

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft  
**Herausgeber:** Thurgauische Naturforschende Gesellschaft  
**Band:** 1 (1986)

**Artikel:** Biologie  
**Autor:** Keller, S.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-594017>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 18.03.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# BIOLOGIE

S. Keller

## Verbreitung

Das Verbreitungsgebiet des Maikäfers erstreckt sich über ganz Europa mit Ausnahme der nördlichsten und südlichsten Regionen. Seine grösste Häufigkeit erreicht er in Frankreich, der Schweiz, Deutschland, Oesterreich, der Tschechoslowakei, Polen und in Westrussland. Seine südlichsten Randgebiete sind Nordspanien, Norditalien und Jugoslawien, seine nördlichsten England, Dänemark und Südschweden.

## Entwicklungszyklus

Die Entwicklung des Maikäfers dauert normalerweise 3 Jahre. In Randgebieten kann sie gar vier oder fünf Jahre betragen. Der dreijährige Zyklus, der für die Schweiz die Regel darstellt, sieht folgendermassen aus (Abb.1):

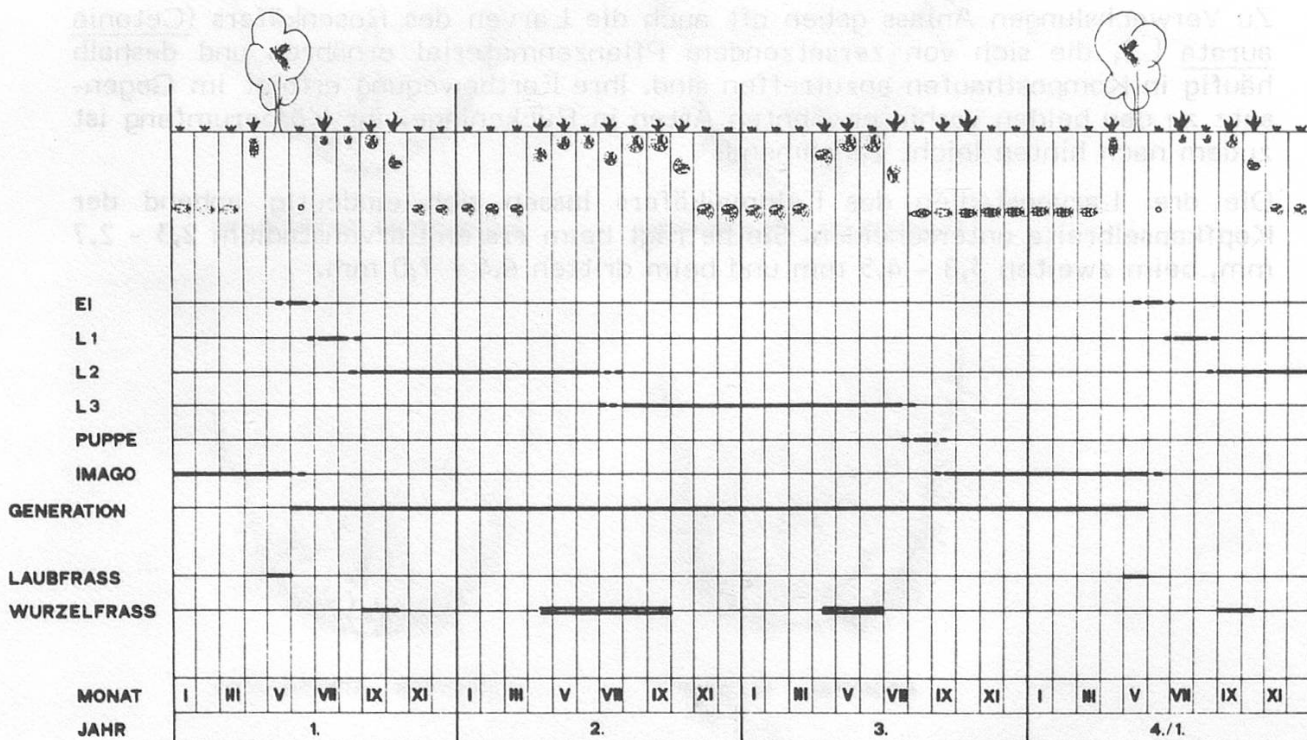


Abb. 1  
Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus des Maikäfers.

Im ersten Jahr, dem Flugjahr, verlassen die Käfer den Boden und schwärmen von Ende April bis Anfang Juni. In dieser Periode werden die Eier abgelegt. Daraus schlüpfen nach etwa sechs Wochen die jungen Engerlinge (erstes Larvenstadium = L1). Diese häuten sich etwa zwei Monate später zum zweiten Larvenstadium (L2). Dieses Stadium überwintert. Im zweiten Jahr, etwa im Juni - Juli, erfolgt die Häutung zum dritten Larvenstadium (L3). Dieses überwintert. Etwa im Juni des dritten Jahres stellen die Engerlinge die Nahrungsaufnahme ein. Sie wandern in die Tiefe, wo sie sich etwa einen Monat später verpuppen. Im September schlüpfen die Käfer (Imagines), die vorerst in der Puppenwiege verbleiben. Im Frühling des vierten Jahres graben sich die Käfer nach oben, um ab Ende April wieder auszuschwärmen.

Der vierjährige Zyklus unterscheidet sich vom dreijährigen vor allem durch eine verlängerte Entwicklungszeit der beiden ersten Larvenstadien. Das erste Larvenstadium überwintert und häutet sich im Sommer des dem Flug folgenden Jahres. Das zweite Larvenstadium überwintert und häutet sich im folgenden Spätsommer. Die übrige Entwicklung verläuft sehr ähnlich wie im dreijährigen Zyklus.

Die nachfolgende Beschreibung der Biologie beruht vorwiegend auf den Angaben von HURPIN (1962). Sie wird ergänzt durch Untersuchungen anderer Autoren sowie durch eigene Beobachtungen.

#### Das Eistadium

Die rundlichen bis leicht länglichen Eier werden im Verlaufe des Schwärmens in Gruppen in einer Bodentiefe von 10-25 cm abgelegt. Frisch abgelegt haben sie einen Durchmesser von etwa 2 mm. Unter Wasseraufnahme verüffachen sie ihr Volumen. Die Embryonalentwicklung dauert bei 15 °C 49 Tage, bei 20 °C 32 Tage und bei 25 °C 19 Tage. In der Natur dürfte sie etwa 6 Wochen betragen.

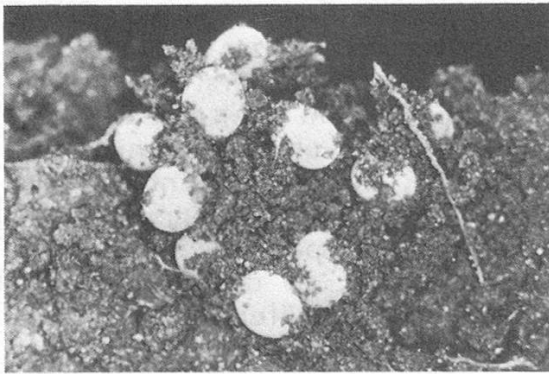
#### Das Larven- und Puppenstadium

Die Larven der Blatthornkäfer (Lamellicornia) sind durch ihre gekrümmte Form charakterisiert. Dieser besondere Larventyp wird als Engerling bezeichnet. Die drei Larvenstadien des Maikäfers können aufgrund der Kopfkapselgrösse unterschieden werden. Im ersten Stadium (L1) beträgt der Kopfkapseldurchmesser 2,3 - 2,7 mm, bei L2 3,8 - 4,5 mm und bei L3 6,4 - 7,0 mm.

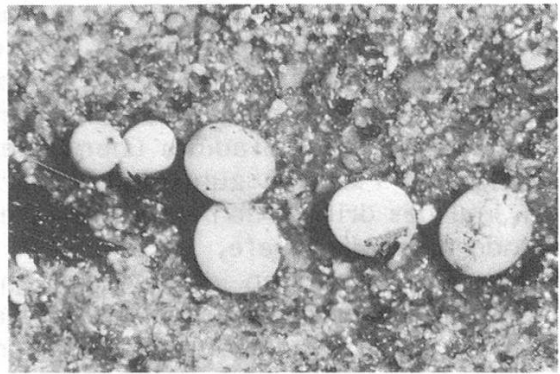
Die Nahrung der Engerlinge besteht aus Wurzeln von Kräutern, Gräsern und holzigen Pflanzen (Reben, Obstbäume). Über die Annahme oder Ablehnung der Nahrung dürften Struktur und chemische Zusammensetzungen entscheidend sein. In der Natur schlüpft der Engerling etwa im Juli aus dem Ei. Er hat ein Gewicht von etwa 25 mg. Junge Engerlinge sind gegen Umwelteinflüsse ziemlich empfindlich. Sie ertragen Trockenheit, Nässe und hohe Temperaturen relativ schlecht. Die Dauer dieses Stadiums beträgt bei 15 °C 3 Monate, bei 20 °C 2 Monate. In der Natur erfolgt die Häutung vorwiegend im August - September.

Vor der Häutung wird die Nahrungsaufnahme eingestellt und die Larven graben sich etwas tiefer in den Boden. Die Häutung selbst dauert zwei bis drei Stunden.

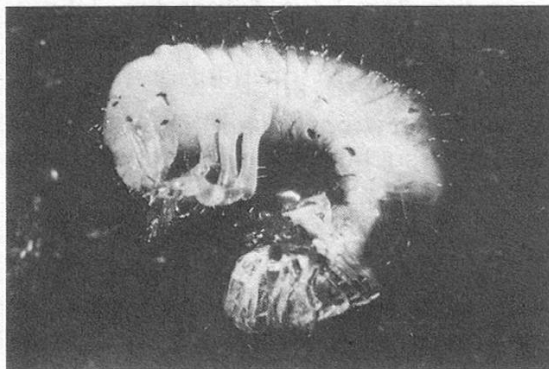
Nach ein bis zwei Tagen ist die helle Färbung verschwunden und die Cuticula hat die normale Festigkeit erreicht. Etwa zwischen Mitte Oktober und Mitte November, wenn die Temperaturen der Bodenoberfläche etwa 10 ° nicht mehr übersteigen, sucht der Engerling zur Überwinterung tiefere Bodenschichten auf. Die meisten Engerlinge überwintern in den eher schweren Böden der Nordostschweiz vorwiegend in einer Tiefe von 5 - 30 cm (Abb. 3). In den sandigen Böden des Rheintals wurden überwinterte Engerlinge bis 80 cm Tiefe gefunden.



a



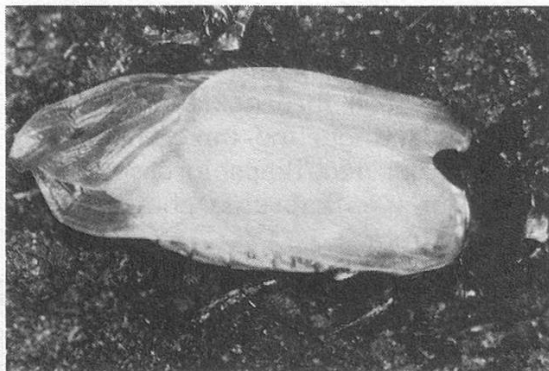
b



c



d



e



f

## Abb. 2

### Entwicklungsstadien des Maikäfers:

a Eigelege des Maikäfers

b Maikäfereier, rechts gequollen

c Engerling

d Puppe in Höhle

e frisch geschlüpfter, noch ungefärbter Maikäfer

f Überwinternder Maikäfer in seiner Erdhöhle. Am Hinterende Larven- und Puppenhaut sichtbar.



Im Laufe des April, wenn die Temperatur in 30 cm Tiefe 7 °C übersteigt, wandern die Engerlinge wieder zur Wurzelzone empor. Der Aufstieg dauert etwa ein bis zwei Wochen. Im Juni erfolgt die Häutung zum dritten und letzten Larvenstadium. Das Gewicht des Engerlings beträgt zu diesem Zeitpunkt etwa 800 mg. Im Anschluss an die letzte Larvenhäutung sind die Engerlinge sehr gefräßig. Nach Beobachtungen von HURPIN (e.c.) nehmen sie in den ersten drei Monaten mehr Nahrung zu sich als während der Dauer des restlichen Larvendaseins. Die meisten Engerlingsschäden entstehen deshalb in diesem dem Flug folgenden Jahr, das aus diesem Grunde als Hauptschadenjahr bezeichnet wird.

Etwa ab Ende Oktober bis anfangs November wandern die Engerlinge wiederum zur Überwinterung in die Tiefe. Im Frühling steigen sie wie im vorigen Jahr wieder in die Wurzelregion empor. Nach einer Aktivitätsperiode von etwa 2 Monaten ist die Larve ausgewachsen. Sie gräbt sich erneut in tiefere Bodenschichten, nach eigenen Beobachtungen vorwiegend in Tiefen von 5 - 30 cm (Abb.3). Ihre Aktivität nimmt ab. Die Umwandlung in die Vorpuppe ist gekennzeichnet durch eine Streckung des Körpers und eine Entleerung des Darmes, wodurch sich namentlich der letzte Körperabschnitt, das Pygidium, verkürzt. Das Vorpuppenstadium dauert bei einer optimalen Temperatur von 22 °C einen Monat. Für die Metamorphose wird kein Puppencocon angelegt, sie erfolgt frei in einer kleinen Erdhöhle. Die Puppen sind freie Puppen, d.h. ihre Extremitäten sind nicht mit dem Körper verklebt. Das Puppenstadium dauert bei 22 °C fünf Wochen. In der Natur häuten sie sich Ende August, anfangs September zum ausgewachsenen Insekt.

#### Wanderverhalten und Orientierung der Engerlinge

Trotz ihrer mühsamen Fortbewegungsart können die Engerlinge im Boden erhebliche Strecken zurücklegen (HASLER, 1986). Die Engerlinge des ersten Larvenstadiums entfernen sich im Durchschnitt 45 cm vom Eiablageort, die L2 bis im Herbst des ersten Jahres bis zu 64 cm. Bis in den Frühling des zweiten Jahres können die L2 bis zu 2 m zurücklegen. Die Engerlinge des dritten Stadiums legen in zwei Tagen im Durchschnitt 10 cm zurück, das Maximum beträgt sogar 40 cm.

Anhand von ausgesetzten, markierten L3 konnte das Verhalten der Engerlinge in Obstanlagen untersucht werden (HASLER 1986). Es zeigte sich, dass die im Herbizidstreifen ausgesetzten Engerlinge während des 90 resp. 360 Tage dauernden Untersuches vorwiegend in der Umgebung der Baumwurzeln blieben; 71% der L3 wurden fressend an Baumwurzeln gefunden.

Die im Gras des Fahrstreifens ausgesetzten Engerlinge blieben in den ersten 90 Tagen vorwiegend in diesem Bereich. Aus den Fundtiefen geht hervor, dass die meisten Larven sich in den obersten 5 - 10 cm, also im Wurzelraum des Grases (Timothe) bewegten und sich von dieser Nahrungsquelle ernährt haben müssen. Präferenzversuche zeigen jedoch, dass die Engerlinge bei freier Wahl Baumwurzeln den Wurzeln von Timothe vorziehen. Nach 360 Tage orientierten sich diese Larven zunehmend in Richtung Herbizidstreifen: 30% gelangten vom Fahrstreifen in den Herbizidstreifen und fressen an den Baumwurzeln.

Diejenigen Larven, die im geschälten Fahrstreifen ausgesetzt wurden, legten auf der Suche nach einer Nahrungsquelle die grössten Strecken zurück. Dabei gelangten sie fast ausschliesslich in den Herbizidstreifen, wo sie an Baumwurzeln fressen.

Die Orientierung der Engerlinge erfolgte anhand eines CO<sub>2</sub>-Gradienten, der von den Pflanzenwurzeln aufgebaut wird (HASLER, 1986). Für bodenbewohnende,

polyphage Larven wie Engerlinge ist die Anziehung durch  $\text{CO}_2$  ein geeignetes Mittel, um die Tiere zu verschiedenen potentiellen Frasspflanzen zu führen. Das  $\text{CO}_2$  als ein unspezifischer Lockstoff bringt die bodenbewohnenden Larven zu Pflanzenwurzeln, wo sekundäre Pflanzenstoffe in der Funktion von Frassstimulantien bewirken, ob die betreffende Nahrung akzeptiert wird oder nicht. Eine künstliche  $\text{CO}_2$ -Quelle mit einer Flussrate von 10 ml je Stunde bewirkt auf eine Distanz von 25 cm die beste Anziehung. Ab einer Flussrate von 40 ml pro Stunde ist die  $\text{CO}_2$ -Konzentration im Boden so hoch (3 Vol. %), dass sie eine abstossende Wirkung hat. Zur Auslösung einer gerichteten Wanderung brauchen die Engerlinge in ihrer unmittelbarer Umgebung eine  $\text{CO}_2$ -Differenz von nur 0,001 Vol.% pro cm.

### Das ausgewachsene Insekt (Imaginalstadium)

Der frischgeschlüpfte Maikäfer hat hellgelbe Flügeldecken und es dauert einige Tage, bis sie ausgefärbt sind. Die Käfer benötigen eine Diapause. In der Winterruhe ausgegrabene Käfer nehmen keine Nahrung zu sich und graben sich wieder in den Boden ein. Das Gewicht von überwinternden Käfern beträgt bei den Männchen 0,8 - 1,2 g, bei den Weibchen 0,8 - 1,4 g. Im Durchschnitt der beiden Jahre 1978 und 1981 wogen die Männchen 1,037 g die Weibchen 1,096 g.

Die ausgeschlüpften Maikäfer überwintern am Ort des Schlüpfens. Im Urner Fluggebiet des Kantons Thurgau erfolgte dies im Winter 1984/85 in 5 bis 30 cm Tiefe. Weibchen überwinterten im Durchschnitt in rund 16 cm Tiefe, 4 cm tiefer als Männchen (Abb.3).

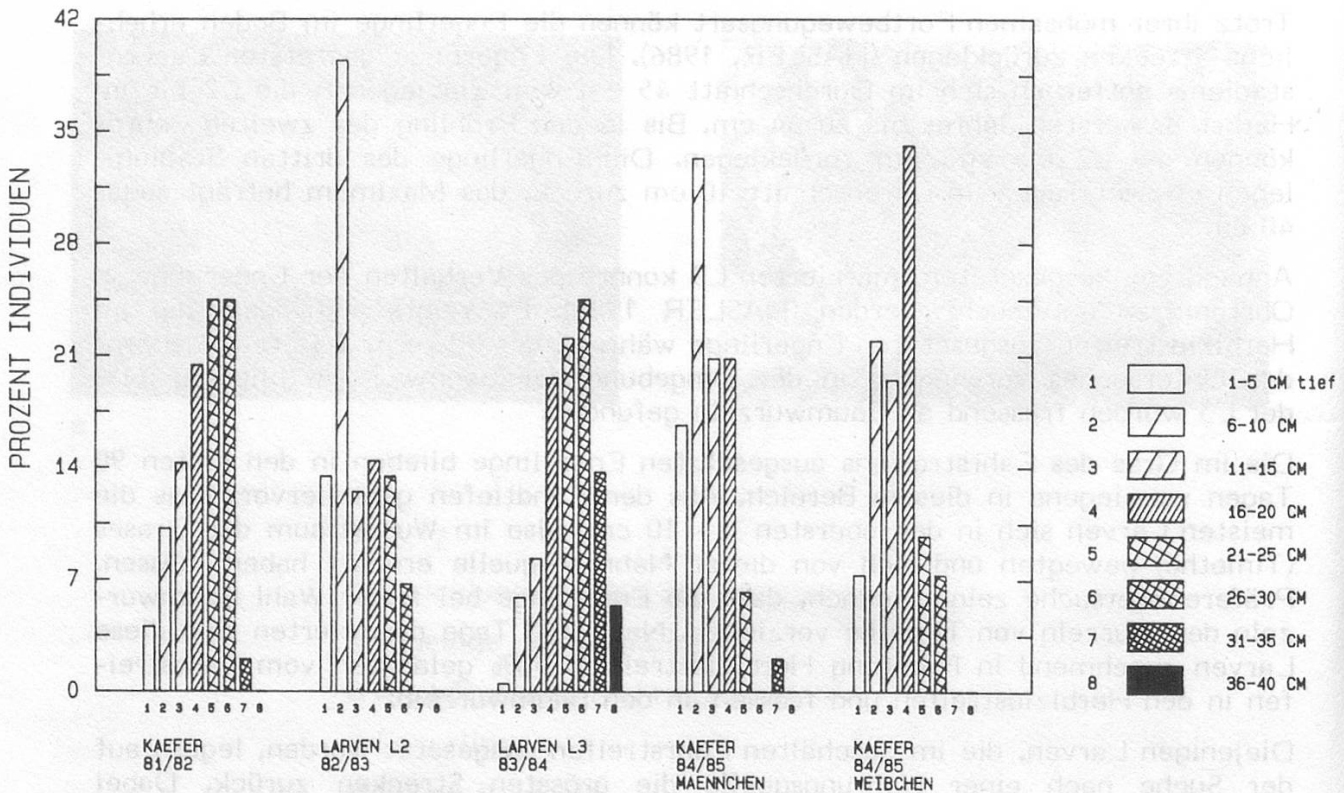


Abb. 3

Überwinterungstiefen von *M. melolontha* (Käfer und Larven).

Etwa ab Ende März, hauptsächlich aber im April, setzt der Aufstieg ein. Er dauert etwa 7 bis 14 Tage. In der obersten Bodenschicht werden die für den Ausflug günstigen Bedingungen abgewartet. Im Falle von Kälteeinbrüchen graben sich die Käfer wieder tiefer ein.

Der Ausflug erfolgt etwa ab Mitte April/Anfang Mai, wenn die Bodentemperatur in 25 cm Tiefe mindestens 10 °C erreicht hat. Die Hauptflüge werden im Mittelland gewöhnlich zwischen Ende April und Mitte Mai beobachtet. Der Ausflug erfolgt ziemlich konzentriert in der Abenddämmerung etwa zwischen 21.10 und 21.30 Uhr (Sommerzeit). Er dauert etwa 15 bis 25 Minuten (Abb. 4). Der Flug ist stark vom Klima beeinflusst. Dabei spielen die Wetterbedingungen während des Tages eine wichtigere Rolle als diejenigen während der Abenddämmerung. Bei Mittagstemperaturen unter 12 °C und ungenügender Besonnung erfolgt am Abend kein Flug. Nach einem warmen und sonnigen Tag dagegen ist ein starker Flug zu erwarten; die klimatischen Bedingungen am Abend wirken nur modifizierend, sofern sie bezüglich Temperatur, Niederschlag und Wind nicht allzu extrem sind. Bei Niederschlägen während des Tages oder am Abend findet kein Flug statt.

Die ausfliegenden Käfer orientieren sich nach der höchsten Silhouette innerhalb ihrer Sehweite von etwa 3 km Distanz. Der Wegflug erfolgt deshalb in der Richtung jener Silhouette, die unter dem grössten Winkel gesehen wird. Modifika-

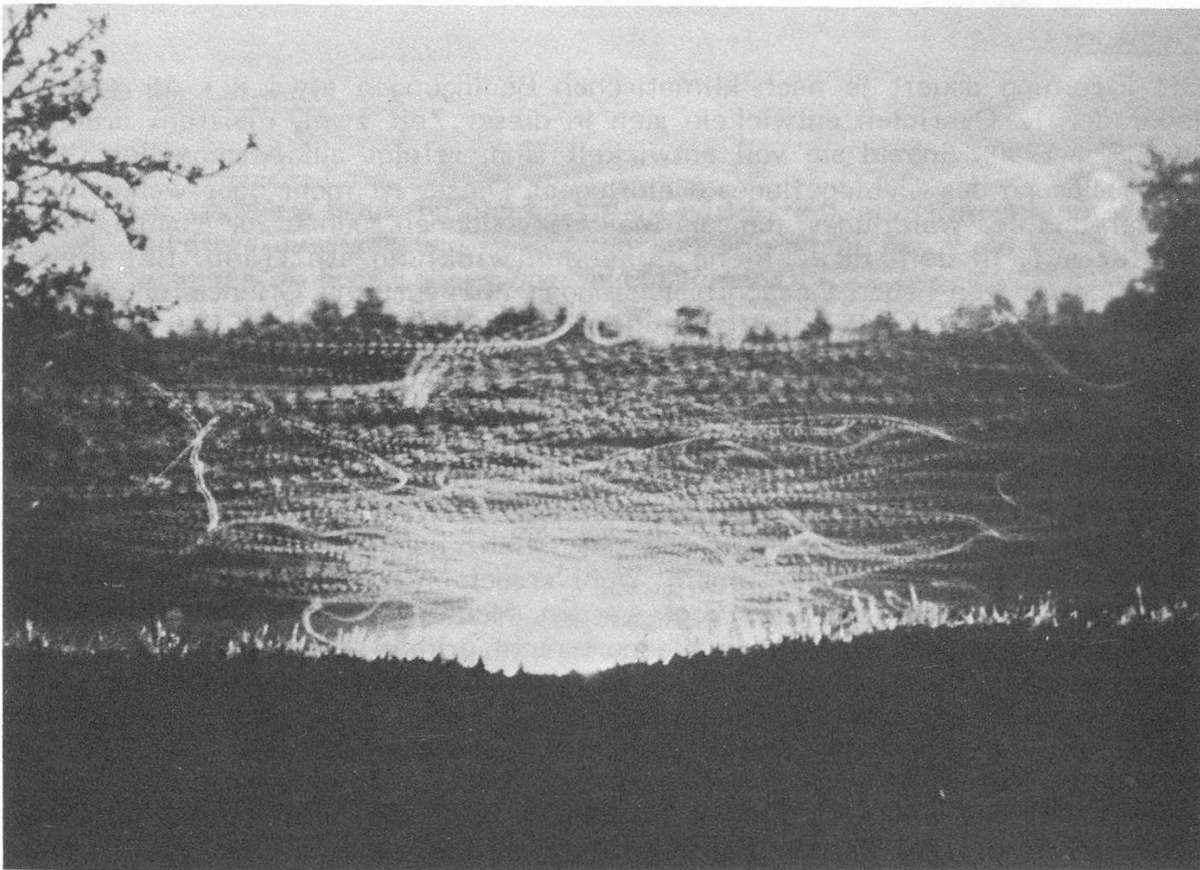


Abb. 4

Flugbahnen der Maikäfer beim Anflug an den Konzentrationspunkt in Dünnershaus.

11. Mai 1985, 21.20 h.



tionen kommen vor, wenn die Distanzen von Silhouetten stark verschieden sind. In diesem Falle wird die unter dem kleineren Winkel gesehene, aber naheliegende und stärker kontrastierende Silhouette angefliegen. In engen Bergtälern und ähnlichen Situationen wirkt ein zusätzlicher Mechanismus in dem Sinn, dass die Maikäfer in geringer Höhe fliegen. So werden im Kanton Uri beispielsweise nicht die kahlen Felswände angefliegen, die als höchste Silhouette erscheinen, sondern die das Tal säumenden Wälder, obwohl ihre Silhouette für den Maikäfer im Moment des Abfluges nicht erkennbar ist (SCHNEIDER, 1952).

Die Ausflugsperiode dauert etwa 10 bis 20 Tage. In den ersten Flügen sind die Männchen in der Überzahl. Ihr Anteil nimmt später ab und gegen Ende des Fluges dominieren die Weibchen. Dies ist möglicherweise bedingt durch die unterschiedliche Überwinterungstiefe der beiden Geschlechter (Abb.3).

Maikäfer sind während der meisten Zeit des Tages aktiv. Bei günstigen klimatischen Bedingungen entfalten sie ihre Hauptaktivität am Vormittag, sowie in der Abenddämmerung, in der Morgendämmerung dagegen sind sie inaktiv. Die Paarung erfolgt meistens kurz nach der Ankunft auf den Frassbäumen. Sowohl Männchen als auch Weibchen können mehrmals kopulieren. Für das Erkennen und Auffinden der Geschlechter dürften spezielle Geruchstoffe (Pheromone) verantwortlich sein. Trotzdem sind Paarungsversuche zwischen Männchen relativ häufig. Vor allem die Weibchen haben die Tendenz, schon kurz nach der Ankunft am Waldrand ins Waldesinnere weiter zu wandern.

### Eiablage

Die Eireifung dauert je nach klimatischen Bedingungen etwa 8 - 15 Tage. In jeder der 12 Ovariolen entwickeln sich in dieser Zeit zwei, meistens drei Eier (VOGEL, 1950). Sobald sie voll entwickelt sind, erfolgt auf hormonellem Weg die Auslösung des Eiablagefluges (Feldfluges). Dieser ist mehr oder weniger eine Umkehrung des Waldfluges, d.h. die Maikäferweibchen suchen zur Eiablage jenes Gebiet auf, in dem ihre eigene Jugendentwicklung stattfand. Bei diesem Rückflug dürften neben Gedächtnisleistungen ultraoptische Orientierungsmechanismen (Magnetfeld, Gravitation) mitbeteiligt sein (SCHNEIDER, 1967). Der Eiablageflug erfolgt ebenfalls in der Abenddämmerung bei Temperaturen über 10 °C, etwa eine Viertelstunde früher als der Waldflug. Die Weibchen lassen sich im ausgewählten Gebiet brüsk zu Boden fallen und suchen eine zum Eingraben günstige Stelle.

Nach HAUSS und SCHÜTTE (1978) spielen bei der Wahl des Eiablageortes neben der Höhe des Pflanzenbestandes und der Pflanzendichte auch die Pflanzenart eine Rolle; sie stellten in einem Wahlversuch fest, dass für die Eiablage Parzellen mit Löwenzahn bevorzugt werden. Neuere Untersuchungen (HASLER, 1986) zeigen jedoch, dass der Eiablageort nicht primär anhand der Vegetationsdecke, sondern aufgrund von Strahlungsunterschieden der Bodenoberfläche gewählt wird. Bis zu einer Strahlungstemperatur von 13 °C besteht eine lineare Beziehung zwischen der Bodentemperatur und der Zahl der zur Eiablage gelandeten Käfer: Je wärmer der Boden ist, desto häufiger werden Eier gelegt. Über 13 °C besteht diese lineare Beziehung zwar nicht mehr, aber ab dieser Schwellentemperatur werden jedoch am meisten Eier gelegt.

In der Praxis heisst das, dass gemähte Wiesen (in diesen Untersuchungen 14,7 °C) bevorzugt belegt werden. Ungemähte Wiesen (12,5 °C) und offene Äcker (12,9 °C) werden eher gemieden.

Zur Eiablage graben sich die Weibchen etwa 10 - 25 cm tief in die Erde. Dort legen sie ihre Eier ab, nach HURPIN (e.c.) im Mittel 24 Stück, im Maximum



42. Der Aufenthalt unter der Erde dauert 3 - 6 Tage. Für etwa zwei Drittel der Weibchen endet die erste Eiablage mit dem Tod. Die Überlebenden fliegen denselben Weg wie beim ersten Ausflug, es erfolgt keine Neuorientierung mehr. Innerhalb von 10 - 20 Tagen reift eine weitere Eiserie. Die zweite Eiablage erfolgt entsprechend der ersten. Nach VOGEL (e.c) reifen im Durchschnitt zwei Eier pro Ovariole. Nach HURPIN (e.c.) umfasst das zweite Gelege durchschnittlich 16 Eier. Theoretisch sind noch weitere Ablagen möglich, die jedoch nicht mehr von praktischer Bedeutung sind. Die Männchen verbleiben am Waldrand oder zerstreuen sich ins Waldesinnere, wo sie sterben. Ihre Lebenserwartung ist geringer als jene der Weibchen. In der zweiten Junihälfte verschwinden gewöhnlich die letzten Maikäfer.

In Obstanlagen, deren Baumreihen von Norden nach Süden verlaufen, wird der Mittelstreifen, d.h. der Teil des Fahrstreifens, der zwischen den Fahrspuren liegt, bevorzugt belegt. Fast 50% der Eier werden in diesem Bereich gelegt, weitere 30% im Fahrstreifenrand und nur 20% im Herbizidstreifen. Der Mittelstreifen wird wegen seiner Exposition am längsten von der Sonne erwärmt. Strahlungsmessungen ergaben Werte, die vergleichbar sind mit denjenigen von gemähten Wiesen, die bevorzugt belegt werden. Der Rand des Fahrstreifens wird entweder am Morgen oder am Abend von den Baumreihen beschattet und weist somit eine tiefere Strahlungstemperatur auf, was sich auch in einer kleineren Besetzung auswirkt. Der Herbizidstreifen wird fast den ganzen Tag beschattet, er wird daher für die Eiablage eher gemieden.

## Einflüsse der Umwelt

### Einflüsse des Klimas

Temperatur und Feuchtigkeit (Niederschlag) wirken auf alle Entwicklungsstadien des Maikäfers ein, während Besonnung und vor allem der Wind ausschliesslich die Imagines in ihrer Lebensweise beeinflussen.

Die Eier gelten als das empfindlichste Entwicklungsstadium. Durch ihre relativ tiefe Lage im Boden sind sie vor schädlichen, hohen Temperaturen (über 25 °C) gut geschützt. Dagegen können Trockenperioden mehr oder weniger ausgeprägte Mortalitäten verursachen. In Frankreich wurden während der Trockenperioden von 1949 und 1976 hohe Mortalitäten beobachtet, die besonders in leichten Böden praktisch zum Verschwinden der Engerlinge führten. In der Nordostschweiz dagegen konnten wir in den ziemlich schweren Böden keine derartigen Auswirkungen der Trockenheit von 1976 feststellen.

Bei den Larven wirkt die Temperatur kaum als Mortalitätsfaktor, weder während der Vegetationszeit, noch während der Winterruhe. SCHWERDTFEGER (1939) stellte fest, dass Engerlinge Temperaturen etwa bis - 4 °C ertragen. Nach seinen Beobachtungen wurden aber derartige Temperaturen in den Überwinterungstiefen nicht erreicht.

Engerlinge, vor allem ältere, stellen geringe Ansprüche an die Bodenfeuchtigkeit. Sie ertragen sowohl Trockenheit als auch Nässe. Selbst tagelange Überschwemmungen können ihnen nichts anhaben.

Die Käfer sind während ihres oberirdischen Lebens den klimatischen Bedingungen am meisten ausgesetzt. Niederschläge in Form von Regen oder Schnee scheinen keine bedeutende Mortalität zu verursachen. Ebenso gibt es verschiedene Beobachtungen, wonach Maikäfer Fröste bis - 8 °, kurz dauernd sogar bis - 12 °C, unbeschadet überstanden haben.

Es wurde beobachtet, dass die in Kältestarre zu Boden gefallen Käfer sich bei der nächstbesten Gelegenheit unter Steine, Holz oder Laub verkrochen oder sich auch in den Boden eingruben und bei günstigen Bedingungen wieder ausflogen. Der Wind kann unter Umständen ebenfalls ein bedeutender Mortalitätsfaktor sein. Im Kanton Uri soll heftiger Föhn während des Fluges die Maikäfer in den Urnersee verfrachten, wo sie umkamen. Dem gegenüber steht eine andere Beobachtung: 1948 wurden am deutschen Bodenseeufer durch eine heftige Bise Maikäfer in den Bodensee getrieben. Sie überquerten denselben und erreichten das Ufer lebend zwischen Landschlacht und Romanshorn. Dort führten sie den Reifungsfrass aus und legten Eier. Erst nach mehreren Generationen sind diese Käfer jetzt praktisch wieder verschwunden.

### Einfluss der Nahrung

Sowohl bei den Engerlingen wie bei den Maikäfern spielen Qualität und Quantität der Nahrung eine Rolle. Engerlinge fressen Wurzeln verschiedener Pflanzenarten. Nach Untersuchungen von HAUSS und SCHÜTTE (1976) scheinen Kräuter (ohne Leguminosen) eine geeignetere Nahrung zu sein als Gräser. Die Gewichtszunahme war grösser und die Mortalität geringer. Eine Ausnahme stellten L1 während den beiden ersten Lebenswochen dar. Die Gewichtszunahme bei Graswurzeldiät war grösser und die Mortalität geringer als bei Ernährung mit Wurzeln von Kräutern. Bei Engerlingen des zweiten und dritten Stadiums ergab sich bei Fütterung mit Löwenzahn (Taraxacum officinale) das mit Abstand höchste Körpergewicht und die geringste Mortalität. Wahlversuche ergaben zudem, dass Engerlinge diese Pflanze bevorzugten, was die Befunde früherer Autoren bestätigt. Die Eignung von Leguminosen als Engerlingsnahrung ist unterschiedlich. HURPIN (e.c.) reiht Rotklee (Trifolium pratense) und Schotenklee (Lotus corniculatus) qualitativ zwischen den übrigen Krautpflanzen und den Gräsern ein. Luzerne dagegen enthält für den Engerling giftige Substanzen und wird kaum gefressen (HORBER 1964). Von toter organischer Substanz können die Engerlinge nicht leben.

Das Fehlen von Nahrung, was als Folge von Kahlfrass oder der Ernte von Ackerfrüchten eintreten kann, führt zu einer Mangelernährung und damit zu einer erhöhten Anfälligkeit gegenüber anderen Umweltbedingungen oder direkt zum Absterben.

Den Maikäfern dient das Laub verschiedener Bäume und Sträucher als Nahrung. Ihr Auffinden erfolgt offenbar aufgrund von mechanischen und chemischen Eigenschaften der Blätter. Als Nahrungspflanzen besonders attraktiv sind Eiche, Ahorn, Buche, Steinobstbäume, Nussbaum, Lärche und Haselnuss. Einige weitere Pflanzen werden ebenfalls angenommen, nicht oder nur ausnahmsweise jedoch Traubenkirsche, Kernobstbäume, Holunder, Linde, Tanne, Föhre und andere. In den letzten Jahren wurde im Kanton Thurgau vermehrt Befall von Apfelbäumen in Niederstammanlagen beobachtet.

Im Laufe des Fluges kann sich die Nahrungswahl der Maikäfer als Folge der Alterung des Laubes ändern. So wird altes Eichenlaub beispielsweise nicht mehr gerne angenommen (SCHNEIDER, 1980).

Auch bei den Maikäfern besteht die Möglichkeit von Nahrungsmangel, entweder als Folge von Kahlfrass oder, wie 1981, wenn der Flug derart früh erfolgt, dass die wichtigsten Frassbäume noch nicht ausgetrieben haben. In diesen Fällen dürften die Folgen weniger eine erhöhte Mortalität sein, als eine reduzierte Fruchtbarkeit.

## Einfluss der natürlichen Feinde

Der Maikäfer, sowohl als Larve als auch als ausgewachsenes Insekt, hat zahlreiche Feinde: Räuber, Parasiten und Krankheiten. Von den Räubern sind Dachs und Maulwürfe in erster Linie Verzehrer von bodenbewohnenden Stadien. Dasselbe gilt für Mäusen.

Krähen fressen wohl auch bodenbewohnende Stadien, ihre Bedeutung als Verzehrer von schwärmenden Käfern dürfte aber wesentlich grösser sein. Sie sammeln sich mitunter in Schwärmen an den Konzentrationsstellen der Maikäfer an. Stare und Spatzen sind ebenfalls bekannte Maikäferfresser. An der Bodenoberfläche befindliche Käfer werden ohne Zweifel auch vom Fuchs, Igel, Spitzmäusen und anderen Tieren gefressen.

Die Bedeutung der Säugetiere für den Massenwechsel des Maikäfers ist im allgemeinen als gering einzuschätzen. Dachse können in einzelnen Grundstücken zwar beachtliche Mengen von Engerlingen verzehren, wobei allerdings die Grasnarbe Schaden nimmt. Aus dem Wallis liegen Beobachtungen vor, wonach von Maulwürfen besiedelte Feldareale weniger Engerlinge enthielten als maulwurfsfreie. Der Beitrag der Vögel zur Begrenzung der Maikäferpopulationen dürfte vor allem bei schwachen Flügen nicht zu unterschätzen sein. Dagegen reicht ihre Frassleistung bei stärkeren Flügen bei weitem nicht aus, um eine feststellbare Reduktion der Maikäfermenge zu erzielen.

Parasiten spielen als Maikäferfeinde eine untergeordnete Rolle. Bisher konnten wir nur an einigen wenigen Orten vereinzelt parasitische Fliegen (Tachiniden) nachweisen. Etwas häufiger treten Fadenwürmer (Nematoden: Mermithiden) auf. Im Durchschnitt aller unserer bisherigen Untersuchungen lag die parasitenbedingte Mortalität unter 1%.

Die wichtigsten natürlichen Feinde stellen Krankheiten dar. Rund 30 Krankheitserreger wurden bisher nachgewiesen. Diese gehören zu den Viren, Bakterien, Protozoen und Pilzen. Mehrheitlich dürfte es sich um Schwächeparasiten und Saprophyten handeln, und nur eine Minderheit scheint in der Lage zu sein, gesunde Tiere zu infizieren. Die wichtigsten in der Schweiz nachgewiesenen Krankheitserreger sind die Pilze Beauveria brogniartii (= B. tenella) und Metarhizium anisopliae, die Protozoen Nosema melolonthae und Adelina melolonthae, sowie das Bakterium Bacillus popilliae. B. popilliae scheint vor allem lokal vorzukommen. Der durchschnittliche Infektionsgrad liegt nach unseren Untersuchungen unter 1%, im Maximum wurden in einer Population 10,5% infizierte Engerlinge gefunden. Die beiden Protozoenarten, vor allem N.melolonthae, scheinen in allen Populationen vorhanden zu sein, wo sie eine Mortalität von einigen wenigen Prozenten verursachen. Der mit Abstand wichtigste Krankheitserreger ist Beauveria brogniartii. Dieser Pilz kommt in praktisch allen Populationen vor und verursachte nach unseren bisherigen Beobachtungen bei den Engerlingen des zweiten Stadiums eine natürliche Mortalität bis 45%. Bei den schwärmenden Käfern wurden Infektionsraten zwischen 2 und 80% festgestellt. Von Population zu Population bestehen starke Unterschiede.

## Flugzyklen und Fluggebiete

Die Individualentwicklung eines Maikäfers dauert 3 Jahre. Da die Entwicklung in einer Region synchron verläuft, erscheinen die Maikäfer alle 3 Jahre in grösserer Zahl. Diese Jahre werden als Flugjahre bezeichnet. Nicht alle Gebiete haben dasselbe Flugjahr. In der Schweiz findet jedes Jahr irgendwo ein Flug statt. HEER, (1841) hat vorgeschlagen, die Flugjahre nach jenen Kantonen



zu benennen, in denen starke Flüge auftraten: Basler Flug, Berner Flug und Urner Flug. Diese Benennung hat sich in der Schweiz und zum Teil auch im benachbarten Ausland eingebürgert. Im internationalen Gebrauch wird die Flugbezeichnung nach SCHNEIDER-ORELLI (1949) verwendet. Die Flugbezeichnungen und ihre Berechnung sind nachfolgend dargestellt.

<u>Flugbezeichnung nach</u>		<u>Berechnung</u>
HEER	SCHNEIDER-ORELLI	
<b>Basler Flug</b>	III/0*	Jahreszahl geteilt durch 3, Rest 0. Beispiele: 1986, 1989, 1992
<b>Berner Flug</b>	III/1	Jahreszahl geteilt durch 3, Rest 1. Beispiele: 1987, 1990, 1993
<b>Urner Flug</b>	III/2	Jahreszahl geteilt durch 3, Rest 2. Beispiele: 1988, 1991, 1994

\* Die vordere, römische Ziffer hält fest, dass es sich um einen dreijährigen Zyklus handelt. Diese Flugjahrbezeichnung kann entsprechend auch für vierjährige Zyklen abgewandelt werden: IV/0, IV/1, IV/2, IV/3.

Das Vorkommen der einzelnen Flüge in der Schweiz wurde von DECOPPET (1920) und von SCHNEIDER-ORELLI (1949) kartiert. Ein Vergleich der beiden Flugkarten zeigt, dass die Fluggebiete sich änderten. So wurde namentlich ein starker Rückgang des Urner Fluggebietes zu Gunsten des Berner Fluggebietes verzeichnet. Nach der Karte von SCHNEIDER-ORELLI (Abb. 5) wird das Mittelland vom Berner Flug beherrscht. Dieser Flug findet sich auch im Rheintal, im Kanton Glarus, im Tessin im Haupttal, im südlichen Graubünden um Soglio und im Puschlav. Basler Flug existiert in der Region Basel, in den Kantonen Jura, Wallis sowie im waadtländischen Teil des Rhonetals, Ob- und Nidwalden und im südlichen Tessin. Der Urner Flug ist beschränkt auf den Kanton Uri, auf den südlichen und mittleren Thurgau, im Tessin auf das Maggital sowie auf das südliche Bergell. Gebiete mit vierjährigem Entwicklungszyklus sind im Kanton Graubünden nachgewiesen für das Unterengadin, Teile des Münstertales, des Puschlavs des Albulatales sowie um Andeer, im Wallis um Orsières sowie um Ried bei Brig. Eine Überschneidung von Gebieten mit dreijährigem Flugzyklus wurde nur ausnahmsweise und vorübergehend beobachtet. Für diese räumliche Trennung der Fluggebiete gibt es keine plausible Erklärung.

Gegenwärtig wird am Institut für Phytomedizin der ETH Zürich an einer neuen Verbreitungskarte des Maikäfers gearbeitet. Diese basiert vorwiegend auf persönlichen Befragungen, deren Ergebnisse auf einer 5 km-Netzkarte der Schweiz eingetragen werden. Als vorläufiges Ergebnis kann festgehalten werden, dass das heutige Vorkommen der Maikäfer sich etwa mit dem von SCHNEIDER-ORELLI angegebenen Fluggebiet deckt. Im ganzen Verbreitungsgebiet wurden jedes Jahr meist vereinzelt Käfer beobachtet. Von eigentlichen Flügen kann jedoch nur noch in einzelnen Regionen gesprochen werden. Stärkerer

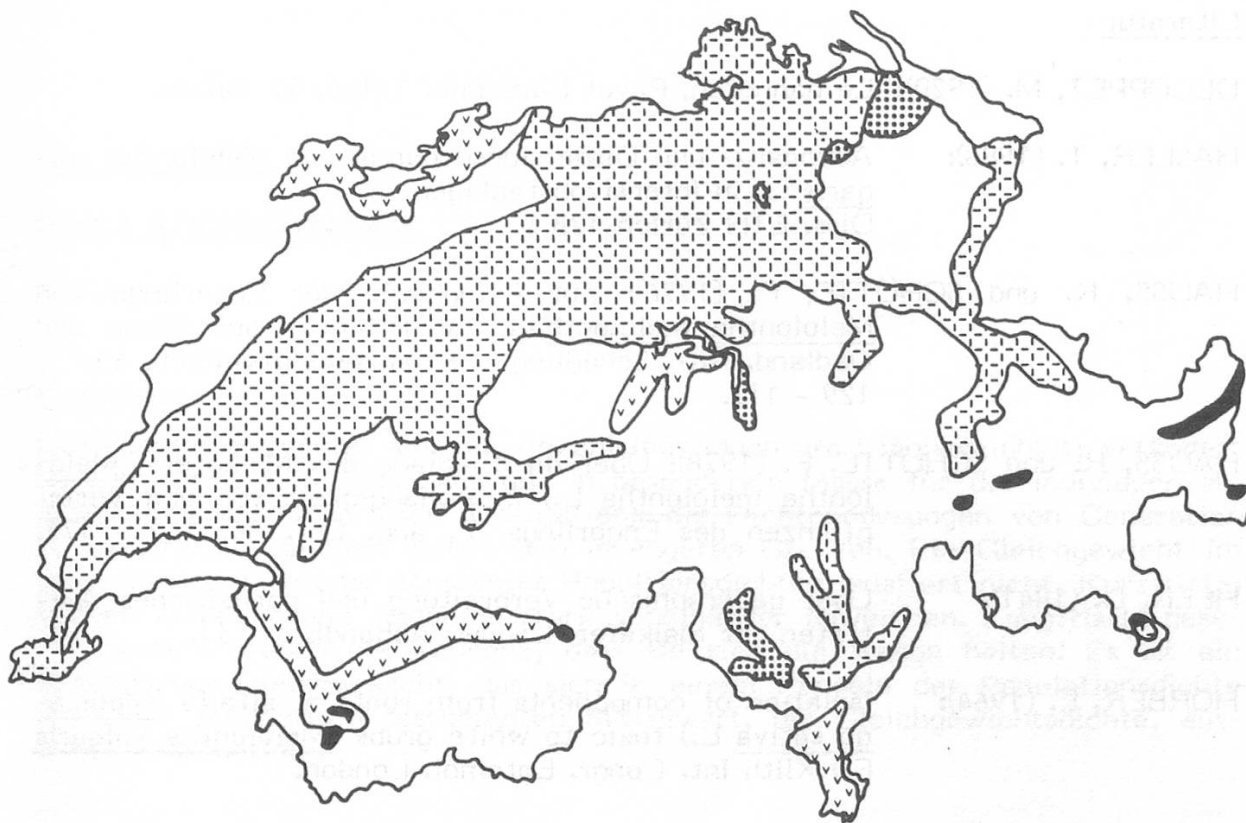


Abb. 5

Die Fluggebiete des Maikäfers Ende der 40-er Jahre gemäss der Kartierung von SCHNEIDER-ORELLI.

Basler Flug wurde 1983 beobachtet in den Kantonen Ob- und Nidwalden, im Aaretal oberhalb des Brienersees, im Rhonetal von St. Maurice an aufwärts, sowie lokal bei Pratteln BL, bei Wangen SZ und bei Walenstadt.

Stärkere Berner Flüge kamen 1984 vor im westlichen Kanton Thurgau, im Kanton Zürich zwischen Glatt und Töss, in der Linthebene, im Rheintal, im Prättigau und im Tessin an der Riviera zwischen Biasca und Bellinzona sowie in der Magadinoebene. Lokal stärkere Populationen kamen vor zwischen Sissach und Rheinfelden, im Klettgau, bei Sursee und am Baldeggersee, in der Surselva und im oberen Bleniotal. Starker Urner Flug existierte 1985 im östlichen Kanton Thurgau, im Kanton Uri, in der oberen Leventina, im Bleniotal und im Maggiatal. Stärkere Flüge mit 4-jährigem Zyklus wurden in den letzten Jahren in Ried/Brig beobachtet.

Es ist denkbar, dass die gegenwärtige Situation des alljährlichen, schwachen Maikäferauftretens, wie sie besonders in der westlichen Landeshälfte zu beobachten ist, die Normalsituation darstellt. Bei günstigen Vermehrungsbedingungen könnte ein bestimmtes Entwicklungsstadium davon profitieren und zur Massenvermehrung schreiten. Bei einem künftigen Eintreten dieser Situation muss deshalb auch mit Fluggebietsveränderungen gerechnet werden.

## Literatur

- DECOPPET, M. (1920): Le hanneton, Payot Lausanne. 131pp, 52 Tafeln.
- HASLER, T. (1986): Abundanz- und Dispersionsdynamik von Melolontha vulgaris U. in Intensivobstanlagen. Diss. ETH Zürich 128 S.
- HAUSS, R. und SCHÜTTE, F. (1976): Zur Pylophagie der Engerlinge von Melolontha melolontha-L. an Pflanzen aus Wiese und Oedland. Anz. Schädlingsk. Pflanzen-Umweltsch. 49, 129 - 132.
- HAUSS, R. und SCHÜTTE, F. (1978): Über die Eiablage des Maikäfers (Melolontha melolontha L.) in Abhängigkeit von den Wirtspflanzen des Engerlings. Z. ang. Ent. 86, 167 - 174.
- HEER, O. (1841): Über geographische Verbreitung und periodisches Auftreten der Maikäfer. Landw. Abhandl. 3 - 33.
- HORBER, E. (1964): Isolation of components from roots of alfalfa (Medicago sativa L.) toxic to white grubs (Melolontha vulgaris F.) XIIth Int. Congr. Entomol. London.
- HURPIN, B. (1962): Les Melolontha. In: Entomologie appliquée à l'agriculture, Tome 1: Coléoptères. (Ed.: A.S. Balachowski). Masson, Paris, 1962 pp 59 - 122.
- SCHNEIDER, F. (1952): Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (Melolontha vulgaris F. und M. hippocastani F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 25, 269 - 34.
- SCHNEIDER, F. (1967): Schwärmbahnen der Maikäfer. In die Strassen der Tiere. (Ed.: H. Hediger), F. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 1967, pp 256 - 278.
- SCHNEIDER-ORELLI, O. (1949): Die Maikäferflugjahre in der Schweiz nach dem Stande der Untersuchungen von 1948. Schweiz. Zeitschr. Obst- und Weinbau 58, 105 - 109.
- SCHNEIDER, P. (1980): Versuche zum Frassverhalten und zur Frassmenge des Maikäfers, Melolontha melolontha L. Z. ang. Ent. 90, 146 - 161.
- SCHWERDTFEGGER, F. (1939): Über den Einfluss der Winterkälte auf den Maikäferengerling. Z. Pfl. Krankh.. Pfl. Schutz 49, 95 - 106.
- VOGEL, W. (1950): Eibildung und Embryonalentwicklung von Melolontha vulgaris F. und ihre Auswertung für die chemische Maikäferbekämpfung. Z. ang. Ent. 31, 537 - 582.