Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 40 (1967-1968)

Heft: 3-4

Artikel: Biologische Untersuchungen an Pandemis heparana (Den. und Schiff.) unter besonderer Berücksichtigung der Faktoren, welche die Diapause induzieren und die Eiablage beeinflussen

Autor: Mani, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-401540

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.10.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XL Heft 3 u. 4 15. April 1968

Biologische Untersuchungen an Pandemis heparana (DEN. und SCHIFF.) unter besonderer Berücksichtigung der Faktoren, welche die Diapause induzieren und die Eiablage beeinflussen

016:
595.782
591.31:
591.34
Ha

von

E. MANI

Entomologisches Laboratorium der Eidgenössischen Versuchsanstalt
für Obst-, Wein- und Gartenbau Wädenswil

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung und Problemstellung 146
II. Material und Methodik 148
III. Experimenteller Teil 151
1. Jahreszyklus 151
2. Eistadium 153
2.1 Allgemeines 153
2.2 Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität 154
2.3 Einfluss der rel. Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität 155
3. Larvenstadium 156
3.1 Einfluss verschiedener Faktoren auf die Entwicklungsdauer, die Mortalität und das Puppengewicht 156
3.1.1 Allgemeines 156
3.1.2 Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht 157
3.1.3 Anzahl Larvenstadien und deren Einfluss auf die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht 159
3.1.4 Einfluss des Futters (junger und alter Blätter) auf die Mortalität, die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht 161
3.2 Einfluss verschiedener Faktoren auf die Diapause-Induktion . . . 163
3.2.1 Allgemeines 163
3.2.2 Diapause-Induktion unter Freilandbedingungen 165
3.2.3 Einfluss künstlicher Photoperioden auf die Diapause-Induktion . . . 167
3.2.4 Ermittlung des auf die Photoperiode sensiblen Entwicklungsstadiums 169
3.2.5 Einfluss der Temperatur auf die Diapause-Induktion 170

3.2.6 Einfluss des Futters auf die Diapause-Induktion 171
3.2.7 Diskussion 172

4. Puppenstadium 175
4.1 Allgemeines 175
4.2 Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität 175
4.3 Einfluss der rel. Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität 176

5. Imaginalstadium und Eiablage 177
5.1 Allgemeines 177
5.2 Einfluss der Temperatur auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage 178
5.3 Einfluss des Lichtes auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage 180
5.3.1 Einfluss des Lichtes auf die Lebensdauer der Falter und die durchschnittliche Eizahl 180
5.3.2 Einfluss des Lichtes auf die zeitliche Verteilung der Eiablage . . . 183
5.3.2.1 Zeitliche Verteilung der Eiablage unter natürlichen Bedingungen . . 183
5.3.2.2 Zeitliche Verteilung der Eiablage unter künstlichen Belichtungsverhältnissen 184
5.4 Einfluss der rel. Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage 188
5.5 Einfluss des Raupenfutters (junger und alter Apfelblätter) auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage 189
5.6 Einfluss von Wasser und Nahrung auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage 190

IV. Diskussion und Schlussfolgerungen 192

V. Zusammenfassung — Résumé — Summary 195

VI. Literaturverzeichnis 199

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Die Art *Pandemis heparana* Den. und Schiff. ist nach BOVEY (1966) in Europa, im Mittleren Osten sowie der palaearktischen Zone Asiens bis nach Korea und Japan allgemein verbreitet. Ihre Raupen können ausser auf den Obstbäumen an den verschiedensten Pflanzenarten gefunden werden. HANNEMANN (1961) gibt beispielsweise folgende Wirtspflanzenliste an : *Salix caprea*, *Fagus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*, *Pyrus*, *Rhamnus*, *Sorbus*, *Fraxinus*, *Anchusa*, *Vaccinium*, *Lysimachia* und *Humulus*. Im weiteren wurde die Art auch an *Prunus armeniaca*, *Prunus insititia*, *Prunus avium* (ZVIEREZOMB-ZUBOVSKY 1919), *Rubus idaeus*, *Ribes grossularia*, *Ribes nigrum* (UVAROV und GLAZUNOV 1916), *Hibiscus* (DURNOVO 1935), *Salix viminalis* (MILES und MILES 1934), sowie an Soyabohne (KUWAYAMA 1938) festgestellt.

Über ihr Vorkommen auf den Obstbäumen liegen vor allem Angaben aus Deutschland (BENDER 1953, BROSZKUS et al. 1958, JANSSEN 1959), England (ADKIN 1924, THEOBALD 1925, HEY und MASSEE 1933), Frankreich (GUENNELON 1955), den Niederlanden (DE JONG 1951, DE FLUITER et al. 1963), Polen (WORONIECKA 1925), UdSSR (DOBROVLIANSKY

1914, TYUMENEVA 1937), Schweden (SYLVEN 1958), Italien (Südtirol) (SCHNEIDER 1949) und der Schweiz (VOGEL et al. 1956) vor.

Trotz seiner allgemeinen Verbreitung ist dieser Wickler bis anhin aber nur ganz vereinzelt schädlich geworden. So berichtet THEOBALD (1925), dass *Pandemis heparana* in einer durch blattfressende Wickler stark geschädigten Apfelanlage von 150 acres in der Nähe von Newington (England) weitaus am stärksten vertreten war. Im weiteren soll die Art in vermehrtem Masse in den Obstanlagen des nordwestlichen Kaukasusgebietes (TYUMENEVA 1937) und der Soyabohnenkultur der Mandschurei aufgetreten sein (KUWAYAMA 1938).

Nach unseren Beobachtungen ist *Pandemis heparana* zusammen mit *Hedya nubiferana* Haw. (= *Argyroploce variegana* Hb.) und *Spilonota* (= *Tmetocera*) *ocellana* F. in den Obstanlagen der Ostschweiz und des Bündnerlandes die häufigste Wicklerart. Im Extremfall entfielen auf sie 30–50 % der im Frühjahr auf den Obstbäumen festgestellten Wickler. Interessanterweise ist die während der 50er Jahre in den Obstanlagen vieler Länder Europas (JANSSEN 1958) und auch im westlichen Teil unseres Landes (BAGGIOLINI 1957) zum Problem gewordene Art *Adoxophyes reticulana* Hb. (= orana) F. von Roesl. (Schalenwickler) in unserem Gebiet noch immer in weit geringerer Menge als etwa *Pandemis heparana* vorhanden. Es ist jedoch darauf hinzuweisen, dass die Zahl der blattfressenden Wickler im Frühjahr selbst in den wenig gepflegten Obstanlagen höchstens 3–5 % beträgt (3–5 Raupen auf 100 ausgezählte Blatt- und Blütenbüschel). Entsprechend wurden bis anhin auch durch die am häufigsten vertretenen Arten im Frühjahr praktisch keine und im Herbst (« Naschfrass ») nur in Ausnahmefällen nennenswerte Schäden verursacht. Infolge seiner allgemeinen Verbreitung muss aber der Wickler *Pandemis heparana* trotz der relativ geringen Populationsdichte als ein potentieller Schädling betrachtet werden, welcher analog dem Schalenwickler plötzlich in vermehrtem Masse auftreten könnte. Gerade weil diese Art als Blatt- und Fruchtschädling gleichermassen in Frage kommt, kann bereits eine geringfügige Zunahme unter Umständen zu Schäden von wirtschaftlicher Bedeutung führen. Zudem scheint es, dass die blattfressenden Wicklerarten in den Intensivobstanlagen durch den guten Wachstumszustand der Bäume gefördert werden.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit besteht nun darin, die Kenntnisse über die biologischen Verhältnisse bei diesem Wickler zu erweitern. Dies dürfte umsomehr einem Bedürfnis entsprechen, als unseres Wissens zur Zeit nur wenig diesbezügliche Angaben vorliegen (SYLVEN 1958, JANSSEN 1959, DE FLUITER et al. 1963). Zur Vermeidung einer allzu starken Zersplitterung wurden die Untersuchungen auf bestimmte Versuchsfragen hin konzentriert, während andere nur am Rande oder überhaupt nicht berücksichtigt wurden. Entsprechend weist die Arbeit Lücken auf, deren Schliessung weiteren Untersuchungen vorbehalten bleibt. Die nachfolgend aufgeführten Resultate basieren weitgehend auf

Laboratoriumsversuchen, welche während der Jahre 1964–1966 an der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil durchgeführt wurden.

Es ist mir ein Anliegen, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Bovey, Vorsteher des Entomologischen Institutes an der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich, für die Übernahme des Referates und die Förderung dieser Arbeit herzlich zu danken. Mein bester Dank gebührt auch Herrn Dr. R. Fritzsche, Direktor der Eidgenössischen Versuchsanstalt in Wädenswil, der es mir ermöglicht hat, die Arbeit an der Versuchsanstalt durchzuführen.

Herrn Dr. F. Schneider, Chef der Sektion Pflanzenschutz an der Versuchsanstalt, gilt mein besonderer Dank für seine wertvollen Ratschläge und für sein stetes Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Nicht weniger zu Dank verpflichtet bin ich meinen beiden geschätzten Kollegen Dr. Th. Wildbolz und Dr. J. Klingler für die anregenden Diskussionen und zahlreichen Hinweise.

Schliesslich gebührt mein Dank auch Fräulein M. Kümin und Herrn W. Riggenbach für ihre Mithilfe bei verschiedenen Versuchen, sowie Herrn A. Staub für die Fertigstellung der Graphiken.

II. MATERIAL UND METHODIK

Das in diesen Untersuchungen verwendete Tiermaterial stammte von Faltern aus unserer Laboratoriumszucht. Den Grundstock zu dieser Zucht bildeten 5 männliche und 2 weibliche Falter, welche im Sommer 1963 an einer Lichtfangstation in der Nähe Zürichs gefangen wurden. Mit der nachfolgend geschilderten Zuchtmethode liess sich der Wickler sehr gut züchten, und bei einer täglichen Belichtungszeit von 18 Stunden war auch von Anfang an keine Diapause zu beobachten. Mit den Untersuchungen wurde begonnen, als bereits 5 weitere Generationen unter Laboratoriumsbedingungen ohne irgendwelche Selektion gezüchtet worden waren.

Die Laboratoriumsversuche wurden in klimatisierten Räumen mit einer Temperaturschwankung von $\pm 0{,}5°$ C durchgeführt. Als Lichtquellen dienten die PF-Leuchten mit Fluoreszenzlampen vom Typ TL-F, 20 Watt, der Firma Philips. Die Beleuchtungsstärke im Raum betrug zwischen 2000 und 3000 Lux. Die Schwankungen in der rel. Luftfeuchtigkeit konnten mit Hilfe eines Luftbefeuchters (Defensor) einerseits und einem Trocknungsapparat andererseits auf ± 5–10 % reduziert werden.

Die Entwicklung der Eier und Puppen erfolgte durchwegs in Hygrostatenschalen (Zwölfer 1932). Zur Herstellung verschiedener rel. Luftfeuchtigkeiten wurden die in der Tab. 1 aufgeführten Salze verwendet. Die einzelnen Salzlösungen wählten wir nach den Angaben von Winston und Bates (1960). Zur Erzielung einer rel. Luftfeuchtigkeit von 100 % diente Wasser.

TABELLE 1

Abhängigkeit der durch verschiedene Salze erzeugten relativen Luftfeuchtigkeiten von der Temperatur (entnommen aus der Arbeit von Winston und Bates 1960)

Temperatur in °C	Relative Luftfeuchtigkeit in % bei					
	KCl	NaCl	$Mg(NO_3)_2$	K_2CO_3	$MgCl_2$	LiCl
10	88,0	76,5	58,0	47,0	34,0	13,5
15	86,5	76,0	56,0	44,0	34,0	13,0
20	85,0	76,0	55,0	44,0	33,0	12,5
25	85,0	75,5	53,0	43,0	32,5	12,0
30	84,5	75,5	52,0	43,5	32,5	11,5

Für die Eiablage wurden die in Abb. 1 abgebildeten Zuchtkäfige verwendet. Das grössere Modell (40×40×35 cm) benutzten wir für Massenzuchten (meist 12 männliche und 12 weibliche Falter pro Käfig)

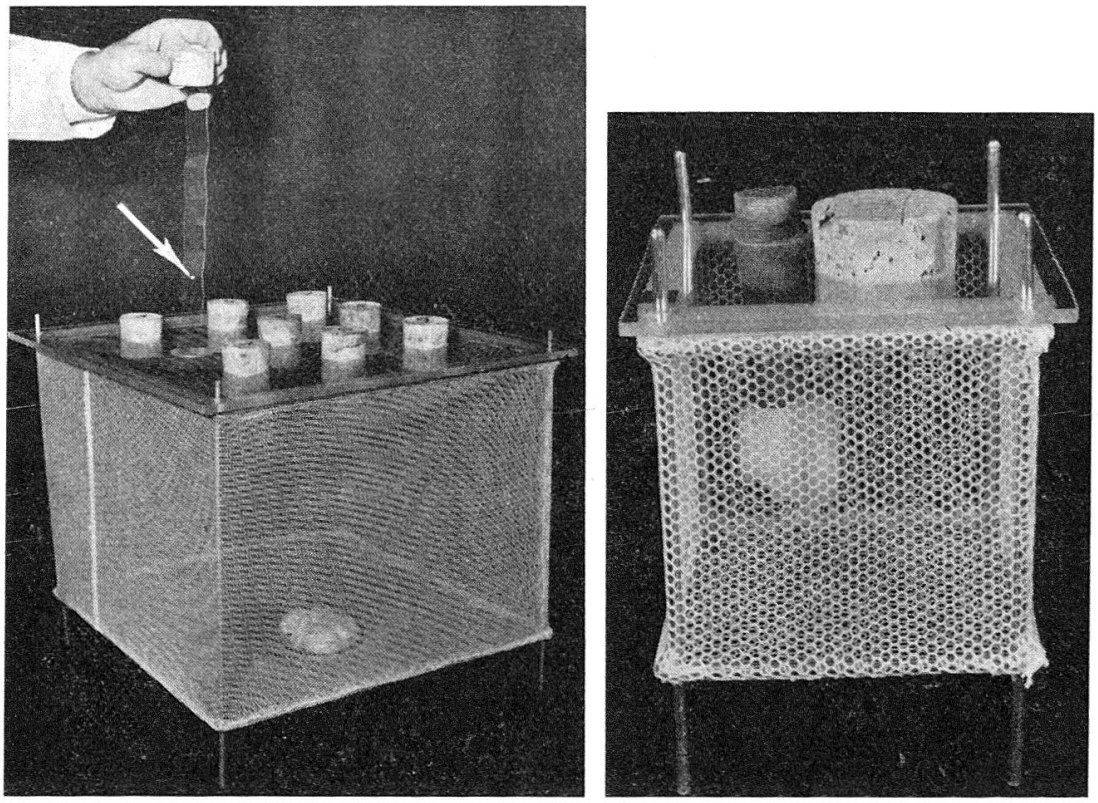

Abb. 1. — *Zuchtkäfige für die Eiablage :* Links Käfig für die Massenzucht (40 × 40 × 35 cm) mit einem herausgezogenen Kunststoffstreifen, wie sie für die Eiablage verwendet wurden (Pfeil weist auf ein Eigelege hin) ; rechts Zuchtkäfig für die Einzelzucht (10 × 10 × 10 cm).

und das kleinere Modell (10×10×10 cm) für Einzelzuchten. Das Gerüst der Käfige besteht aus 5 bzw. 3 mm dicken Eisenstäben. Überspannt wurde es mit Baumwolltüll (Maschenweite 0,3 cm). Als Deckel dienten 5 bzw. 3 mm dicke Plexiglasplatten, in welche ca. 4 cm grosse Löcher gebohrt wurden. Diese benötigte man für die Einführung der Zelluloseazetatstreifen, die zur Eiablage dienten. Damit war ein rationelles Einsammeln der Eigelege gewährleistet.

Interessant war in diesem Zusammenhang die Feststellung, dass die Eiablage erst richtig einsetzte, wenn diese hineingehängten Zelluloseazetatstreifen gefaltet wurden. Im Verlaufe weiterer Untersuchungen, auf welche in dieser Arbeit nicht näher eingetreten werden soll, zeigte es sich, dass der Winkel dieser Falten offenbar von besonderer Bedeutung ist und die Falter in ihrem Verhalten bei der Eiablage wesentlich zu beeinflussen vermag.

Als Nahrung für die Raupen verwendeten wir bei den Laboratoriumsversuchen im Gewächshaus gezogene Apfelsämlinge (30–40 cm hoch, Versuche über Futtereinfluss 50–60 cm hoch) der Sorte Tobiäsler und im Freiland Jungpflanzen der Sorte Jonathan. Da die Technik für die Anzucht der Apfelsämlinge bereits eingehend beschrieben worden ist (MANI und RUSTERHOLZ 1966), soll an dieser Stelle nicht näher darauf eingegangen werden.

Für die Massenzucht benützten wir leicht konische Polystyroldosen (10×15 cm), bei welchen der Boden entfernt wurde. Damit ein gewisser Luftaustausch gesichert war, wurden bei jeder Dose 4 Löcher (5 cm ⌀) herausgestochen und diese mit Nylongaze (Maschenweite 0,3 mm) verklebt. Je nach Pflanzengrösse konnten nun 2 oder mehr dieser Dosen

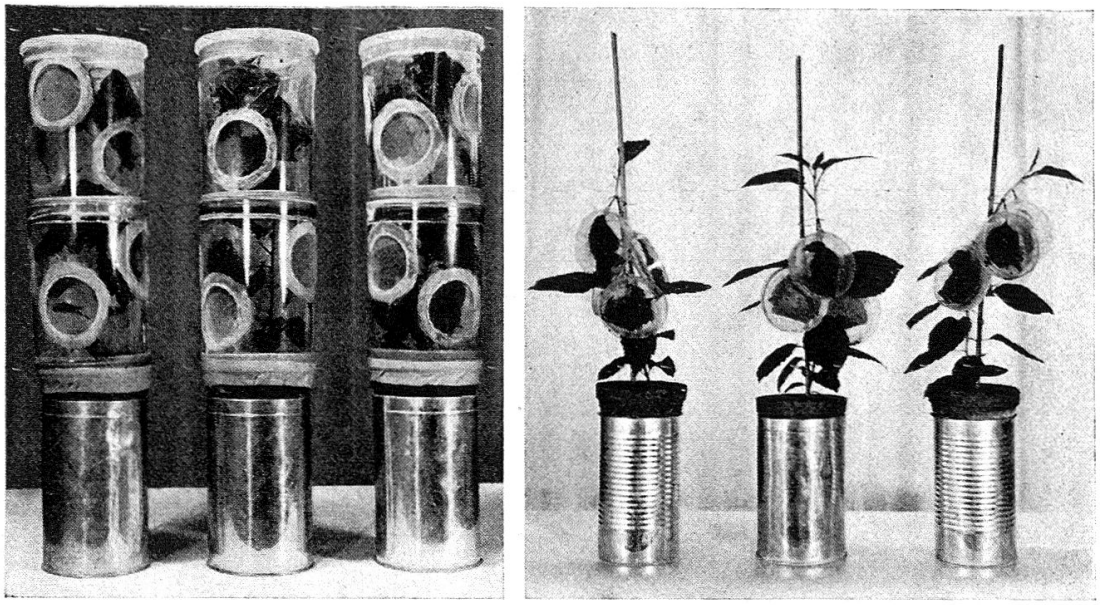

Abb. 2. — *Zuchtkäfige für die Aufzucht der Raupen:* Links Käfige für die Massenzucht (30 × 10 cm); rechts Käfige für die Einzelzucht (72 × 16 mm).

aufeinander gestellt werden (Abb. 2 links). Pro Pflanze setzten wir im Durchschnitt 5–10 Räupchen an. Sobald die Blätter der Pflanze zu $^2/_3$–$^3/_4$ gefressen waren, wurde sie durch eine neue ersetzt.

Bei der Einzelzucht verwendeten wir indessen mit gutem Erfolg die in Abb. 2 rechts abgebildeten, besonders leichten und ebenfalls aus Polystyrol bestehenden Zuchtgefässe (7,2 × 1,6 cm). Für den Luftaustausch wurde im Boden ein Loch von 5 cm ∅ herausgestochen und mit Nylongaze verklebt. Das Ankleben der Nylongaze an das Polystyrol geschah mit einem Nitrozelluloselack (Zaponlack), welcher mit Hilfe einer Pipette aufgetragen wurde. Diese Methode erwies sich als weitaus am rationellsten. Für die Einführung des Blattstieles wurde auf der Seite des Zuchtgefässes ein Loch von 3–4 mm gemacht. Durch das Umwickeln des Blattstieles mit einem selbstklebenden Gummiband (sog. Stericreppeband) war eine gute Abdichtung gewährleistet. Zudem wurde das Zuchtgefäss noch mit einem Klebeband verschlossen. Um der Pflanze einen Halt zu geben, hefteten wir sie mittels verzinkter Binderinge an in die Erde des Topfes gesteckte Bambusstäbe.

Pro Pflanze (im Freiland pro Trieb) wurden je 4 frisch geschlüpfte Räupchen einzeln mit Hilfe eines feinen Haarpinsels an die obersten voll entwickelten Blätter übertragen und mit den soeben beschriebenen Zuchtgefässen eingeschlossen. In Abständen von 8–10 Tagen war es notwendig, die Räupchen jeweils wieder an die in dieser Zeit neu gebildeten Blätter hinauf zu setzen. Bei den Versuchen über den Futtereinfluss war die Versuchsmethodik insofern abgeändert, als wir je 2 frisch geschlüpfte Räupchen oben und unten an der Pflanze ansetzten. Bei den Versuchen über die Diapause-Induktion wurden als Versteck für die Diapausetiere noch ca. 2 cm^2 grosse Rindenstücke von älteren Apfelbäumen beigegeben.

Auf die Verwendung des von REDFERN (1964) für *Argyrotaenia velutinana* Walker entwickelten Nährmediums mussten wir wegen der aufgetretenen hohen Mortalität unter den Jungraupen verzichten.

III. EXPERIMENTELLER TEIL

1. Jahreszyklus

Pandemis heparana überwintert vorwiegend im 3. Larvenstadium in kleinen Gespinsten an Zweigen und Ästen. Dabei werden Verstecke in Rindenrissen, in schlecht vernarbten Schnittstellen, unter losgelösten Knospenschuppen und unter angesponnenen Blättern bevorzugt. Einzelne Tiere können auch im 2. oder 4. Larvenstadium überwintern.

Je nach Witterung findet man die ersten fressenden Räupchen anfangs bis Mitte April. Sie ernähren sich von den sich öffnenden Blüten- und Blattknospen und hindern diese durch Zusammenspinnen an ihrem Aufgehen. Ab Mitte Mai erfolgt die Verpuppung und anfangs Juni erscheinen die ersten Falter der überwinternden Generation. Der

Falterflug und die Eiablage dauern in der Folge bis Mitte Juli an. Gegen Ende Juni schlüpfen die ersten Räupchen. Sie fressen vorerst an den Blättern, die älteren Stadien dagegen auch häufig an den Früchten. Dabei verursachen sie Oberflächenfrass, wie er für den Schalenwickler *(Adoxophyes reticulana)* und verwandte Arten typisch ist.

Die ersten Falter der Sommergeneration erscheinen anfangs August, wobei aber bis in die zweite Septemberhälfte hinein mit dem Falterflug zu rechnen ist. Ab Ende August schlüpfen die Jungräupchen, welche je nach Witterung noch bis in den Oktober hinein aktiv sind. In dieser Zeit können die Räupchen nochmals an den Früchten schädlich werden, indem sie unter einem angesponnenen Blatt die Fruchthaut der beinahe reifen Früchte benagen. Durch diesen, als « Naschfrass » bezeichneten Schaden werden die Früchte in ihrem Handelswert stark beeinträchtigt.

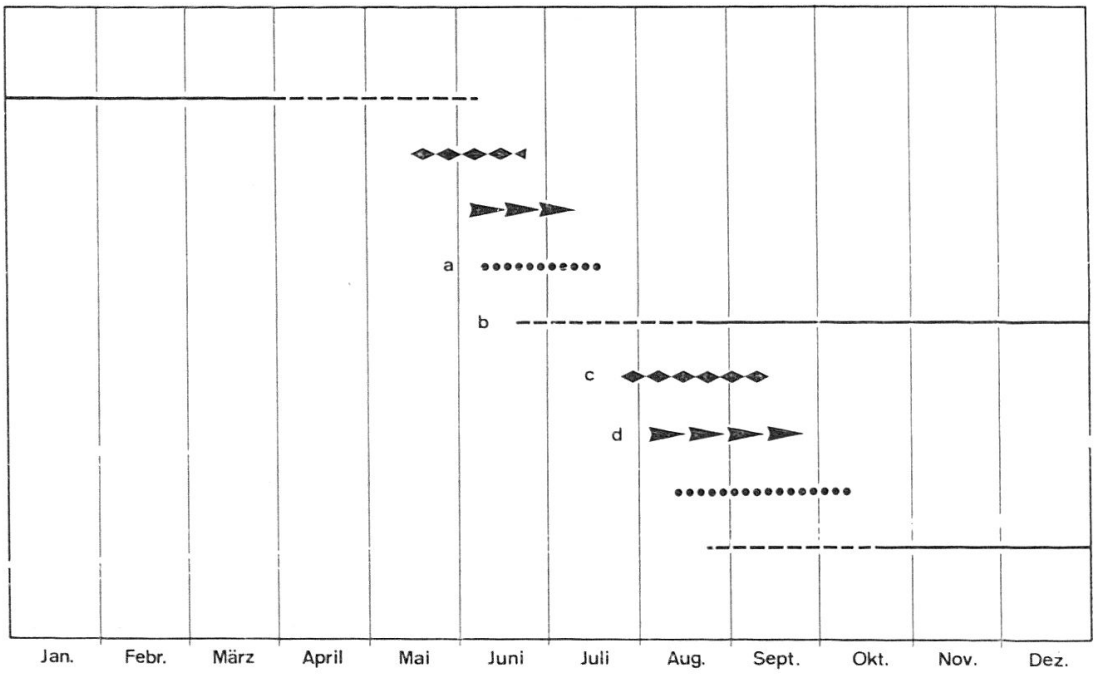

Abb. 3. — *Jahreszyklus von Pandemis heparana*, schematisiert nach den Beobachtungen der Jahre 1964–66 (a = Ei, b = Raupe; gestrichelt: aktiv, ausgezogen: ruhend, c = Puppe, d = Falter).

Der soeben beschriebene und in Abb. 3 schematisch dargestellte Entwicklungszyklus basiert auf Lichtfangresultaten der Jahre 1964–66 sowie Freilandbeobachtungen während des Jahres 1966. Selbstverständlich unterliegt er von Jahr zu Jahr gewissen Schwankungen. Gerade eine durch kühlere Sommertemperaturen bedingte Verzögerung in der Entwicklung übt einen wesentlichen Einfluss auf die Generationenfolge bei dieser Art aus (vgl. Seite 195).

Vergleicht man den für *Pandemis heparana* ermittelten Entwicklungszyklus mit demjenigen von KLINGLER (1956) oder von VOGEL und BAGGIOLINI (1957) für *Adoxophyes reticulana* und seine Begleiterarten angegebenen, so kann man feststellen, dass in unserer Darstellung die einzelnen Stadien im Durchschnitt etwas später erscheinen. Das dürfte darauf zurückzuführen sein, dass die genannten Autoren vor allem ihre Beobachtungen an *A. reticulana* als Grundlage für die Darstellung des Entwicklungszyklus benützt haben. Nach unserer Erfahrung entwickeln sich aber die einzelnen Stadien bei *A. reticulana* etwas rascher als bei *P. heparana*. Diese Feststellung wird durch Beobachtungen an Freilandpopulationen bestätigt (JANSSEN 1959).

2. Eistadium

2.1 *Allgemeines*

Für die Beschaffung des in diesen Versuchen notwendigen Eimaterials (ca. 30 000 Eier) verwendeten wir den in Abb. 1 abgebildeten Massenzuchtkäfig. Während der Eiablage betrug die Temperatur 20° C, und es herrschte eine rel. Luftfeuchtigkeit von 70–90 %. Die vorhandenen Eigelege wurden morgens und abends eingesammelt und die Zahl der Eier mittels einer Binokularlupe bestimmt. Anschliessend brachte man die Eier sofort in Hygrostatenschalen unter den verschiedenen Temperaturbedingungen.

Zu Beginn ihrer Entwicklungszeit wurden die Eier nur in grösseren Intervallen kontrolliert. Sobald jedoch der Termin für das Schlüpfen der Räupchen herannahte (von blossem Auge an der Verfärbung der Kopfkapsel sichtbar), wurden die betreffenden Schalen täglich morgens und abends auf geschlüpfte Räupchen überprüft. Bei Temperaturen über 20° C und günstigen Luftfeuchtigkeitsbedingungen erfolgte das

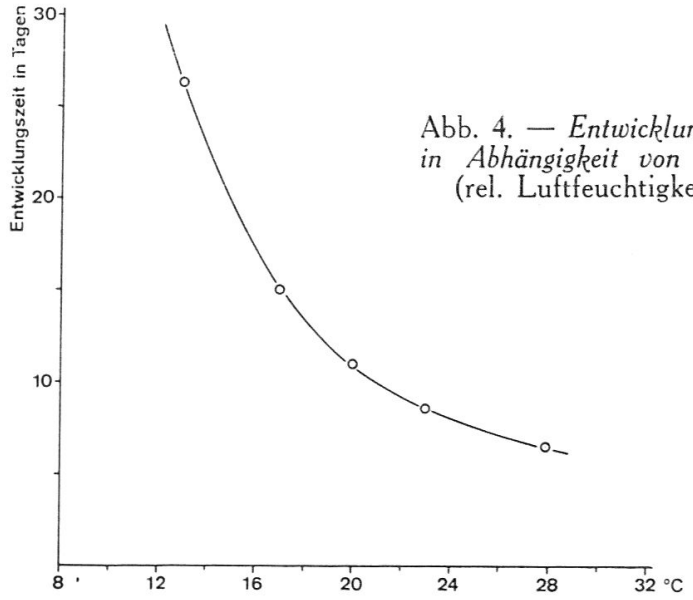

Abb. 4. — *Entwicklungsdauer des Eies in Abhängigkeit von der Temperatur* (rel. Luftfeuchtigkeit 85–87 %).

Schlüpfen der Räupchen eines Eigeleges schlagartig, das heisst innerhalb weniger Minuten. Bei niederen Temperaturen konnte sich dagegen der Schlüpfprozess bei demselben Eigelege über 1–3 Tage erstrecken. Hier beschränkte man sich vorerst auf eine möglichst rasche Auszählung der leeren Eihüllen bei geschlossener Schale und erst wenn kein weiteres Schlüpfen von Räupchen mehr zu erwarten war, wurde eine genaue Auszählung unter der Binokularlupe vorgenommen. Dadurch konnte eine durch das Auszählen bedingte Störung des Schlüpfprozesses vermieden werden.

2.2 *Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität*

Die unter sechs verschiedenen Temperaturbedingungen und einer rel. Luftfeuchtigkeit von 85–87 % erhaltenen Resultate sind aus der Tab. 2 und der Abb. 4 ersichtlich.

TABELLE 2

Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer der Eier und das Schlüpfen der Räupchen (rel. Luftfeuchtigkeit 85–87 %)

Temperatur °C	Eizahl	⌀ Entwicklungszeit in Tagen	Geschlüpfte Räupchen in %	Entwickelte aber nicht geschlüpfte Räupchen in %	Eier ohne, oder mit nur wenig sichtbarer Entwicklung in %
28	1448	6,5	46	45,5	8,5
23	1544	8,5	73,5	19,8	6,7
20	1501	11,0	88,3	8,9	2,8
17	1525	15,0	80,4	14,8	4,8
13	1470	26,5	68,0	24,2	7,8
8	1507	—	—	—	100

Abgesehen von der Temperatur von 8° C, bei welcher die Eier noch nach 3 Monaten nur eine geringe oder überhaupt keine Entwicklung zeigten, konnte die übliche hyperbolische Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur festgestellt werden. Der aus der Kurve bestimmte Entwicklungsnullpunkt für das Ei von 8–8,5° C scheint denn auch in diesem Bereich zu liegen.

JANSSEN (1959) stellte bei einer Temperatur von 20–25° C eine Entwicklungszeit von 8 Tagen und SYLVEN (1958), bei ca. 17° C eine solche von 15 Tagen fest. Vergleicht man diese Werte mit den unsrigen, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung.

Das Optimum für das Schlüpfen der Räupchen (rund 90 %) liegt bei einer Temperatur von 20° C. Abweichungen von dieser Temperatur bewirken relativ rasch eine Zunahme der Mortalität. Bei 28° C beträgt beispielsweise der Prozentsatz an geschlüpften Räupchen nur 46 %.

Man kann nun aber feststellen, dass sich der Temperaturunterschied vor allem im Zeitpunkt des Schlüpfens auswirkt ; denn von den 54 % nicht geschlüpften Räupchen waren deren 45,5 % praktisch fertig entwickelt.

2.3 *Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität*

Eine durch die rel. Luftfeuchtigkeit bedingte Veränderung in der Entwicklungsdauer der Eier, wie sie beispielsweise bei *Lobesia (Polychrosis) botrana* Den. und Schiff. (GÖTZ 1941) oder *Lymantria monacha* L. (ZWÖLFER 1935) nachgewiesen wurde, war bei *Pandemis heparana* nicht festzustellen. Es ist jedoch beizufügen, dass der zwischen den Versuchskontrollen liegende Zeitraum zu gross war, um geringfügige Unterschiede erfassen zu können. Zudem war der Schlüpfbereich bei der für die Manifestierung diesbezüglicher Unterschiede günstigen Temperatur von 13° C sehr eng begrenzt.

Wie aus der Abb. 5 hervorgeht, ist dagegen der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Mortalität von entscheidender Bedeutung. Sozusagen unabhängig von den vorliegenden Temperaturverhältnissen steigt die Mortalität auf nahezu 100 %, sobald die rel. Luftfeuchtigkeit auf 50 und weniger Prozent absinkt. Darüber wird ihr Einfluss um so grösser, je extremer die Temperaturbedingungen sind.

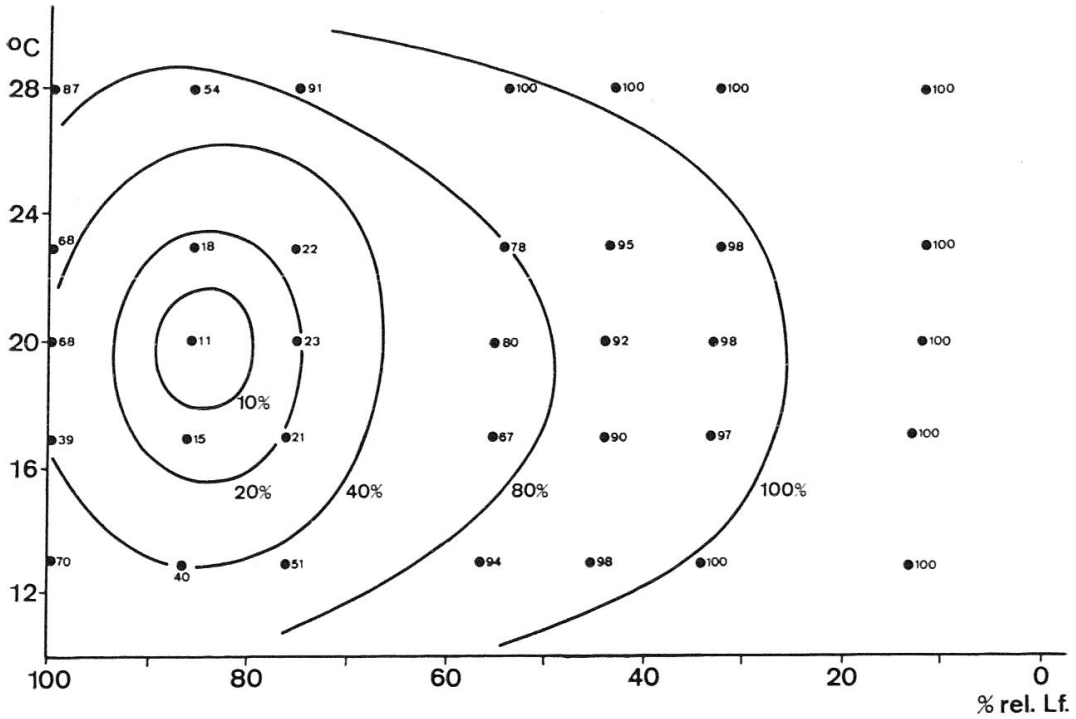

Abb. 5. — *Mortalitätsdiagramm* (Eistadium). Die den Punkten zugeordneten Zahlen geben die Sterblichkeitsprozente an. Die Kurven (Isomortalen) grenzen annäherungsweise die Bereiche mit gleicher Sterblichkeit ab.

Die optimale Zone mit einer Sterblichkeit von ca. 10 % liegt im Bereich von 18–22° C und einer rel. Luftfeuchtigkeit von 80–90 %. Ausserhalb dieses Bereiches steigt die Mortalität sofort auf 20 und mehr Prozent. Zwar enthielt bei rel. Luftfeuchtigkeiten über 30 % wiederum ein beträchtlicher Teil der abgestorbenen Eier sozusagen fertig entwickelte Räupchen (Kopfkapsel ausgefärbt und gut sichtbar). In welchem Masse nun diese Besonderheit auf eine hohe Empfindlichkeit des Räupchens gegenüber ungünstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen im Augenblick des Schlüpfprozesses, oder auf eine, wenn auch nicht ohne weiteres erkennbare vorangehende Beeinträchtigung in der Lebensfähigkeit zurückzuführen ist, konnte nicht ermittelt werden.

Die in den Klimakammern festgestellte Empfindlichkeit der Eier gegenüber ungünstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen konnte während des Sommers 1964 auch im Freiland beobachtet werden. Die Eiablage erfolgte hier auf die Blätter von 1–1,5 m hohen Apfelbäumchen der Sorte Boskoop, welche sich in einem Zelt (Grösse 2×2×1,8 m ; Baumwolltüll, Maschenweite 0,3 cm) befanden. Besonders im Monat Juli schlüpften nach unseren Schätzungen im Extremfall nur etwa 10–20 % der Räupchen. Natürlich ist zu berücksichtigen, dass auch die Verhältnisse im Zelt nicht genau den Bedingungen im Freiland entsprechen und demzufolge die im Zelt gemachten Beobachtungen nicht ohne weiteres auf das Freiland übertragen werden dürfen. So kann z. B. an heissen Sommertagen die Maximaltemperatur im Zelt etwas höher liegen als im Freiland. Im Innern eines grösseren Baumes wird ferner die rel. Luftfeuchtigkeit infolge der Transpiration der Blätter an heissen, windstillen Tagen ziemlich hoch bleiben. Entsprechend ist ohne Zweifel mit einer etwas geringeren Sterblichkeit als an den von uns verwendeten kleineren Pflanzen zu rechnen. Trotzdem muss aber angenommen werden, dass auch unter Freilandbedingungen in diesem Stadium eine beträchtliche Reduktion stattfindet.

3. Larvenstadium

3.1 *Einfluss verschiedener Faktoren auf die Entwicklungsdauer, die Mortalität und das Puppengewicht*

3.1.1 Allgemeines

In unseren Zuchten von *P. heparana* war von Anfang an eine ausgeprägte Protandrie zu beobachten, d. h. die männlichen Falter erschienen deutlich früher als die weiblichen. Aufgrund der Befunde bei einer Vielzahl von Insektenarten mit denselben Verhältnissen musste angenommen werden, dass auch bei *P. heparana* die Differenz im Erscheinen der Falter beiderlei Geschlechtes auf die unterschiedliche Entwicklungsdauer im Raupenstadium zurückzuführen sei. Deshalb wurden die Versuche so angelegt, dass sie getrennt nach Geschlechtern

ausgewertet werden konnten. Auch schien es zweckmässig, mit Hilfe von Kopfkapselmessungen abzuklären, ob die Differenz in der Entwicklungsdauer zwischen männlichen und weiblichen Tieren eventuell auf einer ungleichen Anzahl Larvenstadien beruhe.

Abgesehen von der Temperatur wird dieses Entwicklungsstadium ohne Zweifel wesentlich durch die dargebotene Nahrung beeinflusst. So ist es eine bekannte Tatsache, dass bei polyphagen Arten verschiedene Nahrung, auch wenn sie zum normalen Nahrungskreis des Tieres gehört, unterschiedliche Valenz in bezug auf die Mortalität, die Entwicklungsdauer, die Fruchtbarkeit usw. besitzt. Es sei in diesem Zusammenhang lediglich auf die umfangreichen Arbeiten verwiesen, welche bei der Nonne, *Lymantria monacha* durchgeführt wurden (MAERCKS 1935, SATTLER 1939, MAYER 1940).

Ganz beträchtlich wird im weiteren der physiologische Zustand der Pflanze durch die Düngung verändert, und Zusammenhänge zwischen Düngemassnahmen und Schädlingsbefall sind seit langem bekannt. Bei den Spinnmilben, die in dieser Hinsicht am eingehendsten untersucht sind (GARMAN und KENNEDY 1949, RODRIGUEZ 1952, FRITZSCHE et al. 1957, HAMSTEAD und GOULD 1957, HENNEBERRY 1962) bewirkt beispielsweise Düngung (namentlich Stickstoff) einen eindeutig rascheren Populationsanstieg.

Zudem scheint auch junges und zartes Pflanzenmaterial an und für sich günstiger für die Entwicklung und Vermehrung von Schädlingen als älteres zu sein (HENDERSON und HOLLOWAY 1942, BLAIS 1952 und 1953, KENNEDY und BOOTH 1954, ATWAL 1955, ROEHRICH 1961, HENNEBERRY 1962, MORRIS 1967).

Im Zusammenhang mit der Umstellung des Obstbaues auf die gut gedüngten Intensivobstanlagen stellt sich die Frage, ob dadurch die blattfressenden Wickler nicht in ihrer Entwicklung gefördert würden. Vor allem die Tatsache, dass in diesen Anlagen praktisch während der ganzen Vegetationsperiode junges und zartes Blattmaterial zur Verfügung steht, veranlasste uns, den Einfluss jungen und alten Blattmaterials auf die Mortalität, die Entwicklungsdauer, das Puppengewicht und die Fruchtbarkeit bei *P. heparana* unter Laboratoriumsbedingungen zu untersuchen.

3.1.2 Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht

Die einzelnen Versuche wurden in vierfacher Wiederholung mit jeweils 60 Räupchen durchgeführt. Die Entwicklung der Räupchen erfolgte nach der auf Seite 151 für die Einzelzucht angegebenen Methode. Der Zeitpunkt der Verpuppung wurde täglich festgestellt und die Puppengewichte auf 0,1 mgr genau bestimmt.

Wie aus der Abb. 6 hervorgeht, ergaben sich in der Entwicklungsdauer, wie auch im Puppengewicht zwischen den Tieren der beiden

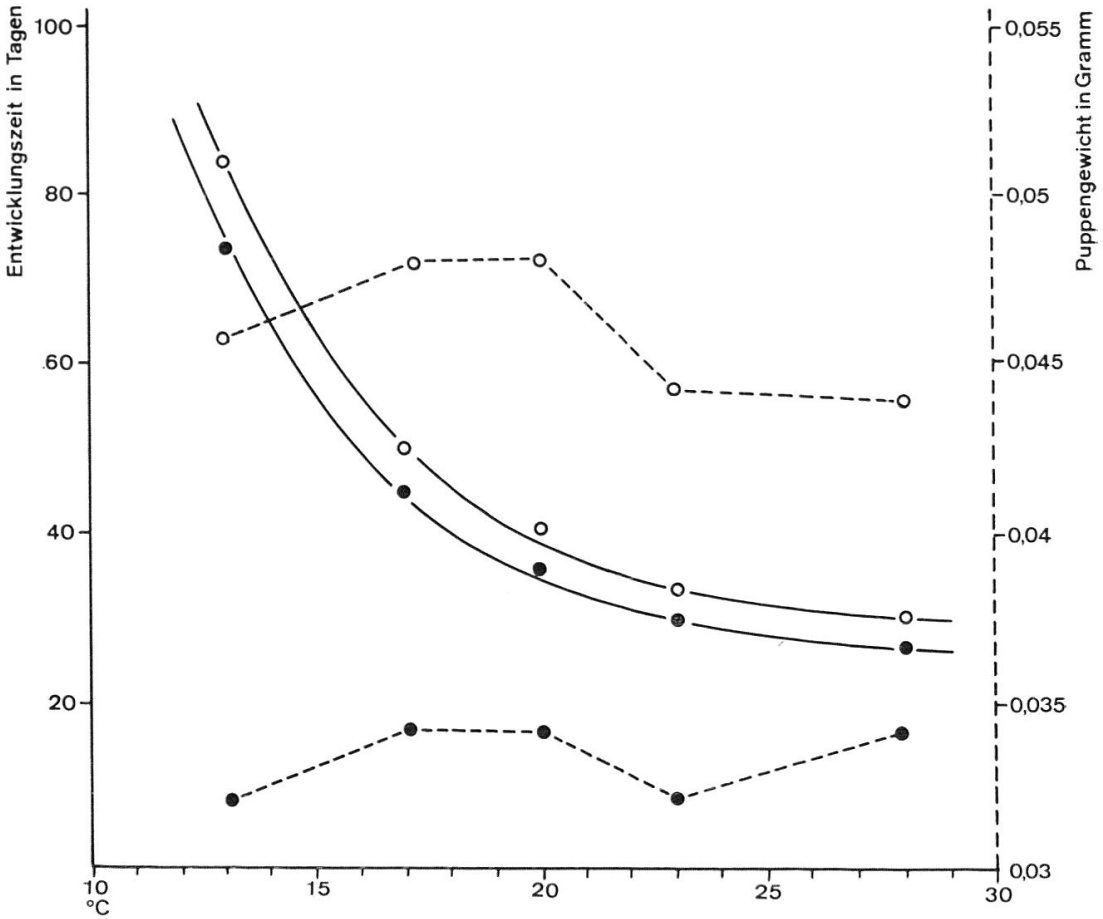

Abb. 6. — *Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer der Raupen und das Puppengewicht.* Die ausgezogenen Kurven beziehen sich auf die Entwicklungszeit der Raupen, die gestrichelten Kurven auf das Puppengewicht. ● = männliche Tiere, o = weibliche Tiere.

Geschlechter erhebliche Unterschiede. So verpuppten sich die männlichen Raupen im Durchschnitt bei 28° C um 2,5 Tage bzw. bei 13° C um 9 Tage früher als die weiblichen. Im übrigen konnte die übliche hyperbolische Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur festgestellt werden. Einzig die bei einer Temperatur von 20° C ermittelten Werte fallen etwas aus dem Rahmen. Diese Abweichung dürfte unseres Erachtens weitgehend auf Unterschiede in der Futterqualität zurückzuführen sein. Obschon die Pflanzen während des ganzen Jahres unter praktisch denselben Bedingungen angezogen wurden (MANI und RUSTERHOLZ 1966), zeigten sich je nach Jahreszeit doch kleinere Unterschiede im Wachstumszustand. Zudem ist zu beachten, dass zwischen den einzelnen Apfelsämlingen genetisch bedingte Unterschiede in der Futterqualität zu erwarten sind. Dies äusserte sich in der Mortalität der Jungraupen besonders drastisch. So konnte es vorkommen, dass auf einer Pflanze alle 4 angesetzten Jungräupchen eingingen, während auf den nächsten 10 Pflanzen überhaupt keine Mortalität eintrat. Dies

ist mit ein Grund, weshalb auf die Erfassung der durch die verschiedenen Temperaturen bedingten Mortalitäten verzichtet und bei den Diapauseversuchen der Raupenbestand eine Woche nach dem Ansetzen der Jungräupchen als Grundlage für die Versuchsauswertung verwendet wurde.

Wie bei einer Vielzahl der darauf hin untersuchten Arten, wiesen die Puppen der weiblichen Tiere auch bei *P. heparana* ein deutlich höheres Gewicht auf (durchschnittlich 43–48 mgr) als diejenigen der männlichen (durchschnittlich 30–35 mgr).

Eine Abhängigkeit des Puppengewichtes von der Temperatur ist im untersuchten Bereich (13–28° C) wenig wahrscheinlich. Zwar scheint die Tendenz zu bestehen, dass bei mittleren Temperaturen die Puppen etwas schwerer werden. Infolge der grossen Streuung — bei 20° C betrug beispielsweise im weiblichen Geschlecht die Differenz zwischen den beiden Extremwerten 20 mgr — dürften diese Unterschiede (Differenz zwischen höchstem und niedrigstem Durchschnittswert betrug beim weiblichen Geschlecht 5 mgr) nicht gesichert sein.

3.1.3 Anzahl Larvenstadien und deren Einfluss auf die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht

Zur Ermittlung der Anzahl Larvenstadien führten wir bei rund 100 in Einzelzucht (Abb. 2, rechts) gehaltenen Räupchen vom Tag des Schlüpfens bis zu ihrer Verpuppung periodisch Kopfkapselmessungen durch (verwendete Masseinheit 0,025 mm). Der Zeitintervall zwischen den einzelnen Messungen wurde so gewählt, dass pro Larvenstadium immer 2 Messungen gemacht werden konnten. Damit war die Gewähr geboten, dass erstens kein Larvenstadium übersehen und zweitens eventuelle Messfehler sofort ermittelt wurden. Die jüngeren Raupenstadien wurden für die Messung leicht mit CO_2 narkotisiert. Die dabei erhaltenen Resultate sind in der nun folgenden Abb. 7 dargestellt.

Interessant ist vorerst die Tatsache, dass die männlichen Raupen grösstenteils 5 und die weiblichen 6 Larvenstadien durchliefen. Darauf sind auch die im vorangehenden Abschnitt erwähnten Unterschiede in der Entwicklungsdauer und dem Puppengewicht zwischen den beiden Geschlechtern zurückzuführen. Bis zum 4. Larvenstadium war kaum eine Differenz in den Kopfkapselbreiten der Räupchen beiderlei Geschlechtes festzustellen. Erst in diesem Stadium wurden bei den männlichen Tieren im Durchschnitt breitere Kopfkapseln (0,8–1,0 mm) als bei den weiblichen (0,7–0,9 mm) ermittelt. Während nun die männlichen Raupen bei der nächsten Häutung bereits das letzte Larvenstadium erreichten (Kopfkapselbreite 1,35–1,50 mm) vollzogen die weiblichen noch deren zwei. Entsprechend wiesen sie vor der Verpuppung etwas breitere Kopfkapseln auf (1,55–1,75 mm).

Nun gab es aber unter den männlichen Raupen einen kleineren Prozentsatz mit 6 Larvenstadien und bei den weiblichen solche mit 5.

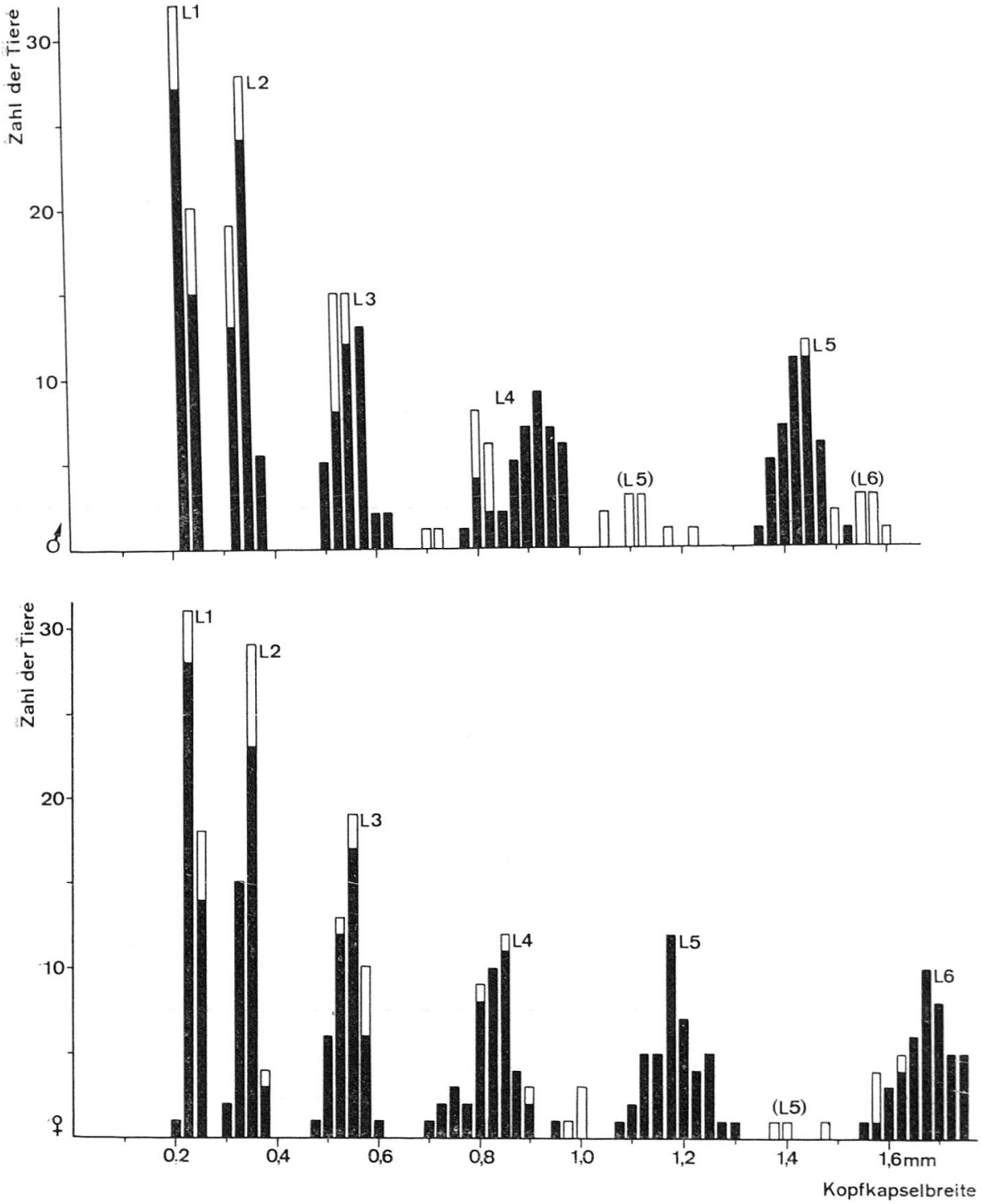

Abb. 7. — *Resultate der Kopfkapselmessungen.* Oben männliche, unten weibliche Tiere. Schwarze Säulen : Normaltiere ; weisse Säulen : Tiere mit abweichendem Entwicklungsgang. L_1, L_2, L_3 usw. : Larvenstadien.

Wie aus der Abb. 7 entnommen werden kann, lagen die Kopfkapselbreiten dieser männlichen Tiere im Bereich der weiblichen mit 6 Stadien und umgekehrt diejenigen der weiblichen im Bereich der männ-

lichen mit 5 Stadien. Die in der Tab. 3 aufgeführten Werte zeigen, dass diese Raupen ebenfalls in der Entwicklungsdauer und im Puppengewicht vom Normaltyp abwichen.

TABELLE 3

Einfluss der Zahl der Larvenstadien auf die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht

Zahl der Larvenstadien	Zahl der Tiere		⌀ Entwicklungszeit in Tagen		⌀ Puppengewicht in mgr.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
5	42	7	32,3	38,5	33,2	45,0
6	10	43	38,5	41,4	37,0	51,3

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass die männlichen Raupen, welche 6 Larvenstadien durchliefen, eine deutlich längere Entwicklungszeit benötigen als diejenigen mit 5. Umgekehrt war bei den weiblichen Larven mit 5 Stadien die Entwicklungsdauer gegenüber denjenigen mit 6 Stadien verkürzt.

Dass sich je nach der Zahl der Larvenstadien auch Unterschiede im Puppengewicht ergeben würden, war bereits aufgrund der vielfach gefundenen Korrelation zwischen Kopfkapselbreite im letzten Larvenstadium und dem Puppengewicht anzunehmen.

JANSSEN (1959), welche ebenfalls mit Hilfe von Kopfkapselmessungen arbeitete, gibt bei *P. heparana* für beide Geschlechter 5 Raupenstadien an. Vermutlich hat sie ihre Messungen an periodisch aus einer Population entnommenen und abgetöteten Tieren durchgeführt. Nach unseren Erfahrungen dürfte aber die Ermittlung der tatsächlichen Verhältnisse in den meisten Fällen nur an einzeln durchgezüchteten Raupen möglich sein.

Andererseits wurden bei Insektenarten mit nicht fixierter Häutungszahl schon des öftern durch Temperatur, Futter und Erbfaktoren bedingte Unterschiede in der Zahl der Larvenstadien nachgewiesen (TITSCHACK 1926, GOLDSCHMIDT 1934, MAERCKS 1935, HERFS 1936, MAYER 1940, LEONARD 1966), so dass die Unterschiede zwischen unseren Resultaten und denjenigen von JANSSEN (1959) zum Teil auch auf solchen Faktoren beruhen könnten.

3.1.4 Einfluss des Futters (junger und alter Blätter) auf die Mortalität, die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht

Die nachfolgend aufgeführten Ergebnisse beruhen auf 2 Versuchen, die in einem zeitlichen Abstand von einigen Monaten mit jeweils 100 Räupchen durchgeführt wurden. Wie bereits erwähnt (S. 151),

wurden 50–60 cm hohe Apfelsämlinge verwendet und je 2 frisch geschlüpfte Räupchen oben und unten an die Pflanze angesetzt und mit den in Abb. 2 enthaltenen Einzelzuchtkäfigen eingeschlossen. Damit ihnen fortwährend junges und zartes Blattmaterial zur Verfügung stand, wurden die beiden oben angesetzten Räupchen in wöchentlichen Abständen wiederum an die in dieser Zeit neu gebildeten Blätter verbracht. Zur Vermeidung des durch den ungleichen Abstand von der Lichtquelle bedingten Unterschiedes in der Strahlungswärme hängten wir die Lichtquellen seitlich der Pflanzen auf. Sobald sich die ersten Raupen verpuppt hatten, wurde täglich kontrolliert und die Puppen auf 0,1 mgr genau gewogen. Die erhaltenen Ergebnisse sind in der Tab. 4 zusammengefasst.

TABELLE 4

Einfluss des Futters auf die Mortalität und die Entwicklungsdauer der Raupen, das Puppengewicht und die Fruchtbarkeit der weiblichen Tiere (Temp. 20° C, Bel. 18 Std.)

Nahrung	Anzahl Tiere	Mortalität in %	⌀ Entwicklungsdauer in Tagen		⌀ Puppengewicht in mgr		⌀ Eizahl pro ♀ *
			♂	♀	♂	♀	
Junge Blätter	175	12,5	29,9	34,5	35,2	49,6	422
Alte Blätter	148	26,0	39,8	44,4	29,8	37,2	372

* Nur ♀ mit befruchteten Eiern berücksichtigt.

Vorerst konnte man einen beträchtlichen Unterschied in der Mortalität feststellen. An den alten Blättern war sie gut doppelt so hoch wie an den jungen Blättern. Interessanterweise beschränkte sich die Zunahme der Mortalität weitgehend auf das erste Larvenstadium. Häufig starben die Räupchen ab, bevor irgendwelche Nahrungsaufnahme beobachtet werden konnte. Das deutet darauf hin, dass die erhöhte Mortalität auf den alten Blättern weniger durch den unterschiedlichen Gehalt an lebensnotwendigen Nährstoffen als durch Unterschiede in der Beschaffenheit des Blattgewebes oder im Gehalt an toxisch wirkenden Substanzen bedingt ist. Ohne Zweifel bietet das ältere Blatt, vom rein mechanischen Standpunkt aus gesehen, dem frisch geschlüpften Räupchen mit seinen schwachen Mundwerkzeugen einen weit grösseren Widerstand als das zarte junge Blatt.

In Abhängigkeit von den beiden Futterqualitäten resultierten im weiteren augenfällige Unterschiede in der Entwicklungsdauer und im Puppengewicht. Einerseits benötigten die Raupen bis zu ihrer Verpuppung an den alten Blättern eine im Durchschnitt um $^1/_4$–$^1/_3$ längere Entwicklungszeit und andererseits resultierten Puppen, die im Durchschnitt 5,4 mgr (♂) bzw. 12,4 mgr (♀) leichter waren.

Wie zu erwarten war, zeigte die statistische Auswertung (F-Test), dass die Unterschiede in der Entwicklungsdauer wie auch im Puppengewicht gut gesichert sind (p 0,01). Ebenfalls gesichert sind die Unterschiede zwischen den Geschlechtern (p 0,01). Die Differenzen zwischen den Versuchen erwiesen sich dagegen als nicht gesichert, so dass die Zusammenfassung der Resultate gerechtfertigt war.

Auf die in der Tabelle enthaltenen Werte der durchschnittlich abgelegten Eizahl pro Weibchen soll noch im Abschnitt über die Eiablage näher eingegangen werden. Hier sei lediglich darauf hingewiesen, dass dieser Unterschied bei p 0,05 noch gesichert war.

Praktisch zu denselben Ergebnissen ist ATWAL (1955) bei seinen Untersuchungen an der Kohlmotte, *Plutella maculipennis* Curtis gekommen. Die Raupen dieser Art entwickelten sich auf jungen, zarten Kohlblättern signifikant schneller und wiesen höhere Puppengewichte auf als solche, die mit reiferen aber noch gesunden Blättern gefüttert wurden. Auch die Entwicklungsdauer und das Puppengewicht der beiden Geschlechter war signifikant verschieden. Seine Feststellung, dass das Puppengewicht der weiblichen Tiere auf den älteren Blättern relativ stärker reduziert wurde als dasjenige der männlichen, scheint sich bei *P. heparana* zu bestätigen (siehe Tab. 4).

Zu ähnlichen Ergebnissen kam ferner BLAIS (1952) bei der Wicklerart *Choristoneura fumiferana* Clem. Raupen, welche vom 4.–6. Larvenstadium an gezwungen wurden, an alten letztjährigen Nadeln zu fressen, wiesen gegenüber solchen, die sich an jungen, diesjährigen Nadeln entwickelten, eine deutlich höhere Mortalität, eine längere Entwicklungszeit sowie ein geringeres Puppengewicht auf.

Schliesslich konnten HENDERSON und HOLLOWAY (1942) sowie HENNEBERRY (1962) nachweisen, dass sich Spinnmilben auf jungen Blättern rascher vermehren als auf alten.

Abschliessend kann gesagt werden, dass *P. heparana*, ähnlich wie eine Reihe weiterer Schädlinge, durch junges, zartes Blattmaterial eindeutig in seiner Entwicklung gefördert wird. Entsprechend dürfte der Schädling unter Freilandverhältnissen von den in gutem Wachstum stehenden Bäumen (Intensivanlagen) profitieren.

3.2 *Einfluss verschiedener Faktoren auf die Diapause-Induktion*

3.2.1 Allgemeines

Jahr für Jahr werden die Insekten in unseren Breiten durch den Winter mit seinen zum Teil beträchtlich unter dem Gefrierpunkt liegenden Temperaturen in ihrer Entwicklung unterbrochen. Das zwingt die im Freiland lebenden Arten, in ihrem Lebenszyklus ein spezielles Ruhestadium (Diapause) einzuschalten. Dieses Ruhestadium ist dadurch charakterisiert, dass der Organismus durch eine spezifische physiologische Präparation dazu befähigt wird, längere Perioden ungünstiger Umweltseinflüsse zu überleben, die für die aktiven Stadien tödlich wären.

Nach den Untersuchungen verschiedener Autoren unterscheiden sich denn auch Diapausetiere in physiologischer wie morphologischer Hinsicht beträchtlich von Nicht-Diapausetieren.

Während nun die Diapause bei univoltinen Arten weitgehend erblich bedingt ist und in einem bestimmten Entwicklungsstadium einer jeden Generation vorkommt, tritt sie bei polyvoltinen Arten nur in bestimmten Generationen in Abhängigkeit spezifischer Umweltseinflüsse auf. Als massgebende Faktoren wurden lange Zeit die Temperatur- und Nahrungsverhältnisse betrachtet. Seitdem jedoch KOGURE (1933) die vorherrschende Rolle der täglichen Belichtungszeit in der Induktion der Embryonaldiapause beim Seidenspinner nachweisen konnte, ist die Photoperiode bei einer Vielzahl von Insektenarten als Hauptfaktor in der Auslösung der Diapause ermittelt worden. Dabei wird bei der Mehrzahl der darauf hin untersuchten Insekten die Diapause nicht durch den unmittelbaren Lichteinfluss, sondern durch die Lichtverhältnisse ausgelöst, welche auf ein früheres Entwicklungsstadium eingewirkt haben.

Unter den polyvoltinen Arten der gemässigten Klimate scheint der sogenannte Langtagtypus vorzuherrschen. Er ist dadurch charakterisiert, dass lange oder dauernde Belichtung den Eintritt der Diapause verhindert, während kurze Belichtungszeiten sie induzieren. Bei extrem kurzer Belichtungszeit wird sie dagegen häufig wieder zunehmend vermindert.

Die Reaktion auf das Licht ist ziemlich unabhängig von dessen Intensität, sobald eine für die einzelne Art bestimmte recht niedrige Schwelle überschritten ist. Auch scheint in den meisten Fällen die Tageslänge als solche und nicht deren Kürzer- oder Längerwerden massgebend für die Auslösung der Diapause zu sein.

Es gibt heute verschiedene gute Übersichten (ANDREWARTHA 1952, LEES 1955, MÜLLER 1960, DE WILDE 1962 und DANILEVSKII 1965) über die zahlreichen Arbeiten, die sich mit dem Problem der Induktion der Diapause bei den Insekten befassen. Deshalb beschränken wir uns im Rahmen dieser Arbeit auf eine kurze Darlegung der Verhältnisse bei einigen wichtigeren Wicklerarten.

Innerhalb der Familie der Wickler liegen die meisten diesbezüglichen Untersuchungen beim Apfelwickler, *Laspeyresia pomonella* L. vor. Diese Art unterscheidet sich zwar insofern von anderen polyvoltinen Arten als auch bei Populationen in südlicheren Gebieten bereits ein kleinerer Prozentsatz der Raupen der ersten Generation in Diapause gehen, d. h. genetisch fixierten Univoltismus aufweisen. Abgesehen von den nördlichen Gebieten, in welchen praktisch bei allen Tieren erblich bedingter Univoltismus vorliegt (SHEL'DESHOVA 1962 und 1965), muss jedoch die Photoperiode als der wichtigste Faktor bei der Diapause-Induktion angesehen werden (DICKSON 1949, IVANCICH-GAMBARO 1958, SHEL'DESHOVA 1962 und 1965, GEOFFRION 1966, RUSS 1966). Dabei bestehen zwischen der kritischen Tageslänge und der geographischen

Breite des jeweiligen Untersuchungsortes bestimmte Zusammenhänge, d. h. mit zunehmender nördlicher Breite nimmt ebenfalls die kritische Tageslänge zu (SHEL'DESHOVA 1965, RUSS 1966). Neben der Photoperiode und genetischen Faktoren üben auch die Temperatur (SHEL'DESHOVA 1962 und 1965) und die Nahrung (GAMBARO 1954, IVANCICH-GAMBARO 1957 und 1960, GEOFFRION 1966) einen gewissen Einfluss auf die Diapause-Induktion aus.

Ebenfalls bei einer Reihe weiterer Arten, wie dem Pfirsichtriebbohrer, *Grapholitha molesta* Busck (DICKSON und SANDERS 1945, DICKSON 1949), dem Traubenwickler Lobesia *(Polychrosis) botrana* (KOMAROVA 1949), und einem aus einer univoltinen Population herausselektionierten Stamm des « Spruce Budworm », *Choristoneura fumiferana* (HARVEY 1957), konnte ebenfalls die Photoperiode als der bestimmende Faktor ermittelt werden. Daneben vermochten bei *Grapholitha molesta* auch die Temperatur (DICKSON 1949) und die Nahrung (ROEHRICH 1961) die Diapause zu beeinflussen.

Während JANSSEN (1958) beim Schalenwickler, *Adoxophyes reticulana*, die Entscheidung der Jungraupen, sich gegen den Herbst hin einzuspinnen, hauptsächlich dem Einfluss niederer Temperaturen zuschreibt, konnten DANILEVSKII (1957) und HONMA (1966) eine deutliche Abhängigkeit von der Photoperiode nachweisen. Es war ebenfalls die für polyvoltine Arten allgemeine Tendenz festzustellen, dass gegen Norden hin zunehmend genetisch fixierter Univoltismus vorliegt (DANILEVSKII 1957).

Bei *Pandemis heparana* liegen unseres Wissens keine diesbezüglichen Untersuchungen vor. Im folgenden Abschnitt soll nun versucht werden, anhand von Laboratoriumsversuchen zu ermitteln, welche Faktoren für die Diapause-Induktion bei dieser Art massgebend sind und ob sich die erhaltenen Resultate mit den Verhältnissen im Freiland decken. Da nach der Literatur Unterschiede in der Photoperiode, der Temperatur und der Futterqualität als die wichtigsten Faktoren angesehen werden müssen, wurden unsere Untersuchungen auf diese drei Faktoren beschränkt.

3.2.2 Diapause-Induktion unter Freilandbedingungen

Wie bereits erwähnt, überwintert dieser Wickler vorwiegend im 3. Larvenstadium in einem kleinen Gespinst an Zweigen und Ästen der Wirtspflanze. Zur Ermittlung des Zeitpunktes, in welchem die Umstellung auf Diapausetiere erfolgt, wurden im Sommer 1965 und 1966 ab Ende Juni periodisch ca. 120 frisch geschlüpfte Räupchen einzeln an Jungpflanzen der Sorte Jonathan angesetzt (Zuchtmethodik siehe Seiten 150–151) und der Anteil an Diapauseräupchen ermittelt. Die Eiablage und Eientwicklung erfolgte in unserem nach Nordosten gerichteten Insektarium. Die dabei erhaltenen Resultate sind aus der Tab. 5 und der Abb. 8 ersichtlich.

TABELLE 5

Eintritt der Diapause unter Freilandbedingungen in den Jahren 1965 und 1966

1965			1966		
Datum		Diapause %	Datum		Diapause %
Eiablage	Schlüpfen der Räupchen		Eiablage	Schlüpfen der Räupchen	
28.VI.	12.VII.	64,3	14.VI.	28.VI.	0
3.VII.	17.VII.	85,2	23.VI.	8.VII.	33,7
6.VII.	22.VII.	100	2.VII.	15.VII.	62,0
18.VII.	3.VIII.	100	8.VII.	25.VII.	97,9
			14.VII.	29.VII.	100

Auffallend ist vorerst die für diese Jahreszeit relativ lange Entwicklungszeit der Eier, welche 14 Tage und mehr betrug. Das ist darauf zurückzuführen, dass in diesen beiden Jahren teilweise aussergewöhnlich niedere Sommertemperaturen herrschten. So lag beispiels-

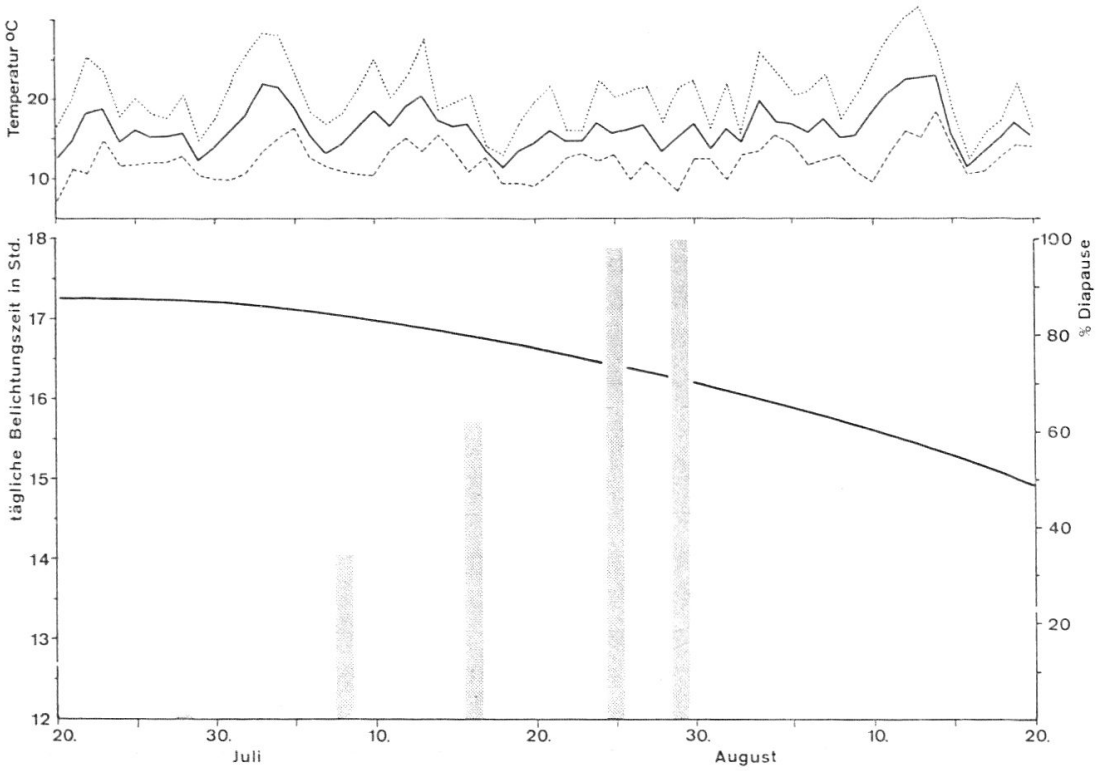

Abb. 8. — *Eintritt der Diapause unter Freilandbedingungen im Jahre 1966.* Säulen: Diapauseprozentsatz der am 28. Juni resp. am 8., 15., 25. und 29. Juli geschlüpften Räupchen. Abfallende Kurve: Tägliche Belichtungszeit. Am obern Rand der Abbildung: Temperaturmaxima, -minima und -durchschnitt.

weise die mittlere Julitemperatur in beiden Jahren mit 16,4 bzw. 16,1° C, 2° C unter dem langjährigen Mittel (18,3° C) oder 4° C unter dem Julidurchschnitt (20,4° C) des Jahres 1964.

In bezug auf den Eintritt der Diapause unter Freilandbedingungen kann nun festgestellt werden, dass Räupchen, welche bis Ende Juni schlüpften, sich durchwegs zu einer 2. Generation weiterentwickelten. Wie aus der Abb. 8 entnommen werden kann, beträgt die tägliche Belichtungszeit bis zu diesem Zeitpunkt unter unseren Verhältnissen 17 Stunden und mehr. Bei den Räupchen, die um Mitte Juli schlüpften, stieg indessen der Prozentsatz an Diapausetieren sehr rasch an und Ende Juli geschlüpfte Räupchen gingen bereits zu 100 % in Diapause. Dabei ergaben sich zwischen den Ergebnissen der beiden Jahre keine wesentlichen Unterschiede.

Durch die Einwirkung kühler, jedoch noch über dem Gefrierpunkt liegender Temperaturen erfolgt im Verlaufe des Winters die Lösung der Diapause. Bei entsprechenden Versuchen, auf die an dieser Stelle nicht näher eingetreten werden soll, konnten wir feststellen, dass die Diapause unter Freilandbedingungen im Januar-Februar grösstenteils gelöst war.

3.2.3 Einfluss künstlicher Photoperioden auf die Diapause-Induktion

Die hier benützte Zuchtmethode (Einzelzucht) ist in ihren Grundzügen auf der Seite 151 beschrieben. Es sind jedoch noch folgende Ergänzungen notwendig. Eiablage und Eientwicklung erfolgten unter demselben Lichtregime wie die Raupenentwicklung. Jeder Versuch wurde in zweifacher Wiederholung mit jeweils 60 Räupchen durchgeführt. Sobald sich zwischen den Einzelergebnissen grössere Differenzen ergaben (vor allem im kritischen Bereich), wiederholten wir die Versuchsserie als Ganzes nochmals, so dass in diesem Falle 240 Räupchen angesetzt wurden. Um ein Abwandern der Diapauseräupchen zu verhindern, verschlossen wir eine Woche nach dem Ansetzen der Jungräupchen die Zuchtkäfige noch zusätzlich mit Klebeband. Die Zahl der in diesem Zeitpunkt anwesenden Räupchen wurde bei der Ermittlung des Diapauseprozentsatzes verwendet (Begründung Seite 158-159). Die Zuchtkäfige kontrollierten wir 2mal wöchentlich auf Diapause- und Nicht-Diapausetiere. Die Nicht-Diapausetiere wurden bis zum Falter durchgezüchtet und deren Puppengewicht bestimmt. Die Temperatur betrug 23° C und die rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %.

Wie aus der Abb. 9 entnommen werden kann, resultierte keine Diapause, wenn sich die Eier und Jungraupen bei Dauerlicht oder einer täglichen Belichtungszeit von 17 und mehr Stunden entwickelten. Im Bereich von 16 Stunden täglicher Belichtung stieg der Prozentsatz der Diapausetiere sehr rasch an und erreichte bei 15 Stunden praktisch 100 %. Wie labil das ganze System im Bereich von 16 Stunden, also der kritischen Photoperiode war, geht aus den Differenzen der

Diapauseprozente zwischen den einzelnen Versuchen hervor (24,1 %, 64,5 %, 94,5 %, 74,8 %).

Interessant, wenn auch in biologischer Hinsicht nicht von Bedeutung, dürfte die Tatsache sein, dass der Prozentsatz an Diapausetieren bei extrem kurzen Belichtungszeiten sich wiederum stark verringerte und bei ½ Stunde täglicher Belichtung nur noch knapp 10 % betrug.

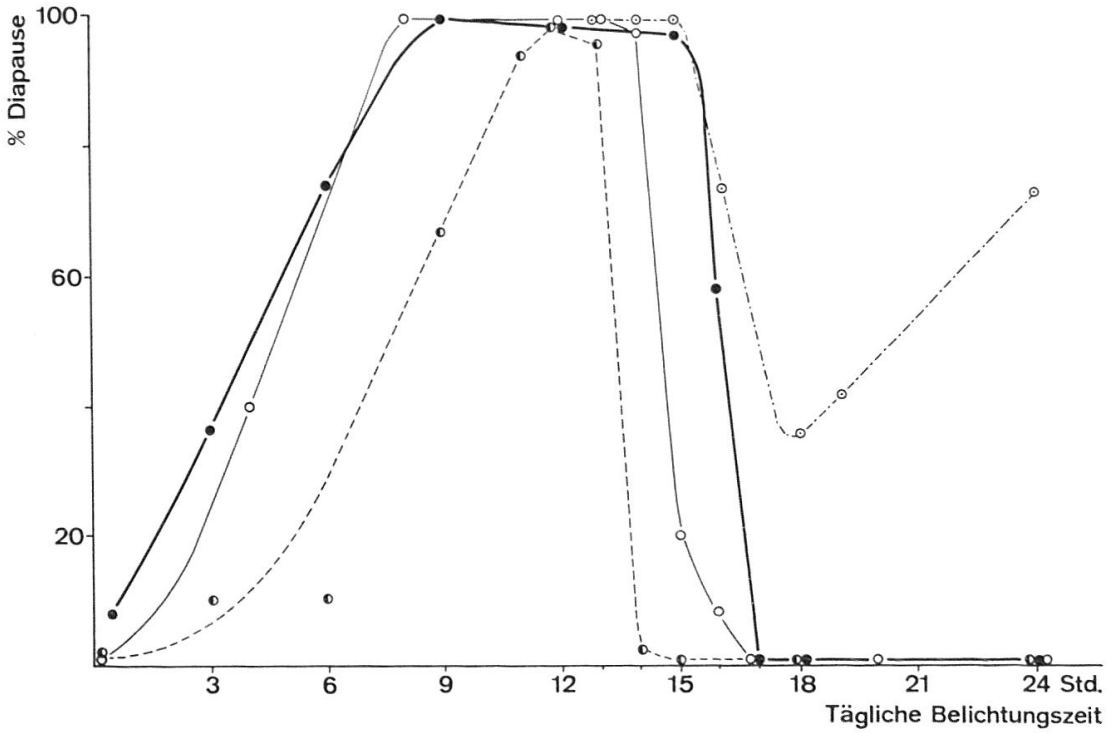

Abb. 9. — *Einfluss der täglichen Belichtungszeit auf die Diapause-Induktion bei verschiedenen Langtagstypen.* ▬▬ *Pandemis heparana* bei 23°C ; ——— *Pieris brassicae* bei 24°C (DANILEVSKII 1965, DANILEVSKII und GEISPITS 1948) ; - - - - *Grapholitha molesta* bei 24°C (DICKSON 1949) ; -·-·-·- *Laspeyresia pomonella* bei 25°C (SHEL'DESHOVA 1962).

Ein ähnliches Verhalten wurde bei verschiedenen anderen Insektenarten festgestellt, so bei *Grapholitah molesta* (DICKSON 1949), *Pieris brassicae* L. (DANILEVSKII 1965) u. a. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Laspeyresia pomonella*, welche eine Tendenz zu Univoltismus sogar in südlichen Gebieten aufweist, in denen theoretisch mehrere Generationen möglich wären (SHEL'DESHOVA 1962 und 1965).

Aus der Kurve in Abb. 9 geht im weiteren hervor, dass die Raupen nur bei 9 Stunden täglicher Belichtungszeit zu 100 % in Diapause gingen. Bei 15 und 12 Stunden waren es 97,5 bzw. 98,5 %.

Die wenigen Tiere, die sich unter diesen Belichtungsverhältnissen weiterentwickelten, zeigten jedoch ein abnormes Verhalten. Entweder war ihre Entwicklungszeit etwa um das Doppelte verlängert, oder dann wiesen sie stark reduzierte Puppengewichte auf. Das durchschnittliche

Puppengewicht der männlichen Tiere betrug beispielsweise 20–23 mgr gegenüber 30–35 mgr von solchen, die sich unter Langtags- oder extremen Kurztagsbedingungen (6 und weniger Stunden) entwickelten.

3.2.4 Ermittlung des auf die Photoperiode sensiblen Entwicklungsstadiums

Gestützt auf die Ergebnisse bei Wicklern mit ähnlicher Biologie (DANILEVSKII 1957) wurde nur das Ei- sowie das erste und zweite Larvenstadium bei den diesbezüglichen Untersuchungen berücksichtigt. Die Temperatur betrug 23° C und die tägliche Belichtungszeit 18 bzw. 9 Stunden. In der Abb. 10 sind nun die einzelnen Versuchsvarianten und die jeweils erhaltenen Resultate aufgeführt.

Versuch	Ei	1.Larvenstadium	2.Larvenstadium	% Diapause
1	- - - - - - -	- - - - - - -	- - - - - - -	0
2	———	- - - - - - -	- - - - - - -	0
3	- - - - - - -	———	- - - - - - -	0
4	- - - - - - -	- - - - - - -	———	1,0
5	———	- - - - - - -	———	2,9
6	———	———	- - - - - - -	2,1
7	- - - - - - -	———	———	87,9
8	———	———	———	100

Abb. 10. — *Einfluss verschiedener Kurz- und Langtagsverhältnisse während des Ei- sowie des ersten und zweiten Larvenstadiums auf die Diapause-Induktion.* - - - - Langtag, 18 Std. Belichtung ; ——— Kurztag, 9 Std. Belichtung.

Anhand der Ergebnisse kann man schliessen, dass die sensible Phase vorwiegend im ersten und zweiten Raupenstadium liegt. Zwar vermochten Langtagsbedingungen während der Eientwicklung die Diapause von 100 % auf 87,9 % zu reduzieren (Versuch 7). Dagegen scheint aber Kurztag allein während diesem Stadium überhaupt keinen Einfluss zu haben (Versuch 2). Ähnlich verhält es sich, wenn nur während des einen oder andern Larvenstadiums (mit oder ohne Einbezug des Eistadiums) Kurztag geboten wurde (Versuche 3–6). Erst wenn sich beide Larvenstadien unter Kurztagsbedingungen entwickelten, stieg der Prozentsatz an Diapausetieren auf 87,9 %. Das deutet darauf hin, dass nicht eine ganz bestimmte, eng begrenzte Entwicklungs-

phase für die photoperiodisch bedingte Diapause-Induktion verantwortlich ist, sondern sich diese Sensibilität über eine längere Entwicklungsperiode erstreckt.

3.2.5 Einfluss der Temperatur auf die Diapause-Induktion

Nach den Angaben verschiedener Autoren verursachten Unterschiede in der Temperatur bei vielen Insektenarten vor allem im Bereich der kritischen Photoperiode eine Verschiebung in der Diapausebereitschaft. Deshalb wurden diese Untersuchungen auf den Bereich mit einer täglichen Belichtungszeit von 18–12 Stunden beschränkt. Das entspricht auch ungefähr den Belichtungsverhältnissen, wie sie bei uns vom Juni bis Oktober im Freiland vorkommen.

Bezüglich der Zuchtmethode verweisen wir auf die Seite 167 sowie 150-151. Es wurden folgende Temperaturstufen gewählt : 15° C, 20° C, 23° C und 28° C. Auf die Verwendung einer niedrigeren Temperatur (z. B. 12° C) hatten wir infolge der relativ hohen Mortalität unter den Jungraupen verzichtet.

Abb. 11 zeigt, dass sich im Bereich von 15–23° C keine wesentlichen Unterschiede ergaben. Betrug die tägliche Belichtungszeit 17 oder 18 Stunden, entwickelten sich alle Raupen ohne Diapause weiter. Bei 16 Stunden nahm der Prozentsatz an Diapausetieren bei allen 3 Temperaturen stark zu und erreichte bei 15 Stunden praktisch 100 % (97,5,

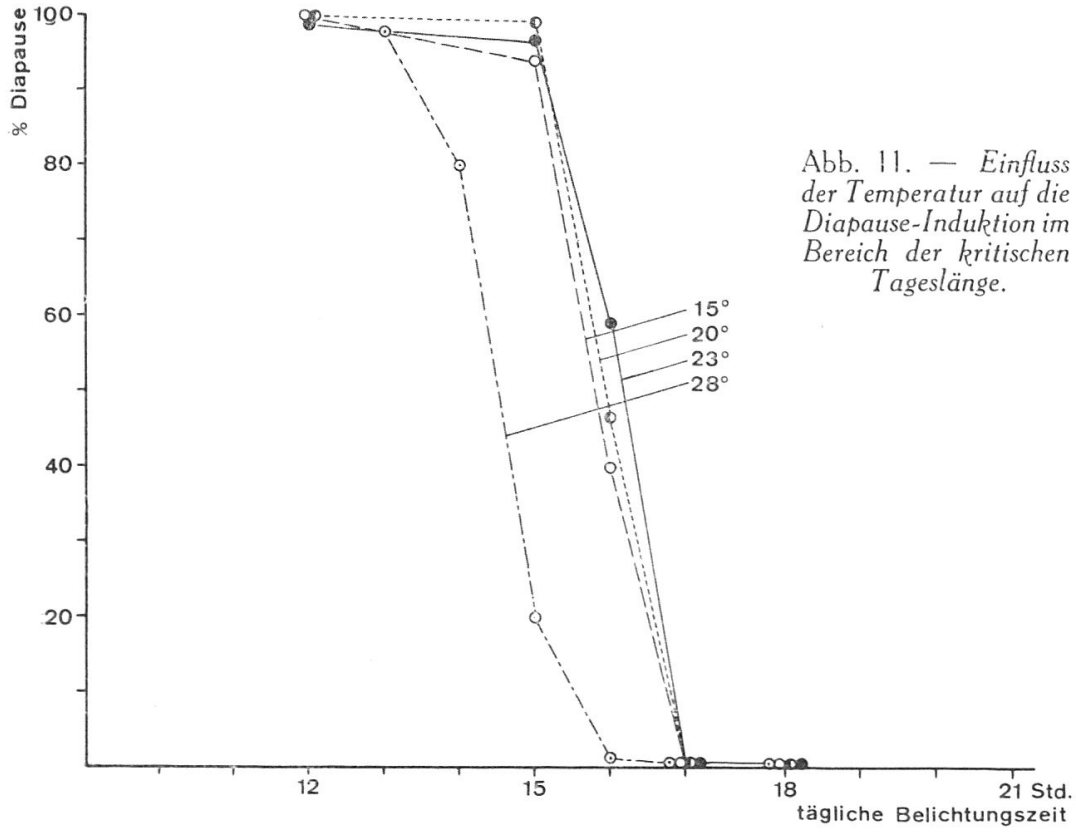

Abb. 11. — *Einfluss der Temperatur auf die Diapause-Induktion im Bereich der kritischen Tageslänge.*

99 und 96 %). Dem Unterschied zwischen den einzelnen Temperaturen bei 16 Stunden darf keine allzu grosse Bedeutung beigemessen werden, wenn man bedenkt, wie labil die Situation in diesem Bereich der Tageslänge ist (Seite 168).

Bei einer Temperatur von 28° C ergab sich dagegen eine Verschiebung der kritischen Photoperiode um ca. 1½ Stunden in Richtung kürzerer Belichtungszeit. Obschon die Diapausetiere wie üblich ihr Wachstum im 3. Larvenstadium einstellten, spannen sie sich bei dieser Temperatur auch bei 13 Stunden Belichtung nur zu einem kleineren Prozentsatz ein. Der weitaus grösste Teil starb nach einer gewissen Zeit ab. Unter anderem konnten aber auch einige Raupen beobachtet werden, die nach 2–3 Wochen das Wachstum wieder aufnahmen und sich bis zum Falter weiterentwickelten. Das deutet darauf hin, dass bei dieser Temperatur die photoperiodisch bedingte Diapause gestört ist.

3.2.6 Einfluss des Futters auf die Diapause-Induktion

Ähnlich wie bei der Temperatur wurde der Einfluss des Futters (junger und alter Blätter) auf die Induktion der Diapause vor allem im Bereich der kritischen Photoperiode untersucht. Die Temperatur betrug wiederum 23° C und pro Pflanze wurden nach der auf Seite 151 beschriebenen Methode je 2 Räupchen oben und unten angesetzt. Was für Unterschiede sich dabei inbezug auf die Diapauseinduktion ergaben, ist aus der Abb. 12 ersichtlich.

Unter Langtagsverhältnissen trat ungeachtet dessen, ob sich die Raupen an jungen oder alten Blättern entwickelten, keine Diapause ein.

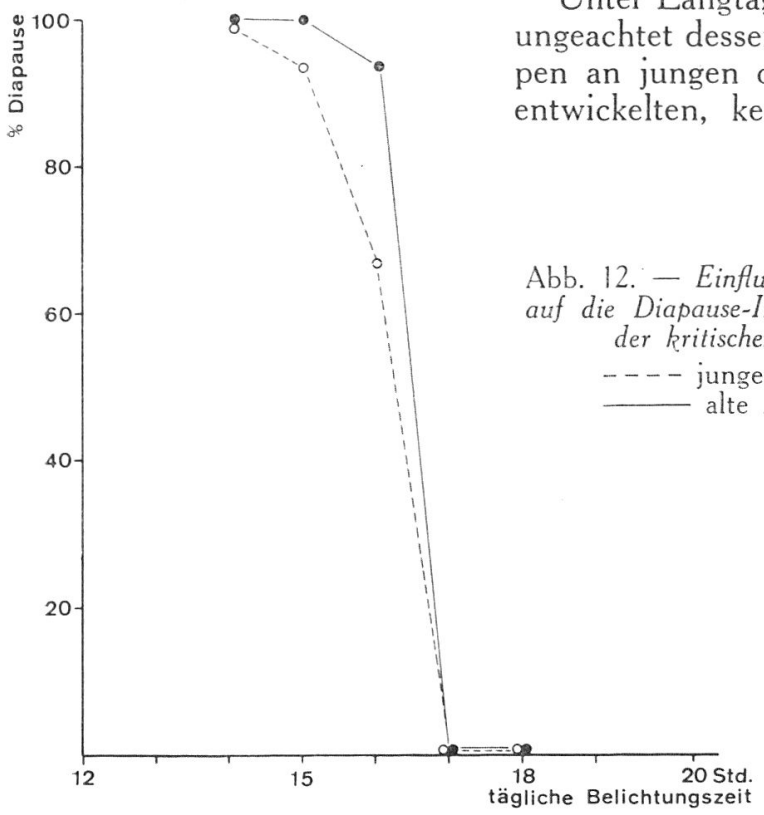

Abb. 12. — *Einfluss des Raupenfutters auf die Diapause-Induktion im Bereich der kritischen Tageslänge.*
---- junge Apfelblätter ;
——— alte Apfelblätter.

Dagegen war auch hier die Raupenentwicklung auf den alten Blättern stark verlangsamt, wie bereits im Abschnitt über den Einfluss des Futters auf die Entwicklungszeit der Raupen erwähnt worden ist.

Im Bereich von 16 Stunden täglicher Belichtung stieg die Diapausekurve wiederum sehr rasch an, wobei aber doch ein gewisser Unterschied zwischen den Räupchen, die sich auf jungen Blättern und denjenigen, die sich auf alten Blättern entwickelten, festzustellen war. Während die ersteren im Durchschnitt zu 69,2 % in Diapause gingen, waren es unter den letzteren deren 95,2 %. Auch bei einer Photoperiode von 15 Stunden ergab sich eine gewisse Differenz. An den jungen Blättern betrug der Prozentsatz an Diapausetieren 92 % und an den alten Blättern 100 %. Bei einer Photoperiode von 14 Stunden traten dagegen auch die Räupchen, die sich an jungen Blättern entwickelten, zu 100 % in Diapause. Bei analogen Versuchen, welche bei einer Temperatur von 15° C durchgeführt wurden, erhielten wir praktisch dieselben Ergebnisse.

3.2.7 Diskussion

Nach den erhaltenen Resultaten (Tab. 5) wird im Freiland bereits im Verlaufe des Monates Juli darüber entschieden, ob sich die frisch geschlüpften Räupchen zu einer neuen Generation weiterentwickeln oder nicht. So traten die um Mitte Juli geschlüpften Räupchen zur Hälfte und die Ende Juli geschlüpften zu 100 % in Diapause, obschon die Temperatur- und Futterbedingungen in diesem Zeitpunkt noch ausgesprochen günstig waren.

Unter Laborbedingungen konnte nun gezeigt werden, dass die Induktion der Diapause fast ausschliesslich durch die Photoperiode gesteuert wird (Abb. 9). Dauerlicht und lange tägliche Belichtungszeiten, die über der kritischen Tageslänge von 16 Stunden liegen, verhindern die Diapause. Kurztagsbedingungen, mit einer täglichen Belichtungszeit von weniger als 16 Stunden verursachen dagegen Diapause. Bei Photoperioden unterhalb 9 Stunden nimmt der Prozentsatz an Diapausetieren allerdings wiederum beträchtlich ab und beträgt bei ½ Stunde täglicher Belichtung nur noch 10 %. Dieses Verhalten entspricht demjenigen vieler anderer Arten des bei den Insekten weit verbreiteten Langtagtyps (LEES 1955, DE WILDE 1962, DANILEVSKII 1965).

Die auf die Photoperiode sensible Phase scheint nach den in der Abb. 10 aufgeführten Ergebnissen vorwiegend im 1. und 2. Larvenstadium, also unmittelbar vor dem Diapausestadium zu liegen. Zu demselben Ergebnis kam DANILEVSKII (1957) bei dem nahe verwandten Wickler *Pandemis ribeana* Hb. Damit entspricht *P. heparana* auch dem am häufigsten vorkommenden Fall. Daneben gibt es aber Insektenarten, welche sich anders verhalten. So wird unter anderem die Puppendiapause bei *Lobesia (Polychrosis) botrana* im Ei- und 1. Larvenstadium (KOMAROVA 1949) oder die Eidiapause bei *Bombyx mori* L. bereits während der Eientwicklung der Muttergeneration induziert (KOGURE 1933).

Die Ergebnisse verschiedener Autoren deuten darauf hin, dass Photoperioden, welche die Weiterentwicklung fördern, den Einfluss vorangehender diapauseinduzierender Photoperioden leichter aufzuheben vermögen, als umgekehrt (De Wilde 1962). Dieselbe Tendenz war auch bei *Pandemis heparana* festzustellen. So hob beispielsweise Langtag während des 2. Larvenstadiums den vorangehenden Kurztageffekt praktisch wieder auf (Versuch 6, Abb. 10). Umgekehrt vermochte aber Kurztag während des zweiten Larvenstadiums keine Diapause zu induzieren (Versuch 4). Ähnlich liegen die Verhältnisse beim 1. Larvenstadium (Versuch 5 und 3) sowie im Eistadium (Versuch 7 und 2).

In einem Bereich von 15–23° C bewirkten Unterschiede in der Temperatur praktisch keine Veränderung in der Diapause-Induktion. Dagegen wurde bei einer Temperatur von 28° C die kritische Photoperiode um ca. 1½ Stunden verschoben. Anstatt bei 16 Stunden lag sie nun zwischen 14 und 15 Stunden täglicher Belichtung. Die Tendenz, dass durch hohe Temperaturen Diapause zunehmend verhindert wird, ist für die Arten, die in ihrer Reaktionsweise dem Langtagtypus entsprechen, charakteristisch. Das in dieser Hinsicht klassische Beispiel stellt die Art *Acronycta rumicis* L. dar, bei welcher eine Zunahme der Temperatur um 5° C jeweils eine Abnahme in der kritischen Photoperiode um 1½ Stunden bewirkt (Danilevskii 1965).

Wesentlich grösser als in der Verschiebung der kritischen Photoperiode durch hohe Temperaturen, dürfte jedoch unter Freilandbedingungen der indirekte Einfluss der Temperatur auf die Diapause sein. Durch ihre beschleunigende oder hemmende Wirkung auf die Entwicklung kann sie bewirken, dass sich die photoperiodisch sensiblen Stadien noch unter diapauseverhindernden oder bereits unter diapauseinduzierenden Photoperioden entwickeln.

Wie bereits erwähnt, wurden als Nahrung für die Raupen im Gewächshaus gezogene Apfelsämlinge verwendet. Da die Pflanzen in ihrem Wachstum nachgewiesenermassen durch die Photoperiode beeinflusst werden, stellt sich die Frage, ob nicht die Photoperiode indirekt via Futterpflanze einen Einfluss auf die Diapause des Insektes ausübe. In entsprechenden Untersuchungen (Way und Hopkins 1950, Lees 1953, Jermy und Saringer 1955, Müller 1957) wurden bisher keine fassbaren Effekte in dieser Richtung festgestellt. Somit darf angenommen werden, dass im allgemeinen nur der direkte Einfluss der Photoperiode auf das Insekt von Bedeutung ist.

Unterschiede im Futter (junge und alte Blätter) verursachten nur im Bereich der kritischen Photoperiode unterschiedliche Prozentsätze an Diapausetieren. Sobald jedoch ein eindeutiger Kurz- oder Langtag geboten wurde, war das Futter ohne Einfluss. Ähnlich wie bei der Temperatur dürfte unter Freilandbedingungen auch das Futter eher indirekt, durch die starke Verzögerung in der Entwicklung auf den alten Blättern einen gewissen Einfluss ausüben. Infolge der verlangsamten Entwicklung auf dem schlechteren Futter können die sensiblen

Stadien vermehrt unter Photoperioden fallen, welche Diapause induzieren.

Unterschiede in der Diapause, die durch die Darbietung junger und alter Blätter bedingt waren, hat LEES 1953 auch bei *Metatetranychus ulmi* Koch nachweisen können. Bei 15° C und 16 Stunden täglicher Belichtung sowie jungen Blättern als Nahrung entwickelten sich die Spinnmilben ohne Diapause weiter. Wurden dagegen als Nahrung alte Blätter geboten, legten 68 % der Weibchen Wintereier ab. Unter eindeutigen Kurztagsverhältnissen (8 Stunden Belichtung) stellten 95 % beziehungsweise 100 % der Tiere um.

Futterbedingte Unterschiede im Diapauseprozentsatz sind im weiteren beim Baumwollschädling *Platyedra (= Pectinophora) gossypiella* Saunders festgestellt worden, wobei der Ölgehalt des Futters von Bedeutung ist (ADKISSON et al. 1963). Je nach Futterpflanze kann bei *Chloridea obsoleta* F. und *Platyedra (= Pectinophora) malvella* Hb. die kritische Photoperiode bis zu 1 Stunde verschoben sein (GORYSHIN 1958, KUZNETSOVA 1962).

Bei *Laspeyresia pomonella* wiederum übt der Reifegrad der Früchte im Umschlagspunkt der Photoperiode einen gewissen Einfluss auf die Diapause aus. Dabei tritt bei Larven, die sich in frühreifenden Sorten entwickeln, die Diapause früher auf als bei solchen, die in spätreifenden heranwachsen (GAMBARO 1954, IVANCICH-GAMBARO 1957 und 1960, GEOFFRION 1966). Diese vorwiegend aus neueren Arbeiten stammenden Beispiele zeigen, dass sich Unterschiede im Futter auf die Diapause auswirken können, wenn auch meist nur unter ganz bestimmten Licht- und Temperaturverhältnissen.

Im Hinblick auf unsere Art lässt sich zusammenfassend sagen, dass hohe Temperaturen und Unterschiede im Futter die Schwelle der kritischen Photoperiode zu verschieben vermögen, ohne jedoch die Photoperiode als Grundelement in der Induktion der Diapause auszuschalten. Demzufolge dürfte unter natürlichen Verhältnissen der Beginn der Diapause von Jahr zu Jahr keinen allzugrossen Schwankungen unterliegen, was ein Vergleich der in der Tab. 5 aufgeführten Zahlen bestätigt.

Es drängt sich nun ein Vergleich zwischen den Laborresultaten und den im Freiland ermittelten Ergebnissen auf. Aus der Abb. 8 ist ersichtlich, dass die Belichtungszeit (Dämmerungsphase mit eingerechnet) unter Freilandverhältnissen anfangs Juli noch 17 Stunden beträgt und bis zum 1. August auf 16 Stunden absinkt. Erst in diesem Zeitpunkt wird demzufolge die im Labor ermittelte kritische Photoperiode erreicht.

Vorerst scheint nun eine gewisse Diskrepanz zwischen den Labor- und Freilandergebnissen zu bestehen, da im Freiland die um Mitte Juli geschlüpften Räupchen bereits zur Hälfte und die Ende Juli geschlüpften zu 100 % in Diapause gingen (Tab. 5). Es konnte nun aber gezeigt werden, dass die auf die Photoperiode sensible Phase vorwiegend im 1. und 2. Larvenstadium liegt. Demzufolge wird die Entscheidung

über Diapause oder Nicht-Diapause erst nach dem Schlüpfen der Räupchen getroffen. Im weiteren muss noch berücksichtigt werden, dass die Versuche im Labor unter konstanten Temperaturverhältnissen durchgeführt wurden, im Freiland dagegen wechselnde Temperaturverhältnisse vorliegen. Bei Wechseltemperaturen scheinen nun nach BECK 1962, GORYSHIN 1964 und DANILEVSKII 1965 vor allem die Temperaturverhältnisse während der Dunkelphase massgebend zu sein. Diese waren in den beiden Jahren 1965 und 1966 ausgesprochen niedrig, so dass eine gewisse, durch die relativ tiefen Temperaturen bedingte Verschiebung in der kritischen Photoperiode nicht ausgeschlossen wäre.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen kann man sagen, dass die im Labor ermittelten Resultate weitgehend mit den Freilandergebnissen übereinstimmen.

4. Puppenstadium

4.1 *Allgemeines*

Als wesentlichste Faktoren, welche die Puppenentwicklung beeinflussen können, sind die Temperatur und die relative Luftfeuchtigkeit zu betrachten. Nun verpuppt sich aber *P. heparana*, wie die Mehrzahl dieser blattfressenden Wickler meist zwischen zusammengesponnenen Blättern oder Blatteilen. Das bedeutet, dass sich die Puppe unter ziemlich ausgeglichenen und relativ hohen Feuchtigkeitsbedingungen befindet. Deshalb ist sicher die rel. Luftfeuchtigkeit in diesem Stadium von weit geringerer Bedeutung als im Eistadium, so dass wir uns auf die Durchführung einiger diesbezüglicher Versuche beschränken konnten.

Das in diesen Versuchen verwendete Puppenmaterial stammte vorwiegend von Raupen, die in Einzelzucht aufgezogen wurden. Zur Erzeugung verschiedener rel. Luftfeuchtigkeiten dienten wiederum die in Tab. 1 aufgeführten Salze. Junge, bereits schon grünlich-braun gefärbte Puppen wurden täglich gesammelt, in die Hygrostatenschalen gegeben und zu den verschiedenen Temperaturbedingungen gebracht. Die Bestimmung des Geschlechtes erfolgte bei den vorzeitig abgestorbenen Puppen mit Hilfe einer Binokularlupe. Die Gesamtzahl der in diesen Versuchen berücksichtigten Puppen betrug 1500 Stück (Temperaturversuche ca. 150 Puppen und Feuchtigkeitsversuche 50 Puppen pro Versuchsvariante).

4.2 *Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität*

Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur ist aus der Abb. 13 ersichtlich.

Die bei andern Insektenarten wiederholt gefundene Tendenz, dass sich die weiblichen Puppen rascher entwickeln als die männlichen, war auch bei *Pandemis heparana* festzustellen. Da die Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern jedoch nicht gesichert waren, wurden die

Werte zusammengefasst. Die erwähnte Tendenz in der Entwicklungsdauer der Puppen ist insofern von Bedeutung, als damit die durch die unterschiedliche Entwicklungsdauer während des Raupenstadiums bedingte Gefahr, dass die männlichen Falter zu früh bzw. die weiblichen zu spät erscheinen, verringert wird.

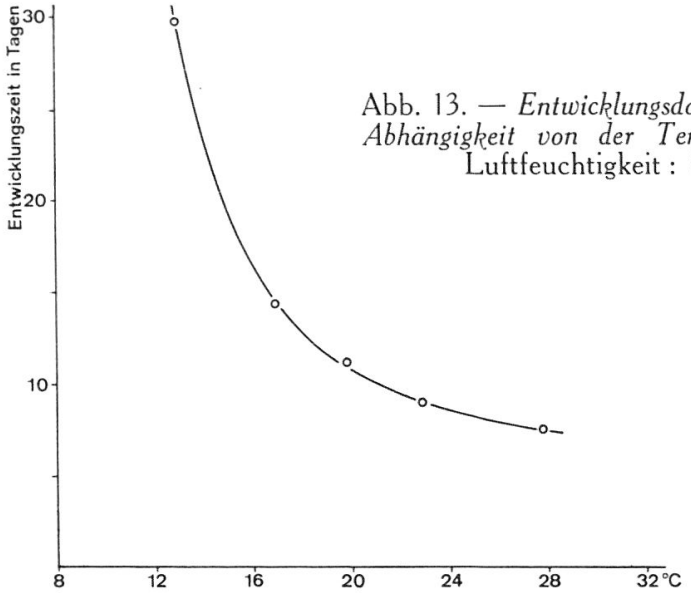

Abb. 13. — *Entwicklungsdauer der Puppen in Abhängigkeit von der Temperatur* (relative Luftfeuchtigkeit : 85–87 %).

Vergleicht man die von uns ermittelten und in der Abb. 13 dargestellten Werte mit den Angaben von SYLVEN (1958) und JANSSEN (1959), so stimmen sie im mittleren Temperaturbereich gut überein. Beispielsweise betrug in unseren Versuchen die Entwicklungsdauer bei einer Temperatur von 17° C 14,5 Tage. SYLVEN (1958) und JANSSEN (1959) geben bei dieser Temperatur eine Entwicklungsdauer von 13–16 bzw. 14 Tagen an. Dagegen erwähnt JANSSEN (1959), dass sich die Puppen bei 10° C in 32 Tagen entwickelten, während sie in unseren Versuchen schon bei 13° C bereits eine Entwicklungsdauer von 30 Tagen aufwiesen. Interessanterweise benötigten die Puppen nach der vorangehend erwähnten Autorin bei 29° C eine Zeit von 11 Tagen, so dass angenommen werden muss, die Entwicklung werde bei dieser Temperatur bereits wieder stark verzögert.

Die Mortalität schwankte zwischen 5 und 10 %, ausgenommen bei einer Temperatur von 13° C, wo sie auf 40 % anstieg. Im weiteren war sie unter den männlichen Puppen im Durchschnitt etwas grösser als unter den weiblichen.

4.3 *Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklungsdauer und die Mortalität*

Nach den erhaltenen Ergebnissen scheint die rel. Luftfeuchtigkeit keinen nennenswerten Einfluss auf die Entwicklungsdauer auszuüben.

Die Mortalität dagegen steigt mit abnehmender Feuchtigkeit an. Auch wird der Einfluss der rel. Luftfeuchtigkeit analog wie im Eistadium umso grösser, je extremer die Temperaturverhältnisse sind (Tab. 6).

Wie aus den Zahlen der Tab. 6 hervorgeht, sind die verpuppten Tiere gegenüber ungünstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen viel widerstandsfähiger als die Eier. Da sich zudem die Puppen, wie eingangs erwähnt, unter relativ hohen Feuchtigkeitsbedingungen entwickeln, dürfte die durch Temperatur- und Feuchtigkeitseinflüsse bedingte natürliche Sterblichkeit in diesem Stadium eher gering sein.

TABELLE 6

Puppenmortalität (in Prozent) in Abhängigkeit von der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit

Temperatur °C	Relative Luftfeuchtigkeit						
	100 %	85–86 %	75–76 %	52–56 %	43–44 %	32–34 %	12–13 %
17	4	6	6	18	24	35	40
28	17	8	15	35	42	46	62

5. Imaginalstadium und Eiablage

5.1 *Allgemeines*

Wie bei den bereits besprochenen Lebensabschnitten von *P. heparana* liegen auch hier bisher nur wenig Untersuchungen vor. In Laborzuchten (bei 20–25° C und 50–60 % rel. Luftfeuchtigkeit) schwankte nach JANSSEN (1959) die Eizahl pro Weibchen zwischen 73 und 760 und SYLVEN (1958) gibt bei Freilandzuchten eine durchschnittliche Eizahl von über 240 an. Aufgrund der an den Fanglampen und im Aktinograph erhaltenen Resultate (SYLVEN 1958) muss im weiteren angenommen werden, dass die Zeitperiode erhöhter Aktivität am Ende der Abenddämmerung beginnt und dann bis gegen Mitternacht andauert. Angaben darüber, in welchem Masse die Lebensdauer der Falter und die Eiablage durch einzelne Faktoren, wie die Temperatur, das Licht, die rel. Luftfeuchtigkeit oder die Nahrung (im Raupen- oder Imaginalstadium) beeinflusst werden, liegen unseres Wissens aber keine vor.

Der Temperatur kommt in diesem Stadium insofern besondere Bedeutung zu, als die Temperaturgrenzen für die Reproduktion bei derselben Insektenart im allgemeinen viel enger sind als diejenigen für andere Aktivitäten. Gerade bei den Wicklern, bei denen sich die Eiablage meist auf die Abend- und Nachtstunden konzentriert, erweist sich die Temperatur oft als der die Eiablage begrenzende Faktor. Dies macht man sich zu Nutzen, indem man beispielsweise für die Ermittlung der für den Apfelwickler günstigen Bekämpfungstermine in

unserem Gebiet die jeweiligen Abendtemperaturen mitberücksichtigt (SCHNEIDER et al. 1957).

Bei Schmetterlingsarten, bei welchen im Zeitpunkt des Schlüpfens nur ein kleiner Prozentsatz an legereifen Eiern in den Ovarien vorhanden sind und anschliessend noch eine postmetabole Eientwicklung erforderlich ist (siehe EIDMANN 1931) wirkt sich zudem die Ernährung der Imagines in stärkerem Masse auf die Eiablage aus. Auf den Einfluss des Larvenfutters wurde bereits im Abschnitt über das Larvenstadium kurz hingewiesen.

All diese Kriterien veranlassten uns, den Einfluss der einzelnen Faktoren auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage etwas eingehender zu untersuchen.

5.2 *Einfluss der Temperatur auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage*

Die in der Tab. 7 enthaltenen Resultate beruhen auf den Ergebnissen von jeweils 30 Falterpaaren (ausg. bei 13° C), welche in Einzelzucht gehalten wurden (Abb. 1). Bei den weiblichen Faltern achtete man darauf, dass sie von Puppen mit ungefähr gleichem durchschnittlichen Puppengewicht stammten. Als Nahrung erhielten die Falter eine

TABELLE 7

Einfluss der Temperatur auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage (Belichtung: 18 Stunden)

Temperatur in °C	Total der Paare	⌀ Lebensdauer in Tagen		Zahl der Paare mit			⌀ Eizahl / ♀ (nur ♀ mit befruchteten Eiern berücksichtigt)
		♂	♀	befruchteten Eiern	unbefruchteten Eiern	keinen Eiern	
28	30	9,5	11	17	7	6	476 (315–677)
23	30	10	12	21	5	4	443 (286–570)
20	30	14,5	16	22	6	2	467 (232–648)
17	30	22	23	18	11	1	473 (294–651)
13	15	25	28	2	9	4	196

10%ige Zuckerlösung. Die Belichtung betrug 18 Stunden und die rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %. Da sich bei den frisch abgelegten Eiern nicht ohne weiteres ermitteln liess, ob sie befruchtet waren oder nicht, wurden die Eier in Hygrostatenschalen (rel. Luftfeuchtigkeit 85 %) zu 20° C verbracht und erst einige Tage später beurteilt. Bei den befruchteten Weibchen konnte bei 90–100 % der Eier eine deutliche Weiterentwicklung des Embryos festgestellt werden.

In der Lebensdauer der Falter war eine grosse Streuung festzustellen. Bei 23° C betrug sie beispielsweise 6–18 Tage. Deshalb sind die einzelnen Durchschnittswerte mit der notwendigen Vorsicht zu inter-

pretieren. Besonders der aus der Tabelle ersichtlichen Differenz in der Lebensdauer zwischen männlichen und weiblichen Tieren darf unter diesen Umständen keine allzugrosse Bedeutung beigemessen werden. Die Falter weiblichen Geschlechts, die nur unbefruchtete oder keine Eier ablegten, zeichneten sich interessanterweise nicht durch eine aus dem Rahmen fallende Lebensdauer aus.

Innerhalb eines Temperaturbereiches von 17–28° C resultierten weder in der Anzahl Falterpaare mit befruchteten Eiern, noch in der durchschnittlich pro Weibchen abgelegten Eizahl (Durchschnittswerte und Streuung siehe Tab. 7) nennenswerte Unterschiede. Bei 13° C legten dagegen von den 15 in Zucht genommenen Weibchen nur noch deren 2 befruchtete Eier ab, und selbst bei diesen enthielten einzelne Eigelege nur unbefruchtete Eier. Zudem war ihre Eizahl stark reduziert. Da nach unseren Beobachtungen in der Massenzucht die Eiablage bei einer Temperatur von 15° C noch nicht wesentlich beeinträchtigt war, dürfte unter konstanten Temperaturbedingungen des Laboratoriums der untere Temperaturbereich für eine einigermassen normale Eiablage im Bereich zwischen 13 und 15° C liegen.

Bei der nahe verwandten Art *Adoxophyes reticulana* erhielt JANSSEN (1958) noch bei 10° C scheinbar normale Eiablagen. Demgegenüber berichtet BÖHM (1957), dass sie bei dieser Art weder im Freiland noch unter Laboratoriumsbedingungen Eiablagen festgestellt hat, wenn die Temperatur unter 12° C lag. DE JONG (1951) seinerseits beobachtete praktisch keine Eiablagen mehr, wenn die Temperatur unter 15° C sank. Auch bei *Laspeyresia pomonella* scheint die untere Grenze für die Eiablage nach den Angaben zahlreicher Autoren im Bereich von 15–16,5° C zu liegen. KLINGLER et al. (1958) sowie ZECH (1962) erhielten an eingezelteten Bäumen im Freiland aber noch vereinzelte Eiablagen bei 12° C. Dies deutet darauf hin, dass ein Schädling je nach Witterungsbedingungen und dem « Eidruck » unter Umständen noch bei Temperaturen Eier ablegt, bei denen normalerweise keine Eiablage mehr stattfindet.

Die Verteilung der Eiablage über die Zeit war eindeutig temperaturabhängig (Abb. 14). Bei einer Temperatur von 28° C und 23° C legten $^3/_4$ der begatteten Weibchen bereits 2 Tage nach dem Schlüpfen die ersten Eier ab, während es bei 17° C erst gut $^1/_3$ taten. Im weiteren war die zu Beginn der Eiablage pro Tag abgelegte Eizahl umso grösser, je höher die Temperatur war. Andererseits dauerte die Eiablage bei 17° C deutlich länger als bei den höheren Temperaturen.

Im Extremfall legte ein einzelnes Weibchen innerhalb von 24 Stunden 205 Eier ab. Eizahlen von 140–170 Eier pro Weibchen und Tag waren zu Beginn der Eiablage des öftern festzustellen. Sie sanken meist aber ziemlich rasch ab und schwankten am 3. bis 4. Tag nach Beginn der Eiablage im allgemeinen noch zwischen 40 und 60 Eiern.

Auch die Grösse der einzelnen Eigelege nahm mit fortdauernder Eiablage ständig ab. Die zuerst abgesetzten Eigelege enthielten wiederholt

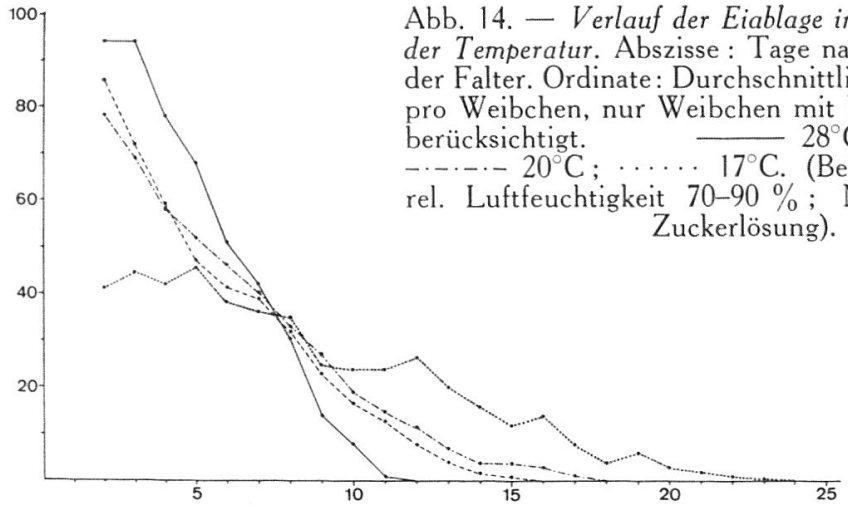

Abb. 14. — *Verlauf der Eiablage in Abhängigkeit von der Temperatur.* Abszisse: Tage nach dem Schlüpfen der Falter. Ordinate: Durchschnittliche tägliche Eizahl pro Weibchen, nur Weibchen mit befruchteten Eiern berücksichtigt. ——— 28°C; - - - - 23°C; -·-·-·- 20°C; ····· 17°C. (Belichtung 18 Std.; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %; Nahrung 10 %ige Zuckerlösung).

120–130 Eier. Die nachfolgenden umfassten meist 40–60 und die letzten 10–20 oder gelegentlich noch weniger Eier. Die durchschnittliche Eizahl pro Eigelege lag zwischen 35 und 45 Eiern. Das entspricht ungefähr den Verhältnissen, wie sie bei *Adoxophyes reticulana* (BÖHM 1957, JANSSEN 1958), bei *Archips rosana* L. (GUENNELON 1966) und anderen Wicklern, die ihre Eier in Eigelegen deponieren, beobachtet wurden.

Die Weibchen, die nur unbefruchtete Eier produzierten, begannen im allgemeinen verspätet mit der Eiablage. Die Eier wurden entweder einzeln oder in kleinen Eigelegen (5–30 Eier) abgelegt. Ferner blieb die Gesamtzahl der abgelegten Eier wesentlich unter der normalen. Die Ovarien der toten Weibchen waren häufig noch mit fertig entwickelten Eiern angefüllt. Nach EIDMANN (1931) sollen unbefruchtete Lepidopteren-Weibchen ja die gleiche Zahl reifer Eier wie befruchtete Weibchen entwickeln, aber nur etwa $^1/_3$ ihres gesamten Eivorrates ablegen.

5.3 *Einfluss des Lichtes auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage*

Wie bereits erwähnt, fällt die Phase vermehrter Aktivität und damit verbunden die Haupteiablageperiode bei den Wicklern meist auf die Abend- und ersten Nachtstunden. Diese Besonderheit lässt sich bei vielen Arten auf Umweltsfaktoren, vor allem die Belichtung, zurückführen. Aus diesem Grunde wurde ebenfalls die zeitliche Verteilung der Eiablage in Abhängigkeit verschiedener Hell-Dunkelzyklen untersucht.

5.3.1 Einfluss des Lichtes auf die Lebensdauer der Falter und die durchschnittliche Eizahl

Diese Versuche wurden bei Dauerlicht, absoluter Dunkelheit und einem Hell-Dunkelzyklus mit 18 Stunden täglicher Belichtung durch-

geführt (Temperatur : 20° C, rel. Luftfeuchtigkeit : 70–90 %, Falternahrung : 10%ige Zuckerlösung). Bei der Massenzucht wurde der in Abb. 1 enthaltene Massenzuchtkäfig verwendet und jeweils 12 Falterpaare hineingegeben. Zur Vermeidung von Zufallsresultaten führte man jeden Versuch mindestens in zweifacher Wiederholung durch.

TABELLE 8

Einfluss verschiedener täglicher Belichtungszeiten auf die Eizahl und die Befruchtung (Temperatur : 20° C)

Tägliche Belichtungszeit in Std.	Total der Paare		⌀ Zahl befruchteter Eier / ♀		Einzelzucht : Zahl der Paare mit		
	Massenzucht	Einzelzucht	Massenzucht	Einzelzucht	befruchteten Eiern	unbefruchteten Eiern	keinen Eiern
24	24	30	67	128	14	10	6
18	24	30	307	323	22	6	2
0	24	—	152	—	—	—	—

Wie aus der Tab. 8 hervorgeht, bewirkte sowohl Dauerlicht als auch absolute Dunkelheit eine beträchtliche Reduktion der Eiablage. So legten die Weibchen in der Massenzucht bei Dauerlicht nur etwa $^1/_5$ und bei absoluter Dunkelheit rund die Hälfte an Eiern ab, wie bei 18 Stunden täglicher Belichtung.

Diese hemmende Wirkung von konstantem Licht oder andauernder Dunkelheit auf die Eiablage wurde bei Insekten schon wiederholt beobachtet. So war die Eiablage von *Pyrausta nubilalis* Hb. (BARBER 1925) und *Archips rosana* (GUENNELON und TORT 1958) bei Dauerlicht stark herabgesetzt. Interessanterweise legten aber die Falter beider Arten bei absoluter Dunkelheit mehr Eier ab, als unter natürlichen Verhältnissen oder einem gegebenen Hell-Dunkelzyklus. Andererseits bewirkte bei *Eupocilia ambiguella* Hb. und *Laspeyresia pomonella* absolute Dunkelheit eine Reduktion der Eiablage (GEOFFRION 1959). Mit Hilfe histologischer Untersuchungen konnte der genannte Autor nachweisen, dass die Reduktion mit einer Rückbildung der Eianlagen in den Ovarialschläuchen zusammenhängt.

Die störende Wirkung von Dauerlicht äusserte sich auch in der Zahl der Weibchen, die unbefruchtete oder keine Eier ablegten (Tab. 8), sowie in der zeitlichen Verteilung der Eiablage (Abb. 15). Bei 18 Stunden täglicher Belichtung setzte die Eiablage bereits am 2. Tag nach dem Schlüpfen der Falter massiv ein und nahm anschliessend wie gewohnt ziemlich gleichmässig ab. Bei Dauerlicht war dagegen der Beginn der Eiablage stark verzögert (nur 1 Falter begann am 2., die meisten jedoch erst am 4. oder 5. Tag nach dem Schlüpfen mit der Eiablage). Sie war auch unregelmässig und wiederholt kamen bei den

einzelnen Faltern Unterbrüche von 1–2 Tagen vor, was unter normalen Belichtungsverhältnissen nur in den seltensten Fällen zu beobachten war.

Wie man feststellen kann, weichen die in der Tab. 7 und 8 angegebenen Durchschnittswerte für die Einzelzucht beträchtlich voneinander ab. Dies ist darauf zurückzuführen, dass sich der Wert in der Tab. 7 nur auf die Weibchen mit befruchteten Eiern und derjenige in Tab. 8 auf alle in Zucht genommenen Tiere bezieht. Da im Durchschnitt ca. $^1/_3$ der Tiere entweder keine oder nur unbefruchtete Eier lieferten, resultierte in diesem Falle ein um ca. $^1/_3$ kleinerer Wert.

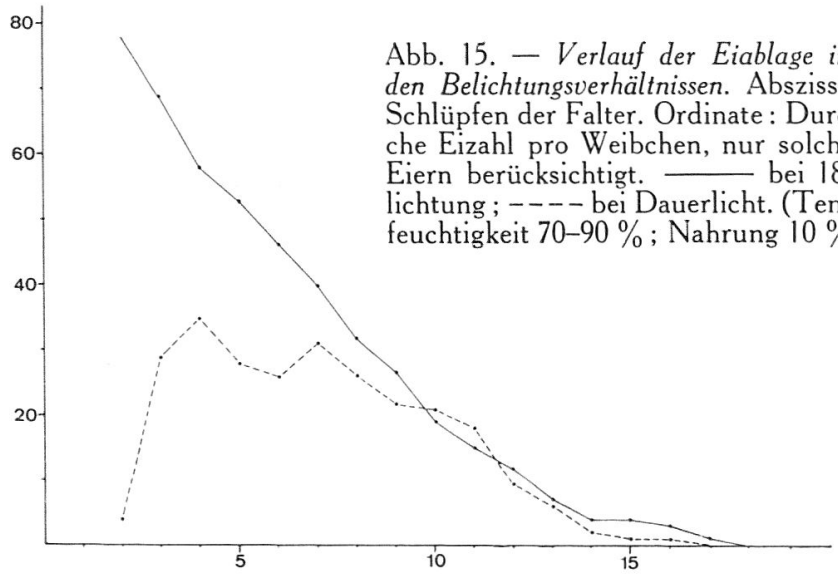

Abb. 15. — *Verlauf der Eiablage in Abhängigkeit von den Belichtungsverhältnissen.* Abszisse: Tage nach dem Schlüpfen der Falter. Ordinate: Durchschnittliche tägliche Eizahl pro Weibchen, nur solche mit befruchteten Eiern berücksichtigt. ——— bei 18 Std. täglicher Belichtung; - - - - bei Dauerlicht. (Temp. 20°C; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %; Nahrung 10 %ige Zuckerlösung).

Zwischen den Eiablagen der Einzel- und der Massenzucht ergab sich insofern ein Unterschied, als in der letzteren nur höchst selten ganze Eigelege mit unbefruchteten Eiern festgestellt werden konnten, während in den Einzelzuchten wiederholt ein beachtlicher Prozentsatz an Tieren nur Eigelege mit unbefruchteten Eiern ablegten.

Was die Lebensdauer betrifft, so lebten die Falter in der Massenzucht bei Dauerlicht wie auch bei absoluter Dunkelheit deutlich weniger lang als bei 18 Stunden täglicher Belichtung. In der Einzelzucht war interessanterweise bei Dauerlicht keine wesentliche Verkürzung der Lebensdauer festzustellen. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass sich die grössere gegenseitige Störung in der Massenzucht unter ungünstigen Bedingungen stärker auswirkt.

Genaue Erhebungen darüber, ob die Lebensdauer der Falter und die Eiablage durch Unterschiede in den täglichen Belichtungszeiten verändert werden, sind nicht durchgeführt worden. Bei den Massenzuchten, die im Zusammenhang mit den Diapauseversuchen gemacht wurden, konnten jedoch in einem Bereich von 6–20 Stunden täglicher Belichtung keine auffälligen Unterschiede beobachtet werden.

5.3.2 Einfluss des Lichtes auf die zeitliche Verteilung der Eiablage

5.3.2.1 Zeitliche Verteilung der Eiablage unter natürlichen Bedingungen

Für die Abklärung dieser Frage wurden je 12 männliche und weibliche Falter, die in der Zeit vom 18.VIII–20.VIII.66 schlüpften, in 2 Massenzuchtkäfige gegeben. Infolge der besonders niedrigen Abend- und Nachttemperaturen während dieser Zeit (um 21.30 Uhr noch 13–15° C) stellten wir sie in ein Gewächshaus ohne künstliche Belichtung. Durch die Schliessung der Gewächshausfenster am Abend konnte ein allzu starkes Absinken der Temperatur und damit ein durch die relativ tiefen Nachttemperaturen bedingter Unterbruch in der Eiablage vermieden werden. Trotz dieser Massnahme wiesen die Temperatur und die rel. Luftfeuchtigkeit Schwankungen auf, wie sie unter Freilandverhältnissen vorkommen können. In der Zeit vom 22.VIII.–24.VIII. wurde nun durch das Auswechseln der Zelluloseazetatstreifen im Abstand von 2 Stunden die zeitliche Verteilung der Eiablage ermittelt.

Wie aus der Abb. 16 hervorgeht, konzentrierte sich die Eiablage während der 3-tägigen Versuchsdauer auf die Zeit zwischen 19.00 und 01.00 Uhr. In dieser Zeit wurden 80 % der Eigelege oder 83 % der über

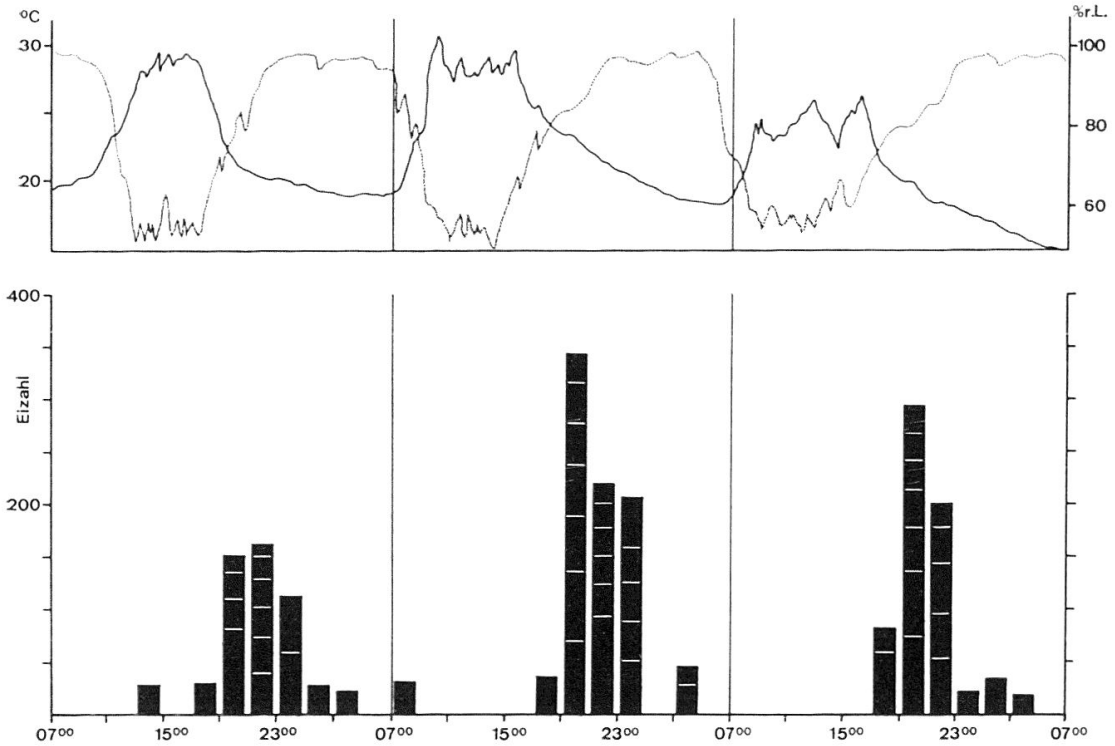

Abb. 16. — *Tageszeitliche Verteilung der Eiablage unter natürlichen Verhältnissen.* Die Pakete innerhalb der Säulen stellen die einzelnen Eigelege dar. ——— Temperatur; ····· rel. Luftfeuchtigkeit.

2000 Eier abgelegt. Während des Tages erfolgten praktisch keine Eiablagen. Die höchste Eizahl pro Kontrollperiode mit rund 38 % resultierte in der Zeit von 19.00–21.00 Uhr. Diese Zeitperiode umfasste die Dämmerungsphase und rund eine Stunde Dunkelheit. Somit stimmt bei *P. heparana* die Haupteiablageperiode mit dem Maximum der Flugaktivität — von SYLVEN (1958) mittels Lichtfanglampe und Aktinograph für die ersten Nachtstunden ermittelt — gut überein. Ähnlich scheint es sich bei *Archips podana* Scop. und *Lobesia (Polychrosis) botrana* zu verhalten, während bei *Spilonota ocellana* und *Eupocilia ambiguella* der Zeitpunkt der maximalen Flugaktivität und der Eiablage voneinander verschieden sind (SYLVEN 1958, GÖTZ 1949).

Nun dürfen aber solche Ergebnisse, wie das Beispiel *Laspeyresia pomonella* erneut zeigt, nicht ohne weiteres als etwas Starres und durchgehend Zutreffendes angesehen werden. Bei dieser Art erfolgt die Eiablage nach den Ergebnissen zahlreicher Autoren auch vorwiegend während der Abendstunden. DE FLUITER et al. (1963) geben als Zeitpunkt die Zeit von 2 Stunden vor, bis 1 Stunde nach Sonnenuntergang an. Demgegenüber konnten WILDBOLZ (1958) und ZECH (1962) bei Eiablageversuchen im Zelt feststellen, dass je nach den vorliegenden Wetterbedingungen und dem Eidruck bei den Weibchen ein beträchtlicher Teil während der Vor- und Nachmittagsstunden abgelegt wurden. Auch bei *Archips rosana* scheint es sich ähnlich zu verhalten (GUENNELON 1966).

5.3.2.2 Zeitliche Verteilung der Eiablage unter künstlichen Belichtungsverhältnissen

Eine erste Versuchsserie diente dazu, den Einfluss eines künstlichen, den Freilandverhältnissen weitgehend entgegengesetzten Hell-Dunkelzyklus auf die zeitliche Verteilung der Eiablage abzuklären. Zu diesem Zweck wurde im Zuchtraum von abends 19.000 bis morgens 07.00 Uhr die Lichtphase und von morgens 10.00 bis nachmittags 16.00 Uhr die Dunkelphase gegeben. Dazwischen wurde eine je 3-stündige Dämmerungsphase (Bel. 10 bzw. 2 Lux) eingeschaltet (siehe Abb. 17). Da bei den normalerweise benützten Leuchtstoffaggregaten das Licht nicht so weit hinunter gedrosselt werden konnte, verwendeten wir in dieser Versuchsserie Glühbirnen (200 Watt). Die Temperatur betrug 20° C und die rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %. Es wurden je 12 Falterpaare in 2-facher Wiederholung angesetzt. Als Nahrung diente eine 10%ige Zuckerlösung. Durch regelmässiges Auswechseln der Zelluloseazetatstreifen am Ende der verschiedenen Belichtungsstufen konnte die jeweils abgelegte Eizahl ermittelt werden.

Obschon der gebotene Hell-Dunkelzyklus den natürlichen Verhältnissen entgegengesetzt war, legten die Falter während der 4-tägigen Versuchsdauer rund 70 % der insgesamt 2420 Eier innerhalb der 6 Stunden dauernden Dunkelheit ab. 24 % entfielen auf die voran-

gehende und 4 % auf die nachfolgende Dämmerungsphase und nur 2 % auf die Lichtperiode.

Die zeitliche Verteilung der Eiablage während der Dunkelperiode wurde in einer zweiten Versuchsserie abgeklärt. Die 8-stündige Dunkelperiode verlegten wir wie im vorangehenden Versuch wiederum auf die Tageszeit (8.00–16.00 Uhr). Durch das Auswechseln der Zelluloseazetatstreifen im Abstand von 2 Stunden konnte die Verteilung der Eiablage bestimmt werden.

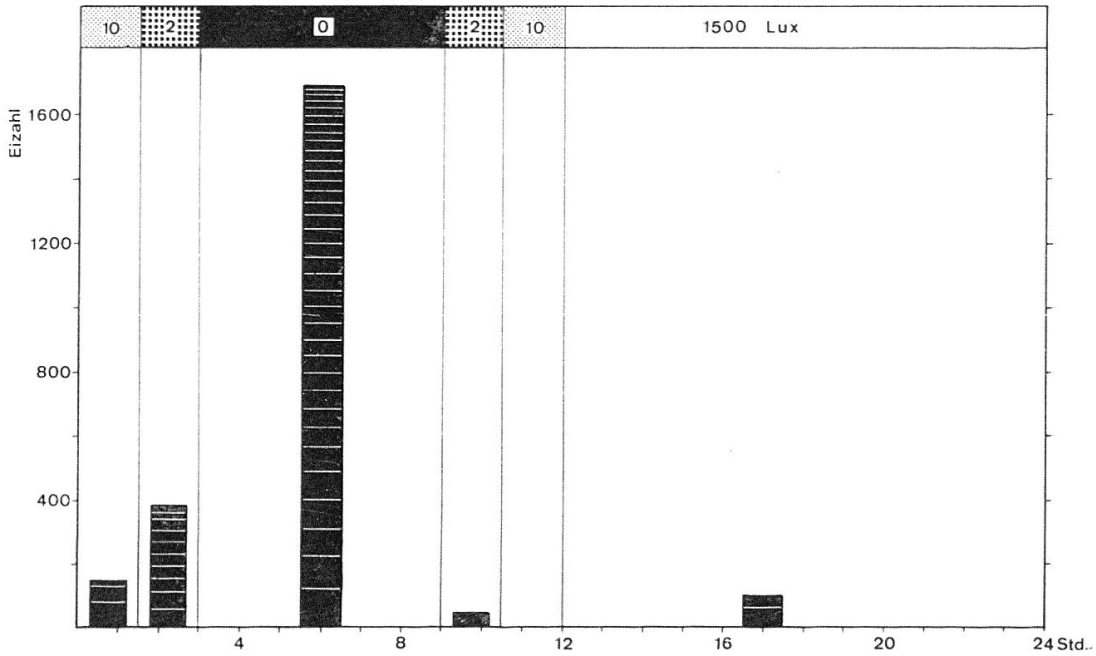

Abb. 17. — *Verteilung der Eiablage unter einem künstlichen dem Freiland weitgehend entgegengesetzten Tagesablauf.* Die während einer Versuchsdauer von 4 Tagen erhaltenen Resultate wurden zusammengefasst. Oben in der Abb. ist die Beleuchtungsstärke in Lux angegeben. Die Stunde O entspricht morgens 07.00 Uhr. Die Pakete innerhalb der Säulen stellen die einzelnen Eigelege dar. (Temperatur 20°C ; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 % ; Nahrung 10 %ige Zuckerlösung).

Die Ergebnisse der 5-tägigen Versuchsdauer sind in der Abb. 18 dargestellt. Von den insgesamt 3690 Eiern wurden 74 % innerhalb der beiden ersten Stunden abgelegt. Auf die nachfolgenden Kontrollperioden entfielen noch 13, 11 bzw. 2 %.

Vergleicht man diese Resultate mit den unter Freiland- bzw. Gewächshausbedingungen erhaltenen Ergebnissen, so kann man eine gute Übereinstimmung feststellen. Der weitaus grösste Prozentsatz an Eiern wurde auch hier während der ersten Stunden der Dunkelheit und der vorangehenden Dämmerungsphase (Freiland Abenddämmerung) abgelegt. Entsprechend war die Eiablage während der der Dunkelperiode nachfolgenden Dämmerungsperiode (Freiland Morgendämmerung) und der Lichtphase (Freiland Tageszeit) sehr gering.

Der Umstand, dass die Haupteiablage auch bei Umkehrung der Lichtverhältnisse wiederum in den ersten Stunden der Dunkelperiode und während der vorangehenden Dämmerungszeit erfolgte, legt es nahe, dass die Eiablage auch bei dieser Art vorwiegend durch exogene Faktoren, und zwar durch die Belichtungsverhältnisse gesteuert werde. Zur weiteren Abklärung dieser Frage gaben wir je 15 männliche

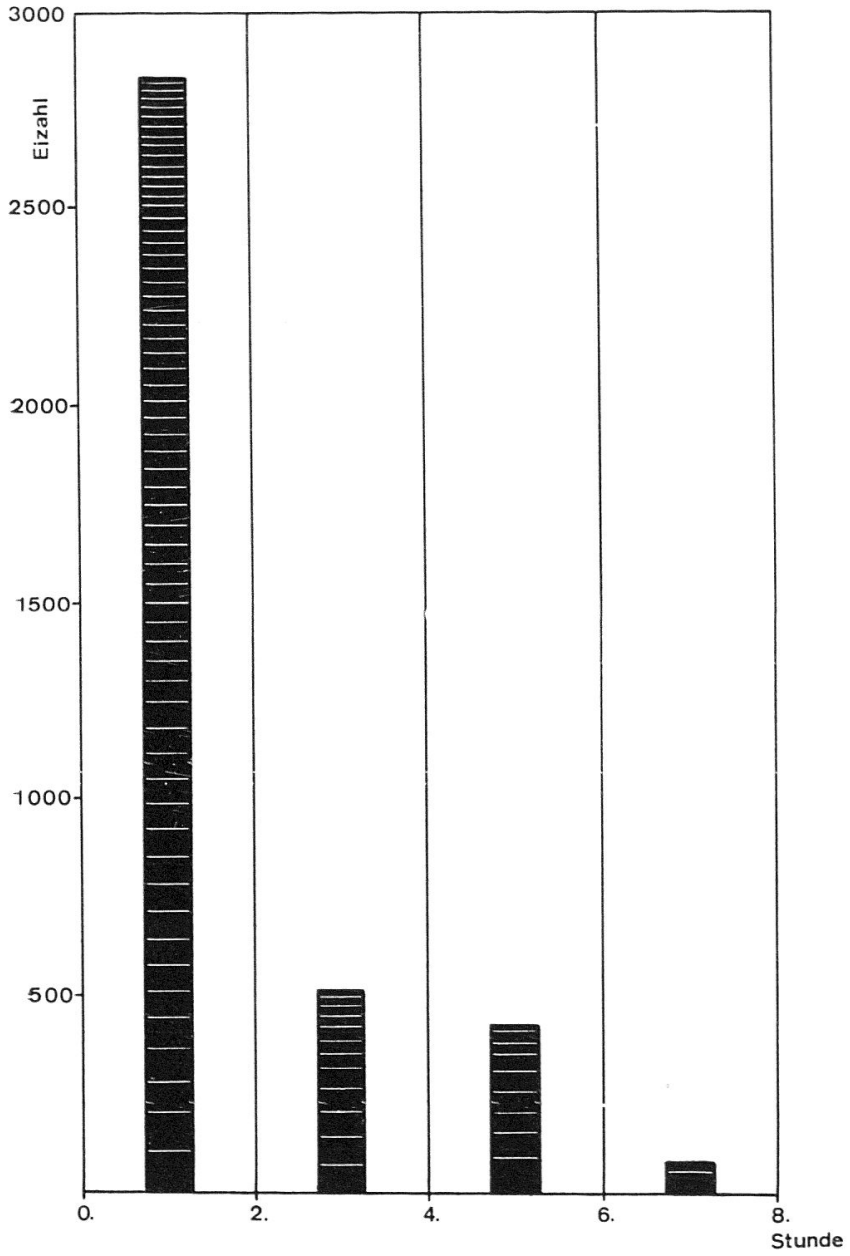

Abb. 18. — *Verteilung der Eiablage während einer künstlichen 8-stündigen Dunkelperiode* (08.00–16.00 Uhr). Die während einer Versuchsdauer von 5 Tagen erhaltenen Resultate wurden zusammengefasst. Die Pakete innerhalb der Säulen stellen die einzelnen Eigelege dar. (Temperatur 20°C ; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 % ; Nahrung 10 %ige Zuckerlösung).

und weibliche Falter, die innerhalb von 3 Tagen schlüpften, in einen Massenzuchtkäfig. Die Temperatur im Zuchtraum betrug 20° C, die rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 % und die tägliche Belichtungszeit 16 Stunden. Anfänglich wählte man die 8-stündige Dunkelperiode den Verhältnissen im Freiland entsprechend zwischen 23.00 und 07.00 Uhr. Anschliessend wurde sie während 2 Tagen auf die Zeit von 07.00–15.00 Uhr, dann auf 15.00–23.00 Uhr und schliesslich wiederum auf 23.00–07.00 Uhr verlegt (siehe Abb. 19). Die Kontrolle auf vorhandene Eiablagen erfolgte um 07.00, 15.00 und 23.00 Uhr.

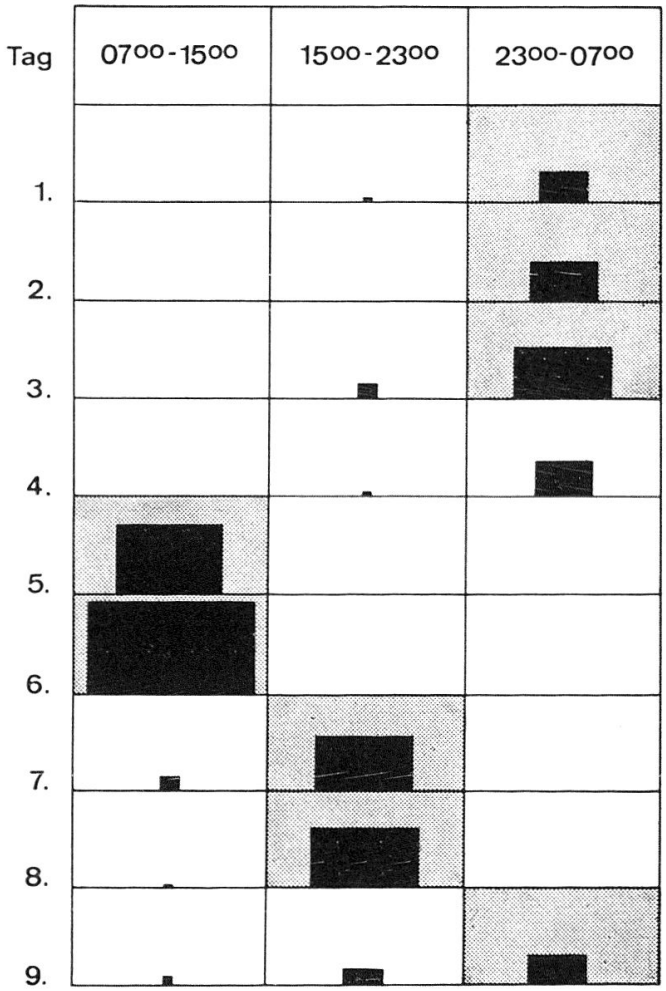

Abb. 19. — *Verteilung der Eiablage während eines 9-tägigen Versuches in Abhängigkeit von der jeweiligen Dunkelperiode* (schraffiert). 1 mm Säulenhöhe entspricht 75 Eiern; 1 mm Säulenbreite einem Eigelege. (Temperatur 20°C; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %; Nahrung 10 %ige Zuckerlösung).

Wie anzunehmen war, konzentrierte sich die Eiablage während den ersten 3 Tagen eindeutig auf die Dunkelperiode von 23.00–07.00 Uhr. Vom 4. auf den 5. Tag resultierte während dieser Stunden wiederum eine gewisse Eiablage, obschon die Dunkelperiode auf den Vormittag des 5. Tages verlegt wurde. Dies könnte vorerst den Eindruck erwecken, dass der Zeitpunkt der Eiablage weitgehend auf einem innern Rhythmus beruht (siehe BÜNNING 1958). In der Folge konzentrierte sich die

Eiablage trotz dauernder Verschiebung der Dunkelperiode derart auf die jeweilige Dunkelphase (83 % der über 4000 Eier wurden während dieser Zeitperiode abgelegt), dass die Lichtverhältnisse als der massgebende Faktor für die zeitliche Verteilung der Eiablage angesehen werden müssen. Für diese Ansicht spricht ebenfalls die Tatsache, dass bei Dauerlicht annähernd gleich viele Eier in der Zeit von 07.00–19.00 Uhr wie von 19.00–07.00 Uhr abgelegt wurden.

5.4 *Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage*

Diese Versuche wurden bei einer Temperatur von 20° C und 18 Stunden täglicher Belichtung durchgeführt. Als Nahrung erhielten die Falter eine 10 %ige Zuckerlösung.

TABELLE 9

Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage

Relative Luftfeuchtigkeit in %	Total der Paare	⌀ Lebensdauer in Tagen		Zahl der Paare mit			⌀ Eizahl / ♀ (nur ♀ mit befruchteten Eiern berücksichtigt)
		♂	♀	befruchteten Eiern	unbefruchteten Eiern	keinen Eiern	
70–80	30	14,5	16,5	20	6	4	433 (188–682)
35–45	30	10	11	12	6	12	175 (59–376)

Obschon die Falter die Möglichkeit hatten, täglich Zuckerwasser aufzunehmen, bewirkte die niedere relative Luftfeuchtigkeit eine Verkürzung der Lebensdauer und eine beträchtliche Reduktion der Eiablage (Tab. 9). Dabei war die Zahl der Weibchen, die befruchtete Eier ablegten, um gut einen Drittel kleiner und diese ihrerseits legten im Durchschnitt nur knapp halb soviele Eier wie die Tiere ab, die unter den üblichen Feuchtigkeitsverhältnissen (70–80 % rel. Luftfeuchtigkeit) gehalten wurden. Somit betrug die effektive Eiablage an befruchteten Eiern bei der niedrigen Feuchtigkeit nur etwa ein Viertel derjenigen bei der höheren. Ähnlich wie bei Dauerlicht war der Beginn der Eiablage verzögert und es stellten sich auch nachträglich wiederholt Unterbrüche in der Eiablage von 1–2 Tagen ein.

Unter Freilandbedingungen dürfte diese durch die rel. Luftfeuchtigkeit bedingte Reduktion der Eiablage keine grosse Rolle spielen, da die Eiablage vorwiegend in den Abend- und ersten Nachtstunden erfolgt. Während dieser Zeit ist die rel. Luftfeuchtigkeit infolge des Temperaturrückganges im allgemeinen ziemlich hoch.

5.5 *Einfluss des Raupenfutters (junger und alter Apfelblätter) auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage*

Es wurden je 30 Falterpaare, deren Raupenstadien sich auf jungen bzw. auf alten Blättern entwickelt hatten (siehe Seite 162) in Einzelzucht gehalten. Dabei wurde die Lebensdauer und Eiablage bestimmt. (Temperatur : 20° C, rel. Luftfeuchtigkeit : 70–90 %, Falternahrung : 10%ige Zuckerlösung).

TABELLE 10

Einfluss des Larvenfutters (junger und alter Blätter von Apfelsämlingen) auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage

Larvenfutter	Total der Paare	⌀ Lebensdauer in Tagen		Zahl der Paare mit			⌀ Eizahl / ♀ (nur ♀ mit befruchteten Eiern berücksichtigt)
		♂	♀	befruchteten Eiern	unbefruchteten Eiern	keinen Eiern	
Junge Blätter	30	13,5	15	19	9	2	442 (212–628)
Alte Blätter	30	13	15	19	8	3	372 (194–515)

Wie aus der Tab. 10 ersichtlich ist, unterschieden sich die beiden Gruppen weder in der Lebensdauer der Falter noch in der Zahl der Paare mit befruchteten Eiern. Dagegen legten, wie auf Seite 163 bereits kurz erwähnt wurde, die Weibchen, deren Raupenstadien sich auf jungen Blättern entwickelt hatten, im Durchschnitt signifikant (p 0,05) mehr Eier ab als diejenigen, deren Raupenstadien mit alten Blättern ernährt wurden. Ähnliche Beziehungen zwischen dem Blatt- oder dem Nadelalter und der Fruchtbarkeit zeigten sich bei *Choristoneura fumiferana* (BLAIS 1952 und 1953), *Plutella maculipennis* (ATWAL 1955), *Hyphantria cunea* Drury (MORRIS 1967) sowie bei Spinnmilben (HENDERSON und HOLLOWAY 1942, HENNEBERRY 1962). Auf die zahlreichen Arbeiten, die sich mit dem Einfluss verschiedenartiger Futterpflanzen auf die Fruchtbarkeit bei verschiedenen Insektenarten befassen, soll an dieser Stelle nur verwiesen werden.

Ob sich der durch das Blattalter bedingte Qualitätsunterschied im Raupenfutter noch in der Nachkommengeneration auswirkt, wurde nicht untersucht, wäre aber nicht ausgeschlossen. So konnte beispielsweise MORRIS (1967) bei *Hyphantria cunea* nachweisen, dass die Mortalität während des Ei- und des ersten Larvenstadiums der Tochtergeneration weit höher war, wenn die Raupen der Elterngeneration anstelle von jungen mit alten Apfelblättern ernährt worden waren.

Die zeitliche Verteilung der Eiablage ist in der Abb. 20 dargestellt. Inbezug auf den Beginn der Eiablage unterscheiden sich die beiden

Gruppen deutlich voneinander. Während die Weibchen, deren Raupenstadien sich an jungen Blättern entwickelten, zu $^3/_4$ am 2. Tag nach dem Schlüpfen mit der Eiablage begannen, waren es bei der andern Gruppe nur $^1/_3$. Es gab hier sogar einzelne Weibchen, die erst am 5. oder 6. Tag nach dem Schlüpfen mit der Eiablage begannen. Inwieweit diese Verzögerung auf die während des Larvenstadiums geringere Speicherung an Reservestoffen (Puppengewichte siehe Tab. 4) zurückzuführen ist, müsste anhand weiterer Versuche noch eingehender abgeklärt werden.

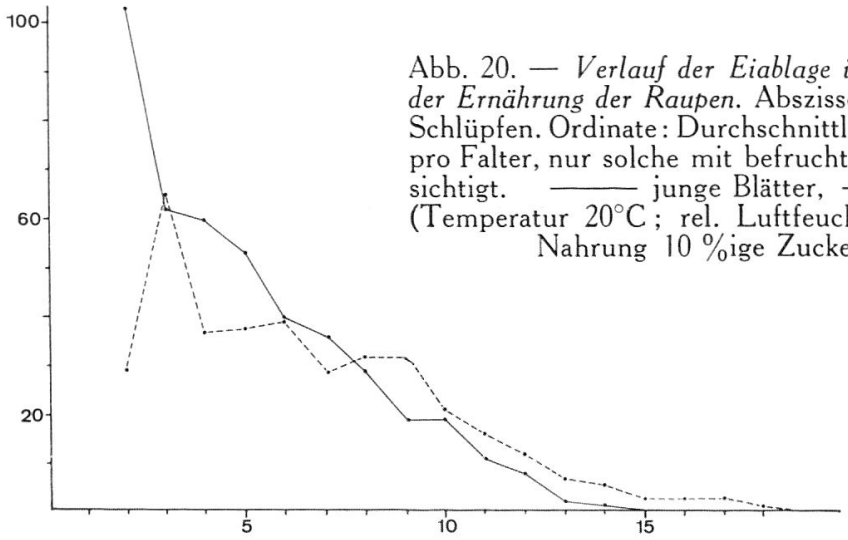

Abb. 20. — *Verlauf der Eiablage in Abhängigkeit von der Ernährung der Raupen.* Abszisse: Tage nach dem Schlüpfen. Ordinate: Durchschnittliche tägliche Eizahl pro Falter, nur solche mit befruchteten Eiern berücksichtigt. ——— junge Blätter, - - - - alte Blätter. (Temperatur 20°C; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %; Nahrung 10 %ige Zuckerlösung.)

5.6 *Einfluss von Wasser und Nahrung auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage*

90 Falterpaare wurden in 3 Gruppen aufgeteilt (je 30 Einzelpaare pro Gruppe) und ihre Lebensdauer sowie ihre Eiablage bestimmt. Die Falter der ersten Gruppe erhielten weder Wasser noch Nahrung, diejenigen der zweiten reines Wasser und diejenigen der dritten eine 10%ige Zuckerlösung. Die Temperatur betrug 20° C und die rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %. Die abgelegten Eier wurden wie üblich täglich gesammelt, unter einer Binokularlupe ausgezählt und in Hygrostatenschalen verbracht.

Nach den erhaltenen Resultaten (Tab. 11) ist *P. heparana* durchaus imstande, sich zu paaren und befruchtete Eier abzulegen, ohne Wasser oder Nahrung aufgenommen zu haben. Sobald aber den Tieren Wasser zur Verfügung stand, stieg ihre Lebensdauer auf das Doppelte und die Zahl abgelegter Eier erhöhte sich um das Dreifache. Wurde den Faltern anstelle von Wasser eine 10%ige Zuckerlösung dargeboten, konnte weder in der Lebensdauer noch in der durchschnittlich abgelegten Eizahl eine weitere Zunahme festgestellt werden. Somit scheint für eine optimale Eiablage Wasser, nicht aber Zucker erforderlich zu sein.

TABELLE 11

Einfluss von Wasser und Nahrung auf die Lebensdauer der Falter und die Eiablage

Ernährungsweise	Total der Paare	⌀ Lebensdauer in Tagen		Zahl der Paare mit			⌀ Eizahl / ♀ (nur ♀ mit befruchteten Eiern berücksichtigt)
		♂	♀	befruchteten Eiern	unbefruchteten Eiern	keinen Eiern	
nichts	30	6	7,5	22	3	6	156 (74–359)
Wasser	30	15	16	19	7	4	418 (158–591)
10%ige Zuckerlösung	30	14	15,5	21	7	2	445 (90–721)

Ähnliche Verhältnisse konnten bei *Lobesia (Polychrosis) botrana* (MARCHAL 1912), *Grapholitha molesta* (SWINGLE 1928), *Laspeyresia pomonella* (WIESMANN 1935), *Ephestia cautella* Hb. und *elutella* Hb. (NORRIS 1934) und *Agrotis orthogonia* Morrison (JACOBSON 1965) nachgewiesen werden. Demgegenüber bewirkte bei *Gnorimoschema opercullela* Z. (LABEYRIE 1957), *Heliothis zea* Boddie sowie *Heliothis virescens* F. und *Alabama argillacea* Hb. (LUKEFAHR und MARTIN 1964) die Verabreichung von Zucker nochmals eine zum Teil beträchtliche Steigerung der Anzahl abgelegter Eier. Weitere Untersuchungen (BOVEY 1937, JANSSEN 1958, MAKSYMOV 1959 usw.) beziehen sich vor allem auf einen Vergleich von zwei Versuchsserien, wobei die eine weder Wasser noch irgendwelche Nahrung, die zweite Zucker- oder Honigwasser erhielt, so dass nicht ersichtlich ist, in welchem Masse die dabei erzielte Zunahme in der Eiablage bereits durch die Verabreichung von reinem Wasser erreicht worden wäre.

Nach EIDMANN (1931) hängt das unterschiedliche Futterbedürfnis der Falter weitgehend vom Entwicklungszustand der Ovarien im Zeitpunkt des Schlüpfens und der dadurch bedingten postmetabolen Eientwicklung ab.

Kopulation und Befruchtung wurden bei *P. heparana* durch die Verabreichung von Wasser mit und ohne Zucker nicht wesentlich beeinflusst, war die Zahl der Paare mit befruchteten Eiern in allen 3 Gruppen doch praktisch gleich.

Im Verhältnis der Paare, welche unbefruchtete Eier und solche, die keine Eier ablegten, ergaben sich dagegen kleinere Unterschiede, indem bei den getränkten Tieren mehr Paare unbefruchtete Eier ablegten. Dies dürfte auf den vermehrten « Eidruck » bei den getränkten Weibchen zurückzuführen sein, welcher die sonst bei unbefruchteten Tieren beobachtete Legehemmung milderte. Auf das unterschiedliche Verhalten in der Eiablage zwischen Tieren, die befruchtete und solchen, die unbefruchtete Eier ablegten, wurde bereits auf Seite 180 hingewiesen.

Im weiteren war anzunehmen, dass sich die infolge Wasser- und Nahrungsaufnahme bedingte Verlängerung der Lebensdauer ebenfalls auf die zeitliche Verteilung der Eiablage auswirken würde. Die diesbezüglichen Ergebnisse sind in der Abb. 21 dargestellt.

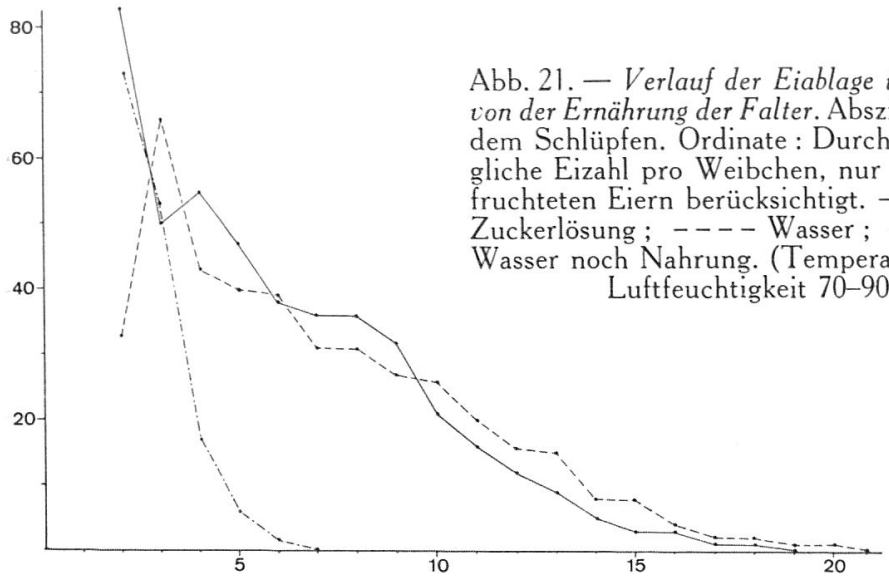

Abb. 21. — *Verlauf der Eiablage in Abhängigkeit von der Ernährung der Falter.* Abszisse: Tage nach dem Schlüpfen. Ordinate: Durchschnittliche tägliche Eizahl pro Weibchen, nur solche mit befruchteten Eiern berücksichtigt. ——— 10 %ige Zuckerlösung; - - - - Wasser; -·-·-·- weder Wasser noch Nahrung. (Temperatur: 20°C; rel. Luftfeuchtigkeit 70–90 %.)

Wohl begann die Eiablage auch bei den nicht getränkten Tieren wie üblich am 2. Tag nach dem Schlüpfen. Sie sank in der Folge jedoch sehr rasch ab und war nach 5 Tagen bereits beendet. Demgegenüber hatten die mit Wasser oder einer Zuckerlösung ernährten Weibchen in diesem Zeitpunkt erst gut die Hälfte der Eier abgelegt und ihre Eiablage erstreckte sich über eine dreimal längere Zeitperiode. So bewirkte also die Verabreichung von Wasser mit oder ohne Zucker neben der bereits vorangehend besprochenen Zunahme in der Eizahl auch eine Verteilung über einen grösseren Zeitabschnitt.

Die zu Beginn der Eiablage verhältnismässig geringe durchschnittliche Eizahl bei den mit Wasser getränkten Tieren ist darauf zurückzuführen, dass in dieser Gruppe nur knapp die Hälfte der Tiere am 2. Tag mit der Eiablage begannen, während es in den beiden andern Gruppen über $^2/_3$ der Falter waren.

IV. DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Mit der Konzentration des Obstbaues auf die während der ganzen Vegetationsperiode in gutem Wachstum stehenden Intensivobstanlagen haben verschiedene blattfressende Wickler vermehrte Bedeutung erlangt. So ist beispielsweise die Art *Adoxophyes reticulana* während der 50-er-Jahre plötzlich in vielen Obstbauländern Europas zum Problem geworden (JANSSEN 1958).

In den Obstanlagen der Ostschweiz und des Bündnerlandes ist dagegen *Pandemis heparana*, wenn auch nicht in beunruhigender Menge, doch zusammen mit *Hedya nubiferana* und *Spilonota ocellana* von den blattfressenden Wicklern vielfach die am häufigsten zu findende Art.

Auch an den während des Sommers in Betrieb gehaltenen Lichtfanglampen erscheinen die Falter dieses Wicklers meist am zahlreichsten, wobei hier ein gewisser Zuflug von Laubholzgewächsen aus dem Walde wahrscheinlich ist. Dies und der Umstand, dass bis jetzt nur wenig Angaben über die biologischen Verhältnisse bei dieser Art zur Verfügung standen (SYLVEN 1958, JANSSEN 1959, DE FLUITER et al. 1963), veranlassten uns, während der Jahre 1964–1966 an der Versuchsanstalt Wädenswil die vorliegenden Untersuchungen durchzuführen.

Wie bereits erwähnt, handelt es sich bei den in den Versuchen verwendeten Tieren um ein genetisch ziemlich einheitliches Material. Das hatte den Vorteil, dass sich verschiedene Versuchsfragen infolge geringerer Streuung besser lösen liessen.

Pandemis heparana erwies sich, wie biologisch vergleichbare Arten, unter Laboratoriumsbedingungen als sehr fruchtbar. In der Einzelzucht legten die befruchteten Weibchen unter optimalen Verhältnissen durchschnittlich 440–480 Eier ab. Im Extremfall waren es deren 721.

Unter Freilandverhältnissen konzentrierte sich die Eiablage wie bei verschiedenen anderen Wicklerarten auf die Abend- und ersten Nachtstunden (Abb. 16), wobei unter den genau definierten Bedingungen des Labors die Lichtverhältnisse (Dunkelperiode) als der für diese Konzentration massgebende Faktor ermittelt werden konnten (Abb. 17 und 19). Während dieser Zeitperiode ist die relative Luftfeuchtigkeit im allgemeinen hoch, so dass die unter Laboratoriumsbedingungen durch niedere relative Luftfeuchtigkeiten (35–45 %) bedingte Reduktion in der Eiablage (Tab. 9) dahinfällt. Ähnlich verhält es sich mit der Falternahrung. Wohl waren die Lebensdauer und die Eiablage der Falter stark reduziert, wenn von ihnen keine Flüssigkeit aufgenommen werden konnte. Wasser, das den Faltern unter Freilandverhältnissen in der Regel in genügender Menge zur Verfügung steht, erwies sich jedoch bereits als ausreichend für eine optimale Eiablage (Tab. 11).

Als entscheidender ist dagegen unter Freilandverhältnissen der Einfluss der Temperatur und der Qualität des Raupenfutters zu betrachten. Was die Temperatur betrifft, so sinkt sie gegen den Abend hin häufig ziemlich rasch ab — in den Jahren 1965 und 1966 wurden sogar während der Sommermonate Juli und August des öftern in den Abendstunden Temperaturen zwischen 11 und 15° C registriert — und wird zum begrenzenden Faktor (Tab. 7). Im weiteren konnte bei Eiablageversuchen auf eingezelteten Bäumen im Freiland (siehe Seite 156) festgestellt werden, dass die Lebensdauer der Falter und die Eiablage durch extreme Temperaturschwankungen stark reduziert wird.

Die Beschaffenheit des Raupenfutters ist insofern von Bedeutung, als Weibchen, deren Raupenstadien sich unter Laboratoriumsbedingungen

an jungen Apfelblättern entwickelt hatten, signifikant mehr Eier ablegten als solche, deren Raupenstadien nur mit alten Blättern ernährt wurden. Zudem war die Mortalität im Raupenstadium an den alten Blättern gut doppelt so hoch wie an den jungen Blättern, und es resultierten gesicherte Unterschiede in der Entwicklungsdauer der Raupen wie auch im Puppengewicht (siehe Text Seite 162 und 163 sowie Tab. 4). Auf die Freilandverhältnisse übertragen heisst das, dass ein während fast der ganzen Vegetationsperiode in gutem Wachstum stehender Obstbaum (Intensivanlage) für diese blattfressenden Wickler eine weit bessere Futtergrundlage darstellt als ein ungedüngter Baum, der bereits im Vorsommer sein Wachstum einstellt.

Das Eistadium erwies sich namentlich im Zeitpunkt des Schlüpfens der Räupchen als sehr empfindlich gegenüber ungünstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen. Die optimale Zone, innerhalb welcher 90 % und mehr der Räupchen schlüpften, war eng begrenzt (Abb. 5). Diese unter Laboratoriumsbedingungen festgestellte Empfindlichkeit des Eistadiums bestätigte sich ebenfalls weitgehend im Freiland (siehe Seite 156) und dürfte einen wesentlichen Mortalitätsfaktor im Lebenszyklus von *Pandemis heparana* darstellen. Die frisch geschlüpften Räupchen sind im weiteren, bedingt durch die Konzentration der Eiablage in Eigelegen von 10–130 Eiern, gezwungen, sich unmittelbar nach dem Schlüpfen auszubreiten. Sie tun dies, indem sich ein beträchtlicher Teil der Räupchen an einem Spinnfaden « abseilt » und sich vom Wind verwehen lässt. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein auf diese Weise fortgetragenes Räupchen wiederum auf eine geeignete Futterpflanze gelangt, ist ohne Zweifel gering, so dass in dieser Entwicklungsphase erneut eine starke Reduktion der Population stattfindet.

Das Larvenstadium war neben der üblichen hyperbolischen Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur und des bereits erwähnten Einflusses der Qualität des Futters noch dadurch gekennzeichnet, dass sich die männlichen Raupen deutlich früher verpuppten und weit geringere Puppengewichte aufwiesen als die weiblichen (Abb. 6). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die männlichen Raupen normalerweise 5 und die weiblichen 6 Larvenstadien durchliefen (Abb. 7). Dadurch, dass ein kleinerer Prozentsatz der männlichen Tiere 6 und der weiblichen Tiere nur 5 Häutungsstadien machten und deshalb in der durchschnittlichen Entwicklungszeit von den andern Tieren abwichen (Tab. 3), wurde die Protandrie wiederum etwas gemildert.

Pandemis heparana überwintert in der Regel im 3. Larvenstadium. Dabei wird nach den erhaltenen Resultaten (Tab. 5, Abb. 8) bereits im Verlaufe des Monates Juli darüber entschieden, ob sich die frisch geschlüpften Räupchen noch zu einer neuen Generation weiterentwickeln oder nicht ; in einem Zeitpunkt also, in welchem die Temperatur- und Futterbedingungen noch ausgesprochen günstig sind.

Unter Laboratoriumsbedingungen zeigte es sich, dass die Induktion der Diapause fast ausschliesslich durch die Photoperiode gesteuert

wird (Abb. 9). Dabei entspricht die Art in ihrem Verhalten dem innerhalb der Insekten weit verbreiteten Langtagtyp (DANILEVSKII 1965). Die auf die Photoperiode sensible Phase liegt vorwiegend im 1. und 2. Larvenstadium, also unmittelbar vor dem Diapausestadium (Abb. 10).

Hohe Temperatur (Abb. 11) und Unterschiede im Alter der Apfelblätter (Abb. 12) vermochten zwar die Schwelle der kritischen Photoperiode in einem gewissen Umfang zu verschieben, ohne aber die tägliche Belichtungszeit als Grundelement in der Induktion der Diapause auszuschalten. Demzufolge unterliegt im Freiland der Diapausebeginn von Jahr zu Jahr keinen grossen Schwankungen (Tab. 5).

Wichtiger als die erwähnte Verschiebung in der kritischen Belichtungsdauer dürfte unter Freilandbedingungen der indirekte Einfluss der Temperatur und der Futterqualität sein. Durch ihre beschleunigende oder hemmende Wirkung auf die Entwicklung (siehe Abb. 4, 6 und 13 sowie Tab. 3) können sie bewirken, dass sich die auf die tägliche Belichtungszeit sensiblen Stadien der Sommergeneration noch unter diapauseverhindernden oder bereits unter diapauseinduzierenden Photoperioden entwickeln. Gerade im Jahre 1965 mit den relativ niedrigen Frühjahrs- und Vorsommertemperaturen wurde der Entwicklungsgang derart verzögert, dass sich ein beträchtlicher Teil der Raupen der ersten Generation unter diapauseinduzierenden Belichtungszeiten entwickelten und demzufolge in Diapause gingen. Abgesehen von den höheren Lagen ist aber in Normaljahren mit 2 Generationen pro Jahr zu rechnen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit hatten zum Ziel, die Kenntnisse über die biologischen Verhältnisse bei *Pandemis heparana* Den. und Schiff. zu erweitern. Sie wurden vorwiegend im Laboratorium durchgeführt.

Pandemis heparana ist in den Obstanlagen der Ostschweiz und des Bündnerlandes unter den blattfressenden Wicklern eine der häufigsten Arten, ohne jedoch bis jetzt nennenswerte Schäden verursacht zu haben. Sie überwintert meist im 3. Larvenstadium und durchläuft pro Jahr in der Regel 2 Generationen. In höheren Lagen und in Jahren mit niedrigen Frühjahrs- und Vorsommertemperaturen geht jedoch bereits ein beträchtlicher Teil der Raupen der ersten Generation in Diapause.

Die Entwicklungsdauer für das Ei-, Larven- und Puppenstadium zeigte die übliche hyperbolische Abhängigkeit von der Temperatur (Abb. 4, 6 und 13). Das Eistadium erwies sich ausserdem als sehr empfindlich gegenüber ungünstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen. Der optimale Bereich mit einer Sterblichkeit von nur ca. 10 % war eng begrenzt (18–22° C ; 80–90 % rel. Luftfeuchtigkeit).

Die männlichen Tiere durchliefen normalerweise 5 und die weiblichen 6 Larvenstadien. Daneben gab es einen kleineren Prozentsatz

männlicher Raupen mit 6 und weiblicher Raupen mit nur 5 Stadien. Die Qualität der Raupennahrung (junge und alte Apfelblätter) bewirkte deutliche, statistisch gesicherte Unterschiede : Junge Blätter ergaben eine geringere Mortalität und kürzere Entwicklungsdauer der Raupen, ein höheres Puppengewicht sowie eine grössere Fruchtbarkeit der Weibchen.

Unter optimalen Verhältnissen wurden von den befruchteten Weibchen durchschnittlich 440–480 Eier abgelegt (Extremwerte 90–721). Allerdings legten jeweils rund $^1/_3$ der Tiere keine oder nur unbefruchtete Eier ab. Im Gesamtdurchschnitt ist deshalb die Zahl der Eier um diesen Bruchteil zu reduzieren. Temperaturen unter 15° C, geringe rel. Luftfeuchtigkeit (45–35 %), die Verhinderung jeglicher Flüssigkeitsaufnahme, Dauerlicht sowie absolute Dunkelheit hemmten die Eiablage.

Unter Freilandverhältnissen konzentrierte sich die Eiablage auf die Abend- und ersten Nachtstunden. Versuche im Laboratorium zeigten, dass der Zeitpunkt der Eiablage durch den Übergang von der Hell- zur Dunkelphase bestimmt wird und nicht an einen inneren Rhythmus gebunden ist.

Im Freiland wird im Verlaufe des Monates Juli darüber entschieden, ob sich die frisch geschlüpften Räupchen noch zu einer zweiten Generation weiter entwickeln oder bereits in Diapause gehen. Als bestimmender Faktor konnte die tägliche Belichtungsdauer ermittelt werden, wobei die lichtempfindliche Phase vorwiegend im ersten und zweiten Larvenstadium lag.

Temperatur und Qualität des Raupenfutters (junge und alte Apfelblätter) vermochten zwar die kritische Photoperiode etwas zu verschieben, ohne aber die tägliche Belichtungsdauer als Grundelement der Diapauseinduktion auszuschalten. Die beiden Faktoren können aber im Freiland durch ihren beschleunigenden oder verzögernden Einfluss auf die Entwicklung darüber entscheiden, ob sich die photosensiblen Jungraupen noch unter diapauseverhindernder oder bereits unter diapauseinduzierender Photoperiode entwickeln. Sie üben damit einen wesentlichen indirekten Einfluss auf die Diapauseinduktion aus.

Die erhaltenen Resultate wurden mit den Verhältnissen im Freiland verglichen. Es zeigte sich, dass verschiedene Laboratoriumsbefunde wertvolle Elemente liefern, um Verhalten, Populationsdynamik und praktische Bedeutung dieser Art zu erklären.

RÉSUMÉ

Les recherches qui font l'objet de ce travail avaient pour but d'améliorer nos connaissances biologiques sur *Pandemis heparana*. Elles ont été principalement conduites en laboratoire.

Dans les vergers de la Suisse orientale et du canton des Grisons, *Pandemis heparana* est une des tordeuses phyllophages les plus fré-

quentes, bien qu'elle n'ait pas causé jusqu'à maintenant de dégâts très appréciables. Elle hiverne le plus souvent au troisième stade larvaire et évolue dans la règle en deux générations annuelles. En altitude et durant les années avec basses températures printanière et estivale, une proportion importante des chenilles de la première génération entre en diapause.

La durée du développement de l'œuf et des stades larvaires et nymphal a présenté les relations habituelles hyperboliques avec la température. Le stade embryonnaire se revèle être très sensible aux conditions de température et d'humidité ; l'optimum vital, avec une mortalité inférieure à 10 %, est très limité (+18 à +22° C et 80 à 90 % d'humidité relative).

Dans la règle, les chenilles du sexe mâle ont présenté 5, celles du sexe femelle 6 stades larvaires. Toutefois, une faible proportion des chenilles mâles ont évolué en 6 stades, respectivement des chenilles femelles en 5 stades. La qualité de la nourriture des larves (jeunes et vieilles feuilles du pommier) s'est traduite par des différences très nettes et statistiquement assurées dans le développement : les chenilles nourries de jeunes feuilles se sont développées plus rapidement, ont donné des chrysalides plus fortes et par conséquent des femelles plus fécondes.

Sous les conditions optimales, les femelles fécondes ont pondu en moyenne 440 à 480 œufs (valeurs extrêmes 90–721). Toutefois, un tiers des individus en expérience n'ont pas pondu ou ont déposé des œufs stériles. Dans la moyenne générale, le nombre des œufs doit être réduit de cette proportion. Les températures inférieures à +15° C, une faible humidité de l'air (35 à 45 %), l'absence de nutrition liquide, l'illumination permanente ainsi que l'obscurité complète sont défavorables à la ponte.

Sous les conditions de la nature, la ponte se déroule durant le crépuscule et les premières heures de la nuit. Des recherches en laboratoire ont montré que le moment de la ponte n'est pas lié à un rythme interne, mais dépend du passage de la phase claire à la phase obscure.

En plein air, c'est durant le cours du mois de juillet que se décide si les chenilles néonates continueront à se développer pour donner une deuxième génération ou au contraire entreront en diapause. La photopériode en est le facteur déterminant, la phase sensible étant représentée par les premier et deuxième stades larvaires.

La température et la qualité de la nourriture (jeunes ou vieilles feuilles) peuvent décaler quelque peu la photopériode critique sans pour cela éliminer la durée du jour comme facteur de base de l'induction de la diapause. Dans la nature, ces deux facteurs, par leur action accélératrice ou retardatrice sur le développement, décident si les stades sensibles peuvent encore se développer sous une photopériode inhibitrice ou au contraire sous une photopériode inductrice de la diapause. Ils exercent ainsi une influence indirecte sur ce phénomène.

Les résultats obtenus ont été comparés aux conditions de la nature. Il en ressort que diverses constatations faites en laboratoire contribuent à une meilleure connaissance du comportement, de la dynamique des populations et de l'importance pratique de cette espèce.

SUMMARY

The investigations dealt with in the present paper were directed to increase the knowledge on the biology of *Pandemis heparana* Den. and Schiff. They were mainly carried out in the laboratory.

Pandemis heparana is one of the commonest species of leafrollers in the orchards of Eastern Switzerland and the canton of Grison, without, however having caused appreciable damage hitherto. It mostly hibernates in the third larval stage, generally passing through 2 generations annually. However, in higher areas and in years with low spring and early summer temperatures, a considerable number of the caterpillars of the first generation go into the diapause.

The duration of development of the egg, larval, and pupal stage showed the usual hyperbolic dependence on temperature (Figs. 4, 6, and 13). Moreover, the egg stage proved to be very sensitive to unfavourable temperature and humidity conditions. The optimal range with a mortality of only about 10% was narrowly limited (18–22° C ; 80–90% relative air humidity).

The males normally pass through 5 and the females through 6 larval instars. In addition there was a small percentage of male larvae with 6 and female with only 5 instars. The quality of the larval food (young and mature apple leaves) resulted in evident, statistically significant differences : young leaves led to a lower mortality and shorter duration of development of the larvae, increased weight of the pupae, and greater fecundity of the females.

Under optimal conditions fertilized females laid an average of 440–480 eggs (extreme values 90–721). However, about one-third of the females of our experiments laid no or unfertilized eggs. A corresponding number of eggs should therefore be deducted from the given average in order to get the general average. Temperatures below 15° C, low relative air humidity (45–35%), prevention of all water intake, continual light, as well as absolute darkness, hindered oviposition.

Under outdoor conditions, oviposition was confined mainly to the evening and early hours of the night. Experiments in the laboratory showed that the time of oviposition is determined by transition from light to dark phases, and is not dependent on a internal rhythm.

Under outdoor conditions, the decision whether the freshly hatched larvae will develop further to form a second generation, or go into diapause is made in July. The day length was established as the de-

termining factor, the light-sensitive phase being predominantly in the first and second larval stages.

Temperature and quality of the larval food (young and mature apple leaves) caused some shifting of the critical photoperiod, without, however, eliminating the day length as a fundamental element of diapause induction. But under outdoor conditions the accelerating or delaying influence on development of both these factors can determine whether the young caterpillars sensitive to photoperiod still develop under diapause inhibiting or already under diapause-inducing photoperiods. They thus exercise a considerable indirect influence on diapause induction.

The data obtained were compared with outdoor conditions. Various results from the laboratory supply valuable elements in the interpretation of behaviour, population dynamics and practical importance of this species.

VI. LITERATURVERZEICHNIS

ADKIN, R., 1924. *Apple fruit attacked by the larva of Tortrix heparana.* Entomologist 57 : 188–189.

ADKISSON, P. L., BELL, R. A. and WELLSO, S. G., 1963. *Environmental factors controlling the induction of diapause in the pink bollworm, Pectinophora gossypiella (Saunders).* J. Ins. Physiol. 9 : 299–310.

ANDREWARTHA, H. G., 1952. *Diapause in relation to the ecology of insects.* Biol. Rev. 27 : 50–107.

ATWAL, A. S., 1955. *Influence of temperature, photoperiod and food on the speed of development, longevity, fecundity and other qualities of the diamond back moth, Plutella maculipennis (Curtis) (Lepidoptera : Tineidae).* Austr. J. Zool. 3 : 185–221.

BAGGIOLINI, M., 1957. *Observations sur l'activité de la tordeuse de la pelure (Capua reticulana Hb. = Adoxophyes orana F. R.) en Suisse romande.* Rev. rom. Agr. Vitic. Arbor. 13 : 44–46.

BARBER, G. W., 1925. *Observations on the response of adults of the European corn borer to light in egg laying.* Ann. ent. Soc. Am. 18 : 419–431.

BECK, S. D., 1962. *Photoperiodic induction of diapause in an insect.* Biol. Bull. Woods Hole 122 : 1–12.

BENDER, E., 1953. *Auftreten, Schaden und Bekämpfung einiger Tortriciden an Obstbäumen in den Jahren* 1949–52. Mitt. Biol. Zentralanst. Ld. u. Forstw. 75 : 218–224.

BLAIS, J. R., 1952. *The relationship of the spruce budworm (Choristoneura fumiferana Clem.) to the flowering condition of balsam fir (Abies balsamea L. Mill.).* Can. J. Zool. 30 : 1–29.

BLAIS, J. R., 1953. *Effects of the destruction of the current year's foliage of balsam fir on the fecundity and habits of flight of the spruce budworm.* Can. Ent. 85 : 446–448.

BÖHM, H., 1957. *Zum Auftreten des Fruchtschalenwicklers Capua (Adoxophyes) reticulana Hb. in Österreich.* Pfl'schutzber. 19 : 159–175.

BOVEY, P., 1937. *Recherches sur le carpocapse des prunes, Laspeyresia (Grapholita) funebrana Tr.* Rev. Path. vég. Ent. agr. France 24 : 189–317.

BOVEY, P., 1966. *Super-famille des Tortricoidea, les Pandemis ;* in : *Balachowsky, A. S., Entomologie appliquée à l'agriculture,* Paris, Masson. Tome II, Vol. 1 : 495–506.

BROSZKUS, W., ADLUNG, K. G. und MADEL, W., 1958. *Lepidopterologische Beobachtungen in einer Ingelheimer Apfelanlage mit besonderer Berücksichtigung der Tortriciden.* Anz. Schädl. kde 31 : 20–23.

BÜNNING, E., 1958. *Die physiologische Uhr*. Berlin, Springer Verl., 105 p.

DANILEVSKII, A. S., 1957. *Photoperiodism as a factor in the formation of geographical races of insects*. (In Russian, with English summary.) Entomol. Obozr. 36 : 6–27.

DANILEVSKII, A. S., 1965. *Photoperiodism and seasonal development of insects*. Edinburgh, Verl. Oliver and Boyd, 283 p.

DANILEVSKII, A. S. und GEISPITS, K. F., 1948. *Der Einfluss der täglichen Belichtungsdauer auf den saisonalen Zyklus der Insekten*. (In Russisch, private Übersetzung.) Rep. Acad. Sci. USSR 59 : 237–240.

DE FLUITER, H. J., VAN DE POL, P. H. and WOUDENBERG, J. P. M. (Editors), 1963. *Phenological and faunistic investigations on orchards insects*. (In Dutch, with English summaries.) Versl. Landbouwk. Onderz. Nr. 69.14 : 226 p.

DE JONG, D. J., 1951. *Bladrollers (Tortricidae) op vruchtbomen. Voorloppige resultaten van het onderzoek naar de bestrijdingsmogelijkheden in Nederland*. Meded. Dir. Tuinb. 14 : 131–151.

DE WILDE, J., 1962. *Photoperiodism in insects and mites*. Ann. Rev. Ent. 7 : 1–26.

DICKSON, R. C., 1949. *Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth*. Ann. ent. Soc. Am. 42 : 511–537.

DICKSON, R. C. and SANDERS, E., 1945. *Factors inducing diapause in the oriental fruit moth*. J. econ. Ent. 38 : 605–606.

DOBROVLIANSKY, V. V., 1914. *Observations on insect-pests of fields-crops and orchards, conducted by the entomological branch of the Kiev Station against pest of plants in* 1913. (In Russian.) Husbandry No. 10 : 332–338. (Ref. : Rev. appl. Ent. 2, 1914 : 341–343.)

DURNOVO, Z. P., 1935. *Tortricids injurios to italian hemp and Hibiscus*. (In Russian.) Plant. Prot. Leningrad fasc. 5 : 132–134. (Ref. : Rev. appl. Ent. 24, 1936 : 587.)

EIDMANN, H., 1931. *Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. II. Physiologischer Teil. Z. angew. Ent.* 18 : 57–112.

FRITZSCHE, R., WOLFGANG, H. und OPEL, H., 1957. *Untersuchungen über die Abhängigkeit der Spinnmilbenvermehrung von dem Ernährungszustand der Wirtspflanzen*. Z. Pfl. ernähr., Düng. u. Bodenk. 76 : 13–27.

GAMBARO, P., 1954. *L'importanza del fattore « alimentazione » nella determinazione della diapausa di Carpocapsa pomonella L.* Boll. Zool. Ital. 21 : 163–169.

GARMAN, P. and KENNEDY, B. H., 1949. *Effect of soil fertilization on the rate of reproduction of the two-spotted spider mite*. J. econ. Ent. 42 : 157–158.

GEOFFRION, R., 1959. *Etude biologique de la cochylis et de l'eudémis (Clysia ambiguella Hb. et Polychrosis botrana Schiff.) dans les vignobles du val de Loire et recherches expérimentales sur la fécondité de la cochylis et du carpocapse (Laspeyresia pomonella L.)*. Thèse Fac. Sci. Univ. Poitiers, Angers, 204 p.

GEOFFRION, R., 1966. *Dix années d'observations sur la diapause du carpocapse dans la vallée de la Loire*. Phytoma 18 : 19–27.

GOLDSCHMIDT, R., 1934. *Lymantria*. Bibliographia Genetica 11 : 1–185.

GORYSHIN, N. I., 1958. *The ecological analysis of the seasonal cycle of development of the cotton-bollworm (Chloridea obsoleta F.) in the northern areas of its range*. Sci. Mem. of LSU 240 : 3–20. (Ref. : in Danilevskii, A. S., 1965. *Photoperiodism and seasonal development of insects*. Edinburgh, Verl. Oliver and Boyd, 283 p.)

GORYSHIN, N. I., 1964. *The influence of diurnal light and temperature rhythmes on diapause on Lepidoptera*. Ent. Rev. 43 : 43–46.

GÖTZ, B., 1941. *Laboratoriumsuntersuchungen über den Einfluss von konstanten und variierenden Temperaturen, relativer Luftfeuchtigkeit und Licht auf die Embryonalentwicklung von Polychrosis botrana*. Anz. Schädl. kde 17 : 73–83, 85–96, 125–129.

GÖTZ, B., 1949. *Tageszeit und Insektenaktivität*. Naturw. Rdsch. 2 : 257–261.

GUENNELON, G., 1955. *Contribution à l'étude des tortricides nuisibles au feuillage des arbres fruitiers dans la basse vallée du Rhône*. Ann. Epiphyties 6 : 165–183.

GUENNELON, G., 1966. *Contribution à l'étude de la diapause embryonnaire chez Archips rosana L. (Lepidoptera : Tortricidae)*. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, 143 p.

GUENNELON, G. et TORT, M. J., 1958. *Influence de la lumière sur la ponte d'Archips rosana L. (Lepidoptera : Tortricidae).* Bull. Soc. ent. France 63 : 59–62.

HAMSTEAD, E. O. and GOULD, E., 1957. *Relation of mite populations to seasonal leaf nitrogen levels in apple orchards.* J. econ. Ent. 50 : 109–110.

HANNEMANN, H. J., 1961. *Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera. I. Die Wickler.* In : *Dahl/Bischoff. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile.* Jena, Fischer Verl., p. 7.

HARVEY, G. T., 1957. *The occurrence and nature of diapause-free development in the spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Clem.) (Lepidoptera : Tortricidae).* Can. J. Zool. 35 : 549–572.

HENDERSON, C. F. and HOLLOWAY, J. K., 1942. *Influence of leaf age and feeding injury on the citrus red mite.* J. econ. Ent. 35 : 683–686.

HENNEBERRY, T. J., 1962. *The effect of host-plant nitrogen supply and age of leaf tissue on the fecundity of the two spotted spider mite.* J. econ. Ent. 55 : 799–800.

HERFS, A., 1936. *Ökologisch-physiologische Studien an Anthrenus fasciatus Herbst.* Zoologica 34 : 1–95.

HEY, G. L. and MASSEE, A. M., 1933. *Tortrix investigations in* 1933. Rep. East. Mall. Res. Sta. 1933 : 228–230.

HONMA, K., 1966. *Photoperiodic responses in two local populations of the smaller tea tortrix, Adoxophyes orana, Fischer von Röslerstamm (Lepidoptera : Tortricidae).* Appl. Ent. and Zool. 1 : 32–36.

IVANCICH-GAMBARO, P., 1957. *Le sostanze azotate nella determinazione della diapausa di Carpocapsa pomonella L.* Arch. Zool. Ital. 42 : 207–219.

IVANCICH-GAMBARO, P., 1958. *L'azione del fotoperiodismo sullo sviluppo larvale di Carpocapsa pomonella L.* Estr. Mem. Accad. Patavina di SS. LL. AA. : Classe Sci. Mat. e Nat. 70 : (1957–1958), 7 p.

IVANCICH-GAMBARO, P., 1960. *L'alimentazione e il fotoperiodismo nella determinazione della diapausa di Carpocapsa pomonella L. (Lepidoptera : Tortricidae).* Estr. Mem. Accad. Patavina di SS. LL. AA. : Classe Sci. Mat. e Nat. 72 : (1959–1960) 3 p.

JACOBSON, L. A., 1965. *Mating and oviposition of the pale western cutworm, Agrotis orthogonia Morrison (Lepidoptera : Noctuidae), in the laboratory.* Can. Ent. 97 : 994–1000.

JANSSEN, M., 1958. *Über Biologie, Massenwechsel und Bekämpfung von Adoxophyes orana Fischer von Roeslerstamm (Lepidoptera : Tortricidae).* Beitr. Ent. 8 : 291–324.

JANSSEN, M., 1959. *Tortriciden in Rheinischen Obstanlagen.* Anz. Schädl. kde 32 : 6–8.

JERMY, T. und SARINGER, G., 1955. *Die Rolle der Photoperiode in der Auslösung der Diapause des Kartoffelkäfers (Leptinotarsa decemlineata Say) und des amerikanischen weissen Bärenspinners (Hyphantria cunea Drury).* Acta Agronomica 5 : 419–440.

KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O., 1954. *Host alternation in Aphis fabae Scop. II. Changes in the aphids.* Ann. appl. Biol. 41 : 88–106.

KLINGLER, J., 1956. *Wicklerschäden an Blättern und Früchten unserer Obstbäume.* Schweiz. Z. Obst- u. Weinbau. 65 : 78–84.

KLINGLER, J., VOGEL, W. und WILLE, H., 1958. *Der Einfluss der Temperatur auf die Eiablage des Apfelwicklers.* Schweiz. Z. Obst- u. Weinbau. 67 : 256–262.

KOGURE, M., 1933. *The influence of light and temperature on certain characters of the silkworm, Bombix mori.* J. Dept. Agr. Kyushu Univ. 4 : 1–93.

KOMAROVA, O. S., 1949. *Faktoren, welche beim Traubenwickler (Polychrosis botrana Schiff.) die Diapause induzieren.* (In Russisch, private Übersetzung.) Rep. Acad. Sci. USSR 68 : 789–792.

KUWAYAMA, S., 1938. *Report on the distribution of and the conditions of injuries by insect pests of important agricultural crops in Manchukou.* (In Japanese.) Sangyobu Shiryo No. 33 : 112 p. (Ref. : Rev. appl. Ent. 27, 1939 : 340.)

KUZNETSOVA, I. A., 1962. *Factors producing the onset of diapause in Pectinophora malvella Hb. (Lepidoptera : Gelechiidae).* Ent. Rev. 41 : 313–316.

LABEYRIE, V., 1957. *Influence de l'alimentation sur la ponte de la teigne de la pomme de terre (Gnorimoschema operculella Z.) (Lepidoptera : Gelechiidae).* Bull. Soc. ent. France 62 : 64–67.

LEES, A. D., 1953. *Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite, Metatetranychus ulmi Koch.* Ann. appl. Biol. 40 : 449–486.

LEES, A. D., 1955. *The physiology of diapause in arthropods.* (Cambridge monogr. exp. Biol. 4) Cambridge, Univ. press, 151 p.

LEONARD, D. E., 1966. *Differences in development of strains of the gypsy moth, Porthetria dispar L.* Bull. Connecticut agr. exp. Stat., New Haven.

LUKEFAHR, M. J. and MARTIN, D. F., 1964. *The effects of various larval and adult diets on the fecundity and longevity of the bollworm, tobacco budworm and cotton leafworm.* J. econ. Ent. 57 : 233–235.

MAERCKS, H., 1935. *Der Einfluss der Nahrung auf die Entwicklung der Nonnenraupe.* Arb. phys. angew. Ent. 2 : 175–195.

MAKSYMOV, J. K., 1959. *Beitrag zur Biologie und Ökologie des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera griseana (Hb.) (Lepidoptera : Tortricidae) im Engadin.* Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 35 : 277–315.

MANI, E. und RUSTERHOLZ, F., 1966. *Anzucht von Apfelsämlingen für Zuchten von Obstbauminsekten.* Schweiz. Z. Obst- und Weinbau 102 (75) : 576–579.

MARCHAL, P., 1912. *Rapport sur les travaux accomplis par la mission d'études de la cochylis et de l'eudémis.* Paris, Libr. polytechn., 326 p.

MAYER, A., 1940. *Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Nonnenraupen (Lymantria monacha L.).* Z. angew. Ent. 27 : 157–207, 408–449.

MILES, M. and MILES, H. W., 1934. *Studies of the willow-shoot moth, Depressaria conterminella Zell.* Bull. ent. Res. 25 : 47–53.

MORRIS, R. F., 1967. *Influence of parental food quality on the survival of Hyphantria cunea.* Can. Ent. 99 : 24–33.

MÜLLER, H. J., 1957. *Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung Euscelis (Hom. Auchenorrhyncha).* Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere. 85 : 317–430.

MÜLLER, H. J., 1960. *Die Bedeutung der Photoperiode im Lebenslauf der Insekten.* Z. angew. Ent. 47 : 7–24.

NORRIS, M. J., 1934. *Contributions towards the study of insect fertility. III. Adult nutrition, fecundity and longevity in the genus Ephestia (Lepidoptera : Phycitidae).* Proc. Zool. Soc. London 1934 : 333–360.

REDFERN, R. E., 1964. *An improved medium for rearing red-banded leaf roller.* J. econ. Ent. 57 : 296–297.

RODRIGUEZ, J. G., 1952. *Mineral nutrition of the two-spotted spider mite, Tetranychus bimaculatus, Harvey.* Ann. ent. Soc. Am. 44 : 511–526.

ROEHRICH, R., 1961. *Contribution à l'étude écologique des populations de la tordeuse du pêcher (Grapholitha molesta Busck) dans la région aquitaine.* Ann. Epiphyties 12 : numéro hors série, 1–114.

RUSS, K., 1966. *Der Einfluss der Photoperiodizität auf die Biologie des Apfelwicklers (Carpocapsa pomonella L.).* Pfl'schutzber. Sonderheft 1966 : 27–92.

SATTLER, H., 1939. *Die Entwicklung der Nonne, Lymantria monacha, in ihrer Abhängigkeit von der Nahrungsqualität.* Z. angew. Ent. 25 : 543–587.

SCHNEIDER, R., 1949. *Wicklerraupen auf importierten Äpfeln.* Schweiz. Z. Obst- u. Weinbau 23 : 423–425.

SCHNEIDER, F., VOGEL, W. und WILDBOLZ, TH., 1957. *Die Apfelwicklerprognose für das schweizerische Mittelland in den Jahren 1954–1957.* Schweiz. Z. Obst- u. Weinbau 66 : 410–414, 439–444.

SCHWERDTFEGER, F., 1963. *Ökologie der Tiere. Band I, Autoekologie.* Berlin, Verl. Parey, 461 p.

SHEL'DESHOVA, G. G., 1962. *The importance of day length in determining the number of generations and diapause in the apple fruit moth, Laspeyresia pomonella L.* (In Russian.) Dok. Akad. Nauk. USSR, 147 : 480–483. Tr. Zool. Inst., Biol. Sci. sect. 145 : 1287–1289.

SHEL'DESHOVA, G. G., 1965. *Variabilité géographique de la réaction photopériodique et du développement saisonnier de Laspeyresia pomonella L.* (In Russisch.) Akad. Nauk. USSR. Tr. Zool. Inst. 36 : 5–25. (Franz. Übers.)

SWINGLE, H. S., 1928. *Digestive enzymes of the oriental fruit moth.* Ann. ent. Soc. Am. 21 : 469–475.

SYLVEN, E., 1958. *Studies on fruit leaf Tortricids (Lepidoptera) with special reference to the periodicity of adult moths.* Medd. Växtskyddsanst. 11 : 131–296.

THEOBALD, F. V., 1925. *Advisory work and local research. I. Tortrix moths in fruit plantations.* Ann. Rpt. Res. u. Adv. Dept., 1923–1924, Wye. Appendix B, p. 5–6.

TITSCHACK, E., 1926. *Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eiererzeugung. II. Tineola biselliella Hum.* Z. wiss. Zool. 128 : 509–569.

TYUMENEVA, V. A., 1937. *Leaf rollers in the orchards of Slavansky district.* Summary of the scient. res. work of the Inst. of Plant Prot. for the year 1936. *Part II. Pests and diseases of industrial and fruit crops.* (In Russian.) Leningrad, 379–382. (Ref. : Rev. appl. Ent. 26, 1938 : 477–478.)

UVAROV, B. P. and GLAZUNOV, V. A., 1916. *A review of pests.* Report on the work of the entomological bureau of Stavropol for 1914 ; publ. by the Department of Agric. of the Ministry of Agric. (In Russian.) Petrograd, 13–54. (Ref. : Rev. appl. Ent. 4, 1916 : 458–460.)

VOGEL, W. und BAGGIOLINI, M., 1957. *Die wichtigsten Fruchtschädlinge an Kernobst.* Geigy-Berater 6 : Nr. 2.

VOGEL, W., KLINGLER, J. und WILDBOLZ, TH., 1956. *Pamene rhediella Clerck, der Bodenseewickler, ein bisher übersehener Obstschädling.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 29 : 283–302.

WAY, M. J. and HOPKINS, B. A., 1950. *The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in Diataraxia oleracea L.* J. exp. Biol. 27 : 365–375.

WIESMANN, R., 1935. *Untersuchungen über den weiblichen Genitalapparat, das Ei und die Embryonalentwicklung des Apfelwicklers Carpocapsa (Cydia) pomonella.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 16 : 370–377.

WILDBOLZ, TH., 1958. *Über die Orientierung des Apfelwicklers bei der Eiablage.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 31 : 25–34.

WINSTON, P. W. and BATES, O. H., 1960. *Saturated solutions for the control of humidity in biological research.* Ecology 41 : 232–237.

WORONIECKA, J., 1925. *A study on the biology of the green bud-worm, Argyroploce variegana Hb. and the bud-moth, Eucosoma (Tmetocera) ocellana F.* (In Polish, with English summary.) Mém. Inst. nat. polon. Econ. rur. Pulawy, vi, A : 367–394. (Ref. : Rev. appl. Ent. 14, 1926 : 196.)

ZECH, E., 1962. *Untersuchungen über die Eiablage des Apfelwicklers (Carpocapsa pomonella L.).* Nachr.bl. des Dt. Pfl. Schutzdienstes 16 : 7–14.

ZVIEREZOMB-ZUBOVSKY, E., 1919. *Review of the pests of agriculture.* Report on the work of the Don bureau for the control of pests of agricultural plants for 1918 : 8–29. (In Russian.) (Ref. : Rev. appl. Ent. 8 : 1920 : 107.)

ZWÖLFER, W., 1932. *Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit.* Z. angew. Ent. 19 : 497–513.

ZWÖLFER, W., 1935. *Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (Lymantria monacha L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung.* Z. angew. Ent. 21 : 333–384.