

Zeitschrift:	Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society
Herausgeber:	Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band:	50 (1977)
Heft:	1-4
Artikel:	Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, <i>Zeiraphera diniana</i> Gn. (Lep., Tortricidae) : 1. Morpho- und biometrische Untersuchungen des Puppen- und Falterstadiums
Autor:	Valena, Karel
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-401842

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: 19.01.2026

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

Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep., Tortricidae): 1. Morpho- und biometrische Untersuchungen des Puppen- und Falterstadiums¹

KAREL VÁCLENA

Entomologisches Institut, ETH Zentrum, CH-8092 Zürich²

Studies of the dispersal of the larch bud-moth, Zeiraphera diniana Gn. (Lep. Tortricidae): 1. Morpho- and biometric studies of the pupal and adult stages – The variation in weight and length of the pupae and adults of *Z. diniana* as well as the variability in longevity, fecundity, and flight performance was studied in relation to the intensity of the larch defoliation during the recent outbreak 1972–1974 in the Engadine (Switzerland). All these characteristics are negatively correlated with defoliation intensity. In general their variation is greater in males than in females. Nevertheless at least 50% of the moth population is always able to fly more than 5000 m during six hours on a flight-mill in the laboratory. It is postulated that these moths are capable to leave defoliated areas of the size commonly found in the subalpine region.

Die periodischen Massenvermehrungen des Lärchenwicklers in den Alpen wurden eingehend untersucht; historische Meldungen der Forstdienste reichen bis 1850 zurück (COAZ, 1894; BOVEY, 1958; BALTENSWEILER, 1962) und die quantitativen Grundlagen der Lärchenwickleruntersuchungen wurden von AUER (1961, 1974) veröffentlicht.

Ausgehend von einer geringen Populationsdichte wächst die Bevölkerung im Laufe von 3 bis 4 Generationen um das 2000fache an und die Lärchen werden in 1 bis 3 Jahre dauernden Kulminationsphasen der Massenvermehrung sichtbar geschädigt. In diesem Zeitpunkt treten dichteabhängige Mortalitätsfaktoren auf, wie Antagonisten (Räuber, Parasitoide, Virus) (MARTIGNONI, 1957; BALTENSWEILER, 1958; AESCHLIMANN, 1969) ein verringertes Nahrungsangebot und die Reaktion der Lärche auf die Schädigung (GERIG, 1967; BENZ, 1974). Alle diese Faktoren zusammen bewirken den Zusammenbruch der Lärchenwicklerpopulation, so dass nach einer 3jährigen Regressionsphase der Zyklus von vorne beginnen kann. Innerhalb des Engadins scheint sich die Massenvermehrung ziemlich gesetzmässig zu entwickeln, indem die ersten Frass-Schäden stets in den reinen Lärchenaltholzbeständen in SE-Exposition auftreten und die Lärchen und Arven in NW-Exposition meist erst 1 bis 2 Jahre später kahlgefressen werden (BALTENSWEILER, 1962). Dieser auffällige Austausch von Arealen mit höchster Populationsdichte, wie sie durch die Intensität des Schadenbildes zum Ausdruck kommt, ist auch quantitativ mit dem Raupenzensus nachzuweisen. AUER (1961) bezeichnete die Populationsentwicklung in SE- und NW-Exposition als sog. Früh- resp. Spättypus. Unwillkürlich drängt sich die Frage auf, ob diese unterschiedliche Populationsent-

¹Beitrag Nr. 84 der Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers. Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds für die wissenschaftliche Forschung. Überarbeiteter Teil der Diss. Nr. 5603 durchgeführt an der Eidg. Technischen Hochschule (ETH), Zürich, unter der Leitung von Prof. Dr. V. Delucchi und Dr. W. Baltensweiler.

²Neue Adresse: Kirchgasse 9, CH-8907 Wetzwil.

wicklung auf lokalen Biotopeigenschaften beruhe oder ob die verzögerte Schädigung der Bestände in NW-Exposition durch Falterflug zustande komme. Eine Klärung dieser Frage ist nicht nur vom Standpunkt der Grundlagenforschung aus interessant, sondern für jede allfällige Bekämpfungsaktion innerhalb des Engadins von grösster Wichtigkeit.

Massenflüge von Lärchenwicklerfaltern in Jahren der Übervermehrung sind schon öfters aus den ostsibirischen Schadenarealen wie auch den Alpen beschrieben worden: ANDRIJASCHEV (1947) berichtet von einem Massenfund von Faltern auf dem Eis des ostsibirischen Meeres, mehr als 500 km von den nördlichsten Lärchenvorkommen entfernt. RAJGORODSKAJA & PLESCHANOV (1973) weisen auf eine windbedingte Migration längs der ostsibirischen Flüsse hin. ESCHERICH und BAER (1909) & BURMANN (1965) beobachteten einzelne Massenflüge in den Alpen und BALTENSWEILER & VON SALIS (1975) berichten über Massenfänge auf Alpenpässen und im schweizerischen Mittelland. Alle diese Arbeiten befassen sich mit der sogenannten Ferndispersion der Falter. Sie enthalten jedoch keinerlei Aussage über die Mechanismen die zur Ferndispersion führen. Im Rahmen der ökologischen Untersuchungen zur Erklärung des zyklischen Fluktuationstypus und im Hinblick auf eine Anwendung von Sexuallockstoffen zur Manipulation der Bevölkerungsbewegung von *Z. diniana* wurde die Aufgabe gestellt, die lokale Dispersion der Falter in Abhängigkeit der Schadenintensität zu prüfen. Untersuchungen von MAKSYMOW (1959), BENZ (1969) und ALTWEBEGG (1971) haben gezeigt, dass grüne Lärchennadeln für das normale Eiablageverhalten der Falter notwendig sind, während von Raupen befressene und dadurch gebräunte Nadeln das Verhalten stören. Es schien deshalb sinnvoll, die Schadenintensität des Bestandes, aus dem die Versuchstiere stammten, als massgebenden unabhängigen Parameter zu wählen.

Unter Schadenintensität versteht man jenen Prozentsatz der Lärchen-Nadelmasse, die durch die Raupen befressen und dadurch zum Welken und Verdorren gebracht wird. Die Schadenintensität ist somit ein Mass für die unmittelbare Reduktion der Nahrungsquantität. Wie bereits erwähnt führt aber ein Verlust von mehr als 50% der Assimilationsmasse zu einem sofortigen Wiederaustrieb und damit zu einer geringeren Nahrungssqualität im darauf folgenden Jahr. Diese dichteinduzierte Veränderung der Ernährungsbedingungen dürfte zweifellos auch die Leistungsfähigkeit der Falterpopulation beeinflussen. AESCHLIMANN (1973) charakterisierte diese Beziehung in verallgemeinernder Weise durch den sog. Gradationspunkt, indem das Jahr mit der höchsten Dichte während eines Populationszyklus (Kulminationsjahr) mit dem Wert Null und die folgenden Schadenjahre durch eine fortlaufende Numerierung gekennzeichnet werden.

Material und Methodik

HERKUNFT DES UNTERSUCHTEN MATERIALS

Für die Versuche während des Sommers 1973 und 1974 wurden Tiere verschiedener Herkunft verwendet. Die Standorte (Tab. 1, Abb. 1) wurden nach folgenden Kriterien ausgewählt:

UNTERSUCHUNGSGEBIET OBERENGADIN

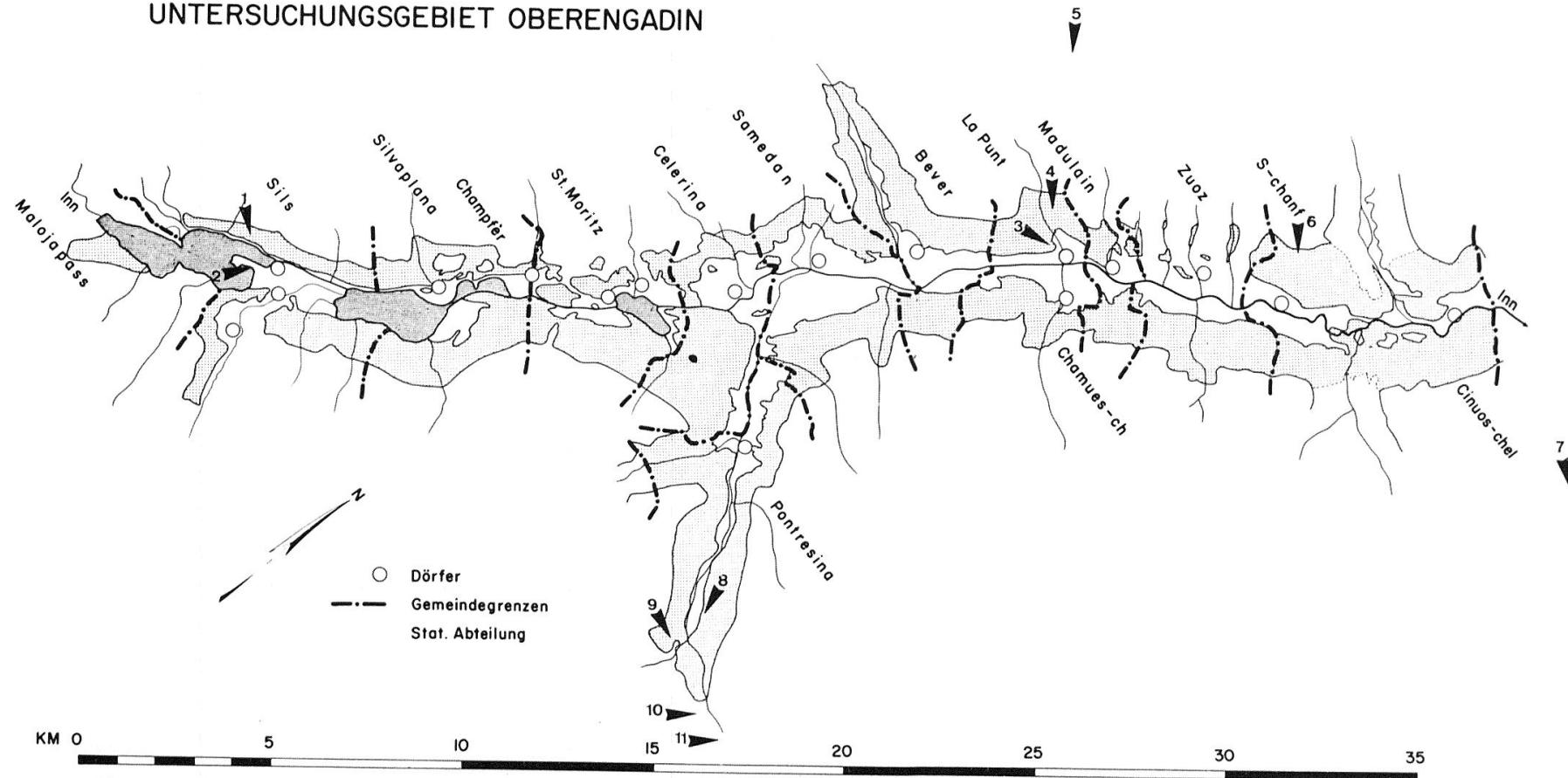


Abb. 1: Lage der Standorte im Untersuchungsgebiet Engadin-Albulatal (1 = Sils Schadenherd; 2 = Sils Chastè; 3 = Albula «braun»; 4 = Albula «grün»; 5 = Preda; 6 = God god; 7 = Zernez; 8 = Pontresina «grün»; 9 = Pontresina «braun»; 10 = Bernina «braun»; 11 = Bernina «grün»).

Tab. 1: Herkunft des Materials

Herkunft [*]	Exposition	m.ü.M.	Dichte von [**] Zeiraphera diniana im Untersuchungs- jahr L ₃ –L ₅ /kg	Jahr des ersten sichtbaren Schadens	Schadenintensität			Vegetationstyp
					Schaden- jahr 1	Schaden- jahr 2	Schaden- jahr 3	
Brienz (Albulatal)	S	1370	170	1973	5–10 %	40– 45 %	—	Lärchen-, Fichtenwald, Lä/Fi = 70/30 (<i>Piceetum montanum melicetosum</i>)
Zernez (UE)	NW	1530	800–1000	1972	0–15 %	75–100 %	—	Lärchenwald, Lä = 100 (<i>Rhodoreto Vaccinietum</i>)
Preda (Albulatal)	NW	1677	500– 600	1973	15–20 %	70 %	—	Lärchen-, Arvenwald, Lä/Ar = 70/30 (<i>Rhodoreto Vaccinietum cembretosum</i>)
Albula "braun" (OE)	SSE	1760	1000	1972	0–20 %	100 %	—	Lärchen-, Arvenwald, Lä/Ar = 80/20 (<i>Rhodoreto Vaccinietum</i>)
Pontresina "braun" (OE)	SW	1850	400– 500	1972	0–25 %	90–100 %	95 %	Lärchen-, Arvenwald, Lä/Ar = 60/40 (<i>Rhodoreto Vaccinietum</i>)
Pontresina "grün" (OE)	SW	1880	300– 400	1972	0–25 %	90–100 %	57 %	Lärchen-, Fichten-, Arvenwald, Lä/Fi/Ar = 60/20/20, (<i>Rhodoreto Vaccinietum</i>)
Albula "grün" (OE)	SSE	1920	200– 300	1971	5–10 %	50– 75 %	20 %	Lärchen-, Arvenwald, Lä/Ar = 90/10 (<i>Rhodoreto Vaccinietum</i>)
Bernina (OE)	NW	2050	700– 800	1973	5–10 %	80 %	—	Lärchen-, Arvenwald, Lä/Ar = 70/30 (<i>Rhodoreto Vaccinietum cembretosum</i>)
God god (OE)	SSE	2100	217	1972	5–10 %	10– 20 %	—	Lärchen-, Arvenwald, Lä/Ar = 60/40 (<i>Rhodoreto Vaccinietum cembretosum</i>)

[*] UE = Unterengadin, OE = Oberengadin, [**] nach Auer (1973, 1974), Werte abgerundet

- a) Höhenlage und Exposition des Standortes
- b) Schadenjahr
- c) Schadenintensität
- d) Vorliegen von Daten über den Raupenzensus und von Resultaten aus anderen ökologischen Untersuchungen (AUER, 1973, 1974; BALTENSWEILER, 1972, 1973, 1974).

METHODIK

Bei Auftreten der ersten sich abseilenden L₅ wurde das Raupenmaterial durch Schütteln der Lärchenzweige gesammelt. Ein erster Teil dieser Raupen wurde im Labor bei 21 °C, 75% rLF und 17 h Photophase bis zum Schlüpfen der Falter weitergezüchtet, um die Puppenmortalität nach Herkunft zu erfassen. Ein zweiter Teil wurde in Schlüpfkäfige unter Freilandbedingungen gebracht, um den Verlauf des Falterschlüpfens zu verfolgen. Die gezüchteten Falter aus dem Labor und aus den Schlüpfkäfigen wurden dann auf Fekundität, Lebensdauer und Flugleistung untersucht.

Für die Laborzuchten wurden perforierte Plastikschachteln (15x7x2,5 cm) verwendet, die 20 bis 30 L₅ mit frischen Lärchenzweigen von den Herkunftsorten der Tiere enthielten. Die Kontrolle der geschlüpften Falter erfolgte täglich, beim Erscheinen der ersten Falter wurden die Puppen gewogen und einzeln weitergezüchtet.

Als Schlüpfkäfig im Freiland diente ein 50x50x50 cm grosses, auf dem Boden stehendes Drahtgestell, das mit feiner Gaze überzogen wurde (VON SALIS, 1973). Die eingekäfigten Raupen erhielten als Nahrung Lärchenzweige von den entsprechenden Herkunftsorten.

Für die Ermittlung der Fekundität und der Lebensdauer der Falter wurde jedes Pärchen in einem durchsichtigen Joghurtbecher (200 ml Inhalt) nach der Methode von MEYER (1969) gezüchtet. Die Eier wurden unter Löschkäppchenstreifen abgelegt. Nach dem Tod der Falter wurde die grösste Länge des Falters (Kopfvorderrand bis zur Flügelspitze) gemessen.

Für die Erfassung der Flugleistung wurde zwischen Flügelschlagfrequenz und Flugdistanz (inkl. Flugrhythmus) unterschieden. Die Flügelschlagfrequenz wurde mit einem Stroboskop gemessen. Dazu wurden 3 bis 6 Tage alte Falter am Kopf einer Insektenadel mit Leim fixiert. Die Fixierung gelang am besten, wenn die Falter vorher während 5 bis 10 Minuten einer Temperatur von 2 °C ausgesetzt waren. Um eine möglichst exakte Messung der Flügelschlagfrequenz zu erreichen, liess man die Falter vor der Messung ca. 3 Minuten «fliegen». Nach der Messung der Flügelschlagfrequenz wurden die Falter mit Hilfe einer Flugmühle auf Flugdistanz und Flugrhythmus geprüft. Die Flugmühle wurde nach BOLLER & REMUND (1973) gebaut und mit einer 40W Lichtröhre beleuchtet. Diese Versuche wurden bei 21 °C und 75% rLF durchgeführt.

Resultate

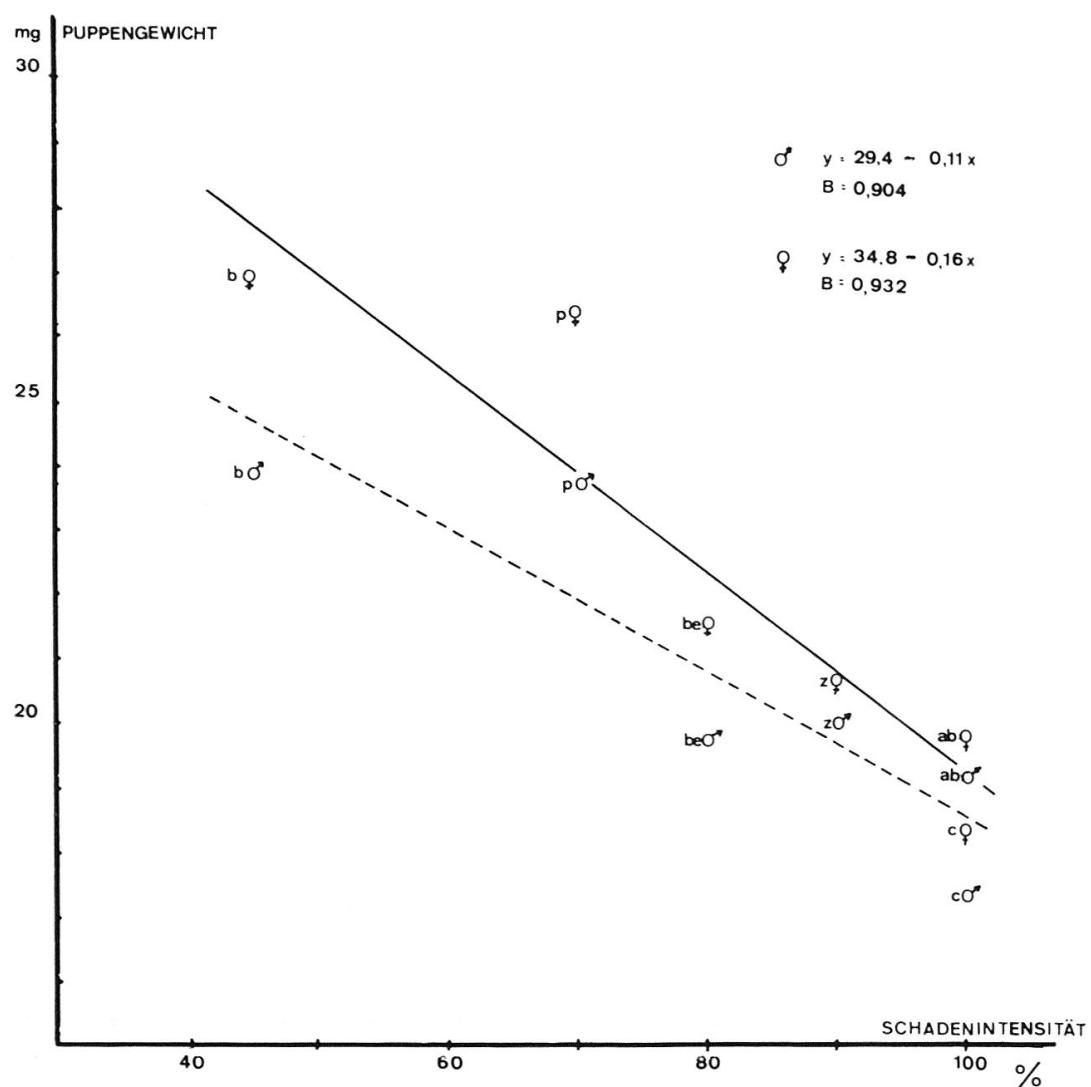
PUPPENGEWICHT

Die Puppen wurden 1 bis 4 Tage vor dem Falterschlüpfen gewogen und bei 21 °C und 75% rLF weiter gehalten.

Beziehung zwischen Puppengewicht und Schadenintensität

Für die Berechnung der Gewichtsabnahme der Puppen in Funktion der Schadenintensität dienten nur diejenigen Tiere, die sich in Falter umwandelten. Als Puppengewichte für die Schadenintensität = 0% gelten die Werte aus den Laborzuchten (Gruppe 1) von ALTWEGG (1971), GRAF (1974) und von SALIS (1974), für die Schadenintensität = 100% (Gruppe 5) diejenigen aus den

Abb. 2: Beziehung zwischen Schadenintensität und Puppengewicht des Lärchenwicklers (b - Brienz 1974, p - Preda 1974, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab - Albula «braun» 1973, c - Cinuos-chel 1973).



Tab. 2: Puppengewicht von *Zeiraphera diniana* in Funktion der Schadenintensität

Jahr und Gradations- punkt (*)	Herkunft (**)	Schaden- jahr	Schaden- intensität	N δ/♀	Puppengewicht in mg				Grup- pe P-Wert (***)
					♂ \bar{x}	♀ \bar{x}	♂+♀ \bar{x}	♂+♀ $\bar{s}_{\bar{x}}$	
1966	Laborzucht (v. Sa/is)	—	—	20/ 16	28,3 ± 0,4	32,8 ± 0,8	36	30,5 ± 2,3	*
1971	Laborzucht (Altweg)	—	—	74/ 74	27,3 ± 0,6	34,5 ± 1,0	148	30,9 ± 3,6	1
1972	Laborzucht (Graf)	—	—	120/111	26,6 ± 0,5	29,4 ± 0,7	231	28,0 ± 1,4	*
1959 (-4)	Sils Sch. (Gerig)	—	—	—	—	—	19	28,5 ± 2,5	
1960 (-3)	Sils Sch. (Gerig)	—	—	—	—	—	233	27,1 ± 0,1	2
1961 (-2)	Sils Sch. (Gerig)	—	—	—	—	—	69	25,0 ± 0,3	3
1962 (-1)	Sils Sch. (Gerig)	1	0–5 %	—	—	—	124	24,6 ± 2,9	
1973 (-1)	Brienz	1	5–10 %	17/ 40	23,6 ± 0,6	24,6 ± 0,6	57	24,1 ± 0,5	4
1974 (0)	Brienz	2	40–45 %	88/ 91	24,0 ± 0,4	26,8 ± 0,4	179	25,4 ± 1,4	
1974 (0)	Preda	2	70 %	80/ 80	23,3 ± 0,3	26,2 ± 0,4	160	25,1 ± 1,8	
1974 (0)	Bernina	2	80 %	75/ 78	19,7 ± 0,3	21,5 ± 0,4	153	20,6 ± 0,9	
1973 (0)	Zernez	2	75–100 %	19/ 38	19,9 ± 0,7	20,6 ± 0,5	57	20,3 ± 0,4	5
1963 (0)	Sils Sch. (Gerig)	2	100 %	—	—	—	232	16,9 ± 0,1	
1972 (0)	Sils Sch. (Benz)	2	100 %	—	—	—	357	16,2 ± 0,6	
1973 (0)	Albulia "braun"	2	100 %	68/ 45	19,4 ± 0,6	19,6 ± 0,8	113	19,5 ± 0,1	
1973 (0)	Cinuos-chel (Omlin)	2	100 %	37/ 40	17,3	18,2	77	17,8	*
1973 (+1)	Albulia "grün"	3	20 %	46/ 25	22,8 ± 1,1	28,5 ± 0,6	71	25,7 ± 2,9	6
1974 (+1)	Pontresina "grün"	3	50–65 %	30/ 47	18,5 ± 0,6	19,7 ± 0,4	77	19,1 ± 0,6	
1974 (+1)	Pontresina "braun"	3	90–100 %	48/ 58	17,0 ± 0,5	18,4 ± 0,5	106	17,7 ± 0,7	7

(*) nach Aeschlimann (1973), (**) Sils Sch. = Sils Schadenherd, (***) $p < 0,05$

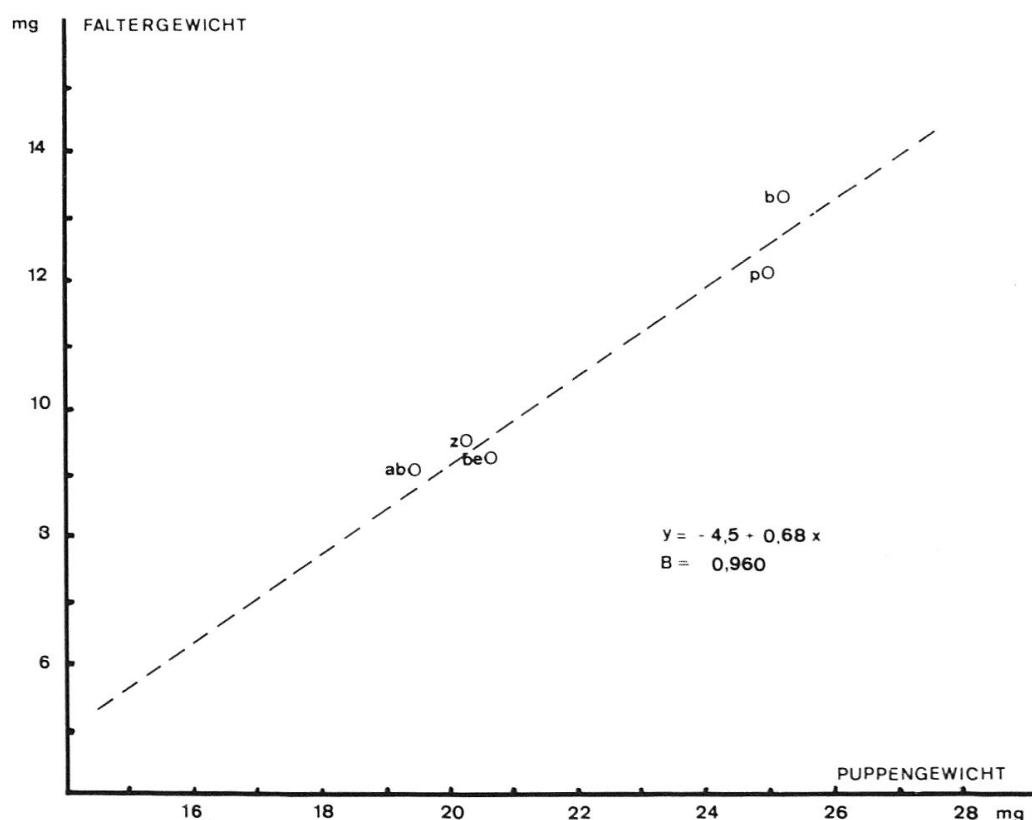
wichte zusammen, so ist der Gewichtsunterschied nach Geschlecht ($P<0,01$) statistisch gesichert.

Das Gewicht der Puppen ist mit der Schadenintensität negativ korreliert (Abb. 2). In den Gebieten mit 100%iger Schadenintensität nimmt das Puppengewicht im Vergleich zu jenem aus schadefreien Gebieten um 24,8% bei den Männchen (von 27,4 auf 20,6 mg) und um 31,2% bei den Weibchen (von 32,2 auf 22,1 mg) ab. Dieser Unterschied ist mit $P<0,01$ bei den Männchen und mit $P<0,001$ bei den Weibchen statistisch gesichert.

Beziehung zwischen Puppengewicht und Schadenjahr

Die Puppengewichte wurden nach Herkunft und Gradationspunkt (AESCHLIMANN, 1973) in 7 Gruppen zusammengefasst und mit dem T-Test gegeneinander verglichen (Tab. 2). In den Gruppen 6 und 7 wurde eine zusätzliche Trennung nach Schadenintensität vorgenommen.

Abb. 3: Beziehung zwischen Puppengewicht und Faltergewicht des Lärchenwicklers (b - Brienz 1974, p - Preda 1974, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab - Albula «braun» 1973).



Im allgemeinen nimmt das Puppengewicht schon während der Progressionsphase mit steigender Populationsdichte leicht ab (Gruppe 2: 27,8 mg; Gruppe 3: 25,0 mg). Zwischen den Puppen der 2. Gruppe (3 bis 4 Jahre vor dem Kulminationspunkt der Gradation) und denjenigen der 5. Gruppe (Kulminationspunkt) beträgt der Gewichtsunterschied 27,4% (27,8 gegenüber

20,2 mg). Das Puppengewicht nimmt nach dem Kulminationspunkt weiter ab (Gruppe 7, Pontresina, Schadenintensität mehr als 50%) und erreicht einen Durchschnittswert von nur 18,7 mg. Gegenüber dem Gewicht der Puppen der 2. Gruppe bedeutet dies eine Abnahme von 34,8%. Diese Unterschiede sind mit $P < 0,01$ und $P < 0,05$ statistisch gesichert. Ebenfalls besteht ein mit $P < 0,05$ statistisch gesicherter Unterschied zwischen den Puppengewichten der Laborzuchten (Gruppe 1) und denjenigen der Freilandtiere von Sils (Gruppe 2). Dies dürfte auf klimatische Einflüsse und eventuell auch auf den Bewegungsmangel der Laborraupen zurückzuführen sein.

FALTERGEWICHT

Die Falter wurden im Alter von 3 bis 7 Tagen gewogen. Es wurden die gleichen Tiere verwendet, die zur Untersuchung der Puppengewichte dienten.

Für die Bestimmung des Faltergewichtes wurden 1973 die Standorte Brienz, God god, Zernez und Albula, 1974 die Standorte Brienz, Preda und Pontresina berücksichtigt. Tendenzmässig wurde wie bei den Puppen (Abb. 2) eine Abnahme des Faltergewichtes mit zunehmender Schadenintensität nachgewiesen. Abb. 3 gibt die Beziehung zwischen Puppen- und Faltergewicht an. Es scheint, dass die aus den Arealen mit geringerer Schadenintensität stammenden Tiere eine relativ dicke Puppenhülle und ein höheres Meconiumgewicht aufweisen, als jene aus den Gebieten mit hoher Schadenintensität.

Im allgemeinen nimmt das Gewicht der Weibchen mit zunehmender Schadenintensität langsamer ab als dasjenige der Männchen. Die negativen Korrelationen lauten:

$$\text{Männchen: } y = 15,241 - 0,069 x \text{ (Korrelationskoeffizient} = 0,928) \text{ } P < 0,01$$

$$\text{Weibchen: } y = 14,580 - 0,042 x \text{ (Korrelationskoeffizient} = 0,912) \text{ } P < 0,01$$

Prozentuell betrachtet wurde im 2. Schadenjahr bei einer Schadenintensität von 100% eine Gewichtsabnahme von 45% (von 15,2 auf 8,3 mg) bei den Männchen und von 28,8% (von 14,6 auf 10,4 mg) bei den Weibchen registriert.

FLUGLEISTUNG

Während des Sommers 1973 und 1974 wurden Falter aus allen Standorten (Tab. 1) auf ihre Flugleistung untersucht. Nach der einschlägigen Literatur über den Insektenflug (CHADWICK, 1939; HOCKING, 1953; ATKINS, 1961; SMITH & FURNISS, 1966; KISHABA *et al.*, 1967; ROWLEY *et al.*, 1968; BORDEN & BENNETT, 1969; HARGROVE und CULLIS, 1972; BOLLER, 1972) unterscheidet man zwischen Flugdistanzleistung und Flügelschlagfrequenz.

Flugdistanz

Es wurden 10 Faltergruppen (7 bis 66 Falter pro Gruppe) verschiedener Herkunft mit Hilfe der Flugmühle untersucht. Das Alter der Falter variierte

Tab. 3: Flugdistanz der weiblichen und männlichen Lärchenwickler verschiedener Herkunft nach 6 und 24 Stunden Flugmühle

Jahr und Gradations- punkt (*)	Herkunft	Schaden- intensi- tät	N ♂/♀	Flugleistung in m								Flugdistanz nach 6h in % derjenigen nach 24h		Flugleistung in m (♂+♀) \bar{x}				
				♂ 6h \bar{x} ± $s_{\bar{x}}$		♂ 24 h \bar{x} ± $s_{\bar{x}}$		♀ 6h \bar{x} ± $s_{\bar{x}}$		♀ 24h \bar{x} ± $s_{\bar{x}}$		♂ ♂	♀ ♀					
1973 (-1)	Brienz	5 %	13/66	7210	±	1752	16529	±	3118	8573	±	685	17930	±	1311	43,6	66,0	17229,5
1973 (0)	God god	15 %	7/33	8385	±	1774	12560	±	3884	4766	±	817	13718	±	1549	66,8	34,7	13139,0
1974 (0)	Brienz	45 %	48/51	8963	±	915	18329	±	1538	12890	±	2074	24051	±	1728	48,9	53,6	12025,5
1974 (0)	Preda	70 %	40/40	8894	±	1330	19419	±	2005	13074	±	1845	27744	±	1826	45,8	47,2	23581,5
1974 (0)	Bernina	80 %	32/48	4455	±	820	7919	±	1022	7550	±	1316	14287	±	1297	56,4	52,8	11103,0
1973 (0)	Zernez	90 %	16/31	2431	±	762	6182	±	2011	6918	±	958	13531	±	1938	39,3	51,1	9856,5
1973 (0)	Albula braun 1.	100 %	49/47	3971	±	622	7434	±	1172	5031	±	476	8908	±	987	53,5	59,5	8171,0
1973 (0)	Albula "braun" 2.	100 %	23/24	5263	±	1046	10091	±	1758	4967	±	819	9883	±	1704	52,2	50,3	9987,0
1973 (+1)	Albula "grün"	20 %	14/25	6150	±	963	11922	±	3009	8425	±	1967	15180	±	2308	51,6	55,5	13558,0
1974 (+1)	Pontresina "grün"	63 %	10/26	4409	±	1007	10388	±	6141	7812	±	658	16729	±	1929	42,4	46,7	13558,0
1974 (+1)	Pontresina "braun"	95 %	22/38	2006	±	514	4184	±	1675	4558	±	793	10546	±	2005	48,0	43,2	7366,0

(*) nach Aeschlimann (1973)

Tab. 4: Flugdistanz von Lärchenwicklerfaltern (σ und φ) nach Herkünften in verschiedenen Schadenjahren

Jahr und Gradations- punkt (*)	Herkunft	Schaden- jahr	Schaden- intensi- tät	N / σ φ	σ			φ		
					50 %ige Flugdistanz m	Falter mit > 5000 m %	Falter mit > 10000 m %	50 %ige Flugdistanz m	Falter mit > 5000 m %	Falter mit > 10000 m %
1973 (-1)	Brienz	1	5 %	13/66	15500 ± 1500	100,0	100,0	16750 ± 1250	90,9	80,3
1973 (0)	God God	2	15 %	7/33	11250 ± 1250	75,0	71,4	12750 ± 2250	92,3	75,8
1974 (0)	Brienz	2	45 %	48/51	17000 ± 1000	84,0	73,0	22000 ± 2000	86,9	78,0
1974 (0)	Preda	2	70 %	40/40	18000 ± 2000	80,0	65,0	26500 ± 2500	95,5	80,0
1974 (0)	Bernina	2	80 %	32/48	4400 ± 600	45,9	56,2	12500 ± 1500	88,0	30,1
1973 (0)	Zernez	2	90 %	16/31	3100 ± 600	38,7	18,8	10375 ± 1620	78,7	54,8
1973 (0)	Albulia "braun" 1.	2	100 %	49/47	4410 ± 1200	46,7	22,5	7475 ± 1125	62,8	29,8
1973 (0)	Albulia "braun" 2.	2	100 %	23/24	8000 ± 1500	66,1	34,8	7750 ± 850	68,7	33,3
1973 (+1)	Albulia "grün"	3	20 %	14/25	7825 ± 1425	66,4	35,7	11875 ± 1780	82,4	56,0
1974 (+1)	Pontresina "grün"	3	60 %	10/25	5800 ± 1800	51,0	30,0	18000 ± 2000	80,8	69,2
1974 (+1)	Pontresina "braun"	3	95 %	22/38	950 ± 150	25,0	18,2	8000 ± 1000	59,5	21,1

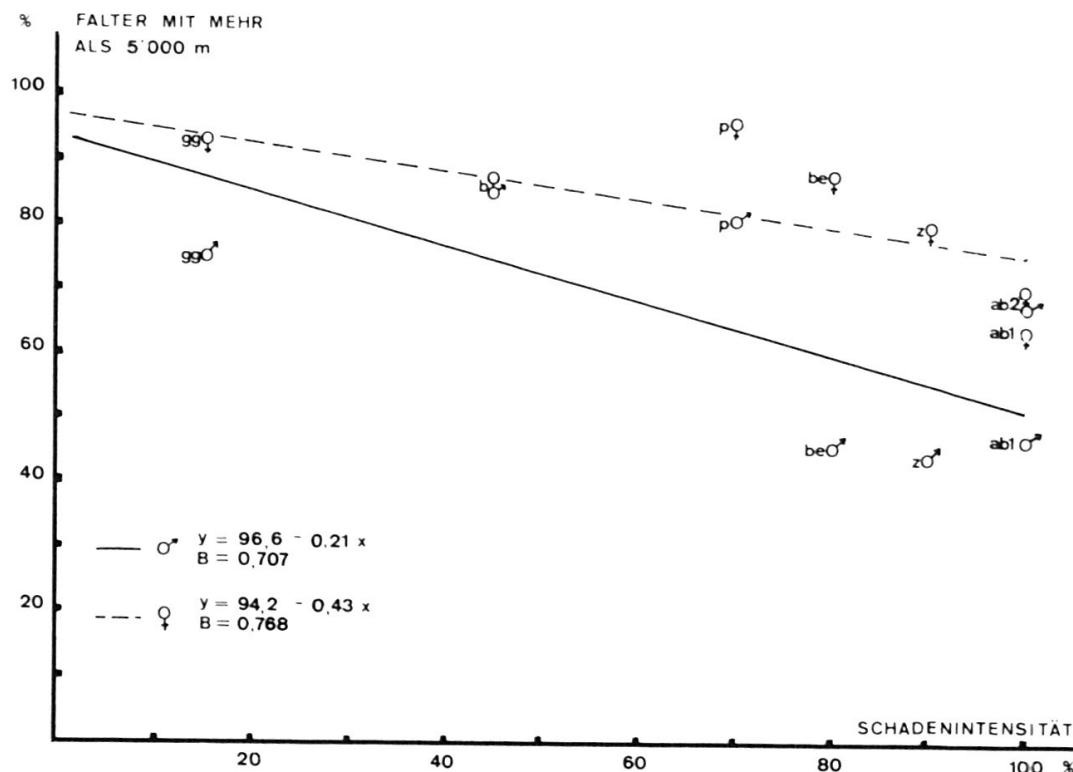
(*) nach Aeschlimann (1973)

schem Papier bestimmt. Die individuellen Flugleistungen wurden dabei in der Rangfolge vom kleinsten zum grössten Wert angeordnet und die entstehende Punkteschar durch 3 Kurven, eine maximale, eine mittlere und eine minimale, definiert. Die mittlere Flugleistung einer Gruppe von n Tieren (Tab. 4: 50%ige Flugdistanz) ist durch den Wert \bar{x} der mittleren Kurve und ihre Streuung durch die zugeordneten Werte auf der maximalen und der minimalen Kurve bestimmt. Zusätzlich wird die Flugleistung einer Gruppe durch den prozentuellen Anteil jener Tiere, die mehr als 5000 m, resp. 10000 m Distanz geflogen sind, charakterisiert.

a) Flugdistanz in Beziehung zu Schadenintensität und Puppengewicht

Die Beziehung zwischen der mittleren Flugleistung (Tab. 3) und der Schadenintensität im Kulminationspunkt der Gradation (Tab. 3: Jahr 0) kann durch die lineare Regression $y = 16\,112,45 - 49,85 x$ dargestellt werden. Diese Beziehung ist statistisch nicht gesichert. Wenn jedoch die Flugleistungen dieser Faltergruppen durch den Anteil jener Tiere, die mehr als 5000, resp. 10000 m geflogen sind, charakterisiert werden (Tab. 4; Fig. 4), werden folgende Ergebnisse deutlich:

Abb. 4: Prozentueller Anteil der Lärchenwicklerfalter (σ und φ) mit mehr als 5000 m Flugleistung aus Standorten mit verschiedener Schadenintensität (gg - God god 1973, b - Brienz 1974, p - Preda 1974, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab1 und ab2 - Albula «braun» 1 und 2 1973).



- je höher die Schadenintensität, umso kleiner ist der Anteil der Falter mit einer Flugleistung von mehr als 5000 m.
- die Flugleistung der Männchen sinkt mit zunehmender Schadenintensität viel stärker ab als jene der Weibchen.
- selbst bei einer maximalen Schadenintensität fliegen immer noch mehr als 50% der Falter weiter als 5000 m.

Nach REMUND & BOLLER (1975) spielt das Puppengewicht für die Flugdistanz eine entscheidende Rolle. Abb. 5 zeigt die Beziehung zwischen Puppengewicht und der mittleren Flugleistung einer Population (50% Schwellenwert, Tab. 2, 4). Die Korrelation von $r = 0,942$ weist auf eine lineare Beziehung zwischen Flugleistung und Puppengewicht hin.

Durch den Vergleich des prozentuellen Anteils der Falter, die mehr als 5000 m geflogen sind, mit dem Puppengewicht kann die Wirkung der Schadenintensität auf die Falterpopulation beurteilt werden. Abb. 6 zeigt sehr viel deutlicher als Abb. 4, dass das Gewicht der Männchen wesentlich empfindlicher als jenes der Weibchen auf die Schadenintensität reagiert. Die geringere Flugleistung der Männchen dürfte somit auf eine raschere Erschöpfung der Reserven zurückzuführen sein. Nur ein geringer Prozentsatz männlicher Falter aus leichten Puppen besitzt die Fähigkeit weiter als 5000 Meter zu fliegen. Bei den Weibchen sinkt dagegen der Prozentsatz nie unter 60%. Ein ähnliches Resultat ergibt sich auch aus dem Vergleich des prozentualen Anteils der Falter, die mehr als 10 000 Meter flogen, und dem Puppengewicht.

Um den Einfluss des Schadenjahres auf die Flugdistanz ermitteln zu können, wurden die Herkünfte nach Schadenjahr in zwei Gruppen eingeteilt (Tab. 4) und gegeneinander mit dem T-Test verglichen. In der ersten Gruppe wurden Populationen im zweiten Schadenjahr mit einer Schadenintensität von 15 bis 100%, in der zweiten Gruppe Herkünfte im dritten Schadenjahr mit einer Schadenintensität von über 50% zusammengefasst. Es konnte keine statistisch gesicherte Wirkung des Schadenjahres auf die Flugdistanz nachgewiesen werden.

b) Die Flugdistanz als Funktion der Versuchsdauer mit der Flugmühle

Die Flugleistungen von Männchen und Weibchen wurden auf der Flugmühle nach 6 und 24 Stunden gemessen (Tab. 3). Im allgemeinen zeigte sich, dass die Falter während der ersten 6 Stunden ca. 50% der gesamten Flugdistanz zurücklegten. Während der zweiten Flugperiode von der 6. bis zur 24. Stunde verkürzten sich die Flüge und die Ruhepausen wurden länger. Abb. 7 zeigt ein typisches Flugdiagramm eines Weibchens während 24 Stunden, indem ein an der Flugmühle angeschlossenes Registriergerät die geflogene Distanz in 10-Minuten-Intervallen aufzeichnete.

Weiter wurde festgestellt, dass mit zunehmender Schadenintensität die Flugleistung in der ersten Flugperiode (6 h) gegenüber der zweiten Periode (24 h) trendmäßig zunimmt (Tab. 3).

Tab. 5: Gewichtsabnahme der Lärchenwicklerfalter (σ und φ) nach einem Versuch von 24 Stunden mit der Flugmühle

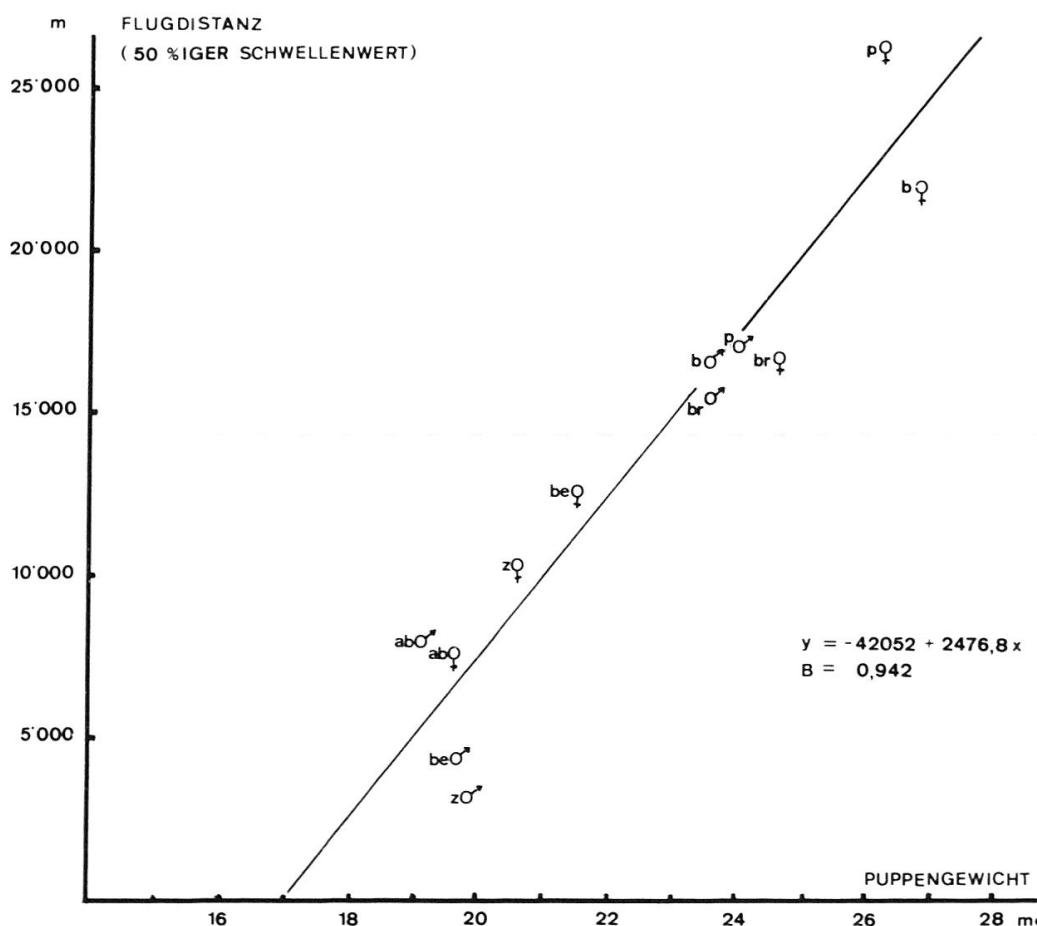
Jahr und Gradationspunkt (*)	Herkunft	Schaden- intensi- tät	Faltergewicht in mg																		
			$\sigma \sigma$						$\varphi \varphi$												
			N vor/nach dem Flug	\bar{x}	VDF (**)	\pm	$s_{\bar{x}}$	NDF (**)	\bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	Differenz in %	N vor/nach dem Flug	\bar{x}	VDF (**)	\pm	$s_{\bar{x}}$	NDF (**)	\bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$
1973 (-1)	Brienz	5 %	17/ 8	13,5	\pm	0,9		12,5	\pm	0,9		7,5	67/42	13,6	\pm	0,4	11,7	\pm	1,5		14 0
1973 (0)	God god	10 %	9/ 6	9,2	\pm	0,5		7,4	\pm	2,4		19,6	35/29	14,1	\pm	0 7	11,8	\pm	1 2		16 3
1973 (0)	Zernez	90 %	19/ 15	8,7	\pm	0,4		7,1	\pm	1,0		18,4	32/28	10,1	\pm	0,4	8,6	\pm	0 7		14 9
1973 (0)	Albula "braun" 1.	100 %	58/ 44	7,9	\pm	0,3		6,2	\pm	0,6		22,4	51/36	11,2	\pm	0,2	9,5	\pm	0,5		14 5
1973 (0)	Albula "braun" 2.	100 %	23/ 19	7,7	\pm	0,5		5,1	\pm	0,7		33,8	26/21	9,5	\pm	0,6	6,8	\pm	0,9		28 6
1973 (+1)	Albula "grün"	20 %	15/ 10	10,2	\pm	0,8		7,8	\pm	2,1		23,5	27/21	15,3	\pm	0,7	12,6	\pm	1,7		17,6
1973	Summe der Standorte		141/102	9,5	\pm	0,8		7,7	\pm	1,0		20,8	238/177	12,3	\pm	1,0	10,2	\pm	0,9		17,6

(*) nach Aeschlimann (1973), (**) VDF bzw. NDF = Faltergewicht vor bzw. nach einem Versuch von 24h mit der Flugmühle

c) Der Einfluss der Flugdistanz auf Gewicht, Fekundität und Lebensdauer der Falter

Es wurde vermutet, dass während des Fluges Energiereserven verbraucht werden und dieser Verbrauch sich negativ auf die Fekundität und Lebensdauer der Falter auswirkt. Um einen eventuellen Verlust der Energiereserven festzustellen, wurden Falter unmittelbar vor und nach der 24stündigen Flugleistung gewogen (Tab. 5). Bei den Männchen mit einem durchschnittlichen Körpergewicht von 9,5 mg wurde eine Gewichtsabnahme von 20,8%, bei den Weibchen mit einem durchschnittlichen Körpergewicht von 12,3 mg eine Gewichtsabnahme von 17,3% festgestellt. Das Gewicht nach 24stündiger Flugleistung ist aber gegenüber dem Gewicht vor dem Flug statistisch nicht signifikant verschieden.

Abb. 5: Flugleistung von Faltern in Abhängigkeit ihres Puppengewichtes (p - Preda 1974, b - Brienz 1974, br - Brienz 1973, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab - Albula «braun» 1973).



Nach 24stündiger Flugleistung wurden Falter paarweise nach der Methode von MEYER (1969) weiter gezüchtet und auf Eiablage und Lebensdauer geprüft (Tab. 6, 7). Im Vergleich mit den Laborresultaten von FLOROV (1943); MEYER (1969); ALTWEgg (1971) und GRAF (1974), die eine Fekundität von mehr als 100 Eier angeben, ist die bei den nicht geflogenen Kontrolltieren erreichte durchschnittliche Fekundität von 74 Eiern und die Fertilität von 92%

Tab. 6: Beziehung zwischen Flugleistung, Fekundität und Fertilität des Lärchenwicklers

Jahr und Gradationspunkt (*)	Herkunft	Schaden- intensi- tät	Fekundität									Differenz K-NDF						
			K (**)					NDF (**)										
			N ♀♀	Fertilität \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	Summe Eier \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	N ♀♀	Fertilität \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	Summe Eier \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	Fertilität	Summe Eier
1974 (0)	Brienz	45 %	34	97,9	\pm	8,5	106,1	\pm	8,9	16	68,4	\pm	9,7	72,1	\pm	8,7	30,0 %	32,0 %
1974 (0)	Preda	70 %	28	69,4	\pm	15,7	73,7	\pm	16,5	7	54,7	\pm	21,5	62,4	\pm	24,6	21,2 %	15,3 %
1974 (0)	Bernina	80 %	22	61,7	\pm	8,5	66,5	\pm	9,2	11	27,8	\pm	15,9	34,1	\pm	17,9	55,0 %	49,0 %
1974 (+1)	Pontresina "grün"	57 %	14	68,7	\pm	9,5	77,6	\pm	9,0	10	46,5	\pm	13,5	48,4	\pm	13,9	32,3 %	37,2 %
1974 (+1)	Pontresina "braun"	95 %	11	42,5	\pm	18,8	46,5	\pm	20,5	7	30,1	\pm	15,7	36,3	\pm	18,9	29,2 %	21,9 %
1974	Summe der Standorte		109	68,0	\pm	8,9	73,9	\pm	9,6	51	45,5	\pm	7,6	50,7	\pm	7,3	31,1 %	33,5 %

(*) nach Aeschlimann (1973), (**) K bzw. NDF = Kontrollgruppe und Falter nach 24stündigem Test auf der Flugmühle

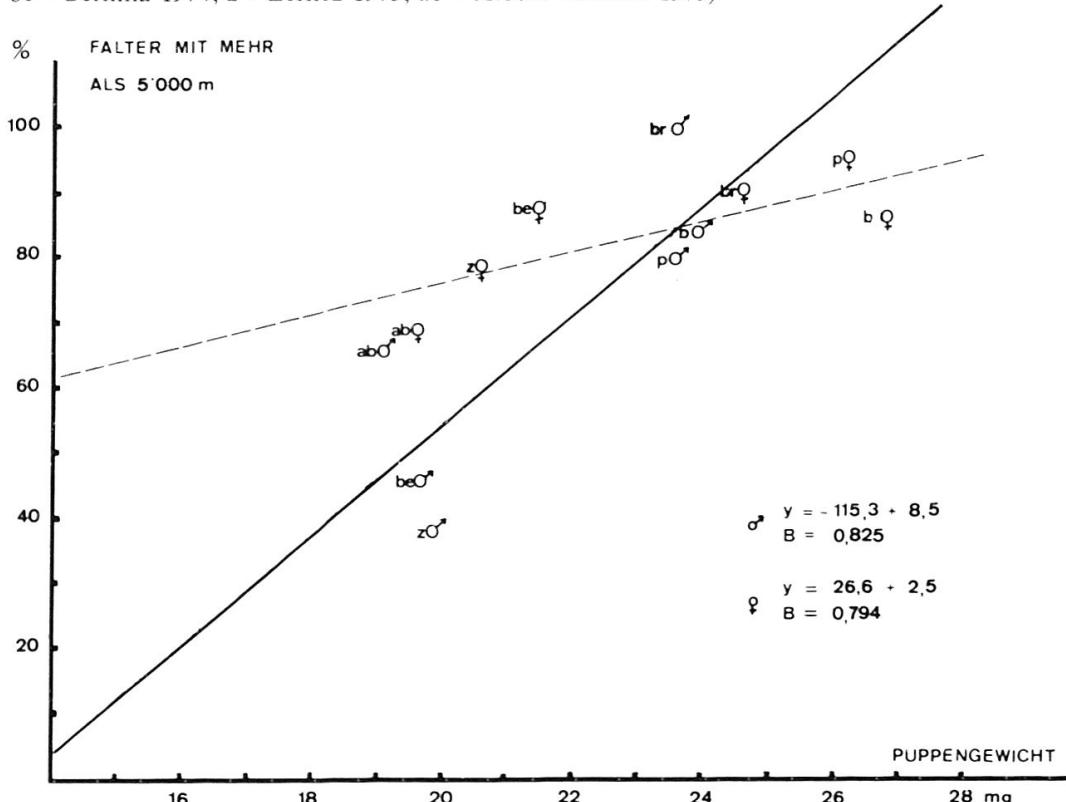
Tab. 7: Beziehung zwischen Flugleistung und Lebensdauer des Lärchenwicklers

Jahr und Gradations- punkt (*)	Herkunft	Schad- eninten- sität	Lebensdauer in Tagen								K-NDF Werte in %							
			N ♂♂ K/NDF	K (**) \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	NDF (**) \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	N ♀♀ K/NDF	K (**) \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	NDF (**) \bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	♂♂	♀♀
1974 (0)	Brienz	45 %	30/20	17,3	\pm	0,9	14,0	\pm	1,0	37/20	21,5	\pm	1,1	17,0	\pm	1,1	-19,9%	-21,9%
1974 (0)	Preda	70 %	37/20	20,0	\pm	0,8	16,6	\pm	1,1	39/20	18,9	\pm	0,9	16,8	\pm	1,1	-17,0%	-12,1%
1974 (0)	Bernina	80 %	42/11	19,2	\pm	0,9	24,5	\pm	0,9	28/24	18,1	\pm	0,8	22,7	\pm	1,2	+21,6%	+20,3%
1974 (+1)	Pontresina "grün"	57 %	14/ 7	15,4	\pm	0,9	16,6	\pm	1,1	19/16	19,7	\pm	1,0	15,6	\pm	1,0	+ 7,8%	-20,8%
1974 (+1)	Pontresina "braun"	95 %	24/14	20,0	\pm	0,8	19,9	\pm	1,0	20/20	19,7	\pm	0,7	22,7	\pm	0,8	- 0,5%	+15,2%
1974	Summe der Standorte		147/72	18,4	\pm	0,9	18,3	\pm	1,8	143/100	19,6	\pm	0,6	19,0	\pm	1,5	- 1,6%	- 3,9 %

(*) nach Aeschlimann (1973), (**) K bzw. NDF = Kontrollgruppe und Falter nach 24stündigem Test mit der Flugmühle

relativ niedrig, was auf den Einfluss der Gradationsphase (MAKSYMOW, 1959; WELLINGTON, 1960; GERIG, 1967; BALTENSWEILER, 1968; LEONARD, 1968; GRUYS, 1970) zurückzuführen ist. Weibchen weisen nach 24stündiger Flugleistung eine durchschnittliche Fekundität von 50,6 Eiern und eine Fertilität von 90% auf. Die Fekunditätsabnahme der geflogenen Weibchen betrug somit 31%. Die durchschnittliche Fekunditätsabnahme ist aber statistisch nicht signifikant.

Abb. 6: Beziehung zwischen dem prozentualen Anteil der Lärchenwicklerfalter (σ^{α} und φ) mit mehr als 5000 m Flugdistanz und dem Puppengewicht (p - Preda 1974, b - Brienz 1974, br - Brienz 1973, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab - Albula «braun» 1973).



Die durchschnittliche Lebensdauer der nicht geflogenen Kontrolltiere betrug 18,4 Tage bei den Männchen und 19,6 Tage bei den Weibchen. Nach 24stündiger Flugleistung weisen die Falter gegenüber den nicht geflogenen Tieren nur eine relativ geringe Abnahme der Lebensdauer von 1,6% bei den Männchen und 3,9% bei den Weibchen auf. Diese Abnahme ist bei beiden Geschlechtern nicht signifikant verschieden ($P < 0,15$).

Zusammenfassend kann angenommen werden, dass eine 24stündige Flugleistung (Durchschnitt für Männchen und Weibchen = 13 310 Meter \pm 3640 Meter) bei 21 °C und 75% rLF auf der Flugmühle keinen signifikanten Einfluss auf die physiologische Leistung des Falters bewirkt. Die nach 24 Stunden maximal geflogene Distanz betrug 44 601 m für ein Männchen und 55 000 m für ein Weibchen. Im allgemeinen lebten die Falter, die während der Flugversuche nicht ernährt wurden, 2-3 Tage. Bei 64 Männchen und 96 Weib-

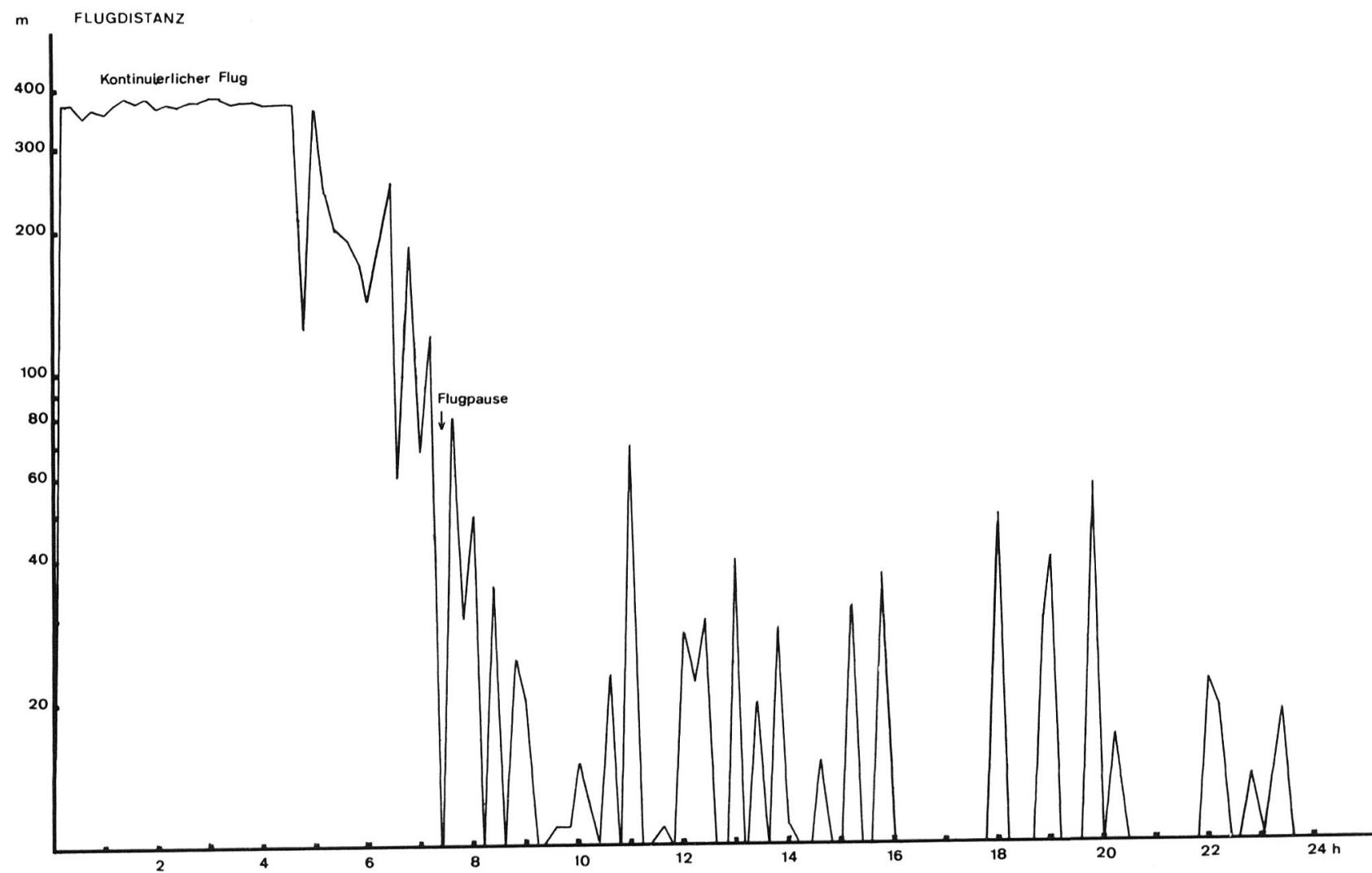


Abb. 7: Typisches Flugdiagramm eines Weibchens (Nr. 4, Brienz, 1973) während 24 Stunden (10-Minuten-Intervalle).

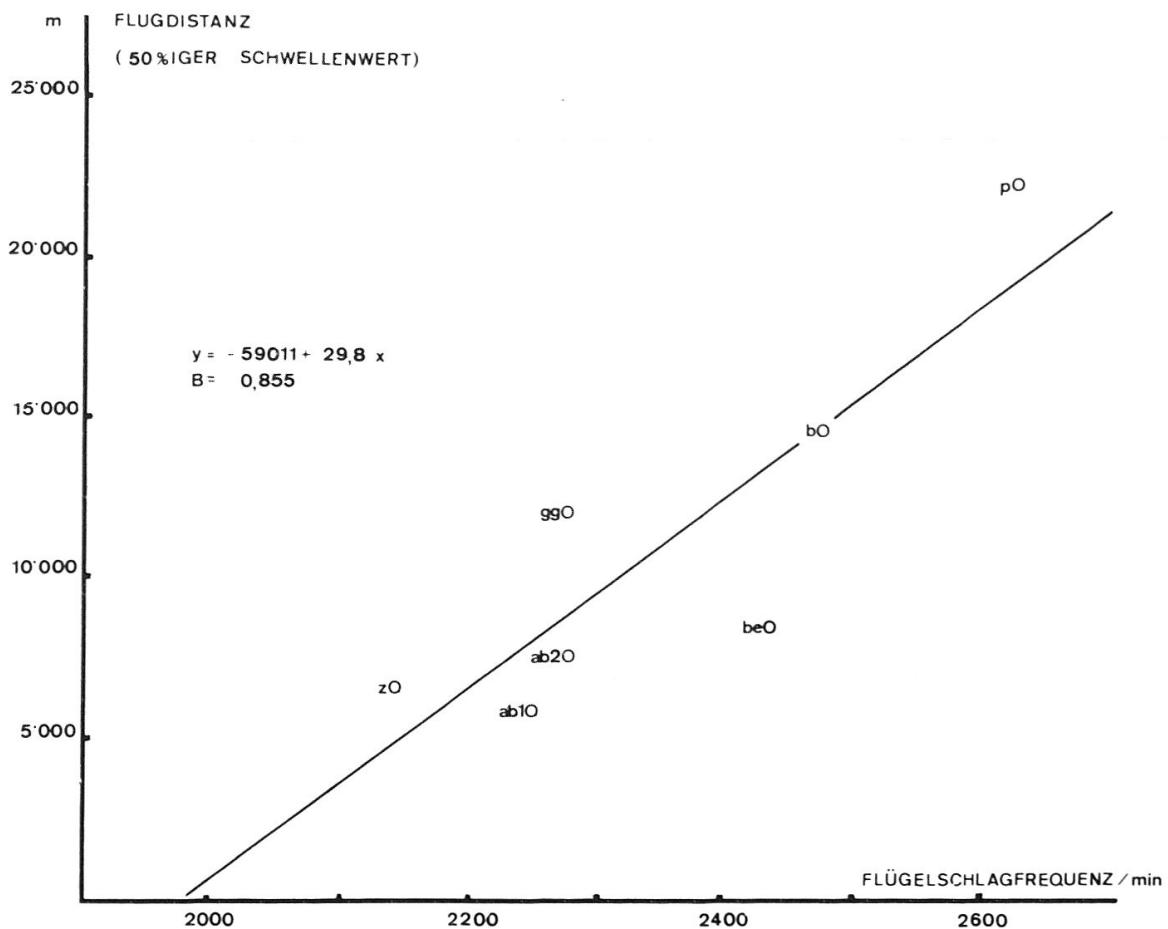
chen wurde die Flugleistung bis zum Tode der Tiere gemessen. Diese maximale Flugleistung betrug für ein Männchen 71 560 m und für ein Weibchen 86 732 m.

Flügelschlagfrequenz

Die Flügelschlagfrequenz wurde bei 3 bis 6 Tage alten Tieren unmittelbar vor dem Flug auf der Flugmühle nach der Methode von NACHTIGALL (1966) und YURKIEWICZ (1969) mit Hilfe eines Stroboskops geprüft.

Die Resultate der Beziehung zwischen Schadenintensität und Flügelschlagfrequenz einerseits sowie der Flügelschlagfrequenz und der Flugdistanz andererseits sind in Tab. 8 resp. Abb. 8 dargestellt. Es wurden nur die Populationen im 2. Schadenjahr mit einer Schadenintensität von 15 bis 100% berücksichtigt. Beide Beziehungen sind mit $P < 0,05$ statistisch gesichert. Die Flügelschlagfrequenz der beiden Geschlechter weist keine signifikante Differenz auf. Die mittlere Flügelschlagfrequenz pro Minute liegt bei 2353 Schlägen.

Abb. 8: Beziehung zwischen Flügelschlagfrequenz und Flugdistanz beim Lärchenwickler (p - Preda 1974, b - Brienz 1974, gg - God god 1973, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab1 und ab2 - Albula «braun» 1973).



Tab. 8: Beziehung zwischen Flügelschlagfrequenz und Schadenintensität beim Lärchenwicklerweibchen und -männchen

Jahr und Gradationspunkt (*)	Herkunft	Schaden- jahr	Schaden- intensität	N ♂ / ♀	Flügelschlagfrequenz / min								
					♂ \bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$	♀ \bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$			
1973 (-1)	Brienz	1	5 %	17/68	2460	±	53,36	2290	±	24,25	2375	±	85,00
1973 (0)	God god	2	15 %	9/36	2300	±	136,67	2240	±	60,00	2270	±	30,00
1974 (0)	Brienz	2	45 %	46/49	2350	±	45,70	2590	±	39,60	2470	±	120,00
1974 (0)	Preda	2	70 %	39/40	2620	±	57,60	2640	±	42,70	2630	±	10,00
1974 (0)	Bernina	2	80 %	25/48	2390	±	102,00	2480	±	59,18	2435	±	45,00
1973 (0)	Zernez	2	90 %	19/32	2060	±	78,00	2230	±	44,19	2145	±	85,00
1973 (0)	Albula "braun" 1.	2	100 %	58/51	2255	±	36,11	2250	±	38,51	2252	±	2,00
1973 (0)	Albula "braun" 2.	2	100 %	23/26	2340	±	70,89	2210	±	43,15	2275	±	65,00
1973 (+1)	Albula "grün"	3	20 %	15/27	2270	±	54,22	2170	±	46,19	2220	±	50,00
1974 (+1)	Pontresina "grün"	3	57 %	7/26	2270	±	158,75	2180	±	123,55	2225	±	45,00
1974 (+1)	Pontresina "braun"	3	95 %	11/31	2450	±	153,77	2480	±	88,01	2465	±	15,00

(*) nach Aeschlimann (1973)

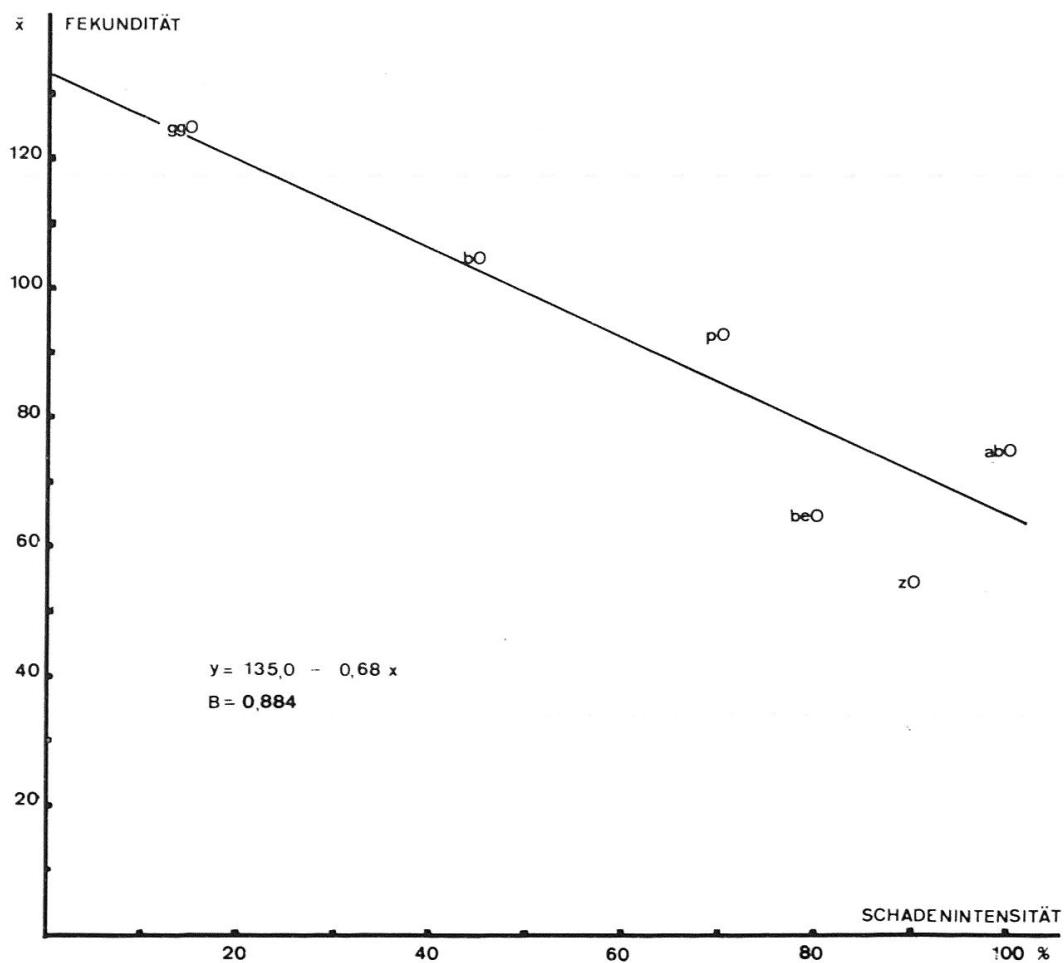
FEKUNDITÄT

Während des Sommers 1973 und 1974 wurde die Fekundität von Faltern aus allen in Tab. 1 aufgeführten Standorten untersucht. Für die Eiablage wurde die von MEYER (1969) beschriebene Methode benutzt. Die Versuche wurden bei 21 °C und 75% rLF durchgeführt.

Die Nahrungsgrundlage wirkt sich auf die Vitalität des Lärchenwicklers aus (BENZ, 1970, 1974). Bei wiederholtem Schaden (2 bis 3 Jahre) ändert sich die Nahrungsqualität durch die Abnahme des Proteingehaltes und die Erhöhung des Rohfasergehaltes der Lärchennadel. Um allfällige Auswirkungen einer verminderten Nahrungsqualität möglichst auszuschalten, wurden für die Berechnung der Regressionsgeraden nur diejenigen Falter von Populationen im Kulminationspunkt der Gradation berücksichtigt.

Die im Sommer 1973 und 1974 untersuchten Falter legten im Durchschnitt 86 Eier ab (Fertilität 90%; Tab. 9). FLOROV (1943), BENZ (1969), MEYER (1969), ALTWEGG (1971) und GRAF (1974) fanden dagegen in Laborzuchten eine etwas höhere mittlere Fekundität, was auf den Zeitpunkt der Gradations-

Abb. 9: Beziehung zwischen Schadenintensität und Fekundität des Lärchenwicklers (gg - God god 1973, b - Brienz 1974, p - Preda 1974, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab - Albula «braun» 1973).



Tab. 9: Fekundität und Lebensdauer von *Zeiraphera diniana* in Funktion der Schadenintensität und der Schadenjahre

Jahr und Gradations- punkt [*]	Herkunft	Schaden- jahr	Schaden- intensität	Fekundität						Lebensdauer in Tagen								
				N ♀♀	Summe Eier \bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$	Fertilität \bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$	N ♂♂	\bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$	N ♀♀	\bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$
1973 (-1)	Brienz	1	5 %	31	98,4	±	9,5	89,4	±	14,8	37	19,8	±	0,5	40	22,4	±	0,6
1973 (0)	God god	2	15 %	37	126,3	±	14,0	114,7	±	14,3	50	18,5	±	0,7	44	19,0	±	1,1
1974 (0)	Brienz	2	45 %	34	106,1	±	9,0	97,9	±	8,5	30	17,3	±	1,0	37	21,5	±	1,1
1974 (0)	Preda	2	70 %	28	93,7	±	16,5	69,4	±	15,7	37	20,0	±	0,8	39	18,9	±	0,9
1974 (0)	Bernina	2	80 %	22	66,5	±	9,3	61,7	±	8,6	42	19,2	±	0,8	28	18,1	±	0,9
1973 (0)	Zernez	2	90 %	20	57,4	±	12,0	50,8	±	10,7	39	14,6	±	0,5	38	15,1	±	0,7
1973 (0)	Albula "braun" 1.	2	100 %	49	82,9	±	9,3	77,1	±	10,9	99	13,9	±	0,5	66	15,4	±	0,7
1973 (0)	Albula "braun" 2.	2	100 %	42	70,0	±	5,3	67,3	±	5,7	54	17,0	±	0,6	59	16,7	±	0,6
1973 (+1)	Albula "grün"	3	20 %	47	105,2	±	9,4	97,1	±	10,7	65	17,9	±	0,7	65	16,3	±	0,6
1974 (+1)	Pontresina "grün"	3	57 %	14	77,0	±	9,0	68,7	±	9,5	14	15,4	±	0,8	19	19,7	±	1,0
1974 (+1)	Pontresina "braun"	3	95 %	11	46,5	±	20,5	42,5	±	18,8	24	20,0	±	0,8	20	19,8	±	0,8

[*] nach Aeschlimann (1973)

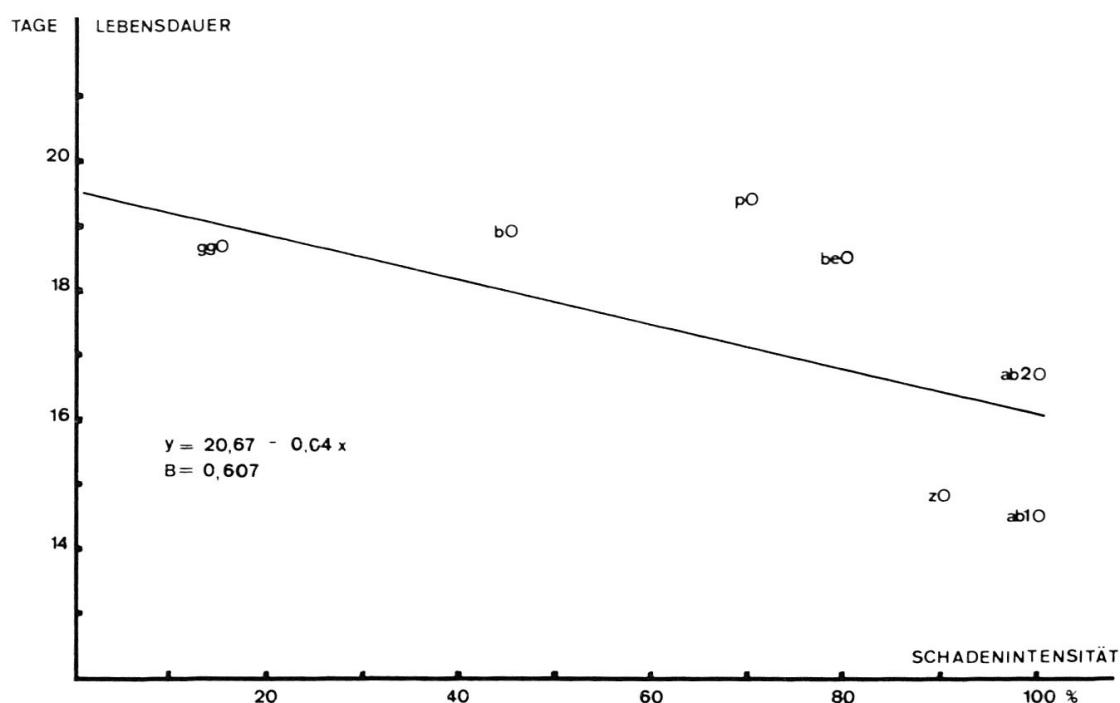
phase zurückgeführt werden kann (GERIG 1967, BALTENSWEILER, 1968). Die Korrelation zwischen Schadenintensität und Fekundität ist gut (Korrelationskoeffizient = 0,884). Die Regressionsgerade wird mit der Gleichung $y = 135,03 - 0,684 \times$ charakterisiert (Abb. 9). Die aus den Gebieten mit hoher Schadenintensität stammenden Falter legten signifikant ($P < 0,001$) weniger Eier als diejenigen Falter aus Gebieten mit niedriger Schadenintensität. Bei Faltern aus Gebieten mit 100% Schadenintensität (Fekundität 76 Eier) stellte man eine Fekunditätsabnahme von 40,7% gegenüber solchen aus Arealen mit nur 15% Schadenintensität (Fekundität 126 Eier) fest. Die allgemeine Fertilität betrug $89,6 \pm 2,7\%$.

Um den Einfluss des Schadenjahres auf die Fekundität ermitteln zu können, wurden die Populationen wieder in zwei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe enthält Standorte des 2. Schadenjahres mit einer Schadenintensität von 15 bis 100%. In der zweiten Gruppe sind Standorte des 3. Schadenjahres mit einer Schadenintensität von über 50% vertreten. Die Auswertung zeigte während der Kulminationsphase keinen statistisch gesicherten Einfluss der Schadenjahre auf die Fekundität ($P < 0,35$).

LEBENSDAUER

Es interessiert vor allem die Frage, ob die unterschiedliche Schadenintensität, bzw. verschiedene Schadenjahre die Lebensdauer der Falter beeinflussen könne. Auch dafür wurden Falter aus allen Standorten untersucht. Wie die

Abb. 10: Beziehung zwischen durchschnittlicher Lebensdauer des Lärchenwicklers (σ und φ) und Schadenintensität (gg - God god 1973, b - Brienz 1974, p - Preda 1974, be - Bernina 1974, z - Zernez 1973, ab1 und ab2 - Albula «braun» 1973).



Werte der Tab. 9 zeigen, leben die Weibchen etwas länger ($18,6 \pm 0,7$ Tage) als die Männchen ($17,3 \pm 0,7$ Tage). Dieser Unterschied ist aber statistisch nicht signifikant. Im Vergleich zu Laborzuchten (BENZ, 1970; GRAF, 1974; VON SALIS, 1974) sind diese Werte etwas niedriger, was analog zu den vorigen Fekunditätsuntersuchungen auf den Zeitpunkt der Gradationsphase zurückzuführen ist.

Bei der Beziehung zwischen Schadenintensität und Lebensdauer der Falter (Abb. 10) zeichnet sich folgende Tendenz ab: Tiere von Standorten mit hoher Schadenintensität leben signifikant weniger lang als solche aus Arealen mit niedriger Schadenintensität ($P < 0,05$).

Für die Korrelationsberechnung zwischen dem Puppengewicht und der Lebensdauer der Falter wurden Standorte im zweiten Schadenjahr mit einer Schadenintensität von 15–100% berücksichtigt. Die Regressionsgerade wird mit der Gleichung $y = 3,7 + 0,6 x$ charakterisiert. Der Korrelationskoeffizient beträgt 0,819. Allgemein darf aus den Resultaten geschlossen werden, dass das relativ hohe Puppengewicht der Individuen aus Standorten mit einer niedrigen Schadenintensität (weniger als 50%) die Lebensdauer der Falter begünstigt. Ein möglicher Einfluss der Anzahl der Schadenjahre auf die Lebensdauer der Falter aus Standorten mit 2 und 3 Schadenjahren (Schadenintensität mehr als 50%) ist statistisch nicht gesichert.

KÖRPERLÄNGE DES FALTERS

Im allgemeinen sind die Weibchen ($9,82 \pm 0,22$ mm) länger als die Männchen ($9,54 \pm 0,16$ mm) (Tab. 10). Dieser Unterschied ist aber statistisch nicht signifikant.

Analog zu den vorigen Untersuchungen wurde die Beziehung der Falterkörperlänge zur Schadenintensität analysiert ($y = 10,43 - 0,01 x$). Tendenzmässig weisen die Tiere aus den Gebieten mit einer hohen Schadenintensität eine geringere Körperlänge auf. Die lineare Regression lautet: $y = 6,75 + 0,13 x$ (Korrelationskoeffizient = 0,870). Mit zunehmender Schadenintensität nimmt das Puppengewicht und die Körperlänge der Imagines ab.

Tab. 10: Beziehung zwischen Körperlänge des Lärchenwicklers und Schadenintensität bzw. Schadenjahr

Jahr und Gradationspunkt [*]	Herkunft	Schadenjahr	Schaden- intensität	N ♂♂ / ♀♀	Falterkörperlänge in mm					
					♂♂ \bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$	♀♀ \bar{x}	±	$s_{\bar{x}}$
1973 (0)	God god	2	15 %	50 / 44	9,9	±	0,15	10,2	±	0,16
1974 (0)	Brienz	2	45 %	40 / 61	9,9	±	1,03	10,3	±	0,93
1974 (0)	Preda	2	70 %	40 / 40	9,5	±	0,89	9,9	±	0,92
1974 (0)	Bernina	2	80 %	43 / 30	9,2	±	0,88	9,6	±	1,17
1973 (0)	Albula "braun"	2	100 %	94 / 66	9,2	±	0,10	9,1	±	0,12
1974 (1)	Pontresina "grün"	3	57 %	19 / 20	8,9	±	0,71	9,0	±	1,07
1974 (1)	Pontresina "braun"	3	95 %	26 / 23	8,5	±	0,78	8,9	±	1,27

[*] nach Aeschlimann (1973)

Diskussion

Im Laufe eines Massenvermehrungszyklus verändert sich die Fekundität sehr stark. Mit 130–170 Eiern pro Weibchen ist sie während der Progressionsphase 3mal grösser als in der Regressionsphase (BALTENSWEILER, 1968). Die verringerte Fekundität in der Regressionsphase kann nach den heutigen Kenntnissen als Folge der durch Überbevölkerung qualitativ und quantitativ veränderten Nahrungsgrundlage aufgefasst werden (BENZ, 1974). Des weiteren zeigten Laborexperimente, dass eine optimale Eireifung und Eiablage nur in Gegenwart eines frischen, unbeschädigten Lärchenzweiges möglich ist (BENZ, 1969; ALTWEGG, 1971) und dass, im Wahlversuch, auf unbeschädigten Lärchenzweigen wesentlich mehr Eier abgelegt werden, als auf befressenen Zweigen mit braunen Nadeln (MAKSYMOV, 1969). Diese Ergebnisse können nur dann in populationsdynamischer Sicht gedeutet werden, falls nachgewiesen werden kann, dass Schadenerscheinungen im Freiland Leistung und Verhalten der Falter beeinflussen.

Während der letzten Massenvermehrung des Lärchenwicklers in Graubünden (1972–1974) war es möglich, Falterpopulationen aus Arealen verschiedener Schadenintensität in Bezug auf Gewicht, Grösse, Lebensdauer, Flugleistung und Fekundität gleichzeitig zu prüfen. Alle diese Eigenschaften werden durch die im Raupenstadium verursachte Schadenintensität in verschiedenem Masse beeinflusst. Aus Abb. 1 und 2 geht hervor, dass das Puppen- und Faltergewicht von der Schadenintensität in umgekehrter Weise beeinflusst wird, d. h. das Puppengewicht fällt von 25,4 mg bei ca. 45% Schaden auf 17,6 mg bei 100% Schaden (Tab. 2). Das Puppengewicht der Weibchen nimmt dabei langsamer ab als jenes der Männchen. Ähnlich wie das Puppengewicht nimmt auch die Körperlänge mit Zunahme der Schadenintensität ab (Tab. 10). Die mittlere Fekundität fällt von $126,3 \pm 14$ Eiern auf $57,4 \pm 12$ Eier bei 90 bis 100% Schadenintensität; diese Werte stimmen mit den Ergebnissen der Untersuchungen von BALTENSWEILER (1968), BENZ (1974) und VON SALIS (1974) recht gut überein.

Die Flugleistung der Falter, in m/h gemessen, soll nicht als absolute Distanzleistung interpretiert werden, sondern im relativen Sinne als Ausdruck der Vitalität der verschiedenen Populationen. Falter aus unbeschädigten Beständen fliegen mehr als 2mal so weit wie Falter aus stark beschädigten Wäldern, wobei die weiblichen Falter (mit 18 000 m/24 h) den männlichen (mit 15 000 m/24 h) etwas überlegen sind (Abb. 3, Tab. 4). Die deutlich reduzierte Vitalität der Falter aus Schadenarealen drückt sich auch im Anteil von Faltern aus, die eine Flugleistung von weniger als 10 000 m/24 h aufweisen; von Populationen aus beschädigten Gebieten fliegen 71% der Individuen weniger als 10 000 m, während nur 23% der Falter aus schwachgeschädigten Beständen diese Leistung nicht vollbringen (Tab. 4). Ebenso konnte gezeigt werden, dass die Flügelschlagfrequenz mit zunehmender Schadenintensität abnimmt (Abb. 6, Tab. 4). Anderseits wurde festgestellt, dass eine Flugleistung von 12 000 m/24 h keine signifikante Verringerung des Faltergewichtes, der Fekundität und der Lebensdauer bewirkt (Tab. 5, 6, 7). Die Mittelwerte der untersuchten Eigenschaften weisen bei niedriger Schadenintensität relativ grosse Streuung auf, diese werden aber umso kleiner je mehr sich die Schadenintensität kahl-

frass-ähnlichen Bedingungen nähert. Falterpopulationen, die hohe Schadenintensitäten überlebt haben, zeichnen sich demnach durch ziemlich gleichförmige, aber erniedrigte Leistungsfähigkeit aus.

Die Ergebnisse über die Flugleistung, die unter sehr künstlichen Bedingungen mit Hilfe einer Flugmühle gewonnen wurden, legen die Frage nahe, ob eine verringerte Vitalität, welche sich in einem grossen Anteil von Faltern mit geringer Flugleistung äussert, zu einer Erhöhung des lokalen Eipotentials beitrage. Darauf soll im 2. Teil dieses Artikels eingetreten werden.

LITERATUR

- AESCHLIMANN, J.P. 1969. Contribution à l'étude de trois espèces d'Eulophides (Hymenoptera, Chalcidoidea) parasites de la Tordeuse grise du mélèze, *Zeiraphera diniana* Guénée (Lep. Tortricidae) en Haute-Engadine. Entomophaga 14, 261-320.
- AESCHLIMANN, J.P. 1973. Efficacité des parasites eulophides de *Zeiraphera diniana*, Guénée (Lep. Tortricidae) en fonction de l'état de l'hôte. Entomophaga 18, 95-102.
- ALTWEGG, P. 1971. Ein semisynthetisches Nährmedium und Ersatzsubstrate für die Oviposition zur von der Jahreszeit unabhängigen Zucht des grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Gn.) (Lepidoptera, Tortricidae). Z. ang. Ent. 69: 135-170.
- ANDRIJASCHEV, A.P. 1947. Einiges über den Massenfund von Lärchenwicklerfaltern auf dem Eis des Ostsibirischen Meeres. Priroda 2, 1-6 (russisch).
- ATKINS, M.D. 1961. A study of the flight of the Douglas-fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. (Coleoptera: Scolytidae): III. Flight capacity. Canad. Ent. 93, 467-474.
- AUER, C. 1961. Ergebnisse zwöljfähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb.) im Oberengadin 1949-1958. Mitt. Schweiz. Anstl. forstl. Versuchsw. 37, 175-263.
- AUER, C. 1973. Ergebnisse der populationsstatistischen Untersuchungen über den grauen Lärchenwickler (*Zeiraphera diniana* Gn.). Interner Bericht für das Jahr 1972. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 76 Seiten (vervielfältigt).
- AUER, C. 1974. Ergebnisse der populationsstatistischen Untersuchungen über den grauen Lärchenwickler (*Zeiraphera diniana* Gn.). Interner Bericht für das Jahr 1973. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 77 Seiten (vervielfältigt).
- BALTENSWEILER, W. 1958. Zur Kenntnis der Parasiten des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb.) im Oberengadin. Ihre Biologie und Bedeutung während der Gradation von 1949-1958. Mitt. Schweiz. Anstl. forstl. Versuchsw. 34, 399-478.
- BALTENSWEILER, W. 1962. Die zyklische Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb.) (Lep. Tortricidae) in den Alpen. Abhandl. XI. Int. Kongr. Ent. Wien (1960), 2, 185-189.
- BALTENSWEILER, W. 1968. The cyclic population dynamics of the grey Larch Tortrix, *Zeiraphera diniana* Hübner (= *Semasia diniana* Guénée) (Lep.: Tortricidae). In: T.R.E. Southwood (ed.): Insect Abundance. The Royal Entomological Society, London, 88-97.
- BALTENSWEILER, W. 1972. Ökologie. Interner Bericht für das Jahr 1971. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 63 Seiten (vervielfältigt).
- BALTENSWEILER, W. 1973. Ökologie. Interner Bericht für das Jahr 1972. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 26 Seiten (vervielfältigt).
- BALTENSWEILER, W. 1974. Ökologie. Interner Bericht für das Jahr 1973. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 36 Seiten (vervielfältigt).
- BALTENSWEILER, W. & VON SALIS, G. 1975. Zur Dispersionsdynamik der Falter des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* Gn., Tortricidae). Z. ang. Ent. 77, 251-257.
- BENZ, G. 1969. Influence of mating, insemination, and other factors on oogenesis and oviposition in the moth *Zeiraphera diniana*. J. Insect Physiol. 15, 55-71.
- BENZ, G. 1970. Influence des stimuli externes sur la gaméto-génèse des insectes. Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique No. 189. Ed. du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 175-206.

- BENZ, G. 1974. Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guénée) (Lep. Tortricidae). Z. ang. Ent. 76, 196-228.
- BOLLER, E.F. 1972. Der Nachweis negativer Einflüsse von Markierungsverfahren auf die Kirschenfliege (*Rhagoletis cerasi*). Fruit fly news No. 1, IBP Working Group on Fruit Flies, 21 Seiten (vervielfältigt).
- BOLLER, E.F. & REMUND, U. 1973. The flight characteristics of the olive fly (*Dacus oleae* Gmel.) under various conditions observed in connection with the sterile insect release method in Greece. FAO Tech. Rep., 23 Seiten (vervielfältigt).
- BORDEN, J.J. & BENNETT, R.B. 1969. A continuously recording flight mill for investigating the effect of volatile substances on the flight of tethered insects. J. econ. Ent. 62, 782-785.
- BOVEY, P. 1958. Le problème de la Tordeuse grise du mélèze *Eucosma griseana* (Hübner) (Lep. Tortricidae) dans les forêts alpines. Abhandl. X. Int. Kongr. Ent. Montreal (1956), 4, 123-131.
- BURMANN, K. 1965. Beobachtungen über Massenflüge des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* Gn.). Anz. Schädlingsk. 38, 4-7.
- CHADWICK, L.E. 1939. A simple stroboscopic method for study of insect flight. Psyche 46, 1-8.
- COAZ, J. 1894. Über das Auftreten des Grauen Lärchenwicklers (*Steganoptycha pinicolana* Zell.) als Schädling in der Schweiz und den angrenzenden Staaten. Karl Stämpfli & Co., Bern, 21 Seiten.
- ESCHERICH, K. & BAER, W. 1909. Einiges über den «Grauen Lärchenwickler», *Steganoptycha diniana* Gn. (*pinicolana* Z.). Naturwiss. Z. f. Forst- und Landwirtschaft 7, 188-194.
- FLOROV, D.N. 1943. Der Lärchenwickler (*Steganoptycha diniana* Gn. *desertana* Caradja) in Ost-Sibirien. Interner Bericht des biol.-geogr. Inst. Ost-Sibirien, Irkutsk 3-4 (russisch).
- GERIG, L. 1967. Physiologische Untersuchungen am Grauen Lärchenwickler *Zeiraphera diniana* Gn. (= *Z. griseana* Hb.) während einer Periode der Massenvermehrung. Biometrische Untersuchungen und Messungen der Atmungsaktivität an Raupen und Puppen aus verschiedenen Biotopen. Z. ang. Ent. 59, 187-211.
- GRAF, E. 1974. Zur Biologie und Gradologie des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep. Tortricidae) im schweizerischen Mittelland. Teil I: Biotop und Populationsbewegung. Z. ang. Ent. 76, 233-251. Teil II: Lebenstafel und Ausbreitung. Z. ang. Ent. 76, 347-379.
- GRUYS, P. 1970. Growth in *Bupalus piniarius* (Lep. Geometridae) in relation to larval population density. I. The influence of some abiotic factors on growth. II. The effect of larval density. Verh. Res. Inst. Nat. Manag. 1, 127 pp.
- HARGROVE, J.P. & CULLIS, N.A. 1972. An automatic device for the study of tethered flight in insects. Bull. ent. Res. 61, 533-537.
- HOCKING, B. 1953. The intrinsic range and speed of flight of insects. Trans. R. ent. Soc. London 104, 223-345.
- KISHABA, A.N., HENNEBERRY, T.Y., HANCOCK, P.Y. & TOBA, H.H. 1967. Laboratory technique for studying flight of cabbage looper moths and the effects of age, sex, food, and TEPA and flight characteristics. J. econ. Ent. 60, 359-366.
- LEONARD, D.E. 1968. Effects of density of larvae on the biology of the Gypsy Moth, *Porthetria dispar*. Ent. exp. & appl. 11, 291-304.
- MAKSYMOW, J.K. 1959. Beitrag zur Biologie und Ökologie des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep. Tortricidae) im Engadin. Mitt. schweiz. Anstl. forstl. Versuchsw. 35, 277-315.
- MARTIGNONI, M.E. 1957. Contributo alla conoscenza di una granulosi di *Eucosma griseana* (Hübner) (Lep. Tortricidae) quale fattore limitante il pullulamento dell'insetto nella Engadina alta. Mem. Ist. svizzero di ricerche forestali 32, 371-418.
- MEYER, D. 1969. Der Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* (Gn.)) (Lep. Tortricidae). Rev. suisse Zool. 76, 93-141.
- NACHTIGALL, W. 1966. Die Kinematik der Schlagflügelbewegungen von Dipteren, methodischen und analytischen Grundlagen zur Biophysik des Insektenfluges. Z. vergl. Physiol. 52, 155-211.
- OMLIN, F. 1974. Der Faktor Nahrung und seine Bedeutung für den Lärchenwickler *Zeiraphera diniana* (Gn.). Interner Bericht für das Jahr 1973, Entomol. Inst. ETH, Zürich, 23 Seiten (vervielfältigt).
- RAJGORODSKAJA, I.A. & PLESCHANOV, A.S. 1973. Der Graue Lärchenwickler in den Wäldern Ost-Sibiriens. Fauna und Ökologie der Insekten in Ost-Sibirien und im Fernen Osten. Irkutsk 1973, 101-111 (russisch).
- REMUND, U. & BOLLER, E.F. 1975. Qualitätskontrolle bei Insekten: Messung von Flugparametern. Z. ang. Ent. 78, 113-126.
- ROWLEY, W.A., GRAHAM, C.L. & WILLIAMS, R.E. 1968. A flight mill system for the laboratory study of mosquito flights. Ann. ent. Soc. America 61, 1507-1514.

- SMITH, H.W. & FURNISS, M.M. 1966. *An automatically recording insect flight mill*. Canad. Ent. 98, 249-252.
- VON SALIS, G. 1973. *Peromon-Versuche*. Interner Bericht. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 11 Seiten (vervielfältigt).
- VON SALIS, G. 1974. *Beitrag zur Ökologie des Puppen- und Falterstadiums des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Gn.)*. Diss. ETH, Zürich No. 5265, 76 Seiten.
- WELLINGTON, W.G. 1960. *Qualitative changes in natural population during changes in abundance*. Canad. J. Zool. 38, 289-314.
- YURKIEWICZ, W.J. 1969. *Flight speed, wingbeat frequency, and sucrose utilisation during support flight of the blow fly, Phaenicia sericata (Meigen)*. J. Kansas ent. Soc. 42, 379-381.