

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

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 42 (1969)

**Heft:** 1-2

**Artikel:** Untersuchungen über die Induktion und die Beendigung der Diapause bei Apfelwicklern aus der Zentral- und Ostschweiz

**Autor:** Wildbolz, T. / Riggenbach, W.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-401581>

### 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:** 18.01.2026

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

## Untersuchungen über die Induktion und die Beendigung der Diapause bei Apfelwicklern aus der Zentral- und Ostschweiz

von

TH. WILDBOLZ und W. RIGGENBACH

Eidg. Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil

Der Apfelwickler, *Carpocapsa pomonella*, dessen Verbreitungsgebiet weitgehend mit demjenigen des Apfelbaumes übereinstimmt (SHEL'DESHOVA 1967), tritt pro Jahr in einer oder in mehreren Generationen auf. Die Generationenzahl und der Zeitpunkt des Falterfluges in den verschiedenen Anbaugebieten, die für die wirtschaftliche Bedeutung und die Bekämpfung wichtig sind, waren seit Jahrzehnten Gegenstand von Beobachtungen (PUTMAN 1963, BOVEY 1966). Seitdem die Faktoren besser bekannt sind, welche für die Induktion und die Beendigung der Diapause der Insekten wesentliche Bedeutung haben, wurde auch die Winterruhe des Apfelwicklers neu untersucht. (DICKSON 1949, GAMBARO 1954, IVANCHICH-GAMBARO 1958, SHEL'DESHOVA 1962, 1965, RUSS 1966, GEOFFRION 1966, 1968, JERMY 1967).

Im schweizerischen Mittelland tritt das Insekt in einer Generation auf, wobei sich in Jahren mit warmem Vorsommer ein kleiner Teil der Raupen sofort verpuppt und zu einer partiellen zweiten Generation führt (SCHNEIDER, VOGEL & WILDBOLZ, 1957). In den wärmeren Gebieten des Wallis und der Südschweiz entwickeln sich normalerweise zwei Generationen pro Jahr. Eine Weiterentwicklung im selben Jahr ist nur für solche Raupen möglich, die im Juli ausgewachsen sind und zwar mit abnehmendem Anteil von Ende Juni bis Ende Juli. (SAVARY & BAGGIOLINI, 1955). Um nun die Diapauseverhältnisse unserer lokalen Herkünfte besser kennen zu lernen, wurden seit 1963 in unserem Laboratorium Untersuchungen durchgeführt.

Die Zuchten und Versuche wurden vom zweiten Autor betreut und zwar unter Mitarbeit von Fräulein M. Kümin. Die graphischen Darstellungen stammen von Herrn A. Staub. Das Manuskript wurde von Herrn Dr. E. Mani kritisch durchgesehen. Ihnen und allen übrigen an den Arbeiten beteiligten Personen sei herzlich gedankt.

## 1. Material und Methode

Das Ausgangsmaterial für unsere Untersuchungen bildeten Apfelwicklerraupen, die im Sommer und Herbst mit Wellkartonfanggürteln in ungepflegten Apfelbeständen der Zentral- und Ostschweiz, also in Gebieten mit einer und einer partiellen zweiten Generation, gesammelt wurden. Das Herkunftsgebiet liegt im Bereich von 46–48° nördlicher Breite und in Höhen von 400–800 m ü.M.

Im Laboratorium wurde das Insekt nach einer Methode gezüchtet, die sich an diejenigen von DICKSON, BARNES & TURZAN (1952) und von GRATWICK (1964) anlehnt. Zur Eiablage wurden 1 Liter-Polystyroldosen verwendet, die mit Gaze verschlossen und in die 10–15 Falterpärchen gegeben wurden. Vom Beginn der Eiablage an wurden die Falter täglich in frische, mit Wasser leicht besprühte Dosen überführt. Die Dosen wurden in klimatisierten Räumen bei 23°C, einer Luftfeuchtigkeit von 70–80 % und einer täglichen Beleuchtungsdauer von 18 Stunden gehalten (MANI 1968). Bei Herkünften aus dem Freiland musste die Luftfeuchtigkeit etwas erhöht werden (über 80 %). Zur Ernährung der Raupen verwendeten wir meist reife Äpfel und zwar von November bis Juni die im Kühllager gut haltbare kleinfrüchtige Sorte Bohnapfel. Während des Sommers wurden unreife Früchte der Sorten James Grieve und Boskoop eingesetzt. Die Früchte wurden mit je zwei frischgeschlüpften Räupchen infiziert. Äpfel mit sichtbaren Einbohrlöchern wurden in Polystyrolröhren (Durchmesser 11 cm, Luflöcher mit Gaze verschlossen) verbracht und in Klimaräumen gehalten. Die Beleuchtungsstärke an der Oberfläche der Früchte betrug je nach deren Lage im Behälter 100 bis 2000 Lux. (Lichtquelle : Leuchtstoffröhren vom Tageslichttyp). Geringeren Beleuchtungswerten waren die Früchte nur in speziell erwähnten Versuchen ausgesetzt.

Zum Einspinnen der ausgewachsenen Raupen dienten Wellkartonstreifen, die nach Abschluss der Raupenentwicklung in kleinere Behälter übergeführt wurden. 30 bis 40 Tage nach Erscheinen der ersten Falter wurden die Wellkartonstreifen geöffnet, um die Mortalität und die Zahl der Diapauseraupen festzustellen.

## 2. Obligatorische Diapause

Einige Insektenarten mit einer Generation pro Jahr können mit geeigneten Zuchtbedingungen im Laboratorium zu fortlaufender Entwicklung gebracht werden. Der univoltine Entwicklungsgang ist hier durch die äusseren Bedingungen (Photoperiode, Temperatur) während der für die Diapauseinduktion sensiblen Phase bedingt und ist nicht fixiert (z.B. bei *Hyalophora cecropia* und *Antheraea polyphemus*, MANSINGH & SMALLMAN 1967). Bei andern univoltinen Arten lässt sich die Diapause dagegen experimentell nicht oder nur bei einem Teil der Tiere vermeiden. Hier ist der Ruhezustand weitgehend genetisch fixiert.

Auch in solchen Fällen konnten allerdings Stämme mit fortlaufender diapausefreier Entwicklung selektioniert werden (z.B. bei *Choristoneura fumiferana*, HARVEY 1957).

Bei Insekten, die mehrere Generationen pro Jahr bilden, wird der Diapausebeginn durch Aussenfaktoren bestimmt. Beim Apfelwickler trifft dies fast vollständig zu für Populationen in warmen Gebieten. Bei Herkünften aus kühleren Gebieten wird dagegen nur ein Teil der Tiere bei Hochsommerbedingungen zu fortlaufender Entwicklung gebracht, die übrigen Tiere durchlaufen eine durch Aussenfaktoren nicht vermeidbare, obligatorische Diapause (SHEL'DESHOVA 1962, 1965).

In unseren Laboratoriumszuchten ergaben Apfelwicklerherkünfte aus der Zentral- und Ostschweiz unter Hochsommerbedingungen (23°C, Photoperiode 18 Std.) und mit reifen Äpfeln nur zu etwa der Hälfte laufende Weiterentwicklung ohne Diapause. In den Jahren 1965, 1966 und 1967 verglichen wir Herkünfte aus verschiedenen Landesgegenden und Höhenlagen (460–800 m ü.M.) in dieser Beziehung. Die Resultate (Tabelle 1) zeigen, dass im Untersuchungsgebiet der Anteil an obligatorischer Diapause unter unsrern Zuchtbedingungen durchwegs in der

TABELLE 1

Diapauseanteile verschiedener Apfelwicklerherkünfte aus der Zentral- und Ostschweiz. Material aus Wellkartonfanggürtern. Überwinterung der gesammelten Raupen im Freilandinsektarium. Entwicklung der Raupen und Zucht der Nachkommengeneration im Laboratorium. Temp.: 23°C, Photoperiode 18 Std.

Kontrolle der Diapauseraupen jeweils 30 Tage nach Erscheinen der ersten Falter; 1966 und 1967 in je 10 Einheiten (von 15–35 Tieren) pro Herkunft.

Zeitpunkt des Versuchs	Herkunft der Raupen	Zahl Versuchstiere	Diapause %
April/Mai 1965	Merlischachen 460 m ü.M.	165	47
	Bachtel 800 m ü.M.	103	40
April/Mai 1966	Merlischachen	168	32 (17–64)
	Grabs 490 m ü.M.	276	46 (21–64)
März/April 1967	Merlischachen	211	55 (29–93)
	Grabs	178	50 (7–67)
	Bachtel	228	63 (40–88)

gleichen Größenordnung von 30–60 % liegt. Dies gilt auch für Herkünfte aus höheren Lagen, wo selbst in warmen Jahren fast alle Tiere nur eine Generation bilden. Herkünfte aus der Südschweiz standen uns durch Vermittlung der Station fédérale de recherches agronomiques, Changins zur Verfügung. Hier war der Anteil an obligatorischer Diapause deutlich geringer, allerdings war die Zahl der Versuchstiere zu klein, um zuverlässige Schlüsse ziehen zu können.

Vergleiche mit Werten aus der Literatur müssen vorsichtig erfolgen. Einmal war unser Material heterogen, was aus dem breiten Streubereich der Einzelwerte hervorgeht. Zudem kann die Futterqualität, die bei jedem Versuchsansteller anders war, die Resultate mindestens im kritischen Photoperiodebereich beeinflussen (GAMBARO 1954, JERMY 1967). Trotz dieser Vorbehalte kann gesagt werden, dass unsere Resultate ähnlich liegen wie bei den durch SHEL'DESHOVA (1965) aus 44°, 49° und 50° nördlicher Breite untersuchten Herkünften. Demgegenüber war der Anteil an obligatorischer Diapause in der südlichsten von der Autorin untersuchten Herkunft (39° nördl. Breite) mit 12 % tiefer und der nördlichsten Herkunft (60° nördl. Breite) mit 76 % höher als bei unserem Material. Die von JERMY (1967) untersuchten Apfelwickler (aus 47° nördl. Breite) ergaben im August bei Langtag von 17 Stunden ebenfalls etwa 50 % Diapause. Im Juni dagegen war der Wert vermutlich als Folge der Futterqualität (unreife Früchte) unter 20 %.

Bestimmte Apfelwicklerpopulationen sind weitgehend univoltin, obwohl die klimatischen Bedingungen mehrere Generationen gestatten würden. Dies gilt für die Apfelwickler in den reinen Aprikosengebieten des Wallis, einem Gebiet, in dem die Art normalerweise zwei Generationen hat (BOVEY 1949). Ähnlich ist die Situation in Syrien, wo die Art im warmen Oasengebiet von Damaskus meist nur eine und zum kleineren Teil zwei, im Hochland des Antilibanon dagegen drei Generationen bildet (SCHNEIDER 1957). In solchen Fällen liegt die Vermutung nahe, dass Rassen mit einem grossen Anteil an genetisch bedingter Diapause vorliegen.

Die obligatorische Diapause erschwerte anfänglich unsere Laboratoriumszucht. Von den bei jeder Generation durchgezogenen 150 bis 500 Raupen wurden nur die sich unter den Laboratoriumsbedingungen sofort verpuppenden Tiere weiterverwendet. Die Diapauseraupen wurden dagegen eliminiert. Bei dieser intensiven Selektion sank der Anteil an obligatorischer Diapause nach 8–10 Generationen auf einen sehr niedrigen Stand, wobei allerdings immer noch einige Diapauseraupen auftraten (Der durchschnittliche Diapauseanteil von der 20. bis 35. Generation betrug 1,7 %.) (Abb. 1) Ähnliche Feststellungen über die allmähliche Selektion fast diapausefreier Laboratoriumsstämme wurden beim Beginn kontinuierlicher Zuchten bei der Firma Dr. R. Maag AG, Dielsdorf (W. VOGEL, mündl. Mitt.) und später an der Station fédérale de recherches agronomiques, Changins (M. BAGGIOLINI, mündl. Mitt.) gemacht.

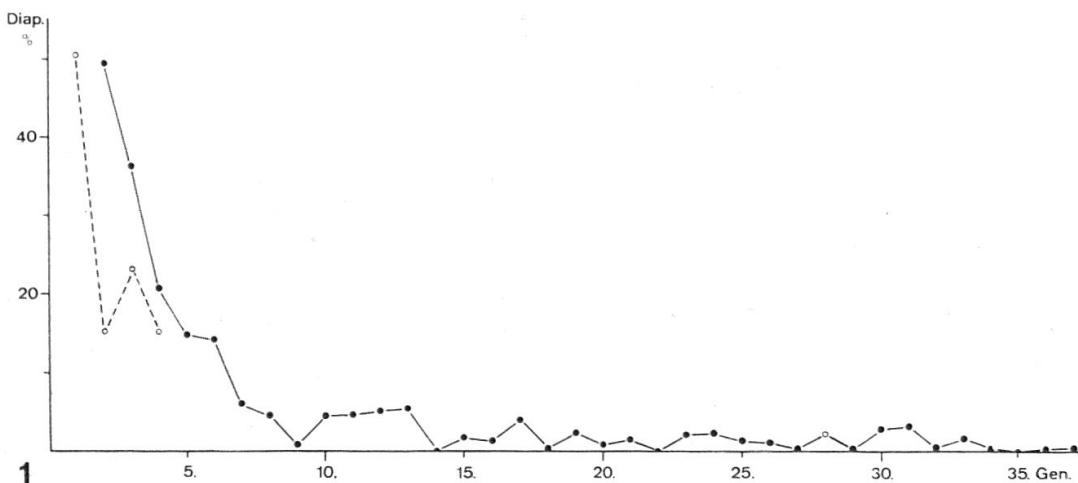


Fig. 1. — Diapauseanteil zweier Apfelwicklerstämme im Laboratorium (1963-68). Zucht bei 23°C und einer Photoperiode von 18 Stunden. In jeder Generation ( $\approx$  100-300 Tiere) wurden die Diapauseraupen eliminiert. Dadurch wurde ein Laboratoriumsstamm (—) selektioniert, dessen Diapauseanteil nach 8-10 Generationen unter 5 % blieb.

Um Anhaltspunkte über die Art der Vererbung der obligatorischen Diapause zu erhalten, kreuzten wir den Laboratoriumsstamm mit der Freilandherkunft Merlischachen und zwar in reziproker Weise (Tabelle 2). Die Nachkommen beider Kreuzungen verhielten sich intermediär,

TABELLE 2

Diapauseanteil des Laboratoriumsstamms (L), von Freilandmaterial aus Merlischachen (M), sowie der Nachkommen reziproker Kreuzungen.  
Mai/Juni 1967, 23°C, 18 Std. Pro Variante 7-11 Wiederholungen zu je 9-21 Tieren.

Variante	Zahl Versuchstiere	Diapause %
$\delta$ L $\times$ $\varphi$ L $\delta$ M $\times$ $\varphi$ M	372 211	3 (0-10) 55 (29-93)
$\delta$ M $\times$ $\varphi$ L $\delta$ L $\times$ $\varphi$ M	192 93	10 (5-15) 32 (11-53)

waren aber jeweils näher bei den Müttern als bei den Vätern. Bei *Choristoneura fumiferana* wiesen die Nachkommen reziproker Kreuzungen von Diapause- und Nichtdiapausestämmen intermediäre, aber gleichartige Reaktion auf (HARVEY 1957). Über Kreuzungen geographischer Rassen mit unterschiedlicher photoperiodischer Reaktion berichtet DANILEVSKII (1961) bei verschiedenen Lepidopterenarten. Dabei wurden Fälle gefunden, bei denen sich die Nachkommen reziproker Kreuzungen

nicht unterschieden oder näher bei den Vätern oder bei den Müttern waren.

### 3. Induktion der fakultativen Diapause

Die Diapause ermöglicht den Insekten ungünstige Witterungsperioden wie kalte Winter oder heisse, trockene Sommer zu überstehen. Die richtige Synchronisation des widerstandsfähigen Ruhezustandes mit dem Jahresablauf ist denn auch entscheidend wichtig. Wir haben erwähnt, dass der Diapausebeginn beim Apfelwickler zum Teil genetisch fixiert ist. Bei Tieren, welche zu fortlaufender Entwicklung fähig sind, müssen Aussenfaktoren die rechtzeitige Induktion der Diapause bewirken. Schon DICKSON (1949) konnte nachweisen, dass auch beim Apfelwickler das Nahen der ungünstigen Jahreszeit vor allem anhand der kürzeren Photoperioden wahrgenommen wird. Weitere Laboratoriumsuntersuchungen über diesen Faktor wurden von IVANCHICH-GAMBARO (1958), SHEL'DESHOVA (1962, 1965) und JERMY (1967) publiziert.

Zu Beginn unserer Versuche konnten wir mehrfach zeigen, dass die Raupen, nicht aber die Eier, sensibel auf die Photoperiode sind. Aus diesem Grunde wurden die für unsere Versuche bestimmten Eier durchwegs bei Langtag (18 Stunden) gehalten. SHEL'DESHOVA (1965) kam zur selben Feststellung. Unklarheit besteht dagegen noch, ob die Veränderung der Tageslänge während der Raupenentwicklung beim Apfelwickler von Bedeutung ist. Tastversuche mit ungleicher Tageslänge in der ersten und zweiten Hälfte der Raupenentwicklung wurden von SHEL'DESHOVA (1965) und JERMY durchgeführt, ergaben aber nicht übereinstimmende Resultate.

Versuche über den Einfluss verschiedener Tageslängen auf die Diapauseinduktion führten wir am Laboratoriumsstamm und an der Freilandherkunft Merlischachen durch (Figur 2, Tabelle 3). Die Langtagsituation von 18 Stunden ergab durchwegs die beste Weiterentwicklung. Auch 17 Stunden waren, abgesehen vom Versuch mit dem Laboratoriumsstamm bei 17°C, noch günstig. Bei einer Verkürzung der Tageslänge auf 16 Stunden trat weitgehende und bei 15 Stunden und weniger praktisch vollständige Diapause ein. Dauerlicht ergab je nach Temperatur eine schwache bis sehr deutliche Erhöhung des Diapauseanteils.

Die genannten Resultate stehen in guter Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Freiland. In unserer Breite (47° nördl. Breite) beträgt die Tageslänge mit Einschluss der zivilen Dämmerung Ende Juni, wenn die Bedingungen für ungehemmte Weiterentwicklung am günstigsten sind, etwa 17  $\frac{1}{4}$  Stunden. Anfang August, wenn alle Tiere in Diapause gehen, dauert sie knapp 16 Stunden.

Unsere Werte sind ein weiterer Beweis, dass der Apfelwickler wie andere Insektenarten geographische Rassen in Bezug auf die photoperiodische Reaktion besitzt. In äquatornahen Gebieten mit kürzeren

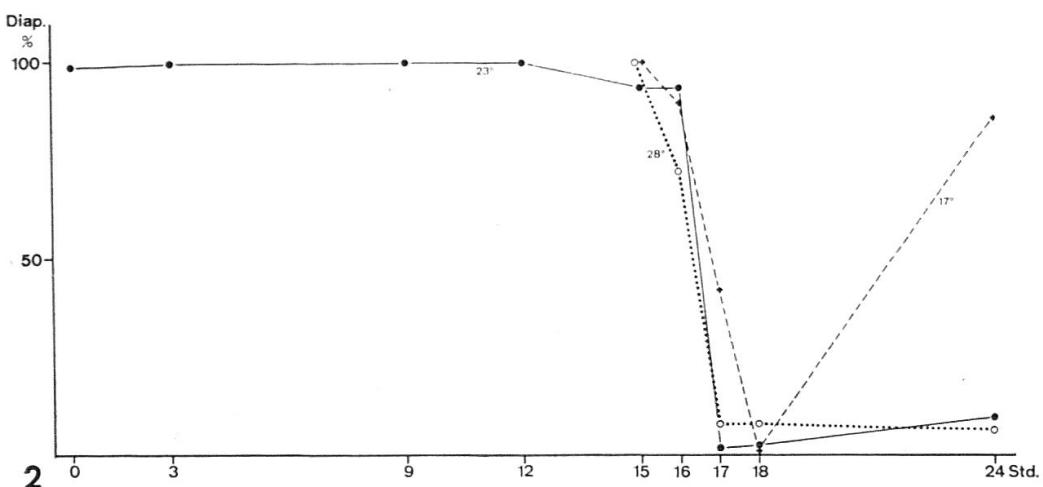


Fig. 2. — Diapauseanteil des Laboratoriumsstamms bei verschiedenen Photoperioden und Temperaturen.

Raupenentwicklung auf reifen Äpfeln bei Tageslängen von 0 bis 24 Stunden und bei drei Temperaturen (+ : 17°C, • : 23°C, o : 28°C). Tierzahl pro Variante 80–330. Versuche 1964–68.

TABELLE 3

Diapauseanteil der Apfelwicklerherkunft Merlischachen bei verschiedenen Tageslängen. Raupenentwicklung bei 23°C, Versuche Mitte April – Mitte Juni 1967.

	Tageslänge Stunden				
	15	16	17	18	24
Zahl Versuchstiere . . .	218	192	172	211	223
Diapause % . . . . .	100	100	63	54	61

Sommertagen erfolgt die Umstellung von ungehemmter Weiterentwicklung auf Diapause bei kürzeren Photoperioden. Die zuerst untersuchten Herkünfte aus Südkalifornien (DICKSON 1949, laut brieflicher Mitteilung aus 34° nördl. Breite) stellen bei einer Verkürzung der Photoperiode von 15 auf 14 Stunden fast vollständig von voller Weiterentwicklung auf Diapause um. Bei norditalienischen Herkünften aus 45° nördl. Breite (IVANCHICH-GAMBARO 1958) entwickelten sich bei 15 Stunden noch die Hälften der Tiere. Bei den von SHELD'SHOVA (1962, 1965) verglichenen fünf Provenienzen aus der UdSSR verlief die Umstellung bei den beiden aus dem Süden (39° nördl. Breite) stammenden Posten zwischen 16 und 14 Stunden, bei den nördlichsten (60° nördl. Breite) zwischen 19 und 18 Stunden. Die Provenienzen aus mittleren Breiten

(44, 50, 52° nördl. Breite) waren dagegen in ihrer photoperiodischen Reaktion den Freilandherkünften aus unserem Land wie auch dem von JERMY untersuchten ungarischen Material (47° nördl. Breite) recht ähnlich.

In Übereinstimmung mit SHEL'DESHOVA (1965) und JERMY hatte in unseren Versuchen die Temperatur nur einen sekundären Einfluss auf den Diapauseanteil (Figur 2). Die Werte bei 28 und 23°C waren durchwegs in derselben Größenordnung. Bei 17°C war der Diapauseanteil bei Tageslängen von 17 und 24 Stunden deutlich höher als bei den andern Temperaturstufen. Bei JERMY erhöhte kühle Temperatur (18°C) die Diapause bei einer Tageslänge von 16 Stunden, während bei 15 und 17 Stunden, wo der photoperiodische Einfluss offensichtlich vorherrschte, alle Temperaturstufen praktisch übereinstimmten. Die Reaktion des Apfelwicklers auf Dauerbeleuchtung scheint auch nach SHEL'DESHOVA (1965) nicht eindeutig zu sein. Einige Herkünfte zeigten ähnliche, andere jedoch wesentlich höhere Diapausewerte als bei Photoperioden von 18 Stunden. Temperaturen von 20, 25 und 30°C wirkten sich dagegen in dieser Hinsicht nicht aus. Demnach können kühle Temperaturen von 17–18°C in solchen Tageslängen die Diapause fördern, in welchen der Einfluss der Photoperiode nicht dominiert.

Ähnlich wie bei der obligatorischen Diapause müssen auch die Angaben über die photoperiodische Reaktion mit Vorsicht verglichen werden. Wie früher erwähnt ist die Qualität des Raupenfutters im kritischen Photoperiodebereich von einer gewissen Bedeutung. GAMBARO (1954) und JERMY (1967) konnten zeigen, dass unreife Früchte die Diapause hemmen, dass reife Früchte sie dagegen fördern. Dieser Vorbehalt muss auch für unsere Versuche mit dem Laboratoriumsstamm (Figur 2) gemacht werden, da diese wohl mit derselben Apfelsorte, aber zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt wurden. Die Versuche mit Freilandmaterial (Tabelle 3) erfolgten dagegen gleichzeitig mit Futter gleicher Beschaffenheit.

Obwohl die Temperatur im Laboratoriumsversuch die Diapauseinduktion nicht wesentlich verändert, tut sie dies im Freiland sehr gründlich. Tiefe Sommertemperaturen verlängern die Raupenentwicklung und bringen die Tiere unter den Einfluss kürzerer Photoperioden. Ein warmer Vorsommer erlaubt dagegen rasches Raupenwachstum bei Langtag. Nur unter solchen Umständen kann es in unserem Gebiet zu einer merklichen partiellen zweiten Generation kommen.

Für die photoperiodische Reaktion bei Insekten sind schon ganz geringe Lichtintensitäten ausreichend (DANILEVSKII 1961). Dies gilt ganz besonders für Arten, die wie der Apfelwickler ihre Entwicklung an verborgenen, vom Licht weitgehend geschützten Orten durchmachen. Beim Apfelwickler ist es nun interessant zu wissen, welcher Teil des auf die Apfeloberfläche auftreffenden Lichts bis zu den meist im Kernhaus befindlichen Raupen gelangt. Um die Filterwirkung des Apfelfruchtfleisches beurteilen zu können, führten wir Messungen mit zwei

Lichtquellen (Zeiss-Niedervoltleuchte, Philips Tageslicht-Leichtstoffröhren) und einem Photometer Gossen Trilux Candela durch. Scheiben von Jonathanäpfeln, deren Durchmesser grösser war als derjenige der Photozelle, wurden zur Verhinderung der Oxydation in ein-prozentige Zitronensäure getaucht. Die Messungen wurden mit der von einer Glasplatte bedeckten Photozelle ohne und mit Apfelscheibe durchgeführt und zwar bei Beleuchtungsstärken von 250 bis 2000 Lux. Fruchtscheiben von 1 cm Dicke reduzierten die Beleuchtung ungefähr um 90 %, Scheiben von 2 cm Dicke um gut 95 % und zwar bei beiden Lichtquellen. RUSS (1966) stellte bei Lichtmessungen im Innern von Äpfeln verschiedener Sorte Filterwirkungen fest, die im Durchschnitt bei 80–92 % lagen. PROKOPY (1968) kam bei ähnlichem Vorgehen bei Äpfeln von 6 cm Durchmesser auf eine Lichtreduktion von 95–98 %. Demnach ist die Apfelwicklerraupe im Kernhaus der Früchte nur einem Bruchteil der an der Oberfläche gemessenen Beleuchtungsstärken ausgesetzt.

Wir führten noch einige Versuche durch, wie weit geringe Lichtintensitäten bei der Diapauseinduktion wirksam sind. Der Versuchsraum ( $23^{\circ}\text{C}$ ) war indirekt mit regulierbaren Glühlampen beleuchtet und zwar täglich während 18 Stunden. Die frisch infizierten Äpfel wurden in einfacher Schicht in mit Glas bedeckten Schalen gehalten. Die Beleuchtungsstärken wurden an der Oberfläche der Früchte mit einem empfindlichen Gerät (Gossen Uva - Lux korrig.) gemessen. Bei 20 Lux erfolgte volle und bei 10 Lux weitgehende Weiterentwicklung. Auch bei 4 und 1 Lux entwickelten sich noch mehr als die Hälfte der Tiere, während bei ständiger Dunkelheit alle Tiere in Diapause gingen (vgl. Figur 2). Demnach liegt die Grenze der für die Diapauseinduktion erforderlichen Beleuchtungsstärke bei unserem Apfelwicklerstamm tiefer als bei *Laspeyresia molesta*, wo 32 Lux für diesen Prozess ausreichend waren, 11 Lux dagegen nicht mehr (DICKSON 1949). Im Freiland ändert die Beleuchtungsstärke während der Dämmerung sehr rasch. Deshalb ist die genaue Bestimmung der genannten Limite praktisch nicht sehr wichtig. Jedenfalls steht fest, dass die Apfelwicklerraupe sehr empfindlich auf geringe Beleuchtungsstärken reagiert. Demnach ist es richtig, wenn auch bei unserem Insekt die zivile Dämmerung, welche Beleuchtungsstärken von über 1–3 Lux einschliesst (DANILEVSKII 1961), zur astronomischen Tageslänge addiert wird, um eine gute Annäherung an die vom Insekt wahrgenommene Photoperiode zu erhalten.

#### 4. Beendigung der Diapause

Insekten in Diapause sind in ihrer Reaktionsbereitschaft auf höhere Temperaturen gehemmt oder gestoppt. Apfelwicklerraupen in Winterruhe können deshalb auch durch warme Herbsttemperaturen nicht zu unzeitiger Entwicklung gebracht werden. Es ist vor allem der Aufenthalt bei kühlen Temperaturen, also das « Wintererlebnis », das die Fähigkeit

der Insekten wiederherstellt, auf steigende Frühlingstemperaturen zu reagieren (LEES 1955). Auch beim Apfelwickler nimmt die Bereitschaft zur Weiterentwicklung während des Winters laufend zu. Dass dies tatsächlich auf dem Aufenthalt bei kühlen Temperaturen beruht, ist aus Versuchen von GEIER (1963) ersichtlich. Dabei scheinen allerdings auch die Art und Dauer der Vorperiode im Herbst von Bedeutung zu sein, indem hohe Herbsttemperaturen die Tiere für die Beendigung der Diapause im Winter besser konditionierten.

Neben dem Aufenthalt bei kühlen Temperaturen kann auch Langtag die Diapause von polyvoltinen Apfelwicklerraupen beenden. Solche Mechanismen galten als Ausnahme (DANILEVSKII 1961), wurden aber in der Folge unter anderem bei *Antheraea pernyi* (WILLIAMS & ADKISSON 1964), ferner bei *Antheraea polyphemus* und *Hyalophora cecropia* (MANSINGH & SMALLMAN 1967) nachgewiesen. RUSS (1966) konnte als erster zeigen, dass beim Apfelwickler Photoperioden, die im Sommer den Eintritt in die Diapause verhindern, im Herbst Diapausetiere zur Weiterentwicklung bringen. Diese Feststellung wurde von SHEL'DESHOVA (1967) und von HAYES, SCHECHTER & SULLIVAN (1968) bestätigt. Die Apfelwicklerraupen verbringen den Winter in einem Cocon unter Rindenschuppen und sind dort sicher sehr geringen Beleuchtungsstärken ausgesetzt. Jedenfalls erhielt RUSS mit seiner Apparatur in solchen Cocons keine Messwerte mehr, weshalb weitere Untersuchungen mit sehr empfindlichen Methoden interessant wären.

Um nun die beiden Mechanismen zur Beendigung der Diapause beim Apfelwickler zu vergleichen, legten wir den in Tabelle 4 wiedergegebenen Versuch mit unserem polyvoltinen Laboratoriumsstamm an. Neben der Zucht bei Langtag ( $23^{\circ}\text{C}$ , 18 Stunden) wurde eine Zucht durchgehend bei Kurztag gehalten (Regime B:  $23^{\circ}\text{C}$ , 15 Stunden). Nach 3 Monaten wurde dieses Material in 3 Gruppen aufgeteilt. Regime B blieb unter denselben Bedingungen. Regime C kam für weitere 3 Monate zu  $4^{\circ}\text{C}$  und vollständiger Dunkelheit und nachher zur Weiterentwicklung zurück zu  $23^{\circ}\text{C}$  und Kurztag. Regime D endlich wurde zu Langtag ( $23^{\circ}\text{C}$ , 18 Stunden) verbracht. Die Auswertung erfolgte bei A, C und D jeweils 30 Tage nach Beginn des Falterschlüpfens, bei B hingegen beim Abbruch des Versuchs. Trotz der für die Beendigung der Diapause ungünstigen Verhältnisse vermochten sich in B doch einige Tiere zu verpuppen, allerdings erst nach sehr langer Zeit. GEIER (1963) erhielt in ähnlichen Versuchen Falter bis 17 Monate nach Versuchsbeginn. Offenbar gelingt also einzelnen Individuen die langsame Weiterentwicklung auch unter ungünstigen Bedingungen. In unserem Versuch wirkten kühle Temperaturen (C) und Langtag (D) ähnlich auf die Beendigung der Diapause. In beiden Gruppen verblieben bei Versuchsende etwa 15 % der Tiere in Diapause. Die Schlüpfkurve der Falter war aber bei D konzentrierter als bei C. Die ersten Falter erschienen bei D 35 Tage nach Verbringen zu Langtag, der Ausflug setzte sich dann so massiv fort, dass nach weiteren 7 Tagen 50 % der

TABELLE 4

Beendigung der Diapause beim Laboratoriumsstamm durch kühle Temperaturen (C) einerseits und durch Langtag anderseits (D). Vergleich mit Nichtdiapauseentwicklung bei Langtag (A) und mit andauernder Einwirkung des diapauseinduzierenden Kurztags (B).

Regime (Temperatur in °C, Photoperiode in Std., ev. Dauer in Tagen)	Zahl Versuchstiere	Stand, Tage nach Versuchsbeginn	Falter, lebende Puppen %	Lebende Diapause-raupen %	Tote Raupen und Puppen %	Falterschlüpfen, Tage nach Verbringen in letzte Stufe	
						Beginn	50% der Tiere
A: 23°, 18 Std.	286	93	97,3	2,4	0,3		
B: 23°, 15 Std.	198	238	4,5	83,4	12,1		
C: 23°, 15 Std./ 93 Tage →   4°, 0 Std./ 90 Tage →   23°, 15 Std.	198	238	81,3	16,2	2,5	27	39
D: 23°, 15 Std./ 93 Tage →   23°, 18 Std.	192	154	76,5	15,1	8,4	35	42

Tiere geschlüpft waren, ein Verlauf wie wir ihn auch aus der diapausefreien Zucht bei Langtag (A) kennen. Bei C hingegen erschienen die ersten Falter schon 27 Tage nach Verbringen zu höheren Temperaturen. Der Schlüpferlauf war aber weniger regelmässig als bei D, was auf eine grössere individuelle Variabilität in der Reaktionsbereitschaft hinweist.

Auch andere Insektenarten, die ihre Diapause unter Langtageinfluss beenden, reagieren ebenfalls auf kühle Temperaturen. Bei *Antheraea polyphemus* und *Hyalophora cecropia* (MANSINGH & SMALLMAN 1967) sind beide Mechanismen wie beim Apfelwickler imstande, die Diapause vollständig zu lösen. Bei *Antheraea pernyi* (WILLIAMS & ADKISSON 1964) dagegen steht der Einfluss des Langtags im Vordergrund. Auch nach mehrmonatigem Aufenthalt der Diapausepuppen bei kühlen Temperaturen war das Schlüpfen der Falter bei der besonders wirk samen Kurztagdauer von 12 Stunden unbedeutend, bei anderen entwicklungshemmenden Photoperioden noch deutlich reduziert.

Im Freiland schlüpfen die Apfelwicklerfalter im Vorsommer über viele Wochen. Dies ist wesentlich bedingt durch die unterschiedlichen Überwinterungsorte, die mehr oder weniger Sonnenstrahlung ausgesetzt sind. Damit wird die für die Verpuppung und das Schlüpfen erforderliche Wärmemenge (Entwicklungsnullpunkt 10°C) früher oder später erreicht. Auch unter identischen Überwinterungsbedingungen, z.B. im beschatteten Insektarium ist die Schlüpfkurve aber breit und abweichend von einer Normalverteilung. Als Ursache für diese Streuung wurde naheliegenderweise vermutet, dass jene Raupen, die im Sommer früh in Diapause gehen, sich als erste verpuppen im folgenden Frühjahr. Es konnte aber mehrfach gezeigt werden, dass diesem Faktor nur sekundäre Bedeutung zukommt und dass er nicht genügt, um die breiten Schlüpfkurven im Frühjahr zu erklären (SAVARY & BAGGIOLINI 1955, JERMY 1967).

In früheren Versuchen (WILDBOLZ 1965) fanden wir, dass die Schlüpfkurve von Raupen, die im Februar oder März aus dem Freiland ins Laboratorium zu 23°C genommen wurden, ausgesprochen zweigipflig ist. Raupen, die während 15 Monaten bei 2°C gehalten worden waren, schlüpften dagegen in einer eingipfligen Kurve, die mit dem ersten Maximum der andern Proben übereinstimmte. Die ungewöhnlich lange Lagerung bei kühlen Temperaturen hatte einen viel konzentrierteren Ausflug zur Folge. GEIER (1963) stellte an Freilandmaterial fest, dass kurze Winter und damit kurze Einwirkung kühler Temperaturen die Variabilität der Schlüpfdaten erhöht.

Um nun den erwähnten ungewöhnlichen Schlüpfverlauf weiter zu untersuchen und gleichzeitig den Einfluss der natürlichen Überwinterungsbedingungen wie auch von Langtag auf Freilandmaterial zu prüfen, legten wir folgenden Versuch an: Vom Spätherbst (Mitte Oktober) bis zum Frühjahr (Anfang Mai) wurden Freilandraupen in 5 Serien gestaffelt ins Laboratorium genommen und zwar einerseits zu Langtag (23°C,

Fig. 3-7. — Beendigung der Diapause bei der Freilandherkunft Grabs unter dem Einfluss der kühlen Freilandtemperaturen und von Langtag.

In fünf gestaffelten Serien wurden die Raupen aus dem Freilandinsektarium ins Laboratorium ( $23^{\circ}\text{C}$ ) genommen und zwar einerseits zu Langtag (18 Stunden) und andererseits zu Kurztag (12 Stunden). Das Falterschlüpfen (F) wurde täglich registriert. Schwarze Säulen : Langtag. Weisse Säulen : Kurztag. Tage : Tage nach Versuchsbeginn.

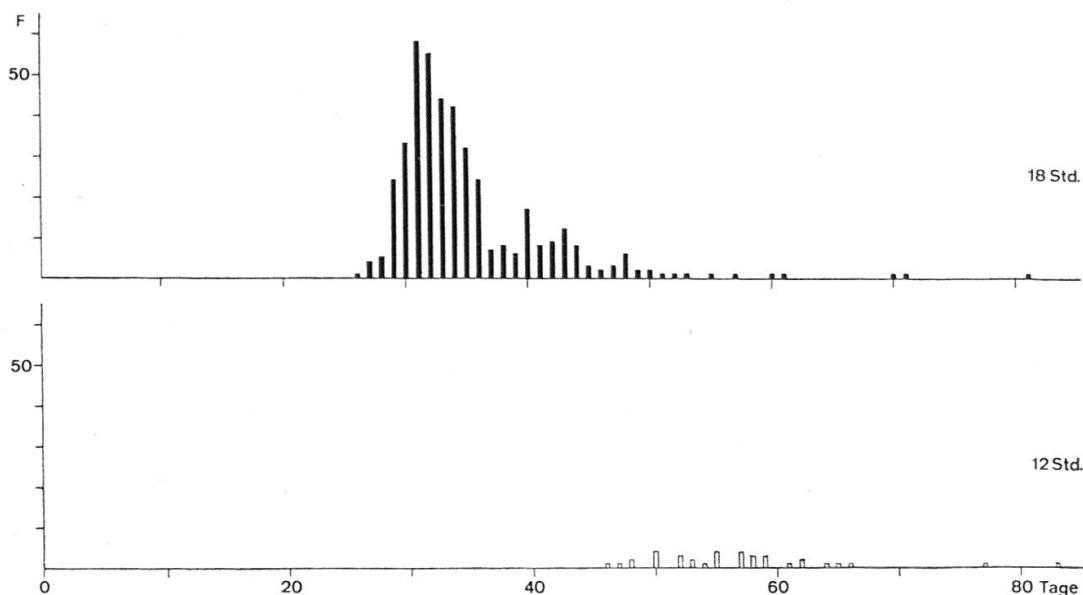


Fig. 3. — Serie II. Versuchsbeginn 14. Oktober 1967. Starkes Schlüpfen bei Langtag, wenige Falter bei Kurztag.

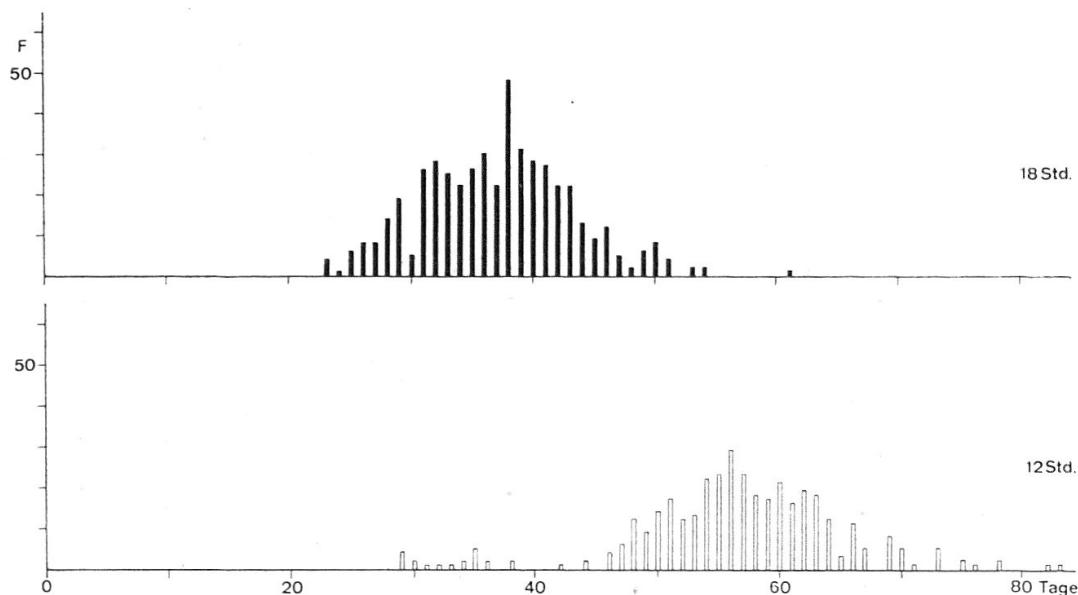


Fig. 4. — Serie II. Versuchsbeginn 16. Dezember 1967. Schlüpfen bei Kurztag verzögert und schwächer als bei Langtag.

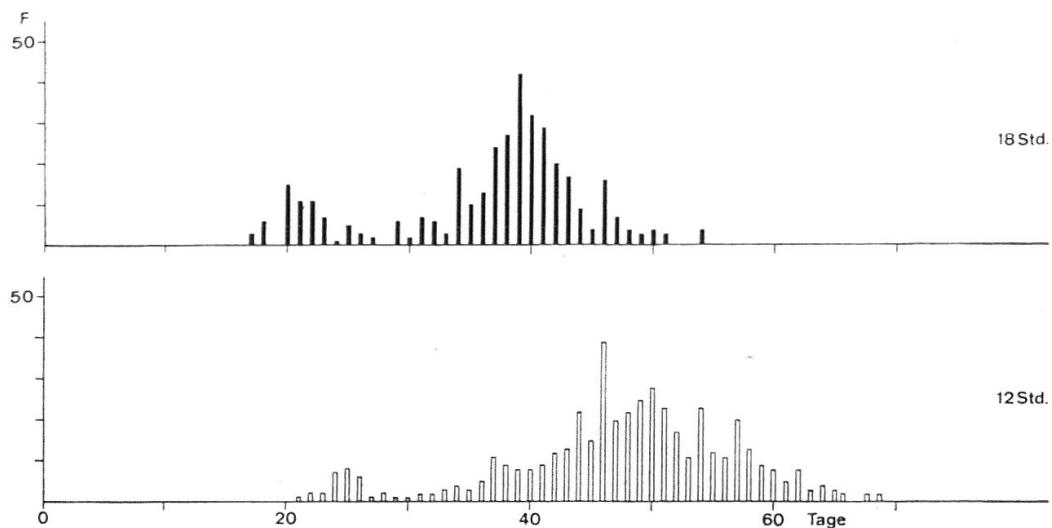


Fig. 5.—Serie III. Versuchsbeginn 31. Januar 1968. Unterschiede zwischen Langtag und Kurztag gering. Erstes schwaches Schlußfmaximum um Tag 20 nach Versuchsbeginn, zweites starkes Maximum um Tag 40–50.

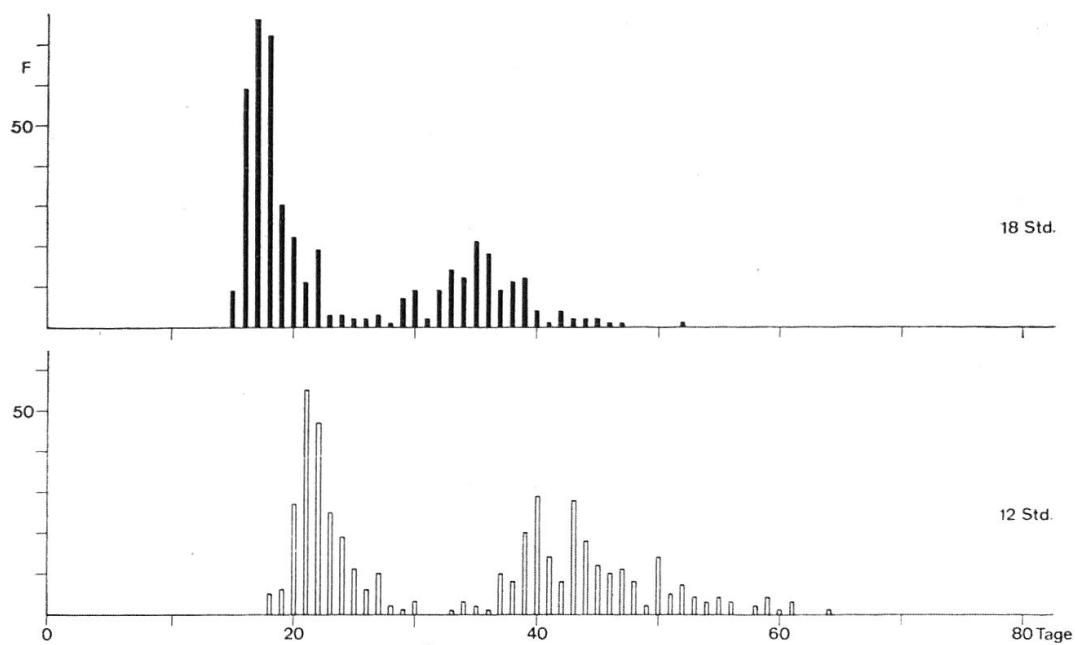


Fig. 6.—Serie IV. Versuchsbeginn 15. März 1968. Erstes stärkeres Schlußfmaximum um Tag 20 nach Versuchsbeginn, zweites schwächeres Maximum um Tag 40.

18 Stunden) und andererseits zu Kurztag ( $23^{\circ}\text{C}$ , 12 Stunden). In jeder Variante wurden gut 500 Raupen verwendet (Figuren 3–7). Die Mortalität lag mit 13–24 % wie gewohnt etwas höher als in Versuchen mit dem Laboratoriumsstamm.

In der ersten Serie (Figur 3), also vor Eintritt des Winters, war der Unterschied zwischen Langtag und Kurztag frappant. Bei Kurztag

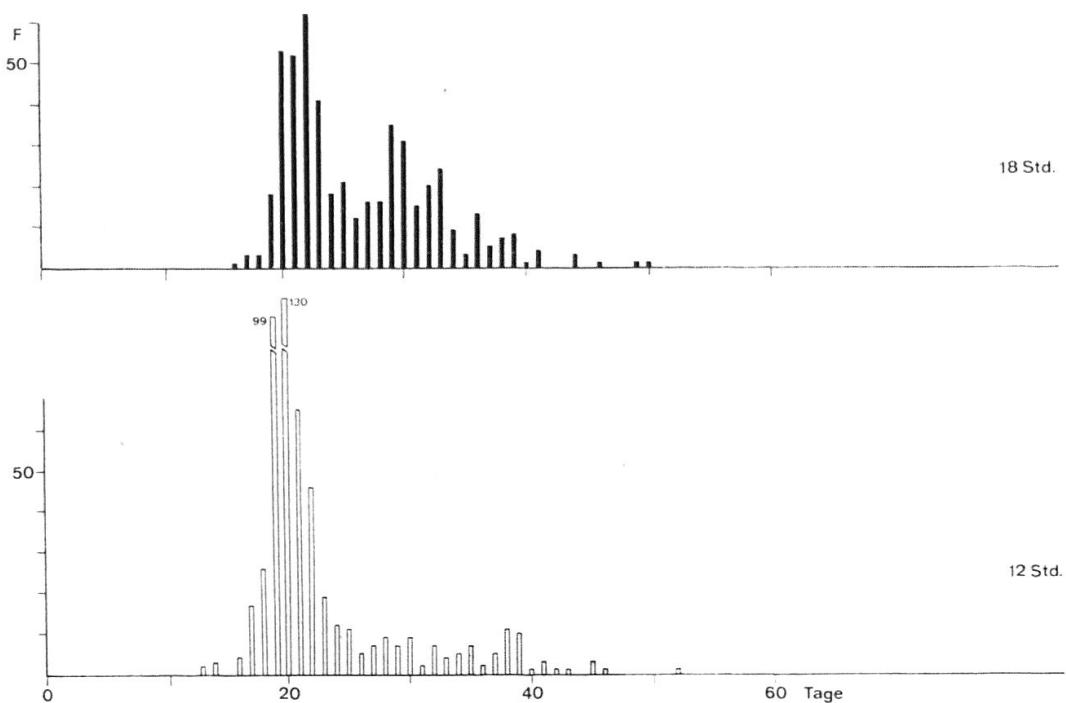


Fig. 7. — Serie V. Versuchsbeginn 1. Mai 1968. Schlüpfkurven eingipflig mit verzögertem Absinken.

erschienen relativ spät einige wenige Tiere (6 %), bei Langtag war der Schlüpfprozentsatz schon auf dem Maximalwert von etwa 80 % und zwar lag das Schlüpfmaximum zwischen dem 30. und 40. Tag nach Versuchsbeginn. In der zweiten Serie (Versuchsbeginn Mitte Dezember, Figur 4) schlüpften bei Kurztag schon 66 % der Versuchstiere, allerdings zum kleinen Teil gleichzeitig mit der Langtagsserie (Maximum zwischen Tag 30–40), zum grossen Teil verspätet zwischen Tag 50 bis 60. In der dritten Serie (Anfang Februar, Figur 5) fanden wir bei beiden Tageslängen ähnliche Verhältnisse : Ein Vormaximum um Tag 20 und ein Hauptmaximum um Tag 40. In der vierten Serie (Mitte März, Figur 6) lagen die beiden Maxima ähnlich wie in der vorigen Serie. Dagegen waren ihre Höhen verschoben. Auf den Hauptausflug um Tag 20 folgte ein Nachausflug um Tag 40. Es ist dies ein Bild, das weitgehend mit den früher publizierten Kurven von Anfang Februar 1964 übereinstimmt (WILDBOLZ 1965). In der fünften Serie endlich (Anfang Mai, Figur 7) war der Flugverlauf wieder regelmässiger. Nach einem raschen Anstieg zum Maximum um Tag 20 sank die Kurve langsam ab, was den für den Apfelwickler aus Freilandbeobachtungen bekannten, dort aber durch Temperaturschwankungen akzentuierten, assymetrischen Verlauf ergab.

Der geschilderte Versuch zeigt, dass unsere Freilandherkünfte im Herbst durch Langtag weitgehend aus der Diapause gelöst werden können. In Übereinstimmung mit den Resultaten von RUSS (1966) war

schon in der Mitte des Winters die Diapause durch die kühlen Temperaturen soweit beendet, dass Langtag keinen deutlichen zusätzlichen Effekt mehr ausübt. Es ist denkbar, dass in Gebieten mit milden Wintern einige Tiere mit unvollständig gelöster Diapause in den Frühling hineinkommen. Hier könnte der photoperiodische Prozess grössere Bedeutung haben, sofern tatsächlich genügend Licht in die Überwinterungsquartiere der Raupen dringt. Auch bei uns findet man hie und da überliegende Apfelwicklerraupen (höchstens 1-2 %, meist weniger), die nach der zweiten Überwinterung gleichzeitig mit den nur einmal überwinternden Tieren zu Faltern werden. Offenbar waren bei solchen Tieren im ersten Winter beide Mechanismen zur Beendigung der Diapause nicht ausreichend.

Im Abschnitt über Diapauseinduktion erwähnten wir, dass der Diapausebeginn im Freiland im Juli/August durch die Befunde im Laboratorium gut zu erklären ist. JERMY (1967) weist darauf hin, dass dagegen in warmen Gebieten mit frühem Flug der überwinternden Generation Fragen offen bleiben. Die Nachkommen der zuerst fliegenden Falter entwickeln sich noch unter Kurztagsbedingungen, verpuppen sich aber zum grossen Teil sofort, obwohl sie erwartungsgemäss in Diapause fallen sollten. Es ist naheliegend, einen wichtigen Grund dafür bei der Nahrungsbeschaffenheit (unreife Früchte) zu vermuten. Bei diesen polyvoltinen Populationen dürften aber auch Diapausetiere unter dem Einfluss der längeren Sommertage den Ruhezustand sofort beenden und sich weiter entwickeln.

Genetisch bedingte Diapause scheint dagegen, zumindestens kurz nach Diapausebeginn durch Langtag nicht beendet zu werden. Als wir Freilandherküfte auf ihren Anteil an obligatorischer Diapause verglichen (Tabelle 1), erfolgte die Raupenentwicklung in den Früchten bei 23°C und einer Photoperiode von 18 Stunden. Unter diesen Bedingungen blieb ein grosser Teil der ausgewachsenen Raupen in Diapause. Ähnliches gilt auch für die von SHEL'DESHOVA (1965) und JERMY (1967) bei Langtag durchgeföhrten Versuche. In diesem Zusammenhang muss aber auch unsere Versuchsserie erwähnt werden, bei der wir Diapause-raupen im Herbst aus dem Freiland ins Laboratorium nahmen. (Figur 3). Der gute Schlüpferfolg bei Langtag deutet darauf hin, dass hier auch Tiere mit obligatorischer Diapause durch die Photoperiode beeinflusst wurden. Die Vorgeschichte des Tiermaterials (Larvenentwicklung im Freiland, längere Diapausedauer) war allerdings wesentlich anders als in den vorher genannten Versuchen. Grössere Klarheit in diese Zusammenhänge zu bringen, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Die Art und Weise der Diapausebeendigung durch kühle Temperaturen, wie sie sich in den Schlüpfkurven der fünf Versuchsserien (Figuren 3-7) manifestiert, ist bemerkenswert. Dass der Prozentsatz der entwicklungswilligen Tiere im Laufe des Winters stieg und dass sich die zur Entwicklung notwendige Summe der effektiven Temperatur senkte

(rascheres Schlüpfen), war zu erwarten. Die « Entwicklungsbremse » der Diapause wurde zunehmend gelöst. Vom absoluten Entwicklungsstop ging die Lösung über eine stark verzögerte Entwicklung zu voller Entwicklungsbereitschaft. Dieser Prozess verlief nun nicht kontinuierlich. Die Falter schlüpften in zwei deutlichen Maxima, wobei gegen den Frühling hin der Anteil des ersten Maximums ständig auf Kosten des zweiten zunahm. Am Ende des Winters war das zweite Maximum weitgehend verschwunden, doch blieb die individuelle Variabilität, die bis zum Überliegen führte, immer noch gross. In der Entwicklungsbereitschaft der Apfelwickleraue liessen sich demnach unter unsrern Versuchsbedingungen distinkte Stufen nachweisen: « vollständige » Hemmung durch Diapause, Teilhemmung (= zweite Schläpfmaximum) und « volle » Entwicklungsbereitschaft (= erstes Schläpfmaximum). Dass dieser Ablauf die Konsequenz physiologischer Vorgänge darstellt, ist klar. Ein besseres Verständnis ist von den in Gang befindlichen physiologischen und histologischen Untersuchungen an Diapause-raupen des Apfelwicklers zu erhoffen. (HAYES, SCHECHTER & SULLIVAN 1968, HANSEN & HARWOOD 1968.)

Bei der Beendigung der Diapause sind, wie bei der Induktion, verschiedene Mechanismen wirksam, welche sich ergänzen und ersetzen. Dies erhöht natürlich die Variabilität der Populationen. Damit besitzt das Tier die Möglichkeit, verschiedenartigen Umweltsituationen gerecht zu werden, was für ein Tier sehr wichtig ist, das unter so unterschiedlichen Bedingungen auftritt, wie sie zum Beispiel in Nordafrika, Mittel-europa und Skandinavien herrschen.

### Zusammenfassung

Seit 1963 wurden im Laboratorium Versuche über die Diapause von Apfelwicklern aus der Zentral- und Ostschweiz, aus Gebieten mit einer und einer partiellen zweiten Generation durchgeführt.

Auch unter optimalen Tageslängen (18 Std.) und Temperatur (23°C) entwickelten sich diese Herkünfte nur zu 40–60 % ohne Diapause weiter. Apfelwickler aus verschiedenen Höhenlagen (460–800 m ü.M.) verhielten sich gleichartig.

Durch fortgesetzte Auslese der entwicklungswilligen Tiere wurde nach 8 Generationen ein Laboratoriumsstamm selektiert, dessen Anteil an obligatorischer Diapause unter 5 % liegt. Reziproke Kreuzungen dieses Nichtdiapausestamms mit einer Freilandherkunft ergaben in der F<sub>1</sub>-Generation intermediäre Resultate, die jeweils näher bei den Müttern als bei den Vätern waren.

Die Induktion der fakultativen Diapause erfolgt weitgehend durch Kurztag. Optimale Weiterentwicklung fand bei 18 Stunden-Tag und weitgehend auch bei 17 Stunden statt. Photoperioden von 16 Stunden und weniger führten zu vollständiger Diapause. Dauerbelichtung ergab

je nach Temperatur recht unterschiedliche Resultate. Die Zunahme der Diapausetiere im Freiland von Ende Juni bis Anfang August wird durch diese Befunde gut erklärt. Es bestätigt sich auch, dass der Apfelwickler in bezug auf die für die photoperiodische Reaktion kritische Tageslänge wie für den Anteil an obligatorischer Diapause geographische Rassen besitzt.

Bei der photoperiodischen Reaktion übt die Temperatur einen gewissen Einfluss aus und zwar nur bei Tageslängen, die an sich nicht zu dominieren vermögen. Die kühle Temperatur von 17°C ergab bei Tageslängen von 17 und 24 Stunden mehr Diapause als höhere Temperaturen; bei andern Tageslängen waren keine Unterschiede vorhanden. Im Freiland ist aber die Temperatur wegen ihrer Wirkung auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Raupen entscheidend wichtig, ob eine partielle 2. Generation auftritt.

Sehr geringe Beleuchtungsstärken sind für die photoperiodische Induktion der Diapause genügend; Langtag von 10 Lux (an Fruchtoberfläche gemessen) war weitgehend, 4 und 1 Lux noch zu einem grossen Teil ausreichend. Im Fruchttinnern waren die Raupen dabei weit geringerer Beleuchtung ausgesetzt. Apfelfruchtfleisch von 1 cm Dicke reduzierte die Lichtmenge um etwa 90 %, solches von 2 cm Dicke um etwa 95 %.

Es konnte bestätigt werden, dass die Diapause der Apfelwickler-raupe sowohl durch kühle Temperaturen als auch durch Langtag beendet wird. Bei Diapausetieren des Laboratoriumsstamms wirkte eine dreimonatige Lagerung bei 4°C ähnlich wie ein Verbringen zu Langtag von 18 Stunden. Bei Langtag ging der Ausflug allerdings konzentrierter vor sich als nach Aufenthalt bei kühlen Temperaturen.

Die Entwicklungsbereitschaft von Diapausetieren wird im Freiland unter dem Einfluss kühler Temperaturen zunehmend hergestellt. Langtag hatte nur zu Beginn des Winters einen deutlichen diapausebeenden Effekt. In Gebieten mit sehr milden Wintern könnte dieser Einfluss wichtiger sein. — In warmen Gegenden entwickeln sich die Raupen der 1. Generation unter diapauseinduzierenden Kurztagsbedingungen. Durch die längeren Sommertage dürften aber Diapausetiere rasch wieder zur Weiterentwicklung gebracht werden.

Wurden Raupen von Dezember bis Februar aus dem Freiland ins Laboratorium genommen, so hatte die Schlüpfkurve einen ungewöhnlichen zweigipfligen Verlauf. Im Laufe des Winters nahm der Anteil des ersten Maximums ständig zu, derjenige des zweiten entsprechend ab. Im Frühjahr war das zweite Maximum verschwunden, die Schlüpfkurve blieb aber asymmetrisch mit steilem Anstieg und verzögertem Absinken. Demnach wurde die Diapause unter dem Einfluss kühler Temperaturen nicht allmählich, sondern mindestens in zwei deutlich unterschiedenen Schritten beendet. Aus « vollständiger » Diapause scheinen die Tiere über einen Zustand partieller Hemmung zu « völliger » Entwicklungsbereitschaft überzugehen.

### Summary

Investigations on the diapause of codling moths from central and eastern Switzerland, regions with one and a partial second generation, were carried out since 1963. Even under optimal condition of daylength (18 hours) and temperature ( $23^{\circ}\text{C}$ .) only 40–60% of these insects developed without diapause. Material from different altitudes (460–800 metres a.s.l.) did not differ in this respect.

Continuous selection of non-diapause individuals during 8 generations resulted a laboratory strain with less than 5% of obligatory diapause. Reciprocal crosses of this strain with a field population produced a  $F_1$  generation with intermediate results more similar to the characteristics of the mothers than of the fathers.

The induction of facultative diapause is mainly under the influence of short photoperiods. Optimal non-diapause development took place under photoperiods of 18 hours and largely also of 17 hours. 16 hours and less ensued complete diapause. Continuous illumination gave quite different results according to temperature. The induction of diapause in the field reaching a maximum by the begin of August can be well explained by the observed photoperiodical reaction. Furthermore the existence of geographical races for this reaction and for the frequency of obligatory diapause could be confirmed.

Induction of diapause is only influenced by temperature under marginal photoperiods which are not dominating by themselves. With photoperiods of 17 and 24 hours and a cool temperature of  $17^{\circ}\text{C}$ . more diapause is produced than with 23 and  $28^{\circ}\text{C}$ . In the field however spring and summer temperatures by their influence on the rate of development of larvae are decisive whether a partial second generation arrives.

Low light intensities were sufficient for the photoperiodical reaction. Long days of 10 lux, measured at the surface of apples, were largely, and such of 4 and 1 lux to a great extent sufficient for this process. The larvae living in the core of apples were naturally exposed to much lower light intensities. Disks of 1 cm. apple flesh reduced the light for about 90%, such of 2 cm. for about 95%.

It could be confirmed that diapause of codling moth larvae may be ended by prolonged chilling and by long photoperiods. Diapausing larvae of the laboratory strain were similarly induced to pupate after a chilling period of 3 months at  $4^{\circ}\text{C}$ . and after transference to long days of 18 hours. However emergence was more concentrated in the latter case.

In the field diapausing larvae are progressively becoming ready to develop during late autumn and winter due to cool temperatures. Long photoperiods had only a terminating effect on diapause in the beginning of winter. In regions with very mild winters and incomplete effect of chilling this influence might be more important. — In warm regions

larvae of the first generation develop in spring under short day condition and may therefore fall in diapause, a process which could be reversed in the summer of the same year under the influence of long photoperiods.

When diapausing larvae were taken in mid winter from the field to the laboratory an unusual emergence curve with two peaks resulted. Later the experiment was started more the first peak gained in importance. In spring no second peak was left, the emergence curve remaining assymmetric with a prolonged descending branch. Termination of diapause under the influence of cool temperatures seems to be a process going on in at least two distinct steps, from 'complete' diapause to a stage of partial diapause and finally to 'full' ability to develop.

#### LITERATUR

- BOVEY, P., 1949. *Le Carpocapse des pommes, Enarmonia pomonella (L.), ravageur des abricots en Valais.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **22**, 137-172.  
 — 1966. *Tortricoidea*, in Balachowsky, A. S., *Entomologie appliquée à l'agriculture*. Masson, Paris, **2**, 456-893.
- DANILEVSKII, A. S., 1961. *Photoperiodism and seasonal development of insects*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London. 283 p. (translation 1965).
- DICKSON, R. C., 1949. *Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth*. Ann. ent. soc. America **42**, 511-537.
- DICKSON, R. C., BARNES, M. M. & TURZAN, C. L., 1952. *Continuous rearing of the codling moth*. J. econ. Ent. **45**, 66-72.
- GAMBARO, P., 1954. *L'importanza del fattore « alimentazione » nella determinazione della diapausa di Carpocapsa pomonella L.* Boll. Zool. **21**, 163-169.
- GEIER, P. W., 1964. *Wintering and spring emergence of codling moth, Cydia pomonella (L.) (Lepidoptera : Tortricidae)*, in *South-eastern Australia*. Aust. J. Zool. **2**, 431-451.
- GEOFFRION, R., 1966. *Dix années d'observations sur la diapause du Carpocapse dans la vallée de la Loire*. Phytoma, mars, 19-27.  
 — 1968. *Observations sur la deuxième génération du Carpocapse dans la vallée de la Loire*. Phytoma, juillet/août, 11-20.
- GRATWICK, M., 1964. *Laboratory rearing of the codling moth, Cydia pomonella (L.) for insecticidal tests*. (Manuscript, not published.) 11 p.
- HANSEN, L. D. & HARWOOD, R. F., 1968. *Comparison of diapause and nondiapause larvae of the codling moth, Carpocapsa pomonella*. Ann. Ent. Soc. America **61**, 1611-1617.
- 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.
- HAYES, D. K., SCHECHTER, M. S. & SULLIVAN, W. N., 1968. *A biochemical look at insect diapause*. Bull. ent. Soc. America **14**, 108-111.
- IVANCHICH-GAMBARO, P., 1958. *L'azione del fotoperiodismo sullo sviluppo larvale di Carpocapsa pomonella L.* Mem. Accad. Patav. **70**, 7 p.
- JERMY, T., 1967. *Experiments on the factors governing diapause in the codling moth, Cydia pomonella L. (Lepidoptera : Tortricidae)*. Acta phytopath. Academ. Scient. Hung. **2**, 49-60.
- LEES, A. D., 1955. *The physiology of diapause in arthropods*. Cambridge, Univ. Press. 151 p.

- MANI, E., 1968. *Biologische Untersuchungen an Pandemis heparana* (DEN. und SCHIFF.) unter besonderer Berücksichtigung der Faktoren, welche die Diapause induzieren und die Eiablage beeinflussen. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **40**, 145–203.
- MANSINGH, A. & SMALLMAN, B. N., 1967. Effect of photoperiod on the incidence and physiology of diapause in two Saturniids. J. Insect Physiol. **13**, 1147–1162.
- PROKOPY, R. J., 1968. Influence of photoperiod, temperature and food on initiation of diapause in the apple maggot. Canad. Ent. **100**, 318–329.
- PUTMAN, W. L., 1963. The codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) : A review with special reference to Ontario. Proc. Ent. Soc. Ontario. **93**, 22–59.
- RUSS, K., 1966. Der Einfluss der Photoperiodizität auf die Biologie des Apfelwicklers (*Carpocapsa pomonella* L.). Pflanzenschutz Ber. **33**, Sonderheft, 27–92.
- SAVARY, A. & BAGGIOLINI, M., 1955. Contribution à l'étude de la lutte contre le Carpo-capte des pommes et des poires (*Enarmonia pomonella* L.). Ann. agr. Suisse. **56**, 827–864.
- SCHNEIDER, F., 1957. Auftreten und Bekämpfung einiger Obstschädlinge in Syrien. Z. Pfl.krankh. Pfl.schutz. **64**, 613–619.
- SCHNEIDER, F., VOGEL, W. & WILDBOLZ, TH., 1957. Die Apfelwicklerprognose für das schweizerische Mittelland in den Jahren 1954–1957. Schweiz. Z. Obst-Weinbau, **66**, 410–414, 439–444.
- 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. Dokl. Akad. Nauk. SSSR **147**, 480–483 (russ.). Engl. transl. **145**, 1287–1289.
- 1965. Variabilité géographique de la réaction photopériodique et du développement saisonnier de *Laspeyresia pomonella* L. Akad. Nauk. SSSR, Tr. zool. Inst. **36**, 5–25 (russ.). Traduct. franç. CNRA, **514** bis. 23 pp.
- 1967. Ecological factors determining distribution of the codling moth *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) in the northern and southern hemispheres. Ent. Obozr. **46**, 583–605 (russ.). Engl. transl. in Ent. rev. **46**, 349–361.
- WILDBOLZ, TH., 1965. Über die Bedeutung der Temperatursumme und anderer Wittrungsdaten bei der Apfelwicklerprognose. Schweiz. Z. Obst-Weinbau. **101**, 572–579.
- WILLIAMS, C. M. & ADKISSON, P. L., 1964. Physiology of insect diapause. XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, *Antheraea pernyi*. Biol. Bull. **127**, 511–525.