Zeigen die Punkte auf den Flügeldecken das Alter an? – Ein weltweit verbreiteter Irrtum!
- Rettung der Citruskulturen von Kalifornien durch Marienkäfer! – Erster großer Erfolg der biologischen Schädlingsbekämpfung!
- Sind die Coccinellidae ein völlig isolierter Zweig in der Stammesgeschichte der Käfer? – Trugschluß oder Wahrheit?
- Wanderzüge von Marienkäfern! – Obwohl längst bekannt, fast unbekannt!
- Gibt es Käfer, die in ihrer Färbung noch variabler sind als die Coccinellidae? – Ein verlorenes Paradies für Artbeschreiber!
- Extreme Nahrungsspezialisten unter sich! – Ein Einblick in die Nahrungsauswahl der Coccinellidae!
- Gezielter Einsatz von Marienkäfern zur Bekämpfung von Blattläusen, Schildläusen und Spinnmilben! – Wunschtraum oder Zukunftsaussicht?
- Wie giftig können Blattläuse wirken? – Tod und Unfruchtbarkeit für die Marienkäfer bei unpassender Nahrung!
- Gibt es obligatorischen Kannibalismus? – Erklärungsversuch für die Parasitenlosigkeit der Eigelege carnivorer Marienkäfer!

So könnten Reporter bei leider ausstehenden Reportagen über Marienkäfer ihre Überschriften wählen.

Tatsache ist, daß die uns allen seit frühester Kindheit vertrauten Tiere auch heute noch eine Fülle von Rätseln in sich bergen, obwohl in aller Welt an der Klärung der Stammesgeschichte, Biologie und vor allem der Möglichkeit des gezielten Einsatzes im Rahmen integrierter Pflanzenschutzmaßnahmen gearbeitet wird.

Die Farbtafeln wurden von Herrn J. Fröhlich, Dresden, gemalt. Die Abbildungen 12–22 schuf Fräulein G. Hoffmann, Radebeul. Beiden sei für ihren Einsatz recht herzlich gedankt. Herr Dr. G. Ipert, Antibes, stellte freundlicherweise eine Fotografie zur Verfügung (Titelbild) und Herr Prof. Dr. U. Sedlag, Eberswalde, das Foto für Abb. 46. Beiden sei dafür sehr herzlich gedankt.

Besonderer Dank gilt allen Freunden und Kollegen für den regen Austausch von Erfahrungen und Veröffentlichungen. Insbesondere danken wir Herrn Dr. H. Försch, München, für Durchsicht und Hinweise zu den Kapiteln 2 und 3 sowie Herrn Dr. I. Hodek, Praha, für die kritische Durchsicht der Kapitel 5–8.

## **Vorwort zur 2. Auflage**

Als der A. Ziemsen-Verlag die Bitte zur Vorbereitung einer Neuauflage äußerte, sind wir dem gern nachgekommen, bot sich doch die Möglichkeit, wenigstens einige inzwischen erzielte Forschungsergebnisse in den Text einzuarbeiten. Außerdem war es möglich, etliche Abbildungen neu zu gestalten und mehrere Fotos durch geeignete zu ersetzen.

Das Thema „Marienkäfer“ dürfte an Aktualität nicht eingebüßt haben, da gerade in den letzten Jahren auffällige Massenvermehrungen verschiedener Arten nachhaltig auf die Rolle der Coccinellidae im Haushalt der Natur hingewiesen haben.

Frau T. Schneehagen, Leipzig, fertigte die neuen Zeichnungen an. Neue Fotografien steuerten die Herren M. Förster, Leipzig, O. Jarisch, Eberswalde, und, vermittelt durch Dr. J. Müller, Magdeburg, B. Hartten und R. Herrmann, beide Magdeburg, bei. Ihnen allen sei herzlich gedankt, ebenso Herrn Dr. U. Jacob, Leipzig, für viele Hinweise und Anregungen zum Text.

Dresden/Leipzig, 6. Oktober 1978

Hertha Klausnitzer  
Bernhard Klausnitzer

## Inhalt

1. Systematik . . . . .	7
1.1. Position der Familie <i>Coccinellidae</i> im System der Käfer . . . . .	7
1.2. Charakteristik der Familie <i>Coccinellidae</i> , Untergliederung, systematische Übersicht und Verwandtschaftsbeziehungen . . . . .	8
1.3. Bestimmungstabellen und Grundzüge der Morphologie der Imagines, Larven, Puppen und Eier . . . . .	13
1.4. Variabilität . . . . .	25
2. Verbreitung . . . . .	28
2.1. Gesamtverbreitung der Familie . . . . .	28
2.2. Geographische Verbreitung einheimischer Arten . . . . .	29
2.3. Habitatbindung und -zugehörigkeit . . . . .	31
3. Entwicklungsstadien . . . . .	34
3.1. Das Ei . . . . .	34
3.2. Die Larve . . . . .	36
3.3. Die Puppe . . . . .	41
4. Voltinismus . . . . .	42
5. Wanderzüge . . . . .	44
6. Dormanz . . . . .	45
6.1. Aggregationen . . . . .	45
6.2. Dormanzerscheinungen . . . . .	47
7. Nahrung . . . . .	49
8. Wirtschaftliche Bedeutung . . . . .	59
8.1. Schadauftreten von Marienkäfern . . . . .	59
8.2. Coccinelliden als Episiten von Schadinsekten . . . . .	62
9. Natürliche „Feinde“ . . . . .	69
9.1. Parasiten . . . . .	69
9.2. Episiten . . . . .	76
9.3. Krankheiten . . . . .	77
10. Erklärung der wichtigsten Fachausdrücke . . . . .	77
11. Literatur . . . . .	81

## 1. Systematik

Die wesentliche Aufgabe der Systematik als Wissenschaft ist die Erforschung der Verwandtschaftsbeziehungen (genealogische Beziehungen) der Organismen. Die Resultate der Verwandtschaftsforschung bilden zugleich die Grundlage für die Ordnung der Organismen in einem System. Die genealogischen Beziehungen lassen sich durch die von Hennig begründete Merkmalswertung aufdecken. Jedes Merkmal liegt entweder in ursprünglicher (plesiomorpher) oder abgeleiteter (apomorpher) Ausprägung vor. Nur der gemeinsame Besitz gleicher abgeleiteter Merkmale (Synapomorphien) zeichnet monophyletische Gruppen aus, deren Glieder miteinander näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen Art und die auf einen gemeinsamen ausgestorbenen Vorfahren zurückgehen, der das betreffende Merkmal ebenfalls in apomorpher Ausprägungsform besaß. Jede Art hat neben plesiomorphen Merkmalen auch apomorphe (Heterobathmie der Merkmale). Dadurch ist es möglich, die durch Synapomorphien umrissenen monophyletischen Gruppen einander zu subordinieren. Gemeinsam mit der Suche nach der Schwestergruppe einer jeden monophyletischen Einheit ermöglicht dieses Verfahren die Aufstellung eines Dendrogramms (Stammbaum), das die genealogischen Beziehungen zum Ausdruck bringt (Abb. 1). Die Einordnung von Fossilien und tiergeographische Erkenntnisse erlauben das Einfügen von Zeithorizonten (Peters u. Klausnitzer 1977).

### 1.1. Position der Familie Coccinellidae im System der Käfer

Bevor sich die theoretische Konzeption der phylogenetischen Systematik im Sinne Hennigs durchgesetzt hatte, waren die Ansichten über die Stellung der Familie Coccinellidae im Gesamtsystem der Käfer sehr starken Schwankungen unterworfen. So war Verhoeff der Meinung, daß die Coccinellidae infolge mehrerer Baueigentümlichkeiten, insbesondere wegen des männlichen Genitalapparats (Siphobildung) allen anderen Käfern als Unterordnung gegenübergestellt werden müssen. Weise, der ein sehr bedeutender Kenner der Coccinellidae und Chrysomelidae (Blattkäfer) war, vertrat die Meinung, daß die Coccinellidae von den Chrysomelidae abstammen. Die phytophagen Epilachninae sah er als Bindeglied an. Als „Beweis“ dienten verschiedene morphologische Details, vor allem solche, die die Eigenständigkeit der Familie herausstellten und so deren Stellung nach den Chrysomelidae am Schluß des Käfersystems begründeten. Diese Ansicht teilten unter anderen noch Strouhal und Horion.

Eine sehr gründliche Untersuchung der Großsystematik der Käfer lieferte Crowson. In seinem Werk „The natural Classification of the families of Coleoptera“ stellt er die Coccinellidae – wie schon andere Coleopterologen

vor ihm – in die Familienreihe der Clavicornia und ordnet sie dort der Überfamilie Cucujoidea zu. Neu ist seine Ansicht, als unmittelbare Nachbargruppe die Familie Corylophidae anzusehen, mit der die Coccinellidae auch im Larvenstadium etliche gemeinsame morphologische Details verbinden. Vorläufig wissen wir aber noch nicht, ob beide Familien in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen. C r o w s o n sieht die Corylophidae als die primitivere der beiden Familien an. Des weiteren bestehen große Ähnlichkeiten zu den Endomychidae, neben die die Coccinellidae von vielen Autoren gestellt wurden.

Die Umgrenzung der Familie Coccinellidae ist unterschiedlich gehandhabt worden. Die heute den Endomychidae zugerechnete Gattung *Sphaerosoma* ordnete man lange Zeit den Coccinellidae zu. Die Corylophiden-Gattung *Corylophodes* wurde als Coccinellidengattung (*Holopsis* Broun) beschrieben. Die heute in die Nähe von *Tetrabrachys* gestellte Gattung *Mimolithophilus* Arrow wurde den Endomychidae durch Arrow selbst zugewiesen. Heute noch ungeklärt ist die Zuordnung der in Australien und Südostasien lebenden *Monocoryna*-Arten.

Die Coccinellidae werden durch eine auffällige Synapomorphie als monophyletische Gruppe ausgewiesen: es ist dies die bereits erwähnte Siphobildung im männlichen Genitalapparat (Abb. 5). Legt man diese Umgrenzung den Coccinellidae zu Grunde, werden die Schwierigkeiten der Zuordnung aberranter Gattungen verschwinden. Ein weiteres abgeleitetes familiencharakteristisches Merkmal ist das Fehlen der Brücke des Tentoriums.

## 1.2. Charakteristik der Familie Coccinellidae, Untergliederung, systematische Übersicht und Verwandtschaftsbeziehungen

Der Körper der Coccinellidae ist meist kurz-oval bis halbkugelförmig mit  $\pm$  stark konvex gebogener Oberfläche. Bei den Tetrabrachinae, Noviini und Coccidulini ist er relativ abgeflacht und von länglichem Umriß.

Viele Coccinellidenarten haben eine mehr oder weniger dicht behaarte Körperoberfläche. Bei anderen fehlt die Behaarung völlig. Mulsant war der Meinung, daß sie das Vorhandensein zweier großer Gruppen ausdrückt, die er Gymnosomides und Trichosomides nannte – ein Standpunkt, den wir heute nicht mehr teilen.

Die Kopfkapsel und der Kopfschild sind sehr verschieden ausgebildet, ebenso die Einlenkung der Antennen und sind deshalb ein wichtiges Bestimmungsmerkmal (s. Tabelle). Die relativ langen, deutlich gekeulten Antennen (Abb. 3) bestehen meist aus 11 Gliedern, jedoch ist eine Tendenz zur Reduktion der Gliederzahl zu erkennen. Die Antennen der Chilacorini sind kurz und acht- oder neungliedrig.

Auf den, vor allem wegen der unterschiedlichen Nahrung modifizierten Bau der Mundwerkzeuge, besonders der Mandibeln, wird an anderer Stelle (S. 16) eingegangen. Erwähnt sei hier nur das durch beilförmige Gestalt gekennzeichnete letzte Glied der Maxillarpalpen (Abb. 6a), welches seit alters



her als hervorstechendes Charakteristikum der Familie Coccinellidae gilt, obwohl bei mehreren Tribus die Maxillarpalpen anders gestaltet sind.

Die Flügeldecken der Marienkäfer sind mehr oder weniger konvex. Ihr Seitenrand kann gebogen und beinahe dachrinnenförmig gewölbt sein (z. B. bei den Chilocorini). Auf die Färbung der Flügeldecken wird auf S. 25 eingegangen. Die meisten Marienkäferarten haben funktionstüchtige Hinterflügel (Abb. 7), die nur selten reduziert sind. Das Flügelgeäder erlaubt Rückschlüsse auf phylogenetische Zusammenhänge.

Der Bau der Beine entspricht dem Normaltyp eines Käferbeins. An allen Beinen und in beiden Geschlechtern bestehen die Tarsen aus 4 Gliedern (Abb. 2), von denen das 2. deutlich gelappt und das 3. meist sehr klein ist (pseudotrimere, besser cryptotetramere Tarsen).

Bei Dorsalansicht kann man am Abdomen 8 Tergite erkennen (Abb. 4), die 5 Paar funktionierende Stigmen tragen. Auf der Bauchseite sind 5 oder 6 Sternite zu sehen. Das 1. sichtbare Ventralsegment des Abdomens ist morphologisch das 3. Sternit; das 1. und 2. ist vermutlich in die Basis dieses Sternites eingegangen.

Einige Sklerite, die dem 9. und 10. Abdominalsegment entstammen, sind am Bau der weiblichen Genitalien beteiligt. Das Receptaculum seminis ist deutlich chitinisiert (Abb. 29) und deshalb ein gut brauchbares Artmerkmal.

Sehr charakteristisch für die gesamte Familie sind die äußeren männlichen Geschlechtsorgane durch die Ausbildung eines Siphos (Abb. 5). Dieser ist nach F ü r s c h 1973 ein „enges Rohr, das den Ductus ejaculatorius einschließt und im Aedoeagus gleitet“ und nach D o b z h a n s k y dem distalen Teil des Aedoeagus der übrigen Käfer homolog ist. In Ruhe liegt das Genitale flach im Hinterleib, die Parameren befinden sich rechts. Bei der Kopulation wird das Organ um 90° aufgestellt, der Aedoeagus dringt in die weibliche Geschlechtsöffnung ein, ebenfalls der Siphos, während die Parameren außerhalb bleiben (F ü r s c h 1973).

Nach einer Zählung von F ü r s c h kennt man bisher etwa 4250 Coccinellidenarten. Laufend werden neue Arten beschrieben, so daß sich die genannte Zahl ständig erhöht. Diese große Artenfülle wird meist in drei Unterfamilien (Epilachninae, Tetrabrachinae [= Lithophilinae] und Coccinellinae) gegliedert, eine Einteilung, die auf G a n g l b a u e r 1899 zurückgeht und allgemein akzeptiert wurde. K o r s c h e f s k y 1931, 1932 verwendet sie in seiner berühmten Bearbeitung der Coccinellidae im „Catalogus coleopterorum“ von J u n k. Es konnte nicht ausbleiben, daß gründliche Studien der Larven und eine tiefgehende vergleichend-morphologische Bearbeitung der Imagines andere Meinungen über ein sinnvolles System der Marienkäfer reifen ließen. S a s a j i publizierte 1968 und 1971 eine neue, recht zweckmäßige Einteilung der Familie, die mit einer Änderung aufgrund eigener Anschauungen in der beigegebenen Tabelle dargestellt ist. Danach werden die 4250 Marienkäferarten auf 7 Unterfamilien verteilt. Der Hauptunterschied zum bisher üblichen System besteht in einer Aufteilung der alten Unterfamilie Coccinellinae in 5 Unterfamilien.

System der Coccinellidae. Nach Sasaji 1968, 1971 und Klausnitzer 1971. Mit einem \* versehene Tribus kommen in Mitteleuropa vor.

1. Unterfamilie Sticholotinae
  1. Tribus Sukunahikonini
  2. Tribus Serangiini
  3. Tribus Sticholotini
  4. Tribus Shirozuellini
2. Unterfamilie Scymninae
  - \*5. Tribus Stethorini
  - \*6. Tribus Scymnini
  7. Tribus Scymnillini
  8. Tribus Cryptognathini
  - \*9. Tribus Hyperaspini
  10. Tribus Ortaliini
  11. Tribus Cranophorini
3. Unterfamilie Chilocorinae
  12. Tribus Telsimiini
  - \*13. Tribus Platynaspini
  - \*14. Tribus Chilocorini
  15. Tribus Aspidimerini
  16. Tribus Cryptogonini
4. Unterfamilie Tetrabrachinae
  - \*17. Tribus Tetrabrachini
5. Unterfamilie Coccidulinae
  - \*18. Tribus Coccidulini
  19. Tribus Exoplectrini
  - \*20. Tribus Noviini
6. Unterfamilie Coccinellinae
  21. Tribus Discotomini
  - \*22. Tribus Coccinellini
  - \*23. Tribus Psylloborini
7. Unterfamilie Epilachninae
  - \*24. Tribus Epilachnini
  - \*25. Tribus Madaini

Im folgenden wird eine Übersicht aller in Mitteleuropa vorkommenden Unterfamilien, Tribus und Gattungen gegeben. In Klammern ist bei allen Gattungen die Zahl der in Mitteleuropa vorkommenden Arten gesetzt. Eine Übersicht der bedeutendsten mitteleuropäischen Coccinellidenarten ist der Nahrungstabelle S. 51 zu entnehmen. Die wichtigsten morphologischen Kennzeichen der Unterfamilien und Tribus sind aus den Bestimmungstabellen ersichtlich.

Scymninae

Stethorini

*Stethorus*

(1)

Scymnini

*Scymnus*

*Clitostethus*

(31)

(1)

Hyperaspini		<i>Semiadalia</i>	(4)
<i>Hyperaspis</i>	(7)	<i>Adalia</i>	(4)
Chilocorinae		<i>Chelonitis</i>	(1)
Platynaspini		<i>Coccinella</i>	(8)
<i>Platynaspis</i>	(1)	<i>Coccinula</i>	(2)
Chilocorini		<i>Synharmonia</i>	(3)
<i>Chilocorus</i>	(2)	<i>Harmonia</i>	(1)
<i>Exochomus</i>	(2)	<i>Myrrha</i>	(1)
<i>Brumus</i>	(1)	<i>Sospita</i>	(1)
Tetrabrachinae		<i>Calvia</i>	(4)
Tetrabrachini		<i>Myzia</i>	(1)
<i>Tetrabrachys</i>	(1)	<i>Anatis</i>	(1)
Coccidulinae		<i>Tytthaspis</i>	(1)
Coccidulini		Pssylloborini	
<i>Coccidula</i>	(3)	<i>Halyzia</i>	(1)
<i>Rhyzobius</i>	(2)	<i>Vibidia</i>	(1)
Noviini		<i>Psyllobora</i>	(1)
<i>Novius</i>	(1)	Epilachninae	
Coccinellinae		Epilachnini	
Coccinellini		<i>Henosepilachna</i>	(2)
<i>Adonia</i>	(1)	Madaini	
<i>Aphidecta</i>	(1)	<i>Subcoccinella</i>	(1)
<i>Hippodamia</i>	(2)	<i>Cynegetis</i>	(1)
<i>Anisosticta</i>	(1)		

Bisher wurde noch kein phylogenetisches System der Coccinellidae ausgearbeitet. Im folgenden werden erste, noch provisorische Vorstellungen dazu entwickelt, die in einem Stammbaum (Abb. 1) zusammengefaßt werden. Die Unterfamilie Epilachninae ist durch die apomorphe Ausbildung verschiedener Merkmale (ausgerandete Augen, Vielzähigkeit der Mandibelspitze, komplizierte Struktur der Galea der Larven, starke Verlängerung des 2. Antennengliedes und das Vorhandensein verzweigter Borsträger [Scoli] bei den Larven = Merkmalsgruppe 2) als monophyletische Gruppe ausgewiesen.

Die Schwestergruppe der Epilachninae sind offenbar alle anderen Coccinellidae, deren Larven keine Fronto-Clypeal-Naht mehr haben (bei den Epilachninae ist diese vorhanden = Plesiomorphie). Als ursprünglich ist wahrscheinlich außerdem die phytophage Lebensweise der Epilachninae anzusehen, alle übrigen Coccinellidae sind carnivor oder zeigen eine spezifische Anpassung an fungivore Ernährung (Merkmalsgruppe 1). Ein zweites, subordiniertes Schwestergruppenverhältnis besteht zwischen den Sticholotinae einerseits und dem nun verbleibenden „Rest“ der Coccinellidae. Die Monophylie der Sticholotinae (Merkmalsgruppe 4) wird durch folgende Details wahrscheinlich gemacht: Vorhandensein eines Paares breiter flacher Borsten an der Spitze des Tibiotarsus der Larven, „rüsselartige“ Verlängerung der Kopfkapsel der Imagines, starke Verschmälerung des Gelenkes zwischen Men-

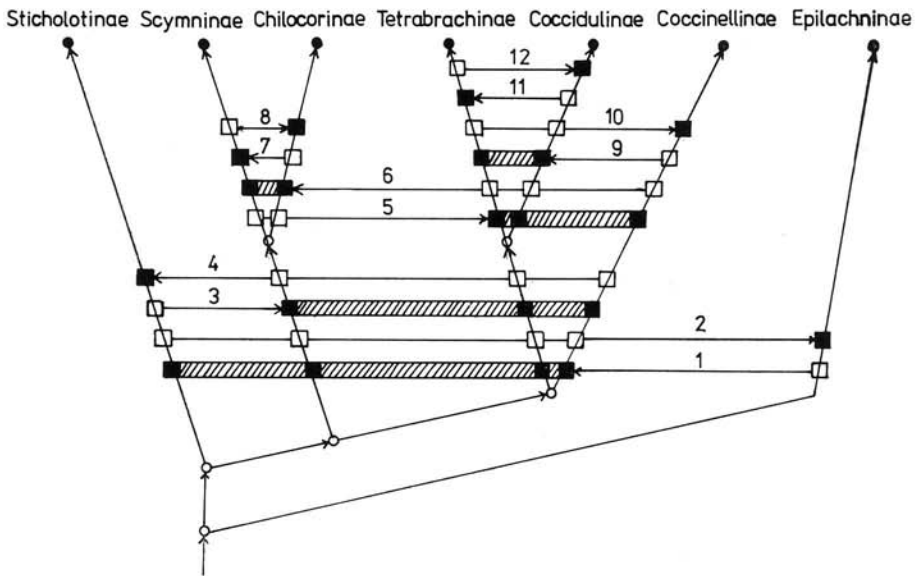


Abb. 1. Stammbaum der Familie Coccinellidae. Orig.

tum und Submentum. Die Schwestergruppe der Sticholotinae wird durch das Vorhandensein eines Retinaculum an den Mandibeln der Larven und andere apomorphe Merkmalsausprägungen als monophyletisch umrissen (Merkmalsgruppe 3). Innerhalb dieser Gruppe existiert sehr wahrscheinlich ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Scymninae + Chilocorinae einerseits und den Tetrabrachinae + Coccidulinae + Coccinellinae andererseits. Die erste dieser subordinierten Schwestergruppen wird durch die Merkmalsgruppe 6 umrissen: Kopf weit in den Prothorax zurückgezogen, die Antennen sind fast immer in ihrer Gliederzahl reduziert und ihr Bau ist modifiziert. Die Monophylie der zweiten Schwestergruppe wird durch die Ausbildung eines beilförmigen Endgliedes der Maxillarpalpen (bei der Schwestergruppe ist es konisch = plesiomorph) und eine Verschmälerung des Gelenkes zwischen dem Meso- und Metasternum wahrscheinlich (Merkmalsgruppe 5). Betrachten wir zunächst die erste dieser Gruppen näher, so ist ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Scymninae und den Chilocorinae sicher. Die Scymninae sind durch die Wachsausscheidung der Larven (außer den Stethorini, die vielleicht aus dieser Unterfamilie zu entfernen sind) und andere Merkmale als monophyletische Gruppe umrissen (Merkmalsgruppe 7). Die seitliche starke Erweiterung des Clypeus, die mit zusätzlichen sekundären Veränderungen der Kopfkapsel einhergeht, spricht stark für die Monophylie der Chilocorinae (Merkmalsgruppe 8). Bei der zweiten in Rede stehenden Gruppe existiert ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Coccinellinae und den Tetrabrachinae + Coccidulinae. Die unbehaarte Körperober-

fläche (bei der Schwestergruppe ist sie dicht behaart), die feine Facettierung der Augen und die Modifikation des Retinaculum der Larven begründen recht gut die Monophylie der Coccinellinae (Merkmalsgruppe 10). Die Schwestergruppe (Tetrabrachinae + Coccidulinae) ist nicht sehr gut umrissen, die Abflachung des Körpers spricht zusammen mit anderen Merkmalen (Gruppe 9) für eine sicher noch besser begründbare Monophylie. Bei den Larven der Tetrabrachinae ist das Pronotum in 6 Teilsklerite aufgelöst (Apomorphie) – Merkmalsgruppe 11. Die Imagines der Coccidulinae haben cryptotetramere oder trimere Tarsen (Merkmalsgruppe 12) und sind durch diese Synapomorphie recht eindeutig umrissen, denn die Tarsen der Tetrabrachinae sind tetramer (plesiomorphe Merkmalsausprägung).

Weitere Untersuchungen des phylogenetischen Systems der Coccinellidae werden sicher Veränderungen und Verbesserungen ergeben.

### 1.3. Bestimmungstabellen und Grundzüge der Morphologie der Imagines, Larven, Puppen und Eier

Bestimmungstabelle der Unterfamilien und Tribus für die Imagines mitteleuropäischer Coccinellidae. Nach Fürsch 1967 und Sasaji 1968.

- 1 (2) Tarsen deutlich viergliedrig (Abb. 2a)  
Tetrabrachinae  
Tetrabrachini
- 2 (1) Tarsen scheinbar dreigliedrig (Abb. 2b), das 3. Glied ist sehr klein

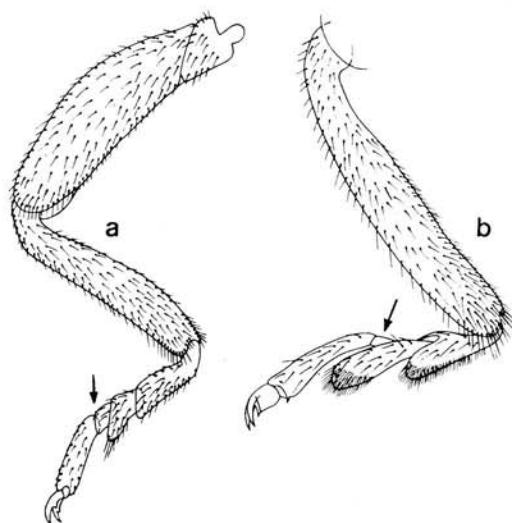


Abb. 2. Beine, 3. Fußglied mit Hinweispfeil. a *Tetrabrachys connatus*, b *Adalia bipunctata*. Nach Hodek 1973

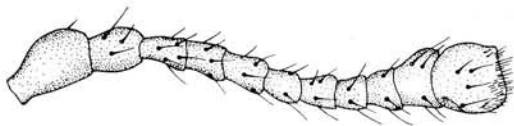


Abb. 3. *Adalia bipunctata*, Antenne. Nach H o d e k 1973

- 3 (4) Antennen zwischen den Augen eingefügt, nach oben frei beweglich. Mandibel ohne Basalzahn, mit großen Spitzenzähnen (Abb. 6c)  
 Epilachninae
- 4 (3) Antennen dicht vor den Augen eingefügt und nicht nach oben beweglich. Mandibel mit Basalzahn (Abb. 6d–f)
- 5 (14) Antennen relativ kurz, höchstens etwa Zweidrittel so lang wie die Kopfbreite
- 6 (9) Kopfschild vor den Augen stark erweitert, er greift tief in die Augen ein und bedeckt die Antennenbasis vollkommen  
 Chilocorinae
- 7 (8) Oberseite behaart  
 Platynaspini
- 8 (7) Oberseite kahl  
 Chilocorini
- 9 (6) Kopfschild nicht erweitert, die Antennenbasis liegt frei  
 Scymninae
- 10 (11) Oberseite kahl  
 Hyperaspini
- 11 (10) Oberseite behaart

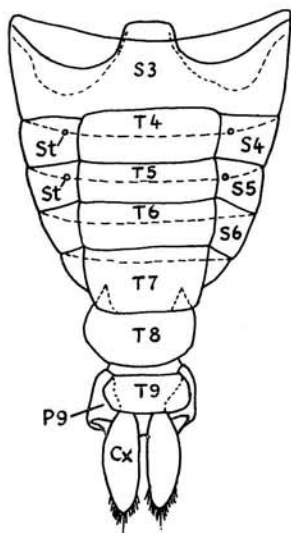


Abb. 4. *Coccidula rufa*, ♀, Abdomen. S3–S6 Sternite der Abdominalsegmente 3–6, T4–T9 Tergite der Abdominalsegmente 4–9, St Stigma, P9 Pleurit des 9. Abdominalsegmentes, Cx Coxit des Ovipositors. Verändert nach C r o w s o n 1955

- 12 (13) Vorderbrust am Vorderrand dachförmig  
Stethorini
- 13 (12) Vorderbrust breit und flach oder Augen am Innenrand dicht vor  
der Antennenbasis eingeschnitten  
Scymnini
- 14 (5) Antennen relativ lang, mindestens halb so lang, gewöhnlich länger  
als Zweidrittel der Kopfbreite
- 15 (18) Körperoberseite behaart  
Coccidulinae
- 16 (17) Fühler achtgliedrig  
Noviini
- 17 (16) Fühler zehn- oder elfgliedrig  
Coccidulini
- 18 (15) Körperoberseite kahl  
Coccinellinae
- 19 (20) Mandibeln an der Spitze mit 5 bis 8 kleinen Zähnen (Abb. 6e)  
Psyloborini
- 20 (19) Mandibelspitze zweizähmig (Abb. 6f)  
Coccinellini

Neben den in der Bestimmungstabelle verwendeten Merkmalen der Mundwerkzeuge (Abb. 6), Antennen, Kopfkapsel, Vorderbrust und Beine sowie der Behaarung spielen besonders zur Bestimmung der Gattungen und Arten die Form des Halsschildes, der Flügeldecken und die Färbung eine große Rolle.

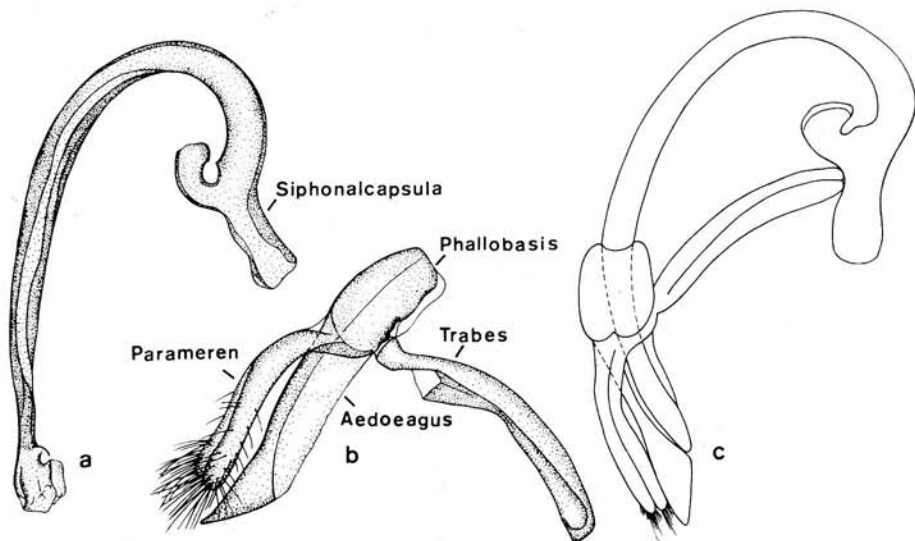


Abb. 5. *Adalia* sp., männlicher Geschlechtsapparat. a Siphon, b Tegmen, c Lageverhältnisse schematisch. Nach Hodek 1973 und Crowson 1955

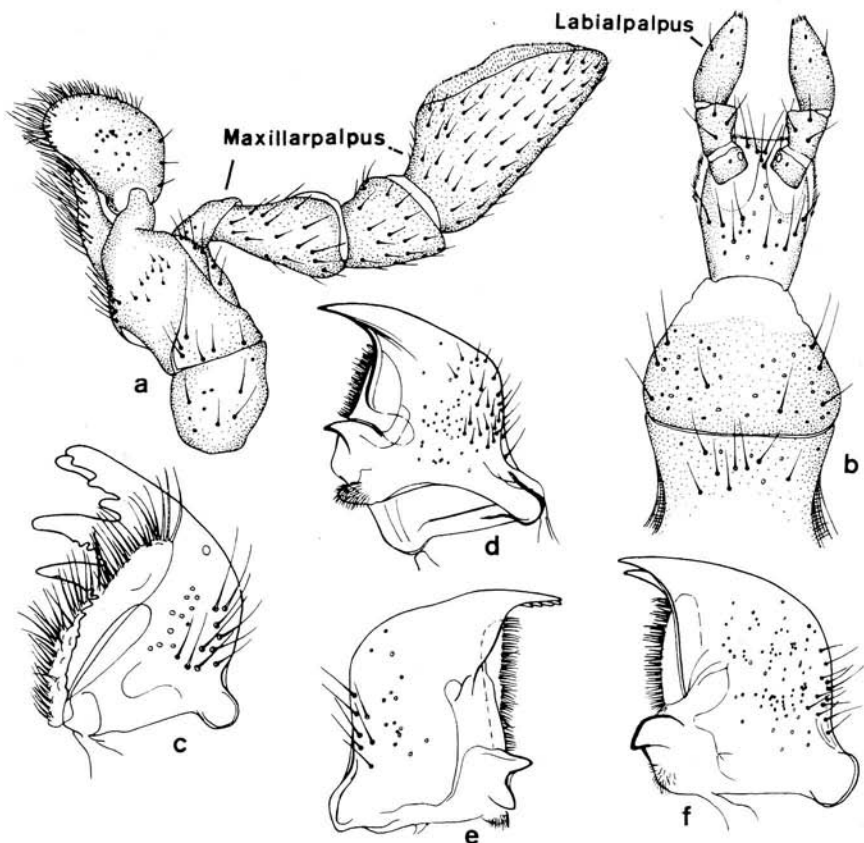


Abb. 6. Mundwerkzeuge. a—b *Henosepilachna elaterii*, a Maxille (rechte Hälfte), b Labium, c—f Mandibeln, c *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*, d *Chilocorus renipustulatus*, e *Psyllobora vigintiduopunctata*, f *Adalia bipunctata*. Nach Ho-dek 1973

### Tafel I

- 1 *Scymnus nigrinus*,
- 2 *Scymnus frontalis*,
- 3 *Hyperaspis campestris*,
- 4 *Platynaspis luteorubra*,
- 5 *Tetrabrachys connatus*,
- 6 *Coccidula scutellata*,

- 7 *Novius cruentatus*,
- 8 *Adonia variegata*,
- 9 *Adalia bipunctata*,
- 10 *Adalia bipunctata*,
- 11 *Adalia decempunctata*,
- 12 *Adalia decempunctata*

Vergrößerung 1—8 = 11fach, 9—12 = 8fach. Zeichnung J. Fröhlich



1



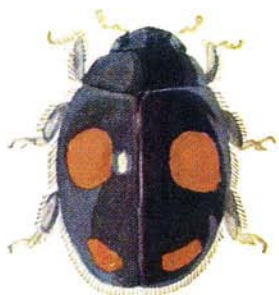
2



3



4



5



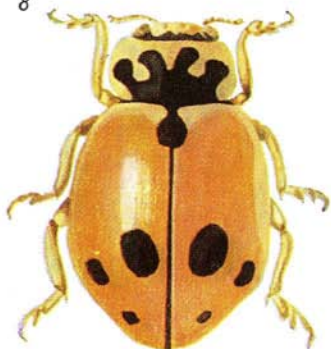
6



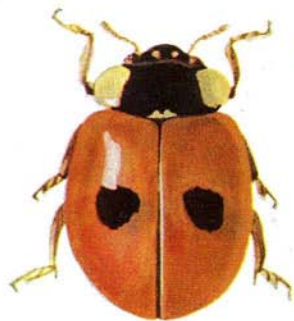
7



8



9



10



11



12

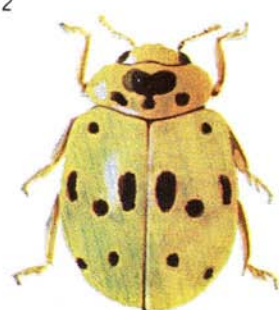
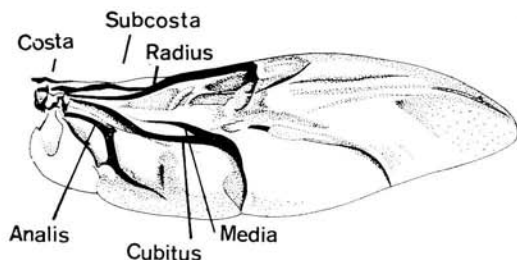


Abb. 7. *Anatis ocellata*, Hinterflügel. Nach H o d e k 1973



Manche Arten sind allein nach äußerlich sichtbaren Merkmalen nur sehr schwer oder gar nicht zu unterscheiden. In solchen Fällen muß die Art durch eine Untersuchung der Genitalien (Abb. 4, 5) diagnostiziert werden.

Bisher war nur von den Merkmalen der Imagines die Rede. Moderne Systematik erfordert jedoch neben der klassischen Untersuchung der erwachsenen Tiere und der Verbreitung auch die Einbeziehung der Entwicklungsstadien, der Biologie, Ökologie, Physiologie, Ethologie und der Parasiten. Diese Maximalforderung ist in der systematischen Praxis nur schwer zu erfüllen. Heute wird es aber immer mehr üblich, nach Möglichkeit wenigstens die Larven zu berücksichtigen. Oftmals ergeben sich aus der Untersuchung der Larven ganz andere Vorstellungen über phylogenetische Zusammenhänge, als die alleinige Bearbeitung der Imagines gezeigt hatte. Es entstand ein beinahe selbständiges Teilgebiet – die Larvalsystematik. Mitunter sind Abweichungen vom Imaginalsystem, die bei Larvenuntersuchungen bemerkt werden, wertvolle Hinweise auf überarbeitungswürdige Teile des Systems.

Die Larvalsystematik der Coccinellidae wurde von G a g e 1920 modern begründet, später arbeiteten besonders v a n E m d e n, K a m i y a - S a s a j i, S t r o u h a l, S a v o i s k a j a und K l a u s n i t z e r auf diesem Gebiet. Im folgenden wird ein Bestimmungsschlüssel für mitteleuropäische Coccinellidenlarven gegeben, der bis zu den Tribus führt. Außer den darin verwendeten morphologischen Details (Bau der Mundwerkzeuge [Abb. 8], Kopfkapsel,

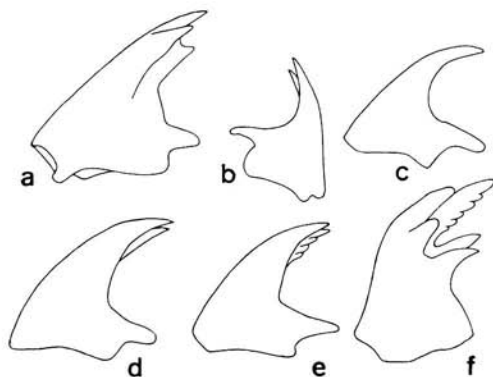


Abb. 8. Mandibeln des 4. Larvenstadiums. a *Bulaea lichatschovi*, b *Tetrabrachys connatus*, c *Exochomus quadripustulatus*, d *Coccinella septempunctata*, e *Psyllobora vigintiduopunctata*, f *Henosepilachna argus*. a nach C a p r a 1947, b–f nach K l a u s n i t z e r 1970

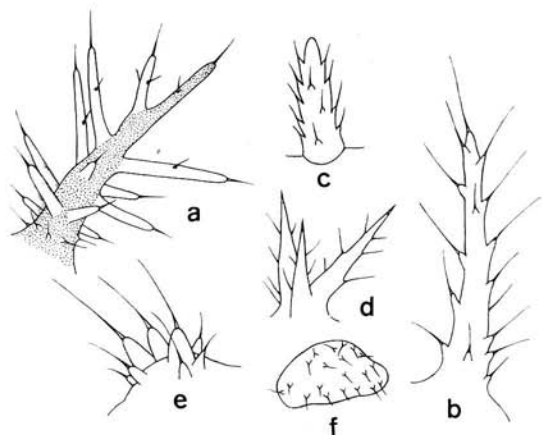


Abb. 9. Borstentypen von Coccinellidenlarven. a Scolus (*He-nosepilachna argus*), b Sentus (*Chilocorus renipustulatus*), c Sentus (*Calvia quatuordecim-guttata*), d Parascolus (*Harmo-nia quadripunctata*), e Struma (*Semiadalia notata*), f Verruca (*Adalia conglomerata*). Nach Klausnitzer 1970

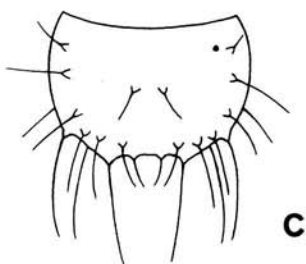
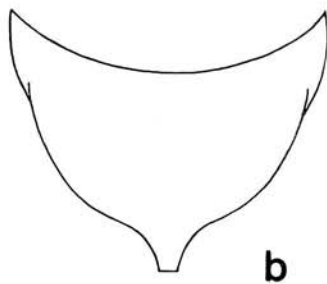
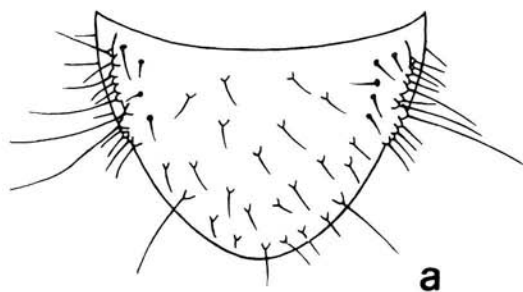


Abb. 10. 9. Abdominalsegment von Larven. a *Sospita vigintiguttata* L<sub>4</sub>, b *Calvia quatuordecimpunctata*, L<sub>4</sub>, c *Coccidula scutellata*, L<sub>3</sub>. Nach Klausnitzer 1970

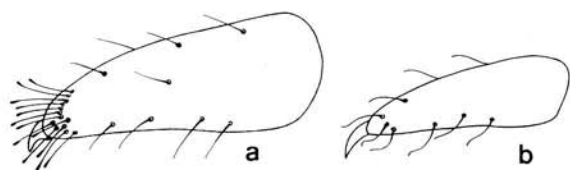


Abb. 11. Tibiotarsus der Larven von a *Chilocorus bipustulatus*, b *Tetrabrachys connatus*. Nach Klausnitzer 1970

Borstentypen [Abb. 9] und 9. Abdominalsegment [Abb. 10]) sind zur Bestimmung der Gattungen und Arten weitere Borstenmerkmale, der Bau der Beine (Abb. 11) und auch die Färbung bedeutungsvoll.

Bestimmungstabelle der Unterfamilien und Tribus für die Larven der mitteleuropäischen Coccinellidae. Nach Klausnitzer 1970 und Savoiskaja und Klausnitzer 1973.

- 1 (2) Frontalnaht vorhanden, V-förmig, Epicranialnaht lang, Frontoclypealnaht vollständig. Antennen mehr als zweimal so lang als breit, 2. Glied mehr als dreimal so lang wie das 1. Mandibeln ohne Retinaculum, an der Spitze mit 4 oder 5 Zähnen, die wiederum gezähnt sind (Abb. 8f). Dorsalseite mit langen vielästigen Scoli (Abb. 9a)

Epilachninae

- 2 (1) Frontalnaht verkehrt omegaförmig oder fehlend, Epicranialnaht meist fehlend (wenn vorhanden, dann sind die Antennen sehr kurz). Antennen höchstens zweimal so lang als breit, jedes Glied nur wenig länger als breit. Mandibeln mit 1 oder 2 großen Apicalzähnen, mit Retinaculum

- 3 (4) Tibiotarsus ohne keulenförmige oder anders zur Spitze erweiterte Borsten (Abb. 11b). Pronotum aus 6 Teilskleriten bestehend

Tetrabrachinae

Tetrabrachini

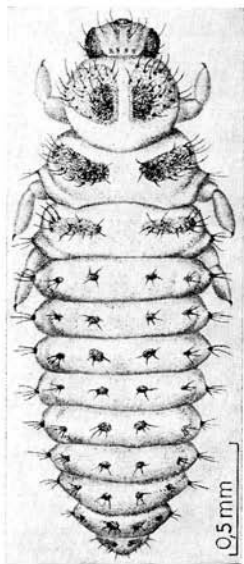


Abb. 12. Larve von *Stethorus japonicus*. Nach Sasaji 1968

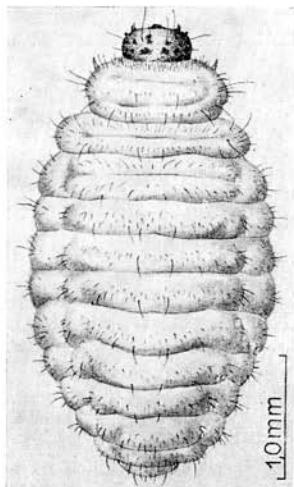


Abb. 13. Larve von *Hyperaspis japonica*. Nach Sasaji 1968

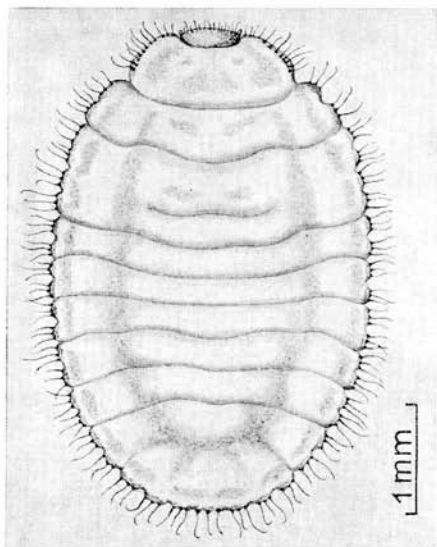


Abb. 14. Larve von *Platynaspis luteorubra*, Dorsalansicht. Nach Korschefsky 1934

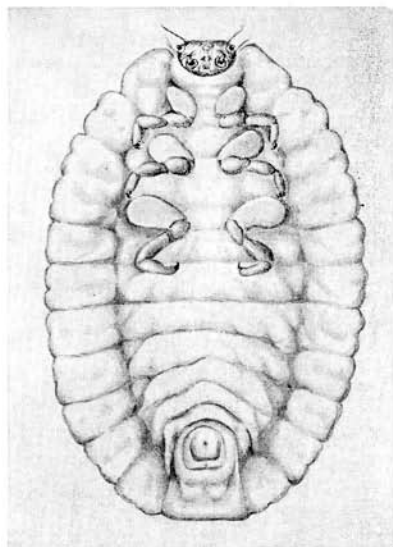
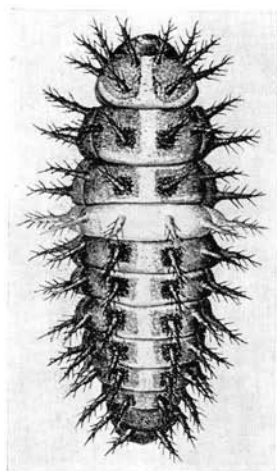


Abb. 15. Larve von *Platynaspis luteorubra*, Ventralansicht. Nach Korschefsky 1934

- 4 (3) Tibiotarsus distal mit keulenförmigen Borsten (Haftborsten Abb. 11a). Pronotum aus 2 oder 4 Teilskleriten bestehend
- 5 (6) Kopf von gerundet dreieckigem Umriß. Mandibeln an der Spitze mit 6–7 Zähnen (Abb. 8e). Körper gelb mit schwarzen Flecken  
Coccinellinae  
Psylloborini (Abb. 19)
- 6 (5) Kopfumriß verschiedenartig. Mandibeln höchstens mit 2 Zähnen an der Spitze (Abb. 8d)
- 7 (12) Tibiotarsus höchstens mit 10 Haftborsten  
Scymninae
- 8 (9) Körper ohne Wachausscheidungen. Die vorderen beiden Stemmata sind auffällig größer als das hintere 3.  
Stethorini (Abb. 12)
- 9 (8) Körper mit Wachausscheidungen. Die 3 Stemmata sind etwa gleichgroß
- 10 (11) Körper elliptisch. Das 10. Abdominalsegment liegt auf der Ventralseite. Labialpalpus aus einem einzigen ringförmigen Glied bestehend  
Hyperaspini (Abb. 13)
- 11 (10) Körper gestreckt. Das 10. Abdominalsegment liegt terminal. Labialpalpus zweigliedrig  
Scymnini (Abb. 20)

Abb. 16. Larve von *Chilocorus bipustulatus*.  
Nach Binaghi 1941



- 12 (7) Eine große Zahl (deutlich mehr als 10) Haftborsten am Tibiotarsus vorhanden
- 13 (16) Antennen eingliedrig, wenn mit mehreren Gliedern, dann Körper breit elliptisch, flach, marginal mit Setae (Abb. 14, 15)
- Chilocorinae

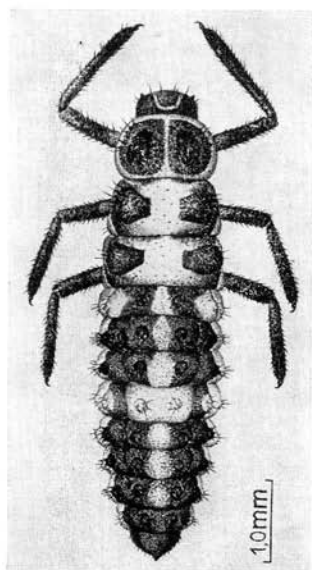


Abb. 17. Larve von *Calvia japonica*.  
Nach Sasaji 1968

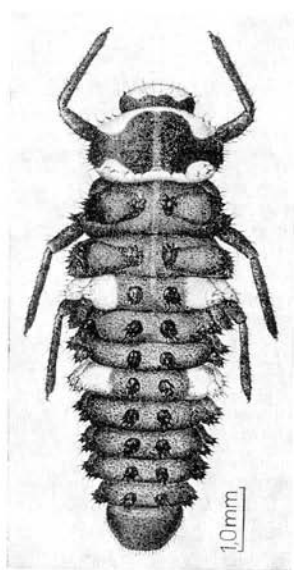


Abb. 18. Larve von *Coccinella septempunctata*. Nach Sasaji 1968

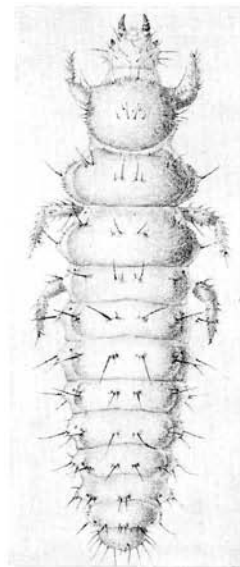
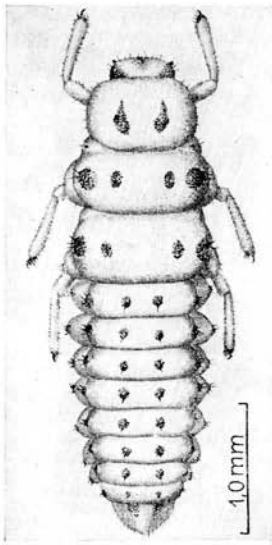


Abb. 19. Larve von *Vibidia duodecimguttata*. Nach S a s a j i 1968

Abb. 20. Larve von *Scymnus auritus*. Nach B i n a g h i 1941

- 14 (15) Körper breit elliptisch, nur der Rand mit einer einfachen Reihe Setae. Dorsal keine Borstenfortsätze  
Platynaspini (Abb. 14, 15)
- 15 (14) Körper langgestreckt. Dorsalseite mit langen Parascoli oder Senti Chilocorini (Abb. 16)
- 16 (13) Antennen dreigliedrig oder zweigliedrig
- 17 (20) 9. Abdominalsegment mehr oder weniger abgestutzt, Hinterecken durch große Chalazae markiert (Abb. 10c). Wenn das 9. Abdominalsegment gerundet ist, dann Maxillarpalpen zweigliedrig  
Coccidulinae
- 18 (19) 9. Abdominalsegment abgestutzt. Maxillarpalpen dreigliedrig  
Coccidulini
- 19 (18) 9. Abdominalsegment gerundet. Maxillarpalpen zweigliedrig  
Noviini
- 20 (17) 9. Abdominalsegment hinten gerundet (Abb. 10a) oder mehr oder weniger spitz ausgezogen (Abb. 10b). Maxillarpalpen immer dreigliedrig  
Coccinellinae  
Coccinellini (Abb. 17, 18)

Es ist außerdem möglich, die Puppen der Coccinellidae zu bestimmen. Ein erfahrener Larvalsystematiker kann dies anhand der an der Puppe verbleibenden Haut des letzten Larvenstadiums sehr genau vornehmen. Auch gibt

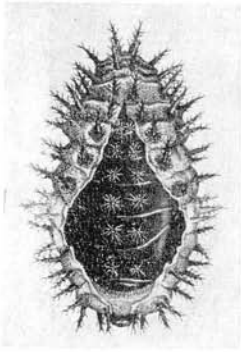


Abb. 21. Puppe von *Chilocorus bipustulatus*. Nach Binaghi 1941

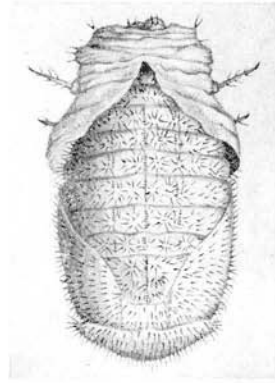


Abb. 22. Puppe von *Scymnus rufipes*. Nach Binaghi 1941

es allgemeine Puppenmerkmale (Verpuppungsart, Färbung, Größe), die sich besonders zur Unterscheidung höherer Taxa eignen (Abb. 21, 22, 23). Die Kenntnis der Puppen ist noch zu lückenhaft, um schon eine brauchbare Bestimmungstabelle herstellen zu können.

Noch schwieriger ist eine Systematik der Eier. Bei Großschmetterlingen ist dies mit Erfolg vorgenommen worden, wie uns das Buch Dörings zeigt. Für Käfereier liegen jedoch fast keine Bestimmungstabellen vor; für die Marienkäfer wurde eine solche erarbeitet (Klausnitzer 1969). Wesentliche systematische Merkmale sind Größe, Form, Farbe und Ablegemodus

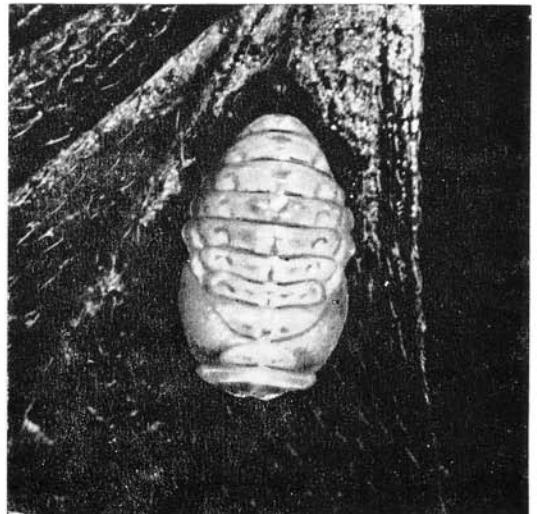
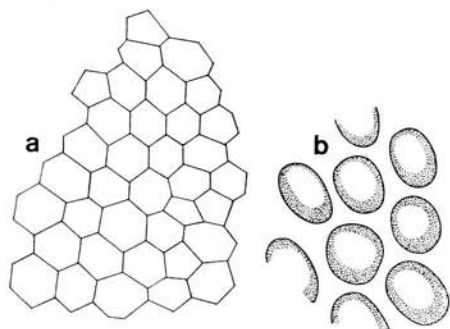


Abb. 23. Puppe von *Adalia bipunctata*, frisch gebildet. Aufn. Förster



Abb. 24. Chorionskulptur, a *Henosepilachna argus*, b *Cynegetis impunctata*. Nach Klausnitzer 1969



(Abb. 24, 25, 26). Eine nach Möglichkeit bis zu den Tribus führende Tabelle ist beigegeben. Die Tabelle enthält nicht die Hyperaspini, Chilocorinae (Platynaspini, Chilocorini), Tetrabrachinae (Tetrabrachini), Noviini und Psylloborini, da bisher von den Arten dieser Taxa kaum Eier bekannt wurden.

Bestimmungstabelle für die Eier mitteleuropäischer Coccinellidae.  
Nach Klausnitzer 1969

- 1 (2) Chorionoberfläche mit wabenartiger Skulptur (Abb. 24)  
Epilachninae
- 2 (1) Chorionoberfläche ohne wabenartige Skulptur
- 3 (8) Eier liegend, meist einzeln abgelegt, selten in Gelegen
- 4 (7) Ei weißgelb bis blaßgelb, durchschnittlich kürzer als 0,7 mm  
Scymninae
- 5 (6) Ei kürzer als 0,4 mm  
Stethorini
- 6 (5) Ei durchschnittlich länger als 0,6 mm  
Scymnini
- 7 (4) Ei orange, durchschnittlich länger als 0,8 mm  
Coccidulinae  
Coccidulini
- 8 (3) Eier stehend, meist in Gelegen, zitronengelb bis orange,  
0,8–2,0 mm lang.  
Coccinellinae  
Coccinellini

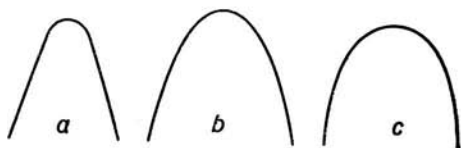


Abb. 25. Form des apikalen Eipols, a spitz, b normal, c gerundet. Nach Klausnitzer 1969

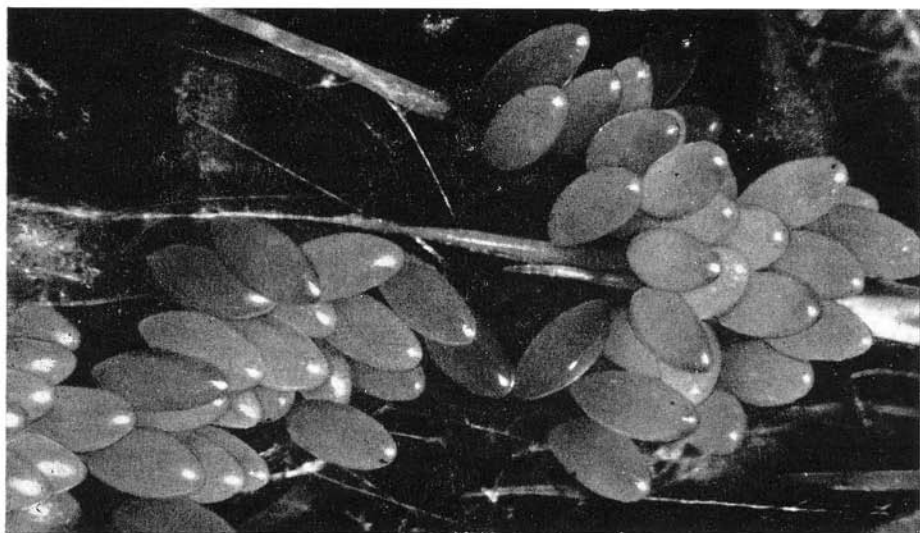


Abb. 26. Eigelege von *Adalia bipunctata*. Aufn. Förster

#### 1.4. Variabilität

Die wesentlichsten Farben der Coccinellidae sind gelb, rot, schwarz und braun. Innerhalb der einzelnen Arten kann die Färbung außerordentlich stark variieren, wobei sich die Variationsbreite mehrerer Arten mitunter überschneidet. In Mitteleuropa sind besonders viele Farbformen von *Adalia decempunctata*, *A. bipunctata* (Abb. 27) und *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata* bekannt. Andere Arten sind in ihrer Färbung in diesem Gebiet relativ konstant, z. B. *Coccinella septempunctata*. Bei dieser Art kann jedoch in geographischer Abhängigkeit die Größe der Punkte trotz gleichen Zeichnungsmusters erheblich variieren, besonders im Osten der Palaearktis (Japan) kommt es zu einer erheblichen Vergrößerung der schwarzen Punkte.

Der große Farbformenreichtum der Coccinellidae hat vor allem in früherer Zeit Anlaß zu einer sehr großen Zahl von Benennungen gegeben.

Bei einigen Marienkäferarten (z. B. *Coccinella hieroglyphica*) treten völlig schwarze Formen auf. Die schwarzen *C. hieroglyphica* wurden besonders häufig in Mooren gebieten gefunden und die Erscheinung deshalb als Moormelanismus bezeichnet. Eine gleiche Deutung erfuhren schwarze Formen von *Synharmonia conglobata*, bis festgestellt wurde, daß unter den schwarzen *S. conglobata* eine selbständige Art (*Synharmonia impustulata*) verborgen ist.

Die hellen Farben der Flügeldecken sind im allgemeinen Derivate von Carotinoiden, das schwarze Pigment ist Melanin. Die völlige Ausfärbung nach dem Schlüpfen aus der Puppe dauert meist mehrere Tage. Eine frisch geschlüpfte *Adalia bipunctata* hat zunächst fast weiße, erst langsam das Rot

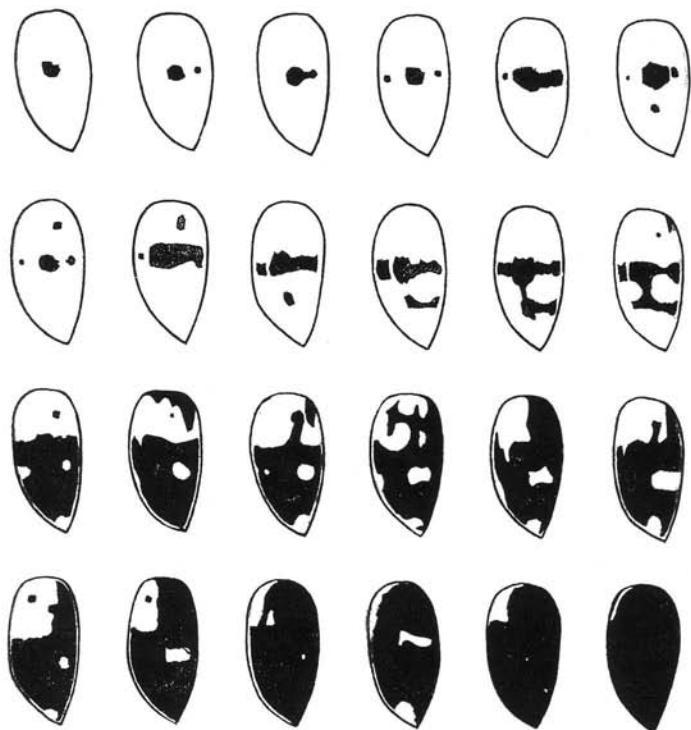


Abb. 27. Variabilität der Flügeldeckenfärbung bei *Adalia bipunctata*. Verändert nach Schröder 1902

zeigende Flügeldecken, die nach einigen Stunden hellrot werden und dann auch die schwarzen Punkte erkennen lassen. Bei *Adalia decempunctata* und anderen Arten erfolgt die Ausfärbung der dunklen Flecken und Punkte in gesetzmäßiger Reihenfolge, so daß man von einer Ontogenie der Fleckenfärbung sprechen kann.

Bei manchen Coccinelliden kann die Ausfärbung sehr lange dauern. Dies ist von *Sospita vigintiguttata* bekannt, wo die frisch geschlüpften Tiere eine braune Grundfarbe haben, die über den ganzen Sommer bis in den Herbst erhalten bleibt und sich erst während der Überwinterung zum Schwarz verändert.

Die außerordentliche Variabilität der Färbung der Coccinelliden ist mehrfach der Gegenstand biometrischer Analysen gewesen. Der Farbpolymorphismus vieler Arten spielt weiterhin eine große Rolle bei taxonomischen und tiergeographischen Untersuchungen, weil Unterschiede in der Färbung in den einzelnen Teilen des Verbreitungsgebiets mancher Arten zur Aufstellung von geographischen Rassen geführt haben.

Bei *Adalia bipunctata* gibt es neben der typischen Form, die auf den roten Elytren je einen schwarzen Punkt unterschiedlicher Struktur trägt, schwarze Formen mit 4 oder 6 roten Flecken (Abb. 27). Die genetische Basis dieser Variabilität ist bekannt. F o r d fand, daß die Ausbildung der Zeichnung dieser drei Hauptfärbungsformen (insgesamt sind etwa 150 Farbformen bekannt) auf drei allelomorphen Genen basiert, wobei die schwarzen Formen gegenüber der roten Nominatform dominant sind (die Form mit 4 roten Flecken dominiert über die 6fleckige Variante). In der nearktischen Region ist *Adalia bipunctata* nahezu ausschließlich in der Nominatform vertreten. Das Verhältnis der roten zu den schwarzen Formen variiert beim Vergleich verschiedener Habitate (bei uns liegt es oft bei 80:20 ‰). Nach den Untersuchungen von L u s i s sollen die Unterschiede auf klimatische Effekte zurückgehen. Vielfach wird in der Literatur (bes. von C r e e d) die Meinung vertreten, daß ein hoher Anteil schwarzer Formen mit Umweltverschmutzung korreliert ist, etwa im Sinne des sogenannten Industriemelanismus. Man geht gelegentlich sogar soweit, aus dem unterschiedlichen Verhältnis der beiden schwarzen Hauptformen eine unterschiedliche Bioindikation gegenüber SO<sub>2</sub> bzw. SO<sub>3</sub> ableiten zu wollen. Neuere Untersuchungen (u. a. von S c h u m m e r) geben jedoch der Annahme recht, daß überhaupt keine durch das Verhältnis der verschiedenen Färbungsformen angezeigte Bioindikation bei *Adalia bipunctata* vorliegt.

Das Zahlenverhältnis zwischen roten und schwarzen Formen verändert sich nach den Ergebnissen verschiedener Autoren im Jahresablauf. Auf einer bestimmten Fläche wurden z. B. im Oktober vor der Überwinterung 58,7 ‰ schwarze Formen festgestellt, während im April nach der Überwinterung mit 37,4 ‰ diese Form in der Minderheit war. Dieser Befund kann durch die höhere Mortalität der schwarzen Formen während der Überwinterung erklärt werden. Das ursprüngliche Verhältnis beider Formen von *Adalia bipunctata* wird durch höhere Sexualaktivität der schwarzen Formen während der Entwicklungsperiode wieder hergestellt. Diese Aktivitätserhöhung wird durch die stärkere Erwärmung der schwarzen Tiere ausgelöst. In Gebieten mit verminderter Sonneneinstrahlung (die vor allem auch durch Luftverunreinigung ausgelöst werden kann) erhalten die schwarzen Formen durch die temperaturabhängige Erhöhung ihrer Reaktionsfähigkeit einen physiologischen Vorteil, so daß eine Bioindikation theoretisch wohl denkbar wäre, andererseits existieren aber viele Erhebungen, die den soeben angenommenen Befund nicht allgemein bestätigen.

Ein direkter Effekt der Temperatur auf den Grad der Pigmentierung ist z. B. für *Adalia bipunctata*, *Coccinella hieroglyphica*, *Synharmonia conglobata* und *Henosepilachna elaterii* nachgewiesen.

Bei verschiedenen Coccinellidenarten existieren Geschlechtsunterschiede in der Färbung, außerdem im Bau der Sternite und Antennen (Sexualdimorphismus). Auffallende, geschlechtsgebundene Farbunterschiede findet man bei verschiedenen *Scymnus*-Arten, *Adonia variegata*, *Semiadalia notata*, *Calvia quatuordecimpunctata* und *Psyllobora vigintiduopunctata*.

Art	Organ	Männchen	Weibchen
<i>Scymnus rubromaculatus</i>	Kopf, Hals-schild	rot	schwarz (nur Oberlippe gelb)
<i>Adonia variegata</i>	Kopfschild	meist ohne Zeichnung, höchstens mit 2 Punkten	mit variabler dunkler Zeichnung
<i>Semiadalia notata</i>	3. Antennen-glied	an der Spitze schräg zahn-förmig ausge-zogen	ohne zahnförmige Spitze
<i>Calvia quatuor-decimpunctata</i>	Scheitel	mit gewellter dunkler Linie	mit gerader dunkler Linie
	Oberlippe oder Kopfschild	ohne dunklen Fleck	mit dunklem Fleck
<i>Psyllobora vigintiduopunctata</i>	Oberlippe	völlig gelb	schwarz gefleckt

Durch Eichhorn u. Graf 1971 wurde der Größen- und Farbdimorphismus bei *Aphidecta obliterata* näher untersucht. Die Männchen dieser Art sind gelbbraun, und alle dunklen Flügeldeckenfärbungen sind auf die Weibchen beschränkt.

Für die meisten Coccinelliden wird die Zahl der Autosomen mit  $2n = 18$  angegeben. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt meist nach dem XX (♀) : XY (♂)-Typ.

Genetische Isolierung von Coccinellidenarten wurde in Zentralasien, in der Nähe von Taschkent, beobachtet. Dort befindet sich die Kontaktzone zwischen *Chilocorus bipustulatus* und *Ch. geminus*. Die in dieser Kontaktzone auftretenden Hybriden beider Arten sind vollkommen steril. Die Sterilität ist der einzige Isolationsfaktor für beide Arten, weil die ökologischen Bedingungen der nach beiden Seiten an die Kontaktzone anschließenden Gebiete und die Umweltansprüche beider Arten sehr ähnlich sind und keine geographische Barriere vorhanden ist.

## 2. Verbreitung

### 2.1. Gesamtverbreitung der Familie

Die Familie der Coccinellidae ist über die gesamte Erde verbreitet; das Hauptvorkommen liegt in den Subtropen und Tropen. Nach den kälteren Gebieten zu nimmt die Artenzahl ab. Auch in Europa läßt sich von Süden nach Norden ein Artengefälle beobachten.

Alle Tierarten sind über ein bestimmtes geographisches Gebiet (Areal) verbreitet. Dieses Areal ist nach Lage und Größe für jede einzelne Art verschieden. Weil viele Arten ein ähnlich gelagertes Areal haben, kann man von Verbreitungstypen sprechen. Die Benennung der einzelnen Typen ist sehr unterschiedlich gehandhabt worden. Hier soll nur eine Methode vorgestellt werden, die eine recht objektive Einschätzung ermöglicht und auf pflanzengeographischer Grundlage durch M e u s e l und Mitarbeiter erarbeitet wurde.

Diese Autoren teilen Europa von Norden nach Süden in verschiedene Florenzonen ein:

1. arktische Florenzone,
2. boreale Florenzone,
3. temperate Florenzone,
4. submeridionale Florenzone,
5. meridionale Florenzone.

Weiterhin lassen sich Unterschiede in den Ansprüchen der Arten an die Ozeanität des Klimas feststellen. M e u s e l hat deshalb Kontinentalitäts- und Ozeanitätsstufen eingeführt, um die kontinentale bzw. ozeanische Bindung der Arten zu kennzeichnen. Als 3. Charakteristikum kann man eine Bevorzugung oder gar Bindung an die Höhenlage beobachten. Alle diese Angaben lassen sich für jede Art in einer sogenannten Arealtypenformel zusammenfassen.

Für *Exochomus nigromaculatus* heißt diese Formel z. B.:  $m - sm - t - (b) \cdot oz 1-3$ . Das bedeutet, daß diese Art in der meridionalen, submeridionalen und temperaten Zone vorkommt, in der borealen jedoch nur gelegentlich gefunden wird. *Exochomus nigromaculatus* erreicht die 3. Ozeanitätsstufe, dringt also weit nach Osten bis tief in den kontinentalen Bereich vor.

## 2.2. Geographische Verbreitung einheimischer Arten

Sehr viele einheimische Arten sind über ganz Europa und Sibirien verbreitet und dringen unterschiedlich weit nach Süden und Norden vor. Mitteleuropa liegt also inmitten des Verbreitungsgebiets dieser Arten. Als Beispiel seien *Coccinella septempunctata*, *Scymnus suturalis*, *Adalia bipunctata*, *Calvia quatuordecimpunctata* und *Exochomus quadripustulatus* genannt. Neben diesen Arten kommen andere vor, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in der submeridionalen oder gar meridionalen bzw. borealen Zone haben und deren Fundorte bei uns am Rande ihres Hauptverbreitungsgebiets liegen.

Nach einer allgemein gültigen ökologischen Regel leben Tierarten in den Randgebieten ihrer Verbreitung in extremen Biotopen, wo die Umweltgegebenheiten ihres Hauptverbreitungsgebiets wenigstens in einem oder mehreren wesentlichen Faktoren optimal vorhanden sind. Z. B. leben boreale Arten bei uns oftmals in Mooren, die durch ihre lokale Kälte und andere Eigenschaften den Populationen der borealen Arten ihre Existenz ermöglichen. Solche Biotope können weit vorgeschobene Fundorte der betreffenden Arten sein.

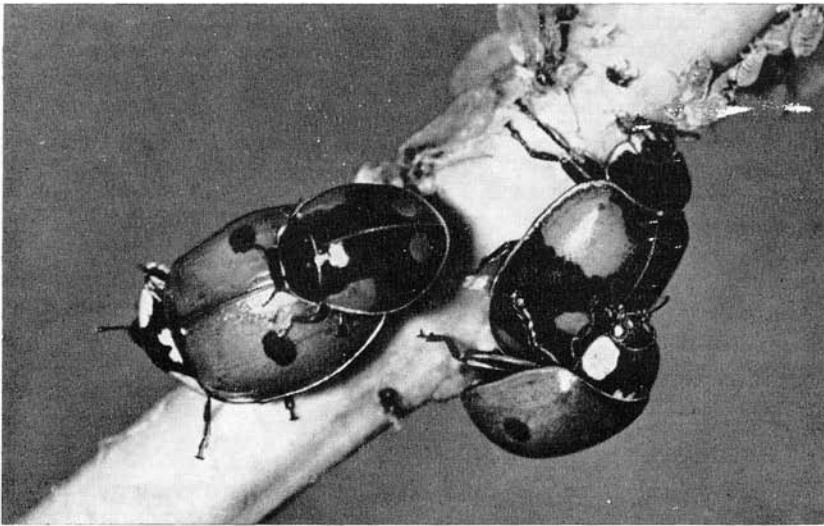


Abb. 28. Schwarze und rote Formen von *Adalia bipunctata* in Kopula. Aufn. Förster

Die betreffenden Populationen haben keine dauernde Verbindung miteinander. Als Beispiel für eine Marienkäferart, deren Verbreitungsschwerpunkt im borealen Gebiet liegt, soll *Hippodamia septemmaculata* genannt werden, die bei uns gewöhnlich nur in kalten und nassen Biotopen (vorwiegend Mooren) lebt. Auch meridionale und submeridionale Arten leben bei uns in bestimmten trockenwarmen Biotopen. Ein extremes Beispiel ist *Scymnus subvillosus*, eine meridionale bis submeridionale Art, die an einigen Stellen der warmen Teile des Elbtals zwischen Dresden und Meißen vorkommt und deren nächstgelegene Fundorte sich in der Südslowakei und im Süden der BRD befinden. Ähnlich verhält es sich mit *Synharmonia lyncea*. Beide Arten charakterisieren das Elbtal als Einwanderungsstraße südlicher Tierarten.

Elemente der nördlichen Fauna sind wesentlich schwächer als solche des submeridionalen bzw. meridionalen Gebiets vertreten.

Das Areal anderer Arten ist in mehrere Teilgebiete zerrissen, zwischen denen weite Zonen liegen, in denen die betreffende Art fehlt. Als Beispiel für eine solche disjunkte Verbreitung können Arten dienen, die einerseits im Norden (boreal) und außerdem in den höheren Gebirgslagen der temperaten bis submeridionalen Zone leben (*Semiadalia notata* [boreomontan], *Coccinella trifasciata* [boreoalpin]). Erwähnt werden soll ferner, daß im Hochgebirge Coccinelliden leben, die in tieferen Lagen normalerweise nicht vorkommen (*Semiadalia alpina*).

Die Größe des Verbreitungsgebietes der einzelnen Arten ist sehr unterschiedlich und nicht konstant. Relativ kleine Areale haben die eben erwähnten

Hochgebirgsarten. *Scymnus nigrinus*, *Scymnus abietis*, *Aphidecta oblitterata* und *Sospita vigintiguttata* sollen in ihrer Verbreitung auf Europa beschränkt sein. Viele andere europäische Arten sind außerdem in den gemäßigten Klimazonen Asiens verbreitet. Einige Arten (*Coccinella undecimpunctata*, *C. hieroglyphica*, *Calvia quatuordecimguttata*, *Myzia oblongoguttata*) kommen darüber hinaus noch in Nordamerika vor (holarktisches Verbreitungsgebiet).

Die erwähnten Schwankungen der Arealgröße sind besonders bei den wärmeliebenden (thermophilen) Coccinelliden auffällig, die offenbar einem langjährigen Häufigkeitswechsel (Massenwechsel) unterliegen. Daneben gibt es im Tierreich viele Fälle ausgesprochener Arealerweiterung oder Arealregression. *Henosepilachna argus* ist in Mitteleuropa seit mehreren Jahren in ständiger Ausbreitung begriffen. Eine Verkleinerung des Areals wurde bei *Henosepilachna elaterii* beobachtet.

Gelegentlich treten bei uns Arten auf, deren Verbreitungsgebiet Mitteleuropa nicht berührt und die sicher ungewollt verschleppt wurden. Eine Einbürgerung ist bei bestimmten Arten nicht ausgeschlossen. Als Beispiel sei *Adalia revelieri* angeführt, die an verschiedenen Stellen in Mitteleuropa in einzelnen Exemplaren gefunden wurde (Hauptverbreitungsgebiet: Südeuropa, Vorderer Orient), desgleichen *Adalia fasciatopunctata*, eine sibirische Art, die bei Göttingen auftrat.

Andere Arten sind durch den Menschen bewußt verbreitet worden, so etwa die australische Art *Rodolia cardinalis*, die heute in allen subtropischen Gebieten der Erde vorkommt (s. S. 65). Aus Europa wurde z. B. *Anatis ocellata* nach Nordamerika exportiert.

Erwähnt sei noch die Vikarianz der beiden *Rhyzobius*-Arten. Unter vikariierenden Arten versteht man solche, deren Verbreitungsgebiete sich nur berühren, eine wesentliche Überschneidung erfolgt nicht, so daß sich die betreffenden Arten in ihrem Vorkommen ausschließen. *Rhyzobius litura* kommt vorwiegend in Westeuropa und Griechenland vor, während in Osteuropa, Spanien und Italien *Rhyzobius chrysomeloides* lebt. Die Verbreitungsgrenze beider Arten geht durch Mitteleuropa.

### 2.3. Habitatbindung und -zugehörigkeit

Das Vorkommen der einzelnen Coccinellidenarten in bestimmten Habitaten ist nicht zufällig, sondern von mehreren Faktoren, besonders dem Vorhandensein der essentiellen Nahrung und optimalen abiotischen Bedingungen (Mikroklima) abhängig. In ihren Ansprüchen an die Umwelt bestehen zwischen den verschiedenen Arten erhebliche Unterschiede. Man bezeichnet Tiere, die sehr stark auf bestimmte Umweltgegebenheiten spezialisiert sind, als stenök, solche mit einer weiten ökologischen Potenz als euryök. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten, die nur Grenzfälle (Extreme) bezeichnen, gibt es viele Übergänge. Die Habitatbindung ist ein Maß dieser ökologischen Spezialisierung. Stenöke Arten sind gewöhnlich an ein einziges Habitat gebunden und pflanzen sich dort fort (z. B. *Coccinella hieroglyphica*, die nur auf Heidekraut lebt), andere Habitate werden nur zufällig (weil benachbart) oder regelmäßig zum



Nahrungserwerb und zur Überwinterung aufgesucht. Das andere Extrem sind euryöke Arten, die sich in vielen Habitattypen fortpflanzen können (z. B. *Calvia quatuordecimpunctata*). Als entscheidendes Kriterium für die Habitatzugehörigkeit gilt der vollständige Ablauf des Vermehrungszyklus in dem betreffenden Habitat.

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über charakteristische Fundplätze (Habitate) für mitteleuropäische Coccinellidenarten. Die angeführten Arten bevorzugen das jeweilige Habitat, obwohl sie auch in anderen Lebensräumen anzutreffen sind, es existieren geographische sowie zeitliche Unterschiede.

Die Bevorzugung des charakteristischen Habitats ist von der Jahreszeit und dem Verbreitungsgebiet der betreffenden Coccinellidenart abhängig. Am häufigsten wird das Habitat zur Überwinterung getauscht. Besonders die Arten, die auf Feldern, Wiesen oder in anderen Habitaten leben, denen die Strauch- und Baumschicht weitgehend fehlt, suchen zur Überwinterung Wälder (meist die Ränder) oder kleinere Gehölze auf. Die für Trockenrasen charakteristische *Coccinula quatuordecimpustulata* überwintert in der Bodenstreu benachbarter Kiefernsonnungen. Die Kenntnis des Habitatwechsels ist bedeutungsvoll für Maßnahmen der integrierten Schädlingsbekämpfung, weil die auf den Feldern lebenden und dort erwünschten Marienkäfer zur Überwinterung Hecken, Restgehölze oder ähnliches brauchen. Andere Coccinelliden wechseln ihr Habitat wegen der Nahrung. *Coccinella septempunctata* lebt im Frühjahr zunächst in der Strauch- und Baumschicht ihrer Überwinterungsplätze. Erst später suchen die Tiere die Krautschicht meist anderer Habitate auf, wo sie ihre essentielle Nahrung finden und zur Eiablage schreiten.

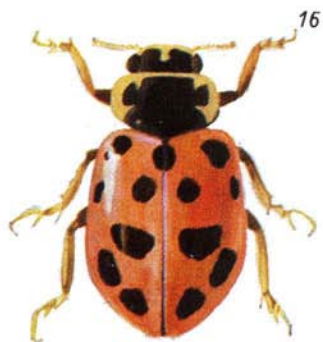
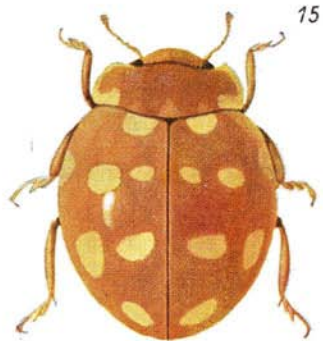
Unterschiedliche Habitatbindung kann geographische Ursachen haben. In Mitteleuropa (auch in Kanada) ist *Adalia bipunctata* charakteristisch für die Baum- und Strauchschicht verschiedener Habitate, jedoch lebt die gleiche Art in Großbritannien auf Rüben- und Bohnenfeldern. Dieser Unterschied dürfte mit den Ansprüchen an die Luftfeuchtigkeit zusammenhängen.

Es gibt eine relativ große Anzahl salzliebender (halophiler) Insekten, denen von vielen Autoren auch *Coccinella undecimpunctata* zugerechnet wird, weil sie auffällig reich entlang der Küste und an den Binnensalzstellen vorkommt. Jedoch lebt *C. undecimpunctata* auch in vielen salzarmen Habitaten.

## Tafel II

- |   |   |
|---|---|
| 13 <i>Chilocorus bipustulatus</i> ,       | 20 <i>Calvia quatuordecimpunctata</i> , |
| 14 <i>Exochomus quadripustulatus</i> ,    | 21 <i>Subcoccinella vigintiquatuor-</i> |
| 15 <i>Calvia quatuordecimguttata</i> ,    | <i>punctata</i> ,                       |
| 16 <i>Hippodamia tredecimpunctata</i> ,   | 22 <i>Anatis ocellata</i> ,             |
| 17 <i>Coccinella septempunctata</i> ,     | 23 <i>Anatis ocellata</i> ,             |
| 18 <i>Harmonia quadripunctata</i> ,       | 24 <i>Stethorus punctillum</i> .        |
| 19 <i>Psyllobora vigintiduopunctata</i> , |   |

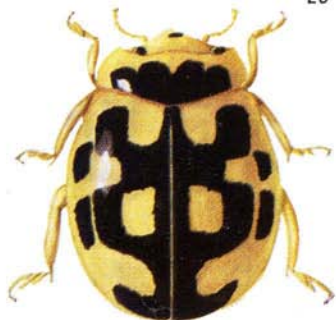
Vergrößerung 13 = 11fach, 14–16 = 7fach, 17–18 = 6fach, 19–21 = 9fach, 22–23 = 5fach, 24 = 20fach. Zeichnung J. Fröhlich



19



20



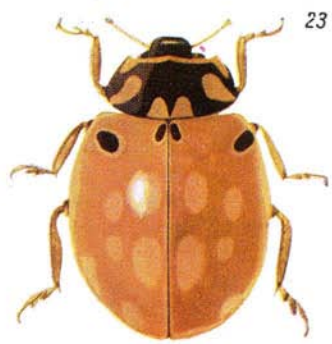
21



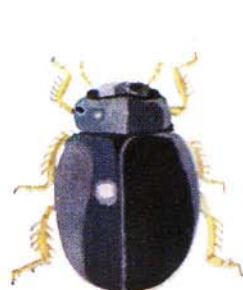
22



23



24



Habitat	Art(en)
Fichten	<i>Adalia conglomerata</i>
Kiefern	<i>Harmonia quadripunctata</i> <i>Scymnus nigrinus</i> <i>Scymnus suturalis</i>
Kiefern (Wipfelregion)	<i>Myrrha octodecimguttata</i>
Nadelhölzer	<i>Anatis ocellata</i> <i>Myzia oblongoguttata</i> <i>Aphidecta oblitterata</i>
Erlen	<i>Calvia quatuordecimguttata</i>
Pappeln	<i>Synharmonia conglobata</i>
Laubhölzer	<i>Adalia bipunctata</i> <i>Adalia decempunctata</i> <i>Chilocorus renipustulatus</i>
Bäume	<i>Erochomus quadripustulatus</i>
Heidekraut	<i>Coccinella hieroglyphica</i> <i>Erochomus nigromaculatus</i>
Hopfen	<i>Scymnus rubromaculatus</i>
Trockenrasen, warme Ödländer	<i>Coccinula quatuordecimpustulata</i> <i>Psyllobora vigintiduopunctata</i> <i>Scymnus frontalis</i> <i>Tythaspis sedecimpunctata</i>
Krautschicht verschiedener Habitate, Felder	<i>Coccinella septempunctata</i> <i>Coccinella quinquepunctata</i> <i>Adonia variegata</i> <i>Calvia quatuordecimpunctata</i>
Ufervegetation von Gewässern	<i>Anisosticta novemdecimpunctata</i> <i>Coccidula scutellata</i> <i>Coccidula rufa</i> <i>Hippodamia tredecimpunctata</i>

Oft liegen der Habitatbindung hohe Ansprüche an ein spezifisches Mikroklima zu Grunde. Die Mikrohabitatbeziehungen wurden von Ewert und Chiang an 3 Marienkäferarten der Getreidefelder in Nordamerika untersucht. *Hippodamia convergens* und *H. tredecimpunctata* besiedeln die oberen Regionen der Pflanzen während *Coleomegilla maculata* vorwiegend an den unteren Teilen der Pflanzen lebt. Die Ursachen dieser Unterschiede sind die Verteilung der Nahrung, die verschiedenen geotaktischen und phototaktischen Bewegungsrichtungen der einzelnen Arten und deren Ansprüche an die Luftfeuchtigkeit.

### 3. Entwicklungsstadien

#### 3.1. Das Ei

Unmittelbar nach Beendigung der Überwinterung, mitunter jedoch schon vor Beginn der Diapause finden die ersten Kopulationen statt. Eine einzige Kopulation (meist finden mehrere statt) reicht aus, um einem Weibchen dauernde Fruchtbarkeit zu geben. Die Eier der Coccinelliden werden in den Ovarien gebildet und reifen in den meroistisch telotrophen Eiröhren (Ovariolen) heran.

Bei den 54 daraufhin untersuchten Marienkäferarten schwankt ihre Zahl zwischen 2 (*Stethorus punctillum*) und 51 (*Coccinella septempunctata*) Ovariolen auf jeder Seite bei einem Durchschnitt von 17 (Abb. 29). Die charakteristische Oberflächenstruktur der Eier der Epilachninae wird von den Epithelzellen des Follikels geprägt. Das Ei ist dann legefertig, wenn die Bildung des Chorions abgeschlossen ist. Durch den Ovariolenstiel und den Eileiter gelangt es in die Vagina. Dort erfolgt die Befruchtung mit Sperma, das seit der Kopulation im Receptaculum seminis gespeichert wurde. Die Spermien dringen über die Mikropyle in die Eier ein. Erst jetzt erfolgt die Eiablage.

Nach der Verteilung des Dotters im Ei gehören die Eier der Coccinellidae dem zentrolecithalen Typ an, das heißt die Dottermasse ist in der Mitte des Eies konzentriert. Die Eireifung beginnt unmittelbar im Anschluß an die Befruchtung mit der Teilung des Kerns der Eizelle. Die Furchung des Eies erfolgt wie bei den meisten Insekten superfiziell. Es kommt zur Herausbildung eines Keimstreifens und zur Entwicklung des Embryos. Die Dauer der Eientwicklung ist insbesondere von der Temperatur, aber auch von der Luftfeuchtigkeit und anderen Faktoren abhängig (Abb. 36). Unter Freilandbedingungen beträgt sie etwa 5 bis 10 Tage. Gegen Abschluß der Eientwicklung ist

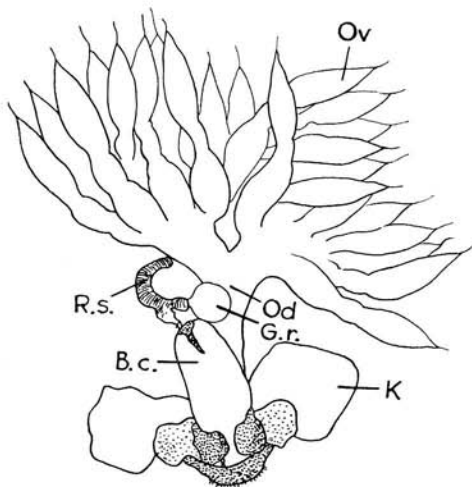
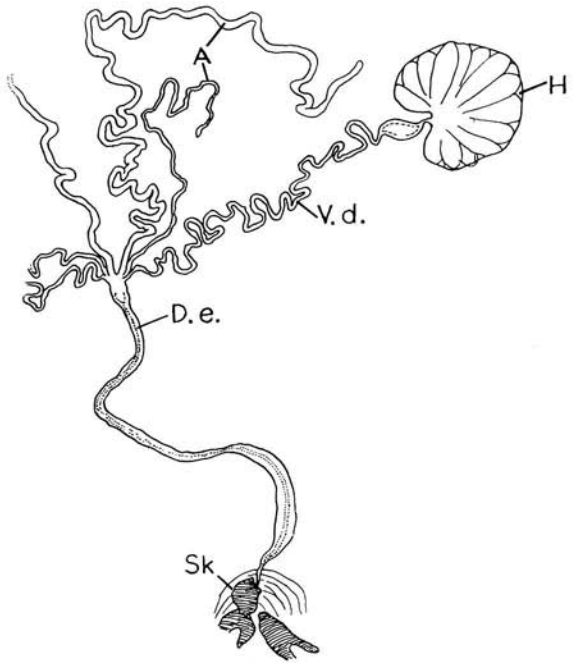


Abb. 29. Weibliche Geschlechtsorgane von *Coccinella hieroglyphica*. Ov Ovariolen, Od Ovidukt, R.s. Receptaculum seminis, G.r. Glandula receptaculi, B.c. Bursa copulatrix, K Kittdrüse. Nach D o b z h a n s k y 1925

Abb. 30. Männliche Geschlechtsorgane von *Coccinella saucerotti lutshniki*. H Hoden, V.d. Vas deferens, A Anhangdrüsen, D.e. Ductus ejaculatorius, Sk Siphonalkapsel. Nach Dobzhansky 1925



die aus dem Embryo entstandene Larve durch das Chorion hindurch zu sehen. Die Larven vieler Coccinellidae (z. B. der Coccinellinae) haben auf dem Rücken des Prothorax sogenannte Eizähne. Das sind mehrere Zähnen, von denen einer gewöhnlich besonders groß ist. Damit wird die Eihülle geöffnet, und die Larve kann das Ei verlassen.

Da bei den Marienkäfern mehrere Eier gleichzeitig reif werden, geschieht die Ablage portionsweise (Abb. 26). Die Weibchen der Coccidulini und Scymninae legen die Eier voneinander entfernt einzeln und liegend ab. Dabei bevorzugen die Scymninae zur Eiablage die Ritzen der Rinde, Blattfalten oder sonstige gedeckte Stellen. Die Coccidulini (bisher nur von *Coccidula* bekannt) legen ihre Eier frei auf Blätter ab. Manche Chilocorinae legen ihre Eier einzeln neben oder an ein Beutetier (Schildlaus) ab. Ganz anders ist die Art der Eiablage bei den Epilachninae und Coccinellinae. Die Weibchen dieser Unterfamilien befestigen ein Ei dicht neben das andere mit dem stumpfen Pol auf dem Substrat, so daß mehr oder minder regelmäßige Gelege entstehen. Die Zahl der in einem Gelege zusammengefaßten Eier ist sehr unterschiedlich. Große Gelege können bis zu 60 Eiern enthalten, meist sind es 20 bis 40. Artunterschiede und individuelle Verschiedenheiten wirken sich hierbei sehr stark aus. Der Eiablageort ist oft die Unterseite von Blättern, mitunter auch deren Oberseite. Die nadelholzbewohnenden Arten legen ihre Eier mit Vorliebe in Reihen an die Nadeln ab, daneben auch an die Baum-

rinde. Fast immer werden die Eier an solchen Stellen abgelegt, wo die später ausschlüpfenden Larven Nahrung finden (Brutfürsorge).

Sehr unterschiedlich sind Größe, Form und Farbe der Eier der Marienkäfer. Die Eier von *Stethorus punctillum*, der kleinsten einheimischen Art, sind 0,4 mm lang. *Anatis ocellata*, als größte Art, hat Eier mit einer Länge von 1,9–2,0 mm. Die Eier von *Coccinella septempunctata* sind im Durchschnitt 1,3 mm und die von *Adalia bipunctata* 1,0 mm lang.

Die Gestalt der Marienkäfererier ist stets mehr oder weniger langgestreckt, eiförmig. Schon in der Form werden wieder Artunterschiede sichtbar, die man grob erfassen kann, wenn man aus Länge und Durchmesser einen Index bildet. Auf diese Weise kann man schlanke, normale und gedrungene Eier unterscheiden. Abweichend von der Durchschnittsform ist das Ei von *Henosepilachna argus*, das in eine lange Spitze ausgezogen ist. Weiterhin ist die Form des freien Poles artspezifisch, und man kann einen spitzen, normalen und gerundeten Pol unterscheiden (Abb. 25). Eine Oberflächenstruktur (Chorionskulptur) kommt nach bisheriger Kenntnis nur bei den *Epilachninae* vor. Sie äußert sich im Vorhandensein mehr oder minder deutlicher vieleckiger, meist sechseckiger Felder (Abb. 24).

Die Eier von *Stethorus punctillum* sind weißgrau, die der anderen Marienkäferarten – soweit sie bisher bekannt sind – gelb bis orange mit verschiedenen Zwischenstufen und Helligkeitsunterschieden. Der Grundton der Eierfarbe ist wahrscheinlich artspezifisch, jedoch gibt es einen individuellen Farbwechsel während der Eientwicklung, der mit der Herausbildung der Larve im Inneren des Eies zusammenhängt und sich in einem Dunklerwerden des Eies zeigt. Die Eier vieler Coccinellidenarten sind mit kleinen Tröpfchen unklarer Herkunft bedeckt. Diese Tröpfchen sind farblos oder entsprechen der Grundfarbe des Eies. Nur bei *Calvia quatuordecimguttata* sind sie weinrot und deshalb recht auffällig.

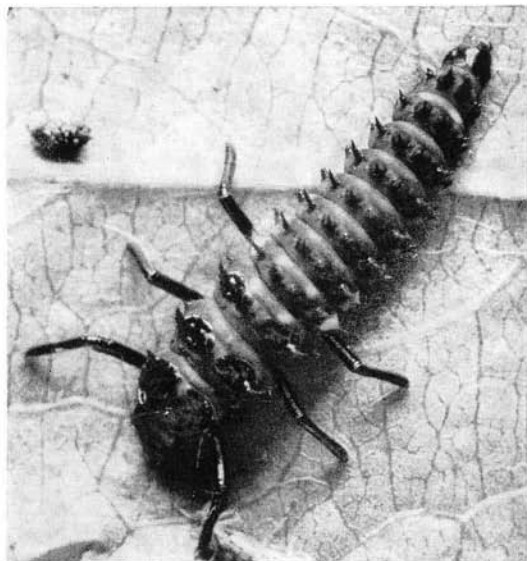
Die Vermehrungspotenz der Coccinellidae ist im Vergleich zu anderen Insekten nicht besonders hoch. Sie wird in den gemäßigten Breiten durch das Fehlen einer 2. Generation beschränkt, aber auch durch die Eizahl je Weibchen. Tanasijevic 1958 gibt für *Subcoccinella vigintiquatuorpunktata* 200–300 Stück an, S u n d b y 1968 für *Coccinella septempunctata* im Durchschnitt 814 Eier.

### 3.2. Die Larve

Da die Gestalt und die Farbe der Marienkäferlarven sehr vielfältig sind, sollen zur habituellen Charakterisierung einzelner Larventypen nur mitteleuropäische Formen ausgewählt werden. Über Einzelheiten des Körperbaus gibt außerdem die Bestimmungstabelle Auskunft.

Mit Ausnahme der Stethorini sind alle Larven der Scymninae auf ihrer Oberseite mit Wachs bedeckt. Die Wachausscheidungen können sehr umfangreich (bis zu 25 % des Körpervolumens) sein. Über die Funktion der Wachsbedeckung (wie auch der großen Dornen anderer Larven) ist bisher nichts

Abb. 31. Larve von *Anatis ocellata*. Aufn. Klausnitzer



Genaueres bekannt. Vor Parasitierung schützt beides nicht, wie aus dem Kapitel über die „Feinde“ ersichtlich ist.

Einen völlig abweichenden Bau hat die Larve von *Platynaspis luteorubra* (Abb. 14, 15). Sie ist sehr flach, breit-oval und am Rand mit einer Reihe feiner Borsten bedeckt. Durch ihre großen verzweigten Borsten (Scoli) auf der Rück-

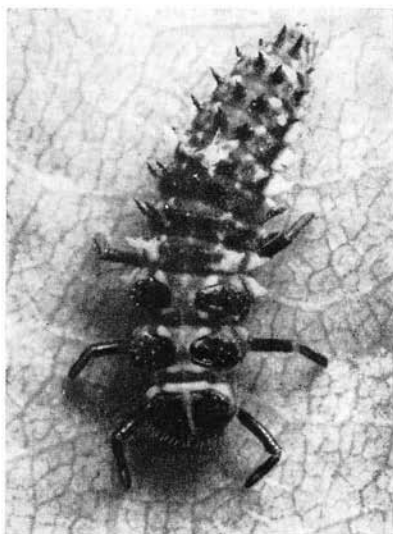


Abb. 32. Larve von *Calvia quatuordecimguttata*. Aufn. Klausnitzer

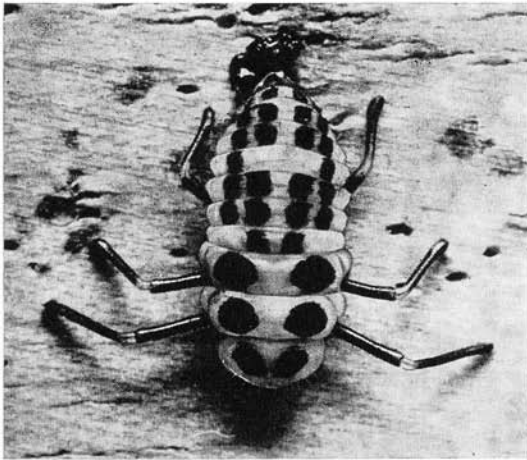


Abb. 33. Praepupa von *Calvia decemguttata*. Aufn. Klausnitzer

kenseite sind die Larven der Epilachninae gekennzeichnet. Auch die Chilodorini haben dorsal große Fortsätze (Parascoli oder Senti [Abb. 16]). Dies ist nicht Ausdruck einer näheren Verwandtschaft beider Gruppen, das Auftreten der ähnlichen Borsten dürfte eine Parallelentwicklung sein, von denen es noch mehr zwischen den Epilachninae und Chilodorini gibt. Rätselhaft ist beispielsweise das Vorhandensein einer Epicranialnaht bei der Gattung *Chilodorus*, weil diese Kopfkapselnaht sonst nur bei den Epilachninae vorkommt. Die Larve von *Tetrabrachys connatus* ist durch mehrere Merkmale, die der Bestimmungstabelle entnommen werden können, von allen anderen Coccinellidenlarven getrennt. Vor allem das Fehlen von Haftborsten könnte eine Anpassung an die Lebensweise unter Steinen sein. Die Larven der Coccidulini weisen ein interessantes Kennzeichen auf: das abgestutzte 9. Abdominalsegment (Abb. 10c).

Wohl am bekanntesten sind die Larven der Coccinellinae (Abb. 17, 18, 19, 31, 32), die mit Borsten verschiedener Typen bedeckt sind (Verrucae, Chalazae, Strumae, Senti). Sie sind in ihrer Grundfarbe grau bis braun oder gelb (z. B. die *Psylloborini* und *Calvia decemguttata* [Abb. 33]) und tragen oft gelbe, orange oder rote Flecken auf Thorax und Abdomen. Bei den gelben Larven sind die Makeln schwarz. Die Färbung ist meist – im Gegensatz zu den Imagines – relativ konstant und zur Kennzeichnung vieler Arten geeignet. Eine der wenigen Ausnahmen bildet *Adalia bipunctata*, bei der die Fleckenzeichnung der Larven stark variiert (Abb. 34). Das Spektrum reicht von dunklen Exemplaren ohne orange Flecken bis zu solchen mit 7 deutlichen Makeln. Es wurden 16 verschiedene Färbungsformen gefunden. Interessant ist, daß zwischen dem Geschlecht und der Färbung der Imagines, die bekanntlich auch sehr stark variiert und der der Larven kein wesentlicher Zusammenhang besteht.

Die Größe der Coccinellidenlarven reicht von 1,5 mm (frischgeschlüpfte Larven von *Stethorus punctillum*) bis etwa 15 mm (erwachsene Larven von



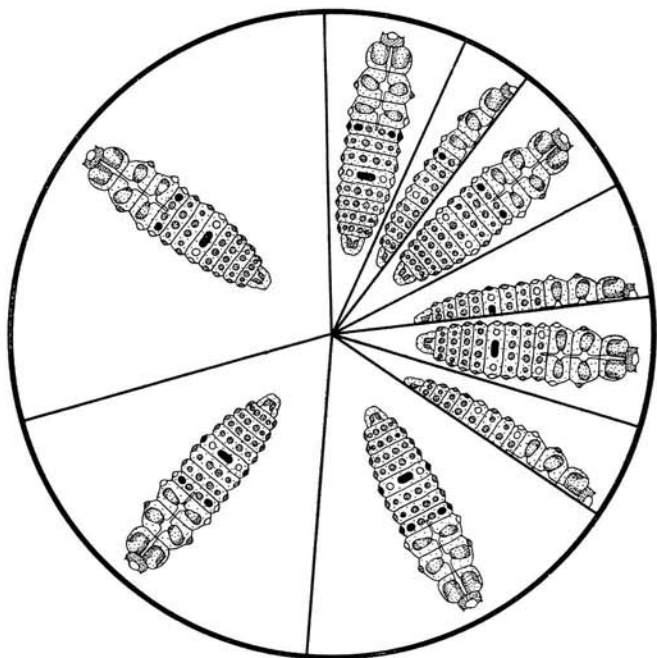


Abb. 34. Prozentuale Verteilung der verschiedenen Färbungsformen des 4. Larvenstadiums von *Adalia bipunctata* nach Material aus Dresden. Schwarze Flecken = orangegelbe Färbung. Orig.

*Anatis ocellata*). Die Genauigkeit von Längenangaben ist bei Insektenlarven nicht sehr groß. Sie können nur über die ungefähre Größe orientieren. Will man über das Wachstum nach den Häutungen genauere Angaben erhalten, muß man beispielsweise die Kopfkapselbreite oder die Vordertibiallänge messen. Diese an relativ starren Chitinteilen gewonnenen Maße sind weitgehend unabhängig vom augenblicklichen Ernährungszustand, der Konservierung oder anderen die Körperlänge beeinflussenden Faktoren.

Die meisten in ihrer Entwicklung bekannten Coccinellidenarten haben 4 Larvenstadien, zwischen denen 3 Häutungen liegen (bei einigen Arten kommen 5 Larvenstadien vor). Durch jede Häutung nehmen Volumen, Gewicht und Größe der Larven zu (Abb. 35). Dabei kann die Wachstumsgeschwindigkeit einzelner Körperteile unterschiedlich sein (allometrisches Wachstum). Exakte Messungen ergaben, daß bei den meisten bisher untersuchten Arten (z. B. *Coccidula scutellata*, *Exochomus quadripustulatus*, *Coccinella septempunctata*, *Anatis ocellata*) die Vordertibia schneller wächst als die Kopfkapsel. Nur bei wenigen Arten nimmt die Kopfkapsel schneller an Größe zu als die Vordertibia (z. B. *Henosepilachna argus*). Einige Arten (z. B. *Adonia variegata*) zeigen keine Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit der beiden unter-

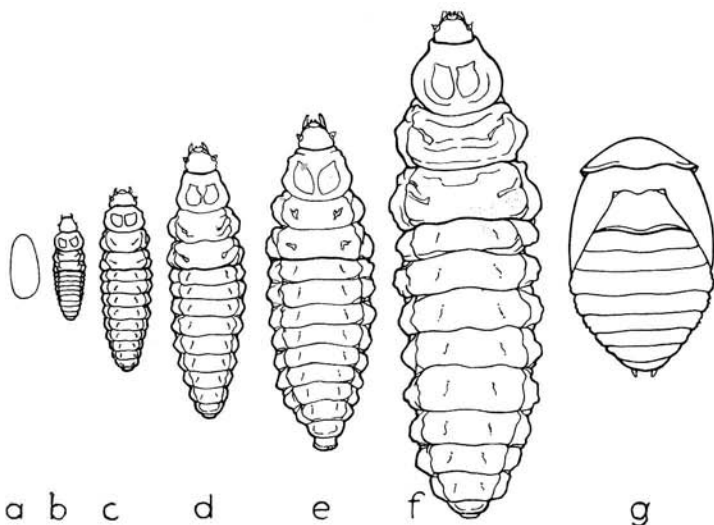


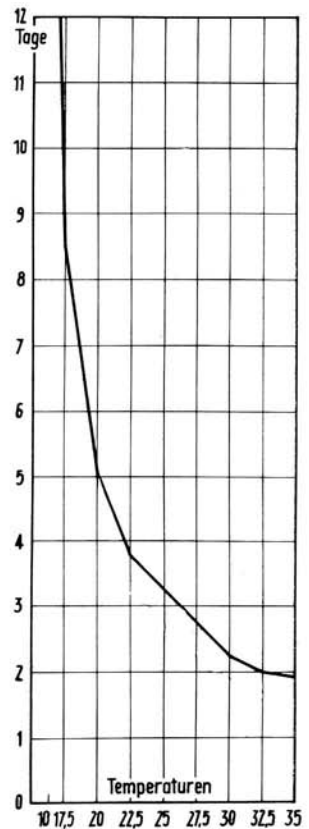
Abb. 35. Körperwachstum bei *Scymnus impexus*. a Ei, b 1. Larvenstadium, c 2. Larvenstadium, d 3. Larvenstadium, e 4. Larvenstadium erwachsen, f 4. Larvenstadium erwachsen, g Puppe. Nach Delucchi 1954

suchten Körperteile. Am Rand sei erwähnt, daß die Gewinnung von exakten Maßen für die Bestimmung des Larvenstadiums praktische Bedeutung hat.

Ausgehend von der Tatsache, daß Larven und Imagines im allgemeinen gleiche Biotope besiedeln und auch gleiche Nahrung aufnehmen, ergeben sich einige interessante Analogien im Bau der Mundwerkzeuge, besonders der Mandibeln bei den Epilachninae, Psylloborini und Coccinellini (Abb. 6, 8). Bei diesen Gruppen sind die Oberkiefer der Larven und Imagines gleichartig in ihrem Bau. Als noch ungeklärte Erscheinung sei erwähnt, daß die Larve von *Anisosticta novemdecimpunctata* ähnliche Mandibeln hat wie die Larven der Psylloborini, obwohl sie sich nicht von Mehlaupilzen ernährt, sondern aphidiphag ist. Ähnliches gilt für *Tytthaspis sedecimpunctata*, bei der jedoch Mycophagie vermutet wird.

Die Dauer der Larvenentwicklung insgesamt und auch die der einzelnen Stadien ist von mehreren Faktoren abhängig, insbesondere von der Temperatur und dem Nahrungsangebot. Deshalb lassen sich kaum allgemeingültige Angaben darüber bringen. Bei vielen einheimischen Arten vergehen zwischen dem Schlüpfen des Eies und der Verpuppung unter durchschnittlichen Freilandbedingungen 3 bis 6 Wochen. Jöhnsson gibt für *Coccinella septempunctata* unter Zuchtbedingungen 33,7 Tage und für *Adalia bipunctata* 30,5 Tage an. Sundby hat für *Coccinella septempunctata* 5 Tage für die Eiruhe, 15 Tage für das Larvenstadium und 8,5 Tage für die Puppenruhe ermittelt.

Abb. 36. Abhängigkeit der Entwicklungsdauer der Eier von der Temperatur. Nach J ö h n s s e n 1930



Die erwachsene Larve heftet sich mit ihrem Hinterende an der Unterlage fest. Mehrere Stunden bis 2 Tage bleibt sie dann noch in gekrümmter Stellung hängen (Praepupa), ehe sie sich verpuppt (Abb. 33).

### 3.3. Die Puppe

Im Gegensatz zu den meisten anderen Käferpuppen ist die Puppe der Coccinellidae eine Mumienpuppe (*Pupa obtecta*). Die Beine und Fühler liegen nicht frei, sondern sind mit dem Körper fest verkittet.

Gewöhnlich verpuppen sich die Marienkäferlarven auf Blättern, Zweigen, an der Rinde von Stämmen oder an anderen Pflanzenteilen (Abb. 23). Bei den Epilachninae, Noviini und Chilacorini geschieht die Verpuppung im Inneren der alten Larvenhaut, die auf der Rückenseite mehr oder minder weit aufplatzt und den Blick auf die Puppe freigibt (Abb. 21). Auch die Scymnini und Hyperaspini verpuppen sich so, die Larvenhaut ist aber noch weiter aufge-

platzt, so daß das Vorderende der Puppe vielfach freiliegt (Abb. 22). Völlig frei liegt die Puppe der Coccinellinae und Coccidulinae, die Larvenhaut ist am Hinterende der Puppe an der Anheftungsstelle zusammengeschoben.

Die meist braunen bis dunkelbraunen oder hellbraunen bis rötlichbraunen oder grauen Marienkäferpuppen sind oft mit helleren oder dunkleren Flecken gezeichnet.

Die Dauer der Puppenentwicklung ist vor allem von der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit abhängig. Bei vielen einheimischen Arten beträgt sie unter Freilandbedingungen etwa 10 bis 14 Tage.

#### 4. Voltinismus

Wenn eine Coccinellidenart ein großes Areal besiedelt, so ist die Zahl der Generationen im Jahr von den ökologischen Bedingungen des Teilareals abhängig. Die weit verbreitete und gut bekannte Art *Coccinella septempunctata* ist ein Beispiel dafür. In Nord-, Mittel- und Westeuropa entsteht normalerweise nur eine Generation im Jahr, eine partielle 2. Generation ist möglich. Schon in den weiter südlich gelegenen Teilen der Ukraine und im Vorderen Orient sind zwei Generationen die Regel. Diese können infolge klimatischer Bedingungen durch eine Übersommerungspause weit voneinander getrennt sein. Unter den tropischen Bedingungen Indiens ist die Zahl der aufeinanderfolgenden Generationen weit größer. In manchen Gebieten dieses Landes wird die Generationenfolge durch eine Überwinterung unterbrochen, während sie sonst ohne Pause das ganze Jahr hindurch abläuft. In Abhängigkeit vom Voltinismus und den klimatischen Gegebenheiten ist bei *Coccinella septempunctata* die Länge der Entwicklungsphase innerhalb des Verbreitungsgebiets sehr unterschiedlich. Sie beträgt in Mitteleuropa etwa 40–60 Tage, in Indien nur 16–18 Tage, woraus sich die für Indien beobachtete Zahl von 15–20 Generationen je Jahr mit erklärt. Wie bereits aus dem Beispiel ersichtlich ist, sind vier grundsätzlich verschiedene Typen des Voltinismus (Abb. 37) unterscheidbar (in Wirklichkeit noch variabler, weil zusätzliche Kombinationen vorkommen):

1. Univoltine Arten. Eine Fortpflanzungsperiode in der warmen Jahreszeit, anschließend Überwinterung. Infolge besonderer klimatischer Bedingungen kann vor der Überwinterung eine Sommerruheperiode liegen und dadurch die aktive Phase sehr verkürzt sein (Fall 1a).
2. Bivoltine Arten. Zwei Generationen sind vorhanden, die entweder unmittelbar aufeinanderfolgen oder durch eine Sommerruhe voneinander getrennt sind (Fall 2a).
3. Polyvoltine Arten mit Diapause. Viele Generationen folgen aufeinander, an die sich eine Überwinterung anschließt.
4. Polyvoltine Arten mit ununterbrochen ablaufender Generationenfolge.

Zum 1. Typ gehören wahrscheinlich alle bei uns heimischen Coccinellidenarten unter mitteleuropäischen Klimaverhältnissen, lediglich bei *Adalia bipunctata* und *Adonia variegata* treten mitunter zwei Generationen im Jahr

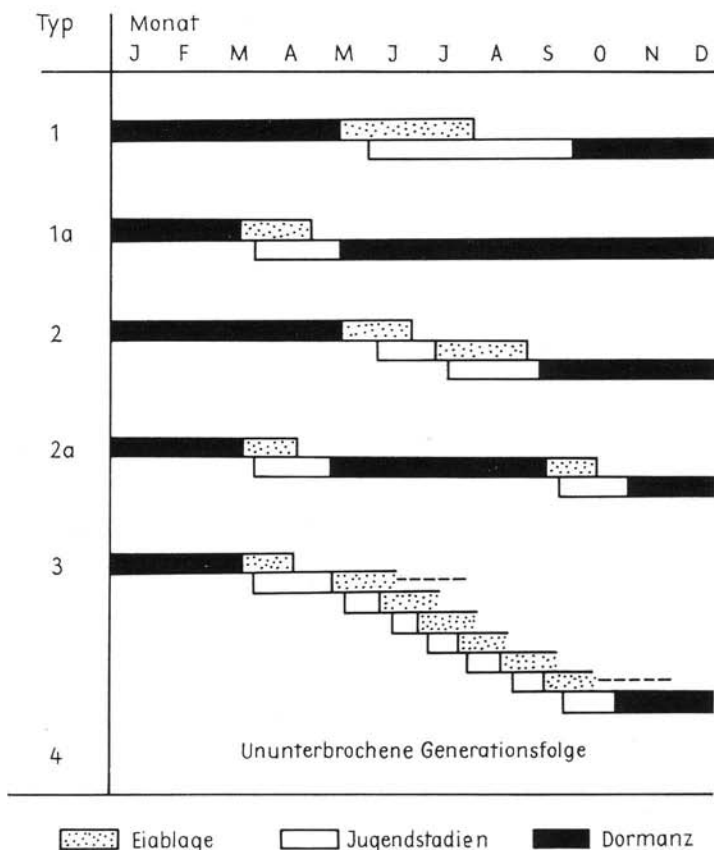


Abb. 37. Haupttypen des Voltinismus bei Coccinelliden, Erklärungen im Text. Verändert nach Hagen 1962

auf. Die 2. Generation tritt aber in jedem Fall nur lokal auf und ist noch nie regelmäßig beobachtet worden, sondern auf einzelne Jahre beschränkt.

In den mittleren und südlichen Teilen der DDR ist im Auftreten der meisten Coccinellidenarten etwa der folgende Zeitablauf zu beobachten, wobei die genannten Daten nur größenordnungsmäßig zutreffen und von Art, Jahr und Höhenlage sehr abhängig sind. Jedoch ist der Lebensablauf bei allen univoltinen Arten grundsätzlich gleich, so daß eine solche Verallgemeinerung die Übersicht erleichtern kann:

Etwa von Anfang Oktober bis Ende April überwintern die Marienkäfer oder sind im Herbst noch aktiv beim Aufsuchen der Winterquartiere bzw. im Frühjahr beim Verlassen derselben anzutreffen. Diese Phase endet mit dem Aufsuchen der ersten Nahrung.

Es schließt sich die Fortpflanzungsperiode (Anfang Mai bis Ende Juli) an, zu deren Beginn die verschiedenen Arten das zur Fortpflanzung geeignete spezifische Habitat aufgesucht haben dürften. Dort erfolgt die Eiablage und die Entwicklung der Larven. Abgeschlossen wird dieser Zeitabschnitt mit dem Schlüpfen der Imagines der neuen Generation. Der Übergang zur sich anschließenden Periode des Jungkäferfraßes vor der Überwinterung (Anfang August bis Ende September) ist besonders fließend, da über einen längeren Zeitraum (beobachtet bis zu 5 Wochen) Larven und Imagines der neuen Generation einer Marienkäferart nebeneinander vorkommen können. Beendet wird diese Zeit mit dem Aufsuchen des Winterlagers.

Normalerweise leben die einheimischen Coccinelliden nur ein Jahr, jedoch wurde bei *Calvia quinquedecimguttata*, *Calvia quatuordecimpunctata* und *Stethorus punctillum* eine 2. Überwinterung beobachtet. Imagines von *Harmonia axyridis* lebten nach Einfuhr der Art aus fernöstlichen Teilen der Sowjetunion nach Mittelasien drei Jahre.

Es wird allgemein angenommen, daß der Typ des Voltinismus genetisch fixiert ist.

In südlicher gelegenen Gebieten sind viele Coccinellidenarten bivoltin. Der Voltinismustyp 2a kommt besonders in solchen subtropischen Landschaften vor, die durch eine lange Sommertrockenzeit gekennzeichnet sind (z. B. Nordafrika). Das Auftreten polyvoltiner Arten ist im wesentlichen auf die Tropen beschränkt (Indien, Venezuela, Hawaii, Florida, Südchina).

## 5. Wanderzüge

Bei Marienkäfern kommen mehrere Grade der Ausbreitung durch Flug vor (nur wenige Arten, z. B. *Spiladelphia barovskii*, können überhaupt nicht fliegen), angefangen bei niedrigen Flügen von einem Feldteil zum anderen bei der Nahrungssuche bis zu ausgesprochenen Wanderzügen, die meist dem Aufsuchen der Überwinterungsorte dienen. Die Orientierung erfolgt bei den wellenförmigen Langstreckenflügen gelegentlich optisch (hypsotaktische Arten) oder durch eine Serie von Faktoren (klimatotaktische Arten) (siehe S. 46). Diese Flüge sind normalerweise passiv und stehen nur teilweise unter der Kontrolle des Käfers. Besonders stark werden sie durch den Wind beeinflusst. Erst am Ende der Wanderung dürfte die Hypsotaxis entscheidenden Einfluß haben. In bestimmten Teilen Nordamerikas haben die regelmäßigen Wanderzüge von *Hippodamia convergens* (Abb. 38) große wirtschaftliche Bedeutung.

Ausgesprochene Wanderzüge von Coccinelliden kommen bei uns nur selten vor. Am häufigsten werden sie an Meeresküsten beobachtet. Dort kann man mitunter riesige Mengen angespülter Marienkäfer finden, die Reste von Massenflügen sein können, vielleicht aber auch zufällig verdriftet und schließlich an den Strand gespült wurden.

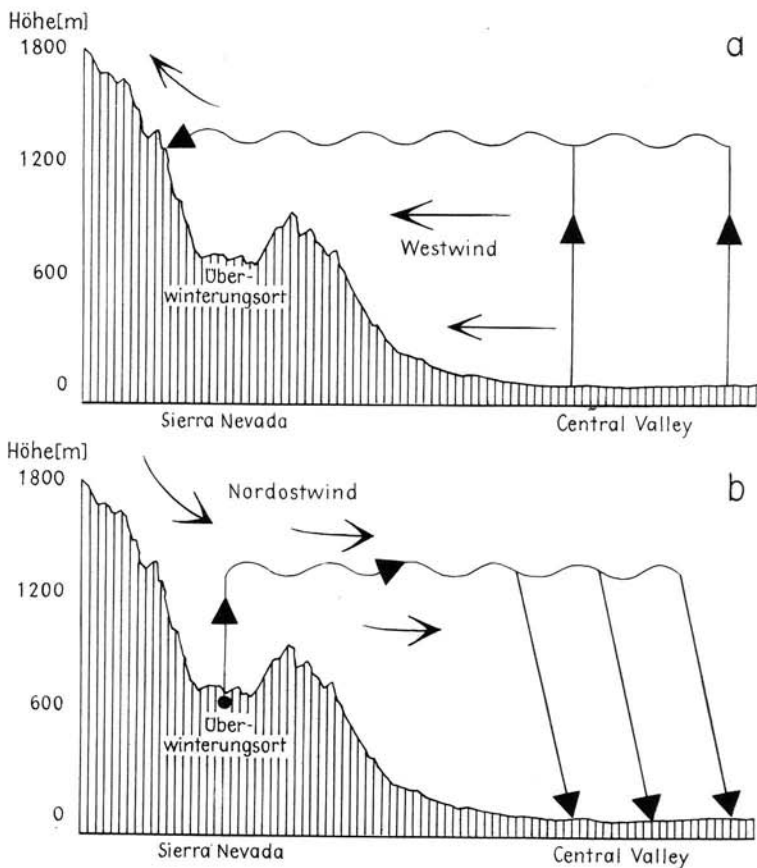


Abb. 38. Schematische Darstellung der Wanderzüge von *Hippodamia convergens* in Kalifornien. a Flug zu den Aggregationsorten, b Rückflug nach Ende der Überwinterung. Vereinfacht nach Hagen 1962

## 6. Dormanz

### 6.1. Aggregationen

Eins der faszinierendsten Phänomene aus der Biologie der Coccinellidae ist die Bildung von Aggregationen für die Überwinterung (Abb. 39 und Titelbild). Solche Massierungen von Marienkäfern werden in vielen Teilen der Welt, vor allem in den gemäßigten Zonen der Holarktis beobachtet. Alle Coccinellidenarten, die Aggregationen bilden, sind durch einige gemeinsame biologische Eigentümlichkeiten gekennzeichnet. Die Hauptnahrung dieser Arten besteht aus relativ kurzzeitig auftretenden Beutetieren (meist Blattläusen).

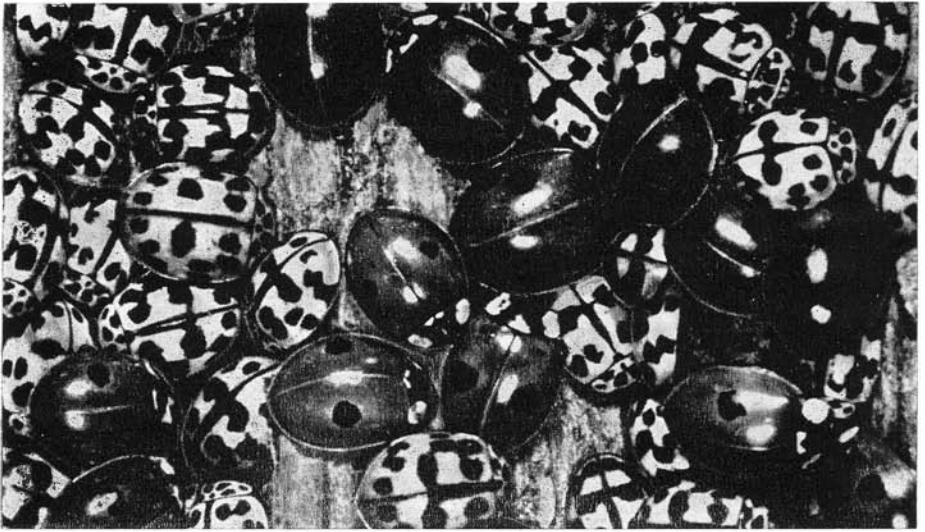


Abb. 39. Gemeinschaftsaggregation von *Synharmonia conglobata* und *Adalia bipunctata*. Aufn. Förster

Andere Coccinelliden, die von seßhafteren Homopteren leben, bilden nur selten Aggregationen (z. B. Hyperaspini, Scymnini und Chilocorini mit Ausnahme von 2 Arten). Ein Sonderfall ist die phytophage Art *Epilachna dregei* Muls. aus Afrika, die Aggregationen auf Termitenhügeln und zwischen Steinen bildet, weil ihre Nahrung wegen der Trockenperiode nur kurze Zeit zur Verfügung steht. Zweitens haben alle Arten, die Aggregationen bilden, lange Dormanzperioden. Die Neigung zu sozialer Überwinterung scheint instinktiv festgelegt zu sein.

Die einzelnen Arten wählen sehr unterschiedliche Orte zur Aggregationsbildung aus. Viele sammeln sich unterhalb von Gebirgsgipfeln (z. B. mehrere amerikanische *Hippodamia*-Arten, *Adonia variegata* und *Semiadalia undecimnotata*). Andere Arten bevorzugen kahle Gipfel und trockene Hügel, während weitere (z. B. *Hippodamia convergens* und *Coleomegilla maculata*) ihre Aggregationen an der Basis von hervorragenden Objekten in weiten Ebenen oder breiten Tälern bilden. Nach der Orientierung beim Aufsuchen der Überwinterungsorte kann man in analoger Weise zu den Wanderzügen hypso- und klimatotaktische Aggregationen unterscheiden. Als Hypso- bezeichnet man die Orientierung nach hervorragenden Silhouetten, die im flachen Gelände z. B. Baumgruppen, Hügel oder Gebäude sein können. Die betreffenden Coccinellidenarten sammeln sich an solchen Orten zur gemeinschaftlichen Überwinterung. *Semiadalia undecimnotata* ist eine sehr bekannte „hypso- taktische“ Art, die z. B. unterhalb der Gipfel von steilen Hügeln im tschechischen Mittelgebirge in Spalten und zwischen Gesteinsbrocken oft große Ag-



gregationen bildet. Klimatotaktische Aggregationen formieren sich unter Ausnutzung einer Serie physikalischer Faktoren, von denen Windströmungen, Temperatureinflüsse und die Feuchtigkeit die wichtigsten sind. Der physiologische Bedarf an freiem Wasser erwies sich als grundsätzlicher Unterschied zwischen den hypsotaktischen und klimatotaktischen Aggregatoren und bestimmt die Auswahl des Mikrohabitats zur Aggregationsbildung zusammen mit Temperatur und Licht. Die Wasserabhängigkeit beider Typen kommt morphologisch im unterschiedlichen Bau der Malpighischen Gefäße zum Ausdruck. Ausgelöst wird die Aggregationsbildung vorwiegend durch Temperaturerniedrigung, die die Thigmotaxis der Käfer steigert.

Der Umfang einer Aggregation reicht von kleinen Ansammlungen unter Blättern, Gebüsch und Baumstümpfen bis zu Massenansammlungen, die bei einer großen Aggregation viele Millionen Individuen umfassen können. Eine Aggregation von *Hippodamia convergens* wurde zu 42 Millionen Individuen berechnet.

## 6.2. Dormanzerscheinungen

Bei den Coccinelliden kommt Dormanz nach unserer bisherigen Kenntnis lediglich bei Imagines vor, allerdings wurde auch schon die überwinternde Larve einer *Scymnus*-Art gefunden (Klausnitzer 1972). Die drei Erscheinungsformen — Überwinterung, Übersommerung und Überwinterung mit dazwischenliegender Vermehrungsphase und Übersommerung mit unmittelbar anschließender Überwinterung — sind ökophysiologisch von sehr unterschiedlicher Wertigkeit.

Während der Überwinterung sind Fortpflanzung und Nahrungsaufnahme ausgeschlossen, die Stoff- und Energiewechselvorgänge auf ein anderes Niveau verschoben. Bei polyvoltinen Arten kann unter tropischen und subtropischen Bedingungen bei günstiger Witterung Nahrungsaufnahme und Eiablage fakultativ erfolgen. Im Gegensatz dazu ist die Überwinterung wohl aller carnivoren Arten in den gemäßigten Zonen wahrscheinlich eine Eudiapause und deshalb stets obligatorisch.

Die Ovarien der diapausierenden Arten entwickeln sich vom Ende des Sommers an bis zum Beginn des Frühjahrs sehr langsam und sind inaktiv. Obwohl bei den meisten dieser Arten die Ovarien der diapausierenden Weibchen nicht reif sind, gibt es einzelne Individuen, die bereits vor der Überwinterung Eier abgelegt haben und mit resorbierten Ovarien überwintern (z. B. *Stethorus punctillum*). Bei den Männchen ist das Follikelgewebe der Hoden sowohl zu Beginn als auch am Ende der Diapause aktiv, die Spermatogenese ist nur während der kalten Periode unterbrochen (bei *Coccinella septempunctata*, *Adalia bipunctata*, *Semiadalia undecimnotata* und *Calvia quatuordecimpunctata* unterhalb 12 °C).

Vor dem Aufsuchen der Winterquartiere werden Fett, Lipide und Glykogen im Körper gesammelt. Der Fettkörper wird dabei so stark vergrößert, daß sein Trockengewicht bei beiden Geschlechtern zu Beginn der Diapause

ungefähr 40–50 % des Körpergewichts beträgt. Die Stoffwechselaktivität und damit die Atmung sind während der Überwinterung sehr niedrig.

Bei beiden Geschlechtern ist die Verwertung der Fettreserven etwa auf die Hälfte herabgesetzt, der Glykogenverbrauch bei den Männchen um 20 % und bei den Weibchen um 30 % reduziert. Besonders während warmer Zeiten im Herbst und Frühjahr werden die Nahrungsreserven angegriffen, so daß das Körpergewicht am Ende der Überwinterung stark reduziert ist. Unmittelbar vor Beendigung der Diapause werden die Reserven wesentlich schneller verbraucht. Die Ovarien entwickeln sich erst nach Beginn der Nahrungsaufnahme. Die Überwinterung erfolgt stets mit leerem Verdauungskanal.

Der Eintritt der Diapause wird durch einen Komplex verschiedener Faktoren bewirkt und ist genetisch beeinflusst. Es besteht entweder eine Tendenz zu obligatorischer Diapause (Eudiapause) mit univoltinem Generationszyklus oder zu einer fakultativen Dormanz mit bi- oder polyvoltinem Zyklus, der meist stark von einem Komplex ökologischer Faktoren abhängig ist (Temperatur- und Fotoperiode, Häufigkeit und Qualität der Nahrung, Populationsdichte). Man nahm zunächst an, daß die Temperaturerniedrigung und der Nahrungsmangel die entscheidenden Faktoren zur Auslösung einer Eudiapause sind, bis bekannt wurde, daß die Länge der Fotoperiode für die meisten Arten im Zusammenhang mit der Temperatur der entscheidende Auslöser ist (bei *Hippodamia convergens* ist es die Nahrung). Bei vielen mitteleuropäischen Coccinelliden wird die Eudiapause bei 8–12 Stunden Licht je Tag (Kurztagsbedingungen) eingeleitet.

Unter Langtagsbedingungen (16–18 Stunden Licht) kann man im Experiment Individuen mit einer Tendenz zum Polyvoltinismus und fakultativer Diapause aus der Masse der Tiere, die streng univoltin sind und eine obligatorische Diapause haben, herauslesen.

Die Populationen von *Coccinella septempunctata* bestehen in der ČSSR in der 1. Generation aus 70–80 % univoltinen Individuen. Im Verlauf von 4 oder 5 Generationen ist es unter experimentellen Bedingungen möglich, die polyvoltinen Weibchen auszusondern.

Hohe Sommertemperatur in Zusammenhang mit niedriger Luftfeuchtigkeit kann im Mittelmeerraum bei *Coccinella septempunctata* nach Abschluß der 1. Generation eine Sommerruhe (Quieszenz) auslösen (ähnliche Verhältnisse gibt es in Mittelasien). Mit dem Absinken der Temperatur und dem Einsetzen von Niederschlägen wird die Quieszenz abgebrochen, Eiablage und Entwicklung der 2. Generation erfolgen. Im Experiment kann die Sommerruhe ohne Schwierigkeit verhindert werden. Sehr oft ist die auf die 2. Generation folgende Überwinterung eine Eudiapause.

In Gebieten mit sehr langem, heißem, trockenem Sommer kann nach der Fortpflanzungsperiode im Frühjahr eine Dormanz eintreten, die mit einer Sommerruhe (Quieszenz) beginnt. Die ökologischen Bedingungen gestatten aber am Ende des Sommers keine Fortpflanzung, so daß sich der Quieszenz mehr oder weniger nahtlos die Eudiapause anschließt (z. B. bei *Coccinella septempunctata* in der Türkei).

Die Überwinterung erfolgt bei einigen Arten im gleichen Habitat wie die

Fortpflanzung (z. B. *Exochomus quadripustulatus*, *Scymnus nigrinus*), andere Arten suchen spezielle Überwinterungsorte auf (z. B. *Coccinula quatuordecimpustulata*, *Subcoccinella vigintiquatuor punctata*).

Viele Arten überwintern an der Bodenoberfläche, unter Laub, Nadelstreu, Moos- und Graspolstern (z. B. *Coccinella septempunctata*, *Exochomus quadripustulatus*). Die Arten, die Aggregationen bilden, sammeln sich sehr oft in den Hohlräumen zwischen und unter Steinen (z. B. *Semiadalia undecimnotata*). Andere Marienkäferarten überwintern unter der Rinde lebender und toter Bäume sowie in Baumstümpfen (z. B. *Scymnus impexus*, *Myrrha octodecimguttata*, *Synharmonia conglobata*). Unter einem Stück Kiefernrinde saßen auf etwa 50 cm<sup>2</sup> Fläche über 200 *Harmonia quadripunctata* dicht zusammengedrängt. Auch in hohlen Pflanzenstengeln (z. B. Schilf) findet man überwinternde Coccinelliden (*Coccidula*, *Anisosticta*). Manche Arten suchen Häuser auf und sammeln sich in Bodenräumen und Fensterspalten (*Adalia bipunctata*, *Synharmonia conglobata*). Nur wenige Coccinellidenarten überwintern einzeln, die meisten bilden kleine Gruppen und manche die schon erwähnten großen Aggregationen. Eine gemeinschaftliche Überwinterung mehrerer Arten kommt selten vor. Bekannt wurde sie bei der Untersuchung von Winterquartieren von *Synharmonia conglobata*, die bis zu etwa 20 % *Adalia bipunctata* enthielten (Abb. 39).

Der Überwinterungsmodus ist in vielen Fällen artspezifisch, jedoch zeigen manche Coccinellidenarten eine große Variation bei der Auswahl der Winterquartiere, die bei *Coccinella septempunctata* wahrscheinlich mit der Heterogenität des Voltinismus zusammenhängen dürfte.

Manche Autoren bezweifeln, daß zwischen der hypsotaktischen und klimatotaktischen Winterquartiersuche ein klarer Unterschied besteht. Sie sehen die Hypsotaxis mindestens für alle die Arten, die zur Überwinterung ihr Habitat tauschen, als die allgemeine Orientierungsweise der Coccinelliden in der nahen Landschaft an. Beim direkten Aufsuchen des Überwinterungsortes werden die Marienkäfer durch positive Geotaxis, positive Hypsotaxis, negative Phototaxis, positive Chemotaxis und Thigmotaxis geleitet.

Am Anfang der Winterquartiersuche steht der Langstreckenflug mit passiver Verfrachtung, darauf folgt die hypsotaktische Orientierung und schließlich die Mikrohabitatsuche unter Ausnutzung der genannten Reflexe.

## 7. Nahrung

Die Nahrung der Marienkäfer ist sehr vielseitig. Es werden sowohl Angiospermen, Pollen, Mehлтаupilze als auch Spinnmilben, Mottenschildläuse, Blattflöhe, Schildläuse, Blattläuse, Heteropteren, Thysanopteren, Lepidoptera-, Coleoptera- und Tenthredinidenlarven verzehrt.

In der Bevorzugung der einzelnen Hauptnahrungsgruppen bestehen aber große Unterschiede, gleichgültig ob man alle Arten der Familie betrachtet oder sich nur auf Mitteleuropa beschränkt (Abb. 40). So sind beispielsweise im Weltmaßstab die meisten Coccinelliden (36 %) Schildlausfresser (coccido-

1 Angiospermen

2 Erysiphaceae



3



4



5

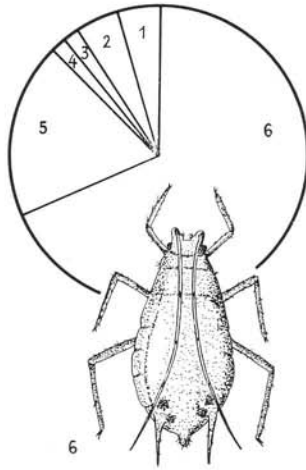


Abb. 40. Prozentualer Anteil der Hauptnahrungsgruppen bei den mitteleuropäischen Coccinelliden. Orig.

phag). In der mitteleuropäischen Fauna leben nur etwa 20 % von diesen Tieren. Das mag damit zusammenhängen, daß das Hauptverbreitungsgebiet sowohl der Schildläuse als auch der Coccinelliden in wärmeren Regionen liegt.

Etwa 68 % aller in Mitteleuropa vorkommenden Coccinellidenarten sind aphidiphag (Blattlausfresser), im Weltmaßstab sind es nur 35 %. Unter den carnivoren Arten existieren weitere Spezialisten, z. B. ist *Calvia quatuor-*



Abb. 41. *Calvia quatuordecimguttata*. Aufn. Klausnitzer

*decimguttata* (Abb. 41) auf Blattflöhe (Psyllina) spezialisiert. Verschiedene Coccinellidenarten, besonders *Clitostethus arcuatus*, verzehren Aleyrodina (Mottenschildläuse). Ob Mottenschildläuse für irgendeine Coccinellidenart die Hauptnahrung darstellen, ist noch ungeklärt. Die Familie Tetranychidae (Spinnmilben) ist durch viele, meist schwer bekämpfbare Kulturpflanzenschädlinge sehr bekannt. Die Angehörigen der Gattung *Stethorus* ernähren sich streng spezialisiert von Spinnmilben. Alle weiteren, von den carnivoren Coccinellidenarten bekannten Beutetiere scheinen keine Hauptnahrung zu bilden; wahrscheinlich werden sie bei entsprechendem Angebot nur zufällig angenommen.

Neben den carnivoren Arten gibt es phytophage Coccinelliden. Die Vertreter der Tribus Psylloborini (auch *Tytthaspis sedecimpunctata*) ernähren sich ausschließlich von Mehлтаupilzen (Erysiphaceae) und anderen niederen Pilzen. Man vermutet, daß sie bei der Ausbreitung von Mykosen beteiligt sein können.

Obligatorisch von Angiospermen leben die Angehörigen der Unterfamilie Epilachninae. Auch für carnivore Arten werden gelegentlich Pflanzen als Nahrung angegeben. Falls es sich in solchen Fällen nicht um Beobachtungsfehler handelt, so doch in jedem Fall um eine untypische Nahrung, die gelegentlich als „Notnahrung“ bezeichnet wird.

Einige Coccinellidenarten nehmen Pollen und Nektar von Angiospermen auf. Diese Nahrung erlaubt das Überleben mit einer reduzierten Mortalität bei Mangel an Insektennahrung und gestattet die rasche Wiederaufnahme der Eiablage bei erneutem Angebot essentieller Nahrung (siehe S. 55). Für die südeuropäische Art *Bulaea lichatschovi* sind Pollen sowohl für die Larve als auch für die Imago obligatorische Hauptnahrung.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die bisherigen Kenntnisse von der Nahrung der wichtigsten mitteleuropäischen Coccinellidenarten.

Arten	Nahrung
Unterfamilie Scymninae	
Tribus Stethorini	
<i>Stethorus punctillum</i>	Spinnmilben (Tetranychidae)
Tribus Scymnini	
<i>Clitostethus arcuatus</i>	Mottenschildläuse (Aleyrodina)
<i>Scymnus</i> (UG Pullus)	
<i>Sc. ferrugatus</i>	coccidophag <i>Eulecanium corni</i> Bche.
	aphidiphag
<i>Sc. haemorrhoidalis</i>	aphidiphag <i>Viteus vitifolii</i> (Fitch)
<i>Sc. auritus</i>	aphidiphag <i>Phylloxera</i> -Arten an <i>Quercus</i>
<i>Sc. subvillosus</i>	aphidiphag versch. Blattlausarten
<i>Sc. impexus</i>	aphidiphag <i>Dreyfusia piceae</i> (Ratz.)
<i>Sc. limbatus</i>	coccidophag versch. unterirdisch lebende
	aphidiphag Schildlausarten an <i>Calluna</i>
	und Gramineen

Arten		Nahrung
<i>Sc. suturalis</i>	aphidiphag	versch. Adelgidae, bes. <i>Pineus</i> -Arten
<i>Sc. ater</i>	coccidophag aphidiphag	<i>Chionaspis salicis</i> L.
<i>Scymnus</i> (UG <i>Scymnus</i> s. str.)		
<i>Sc. nigrinus</i>	aphidiphag	versch. Adelgidae u. Lachnidae
<i>Sc. abietis</i>	aphidiphag	<i>Dreyfusia normanniana</i> (Eckst.) <i>D. piceae</i> (Ratz.)
<i>Sc. mimulus</i>	aphidiphag	<i>Aphis frangulae gossypii</i> Glov.
<i>Sc. frontalis</i>	aphidiphag	versch. Aphididae, <i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan
<i>Sc. interruptus</i>	aphidiphag	<i>Aphis fabae</i> Scop., <i>Aphis frangulae gossypii</i> Glov. <i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan
<i>Sc. rubromaculatus</i>	aphidiphag	<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan
<i>Scymnus</i> (UG <i>Nephus</i> )		
<i>Sc. quadrimaculatus</i>	coccidophag	<i>Phenacoccus aceris</i> Sign.
<i>Sc. bipunctatus</i>	coccidophag	Nahrung in Mitteleuropa ungeklärt, SO-Asien und Kalifornien <i>Pseudococcus</i> -Arten
Tribus Hyperaspini		
<i>Hyperaspis reppensis</i>	coccidophag	versch. Schildläuse
<i>H. campestris</i>	coccidophag	<i>Chloropulvinaria floccifera</i> Westw., außerdem kommen Blattläuse und Mottenschildläuse in Frage
Unterfamilie Chilocorinae		
Tribus Platynaspini		
<i>Platynaspis luteorubra</i>	aphidiphag	<i>Dactynotus sonchi</i> (Geoffr.), <i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan
Tribus Chilocorini		
<i>Chilocorus renipustulatus</i>	coccidophag	<i>Chionaspis salicis</i> L.
<i>Ch. bipustulatus</i>	aphidiphag? coccidophag aphidiphag	große Zahl von Schildlausarten, verschiedene Blattlausarten
<i>Exochomus quadripustulatus</i>	aphidiphag	viele Blattlaus- und Schildlausarten
<i>E. nigromaculatus</i>	coccidophag aphidiphag coccidophag	versch. Blattlaus- und Schildlausarten

Arten		Nahrung
Unterfamilie Coccidulinae		
Tribus Coccidulini		
<i>Coccidula scutellata</i>	aphidiphag	Blattläuse an <i>Phragmites</i> und <i>Typha</i> , z. B. <i>Hyalopterus pruni</i> (Geoffr.)
<i>C. rufa</i>		
<i>Rhyzobius litura</i>	aphidiphag	<i>Passerina fragaefolii</i> (Cock.)
<i>Rh. chrysomeloides</i>		
Tribus Noviini		
<i>Novius cruentatus</i>	coccidophag aphidiphag	<i>Palaeococcus fuscipennis</i> Burm., Blattläuse, wahrscheinlich vorwiegend von Schildläusen
Unterfamilie Coccinellinae		
Tribus Coccinellini		
<i>Hippodamia tredecimpunctata</i>	aphidiphag	Blattläuse der Ufervegetation stehender Gewässer
<i>H. septemmaculata</i>	aphidiphag	
<i>Adonia variegata</i>	aphidiphag	Blattläuse der Krautschicht
<i>Semiadalia undecimnotata</i>	aphidiphag	<i>Aphis fabae</i> Scop., <i>Hyalopterus pruni</i> (Geoffr.), <i>H. pruni amygdali</i> (Blanch.), <i>Schizaphis graminum</i> Rond. <i>Hyalopterus pruni</i> (Geoffr.)
<i>Anisosticta novemdecimpunctata</i>	aphidiphag	
<i>Aphidecta oblitterata</i>	aphidiphag	versch. Adelgidae und Lachnidae, <i>Elatobium abietinum</i> (Walk.) <i>Aphis gossypii frangulae</i> Glov.
<i>Tytthaspis sedecimpunctata</i>	aphidiphag? mycophag	Mehltauipilze (Erysiphaceae)
<i>Adalia conglomerata</i>	aphidiphag?	versch. Adelgidae
<i>Adalia decempunctata</i>	aphidiphag	viele Blattlausarten
<i>A. bipunctata</i>	aphidiphag	viele Blattlausarten (bisher 7 essentielle Arten bekannt)
<i>Coccinella septempunctata</i>	aphidiphag	viele Blattlausarten (bisher 8 essentielle Arten bekannt)
<i>C. quinquepunctata</i>	aphidiphag	viele Blattlausarten
<i>C. undecimpunctata</i>	aphidiphag	Blattläuse der Krautschicht
<i>C. distincta</i>	aphidiphag	
<i>C. hieroglyphica</i>	aphidiphag	<i>Aphis callunae</i> Theob.
<i>Coccinula quatuordecimpustulata</i>	aphidiphag	<i>Medoralis nasturtii</i> (Kalt.), <i>Aphis frangulae gossypii</i> Glov., <i>Myzus persicae</i> (Sulz.)
<i>Synharmonia conglobata</i>	aphidiphag	Blattläuse auf Laubhölzern
<i>Harmonia quadripunctata</i>	aphidiphag	<i>Cinara</i> -Arten
<i>Myrrha octodecimguttata</i>	aphidiphag	

Arten		Nahrung
<i>Calvia quatuordecimguttata</i>	aphidiphag	Blattläuse und versch.
<i>Calvia quindecimguttata</i>	Psyllina	Blattflöhe
<i>Calvia quatuordecimguttata</i>	Chryso- melidae	junge Larven von <i>Melasoma aenea</i>
<i>Calvia quatuordecimguttata</i>	aphidiphag	viele Blattlausarten
<i>Myzia oblongoguttata</i>	aphidiphag	<i>Cinara pilicornis</i> (Htg.), <i>Dreyfusia piceae</i> (Ratz.)
<i>Anatis ocellata</i>	aphidiphag	Lachnidae, Adelgidae, Aphididae, Larven von Blattwespen und Schmetterlingen
Tribus Psylloborini		
<i>Halyzia sedecimguttata</i>	mycophag	Mehltaupilze (Erysiphaceae)
<i>Vibidia duodecimguttata</i>	mycophag	Mehltaupilze (Erysiphaceae)
<i>Psyllobora vigintiduopunctata</i>	mycophag	Mehltaupilze (Erysiphaceae)
Unterfamilie Epilachninae		
Tribus Epilachnini		
<i>Henose Epilachna argus</i>	phytophag	<i>Bryonia dioica</i> Jacq., <i>B. alba</i> L., auch andere Cucurbitaceae
Tribus Madaini		
<i>Subcoccinella viginti- quatuorpunctata</i>	phytophag	Papilionaceae ( <i>Medicago</i> , <i>Trifolium</i> ), Caryophyllaceae ( <i>Saponaria</i> , <i>Dianthus</i> , <i>Gypsophila</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Silene</i> ), Asteraceae ( <i>Dahlia</i> ), Chenopodiaceae ( <i>Beta</i> , <i>Chenopodium</i> , <i>Atriplex</i> )
<i>Cynegetis impunctata</i>	phytophag	Gramineae

Die Tabelle zeigt, daß Hauptnahrungsgruppen und systematische Kategorien der Marienkäfer in einigen Fällen übereinstimmen: es sind z. B. alle Vertreter der Epilachninae phytophag, die Stethorini grundsätzlich Spinnmilbenvertilger, die Psylloborini mycophag.

Entsprechend dieser Spezialisierung sind verschiedene morphologische Anpassungen vor allem an den Mundwerkzeugen entstanden (Abb. 8). Nahrungsspezialisierung findet man nicht nur bei höheren systematischen Einheiten (Unterfamilie, Tribus und Gattung), sondern auch bei einzelnen Arten, wobei zwischen den Extremen der Monophagie und Polyphagie alle möglichen Zwischenstationen vorkommen. Monophage Arten sind relativ selten (vielleicht ist *Coccinella hieroglyphica* als eine solche anzusehen). *Scymnus impe-  
xus* ist weitgehend auf *Dreyfusia piceae* spezialisiert und *Sc. suturalis* z. B. besonders an *Pineus*-Arten zu finden. Die meisten Coccinellidenarten bevorzugen mehrere Beutetierarten zu ihrer Ernährung, allerdings haben diese oft sehr unterschiedliche Bedeutung für den Marienkäfer.



Genauere Untersuchungen zeigten, daß die Spezialisierung auf eine bestimmte Nahrung bei den carnivoren Arten viel weiter gehen kann, als man bisher annahm. H o d e k fand, daß *Coccinella septempunctata* die auf Holunder lebende Blattlaus *Aphis sambuci* zwar verzehrt, daß diese aber eine schädliche Wirkung auf die Larvenentwicklung und die Fruchtbarkeit der Imagines hat. Die Mortalität kann bei künstlicher Fütterung mit *Aphis sambuci* 100 % betragen. Die Ursache der verheerenden Wirkung auf *Coccinella septempunctata* kann im Vorkommen eines Glykosids (Sambunigrin) liegen, welches in der Wirtspflanze der Blattlaus enthalten ist und mit den Blattläuskörpern von den Marienkäfern aufgenommen wird, in denen enzymatisch Blausäure von dem Sambunigrin abgespalten werden kann. Andererseits kann *Adalia bipunctata* ihre gesamte Entwicklung an *Aphis sambuci* durchlaufen, weil das Glykosid von ihr nicht gespalten wird.

Die weit verbreitete Annahme, daß das Beutetierspektrum der räuberischen Coccinelliden sehr breit sei und große taxonomische Einheiten umfasse, bedarf insofern einer Einschränkung, als der geschilderte Fall kein Einzelbeispiel ist, sondern schon jetzt mehrere toxische Blattläuse für verschiedene Marienkäfer bekannt sind. Allerdings kann der toxische Effekt auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt sein, da die Pflanzeninhaltsstoffe mitunter saisonabhängig auftreten. Für *Harmonia axyridis* ist beispielsweise nur die Frühjahrspopulation von *Aphis cracciphora* schädlich, die von Robinie stammt.

Man bezeichnet die zur Entwicklung einer Coccinellidenart unbedingt notwendige Nahrung als essentielle Nahrung. Von dieser hängen nach experimentellen Untersuchungen insbesondere die Fruchtbarkeit der einzelnen Coccinellidenarten, die Entwicklung der Larven und die Funktion der Ovarien und Hoden entscheidend ab. Zur Energiegewinnung wird außer der essentiellen Nahrung meist noch ein breites Spektrum anderer Beutetiere aufgenommen, die man als alternative Nahrung bezeichnet. Die Verträglichkeit der alternativen Beute für den Episiten kann von einem Optimum bis zum Auftreten toxischer Effekte — wie sie am Beispiel von *Coccinella septempunctata* dargestellt wurden — reichen. Auch das Spektrum der essentiellen Nahrung kann bei einigen Coccinellidenarten relativ breit sein, z. B. werden für *Coleomegilla maculata* Spinnmilben, Blattläuse und Getreidepollen angegeben. Diese Art war wegen ihres breiten Nahrungsspektrums die erste Coccinellidenart, die mit einer künstlichen Diät (Leber) gezüchtet wurde. Unterdessen gelang es verschiedenen Forschern, mit künstlicher Nahrung (Mischungen von Hefe, Honig, Agar, Weiselfuttersaft, Mineralen, Vitaminen u. a.) viele Marienkäferarten vollständig durchzuzüchten.

Tote Blattläuse ermöglichen die Entwicklung von Coccinellidenlarven nicht, während tief gefrostete Blattläuse, auch andere Insekten, etwa pulverisierte Drohnenlarven, von manchen Marienkäferarten angenommen werden und die Eiablage gestatten. Solche Versuche haben große Bedeutung für Massenzuchten von Coccinelliden.

Die Nahrungsmenge, die die einzelnen Larvenstadien und die Imagines verbrauchen, ist sehr unterschiedlich. Einige Autoren haben absolute Zahlen angegeben, die sich auf bestimmte Marienkäfer- und Beutetierarten sowie be-

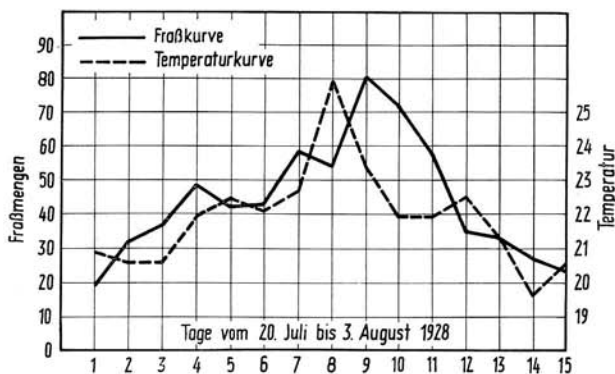


Abb. 42. Abhängigkeit der Nahrungsmenge von der Temperatur. Nach Jö h n n s s e n 1930

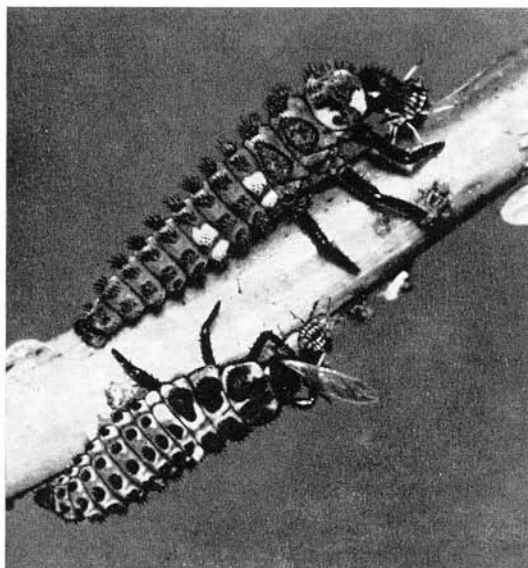
stimmte Umweltbedingungen beziehen. Da diese Zahlen außerdem meist im Labor ermittelt wurden, ist ihr allgemeiner Aussagewert relativ gering. Bei vielen aphidiphagen Coccinelliden beträgt der tägliche Nahrungsbedarf der Imagines etwa 100 Blattläuse, die Larven verbrauchen während ihrer Entwicklung 200 bis 600 Blattläuse, 60–70 % davon werden vom 4. Larvenstadium verzehrt. S u n d b y ermittelte die Zahl der je Larve vertilgten Blattläuse für *Coccinella septempunctata* mit 420. Sie schätzt, daß die Nachkommen eines Weibchens dieser Art 129 780 Blattläuse während einer Vegetationsperiode verzehren. Der Nahrungsverbrauch ist z. B. von der Populationsdichte der Beute abhängig. Bei einer großen Beutetierabundanz kann der Nahrungsverbrauch der Larven wesentlich höher sein als das für ihre Entwicklung notwendige Ernährungsminimum. Weiterhin ist der Nahrungsverbrauch mit der Außentemperatur korreliert: Temperatursteigerung erhöht die tägliche Nahrungsrate (Abb. 42). Wesentlich stärker als eine Temperaturerhöhung wirkt ein Temperaturwechsel. Eierlegende Weibchen benötigen wesentlich mehr Beutetiere als nichtlegende Weibchen oder gar Männchen.

Junge Coccinellidenlarven (Abb. 44) beißen gewöhnlich ihre Beute an und saugen den Inhalt aus, während die weiterentwickelten Larven ihre Nahrung vollständig zerkauen. Das Anbeißen und Aussaugen ist oft mit einem periodischen Rückfluß des Beutetierinhalts in den Beutetierkörper gekoppelt. Extraintestinale Verdauung ist für die meisten Coccinelliden die Regel.

Vor allem Blattlausarten mit langen Siphonen scheiden leimartige Exkrete aus, die den Coccinelliden besonders bei niedrigen Temperaturen die Mundwerkzeuge verkleben. Bei Deckelschildläusen hat die Körpergröße einen großen Einfluß auf die Synchronisation mit den Episiten, weil die ersten Larvenstadien der Coccinelliden nur die kleinsten Schildläuse verzehren können und verhungern müssen, wenn nur erwachsene Schildläuse vorhanden sind.

Imagines und Larven scheinen stets die gleiche Nahrung aufzunehmen. Sie entdecken ihre Beute erst bei direktem Kontakt. Die erwachsenen *Adalia* müssen mit den Maxillarpalpen die Blattlaus berühren, ehe sie diese als Beute erkennen (Abb. 45). Danach suchen sie in unmittelbarer Nähe weiter und ha-

Abb. 43. Larven von *Coccinella septempunctata* (oben) und *Adalia bipunctata*. Aufn. Förster



ben deshalb besonders bei Beutetierkolonien Erfolg. Sehr große Coccinellidenarten (z. B. *Anatis ocellata* und *Aiolocaria mirabilis*) können Beutetiere aus einer Entfernung von 2–3 cm optisch wahrnehmen, wodurch sich ihr Beutefindervermögen wesentlich erweitert. Infolge ihrer Körpergröße neigen sie

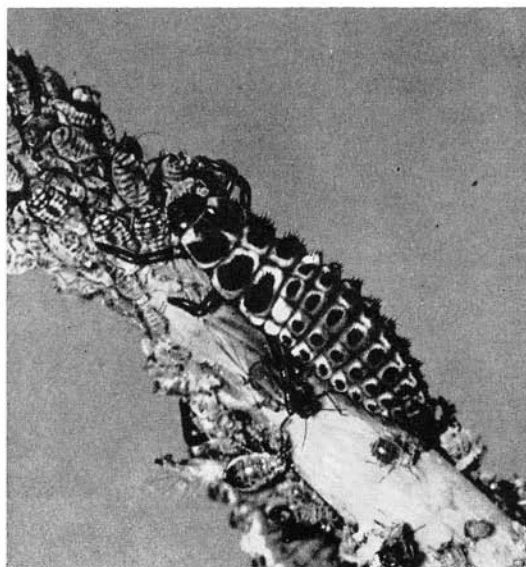


Abb. 44. Larve von *Adalia bipunctata* in Blattlauskolonie. Aufn. Förster

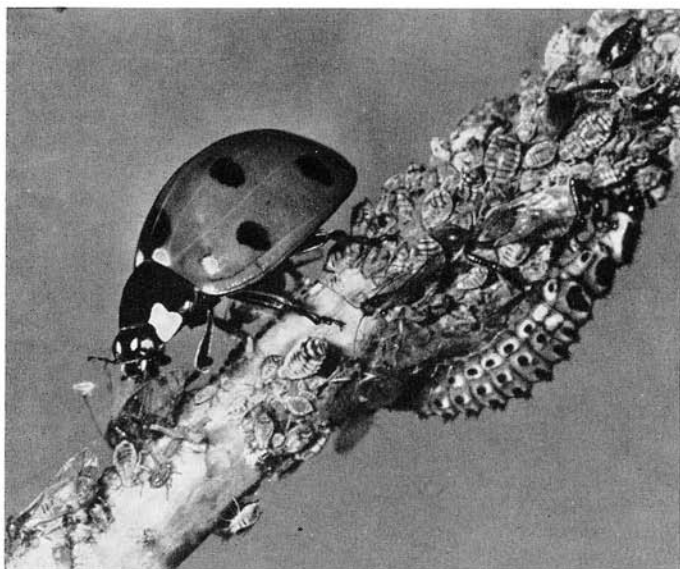


Abb. 45. *Coccinella septempunctata* (Imago) und *Adalia bipunctata* (Larve) in Blattlauskolonie. Aufn. Förster

außerdem zu Polyphagie und erschließen sich dadurch ein breiteres Beutetierspektrum.

Die jungen Larven sind positiv phototaktisch und negativ geotaktisch, jedoch sind Larven unter 24 Stunden Alter und ältere Larven gegen Ende ihrer Entwicklungszeit negativ phototaktisch. Die positiv phototaktischen Larven laufen nach oben und gelangen dadurch in Beutetierregionen.

Das Auffinden der Nahrung erfolgt bei großer Beweglichkeit der Larven zufällig unter Ausnutzung der photo- und geotaktischen Effekte. Darauf beruht auch das Verbleiben der Episiten in Beutetierkolonien bestimmter Größe. Für das 1. Larvenstadium ist das Beutefinden demzufolge am schwierigsten. Seine Überlebenschance erhöht sich durch das Vertilgen der noch nicht geschlüpften, vor allem der nicht fertilen Eier desselben Geleges (auch 10–12 % der fertilen Eier enden so). Es ist anzunehmen, daß dieser Kannibalismus gesetzmäßig ist, obwohl Experimente darauf hinweisen, daß dadurch die Aktivität der Larven und damit ihr Beutefindevermögen herabgesetzt wird. Andererseits genügen bei vielen Arten 2 verzehrte Eier zum Erreichen des 2. Larvenstadiums. Auch bei den phytophagen und mycophagen Arten kommt Eikannibalismus vor. Die meisten Arten der Chilocorinae, Scymninae und Hyperaspini legen ihre Eier einzeln und oftmals verborgen ab, so daß bei diesen Gruppen ein Eikannibalismus kaum vorkommen dürfte. Im Experiment hat man die gesamte Larvenentwicklung von *Coccinella septempunctata* durch ausschließliches Füttern mit den Eiern der gleichen Art ermöglicht. Die Entwicklungsrates war jedoch geringer als bei Kontrollzuchten mit Blattläusen.

## 8. Wirtschaftliche Bedeutung

### 8.1. Schadaufreten von Marienkäfern

In Mitteleuropa leben drei phytophage Marienkäferarten, von denen lediglich *Subcoccinella vigintiquatuorpunktata* als gelegentlicher Schädling an folgenden Kulturpflanzen beobachtet wurde: Luzerne, Klee, Kartoffel, Runkelrübe, Zuckerrübe, Nelken, Dahlien, Wicken. Außerdem lebt *Subcoccinella* noch an verschiedenen Wildpflanzen, die als Ausweichnahrung für die Arterhaltung eine bedeutende Rolle spielen.

Schäden durch diesen Marienkäfer sind vor allem aus Ländern mit wärmerem Klima bekannt, wo zwei, mitunter sogar drei Generationen im Jahr auftreten. Die bekanntesten Fraßschäden entstehen an Luzerne besonders in verschiedenen Mittelmeerländern und Kleinasien sowie an Zuckerrüben in Italien und der Türkei. Seltener werden Schäden aus nördlicheren Ländern gemeldet (z. B. an Runkelrüben und Klee in Dänemark).

Eine bedeutende Rolle hat *Subcoccinella* als Schädling an Gartennelken und Dahlien gespielt, weswegen sich in der Pflanzenschutzliteratur auch der Name „Nelkenmarienkäfer“ eingebürgert hat. Nelkenkulturen können durch den Käferfraß sehr stark geschädigt werden, da der Verkaufswert der Nel-

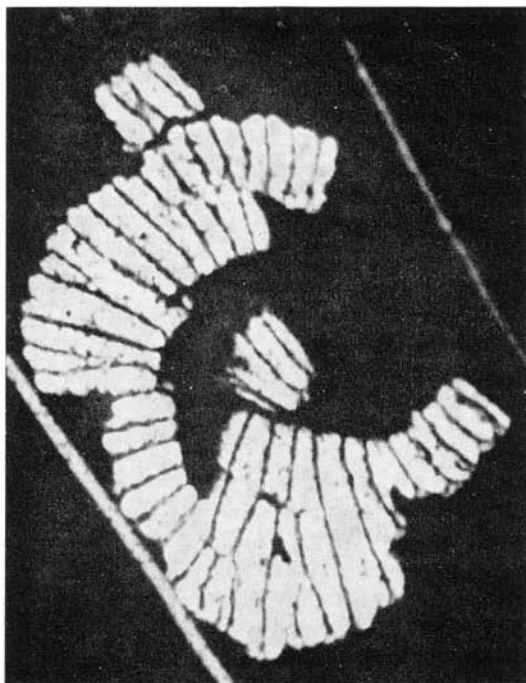


Abb. 46. Fraßbild von *Subcoccinella vigintiquatuorpunktata*. Aufn. Sedlag

ken aufgrund der weißlich werdenden Trockenflächen der sehr charakteristischen Fraßstellen sinkt (Abb. 46).

Aus der alten Gattung *Epilachna* sind einige Arten als Schädlinge verschiedenster Kulturpflanzen in tropischen und subtropischen Ländern bekannt (s. Tabelle). Die wichtigste der in der Tabelle genannten Arten dürfte *Epilachna varivestis* (Mexican bean beetle) sein (Abb. 47). Dieser Käfer ist der

Coccinellidenart	geschädigte Kulturpflanze	Befallsgebiet
<i>Epilachna argus</i>	Melonen	Spanien, Mitteleuropa
<i>E. chrysomelina</i>	Cucurbitaceen, besonders Melonen und Kürbisse	vom Mittelmeergebiet bis Turkestan und nach Südafrika
<i>E. vigintioctomaculata</i>	Solanaceen, Cucurbitaceen, Leguminosen, Kartoffeln, Eierfrüchte, Tabak, Kirschen	Ostasien, Japan, Australien
<i>E. similis</i>	Mais, Sorghum, Eleusine, Roggen, Weizen, Gerste, seltener Kartoffeln und Baumwolle	Ost- und Südostafrika
subsp. <i>tellini</i>	Weizen und Gerste	Hochland von Äthiopien
<i>E. canina</i>	Kartoffeln, Tomaten, Spinat, Bohnen, Sesam	Ost- und Südafrika
<i>E. hirta</i>	Baumwolle, Mais, Kartoffeln, Momordica	Ostafrika
<i>E. vigintioctopunctata</i> u. var. <i>sparsa</i>	Cucurbitaceen, Solanum melongena, Tomaten, Luzerne, Gemüse, Tabak, Kartoffeln	Indien, Sri Lanka, Ostasien, Japan, Malayischer Archipel, Australien, Djava
<i>E. dodecastigma</i>	Spanischer Pfeffer, Cucurbitaceen	Ostasien
<i>E. admirabilis</i>	Luffa und andere Cucurbitaceen	Japan
<i>E. indica</i>	verschiedene Gemüsearten	Südasien
<i>E. punctipennis</i>	Sonnenblumenblätter	Ostafrika
<i>E. pavonia</i>	Kartoffeln	Madagaskar
<i>E. guttatopustulata</i>	Kartoffeln	Australien
<i>E. paenulata</i>	Cucurbitaceen	Argentinien
<i>E. cacica</i>	Kürbisarten	Brasilien
<i>E. borealis</i>	Kürbisgewächse	Nordamerika
<i>E. varivestis</i>	Bohnen, auch an <i>Crotolaria</i> , Luzerne, Erdnüssen, in einem Fall an Roggen, der Bohnenbeständen benachbart war	USA, Mexiko, Süd-Kanada
<i>Verania</i> -Arten	Kulturgräser, besonders Mais	Djava

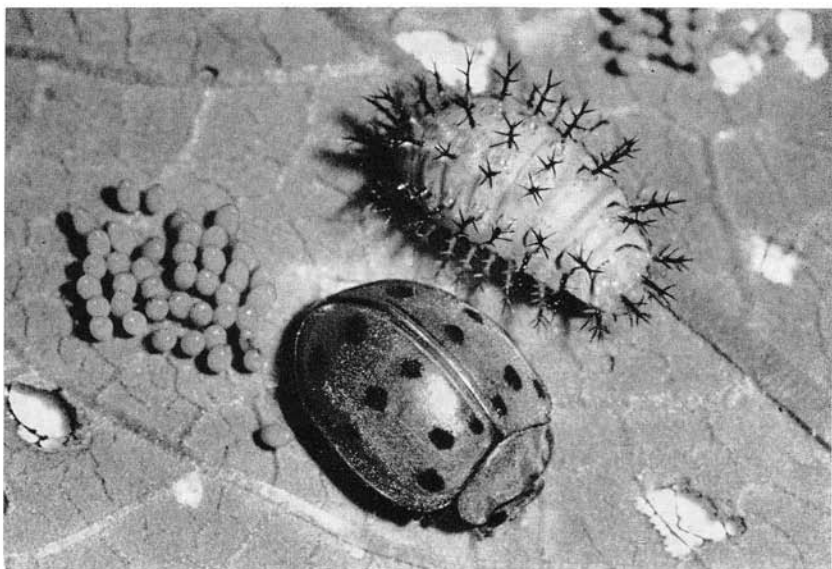


Abb. 47. *Epilachna varivestis*, Imago, Larve, Eigelege. Aufn. Herrmann und Harten

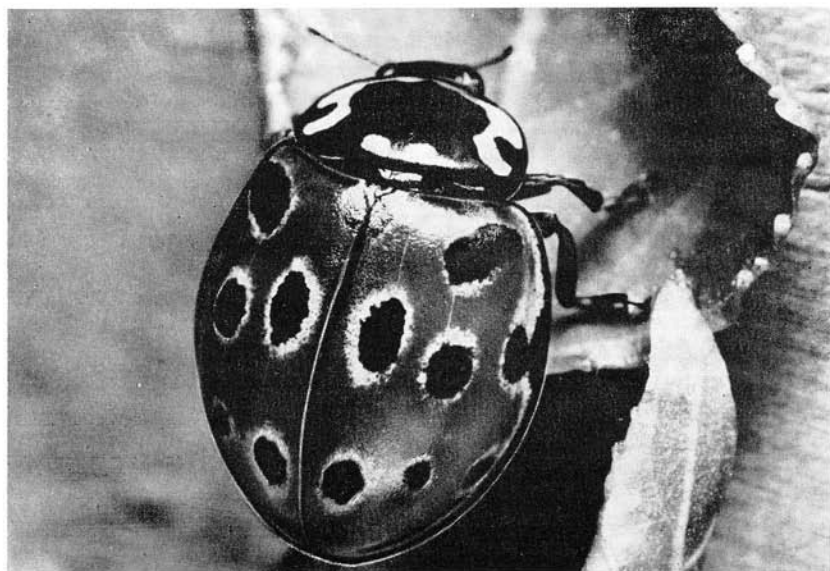


Abb. 48. *Anatis ocellata*. Aufn. Klausnitzer



Abb. 49. *Coccidula scutellata*. Aufn. Klausnitzer

bedeutendste Bohnengroßschädling in Mexiko, den USA und den südlichen Teilen Kanadas. Er befällt alle Bohnensorten, besonders Buschbohnen, die er, vor allem als Jungpflanzen, durch Blattfraß schädigt. Er vermehrt sich sehr rasch; es können bis zu vier Generationen im Jahr auftreten. Die Eizahl je Weibchen beträgt bis zu 650 Stück. Man hat den Käfer mit verschiedenen Mitteln großflächig zu bekämpfen versucht, insbesondere durch Chemikalien und Anbaumaßnahmen. Der Versuch einer biologischen Bekämpfung mit der Tachinide *Paradexodes epilachnae* scheiterte daran, daß der Parasit in den USA nicht heimisch werden kann. Neuerdings wendet man Chemosterilantien (z. B. Apholat) an, mit denen die Männchen von *Epilachna varivestis* sterilisiert werden, um die Population entscheidend zu beeinflussen. Apholat ist eine alkylierende Substanz mit zytostatischer Wirkung, die die Samenzellbildung blockiert und damit die Fruchtbarkeit ausschaltet.

Eichler 1971 und andere beobachteten, daß Marienkäfer gelegentlich Menschen anfliegen und in die Haut beißen.

## 8.2. Coccinelliden als Episiten von Schadinsekten

Viele Marienkäferarten sind spezifische Vertilger von Schildläusen, Blattläusen (Abb. 48–50) und Milben. Durch ihre hohe Suchaktivität, die Besiedlung aller Lebensstätten der betreffenden Beutetiere, ihre meist hohe ökologische Potenz und die Möglichkeit der Massenzucht sind einige Arten bei der Einschrän-



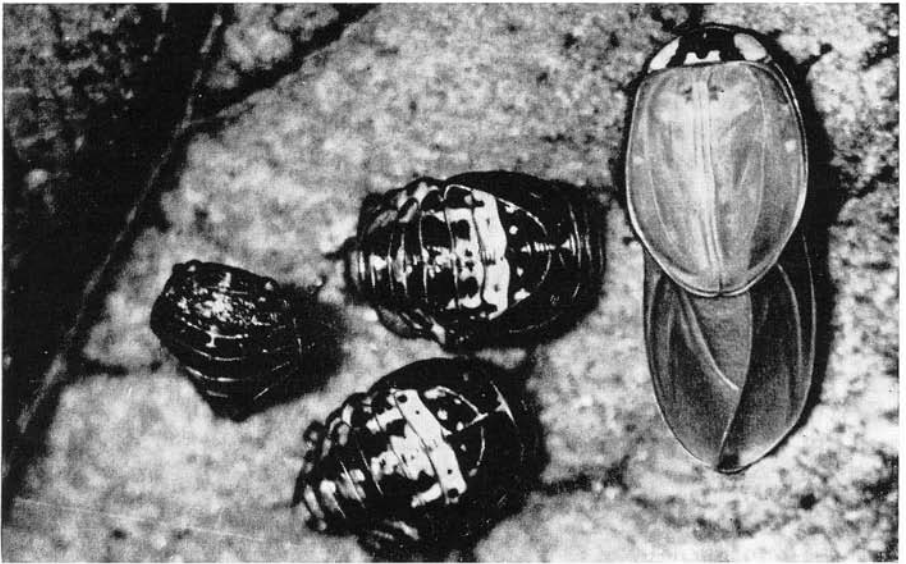


Abb. 50. *Adalia bipunctata*, Puppen und frisch geschlüpfte Imago. Aufn. Förster

kung der Beutetierpopulationen sehr wirksam. Ein weiterer Vorteil ist die geringe Spezialisierung hinsichtlich der alternativen Nahrung bei vielen Coccinelliden, so daß bei sprunghafter Abnahme der Wirtstierhäufigkeit die Epititen mit Auswechnahrung überleben können. Manche Coccinellidenarten können ihre Vermehrungsrate den Veränderungen der Beutetierhäufigkeit anpassen. Spezielle Forschungen haben ergeben, daß das absolute Wachstum der Marienkäferpopulationen für die Wirksamkeit gegen Blattläuse nicht so entscheidend ist wie das Verhältnis zwischen der wirtschaftlich tragbaren Blattlauszahl an der betreffenden Kulturpflanze und der Beutetierzahl, die nötig ist, damit die Coccinelliden überhaupt in dem betreffenden Habitat verbleiben. Unterschreitet die Beutetierdichte eine bestimmte artspezifische Zahl, so wandern die Marienkäfer ab. Die Kenntnis der Größe dieser Schlüsselfaktoren ist für die Beurteilung der wirtschaftlichen Bedeutung jeder Marienkäferart wichtig. Genaue Kenntnisse haben wir aber nur von wenigen Arten, z. B. *Hippodamia convergens*, *Stethorus punctillum*, *Scymnus minimus*. Die Wirksamkeit der Marienkäfer ist bei gruppenweise lebenden Beutetieren besonders hoch und kann sich durch bestimmte Verhaltensweisen der eierlegenden Weibchen noch weiter erhöhen. Bekannt ist dies von *Rodolia cardinalis*, deren Weibchen jeweils ein Ei zu einem weiblichen Beutetier legen, an dessen Eiern sich dann die Larve des Epititen entwickelt, ohne daß eine Beutesuche nötig ist.

Gelegentlich wurde die Rolle der Marienkäfer unabsichtlich demonstriert: Durch Insektizidbehandlung gegen verschiedene Schadinsekten vernichtete

man auch die natürlichen Feinde von Obstbaumspinnmilben und Kartoffelblattläusen, darunter die Marienkäfer, und es kam zu einer Massenvermehrung dieser eigentlich sekundären Schädlinge. Ohne Zweifel haben die Coccinelliden einen entscheidenden Einfluß auf die Populationsentwicklung ihrer Beutetiere. Die Nützlichkeit der Marienkäfer läßt sich jedoch nur schwer berechnen, weil sich alle Faktoren sowohl auf die Beutetiere als auch die Episiten auswirken. Temperaturerhöhung bewirkt gleichzeitig eine raschere Vermehrung der Blattläuse wie auch eine Erhöhung des Nahrungsverbrauchs der Coccinelliden. Beispielsweise erzeugt ein Weibchen der Erbsenblattlaus im Experiment unter 10 °C mehr Junge und bei höherer Temperatur weniger, als von einer unter gleichen Bedingungen gehaltenen *Coccinella septempunctata* vertilgt werden können. Der höhere Nahrungsbedarf des Marienkäfers überdeckt demnach die Erhöhung der Vermehrungsrate des Beutetiers.

Die Effektivität der Coccinelliden ist am ehesten durch einen Vergleich ihrer Populationsentwicklung mit der der Beutetiere abzuschätzen. Eine isolierte Betrachtung der Marienkäfer ist in solchem Zusammenhang nicht gerechtfertigt, vielmehr müssen alle Glieder des Blattlausfeindkreises berücksichtigt werden. Das Wort „Feinde“ sollte man eigentlich vermeiden, weil die Coccinelliden und auch die anderen Episiten und Parasiten für die Blattläuse nützlich sein können, indem sie eine Überbevölkerung samt ihrer schädlichen Folgen (z. B. Pilzkrankheiten) verhindern können. Vom ökonomischen Aspekt her ist die absolute Beutetierreduktion nicht so wichtig, wie die Verhinderung des Überschreitens einer wirtschaftlich vertretbaren Schadschwelle der Aphen. Leider wird die Wirksamkeit der Coccinelliden durch verschiedene Faktoren stark herabgesetzt, so daß ein Überschreiten der Schadschwelle von ihnen oft nicht verhindert werden kann. Wichtige Begrenzungsfaktoren sind eine niedrige Beutetierzahl im Vorjahr, das geringe Überleben der Coccinelliden unter extremen abiotischen Bedingungen, der Einfluß ihrer Parasiten (Parasitierungsgrad kann sehr hoch sein: von *Homalotylus* an der Schwarzmeerküste 90–95 % *Chilocorus bipustulatus* befallen, in Indien fast 100 % bei *Rodolia cardinalis*, in Frankreich 60 % von *Adalia bipunctata* mit *Tetrastichus* parasitiert) und Episiten und der Effekt des angrenzenden Habitats. Vielfach ist die ökologische Potenz der Marienkäfer kleiner als die ihrer Beutetiere. Daran liegt es, daß importierte Coccinelliden, besonders an den Grenzen des Verbreitungsgebiets ihrer Wirte, mitunter versagen.

Arten mit geringer ökologischer Potenz sind am anfälligsten, während solche mit höherer ökologischer Potenz wesentlich plastischer sind und unsere Wünsche besser erfüllen. Die höchste Wirksamkeit entfaltet ein Komplex mehrerer Coccinellidenarten mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen kombiniert mit anderen Blattlausfeinden. Größer als gegen Blattläuse sind die Möglichkeiten des Einflusses von Coccinelliden auf Schildläuse. Die Anpassungen an den Wirt sind bei den Schildlausvertilgern sichtlich weiter fortgeschritten. Bestimmte Coccinellidenarten können Schildläuse sehr lange Zeit, theoretisch fast unbegrenzt, unterhalb der Schadschwelle halten, weil ihre Fruchtbarkeit und Entwicklungsgeschwindigkeit mit der der Beute in idealer Weise koinzidiert.

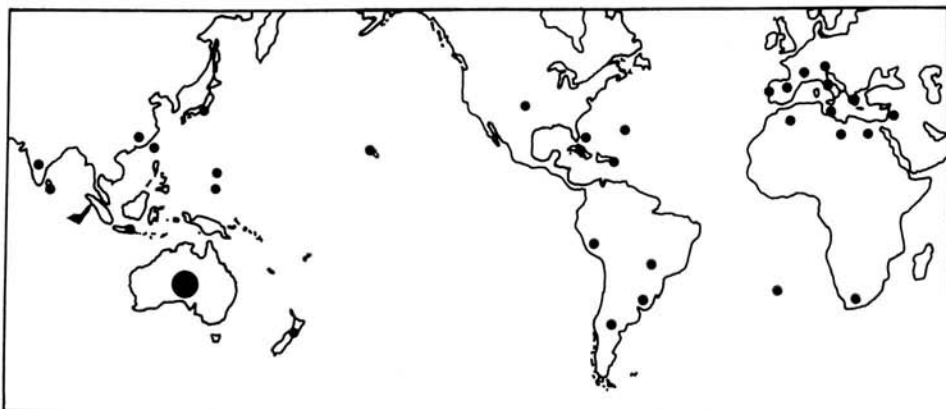


Abb. 51. Die Ausbreitung des australischen Marienkäfers *Rodolia cardinalis* durch den Menschen. Verändert nach Franz 1961

Seit langem versucht der Mensch mit verschiedenen Methoden – von denen die wichtigsten hier erwähnt seien – die Coccinelliden in ihrer Wirksamkeit gegen Schildläuse, Blattläuse und Spinnmilben zu unterstützen.

Schon Linné hat 1752 in einer Vorlesung auf die Möglichkeit einer biologischen Schädlingsbekämpfung hingewiesen. Bereits 1816 empfahlen Kirby und Spence Massenzuchten von Coccinelliden mit dem Ziel, diese gegen Blattläuse anzuwenden. Die erste tatsächlich durchgeführte Maßnahme einer biologischen Bekämpfung mit Coccinelliden war der 1874 erfolgte Export von *Coccinella undecimpunctata* aus England nach Neuseeland zur Bekämpfung von Blattläusen. Während diese Maßnahme kaum von sich Reden machte, gilt die 1889 erfolgte Einbürgerung des aus Australien stammenden und dort seltenen Marienkäfers *Rodolia cardinalis* in Kalifornien als erster großer Erfolg der biologischen Schädlingsbekämpfung überhaupt. Da dieser Import für die Geschichte der angewandten Entomologie so überaus bedeutsam ist, soll in Form einer Zeittafel Vorgeschichte und Ablauf dieser Maßnahme dargestellt werden.

Jahreszahl	Ereignisse
1869?	Einschleppung der Schildlaus <i>Icerya purchasi</i> von Australien nach Kalifornien
1872	Erstes Auftreten auf Orangenbäumen
1881	Vorschlag, nützliche Insekten zur Bekämpfung dieser Schildlaus einzuführen
1883	<i>Icerya purchasi</i> wird ein ernster Schädling der Citrus-Kulturen, der Anbau ist in Frage gestellt

Jahreszahl	Ereignisse
1888	Im Auftrag des Bureau of Entomology reist Albert Koebele nach Australien
1888	Der australische Entomologe F. S. Crawford sendet eine Fliege nach Kalifornien, die er als Parasit der Schildlaus festgestellt hatte ( <i>Cryptochaetum iceryae</i> )
1888—89	Koebele sammelte etwa 12 000 Individuen der parasitischen Fliege und sendet diese nach Kalifornien
15. 10. 1888	Koebele stellte in einem Garten in Nord-Adelaide <i>Rodolia cardinalis</i> als Feind von <i>Icerya purchasi</i> fest
30. 11. 1888	Erste Sendung von <i>Rodolia cardinalis</i> (28 Stück) nach Kalifornien, der weitere (44 und 57 Exemplare) folgten
1889	Die 129 Exemplare wurden unter einem Zelt auf einen mit <i>Icerya purchasi</i> besetzten Baum gebracht. Anfang April waren alle Schildläuse aufgefressen. Danach künstliche Ausbreitung von <i>Rodolia cardinalis</i> in Kalifornien. Die Ansiedlung gelang in fast allen Fällen
1890	Erfolgreiche Einbürgerung von <i>Rodolia cardinalis</i> auf Hawaii durch Koebele
1891—92	Zweite Reise Koebeles nach Australien. Er fand eine weitere <i>Rodolia</i> -Art als Feind von <i>Icerya purchasi</i> : <i>Rodolia koebelei</i> . Des weiteren entdeckte er als Schildlausfeind <i>Cryptolaemus montrouzieri</i> und sandte Material nach Kalifornien
1892	Einführung von <i>Rodolia koebelei</i> in Kalifornien. Diese Art erwies sich ebenfalls als sehr wirksam zur biologischen Bekämpfung der Schildlaus
1892	Die Citrus-Kulturen in Kalifornien waren praktisch von ihrem Schädling frei, insbesondere durch die Einwirkung von <i>Rodolia cardinalis</i>
1936	<i>Rodolia cardinalis</i> ist in 40 Ländern (u. a. Neuseeland, Kuba, Guatemala, Peru, Brasilien, Uruguay, Argentinien, Chile, Hawaii, Japan, Südafrika, Ägypten, Algerien, Marokko, Türkei, Griechenland, Italien, Schweiz, Südfrankreich, Spanien) eingeführt worden, in 32 hat sie sich eingebürgert (Abb. 51)

*Cryptolaemus montrouzieri* ist heute genau wie *Rodolia cardinalis* in sehr vielen Ländern eingeführt worden. Im Gegensatz zu *Rodolia* muß *Cryptolaemus* durch Massenzuchten ständig vermehrt und anschließend ausgesetzt werden. Man züchtet diese Art an Schildläusen der Gattung *Pseudococcus* an Kartoffelkeimen. Dieses Verfahren ist außerordentlich billig, so daß die Massenzuchten wirtschaftlich sind. In der Mitte der zwanziger Jahre wurden in Kalifornien über 42 Mill. Käfer in Insektarien gezüchtet und ausgesetzt. Franz 1961 gibt an, daß 1918 75 Mill. *Chryptolaemus* und insgesamt seit 1916 mehr als 0,5 Milliarden in Kalifornien gezüchtet und freigelassen wurden. Bei

den sehr erfolgreichen Arten *Rodolia cardinalis* und *Cryptolaemus montrouzieri* genügt es, wenn man je 10 Imagines als Stammkolonie aussetzt.

Die weitere Verbreitung der importierten Coccinellidenarten geschah in der Regel von Kalifornien aus und hatte meist auf Inseln (z. B. Hawaii, Fidschiinseln, Neuseeland) durch die Abgeschlossenheit des Territoriums (auch für Kalifornien läßt sich eine „Inselwirkung“ annehmen) besonders großen Erfolg.

Gegen die Kokospalmschildlaus (*Aspidiotus destructor*), die 1905 auf den Fidschiinseln eingeschleppt wurde und dort außerordentlichen Schaden außer an Kokospalmen auch an Bananen und 20 weiteren Wirtspflanzen hervorrief, konnte mit dem Import mehrerer Coccinellidenarten ein entscheidendes Gegengewicht geschaffen werden, und heute ist der Schaden dieser Schildlaus auf ein wirtschaftlich vertretbares Maß herabgedrückt.

Es kann vor allen Dingen bei Importen auf Inseln dazu kommen, daß sich die Episiten selbst ausrotten, nachdem sie die Population ihrer Beutetiere zerstört haben und Ersatznahrung nicht vorhanden ist. Das größte Problem bei der Herstellung einer Dauerwirkung von importierten Marienkäfern ist der Aufbau eines abgepufferten biozönotischen Konnexes, in dem die Populationsentwicklung des Episiten und der Beute übereinstimmt und am Rande einer wirtschaftlich vertretbaren Beutedichte liegt. Die hier genannten, sehr durchschlagenden Erfolge des Coccinellidenimportes dürfen nicht darüber hinwegtäuschen, daß es sehr viele Fehlschläge gerade auf diesem Gebiet gegeben hat. Franz schreibt, daß von etwa 390 aus allen Teilen der Erde nach den USA importierten Parasiten- und Episitenarten nur 95 beständig heimisch wurden.

Im Weltkatalog von de Bach sind unter den „Fällen von biologischer Bekämpfung von Schadinsekten durch importierte entomophage Insekten“ 40 Schildlaus- und 7 Blattlausarten genannt. Dabei spielen Coccinelliden nur als Schildlausfeinde eine größere Rolle.

In den letzten Jahren wurde *Hippodamia convergens* aus Kalifornien nach Polen importiert und *Harmonia axyridis* sowie *Aiolocaria mirabilis* aus den fernöstlichen Teilen der Sowjetunion nach den mittelasiatischen Unionsrepubliken übertragen.

Ein Sonderfall des Einsatzes von Coccinelliden ist ihre Verwendung zur Bekämpfung von Schildläusen in Gewächshäusern, wo man z. B. *Cryptolaemus montrouzieri* und *Ezochomus flavipes* mit großem Erfolg einsetzte. *Stethorus punctillum* wurde gegen Spinnmilben (*Tetranychus urticae*) an Wein und Obst unter Glas in den Niederlanden gemeinsam mit Raubmilben sehr wirksam.

Neben den Importen können mit der künstlichen Verbreitung von einheimischen Arten innerhalb ihres Areals gewisse Erfolge erzielt werden. Als klassisches Beispiel dafür gilt die Nutzung der Aggregationen von *Hippodamia convergens*. Diesen Marienkäfer sammelte man in seinem Winterquartier in Kalifornien in großen Massen und brachte ihn bis zum Ende der Winterruhe an geeignete niedriger gelegene Stellen. Von dort wurden die Käfer im Frühjahr an die kalifornischen Farmer verteilt (im Jahr bis zu 75 Mill. Stück). Jedoch war der Nutzen dieser hoffnungsvollen Transaktionen

außerordentlich gering, weil sich die *Hippodamia convergens* unmittelbar nach ihrem Aussetzen rasch über weite Gebiete verteilen, so daß ein Nutzen bei der Unterdrückung örtlicher Blattlausmassenvermehrungen fast nie eintrat.

In der Sowjetunion werden ähnliche Maßnahmen gegen einen Rüsselkäfer (*Hypera postica*) an Luzerne und Baumwolle durchgeführt. Man sammelt in den Winterquartieren *Brumus octosignatus* und *Semiadalia undecimnotata*, die nach ihrer Aussetzung eine größere Ortstreue zeigen als *Hippodamia convergens*, bei dem man diese neuerdings durch Fütterung mit künstlicher Nahrung zu erzielen versucht. Auch kann man die Coccinelliden vor dem Aussetzen hungern lassen.

Gegen die an Tee schädliche Schildlaus *Chloropulvinaria floccifera* wird in der Georgischen SSR *Hyperaspis campestris* in Massen von Bäumen gefangen und auf die Teeplantagen überführt. In der Kasachischen SSR hat man mit gutem Erfolg auf Feldern gesammelte *Adalia bipunctata* und *Coccinella septempunctata* in Obstgärten zur Blattlausbekämpfung gebracht.

Das erste Beispiel für eine integrierte Bekämpfung waren Maßnahmen gegen *Thereoaphis maculata* in Kalifornien, die einen großen Erfolg hatten, weil alle Voraussetzungen erfüllt waren, die für eine integrierte Bekämpfung nötig sind. Dazu gehören besonders die gründliche Kenntnis des gesamten Epititen- und Parasitenkomplexes der zu bekämpfenden Tierart und deren Populationsdynamik einschließlich der sie bestimmenden Faktoren. Zu beachten sind außerdem Konkurrenzercheinungen zwischen einzelnen Gliedern des Feindkreises. *Rodolia cardinalis* ist überall dort, wo er optimale Umweltbedingungen findet, der dominierende Gegner der Schildlaus *Icerya purchasi*. Versagt er aus irgendeinem Grund, ist sofort sein Hauptkonkurrent, der überall in geringer Zahl mit da ist, im Übergewicht. In unserem Beispiel ist dies eine parasitische Fliege (*Cryptochaetum iceryae*), die ebenfalls aus Australien eingeführt wurde.

Bei chemischen Bekämpfungsmaßnahmen sollte eine weitgehende Schonung der Coccinelliden angestrebt werden, die oft schon durch die Wahl eines günstigen Bekämpfungszeitpunkts erreicht werden kann.

Eine weitere Maßnahme bei integrierter Bekämpfung ist die Gestaltung des Unterwuchses von Baumkulturen. Entscheidend ist schließlich der Zeitpunkt, an welchem man den Unterwuchs durch Kultivierungsmaßnahmen zerstört, um ein „Aufbaumen“ der Marienkäfer zu erreichen. Nicht zu unterschätzen ist außerdem die Rolle des an die Kulturfläche angrenzenden Habitats als Refugium für Epititen und Parasiten besonders nach einer Insektizidbehandlung.

Man kann künstliche, unter Umständen transportable Überwinterungsorte schaffen, die den gezielten Einsatz der Marienkäfer erleichtern. Für *Semiadalia undecimnotata*, *Rodolia cardinalis*, *Cryptolaemus montrouzieri* und *Chilocorus kuwanae* wurde dies bereits erprobt.

Um Coccinelliden-Populationen nach Absinken der Populationsdichte des Beutetiers aufrechtzuerhalten, sind Versuche unternommen worden, durch künstliche alternative Nahrung steuernd einzugreifen.

Y a k h o n t o v kreuzte *Coccinella septempunctata* verschiedener Herkunft

und erreichte in der 1. Generation eine Erhöhung der Fruchtbarkeit und des Beutetierverbrauchs, die jedoch schon in der 2. Generation wieder zurückging, so daß die praktische Anwendbarkeit dieses wahrscheinlich als Heterosis-Effekt zu deutenden Phänomens fraglich ist.

Auch mit den Methoden der Auslesezücht wird versucht, die Qualität der Episiten zu verbessern. Beispielsweise arbeitet man an der Zucht eines kälteresistenten Stamms von *Lindorus lophantae*, um das Einsatzgebiet dieser Art erweitern zu können.

## 9. Natürliche „Feinde“

### 9.1. Parasiten

Wie die meisten anderen Insekten haben auch die Marienkäfer spezifische Parasiten (Abb. 52), deren Spezialisierung in zwei Richtungen geht. Erstens gibt es Anpassungen an systematische Gruppen und zweitens an das Entwicklungsstadium.

Eine Parasitierung von Eiern der carnivoren paläarktischen Arten ist bisher trotz intensiver Untersuchungen nicht bekannt geworden. Die Eier vieler anderer Insektenarten werden von Hautflüglern aus mehreren Familien parasitiert (z. B. Trichogrammatidae, Mymaridae und Encyrtidae). Von der Größe

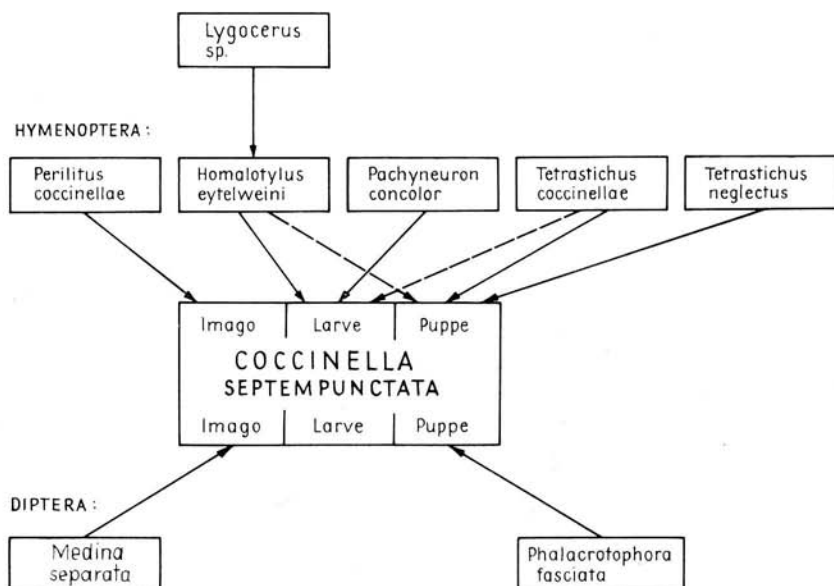


Abb. 52. Schema des Parasitenkreises von *Coccinella septempunctata*, unterbrochene Linien = fakultative Beziehungen. Orig.



Abb. 53. Schlüpfende Larven von *Adalia bipunctata*. Aufn. Förster

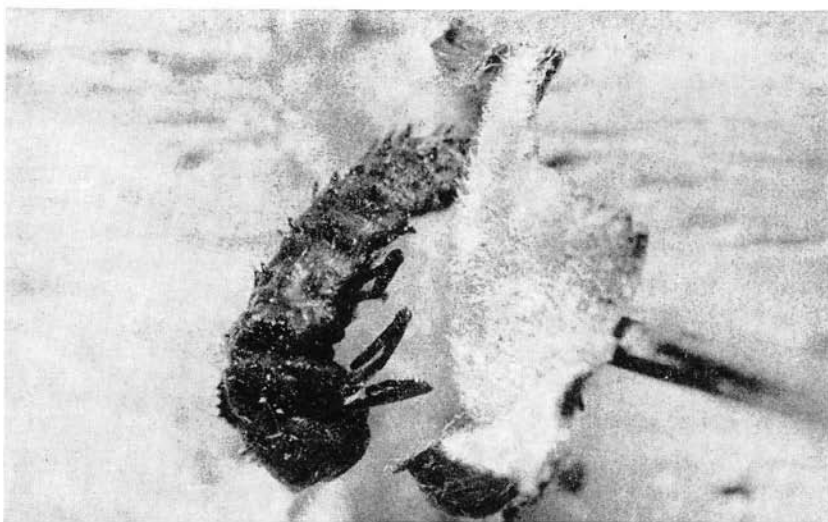


Abb. 54. Von *Homalotylus eytelweini* parasitierte Coccinellidenlarve. Aufn. Klausnitzer



her sind die Eier der Coccinellidae ohne weiteres zur Parasitierung geeignet, und aus den Eiern verschiedener *Epilachna*-Arten sind Eiparasiten (*Tetrastichus ovulorum* und *Ooencyrtus johnsoni*) bekannt. Der Eikannibalismus der zuerst schlüpfenden Larven könnte für das Fehlen von Parasiten im Zusammenhang mit der Schlupfverzögerung parasitierter Eier, die oft vorkommt, verantwortlich sein. Vielleicht liegen auch physiologische Ursachen vor.

Besonders charakteristische Parasiten des Larvenstadiums sind Encyrtiden der Gattung *Homalotylus*, von der 3 Arten als Coccinellidenparasiten bekannt sind. Unbekannt ist bisher, welches Larvenstadium von ihnen belegt wird. Aus einer von *Homalotylus eytelweini* parasitierten Larve schlüpfen mehrere Erzwespen.

Zunächst ist den Marienkäferlarven ihre Parasitierung nicht anzumerken. Sie hängen sich genau wie die unparasitierten mit dem Hinterende zur Verpuppung fest, jedoch wird keine Puppe gebildet. Die parasitierten Larven trocknen ein (Abb. 54), und nach einer gewissen Zeit schlüpfen die *Homalotylus*, wobei sich jeder Parasit ein eigenes Schlupfloch beißt. Das Wirtsspektrum der Gattung *Homalotylus* umfaßt nach bisheriger Kenntnis die Coccinellini, Psylloborini, Chilocorini, Scymnini und Platynaspini. Mitunter werden die Larven von *Homalotylus eytelweini* durch eine weitere Hymenopterenart (Gattung *Lygocerus*, Familie Ceraphronidae) parasitiert (Hyperparasitismus).

Außer den 3 *Homalotylus*-Arten leben noch andere Hautflügler in Coccinellidenlarven, z. B. *Pachyneuron concolor*, *P. siculum* (vielleicht als Hyperparasit) sowie *Tetrastichus sempronius* und *T. epilachnae*. Durch die zuletzt genannte Art wurden bis zu 36 % der Larven einer ihrer Wirte (*Subcoccinella vigintiquatuor punctata*) befallen.

*Tetrastichus coccinellae* parasitiert die Puppen und auch die Larven der Coccinellini und Chilocorini. Aus jeder parasitierten Puppe schlüpfen mehrere *Tetrastichus*-Individuen (Gregärparasitismus).

Aus 1111 in Dresden gesammelten Puppen von *Adalia bipunctata* schlüpfen 963 Imagines des Wirts, aus 45 Puppen 90 *Phalacrotophora berolinensis* und aus 103 Puppen 976 *Tetrastichus neglectus* (733 Weibchen und 121 Männchen), also 9,5 Parasiten je Wirtspuppe. *Tetrastichus neglectus* lebt außer bei den Coccinellini noch bei Scymnini und Chilocorini.

Ausschließlich die Puppen der Scymnini befällt *Metastenus concinnus* (Hymenoptera, Pteromalidae).

Die meisten Arten der Fliegenfamilie Phoridae leben von faulenden Stoffen, nur wenige Vertreter (z. B. die Gattung *Phalacrotophora*) sind obligatorische Parasiten, *Phalacrotophora fasciata* und *Ph. berolinensis* sind in Mitteleuropa als Puppenparasiten der Coccinellidae bekannt. Die Weibchen beider Arten legen an kurz vor der Verpuppung stehende Coccinellidenlarven (Praepupa) und außerdem an frische Puppen (meist unter die Flügelscheiden) ihre Eier ab. Die Eiablage der Parasiten hindert die verpuppungsreifen Larven zunächst offenbar nicht an ihrer Weiterentwicklung, denn die Verpuppung erfolgt noch normal. In der Puppe entwickeln sich die Fliegenlarven in wenigen Tagen. Sie verlassen dann ihren Wirt, fallen auf den Boden und verpuppen sich dort.

Die Puppen beider *Phalacrotophora*-Arten sind sehr charakteristisch gebaut, vor allem fallen zwei Thoracalhörner an ihnen auf.

174 Puppen von *Anatis ocellata* aus der Dresdner Heide ergaben 117 *Phalacrotophora berolinensis*, die aus 14 Wirtspuppen schlüpften (Parasitierungsgrad 8 ‰). Je *Anatis*-Puppe schlüpften im Mittel 8,4 *Phalacrotophora*.

Selbst die Imagines werden von Entomoparasiten befallen. Relativ bekannt ist der weltweit verbreitete Imaginalparasit *Perilitus coccinellae*, der die Marienkäfer wahrscheinlich im Spätsommer und Herbst meist mit vielen Eiern (Superparasitismus) belegt (beobachtet bis 47 Stück). Während des 1. der vier Larvenstadien töten sich die Larven mit ihren Mandibeln gegenseitig ab, so daß nur eine Larve übrigbleibt. Gemeinsam mit dem Marienkäfer überwintert die Parasitenlarve. Erst im zeitigen Frühjahr verläßt sie den Wirt, wahrscheinlich zu dem Zeitpunkt, wenn dieser mit der Nahrungsaufnahme begonnen hat. Sie verpuppt sich auf dessen Bauchseite zwischen den Beinen und in einem Gespinst, das normalerweise an der Unterlage befestigt wird und den Marienkäfer an einer Ortsveränderung hindert. Zunächst überlebt der Coccinellide das Verlassen durch den Parasiten, er stirbt erst nach einiger Zeit. Unter Laborbedingungen gelang es sogar, zwei von dem Gespinst befreite Käfer zur Nahrungsaufnahme zu bringen. Sie lebten nach dem Schlüpfen der Parasitenlarve noch 9 bzw. 15 Tage. Die Puppenruhe des Parasiten beträgt nur wenige Tage, so daß noch in der gleichen Marienkäfergeneration eine Neubelegung erfolgen kann, die nach einer vermutlich raschen Entwicklung der Parasitenlarve die erwachsenen *Perilitus* dann liefert, wenn die Masse der Jungkäfer am Ende der Coccinelliden-Generation geschlüpft ist. Die Entomoparasiten müssen in ihrem Lebenszyklus sehr genau mit der Generationenfolge ihrer Wirte übereinstimmen.

Die meisten Parasiten sind wahrscheinlich polyvoltin und können dadurch große Vorkommen von Coccinelliden parasitieren. Dies ist bekannt von *Perilitus coccinellae*, *Homalotylus eytelweini* (5–6 Generationen je Jahr in Südfrankreich) und verschiedenen *Tetrastichus*-Arten (bis 7 Generationen im Jahr in Südfrankreich und der Ukraine). *Perilitus coccinellae* vermehrt sich parthenogenetisch.

In den Überwinterungsquartieren von *Hippodamia convergens* in Kalifornien kann der Parasitierungsgrad 10–15 ‰ betragen.

Die *Perilitus* finden ihre Wirte mit dem Geruchs- und Gesichtssinn. Bemerkte ein Parasit einen Marienkäfer, so läuft er diesem rasch hinterher, er verfolgt und umkreist ihn. Dabei führt der Parasit seinen Hinterleib zwischen den Beinen nach vorn, sobald er dem Wirt etwa 1–2 cm nahe ist, mitunter auch schon während der beharrlichen Verfolgung. In unmittelbarer Nähe des Coccinelliden wird der Legebohrer weit herausgebracht und schnell mit ihm zugestoßen. Die Belegungsversuche erfolgen meist von hinten oder seitlich von hinten. Dabei wird der Legebohrer zwischen Flügeldecken und Hinterleib gesteckt. Die Coccinelliden wehren die *Perilitus* mit den Beinen ab, allerdings nur bei massiver Beunruhigung. Die Verfolgung endet meist mit einem ein- bis fünfmaligen Zustoßen des Legebohrers. Anschließend folgen etwa 1 bis 2 Min. Putzbewegungen der Beine und Fühler. Die Antennen des Parasiten

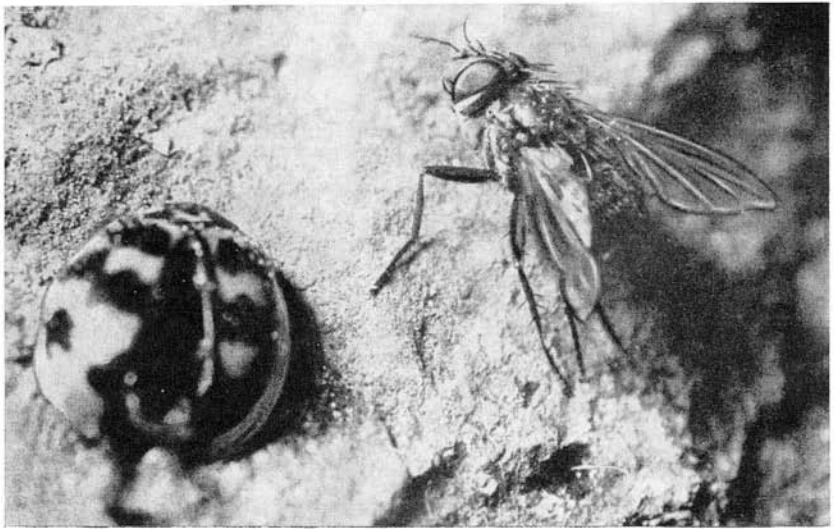


Abb. 55. *Medina separata* mit parasitierter *Synharmonia conglobata*. Aufn. Klausnitzer

sind während der Verfolgung des Wirts nach vorn gestreckt. Bei den Belegungsversuchen werden sie gebogen um den Hinterleib des Coccinelliden gehalten, ohne diesen dabei zu berühren. Nur gelegentlich erfolgt eine Betastung des Wirts.

Es gibt sogar eine Raupenfliegenart (*Medina separata*), die erwachsene Marienkäfer parasitiert (Abb. 55). Das Raupenfliegenweibchen setzt sich auf den Rücken eines Coccinelliden, der wegen dieser Beunruhigung die Flügeldecken ein wenig öffnet. Sofort legt der Parasit mit seinem an diese besondere Art der Eiablage angepaßten Legeapparat ein Ei an die Innenseite einer Flügeldecke des Marienkäfers. Die aus dem Ei schlüpfende Fliegenlarve bohrt sich durch die Zwischenhäute der Tergite in den Hinterleib ein. Dort wächst sie heran und überwintert im 2. Larvenstadium innerhalb des lebenden Marienkäfers. Erst im zeitigen Frühjahr, nach Beginn der Nahrungsaufnahme des Wirts, vollendet sie ihre Entwicklung, verläßt den Coccinelliden und verpuppt sich am Boden. *Medina separata* scheint Marienkäferweibchen zur Eiablage zu bevorzugen. Möglicherweise bieten diese bessere Entwicklungsbedingungen für den Parasiten als die Männchen.

Von 209 Exemplaren des Marienkäfers *Synharmonia conglobata* aus der Oberlausitz, die zur Feststellung der Parasitierung durch *Medina separata* seziiert wurden, waren 29 Individuen (13,9 %) mit Dipterenlarven im Hinterleib befallen. Von den 29 *Synharmonia* waren 21 Weibchen.

Außer erwachsenen Marienkäfern befällt *Medina separata* die Imagines verschiedener Blattkäferarten. Eine grobe habituelle Ähnlichkeit sowie Übereinstimmungen in der Besiedlung bestimmter Biotope und Verhaltensähnlich-

keiten mehrerer Chrysomeliden- und Coccinellidenarten dürften den Wirtskreis dieser Raupenfliege bestimmen.

Der dritte Imaginalparasit der Marienkäfer (*Centistes scymni*) ist auf die Scymnini beschränkt. Über seine Biologie ist bisher fast nichts bekannt.

Außer Insekten sind noch andere Parasiten von Coccinelliden bekannt, z. B. finden sich oft Milben auf Marienkäfern, die diese entweder als Transportwirte (*Pediculoides* sp.) benutzen oder parasitisch an der Unterseite der Flügeldecken zu finden sind (*Podapolipus*), ohne daß sie ihre Wirte abtöten. Im Darmkanal und der Leibeshöhle der Imagines leben Nematelminthes verschiedener Gattungen (z. B. *Mermis* sp. und *Parasitylenchus coccinellae*). Über ihre Häufigkeit, ihre Bedeutung für den Wirt und den Entwicklungszyklus der Parasiten ist nur wenig bekannt. Die Gattung *Mermis* parasitiert Insekten verschiedener Ordnungen, während *Parasitylenchus* auf Käfer beschränkt ist, und bei Coccinelliden die Art *P. coccinellae* vorwiegend aus *Calvia quatuordecimpunctata* (bis 70 % parasitiert), *Synharmonia conglobata* (bis 20 % parasitiert), *Adalia bipunctata*, *Adonia variegata* und *Semiadalia undecimnotata* nachgewiesen wurde. Der Befall mit *Parasitylenchus coccinellae* ist nicht tödlich, jedoch wird die Eireife gestoppt. Das Maximum liegt im Spätsommer bei einer Befallszeit, die sich vom Mai bis zum Oktober erstreckt.

#### Unterfamilien und Tribus der Coccinellidae mit ihren Entomoparasiten

---

##### Scymninae

###### Scymnini

*Homalotylus flaminus*

*Metastenus concinnus*

*Centistes scymni*

*Tetrastichus neglectus*

##### Chilocorinae

###### Platynaspini

###### Chilocorini

*Homalotylus platynaspidis*

*Pachyneuron siculum*

*Homalotylus eytelweini*

*Tetrastichus coccinellae*

*Tetrastichus neglectus*

*Tetrastichus sempronius*

*Phalacrotophora fasciata*

*Medina separata*

##### Coccinellinae

###### Coccinellini

*Homalotylus eytelweini*

*Pachyneuron concolor*

*Phalacrotophora fasciata*

*Phalacrotophora berolinensis*

*Tetrastichus neglectus*

*Tetrastichus coccinellae*

*Medina separata*

*Perilitus coccinellae*

Psylloborini

*Homalotylus eytelweini*  
*Phalacrotophora fasciata*

Epilachninae

Epilachnini

*Tetrastichus epilachnae*

---

Die Entwicklungsstadien der Coccinelliden und die dazugehörigen  
Entomoparasiten

---

Larve

*(Tetrastichus coccinellae – gregär)*  
*Tetrastichus epilachnae – gregär*  
*(Tetrastichus neglectus – gregär)*  
*Tetrastichus sempronius – gregär*  
*Pachyneuron siculum – gregär*  
*Pachyneuron concolor – gregär*  
*Homalotylus platynaspidis – solitär*  
*Homalotylus eytelweini – gregär*  
*Homalotylus flaminius – solitär*

Puppe

*Tetrastichus coccinellae – gregär*  
*(Tetrastichus epilachnae – gregär)*  
*Tetrastichus neglectus – gregär*  
*Metastenus concinnus – solitär*  
*Phalacrotophora berolinensis – gregär*  
*Phalacrotophora fasciata – gregär*

Imago

*Centistes scymni – solitär*  
*Perilitus coccinellae – solitär*  
*Medina separata – solitär*

Systematische Übersicht der Entomoparasiten der Coccinellidae

---

Hymenoptera

Braconidae

*Centistes*

*Perilitus*

Eulophidae

*Tetrastichus*

Pteromalidae

*Pachyneuron*

*Metastenus*

Encyrtidae

*Homalotylus*

Diptera

Phoridae

*Phalacrotophora*

Tachinidae

*Medina*

---

## 9.2. Episiten

Neben den Parasiten und Krankheitserregern sind die Episiten (Räuber) wichtige biotische Begrenzungsfaktoren der Marienkäferpopulationen. Sowohl Wirbeltiere als auch Wirbellose kommen als Feinde in Frage. Eine größere Zahl von Vogelarten nimmt Coccinelliden als Nahrung auf, wie aus Magen-, Gewöll- und Halsringuntersuchungen hervorgeht.

Werden Marienkäfer derb berührt, so fallen sie in Thanatose und pressen die Beine an ihre Körperunterseite. Dabei scheiden sie einen gelblichen, stark riechenden Saft (vielleicht Hämolymphe) aus den Gelenken zwischen Femur und Tibia aus; ähnliches, nur an anderen Körperteilen, wird bei den Larven beobachtet. Auch andere Insekten zeigen ein solches „Reflexbluten“. Angeblich soll es vor Angriffen von räuberischen Wirbeltieren und Insekten schützen.

Heikertinger hat bei der Zusammenfassung der Kenntnisse über Coccinelliden als Vogelnahrung ein überzeugendes Spektrum erhalten, das die Bedeutung der „Warnfarbe“ und des „Ekelblutes“ als Abschreckmittel gegen Vögel und andere Wirbeltiere in starken Zweifel geraten läßt. Beispielsweise wählt der Feldsperling relativ viel erwachsene Marienkäfer als Jungvogelnahrung aus. Andererseits wurde bei experimentellen Untersuchungen eine Abschreckwirkung gegen verschiedene carnivore Tiere beobachtet, z. B. 6 Arten Säugetiere, 6 Arten Vögel und verschiedene Eidechsen.

Spitzmäuse und Eidechsen verzehren aber gelegentlich Marienkäfer. Selbst Frösche scheinen sie oft zu verschlingen, wie Analysen des Inhalts von Frosch-

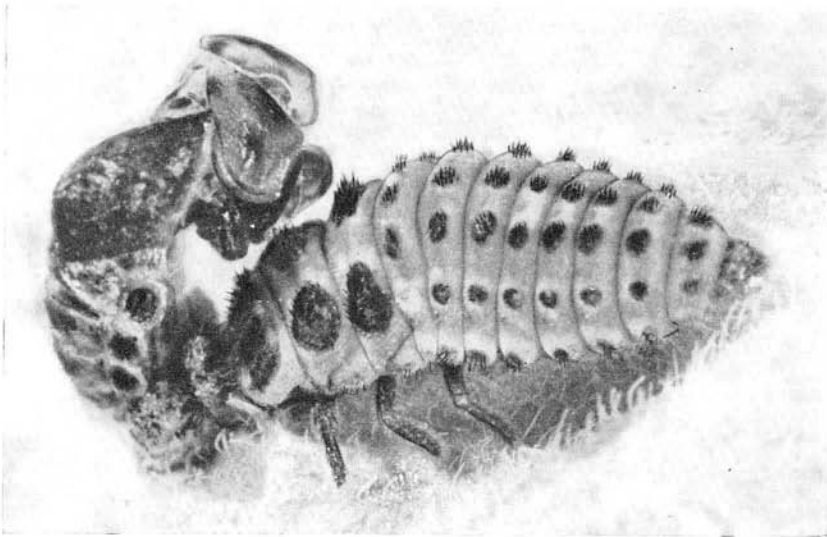


Abb. 56. Larve von *Adalia bipunctata*, eine Puppe der gleichen Art fressend. Aufn. Jarisch

mägen beweisen. Als besonders attraktive Nahrungsquelle für verschiedene Tiere könnte man die Aggregationen der Coccinelliden in den Winterquartieren ansehen, die jedoch kaum genutzt werden. Lediglich Grizzlybären beobachtete man in Kalifornien mehrfach beim Verzehren solcher Marienkäfermassen.

Räuberische Insekten kommen ebenfalls als Feinde von Marienkäfern und deren Entwicklungsstadien in Betracht. Die wenigen vorliegenden Beobachtungen betreffen Laufkäfer (Carabidae), Schwebfliegenlarven (Syrphidae), Florfliegenlarven (Chrysopidae) und Spinnen (Araneae). Darüber hinaus werden Coccinelliden sicher mehr oder minder regelmäßig die Beute vieler anderer räuberisch lebender Insekten. Den stärksten Gefahren sind die Eigelege ausgesetzt, nicht zuletzt deshalb, weil dort der bei den Marienkäfern sehr weit verbreitete Kannibalismus (Abb. 53) am meisten wirkt. Die Gelege vieler Arten werden regelmäßig, vielleicht sogar gesetzmäßig, von den zuerst schlüpfenden Larven reduziert. Der Kannibalismus erstreckt sich aber auch auf die Larven, die selbst unter Freilandbedingungen einander verzehren. Nicht selten werden außerdem vor allem frische Puppen durch ältere Larven und Imagines vernichtet (Abb. 56).

Von besonderer Art sind die Beziehungen der aphidiphagen Coccinellidae zu Ameisen. Letztere vertreiben die Marienkäfer oft aus den Blattlauskolonien und greifen vor allem die Larven an, die mitunter sogar getötet werden. Manche Coccinellidenarten sind durch ihre glatte Oberfläche, durch bestimmte Verhaltensweisen und die Larven gelegentlich durch ihre langen Dorsalfortsätze vor den Belästigungen durch Ameisen geschützt.

### 9.3. Krankheiten

Marienkäfer können wie andere Insekten von verschiedenen Krankheiten befallen werden, deren Erreger Viren, Bakterien, Pilze (z. B. Gattungen *Laboulbenia* und *Beauveria*), Mikrosporidien (z. B. *Nosema hippodamiae*) und Gregarina (beide Protozoa: Sporozoa) sein können. Die Gregarinen zerstören Zellen des Verdauungstraktes bei Larven und Imagines und können beispielsweise bei *Calvia quatuordecimpunctata* bis zu 10 0/0 der Individuen einer Population befallen.

Sehr auffällig sind pilzkrank (Beauveria bassiana-Gruppe) Coccinelliden, die vorwiegend in Winterquartieren (Aggregationen) zu finden sind. Die Pilzmyzelien durchwuchern den gesamten Körper und erscheinen schließlich als weißer Belag oder Auswüchse an der Oberfläche des Käfers.

## 10. Erklärung der wichtigsten Fachausdrücke

Abdominalsegment

abiotisch

Abundanz

Aggregation

Körperring des Hinterleibes

die leblose Umwelt betreffend

durchschnittliche Zahl der Individuen, bezogen auf eine Flächeneinheit

Ansammlung von Tieren auf engem Raum

alkylierend	eine Alkylgruppe (Kohlenwasserstoffrest) übertragend
alternativ	ergänzend
aphidiphag	blattlausverzehrend
Apicalzähne	Zähne an der Spitze des Oberkiefers
Autosomen	alle Chromosomen mit Ausnahme der Geschlechtschromosomen
Basalzahn	Zahn an der Basis des Oberkiefers
Biometrie (biometrisch)	Messung und statistische Untersuchung der Variabilität lebender Organismen
biotisch	die belebte Umwelt betreffend
biozönotischer Konnex	charakteristisches Gefüge (Nahrungsverknüpfungen) zwischen den Organismen einer Biozönose (Lebensgemeinschaft)
bivoltin	zwei Generationen im Jahr erzeugend
boreal	zwischen der arktischen und gemäßigten Zone gelegene Region
carnivor	fleischfressend
caudad	zum Hinterende gerichtet
Chemotaxis	durch chemische Reize ausgelöste gerichtete Bewegung
Chorion	hier: Eischale
coccidophag	schildlausverzehrend
Diapause	an ein bestimmtes Stadium gebundene Entwicklungsruhe, deren Aufhebung nicht durch den Wiedereintritt des auslösenden Faktors bewirkt wird.
Dimorphismus	Zweigestaltigkeit
disjunkte Verbreitung	die Teilareale einer Art sind voneinander räumlich getrennt
Dormanz	beliebige Form der Entwicklungsruhe
Elytre	Flügeldecke
entomophag	insektenverzehrend
Epicranialnaht	auf dem Hinterkopf von Käferlarven gelegene Mittelnah
Episiten	räuberisch lebende Tiere
Epithel	Oberflächengewebe (Abschlußgewebe)
essentiell	lebensnotwendig
Ethologie	Verhaltenslehre
Eudiapause	fast ausschließlich durch die Tageslänge ausgelöste Entwicklungsruhe, die durch andere Faktoren beendet wird
euryök	große Schwankungen der Umweltfaktoren ertragend
exogen	von außen kommend
extraoral	außerhalb der Mundöffnung
fertil	fruchtbar
Frontalnaht	Stirnnah
Frontoclypealnaht	Nah
fungivor	zwischen Stirn und Kopfschild der Käferlarven pilzverzehrend
Geotaxis (geotaktisch)	durch die Schwerkraft ausgelöste gerichtete Bewegung



Glykogen	ein Reservekohlenhydrat
Glykosid	Gruppe organischer Verbindungen, vorwiegend Pflanzeninhaltsstoffe
gregär	hier: mehrere Parasiten entwickeln sich in einem Wirt
Habitat	charakteristische Lebensstätte einer Art
Habitus (habituell)	äußere Erscheinung, Gesamtaussehen
halophil	salzliebend
Heterosis-Effekt	Eigenschaften, die nach Bastardierung auftreten
Hypsoaxis (hypsoaktisch)	gerichtete Orientierung nach hervorragenden Umweltsilhouetten
integriert	hier: i. Schädlingsbekämpfung = Kombination biologischer und chemischer Verfahren
Klimatotaxis (klimatotaktisch)	durch das Klima hervorgerufene Bewegungsrichtung
Koinzidenz	räumliches und zeitliches Zusammentreffen mehrerer miteinander in Beziehung tretender Individuen
Labialpalpus	Taster der Unterlippe
Labium	Unterlippe
Labrum	Oberlippe
Lipoide	fettähnliche Stoffe
Malpighische Gefäße	Ausscheidungsorgane der Insekten
marginal	am Rande gelegen
Maxillarpalpen	Taster der Unterkiefer
Melanismus	Dunkelfärbung der Körperoberfläche
meridional	hier: um das Mittelmeer gelegenes Verbreitungsgebiet
Mesothorax	mittlerer Teil des Brustabschnittes
Metathorax	hinterer Teil des Brustabschnittes
Mikropyle	Stelle des Insekteneies, an der das Spermium eintritt
monophag	auf eine bestimmte einzige Nahrung spezialisiert
Mortalität	Sterblichkeit
mycophag	pilzverzehrend
Mykose	Pilzkrankheit
Nominatform	die Form, nach der die Namensgebung erfolgte
Phototaxis (phototaktisch)	durch Lichtreize ausgelöste gerichtete Bewegung
phytophag	an (höheren) Pflanzen fressend
Polymorphismus	Vielgestaltigkeit
polyphag	eine große Breite der Nahrungsauswahl vorweisend
polyvoltin	mehrere Generationen im Jahr erzeugend
Population	in einem Habitat lebende Gesamtheit der Individuen einer Art (Fortpflanzungsgemeinschaft)
Potenz, ökologische	für eine Art ertragbarer Bereich der Schwankungen von Umweltfaktoren
Praepupa	dem Puppenstadium vorausgehende Ruheform des letzten Larvenstadiums
Pronotum	Rückenschild des vorderen Teiles des Brustabschnittes
Prothorax	vorderer Teil des Brustabschnittes

Quieszenz	Entwicklungshemmung, die durch Abweichung abiotischer Umweltfaktoren vom artspezifischen Toleranzbereich unmittelbar ausgelöst und auch wieder aufgehoben wird
Receptaculum seminis	Organ zur Speicherung des Samens beim Weibchen
Refugium	Rückzugsgebiet
Regression	hier: Verkleinerung des Areal einer Art
Resorption (resorbieren)	Aufnahme gelöster Substanzen durch die Zellmembran hindurch
Retinaculum	hier: zahnartiger Fortsatz an der Innenseite des Oberkiefers
Seta	Borste
Siphon	hier: schlauchförmig verlängerter, bogenförmiger Teil des männlichen Begattungsorganes der Coccinellidae
Sklerite solitär	stark chitinisierte Felder auf der Larvenhaut einzeln; hier: nur ein Parasit entwickelt sich in einem Wirt
Stemmata stenök	Augen der Käferlarven nur kleine Schwankungen von Umweltfaktoren ertragend
Sternit submeridional	Bauchteil eines Hinterleibsringes nördlich des meridionalen Gebietes liegende Verbreitzone
superfizielle Furchung	charakteristischer Furchungstyp der Gliederfüßer
Taxon (Mehrzahl: Taxa)	monophyletische Organismengruppe beliebiger Ranghöhe
Taxonomie (taxonomisch)	Lehre von den Verwandtschaftsbeziehungen und der Ordnung der Lebewesen (Systematik)
temperat	klimatisch gemäßigt Verbreitungsgebiet
Tergit	Rückenteil eines Hinterleibsringes
terminal	am Körperende gelegen
Thanatose	Sichttotstellen
thermophil	wärmeliebend
Thigmotaxis	das Streben nach möglichst großflächiger Berührung des Körpers mit Gegenständen der Umgebung
Tibiotarsus	auf den Schenkel folgender Teil des Beines einer Larve, der am Ende eine Klaue trägt
Tribus	systematische Kategorie zwischen Gattung und Unterfamilie
univoltin	eine Generation im Jahr erzeugend
Vikarianz (vikariierend)	sich gegenseitig vertretend
Voltinismus	Generationsfolge im Jahr
XX (♀) : XY (♂) – Typ	ein Typ der Geschlechtsbestimmung
zentrolecithal	das Dotter befindet sich in der Mitte des Eies
zytostatisch	das Zellwachstum hemmend

## 11. Literatur

Das Literaturverzeichnis bringt eine Auswahl wichtiger Arbeiten, die jeweils ausführliche Literaturverzeichnisse enthalten, so daß die Möglichkeit eines weiterführenden Studiums für Interessenten gegeben ist.

B ä n s c h, R. (1964): Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Beutefangverhalten aphidivorer Coccinelliden, Chrysopiden und Syrphiden. - Zool. Jb. Syst. 91, S. 271-340; B a l d u f, W. V. (1939): The Bionomics of Entomophagous Insects. Part II. St. Louis/Chicago/New York/Cincinnati, 348 S.; B a n k s, C. J. (1954): The searching behaviour of coccinellid larvae. - Brit. J. Animal Behavior 2, S. 37 bis 38; dgl. (1955): An ecological study of *Coccinellidae* associated with *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba*. - Bull. ent. Res. 46, S. 561-587; dgl. (1956): Observations on the behaviour and mortality in *Coccinellidae* before dispersal from the egg shells. - Proc. ent. Soc. London A 31, S. 56-60; B e n h a m, B. R. u. J. M u g g l e t o n (1970): Studies of the ecology of *Coccinella undecimpunctata* Linn. (*Col. Coccinellidae*). - Entomologist, S. 153-170; dgl., D. L o n d s d a l e, u. J. M u g g l e t o n (1974): Is polymorphism in two-spot ladybird an example of non-industrial melanism. - Nature London 249, S. 179-180; B e r k e r, J. (1958): Die natürlichen Feinde der Tetranychiden (*Stethorus punctillum*). - Z. angew. Ent. 43, S. 115-172; B i e l a w s k i, R. (1959): Klucze do oznaczania owadów Polski, Zeszyt 76, *Coccinellidae*, Warszawa, 92 S.; dgl. (1961): Die in einem Krautpflanzenverein und in einer Kiefernshonung in Warszawa-Bielany auftretenden *Coccinellidae*. - Fragm. faun. Polsk. Ak. N. 8, S. 485-525; B i n a g h i, G. (1941): Larve e pupe di *Chilocorini*. - Mem. Soc. ent. Ital. 20, S. 19-36; dgl. (1941): Gli stadi preimaginali del *Pullus auritus* Thunb. e dello *Scymnus rufipes* Fabr. - ebd. 20, S. 148-161; B l a c k m a n, R. L. (1965): Studies on specificity in *Coccinellidae*. - Ann. appl. Biol. Cambridge 56, S. 336-338; dgl. (1967a): The effects of different aphid foods on *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7-punctata* L. - Ann. appl. Biol. Cambridge 59, S. 207-219; dgl. (1967 b): Selection of aphid prey by *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7-punctata* L. - ebd. 59, S. 331-338; B o d e n h e i m e r, F. S. (1932): *Icerya purchasi* Mask. and *Novius cardinalis* Muls. - Z. angew. Ent. 19, S. 514 bis 543; B o g d a n o v a, N. L. (1956): *Hyperaspis campestris* Herbst as destroyer of *Chloropulvinaria floccifera* Westw. - Ent. Obozr. 35, S. 311-322; B o m b o s c h, S. (1960): Über Auswirkungen landwirtschaftlicher Maßnahmen auf die Insektenfauna von Kulturfeldern. - Z. angew. Ent. 47, S. 116-122; dgl. (1965): Untersuchungen über die Dispersion und Abundanz von Blattläusen und deren natürlichen Feinden. - Proc. Int. Congr. Ent., 12th London 1964, S. 578-580; B u t t, F. H. (1951): Feeding habits and mechanism of the Mexican Bean Beetles. - Mem. Cornell agric. exp. Stat. 306, S. 1-31

C a p r a, F. (1947): La Larva ed il Regime pollivoro di *Bulaea lichatschovi* Hummel. - Mem. Soc. ent. Ital. 26, S. 80-86; C h i a n g, H. C. (1965): Distribution of entomophagous insects in their habitats. - Siehe H o d e k 1965; C h u m a k o v a, B. M. (1962): Experiments in rearing of predatory beetle *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. on an artificial diet. - Zesz. probl. Post. Nauk rol. 35, S. 195-200; C l a u s e n, C. P. (1940): Entomophagous Insects. New York u. London, 688 S.; C o l b u r n, R. u. D. A s q u i t h (1970): A cage used to study the finding of a host by the ladybird beetle, *Stethorus punctum*. - J. econ. Ent. 63, S. 1376-1377; C o l y e r, Ch. N. (1952): Notes on the life history of the British species of *Phalacrotophora* Enderlein (*Dipt.*

*Phoridae*). - Entomol. monthly Mag. 88, S. 135-139; Creed, E. R. (1966): Geographic variation in the two-spot ladybird in England and Wales. - Heredity 21, S. 57 bis 72; dgl. (1971 a): Melanism in the Two-spot Ladybird, *Adalia bipunctata*, in Great Britain. - In: R. Creed (Hrsg.), Ecological Genetics and Evolution. Oxford u. Edinburgh, S. 134-151; dgl. (1971 b): Industrial melanism in the two-spot ladybird and smoke abatement. - Evolution Lawrence 25, S. 290-293; dgl. (1974): Two-spot ladybirds as indicators of intense local air pollution. - Nature London 249, S. 390 bis 392; dgl. (1975): Melanism in the two-spot ladybirds: the nature and intensity of selection. - Proc. R. Soc. London B 190, S. 135-148; Crowson, R. A. (1955): The Natura, Classification of the Families of Coleoptera. London, 187 S.

Danilevskii, A. S. (1961): Photoperiodism and Seasonal Development in Insects. Leningrad, 243 S.; De Bach, P. Ed. (1964): Biological Control of Insect Pests and Weeds. London, 844 S.; Delucchi, V. (1955): *Pullus impexus* Muls. (*Col.*, *Coccinellidae*) a predator of *Adelges piceae* Ratz. (*Hemipt.* *Adelgidae*) with notes on its parasits. - Bull. ent. Res. 45, S. 243-278; Dobzhansky, Th. (1924): Die weiblichen Generationsorgane der Coccinelliden als Artmerkmal betrachtet (*Col.*). - Ent. Mitt. 13, S. 18-27; dgl. (1925): Über das Massenaufreten einiger Coccinelliden im Gebirge Turkestans. - Z. wiss. Ins. biol. 20, S. 249-256; dgl. (1925): Zur Kenntnis der Gattung *Coccinella* auct. - Zool. Anz. 62, S. 241-249; dgl., u. N. P. Sivertzev-Dobzhansky (1927): Die geographische Variabilität von *Coccinella septempunctata* L. - Biol. Zbl. 47, S. 556-569; Domenichini, G. (1956): Contributo alla conoscenza del parassiti e iperparassiti del *Coleoptera Coccinellidae*. - Boll. Labor. Zool. agr. Bacchic. 22, S. 215-246; Dyadchko, N. P. (1954): Kokcinellidy Ukrainskoi SSR. Kijev, 156 S.

Eichhorn, O. u. P. Graf (1971): Sex-linked Colour Polymorphism in *Aphidecta oblitterata* L. (*Coleoptera: Coccinellidae*). - Z. angew. Ent. 67, S. 225-231; Eichler, W. (1971): Lästlinge der Ostseeküste. I. Marienkäfer beißen am Strand. - Angew. Parasit. 12, S. 113-115; Ellingsen, I.-J. (1969a): Fecundity, aphid consumption and survival of the aphid predator *Adalia bipunctata* L. (*Col. Coccinellidae*). - Norsk. ent. Tidsskr. 16, S. 91-95; dgl. (1969 b): Effect of constant and varying temperature on development, feeding, and survival of *Adalia bipunctata* L. (*Col. Coccinellidae*). - ebd. 16, S. 121-125; Emden, F. I. van (1949): Larvae of British Beetles. VII (*Coccinellidae*). - Ent. mon. Mag. 85, S. 265-283; Emden, H. F. van (1965): The effect of uncultivated land on the distribution of cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) on an adjacent crop. - J. appl. Ecol. 2, S. 171-196; dgl. (1965): The effectiveness of aphidophagous insects in reducing aphid populations. Siehe Hodek 1965; Ewert, M. A. u. H. C. Chiang (1965): Effects of some environmental factors on the distribution of three species of *Coccinellidae* in their habitat. Siehe Hodek 1965

Fasulati, K. K. u. A. D. Derkach (1956): Nekotorye dannye o sostave i kharaktere raspredeleniya kokcinellid Zakarpat'ya. - Naucn. zap. Uzhgorod. Gos. univ. 16, S. 147-166; Filippov, N. N. (1961): Zakonomernosti aberrativnoi izmenchivosti risunka nadkrylii zhestkokrylykh. - Zool. Zurn. Moskau 40, S. 372-385; Fluiter, H. J. de (1965): The aspects of integrated control with reference to aphids and scale insects. Siehe Hodek 1965; Fomenko, R. B., u. V. A. Zaslavskii (1970): Genetics of gregarious behaviour in the coccinellid *Chilocorus bipunctatus* L. (*Col. Coccinellidae*). - Doklady Ak. N. SSSR 192, S. 229-231 (russ.); Ford, E. B. (1964): Ecological Genetics. London u. New York, 335 S.; Franz, J. (1961): Biologische

Schädlingsbekämpfung. In: P. Sora uer (Hrsg.), Handbuch der Pflanzenkrankheiten Band 6, T. 2, S. 1—302, Berlin u. Hamburg, 627 S.; Fürsch, H. (1967): *Coccinellidae*. In: H. Freude, K. W. Harde, u. G. A. Lohse, Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld, S. 227—278; dgl. (1973): Synonymie der äußeren männlichen Geschlechtsorgane der Coccinelliden (*Col.*). - Nachr. bl. Bayer. Ent. 22, S. 44—49; dgl. (1977): Ergänzungen und Berichtigungen zur Familie *Coccinellidae*. In: Freude et al., 1967, Die Käfer Mitteleuropas. Band 7. - Nachr. Bayer. Ent. 26, S. 17—23; Fulmek, L. (1957): Insekten als Blattlausfeinde. - Ann. Naturhist. Mus. Wien 61, S. 110—227

Gage, H. J. (1920): The Larvae of the *Coccinellidae*. - Ill. biol. mon. 6, S.232—294; Galecka, B. (1966): The role of predators in the reduction of two species of potato aphids, *Aphis nasturtii* Kalt. and *A. frangulae* Kalt. - Ekol. pol. 14, S. 245—274; Gatter, W., u. D. Gatter (1973): Massenwanderungen der Schwebfliege *Eristalis tenax* und des Marienkäfers *Coccinella septempunctata* am Randecker Maar, Schwäbische Alb. - Jh. Ges. Naturk. Württemberg 128, S. 148—150; Graf, P., u. M. Kriegl (1973): Methoden zur Massensammlung europäischer Adelgidenräuber und Hinweise auf ihre Ökologie. - Anz. Schädlingsk. u. Pflanzensch. 41, S. 151—153

Habermann, H. (1971): Lepatriinude aasta. - Eesti Loodus, S. 172—175; Hämmäläinen, M., M. Markkula, u. T. Rajj (1975): Fecundity and larval voracity of four ladybeetle species (*Col. Coccinellidae*). - Ann. Ent. Fenn. 41, S. 124—127; Hagen, K. S. (1960): Biological control with lady beetles. In: Handbook on Biological Control of Plant Pests. - Plants Gard. spec. print. 16, S. 28—35; dgl. (1962): Biology and ecology of predaceous *Coccinellidae*. - Ann. Rev. Ent. 7, S. 289—326; dgl. (1965): Suspected migratory flight behaviour of *Hippodamia convergens*. Siehe Hodek 1965; dgl. u. R. Van den Bosch (1968): Impact of Pathogens, Parasites and Predators on Aphids. - Ann. Rev. Ent. 13, S. 325—384; Hariri, G. (1965): Records of nematode parasites of *Adalia bipunctata* (L.) (*Col. Coccinellidae*). - Ent. mon. Mag. 101, S. 132; Haug, G. W. (1938): Rearing the coccinellid *H. convergens* Guer. on frozen aphids. - Ann. ent. Soc. Amer. 31, S. 240—248; Heikertinger, F. (1932): Die Coccinelliden, ihr Ekelblut, ihre Wartracht und ihre Feinde. Teil I., II. - Biol. Zbl. 52, S. 65—102, 385—412; Herting, B. (1960): Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen, *Dipt. Tachinidae*. - Monogr. angew. Ent. Nr. 16, S. 46—47; dgl. (1971): Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (*Dipt. Tachinidae*). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Nr. 237, S. 1—18; Hodek, I. (1956): The influence of *Aphis sambuci* L. as prey of the ladybird beetle *Coccinella septempunctata* L. - Acta soc. zool. Bohemoslov. 20, S. 62—74; dgl. (1957): The influence of *Aphis sambuci* L. as food for *Coccinella 7-punctata* L. II. - Acta Soc. ent. Prag 54, S. 10—17; dgl. (1958): Influence of temperature, rel. humidity and photoperiodicity on the speed of development of *Coccinella septempunctata* L. - ebd. 55, S. 121—141; dgl. u. J. Cherkasov (1961): Prevention and artificial induction of imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. - Ent. exp. appl. 4, S. 179—190; dgl. (1962): Essential and alternative food in insects. - Verh. 11. Int. Kongr. Ent. Wien 1960, 2, S. 698—699; dgl. (1962): Experimental influencing of the imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. 2. T. - Acta Soc. ent. Prag 59, S. 297—313; dgl. (Hrsg.) (1965): Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symp. Liblice near Praha. The Hague, 360 S.; dgl. (1967): Bionomics and ecology of predaceous *Coccinellidae*. - Ann. Rev. Ent. 12, S. 79—104; dgl. (1970): Termination of diapause in two coccinellids (*Coleoptera*). - Acta ent. bohemoslov. 67, S. 218—222; dgl. (1973): Biology of *Coccinellidae*. Prag, 260 S.; Honěk, A. (1975): Colour polymorphism in *Adalia bipunctata* in Bohemia

(*Col. Coccinellidae*). - Ent. Germ. 1, S. 293—299; H o r i o n, A. (1961): Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, VIII. Überlingen/Bodensee, S. 283—365

I p e r t i, G. (1964): Les parasites des *Coccinelles aphidiphages* dans les Basses-Alpes et les Alpes-Maritimes. - Entomophaga 9, S. 153—180; dgl. (1965): The natural enemies of aphidophagous Coccinellids. Siehe H o d e k 1965; dgl., u. D. v a n W a e r e b e k e (1968): Description, biologie et importance d'une nouvelle espece d'Allantonematidae (Nematode), parasite des coccinelles aphidiphages: *Parasitylenchus Coccinellae*, n. sp. - Entomophaga 13, S. 107—119

J a b l o k o w, A. W. (1975): Das Rätsel des Dunklerwerden der Marienkäfer. - Priroda 10, S. 119; J ö h n s s e n, A. (1930): Beiträge zur Entwicklungs- und Ernährungsbiologie einheimischer Coccinelliden. - Z. angew. Ent. 16, S. 87—158

K a m i y a, H. (1965): Comparative Morphology of Larvae of the Japanese *Coccinellidae*, with Special Reference to the Tribal Phylogeny of the Family (*Coleoptera*). - Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ. II, Nat. Sci., No. 14, S. 83—100; K a n e r v o, V. (1946): Studien über die natürlichen Feinde des Erlenblattkäfers *Melasoma aenea* L. - Ann. Soc. zool.-bot. Fenn. 12, 206 S.; K a p u r, A. P. (1948): On the genus *Tetra-brachys* (*Lithophilus*) with notes on its biology and a key to the species (*Coleoptera, Coccinellidae*). - Trans. ent. Soc. Lond. 99, S. 319—340; dgl. (1950): The biology and external morphology of the larvae of *Epilachninae*. - Bull. ent. Res. 41, S. 161—208; dgl. (1970): Phylogeny of ladybeetles. - Proc. 57th Ind. Sc. Congr.: Part II, S. 1—14; K e i l b a c h, R. (1954): Goldaugen, Schwebfliegen und Marienkäfer. - N. Brehm-Büch. 132, S. 43—63; K e s t e n, U. (1969): Zur Morphologie und Biologie von *Anatis ocellata* (L.) (*Col. Coccinellidae*). - Z. angew. Ent. 63, S. 412 bis 445; K l a u s n i t z e r, B. (1966): Übersicht über die Nahrung der einheimischen *Coccinellidae* (*Col.*). - Ent. Ber. Berlin, S. 91—101; dgl. (1966): Die Coccinellidenfauna der Oberlausitz in zoogeografischer Sicht. - Ber. II. Ent. Symp. Opava, S. 163—169; dgl. (1967): Zur Kenntnis der Beziehungen der *Coccinellidae* zu Kiefernwäldern (*Pinus silvestris* L.). - Acta ent. bohemoslov., 64, S. 62—68; dgl. (1969): Zur Unterscheidung der Eier mitteleuropäischer *Coccinellidae*. - ebd. 66, S. 146—149; dgl. (1969): Zur Kenntnis der Entomoparasiten mitteleuropäischer *Coccinellidae*. - Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 44, S. 1—15; dgl. (1970): Zur Larvalsystematik der mitteleuropäischen *Coccinellidae* (*Col.*). - Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 38, S. 55—110; dgl. (1971): Zur Stellung der *Lithophilinae* unter besonderer Berücksichtigung larvaler Merkmale (*Col. Cocc.*). - Proc. XIII. Int. Ent. Congr. Moskau 1, S. 155; dgl. (1971): Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Lithophilinae* und *Coccidulini*. - Dtsch. ent. Z. 18, S. 145—148; dgl. (1971): Zur Biologie einheimischer Käferfamilien: 8. *Coccinellidae*. - Ent. Ber. Berlin, S. 86—97; dgl. (1972): Überwinterung von *Scymnus*-Larven? (*Col. Cocc.*). - Ent. Nachr. Dresden 16, S. 50—52; dgl. (1973): Zur Kenntnis der Larven der paläarktischen Arten von *Harmonia Muls.*, *Adonia Muls.* und *Tytthaspis Crotch* (*Col. Cocc.*). - Ann. Zool. Warszawa 30, S. 375—385; dgl. (1973): Bestimmungstabelle für mitteleuropäische Coccinellidenlarven nach leicht sichtbaren Merkmalen. - Beitr. Ent. 23, S. 93—98; dgl., u. G. F ö r s t e r (1973): Zur Kenntnis der Variabilität der Larven von *Adalia bipunctata* (L.) (*Col. Cocc.*). - Zool. Anz. 191, S. 258—262; dgl., u. I. K o v a r (1973): A simple key for field use. Siehe H o d e k 1973; dgl., u. J. S c h u l z e (1975): Die Larve von *Novius cruentatus* (Mulsant) (*Col. Cocc.*). - Dtsch. ent. Z. 22, S. 359—361; dgl. (1976): Katalog der Entomoparasiten der mitteleuropäischen *Coccinellidae* (*Col.*). - Studia Ent. Forest. 2, S. 121—130; K o m a i, T.

(1956): Genetics of lady-beetles. - Adv. Genet. 8, S. 155—185; K o r s c h e f s k y, R. (1931): Coleopterorum Catalogus pars 118, *Coccinellidae* I. Berlin, 224 S.; dgl. (1932): Coleopterorum Catalogus pars 120, *Coccinellidae* II. Berlin, 435 S.; dgl. (1934): *Platynaspis luteorubra* Goeze, ein neuer Larventypus der Coccinelliden. - Arb. physiol. angew. Ent. 1, S. 278—279; K r y l ' c o v, A. I. (1953): Zavisimost' izmenchivosti melanizacii zhukov ot ikh osnovnoi okraski. - Zool. Zhurn. Moskau 32, S. 915—919

L u s i s, Ya. Ya. (1961): On the biological meaning of colour polymorphism of lady-beetle *Adalia bipunctata* (L.). - Latvijas Ent. 4, S. 3—29; dgl. (1971): Experimental data on the three species of genus *Calvia* (*Col. Coccinellidae*) from Central Asia. - ebd. 14, S. 3—29 (russ.); dgl. (1973): Taxonomical relationship and geographical distribution of forms in the ladybird genus *Adalia* Mulsant. In: Probl. gen. i. evol. I. - Zap. latvijisk. gosud. Univ. im. Petra Stutchki 184, S. 5—127 (Ref.); L u t z, K. G. von (1895): Das Blüten der Coccinelliden. - Zool. Anz. 18, S. 244—255

M a d e r, L. (1926—37): Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild, I. Teil. Wien, 412 S.; dgl. (1955): Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild, II. Teil. - Ent. Arb. Mus. G. Frey 6, S. 764—1035; M a t s u k a, M., H. H a s h i, u. I. O k a d a (1975): Abnormal Sex-Ratio Found in the Lady Beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (*Col. Coccinellidae*). - Appl. Ept. Zool. 10, S. 84—89; dgl., D. S h i m o t o r i, T. S e n z a k i, u. I. O k a d a (1972): Rearing some Coccinellids on pulverized Drone Honeybee Brood. - Bull. Fac. Agr. Tamagawa Univ. 12, S. 28—38; M e u s e l, H., E. J ä g e r, u. E. W e i n e r t (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, S. 13—27; M i z e r, A. V. (1970): On eating of beetles from *Coccinellidae* family by birds. - Vestn. Zool. Kiev, Nr. 6, S. 21—24; M o t e r, G. (1959): Untersuchungen zur Biologie von *Stethorus punctillum* Weise. Diss. Köln, 62 S.; M ü l l e r, H. J. (1966): Über mehrjährige Coccinelliden-Fänge auf Ackerbohnen mit hohem *Aphis fabae* Besatz. - Z. Morphol. Ökol. 58, S. 144—161; dgl. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten. - N. Acta Leop. NF. 35, S. 7—27; M u g g l e t o n, J., D. L o n d s d a l e, u. B. R. B e n h a m (1975): Melanism in *Adalia bipunctata* L. (*Col. Coccinellidae*) and its relationship to atmospheric pollution. - J. appl. Ecol. 12, S. 451—464

N e f e d o v, N. I. (1961): K voprosu ob izmenchivosti i vidoobrazovanii sredi kokcineid. - Uch. Zap. Kabardino-Balkarsk. Univ. 10, S. 125—145

O k a d a, I., H. H o s h i b a, u. T. M a e h a r a (1972): An artificial rearing of a Coccinellid beetle, *Harmonia axyridis* Pallas, on pulverized Drone Honeybee Brood. - Bull. Fac. Agr. Tamagawa Univ. 12, S. 39—47

P e t e r s, G., u. B. K l a u s n i t z e r (1977) Phylogenetische Systematik auf dem Wege zur Erforschung der Stammesgeschichte der Tiere. - Biol. Rdsch. 15, S. 88—98; P r i o r e, R. (1963): Studio morfo-biologico sulla *Rodolia cardinalis* Muls. - Boll. Labor. Ent. Agrar. Portici 21, S. 63—198; P u l l i a i n e n, E. (1964): On the hibernation sites of *Myrrha octodecimguttata* L. on the putts of the pine (*Pinus silvestris* L.). - Ann. Ent. Fenn. 32, S. 99—104; dgl. (1964): Studies on the humidity and light orientation and the flying activity of *Myrrha octodecimguttata* L. - ebd. 30, S. 117—141

Rautapää, J. (1972): The importance of *Coccinella septempunctata* L. (*Col. Coccinellidae*) in controlling cereal aphids, and the effect of aphids on the yield and quality of barley. - Ann. Agr. Fenn. 11, S. 424-436; Rubtsov, I. A. (1952): Lindorus - an effective predator on Diaspine scales. - Ent. Obozr. 32, S. 96-106

Sachtleben, H. (1941): Biologische Bekämpfungsmaßnahmen. In: Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 6. Hamburg und Berlin. S. 1-111; Sasaji, H. (1968): Phylogeny of the family *Coccinellidae* (*Col.*). - Etizenia, Nr. 35; dgl. (1968): Descriptions of the Coccinellid Larvae of Japan and the Ryukyus (*Coleoptera*). - Mem. Fac. Educ. Fukui Univ. II. Nat. Sci., Nr. 18, S. 93-136; dgl. (1971): *Coccinellidae*. Fauna Japonica. - Ac. Press of Japan, 340 S.; dgl. (1971): Phylogenetic positions of some remarkable genera of the *Coccinellidae* (*Col.*), with an attempt of the numerical method. - Mem. Fac. Educ. Fukui Univ., Ser. II, Nat. Sci., Nr. 21, S. 55 bis 73; dgl., u. E. Ohnishi (1973): Disc electrophoretic Study of Esterase in ladybirds. - ebd., Nr. 23, T. 2, S. 23-32; dgl., R. Yahara, u. M. Saito (1975): Reproductive isolation and species specificity in two ladybirds of the genus *Propylaea* (*Col.*). - ebd., Nr. 25, T. 3, S. 13-34; Savoiskaja, G. I. (1960): On morphology and taxonomy of ladybirds larvae (*Coleoptera*, *Coccinellidae*) from South-east Kazakhstan. - Ent. Obozr. 39, S. 122-133; dgl. (1962): Morphology and taxonomy of the larvae of the genus *Coccinella* L. (*Coleoptera*, *Coccinellidae*). - Trudy Inst. Zashch. Rast. 7, S. 299-315; dgl. (1964): Materials on morphology and systematics of larvae of the tribe *Coccinellini*. - ebd. 8, S. 310-357; dgl. (1965): Hibernation and migration of coccinellids in south-eastern Kazakhstan. Siehe Hodek 1965; dgl. (1965): The significance of coccinellids in the biological control of apple tree aphids in the Alma-Ata fruit growing region. Siehe Hodek 1965; dgl. (1968): Beetles of the genus *Exochomus* and *Platynaspis* - predators of the aphids and ciccids. - Trudy Inst. Zashch. Rast., Alma-Ata 10, S. 158-180 (russ.); dgl. (1969 b): On revealing of new taxonomical categories of the coccinellids. - Vest. sel'-khoz. Nauki, Alma-Ata 9, S. 101-106 (russ.); dgl. (1970 b): Introduction and acclimatization of some coccinellids in the Alma-Ata reserve. - Trudy Alma-Altin. gos. Zapov. 9, S. 138-162 (russ.); dgl., u. B. Klausnitzer (1973): Morphology and taxonomy of the Larvae with keys for their identification. Siehe Hodek 1973; Scali, V., u. E. R. Creed (1975): The influence of climate on melanism in the Two-Spot ladybird, *Adalia bipunctata*, in central Italy. - Trans. R. ent. Soc. London 127, S. 163-169; Schilder, F. A. (1955): Zur Variabilität der Fleckengröße bei Coccinelliden. - Dtsch. ent. Z. 2, S. 111-120; dgl., u. M. Schilder (1928): Die Nahrung der Coccinelliden und ihre Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. - Arb. biol. Reichsanst. Dahlem 16, S. 213-282; Schmidt, G. (1954): *Coccinellidae*. In: P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 5, 2. Teil. Hamburg u. Berlin, S. 99-104; Schummer, R. (1977): Genetischer Wandel in Insektenpopulationen, untersucht am Beispiel melanistischer Formen von *Biston betularius* (L.), *B. strataria* Hufn. (*Lepidoptera*) und *Adalia bipunctata* L. (*Coleoptera*) in der DDR. Diss. Humboldt- Univ. Berlin, 118 S.; Sem'yanov, V. P. (1965): Fauna, biologiya i poleznaya rol' kokcinellid v Belorusii. - Zap. Leningr. S.-Kh. Inst. 95, S. 106-120; dgl. (1965): Fauna and stational distribution of lady-birds in the Leningrad region. - Ent. Obozr. 44, S. 315-323; dgl. (1965): Sochranenie kokcinellid pri khimicheskoi obrabotke sada. - Zashch. rast. ot vred. i bol. 10, S. 20-21; dgl. (1970): Biological properties of *Adalia bipunctata* L. (*Col. Coccinellidae*) in conditions of Leningrad region. - Zashch. Rast. Vredit. Bolez. 127, S. 105-112 (russ.); dgl., u. J. J. Lipa (1967): The parasites of the ladybirds (*Col. Coccinellidae*) in the Leningrad region. - Ent. Obozr. 46, S. 75



bis 80; Skuhravy, V., u. K. Novak (1965): Migration of *Coccinellidae* to the sugar beet fields during the influx of *Aphis fabae* Scop. Siehe H o d e k 1965; S m i r n o f f, W. A. (1958): An artificial diet for rearing coccinellid beetles. - Canad. Entomol. 90, S. 563—565; S m i t h, B. C. (1960): A technique for rearing coccinellid beetles on dry foods, and influence of various pollens on the development of *Coleomegilla maculata lengi* Timb. (*Coleoptera: Coccinellidae*). - Canad. J. Zool. 38, S. 1047—1049; dgl. (1965): Growth and development of coccinellid larvae on dry foods. - Canad. Entomol. 97, S. 760—768; S m i t h, S. G. (1963): Natural hybrids between coccinellid species. - Canad. Dept. Forestry, Forest Entomol. Pathol. Branch Bimonthly Progr. Rept. 19, S. 2; S p e n c e, W., u. W. K i r b y (1816): An Introduction to Entomology. Bd. I. (Deutsche Übersetzung. Bd. I, Stuttgart 1823, S. 292—293); S t r o u h a l, H. (1926): Die Larven der palaearktischen *Coccinellini* und *Psylloborini*. - Arch. Naturg. 92, S. 1—63; dgl. (1926): Pilzfressende Coccinelliden (Tribus *Psylloborini*). - Z. wiss. Ins.-biol. 21, S. 131—143; S u n d b y, A. (1966): A comparative study of the efficiency of three predatory insects *Coccinella septempunctata* L. (*Col. Coccinellidae*), *Chrysopa carnea* St. (*Neuroptera, Chrysopidae*) and *Syrphus ribesii* L. (*Diptera, Syrphidae*) at two different temperatures. - Entomophaga 11, S. 395—404; S z u m k o w s k i, W. (1951): Observations on *Coccinellidae*. II. Experimental rearing of *Coleomegilla* on a noninsect diet. - Trans. 9th. Int. Congr. Entomol. Amsterdam 1, S. 781—785

Tanasijevic, N. (1958): Zur Morphologie und Biologie des Luzernemarienkäfers *Subcoccinella vigintiquatuorpunktata* L. (*Col., Cocc.*). - Beitr. Ent. 8, S. 23 bis 78; T e l e n g a, N. A. (1948): Biologicheskii metod borby s vrednymi nasekomymi. - Izd. Ak. Nauk Ukrain. SSR, 120 S.; T i m o f e e f f - R e s s o v s k y, N. W. (1940): Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. - Biol. Zbl. 60, S. 130—137; T u r i a n, G. (1969): Coccinelles micromycetophages (*Col.*). - Mitt. Schweiz ent. Ges. 42, S. 52—57

Verhoeff, C. (1895): Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von *Coccinella*, zugleich ein Versuch, die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. - Arch. Naturg. 61, S. 1—80

Walker, M. F. (1961): Some observations on the biology of the ladybird parasite *Perilitus coccinellae* (Schränk) (*Hym., Braconidae*), with special reference to host selection and recognition. - Ent. mont. Mag. 97, S. 240—244; W a t s o n, W. Y. (1956): A study of the phylogeny of genera of the tribe *Coccinellini* (*Coleoptera*). - Contr. Ontario Mus. Zool. Pal. 42, 52 S.; W a y, M. J. (1963): Mutualism between ants and honeydew-producing *Homoptera*. - Ann. Rev. Ent. 8, S. 307—344; W e i s e r, J. (1961): Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. - Monogr. angew. Ent., Beih. Z. angew. Ent., Nr. 17, S. 67; W e i s m a n n, L., A. M. A f i f y, u. F. N. Z a k i (1971): Einflußnahme der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit auf den Nahrungsverbrauch bei Marienkäfer *Coccinella undecimpunctata* L. - Biologia Bratislava 26, S. 89—98; W i l l i a m s, C. B. (1958): Insect Migration. New York, 235 S.

Yakhontov, V. V. (1937): Practical results of an experiment. A biological method of controlling pests of lucerne and cotton. - Vuisshaya Shkola Moscow 1, S. 77 bis 81; dgl. (1940): Massovyje perelety i zimnija skoplenija kokcinellid. - Tez. dokl. ekol. Konf. probl. mass. razmoz zivotn. Kiew, S. 104—108; dgl. (1957): A novelty in

the biological control of pests (heterosis in *Coccinellidae*). - Zashchita Rastenij, S. 32 bis 33; dgl. (1960): Primenenie kokcinellid vo borbe s vreditelyami sel'skogo khozyaistva. - Izd. Ak. N. Uzbek. SSR, S. 9-85; dgl. (1965): Diapause in *Coccinellidae* of Central Asia. Siehe H o d e k 1965; Y i n o n , U. (1969 b): The natural enemies of the armores scale lady-beetle, *Chilocorus bipustulatus* (Col. *Coccinellidae*). - Entomophaga 14, S. 321-328

Z a s l a v s k i j , V. A. (1963): Gibridnaya steril'-nost' kak faktor ogranichivayushchii rasselenie allopatricheskikh vidov. - Doklady Ak. N. SSSR 149, S. 470-471; dgl. (1970): Geographical races of *Chilocorus bipustulatus* (Col. *Coccinellidae*). I. Two Types of photoperiodical reaction controlling the imaginal diapause in the northern race. - Zool. Zurn. Moskau 49, S. 1354-1365 (russ.); Z e l e n y , J. (1969): A biological and toxicological study of *Cycloneda limbifer* Case-y (Col. *Coccinellidae*). - Acta ent. bohemoslov. 66, S. 333-344; Z o e b e l e i n , G. (1956): Der Honigtau als Nahrung der Insekten. - Z. angew. Ent. 38, S. 369-416, 39, S. 129-167

## Umschlagbild

Aggregation von *Semiadalia undecimnotata* zur Überwinterung auf dem Mont Cousson, Südfrankreich, in 1515 m Höhe

Aufnahme: G. I p e r t i

Marienkäfer – uns seit frühester Kindheit vertraut – geben noch heute eine Fülle von Rätseln auf, obwohl in aller Welt an der Klärung ihrer Stammesgeschichte, Biologie und vor allem der Möglichkeit eines gezielten Einsatzes im Rahmen integrierter Pflanzenschutzmaßnahmen gearbeitet wird.

Marienkäfer brachten den ersten großen Erfolg in der biologischen Schädlingsbekämpfung, als sie Ende des vorigen Jahrhunderts die Citrus-Kulturen von Kalifornien retteten. Der Forscher K o e b e l e entdeckte in einem Garten in Nord-Adelaide eine in Australien seltene Marienkäferart (*Rodolia cardinalis*) als Feind der die Citrus-Kulturen bedrohenden Schildlaus *Icerya purchasi*. Seither siedelte man *Rodolia cardinalis* in über 40 Ländern an. Die hohe Suchaktivität der Marienkäfer (Coccinellidae) und die Besiedlung aller Lebensstätten ihrer Beutetiere machen sie bei der Einschränkung der betreffenden Schadinsekten sehr wirksam.

Nur eine Coccinellidenart (*Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*) tritt in Mitteleuropa als gelegentlicher Kulturpflanzenschädling auf und befällt Luzerne, Klee, Kartoffel, Runkelrübe, Zuckerrübe, Nelken, Dahlien und Wicken. Aus tropischen und subtropischen Ländern sind bedeutend größere Schäden durch Marienkäfer an verschiedenen Kulturpflanzen bekannt. Die meisten Arten vertilgen jedoch Schildläuse, Blattläuse und Spinnmilben.