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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 51 (1978)

Heft: 1

Artikel: Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae) : 2. Flugverhalten der Falter im Freiland

Autor: Valena, Karel / Baltensweiler, W.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-401869

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: 10.12.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
51, 59–88, 1978

Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae): 2. Das Flugverhalten der Falter im Freiland[1]

KAREL VAČLENA[2] und W. BALTENSWEILER
Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

Studies of the dispersal of the larch bud-moth, Zeiraphera diniana GN. *(Lep., Tortricidae): 2. The flight activity in the field* - The flight activity of the adults was studied in relation to temperature, wind and larval defoliation damage of the larch stands. Light traps, pheromone traps and release experiments with marked moths were used. Moth activity is hindered by temperatures below 7 °C and winds above 2.8 m/second. In years with larval defoliation damage flight pattern may be described in relation to the phenology of refoliation and the emergence of the moths. The undamaged host plant induces not only a distinct appetitive flight behaviour but increases oviposition 10 fold. After refoliation, differences in the attraction between damaged and undamaged stands cease. It is postulated that a complex interaction between the attraction of the host plant, the coincidence of refoliation and the emergence of the moths and their flight performance leads to a redistribution of the egg potential.

Die Populationsdynamik eines Insektes lässt sich nach SCHWERDTFEGER (1968) in Abundanzdynamik und Dispersionsdynamik gliedern. Die Abundanzdynamik einer Population bezieht sich auf einen genau definierten Raum und wird mit Hilfe von Lebenstafeln untersucht. Die Dispersionsdynamik hingegen ist viel schwieriger zu erfassen, weil sie sich in zeitlich und räumlich variablen Dimensionen abspielt und dazu je nach Insektenart geeignete Untersuchungsmethoden verlangt.

Für *Zeiraphera diniana* GUÉNÉE liegen in der Literatur schon viele Meldungen über auffällige Massenflüge vor. So veröffentlichten ESCHERICH & BAER (1909) verschiedene Beobachtungen über Wanderflüge auf alpinen Gletschern und BURMANN (1965) berichtete über einen Massenflug von Lärchenwicklerfaltern in Innsbruck, die aus dem 100 km entfernten Massenvermehrungsareal im Trentino stammten. Von Massenflügen über noch grössere Distanzen (400 bis 500 km) berichten russische Autoren (ANDRIJASCHEV, 1947; TSCHEREPANOV, 1963; RAJGORODSKAJA & PLESCHANOV, 1973). Im Rahmen der laufenden Forschungsarbeiten über die alpine Massenvermehrung von 1970 bis 1974 ist die Ferndispersion von BALTENSWEILER & VON SALIS (1975) untersucht worden, währenddem die Klärung der lokalen Dispersion als Aufgabe für die vorliegende Arbeit gestellt worden ist.

[1]Beitrag Nr. 94 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. 1. Teil in Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *50:* 107–134, 1977.

[2]Neue Adresse: Kirchgasse 9, CH-8907 Wettswil

Kenntnisse über das Verhalten der Falter im Freiland sind in jüngster Zeit auch aus praktischen Gründen wichtig geworden, weil neuere Bekämpfungsverfahren wie die sterile Männchen Technik oder die Verwirrungs- und Abstossungsmethoden mit Geruchstoffen im Falterstadium zur Anwendung gelangen. Überdies ist abzuklären, ob die wiederholt gemachte Beobachtung der grossräumigen Verschiebung des Schadens in den Lärchenwäldern des Engadins durch den Überflug von Faltern zustande kommt. Falls sich diese Vermutung bestätigen liesse, wäre sie von grosser Bedeutung bei der Planung allfälliger Bekämpfungsaktionen.

Zur Klärung dieser Frage wurde der Falterflug unter Berücksichtigung der Witterung in Beständen unterschiedlicher Schadenintensität mittels verschiedener Fang- und Zuchtmethoden untersucht. Durch Freilassung und Rückfang von markierten Faltern sollten auch quantitative und qualitative Informationen zur Dispersionsdynamik in Funktion der relativen Populationsdichte (Lincolnindex) gefunden werden können.

Material und Methodik

Untersuchungsstandorte

Im Hinblick auf die Abklärung einer möglichen Auswanderung von Faltern aus beschädigten Beständen wurde im Laufe der drei Schadenjahre 1972 bis 1974 je ein beschädigter Bestand («braun») in der Nähe eines unbeschädigten Bestandes («grün») ausgewählt (Abb. 1 und Tab. 1; siehe auch Vačlena, 1977, Abb. 1).

1972 Sils Schadenherd (Sils, Landeskarte der Schweiz 1:25'000, Blatt 1276, Koordinaten 777/145) 100% Schadenintensität am 5.8.1972, Wiederaustrieb am 22.8.1972 (8–14 mm Nadellänge), SE-Exposition, 1800–1950 m ü.M. Lebenstafelstandort (Baltensweiler, 1972); aus topographischen Gründen ist der Standort in drei Kleinstandorte gegliedert worden.

Sils Chasté (Sils, Landeskarte der Schweiz 1:25'000, Blatt 1276, Koordinaten 777/144) 5% Schadenintensität am 5.8.1972. Halbinsel im Silsersee, 1800 m ü.M.; in 1 km Luftdistanz talwärts von Sils Schadenherd.

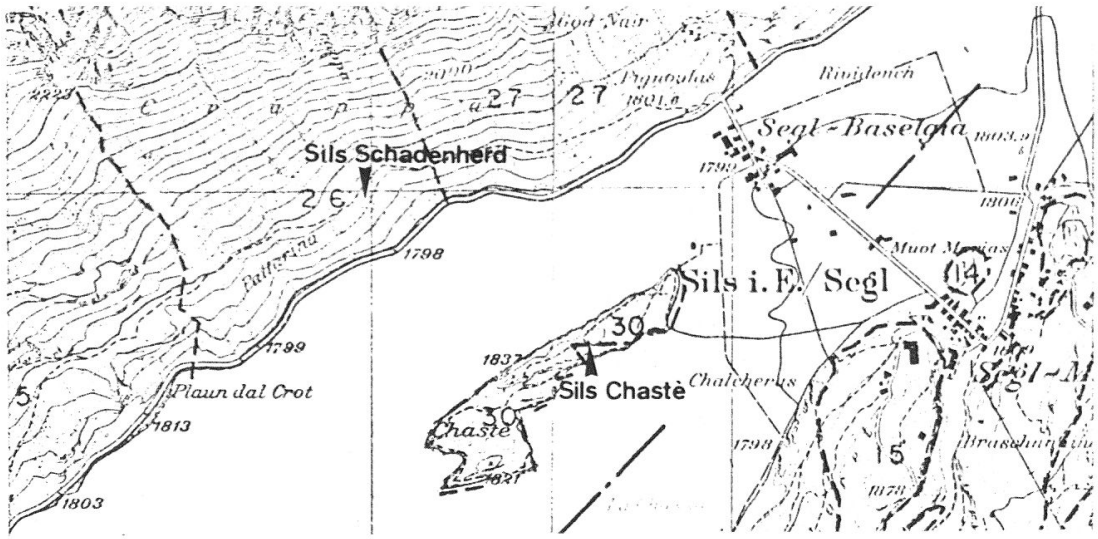
1973 Albula «braun» (La Punt, Landeskarte der Schweiz 1:25'000, Blatt 1257, Koordinaten 789/161) 100% Schadenintensität am 8.7.1973, Wiederaustrieb am 24.8.1973, 9 bis 12 mm Nadellänge, SSE-Exposition, 1760 m ü.M.

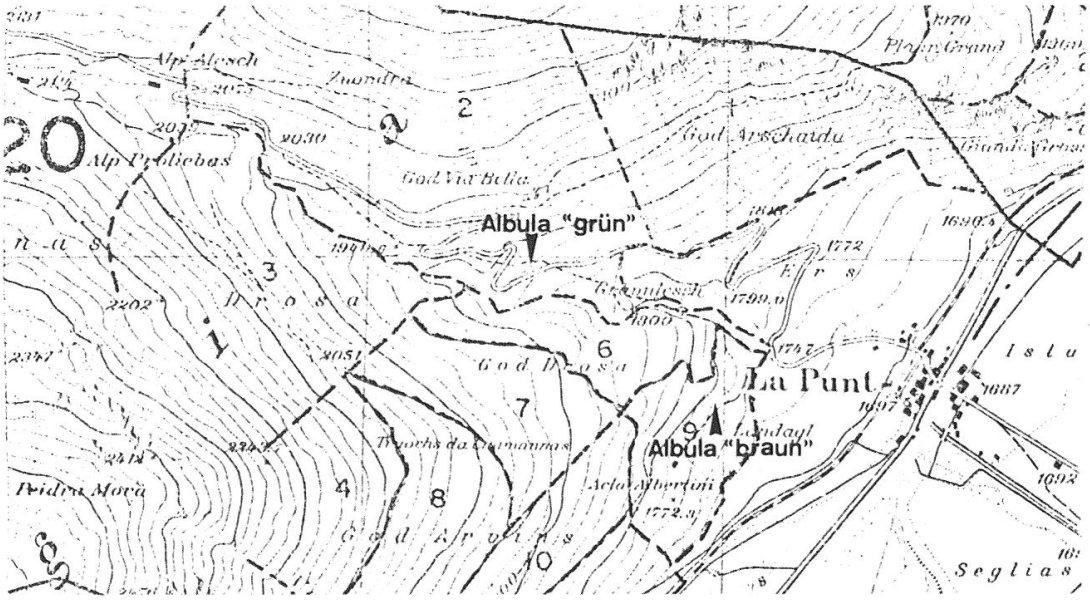
Albula «grün» (La Punt, Landeskarte der Schweiz 1:25'000, Blatt 1257, Koordinaten 789/161) 20% Schadenintensität am 8.7.1973. SSE-Exposition, 1920 m ü.M.; in 500 m Luftdistanz bergwärts von Albula «braun».

1974 Bernina «braun» (Pontresina, Landeskarte der Schweiz 1:25'000, Blatt 1277, Koordinaten 793/147). 80% Schadenintensität am 25.7.1974. Wiederaustrieb nur teilweise am 21.8.1974, 5 bis 8 mm Nadellänge, NW-Exposition, 2050 m ü.M.

Bernina «grün» (Pontresina, Landeskarte der Schweiz 1:25'000, Blatt 1277, Koordinaten 794/146). 30% Schadenintensität am 25.7.1974, NW-Exposition, 2050 m ü.M. In 300–600 m Entfernung talauswärts von Bernina «braun».

Windweg und Windrichtung wurden mit einem mechanischen Windschreiber Woelfle und die Temperatur mit einem Thermohygrograph Lambrecht an den entsprechenden Standorten gemessen.





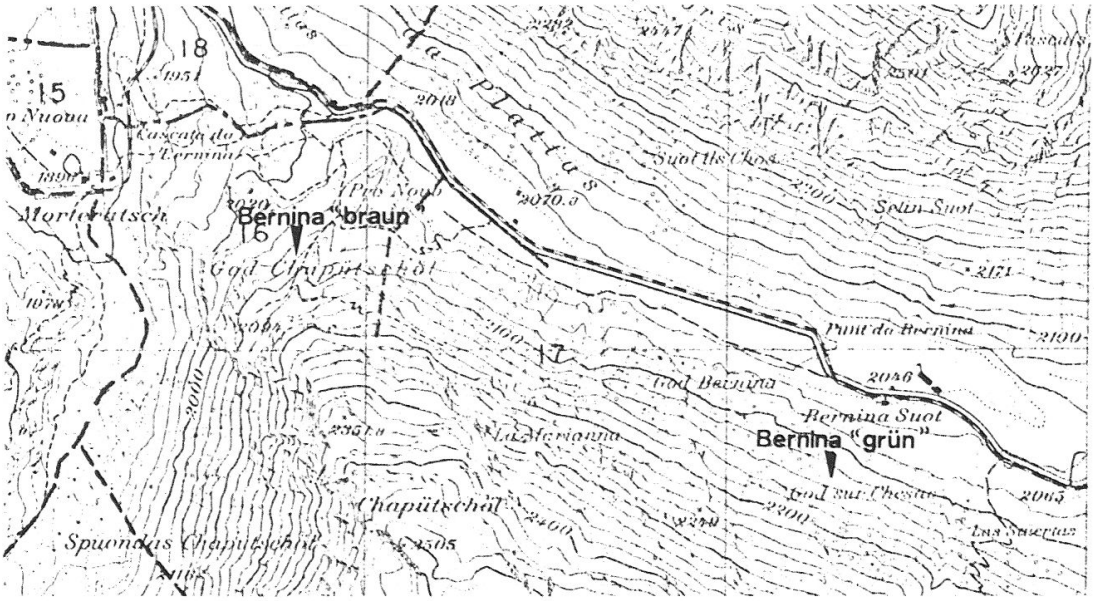


Abb. 1: Versuchsstandorte im Oberengadin 1972: Sils im Engadin Karte 1:25 000 Blatt 1276
1973: La Punt Karte 1:25 000 Blatt 1237 1974: Bernina Karte 1:25 000 Blatt 1257
Reproduziert mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie vom 13.4.1977

Methoden zur Erfassung der verschiedenen Falterleistungen

Falterflug

Der Falterflug ist mit 4 Methoden geprüft worden. In Anlehnung an die Klopfmethode nach Steiner (1962) wurden die bei weniger als 5 °C sich in Kältestarre befindlichen Falter frühmorgens von den unteren Ästen der Lärche mit einer 2,5 Meter langen Stange auf Tücher (ca. 5 m^2) abgeschüttelt. Die heruntergefallenen Falter wurden in Gläschen gesammelt.

Im Jahre 1974 wurde mit Hilfe von drei Ventilatoren (Johnson, 1950) die Flugaktivität der Falter in stündlichen Intervallen im Kronenraum einer Lärche bei Zuoz in Höhen von 2, 9 und 16 m über Boden untersucht.

Die Pheromonfalle wurde am Entomologischen Institut der ETH von G. von Salis und W. Baltensweiler entwickelt. Sie besteht aus einer galvanisierten Blechtafel (50 x 50 cm) mit einer zentralen kreisrunden Öffnung von 11 cm. In die Öffnung wird ein Gummistopfen als Träger des Pheromones gehängt. Auf jeden Gummistopfen wurde ein Mikroliter des Pheromonanalogons Trans-11-tetradecenylacetat, mit Paraffinöl auf 1/100 verdünnt (Roelofs *et al.*, 1971), gegeben. Die Blechtafeln wurden über zwei Rollen an einem Lärchenast im unteren Kronendrittel aufgezogen und derart fixiert, dass sie sich im Winde nicht drehen konnten.

Für den automatischen Lichtfang wurde eine Quecksilberdampflampe Typ Changins von 80 W eingesetzt (Baggiolini, 1964), und die Zahl der mit Vapostrip abgetöteten Falter täglich kontrolliert. Zusätzlich wurde aber auch Lichtfang auf weissem Tuch betrieben, um die Falter für weitere Untersuchungen lebend zu fangen. Sowohl die Klopf- als auch die Saugmethode erlauben eine standardisierte Entnahme einer nicht durch Attraktion selektionierten Teilpopulation von *Z. diniana*.

Für eine kontinuierliche Kontrolle des Falterfluges hingegen sind mit Vorteil die Pheromonfalle und die automatische Lichtfalle anzuwenden.

Zusätzliche Beobachtungen über das Verhalten der Falter bei verschiedener Windstärke wurden in einem Windkanal (200 x 120 x 45 cm) des Institutes für Aerodynamik der ETH vorgenommen.

Fekundität und Lebensdauer der Falter

Die Ermittlung der durchschnittlichen Fekundität und der Lebensdauer der Falter im Freiland erfolgte durch tägliche Kontrollen von Zuchten in perforierten Plastikbechern nach von Salis (1974). Zur Ergänzung dieser Untersuchungen wurde mit Hilfe des Eizensus (Baltensweiler, 1969) die Eiablage im Kronenraum von je drei Lärchen im unbeschädigten und im beschädigten Bestand vor und nach dem Wiederaustrieb der Lärche geschätzt.

Vorbereitung der Versuchstiere für Freilassungsexperimente

Herkunft und Zucht

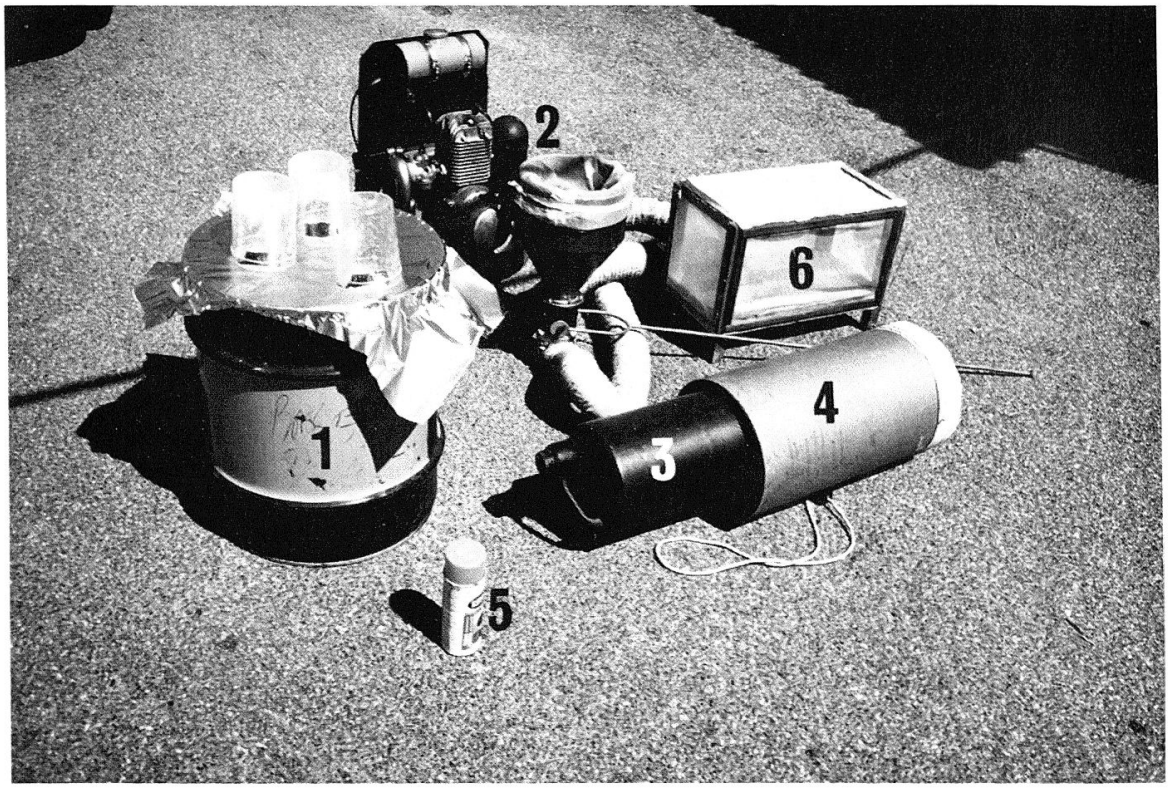
Alle zur Freilassung verwendeten Versuchstiere stammten aus dem Areal des zyklischen Massenwechsels, d. h. aus Höhenlagen zwischen 1600 bis 2100 m

Tab. 1: Anflug an Pheromon- und Lichtfallen während der drei Flugperioden (siehe Text) der Versuche Sils 1972, Albula 1973 und Bernina 1974, sowie Vergleich der berechneten absoluten Dichte.

Standort	Falterflug-periode	Datum	Raupen-dichte /kg (*)	Falterschlüpfdatum für					Schaden-intensit. der Lärche	Falter					
										Anflug/Falle/Tag		Sex-ratio ♀♀%	Absolute Dichte (Lincoln Index)		
				16 %	50 %	84 %	100 %	N		Pheromon-falle	Lichtfalle		Lichtfalle	Pheromon-falle	Vergleich Licht-Pher.
Sils Schadenherd 1972	1 + 2.	31.7.–21. 8.	800	–	9.8.	13.8.		–	100 %	2,60	–	10 %	–	10517	–
	3.	22.8.– 9.10.					3.9.		0 %	9,87	–	51 %	–	293760	–
Sils Chaste 1972	1. + 2.	31.7.–21. 8.	50	–	–	–	–	–	5 %	10,83	–	19 %	–	40047	–
	3.	22.8.– 9.10.							5 %	3,34	–	48 %	–	27575	–
Albula "braun" 1973	1.	8.7.–10. 8.	1000	1.8.	7.8.	10.8.		63	100 %	0,25	58,3	13 %	292303	29183	9,97 %
	2.	11.8.–24. 8.					13.8.		100 %	11,23	1413,6	27 %	–	–	–
	3.	25.8.–17.10.							0 %	47,31	1863,4	18 %	3143344	507903	16,16 %
Albula "grün" 1973	1.	8.7.–10. 8.	250	12.8.	15.8.	20.8.	21.8.	19	20 %	0,44	117,1	11 %	425902	21959	5,16 %
	2.	11.8.–24. 8.							20 %	6,21	1569,5	30 %	2102454	85652	4,07 %
	3.	25.8.–17.10.							20 %	13,36	1409,3	33 %	2376946	283193	11,91 %
Bernina "braun" 1974	1.	25.7.–20. 8.	750	23.8.	27.8.	28.8.	5.9.	251	80 %	0,21	–	–	–	14222	–
	2. + 3.	21.8.–30. 9.							80 %	3,00	–	–	–	70192	–
Bernina "grün" 1974	1.	25.7.–20. 8.	200	–	–	–	–	–	20 %	0,63	11,5	10 %	–	16393	–
	2. + 3.	21.8.–30. 9.							20 %	3,58	13,3	11 %	–	66300	–

(*) nach Auer 1973, 1974, 1975

ü.M. Die Tiere wurden entweder im ausgewachsenen Raupenstadium oder als Falter mit einer Lichtquelle in Gebieten relativ hoher Dichte beschafft. Im Jahre 1972 wurden Raupen im Engadin und in den französischen Westalpen (Briançonnais), 1973 und 1974 Raupen und Falter im Engadin und im Albulatal gesammelt. Die Falter wurden mit Hilfe einer Quecksilber-Dampflampe (Philips HPW 120 W, ab Generator gespiesen) auf ein weisses Tuch (5 m^2) gelockt und mit einem Sauggerät abgesammelt. Die im Freiland gesammelten Raupen des 4. und 5. Stadiums wurden in Metallfässern von 51 cm Höhe und 40 cm ∅ (Abb. 2) auf Lärchenzweigen weitergezüchtet. Zur Vergrösserung der inneren Oberfläche der Fässer wurden die Lärchenzweige auf einem Holzgestell ausgebracht. Die Erneuerung der Zweige erfolgte je nach Bedarf. Um die Mortalität auf niedrigem Niveau zu halten, wurden pro Fass nicht mehr als 2000 Raupen eingebracht. Während des Raupenstadiums wurden die Fässer mit Organdy geschlossen, nach der Verpuppung wurde der Organdy mit einer Alufolie ersetzt, welche mit 4 Löchern von je 6 cm ∅ versehen wurde. Durch Zudecken dieser Löcher mit Plastikdosen und durch Beleuchtung von oben konnten die schlüpfenden Falter mühelos angelockt und zur Weiterverwendung mit einem Saugapparat (Abb. 2) abgefangen werden.



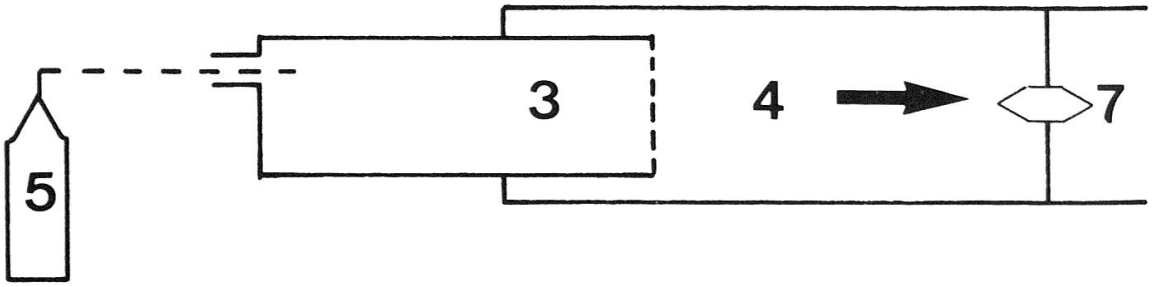


Abb. 2: Einrichtungen für die Massenzucht und die Markierung von Lärchenwicklerfaltern. 1. Zuchtbehälter; 2. Sauger; 3. Plastikflaschen mit Faltern (sog. Photeklektoren); 4. Windkanal; 5. Spraydose; 6. Freilassungskäfig; 7. Ventilator.

Faltermarkierung

Falter können auf zweierlei Arten markiert werden. Bei der sogenannten indirekten Methode (DAUM, GAST & DEVICH, 1969; GRAHAM & MANGUM, 1971; SALAMA, 1972) wird der Farbstoff mit dem Futter im Raupenstadium verabreicht. Bei der direkten Methode (WONG & CLEVELAND, 1970; BOLLER, pers. Mitt.) wird der Farbstoff äusserlich aufgetragen.

Zur indirekten Markierung wurden je 0,2 mg von zwei fettlöslichen Farbstoffen Calco Oil Red N-1700 und Calco Oil Blue RA (American Cyanamid Co. Bound Brook, N.S.) in einer Emulsion aus 0,4 ml Leinöl, 0,1 ml Netzmittel Etalfix und 100 ml H_2O gelöst und mit einer Handspritze auf die Lärchenäste der Massenzucht appliziert. Die Kontrolle der mit Hilfe von Fallen rückgefangenen Falter konnte okular durchgeführt werden.

Die direkte Markierung der Falter wurde in einem selbstgebastelten Windkanal vorgenommen, dieser bestand aus einem Markierungsbehälter und einer mit einem Ventilator versehenen Kartonröhre von 21 cm ⌀ (Abb. 2). Als Markierungsbehälter dienten weithalsige Plastikgefässe von ca. 20 cm ⌀ und fünf bis sechs Litern Inhalt (sog. Photeklektoren; BALTENSWEILER, 1969), denen zuvor der Boden abgesägt und durch ein Drahtgitter von 1 mm Maschenweite ersetzt worden war. Der Farbstoff (Krylon-Fluorescent Spray Paint) wurde nun durch den Hals eingeblasen und mit dem Ventilator abgesogen. Der Sog des Ventilators erzeugte nicht nur eine bessere Verteilung des Farbstoffes auf den Faltern, sondern entfernte gleichzeitig auch das Lösungsmittel des Farbstoffes aus dem Markierungsbehälter. Auf diese Weise konnten gleichzeitig ca. 200 Falter markiert werden.

Insgesamt wurden 5 Farben (violett, orange, gelb, grün und blau) verwendet. Die Spraydose wurde vor dem Markieren in ein Warmwasserbad (50 °C) getaucht. Diese Erwärmung verbesserte die Verteilung der Tröpfchen beim Sprühen. Nach dem Markieren wurden die Falter in Organdy-Käfigen (49 x 24 x 29 cm) bei 18 °C gehalten und mit Glukose (10% in Wasser) gefüttert. Die Kontrolle der mit Hilfe von Fallen rückgefangenen Falter wurde okular und mit einer UV-Lampe durchgeführt.

Aufgrund der periodischen Freilassung und des kontinuierlichen Rückfanges markierter Falter wurde mit Hilfe des Lincoln Index, modifiziert nach JACKSON (1933) und VAN DER DRIFT (1951), die absolute Populationsdichte der Falter in den untersuchten Arealen geschätzt. Zur Berechnung des Rückfangprozentes auf Grund der Pheromonfallenresultate (Tab. 2, RFG der PF) wurde ein Geschlechtsverhältnis 1:1 vorausgesetzt.

Resultate

DER FALTERFLUG IN ABHÄNGIGKEIT DER TEMPERATUR

Die Falter des Lärchenwicklers, deren grösste Aktivität während der Abenddämmerung einsetzt und bis ca. Mitternacht anhält, sind als wechselwarme Tiere in ihrem Verhalten sehr stark von der Lufttemperatur abhängig. Diese Beziehung wurde anhand des Falterfluges am Standort Albula «braun» für die Periode vom 20.8.–19.9.1973 untersucht. Der tägliche Anflug an Licht- und Phero-

monfallen wurde mit der Temperatur um 19.30 Uhr der Mess-Station Bever der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt in 4 km Distanz in Beziehung gesetzt.

Für beide Fallentypen ist eine deutliche Zunahme des Anfluges bei höherer Temperatur feststellbar (Abb. 3). Die Zunahme ist für die Lichtfalle mit $P < 0{,}001$ und Pheromonfalle mit $P < 0{,}05$ signifikant. Der extrapolierte Schwellenwert für den Anflug an die Pheromonfalle liegt bei 7 °C, für den Anflug an die Lichtfalle bei 9 °C. Für die an die Lichtfalle angeflogene Falterpopulation ist die Temperaturbeziehung auch nach Geschlecht getrennt untersucht worden; dabei ist jedoch kein signifikanter Unterschied gefunden worden.

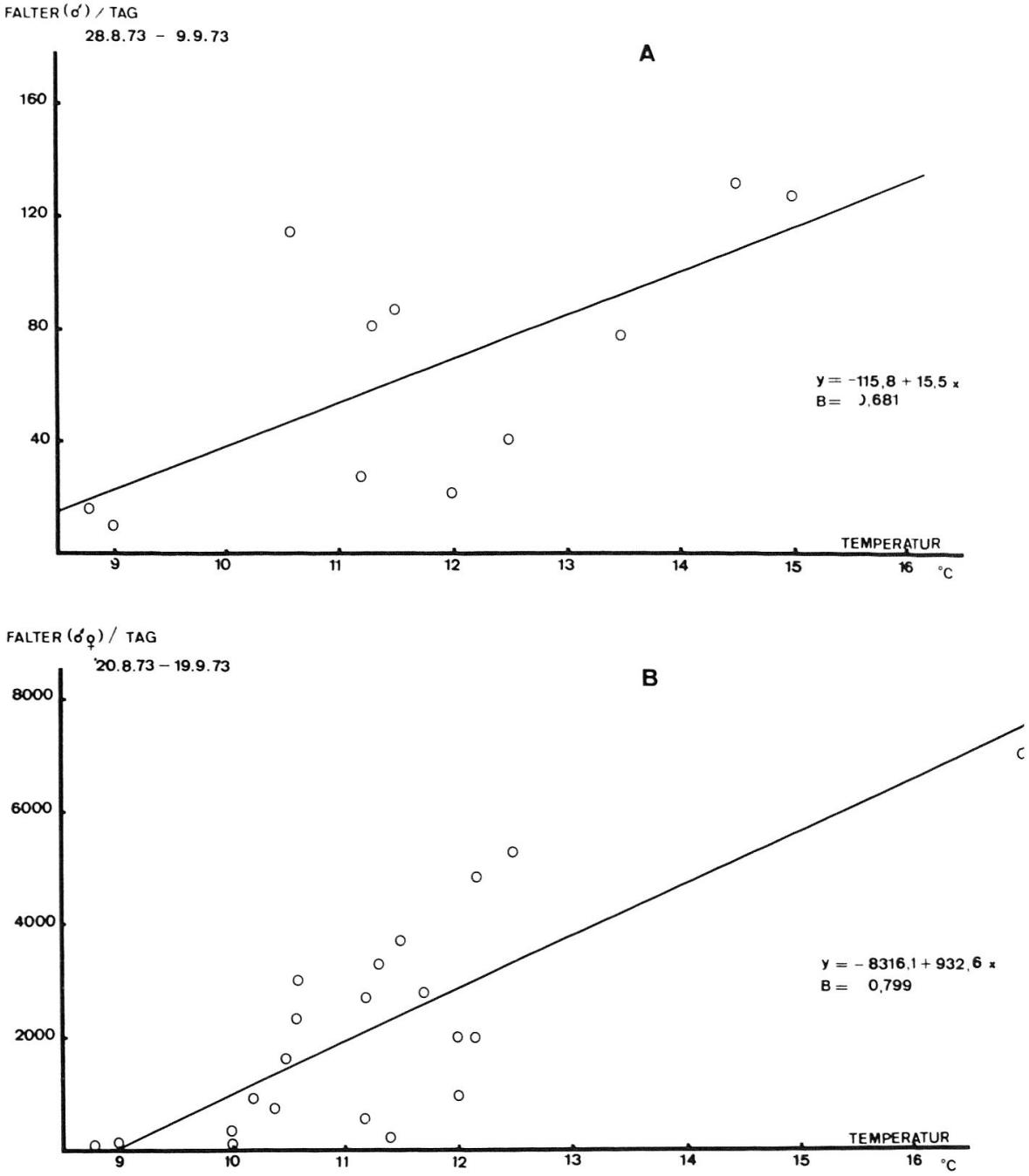


Abb. 3: Anflug der Lärchenwickler an die Pheromon-(A) bzw. Lichtfalle (B) in Abhängigkeit der Temperatur um 19.30 Uhr.

1974 wurde in Zuoz-Castel der Falterflug mit Pheromonfallen und Ventilatoren stündlich untersucht, wobei aber die Fangwerte für die drei Fangperioden (04.00–07.00 Uhr, 07.00–17.00 Uhr, 17.00–04.00 Uhr) zusammengefasst wurden (Abb. 4 und 5). In Übereinstimmung zu früheren Resultaten der Pheromon- und Lichtfalle (Abb. 3) konnte auch hier die Abhängigkeit des Falterfluges von der Temperatur gezeigt werden. Bei Temperaturen über 7 °C wurde eine Flugaktivität der Falter während der ganzen Nacht (17.00–07.00 Uhr) registriert. Sinkt die Temperatur nachts unter 7 °C geht die Flugaktivität stark zurück, mit der Folge, dass bei ansteigender Temperatur am folgenden Tag die sonst nachts fliegenden Falter am Tag aktiv werden (Abb. 5; ab 8. September).

Einfluss des Windes auf den Falterflug

Eigene Versuche im rechteckigen Windkanal zur Ermittlung der Flugleistung verliefen unbefriedigend, weil selten aktive Flüge beobachtet werden konnten. Die Falter bewegten sich meistens laufend gegen die Luftströmung und setzten sich am Organdy, der den Windkanal abschloss, ruhig nieder. Bei einer Windstärke von über 9 m/Sekunde wurden die Falter von der Unterlage weggerissen. Nach Green (1962) können Tortriciden bei einer Windstärke von über 3 m/Sekunde nicht mehr gegen die Windströmung fliegen, sie werden passiv fortgetragen. Beobachtungen über die Flugaktivität von Faltern im Kronenraum einer Lärche in Zuoz bestätigen die Tatsache, dass bei einer Windstärke von über 2,8 m/Sekunde kein gerichteter Anflug an Pheromonfallen mehr vorkommt.

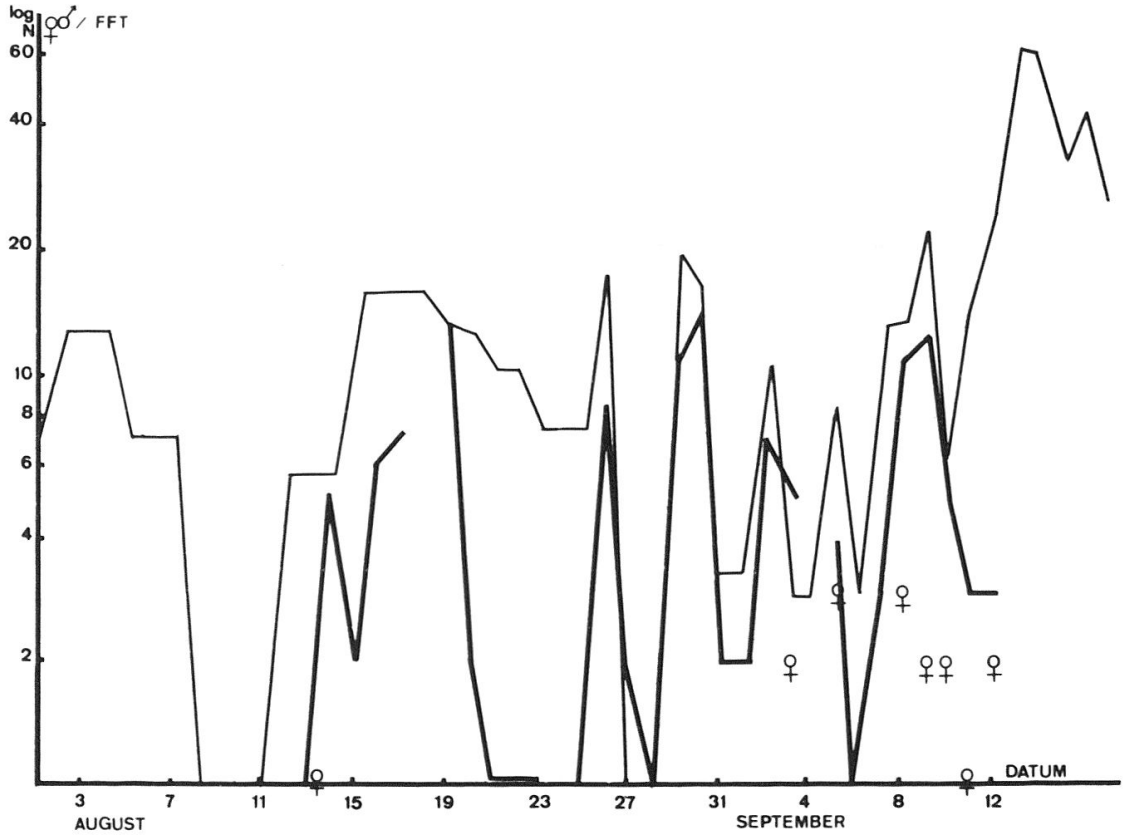


Abb. 4: Falterflug in Zuoz-Castel, 1974 (log N = log Anzahl Falter pro Falle und Tag (FFT); —— Pheromonfalle, nur ♂; —— Ventilator, nur ♂; ♀ punktweise eingetragen).

Anlässlich der Freilassung markierter Falter aus Organdykäfigen 1,5 Meter über dem Boden wurde stets die Abflugsrichtung und die Windrichtung mit Hilfe einer Rauchfahne erfasst (Abb. 6). Zusammengefasst kann gesagt werden, dass bei Windstille die Falter in alle Himmelsrichtungen, bei leichtem Wind aber mehrheitlich gegen den Wind abflogen. Herrscht aber stärkerer Wind, so lassen sich die Falter mit dem Wind forttragen. Im allgemeinen bestätigt sich diese Verfrachtung, indem die markierten Falter in der Hauptwindrichtung und talabwärts der Freilassungsstelle zurückgefangen worden sind.

Freilandexperimente mit markierten Faltern

Zur Prüfung des Dispersionsverhaltens der Falter in Abhängigkeit des von den Raupen verursachten Frassschadens wurden markierte Falter in benachbar-

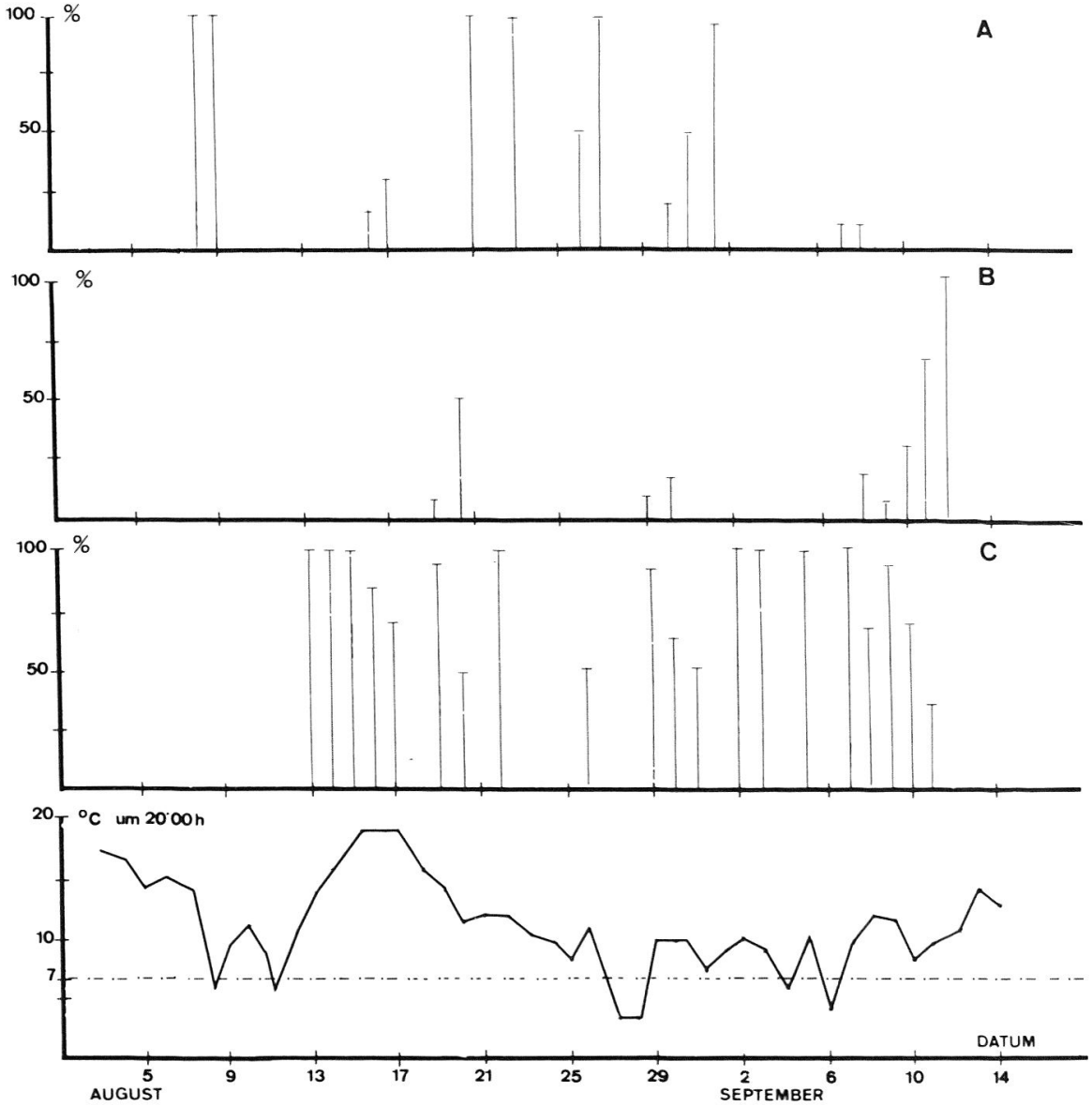


Abb. 5: Falterflug in Zuoz-Castel, 1974, nach Fangperioden getrennt (04.00–07.00 Uhr = A; 07.00–17.00 Uhr = B; 17.00–04.00 Uhr = C) (nur mit Ventilator untersucht, siehe Abb. 14).

ten Lärchenbeständen mit unterschiedlicher Schadenintensität freigelassen. Dieses Experiment wurde in den Jahren 1972–1974 in topographisch unterschiedlichen Situationen wiederholt (Abb. 1):

1972	Der Schadenbestand liegt oberhalb des unbeschädigten Bestandes	
	Sils Chastè Talsohle, 1800 m ü.M. Halbinsel im Silsersee	Sils Schadenherd Hanglage ab Talsohle 1800 bis 1950 m ü.M.
1973	Der Schadenbestand liegt unterhalb des unbeschädigten Bestandes	
	Albula «grün» La Punt Hanglage 1850 bis 1920 m ü.M. 150 Meter oberhalb Talsohle	Albula «braun» La Punt Hanglage 1750 bis 1800 m ü.M. 50 Meter oberhalb Talsohle
1974	Der beschädigte Bestand liegt auf gleicher Höhe wie der unbeschädigte Bestand	
	Bernina «grün» Hanglage, Talsohle (2050 m ü.M.) bis Waldgrenze (2200 m ü.M.) taleinwärts.	Bernina «braun» Hanglage, Talsohle (2050 m ü.M.) bis Waldgrenze (2200 m ü.M.) talauswärts.

Zwecks Interpretation der quantitativen Flugkurven der Falter der beschädigten («braun») und unbeschädigten («grün») Bestände dient die Schlüpfkurve der Falter im «grünen» Bestand, denn nur dieser Schlüpfprozess kann während der Schadenperiode als ein von der Populationsdichte unbeeinflusster Vorgang betrachtet werden. Falterflug vor dieser Zeit im «grünen» Gebiet ist auf Einflug aus grösserer oder kleinerer Entfernung zurückzuführen, entweder aus tieferen Lagen oder als Folge einer beschleunigten Entwicklung in beschädigten Beständen (verfrühtes Abspinnen von Raupen infolge Konkurrenz um die Nahrung; raschere Entwicklung im Puppenstadium durch erhöhte Einstrahlung auf den Waldboden der kahlgefressenen Bestände). Eine zweite wichtige Erscheinung, die den Falterflug direkt beeinflusst, ist das Wiederergrünen der kahlgefressenen Lärchenbestände im Juli oder August. Aufgrund unseres persönlichen Eindruckes definieren wir einen Bestand als wiederergrünt wenn der Wiederaustrieb eine Nadellänge von 8–12 mm erreicht hat.

Diese beiden Erscheinungen ermöglichen eine Unterteilung des Falterfluges in 3 Perioden:

1. Periode: Anflug der ersten Falter bis zum Schlüpfen der Falter im «grünen» Bestand.
2. Periode: Beginn des Schlüpfens der Falter im «grünen» Bestand bis zum Wiederaustrieb der Lärche.
3. Periode: Nach dem Wiederaustrieb der Lärche und bis zum Ende des Fluges.

Diese 3 Perioden des Falterfluges sind für jedes Jahr zusammen mit den Falterflugkurven im «grünen» und im «braunen» Bestand und den Rückfangresultaten der Freilassungsversuche in den Abbildungen 7, 9 und 12 dargestellt. Die Abbildungen 8, 10, 11 und 13 zeigen den direkten Vergleich der täglichen Fangresultate für die beiden Standorte pro Periode und Fallenart im logarithmischen Massstab. Das Schlüpfen der Falter, der durchschnittliche Anflug pro Fallenart und Tag, die absolute Falterpopulation und die Resultate der Freilassungsexperimente sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengefasst. Das totale Rückfangprozent berechnet sich aus der Summe der rückgefangenen Männchen und Weib-

chen der Lichtfalle und der doppelten Anzahl der Männchen an der Pheromonfalle indem ein Geschlechtsverhältnis von 1:1 angenommen wird.

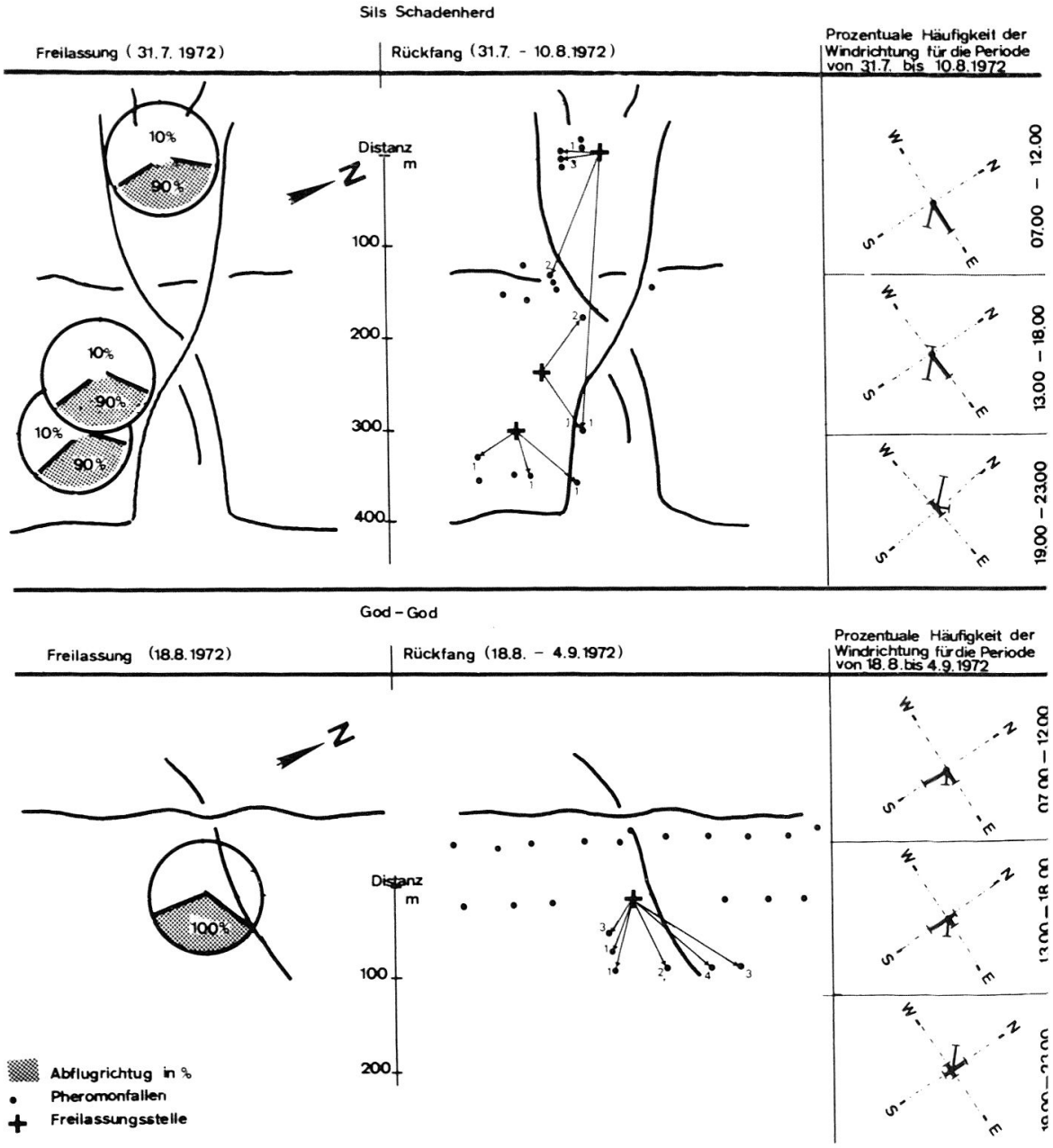


Abb. 6: Verhalten von freigelassenen markierten Lärchenwicklerfaltern in Abhängigkeit von der Windrichtung.

Versuch 1972

Für das Jahr 1972 ist keine Schlüpfkurve der autochthonen Falterpopulation im unbeschädigten Bestand bekannt. Die ersten beiden Flugperioden können deshalb nicht unterschieden werden. Zudem konnten Licht- und Pheromonfallen zur Kontrolle der Nah- und Ferndispersion im ganzen Engadin erst am 31.7. in Betrieb genommen werden, so dass keine Aussagen über einen allfälligen früheren Faltereinflug im Engadin möglich sind. Aus diesem Grunde werden die 1. und die 2. Flugperiode zusammengefasst diskutiert (Abb. 7), diese Periode dauert vom

31.7. bis 21.8. Durch eine Puppensammlung im beschädigten Bestand konnte jedoch der Beginn des Schlüpfens der autochthonen Schadenpopulation auf den 5.8. und der Höhepunkt (50% Schlüpfen) auf den 9.8. extrapoliert werden (Dr. J.-P. AESCHLIMANN, mündl. Mitt.). Die Flugkontrolle wurde am 20.10. nach dem ersten Schneefall abgebrochen. In Abb. 7 sind die Flugkurven der beiden Standorte, in Abb. 8 der direkte Vergleich der Fangresultate pro Tag und Periode dargestellt und in Tab. 2 die wichtigsten Daten zusammengefasst.

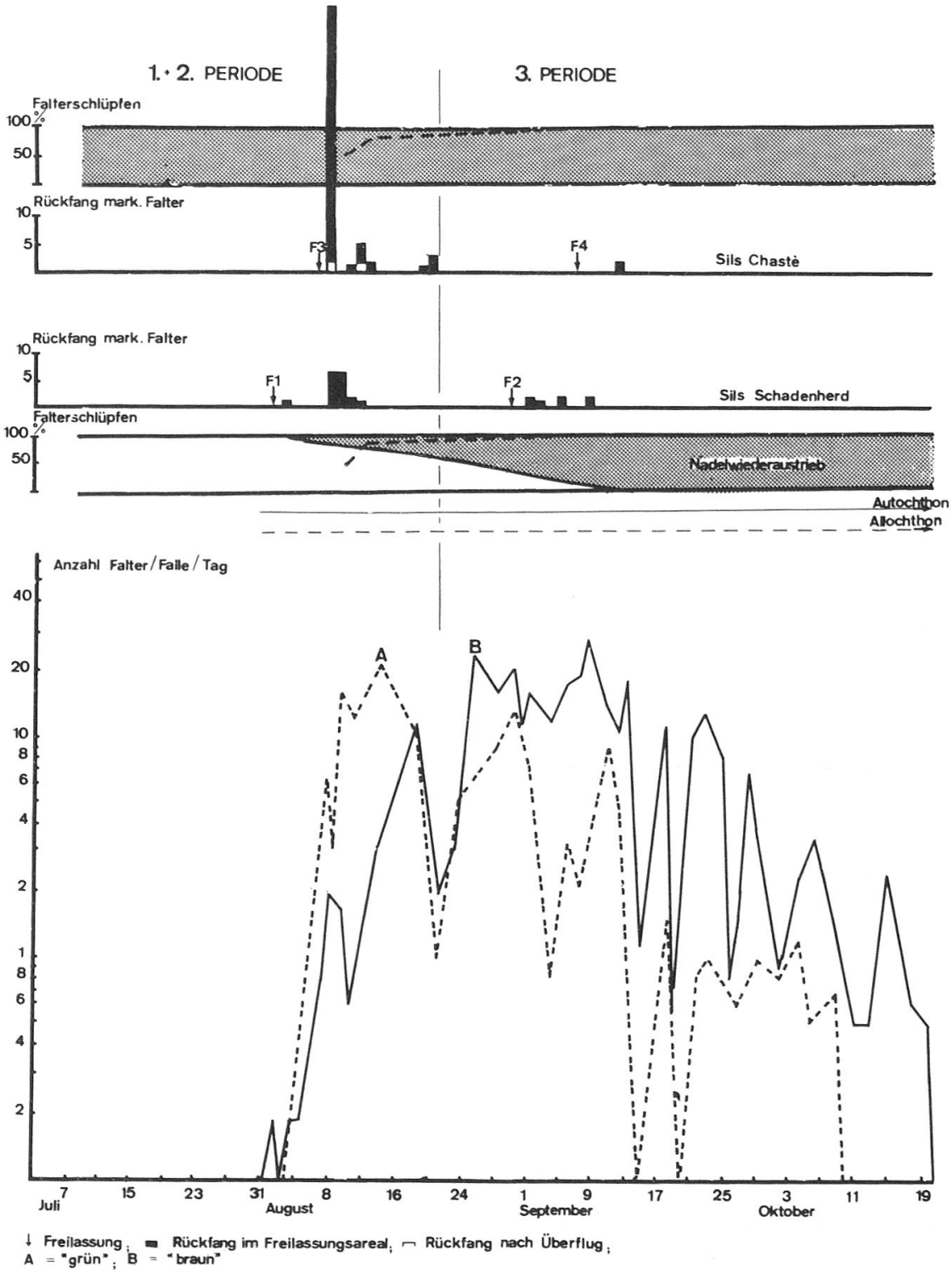


Abb. 7: Falterflug 1972 (Pheromonfallen).

1. und 2. Periode

Der Falterflug begann an beiden Standorten gleichzeitig am 5.8. nach 4 Tagen Nullkontrolle. Der Anflug am 1.8. im Schadenherd betrifft zwei markierte Falter aus der Freilassung vom 31.7. (FD1). Bis zum 14.8. war der Falterflug in Sils Chastè deutlich stärker als im beschädigten Areal. Die Anzahl Falter pro Falle und Tag betrug bis zum 21.8. im «grünen» Bestand 10,8 und im «braunen» Bestand 2,6.

Während dieser Flugphase wurden die Freilassungsversuche F_1-F_4 durchgeführt (Abb. 7). Das Rückfangprozent aus Licht- und Pheromonfallenfang betrug im «braunen» Gebiet 1,02% und im «grünen» Areal 3%. Zwei markierte Männchen von den im beschädigten Bestand freigelassenen Faltern wurden 6 und 9 Tage später im 1,5 km entfernten «grünen» Bestand zurückgefangen.

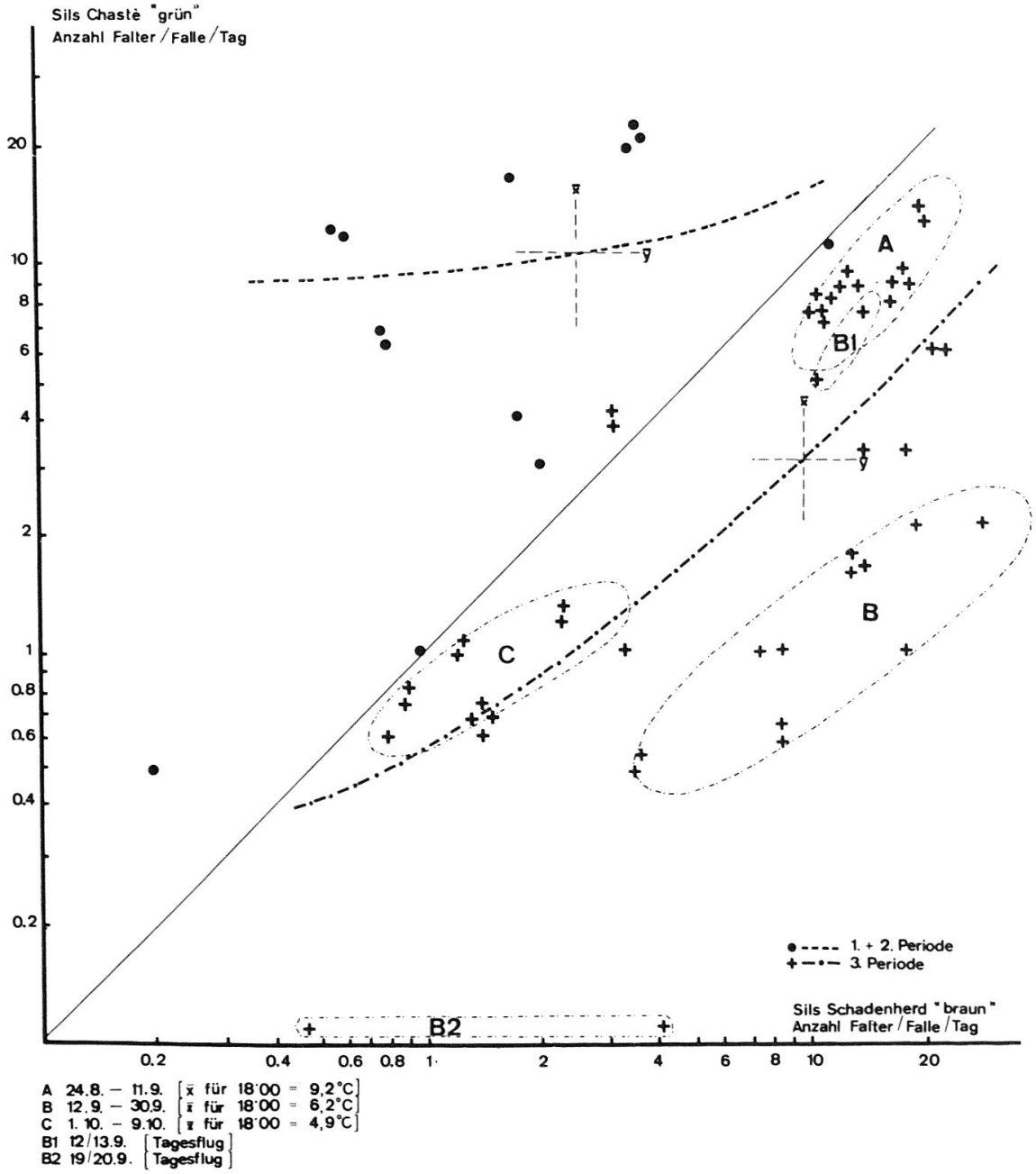


Abb. 8: Vergleich zwischen Falterflug im «grünen» und im «braunen» Areal, 1972 (Pheromonfallen).

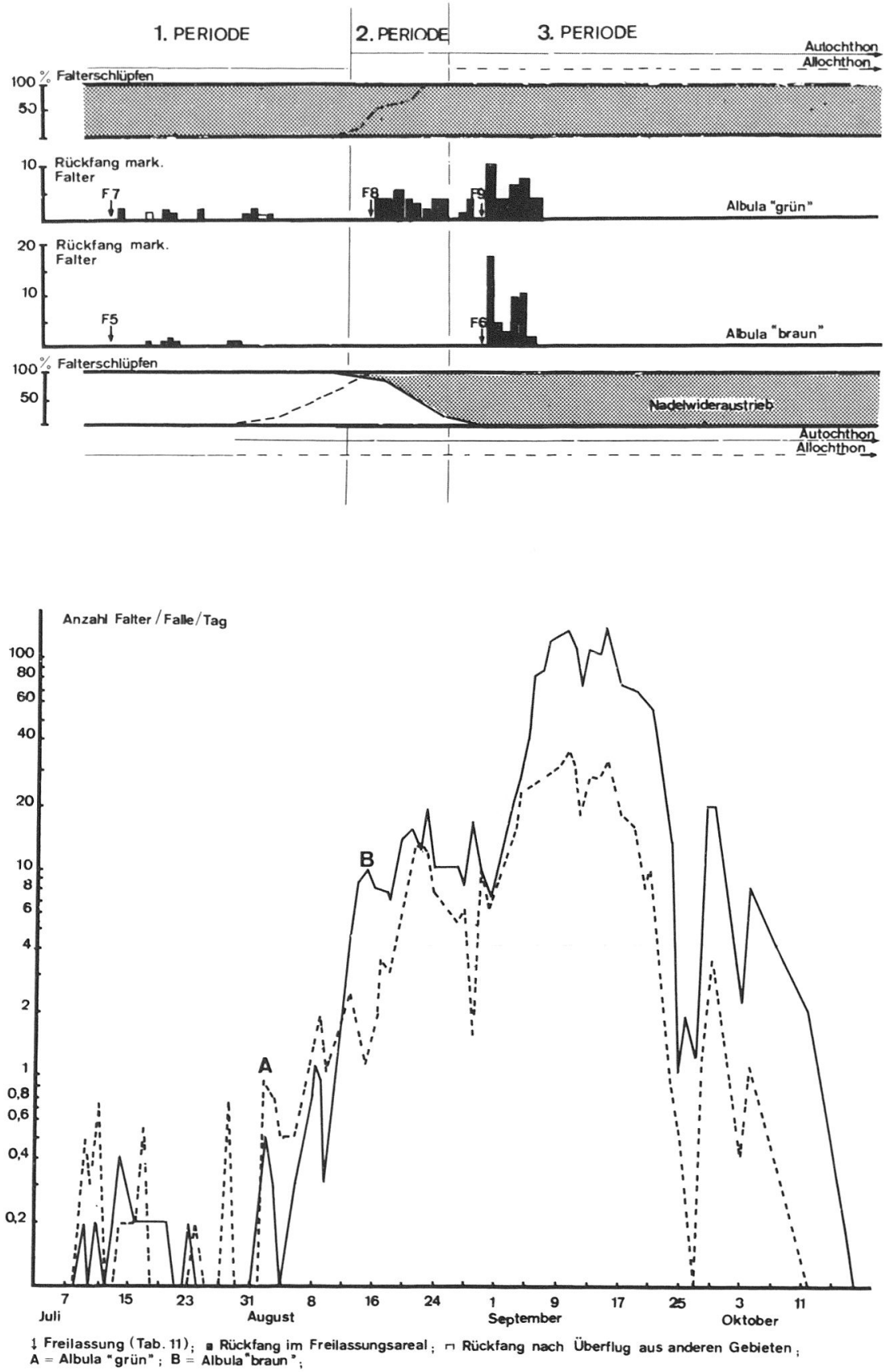


Abb. 9: Falterflug 1973 (Pheromonfallen).

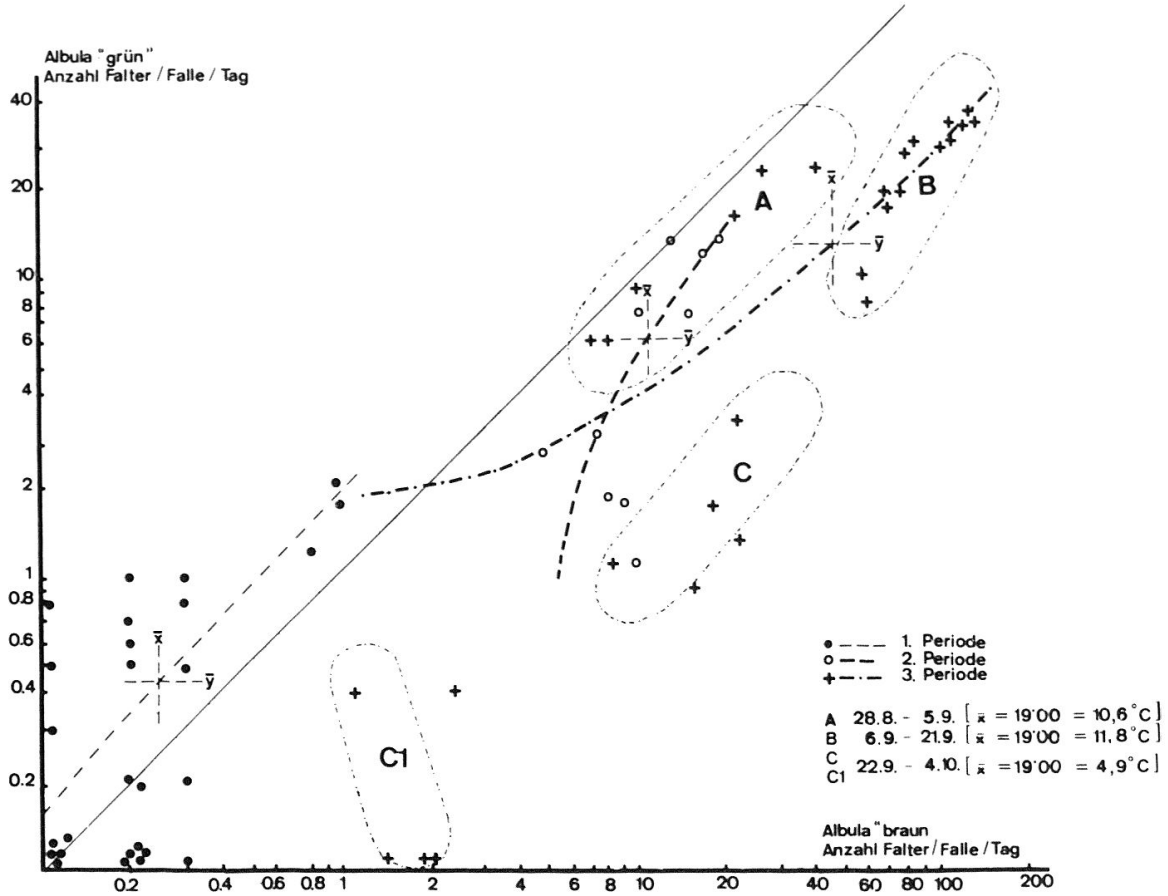


Abb. 10: Vergleich zwischen Falterflug im «grünen» und im «braunen» Areal, 1973 (Pheromonfallen).

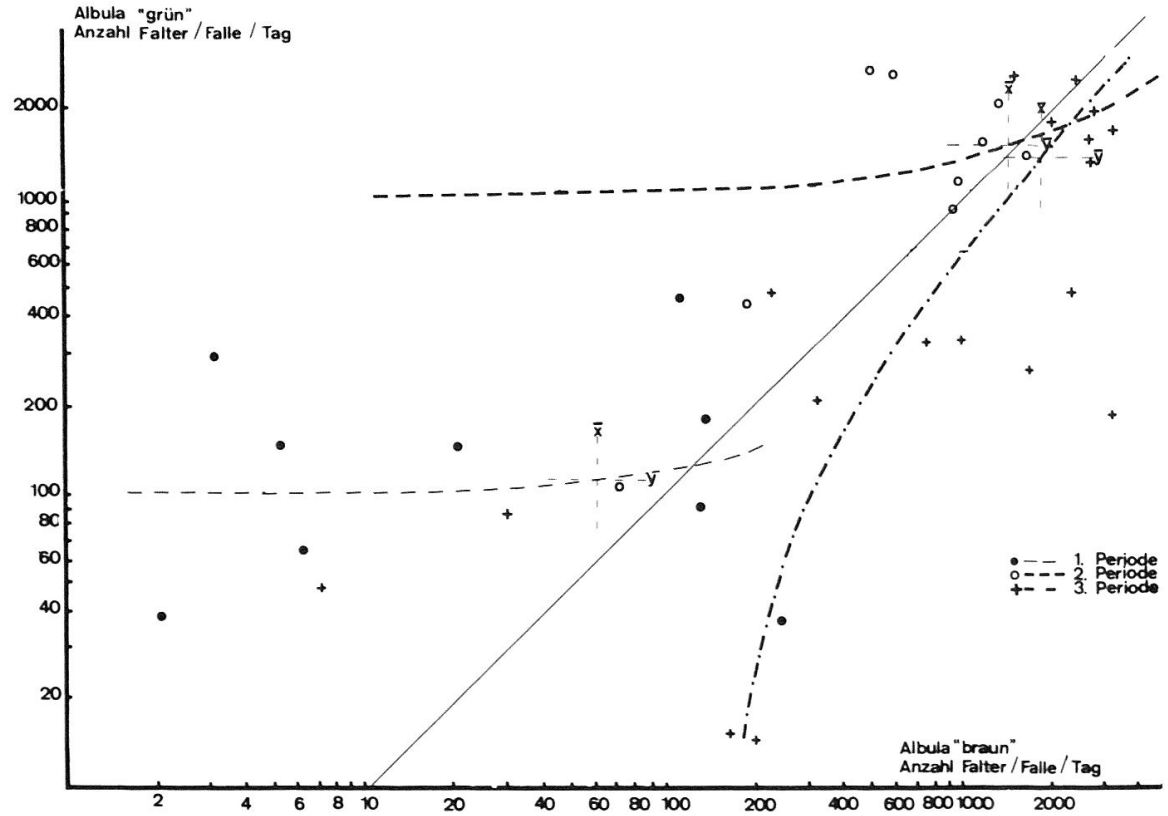


Abb. 11: Vergleich zwischen Falterflug im «grünen» und im «braunen» Areal, 1973 (Lichtfalle).

Tab. 2: Freilassungsversuche mit markierten Faltern in Arealen unterschiedlicher Schadenintensität im Oberengadin.

Standort	Falterflugperiode	Freilassung markierter Falter							Kontrolle markierter Falter				
					Rückfang				N	Mortalität im Labor nach Tagen			
		NFMF	SMF	FD	PF ♂	LF ♂♀	Σ	RFG der PF	♂♀	25 %	50 %	75 %	100 %
Sils Schadenherd 1972 "braun"	5.8.–21. 8.	2657 ♀♂	100 %	31.7. (FD1)	13	1	14	0,98 %	100	8	12	15	24
	22.8.– 9.10.	2400 ♀♂	100 %	29.8. (FD2)	6	1	7	0,50 %	100	9	11	14	23
Sils Chasté 1972 "grün"	5.8.–21. 8.	2000 ♀♂	100+15 %	5.8. (FD3)	6	48	54	0,60 %	100	8	13	17	30
	22.8.– 9.10.	1400 ♀♂	100 %	6.9. (FD4)	2	–	2	0,24 %	100	9	13	16	27
Albula "braun" 1973	8.7.–10. 8.	10000 ♀♂	100 %	11.7. (FD5)	5	2	7	0,10 %	80	13	18	20	29
	25.8.–17.10	8000 ♀♂	100 %	30.8. (FD6)	13	43	56	0,33 %	50	8	12	14	20
Albula "grün" 1973	8.7.–10. 8.	3000 ♀♂	15 %	11.7. (FD7)	10	4	14	0,67 %	80	18	20	25	32
	11.8.–24. 8.	3000 ♀♂	15 %	16.8. (FD8)	11	25	36	0,73 %	50	7	9	15	23
	25.8.–17.10	8000 ♀♂	100 %	30.8. (FD9)	12	28	40	0,30 %	50	8	12	14	20
Bernina "braun" 1974	25.7.–20. 8.	8000 ♀♂	100 %	6.8. (FD10)	4	–	4	0,10 %	50	13	19	22	31
		11500 ♀♂	100 %	19.8. (FD11)	7	–	7	0,12 %	80	10	16	24	26
	21.8.–30. 9.	3500 ♀♂	100 %	30.8. (FD12)	6	–	6	0,34 %	80	8	17	25	30
		1500 ♂♂	100 %	11.9. (FD13)	4	–	4	0,27 %	50	5	10	13	22
		6000 ♂♂	100 %	17.9. (FD14)	6	–	6	0,10 %	50	7	9	16	22
Bernina "grün" 1974	25.7.–20. 8.	8000 ♀♂	100 %	6.8. (FD15)	12	–	12	0,30 %					
		11500 ♀♂	100 %	19.8. (FD16)	16	–	16	0,28 %					
	21.8.–30. 9.	3500 ♀♂	100 %	30.8. (FD17)	9	–	9	0,51 %					
		1500 ♂♂	100 %	11.9. (FD18)	3	–	3	0,20 %					
		6000 ♂♂	100 %	17.9. (FD19)	8	–	8	0,13 %					

NFMF = Anzahl freigelassene markierte Falter, SMF = Schadenintensität in den Herkunftstandorten der markierten Falter, FD = Datum der Freilassung von markierten Faltern, PF = Pheromonfalle, LF = Lichtfalle, RFG = Rückfanggrad, N = Anzahl Tiere

3. Periode

Während der 3. Periode war der Anflug im wiederergrünten «braunen» Bestand mit 10 Faltern pro Falle (Tab. 1) und Tag deutlich höher als im «grünen» Bestand mit nur 3 Faltern. Die totalen Rückfangquoten von markierten Tieren unterschieden sich mit 0,54% im «braunen» Bestand und 0,28% im «grünen» Bestand praktisch kaum voneinander. Es wurde kein Falterüberflug von einem Bestand zum anderen registriert. Die täglichen Fangresultate der 3. Periode sind in Abb. 8 nach Datum geordnet und zusammen in Beziehung zur mittleren Abendtemperatur (1800) in Sils Schadenherd aufgeführt.

Versuch 1973

Um den Anfang des Falterschlüpfens ermitteln zu können, wurden 1973 in beiden Versuchsarealen Schlüpfkäfige aufgestellt. Die Pheromon- und Lichtfallen wurden am 2.7. bzw. 25.7. in Betrieb gesetzt. In Abb. 9 sind die Flugkurven der beiden Standorte, in Abb. 10 und 11 der direkte Vergleich der Fangresultate für Pheromon- und Lichtfallen dargestellt und in Tab. 1 und 2 die wichtigsten Daten zusammengefasst.

1. Periode

Interessanterweise wurden während eines vollen Monats Falter auf den Fallen des «grünen» Standortes gefunden, bevor die autochthonen Falter am 10.8. in den Schlüpfkäfigen erschienen. Die gleiche Tendenz gilt auch für das «braune» Areal, hier flogen Falter seit dem 8.7., die autochthonen Falter erschienen aber erst am 27.7. Bei den Pheromonfallen (9 pro Standort) liegt die durchschnittliche Anzahl Falter pro Falle und Tag im «braunen» Gebiet bei 0,25 und im «grünen» Gebiet bei 0,44. Bei den Lichtfallen (1 pro Standort) liegt der Mittelwert im «braunen» Gebiet bei 58 Faltern pro Falle und Tag, im «grünen» Gebiet mit 117 Faltern ist er aber gerade doppelt so gross.

Die Resultate der Markierungsversuche sind in Tab. 2 festgehalten. Das Rückfangprozent, berechnet auf Grund der Summe markierter Falter an Pheromon- und Lichtfallen, betrug im «braunen» Gebiet 0,12% und im «grünen» Bestand 0,80%. Drei im «braunen» Bestand freigelassene Männchen wurden ein, sechs und 21 Tage später im ca. 600 m entfernten «grünen» Bestand zurückgefangen. Um die Attraktivität des «grünen» Bestandes für die Eiablage prüfen zu können, wurden am 31.7. vor dem Nadelwiederaustrieb Äste aus beiden Versuchsgebieten entnommen und bei 2 °C bis zum Ende der Eidiapause aufbewahrt. Vom Astmaterial des «grünen» Gebietes schlüpften 5 Junglarven, vom Astmaterial des «braunen» Gebietes dagegen keine.

Die Stichprobenentnahmen nach Abschluss des Falterfluges, welche auch die Eiablage nach dem Wiederaustrieb der Lärche erfassten, ergaben für das «braune» Areal 217 L_1/kg Lärchenzweige, für das «grüne» Areal dagegen nur 56 L_1/kg Lärchenzweige.

2. Periode

Diese Periode beginnt nach dem Schlüpfen der Falter im «grünen» Gebiet am 10.8. und endet mit dem Nadelwiederaustrieb im «braunen» Gebiet am 24.8.

Während dieser Periode erreicht das Falterschlüpfen in beiden Arealen seinen Höhepunkt. Trotz der viermal geringeren autochthonen Raupendichte im «grünen» Bestand (Tab. 1) wurden an den Pheromonfallen dieses Areals soviele Männchen (6 Männchen/FFT) (FFT = Falle und Fangtag) und an der Lichtfalle sogar etwas mehr Falter (1569 Stück) gefangen als im «braunen» Areal (11 Männchen/FFT, resp. 1413 Stück). Der Rückfang der markierten Falter beträgt im «grünen» Areal 1,57% (Tab. 2); leider standen nicht genügend Falter zur Verfügung, um auch im «braunen» Areal ein Freilassungsexperiment durchzuführen.

3. Periode

Diese Periode beginnt am 25.8. mit dem Nadelwiederaustrieb und endet am 17.10. Während dieser Zeitspanne wurden im braunen Areal sowohl mit Pheromonfallen wie auch mit Lichtfallen höhere Fangwerte registriert als im «grünen» Gebiet (Tab. 1). Im «braunen» Standort beträgt das Mittel 47 Männchen pro FFT auf den Pheromonfallen und 1863 Falter pro Tag in der Lichtfalle, während im «grünen» Standort nur 13 ♂♂ pro FFT auf den Pheromonfallen und 1409 Falter pro Tag in der Lichtfalle gefangen wurden. Der totale Rückfang von markierten Tieren beträgt 0,86% im «braunen» und 0,65% im «grünen» Standort (Tab. 2). Es konnte keinerlei Überflug festgestellt werden.

Die täglichen Fangresultate der 3. Periode lassen sich wieder in 4 Gruppen trennen und zusammen mit der Abendtemperatur (St. Moritz, 19.00 Uhr) darstellen (Abb. 10).

Versuch 1974

Da kein Höhenunterschied zwischen den beiden Berninaarealen besteht, war es möglich, den Falterschlüpfbeginn gleichzeitig zu ermitteln. Auf Grund dieser Resultate konnte man wie bereits 1973 feststellen, dass das ganze Berninagebiet schon ab 23.7., d. h. vor dem Schlüpfen der autochthonen Tiere am 20.8. von Faltern bevölkert war. Der Falterflug kann in zwei phänologisch verschiedene Perioden unterteilt werden. Die 1. Periode vom 25.7. bis 20.8. erfasst den Falterflug der eingeflogenen Tiere. Da der Wiederaustrieb der Nadeln durch die Höhenlage (2000 m ü.M.) und schlechtes Wetter verzögert wurde, werden die 2. und 3. Periode zusammenfassend diskutiert. Sie beginnen am 21.8. mit dem Falterschlüpfen und enden mit dem Schneetreiben am 30.9. (Tab. 1, 2; Abb. 12, 13).

1. Periode

Das berechnete Mittel für diese Periode (9 Pheromonfallen pro Standort) liegt im «braunen» Gebiet bei 0,21 Falter pro Falle und Tag und im «grünen» Areal bei 0,63 Falter. Die totalen Rückfangquoten der markierten Falter betrugen im «braunen» Areal 0,11%, im «grünen» Areal 0,29% (Tab. 2). Auch in dieser Periode wurde kein Überflug beobachtet.

2. und 3. Periode

Da die wiederausgetriebenen Nadeln nie länger als ca. 8 mm wurden und damit die braune Verfärbung (Bernina «braun») über die ganze Periode sichtbar

blieb, wurde der grün gebliebene Standort (Bernina «grün») während der ganzen Versuchsdauer von den Faltern bevorzugt. Die berechneten Mittelwerte des Falterfluges betragen für den «braunen» Standort 3,00 Männchen und für den «grünen» Standort 3,58 Männchen (Tab. 1). Die gleiche Tendenz zeigt sich auch bei den Rückfangquoten der markierten Falter, nämlich 0,25% (Mittelwert FD 12-14) im «braunen» Gebiet und 0,28% (Mittelwert FD 17-19) im «grünen» Gebiet (Tab. 2). Es wurde kein Falterflug von einem Bestand zum anderen registriert.

Falterflug und Eiablage in Abhängigkeit der Schadenintensität innerhalb eines Bestandes

Weil im Jahre 1974 das Schadenbild im ganzen Engadin sehr fleckig, d. h. eher baumweise statt bestandesweise, ausgeprägt war, wurden die Fallen im Versuchsareal Bernina nach der Schadenintensität der entsprechenden Bäume folgendermassen gruppiert:

Gruppe A	5 Bäume	bis 30%	Schadenintensität
Gruppe B	4 Bäume	30-50%	Schadenintensität
Gruppe C	3 Bäume	50-80%	Schadenintensität
Gruppe D	6 Bäume	80-100%	Schadenintensität

In Tab. 3 ist der Anflug nach Schadenintensität und Periode ausgewertet. Im Laufe der 1. Periode wurden die wenig beschädigten Lärchen der Gruppen A und B signifikant stärker angeflogen ($P < 0{,}05$) als stark beschädigte Bäume (Gruppen C und D), während in der 2. und 3. Periode bei einer 6mal höheren mittleren Anflugdichte die Unterschiede zwischen den Intensitätsklassen stark verwischt waren.

Im Jahre 1973 waren im Areal Albula vom 11.7. bis zum 9.9. günstige Voraussetzungen gegeben, die Eiablage in Funktion der Schadenintensität im Freiland zu prüfen. In den Beständen Albula «grün» (15-20% Schadenintensität) und Albula «braun» (100% Schadenintensität) wurden 44 bzw. 49 Zuchtbecher (nach von Salis, 1974) an den Enden von Lärchenzweigen so aufgehängt, dass ein Lärchenzweig in jedem Zuchtbecher eingeschlossen wurde. Als Kontrolle wurden im Standort Albula «braun» 43 Zuchtbecher an kahlgefressenen Zweigen aufgehängt, die zusätzlich einen im Wasser steckenden benadelten Lärchenzweig von 8 cm Länge enthielten. Die Erfahrung hat nämlich gezeigt, dass eine optimale Eiablage in Gefangenschaft nur bei Zugabe eines grün benadelten Lärchenzweiges zu erzielen ist (Maksymov, 1959; Benz, 1969; Altwegg, 1971).

Diese Zuchteinheiten waren während des Falterfluges im Oberengadin dauernd mit je einem Pärchen Falter bestückt. Die Eiablage sowie der Wiederaustrieb der Nadeln wurde in Intervallen von 3 bis 5 Tagen kontrolliert. Für die Auswertung der Eiablage in Abhängigkeit der Schadenintensität wurde für jeden Standort die Versuchsperiode in 4 Zeitabschnitte (E-H) unterteilt, nämlich vom 11.7.bis 9.8. (E), vom 21.7. bis 19.8. (F), vom 31.7. bis 29.8. (G), und vom 10.8. bis 9.9. (H). Die Resultate wurden dann unter Berücksichtigung des Wiederaustriebes der Nadeln verglichen (Tab. 4 und Abb. 14).

Die Weibchen im unbeschädigten Areal legten während der ganzen Flugperiode (E bis H) mit 116,9 Eiern mit $P < 0{,}02$ signifikant mehr Eier als die Weibchen im beschädigten Areal (12,5 Eier). Die Zugabe eines grünen Lärchenzweiges im Zuchtbecher im beschädigten Bestand erhöhte die mittlere Eiablage auf 50,7.

Untersucht man die mittlere Eiablage in bezug auf den Wiederaustrieb der Lärchen (Gruppe E + F gegen G + H), so stellt man einen Unterschied nur bei den Zuchten im beschädigten Bestand ohne grünen Lärchenzweig fest. Die Zahl der Eier erhöhte sich im Durchschnitt von 12,5 auf 22,8.

In Abb. 15 und Tab. 4 sind zusätzlich die Prozentsätze der eierlegenden Weibchen und der während der Versuchsdauer gestorbenen Weibchen dargestellt. Der Anteil der eierlegenden Weibchen war in den Zuchten im «grünen» Bestand oder in der Kontrolle (Zuchten im Standort Albula «braun» mit Zugabe eines grünen Lärchenzweiges) mit mehr als 80% stets sehr hoch; in den Zuchten im Standort Albula «braun» ohne grünen Lärchenzweig betrug der Prozentsatz der eierlegenden Weibchen vor dem Wiederaustrieb der Lärche (< 10 mm) nur 38% und nahm mit zunehmendem Wiederaustrieb bis auf 90% zu.

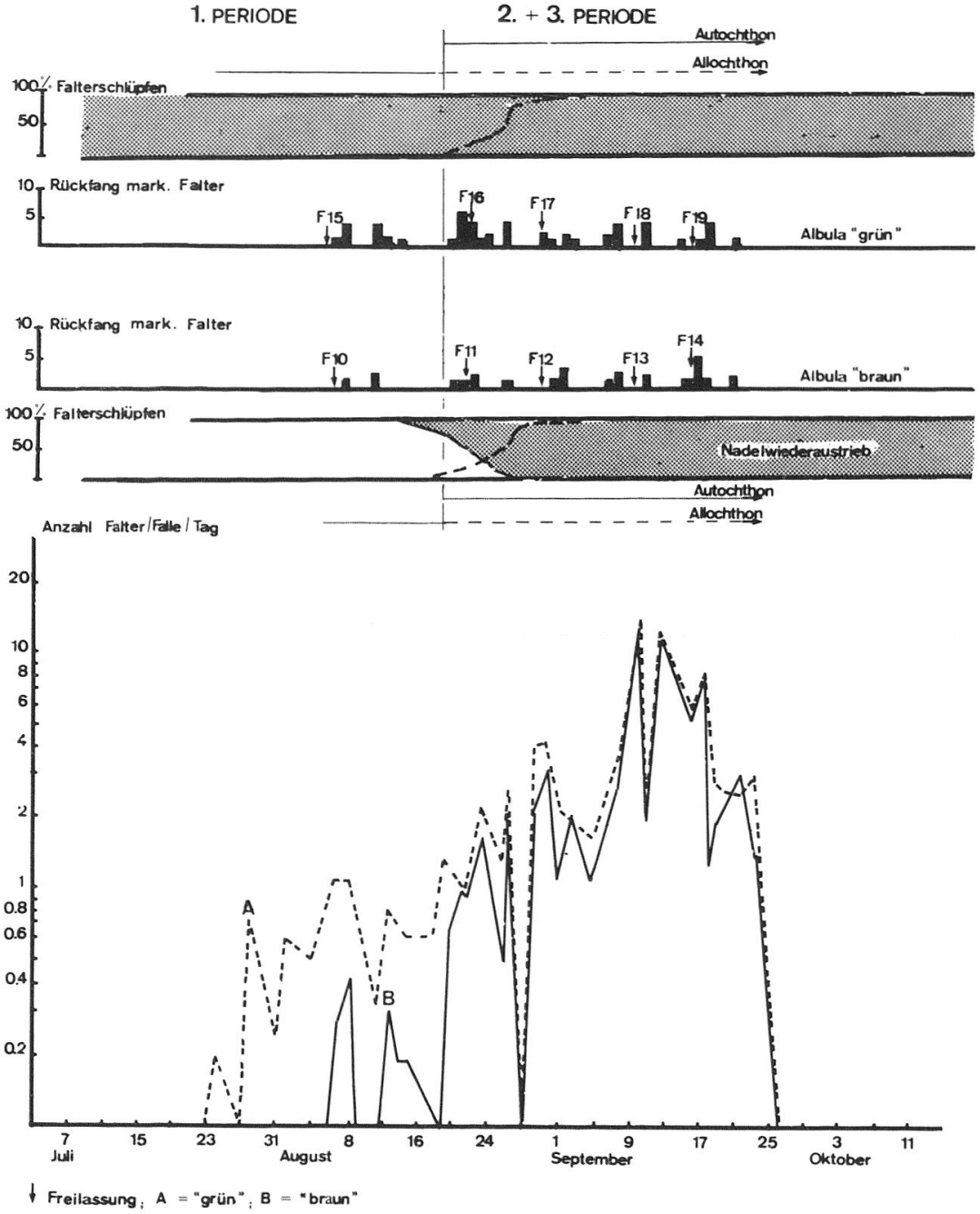


Abb. 12: Falterflug 1974 (Pheromonfallen).

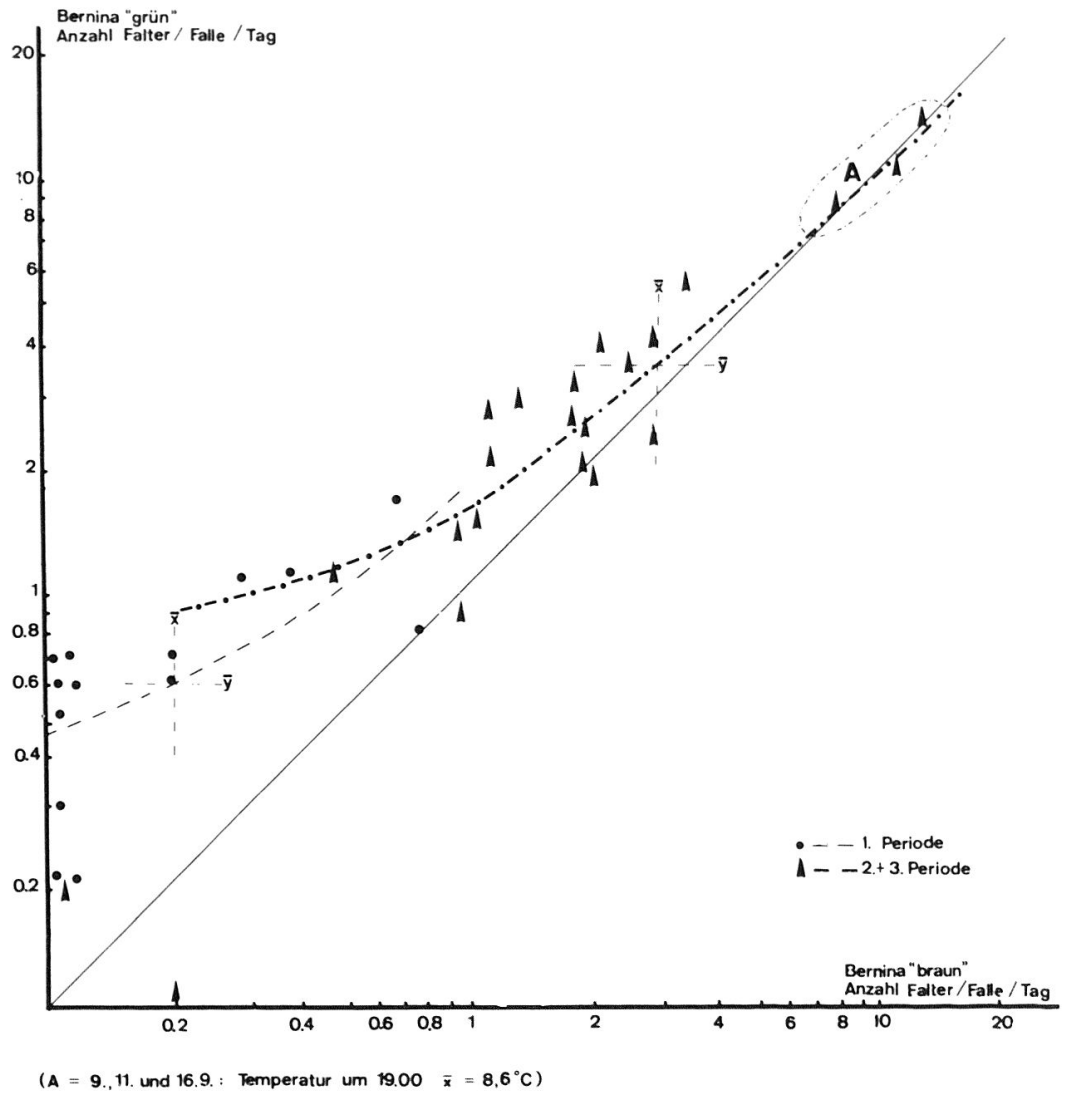


Abb. 13: Vergleich zwischen Falterflug im «grünen» und im «braunen» Areal, 1974 (Pheromonfallen).

Die Mortalität der Weibchen innerhalb der 4wöchigen Versuchsperiode war in den zwei Standorten und in der Kontrolle nicht verschieden. Sie war am niedrigsten (0–40%) während der Periode E und am höchsten (75–92%) während der Periode G.

Flugdistanz der Falter

Die Flugdistanz der Falter ist durch die gradlinige Entfernung zwischen Freilassungs- und Rückfangort (50 bis 1500 m) definiert. Meistens sagt jedoch die auf diese Weise ermittelte Entfernung wenig aus, da die wirklich zurückgelegte Flugstrecke vermutlich beträchtlich grösser ist. Die Auswertung der Rückfänge aus den Versuchen 1972–1974 ergab, dass die Falter in «braunen» Gebieten im Durchschnitt doppelt so weit fliegen, nämlich 172,4 ± 34,2 m, als die Falter aus «grünen» Gebieten mit nur 82,4 ± 21,1 m (Tab. 1, Abb. 6).

Die maximal geflogene Distanz von 1500 m wurde 1972 für 2 Falter aus dem «braunen» Standort Sils Schadenherd gefunden, die 9, resp. 11 Tage nach der Freilassung die Lichtfalle in Sils Chastè («grün») angeflogen hatten.

Tab. 3: Anflug an Pheromonfallen in Lärchenkronen unterschiedlicher Schadenintensität. Versuch Bernina 1974.

	1. PERIODE				2. + 3. PERIODE			
	Gruppe				Gruppe			
	A	B	C	D	A	B	C	D
Schadenintensität der Lärche in %	10–30	30–50	50–80	80–100	10–30	30–50	50–80	80–100
Falter pro Falle und Tag	17,1 ± 3,1	16,7 ± 2,2	6,0 ± 1,5	5,5 ± 1,1	103,8 ± 32,2	109,8 ± 13,9	122,3 ± 13,4	81,3 ± 5,9
	–	Nicht gesichert	P < 0,05	P < 0,01	–	Nicht gesichert	Nicht gesichert	Nicht gesichert
		–	P < 0,05	P < 0,001		–	Nicht gesichert	P < 0,06
			–	Nicht gesichert			–	P < 0,05

Tab. 4: Fertilität und Mortalität eilegender Weibchen in unterschiedlich geschädigten Beständen, Versuch Albula 1973.

Standort (1973)	Wiederaustriebe der Lärche	Gruppe	Eier pro ♀	Eierlegende ♀ in %	Mortalität der ♀ in %	Eier pro ♀				Eierlegende ♀ in %				Mortalität der ♀ in %			
Albula "grün"	–	E bis H	116,9 ± 19,1	97,3 ± 2,4	67,5 ± 10,9	P<0,02	P<0,03	P<0,10	P<0,08	P<0,001	P<0,05	P<0,001	P<0,04	P<0,30	P<0,47	P<0,28	P<0,20
Albula "braun" + LZ (*)	> 10 mm	G + H	43,1 ± 12,4	53,0 ± 23,0	93,0 ± 7,0	P<0,17	P<0,27	P<0,77	–	P<0,28	P<0,42	P<0,73	–	P<0,07	P<0,65	P<0,52	–
Albula "braun" + LZ (*)	< 10 mm	E + F	50,7 ± 19,1	44,0 ± 0,0	87,5 ± 1,5	P<0,20	P<0,29	–		P<0,007	P<0,05	–		P<0,06	P<0,82	–	
Albula "braun"	> 10 mm	G + H	22,8 ± 5,5	77,0 ± 7,0	83,0 ± 17,0	P<0,41	–			P<0,02	–			P<0,22	–		
Albula "braun"	< 10 mm	E + F	12,5 ± 8,2	20,0 ± 2,0	47,0 ± 10,0	–				–				–			

(*) + LZ = grüne Lärchenzweige

Zur Schätzung der absoluten Populationsdichte

Von den Freilassungsversuchen mit markierten Faltern in «braunen» und «grünen» Lärchenbeständen erhofften wir uns nicht nur Aufschluss über die lokale und regionale Dispersionsdynamik der Falter zu erhalten, sondern sie dienten auch der Schätzung der absoluten Populationsdichte im Falterstadium.

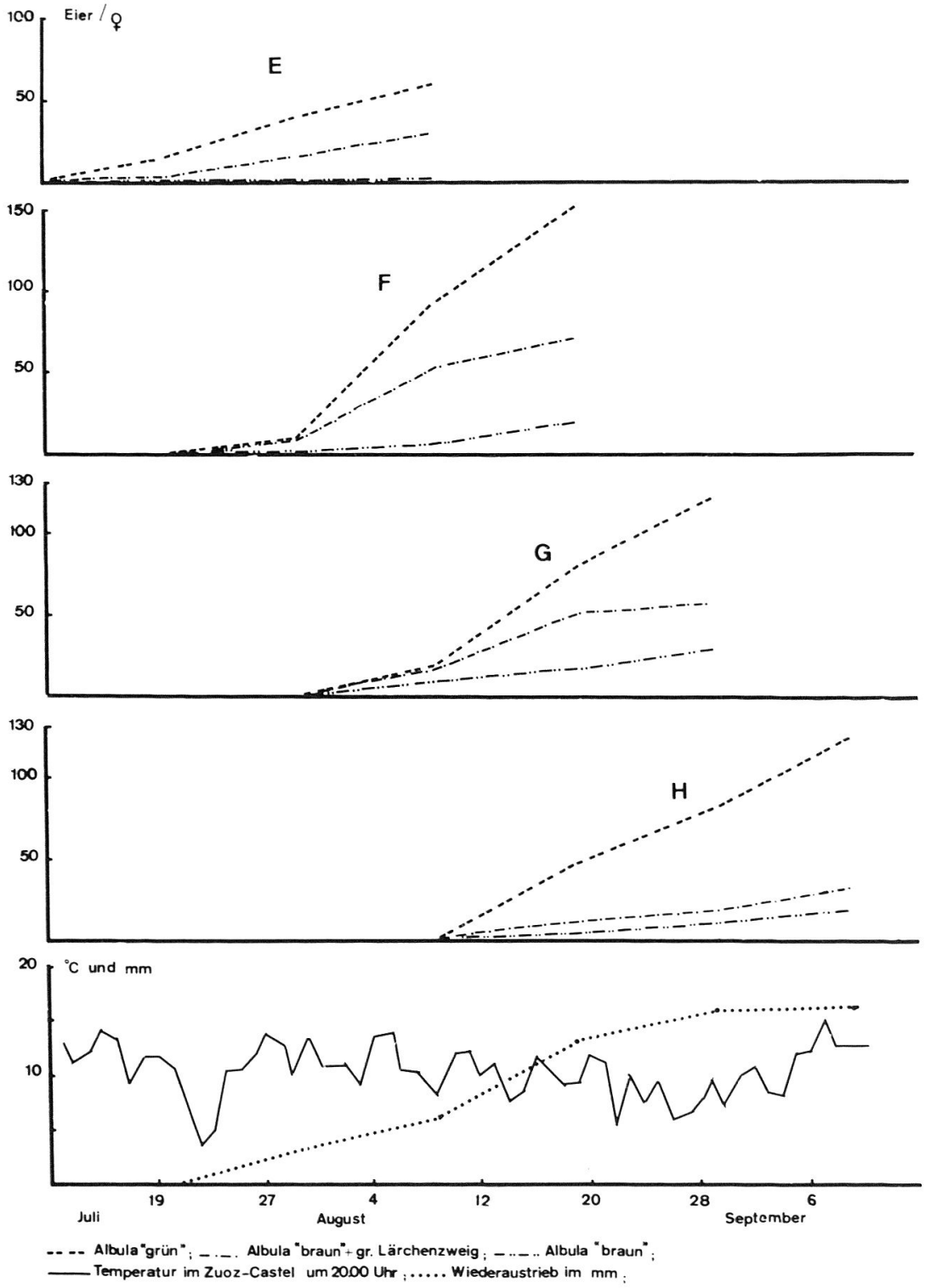


Abb. 14: Eiablage in Funktion der Schadenintensität und des Wiederaustriebes der Lärche im Albula-Areal 1973 (E = 11.7. bis 9.8.; F = 21.7. bis 19.8.; G = 31.7. bis 29.8.; H = 10.8. bis 9.9.).

Die Berechnung der Individuenzahl der Gesamtpopulation (P) erfolgte nach folgender Formel (DOWDESWELL, FISCHER & FORD, 1940; ZINNERT, 1966):

$$P_i = \frac{G_m \times F_{ub}}{R_b}$$

G_m = Gesamtzahl (G) der ausgesetzten markierten (m) Falter
F_{ub} = Zahl der unmarkierten (u) Falter, die während einer bestimmten Fangperiode (b) gefangen wurden.
R_b = Zahl der markierten (R) Falter, die während einer bestimmten Fangperiode (b) gefangen wurden.

Im folgenden werden die Schätzungen für die 3 Untersuchungsjahre getrennt dargestellt (Tab. 1):

1972 Die Falterpopulation wurde nur mit Rückfang an Pheromonfallen geschätzt. Während der 1. und 2. Flugperiode war die absolute Falterpopulation in dem «grünen» Areal 4mal grösser als im «braunen» Areal; nach dem Wiederaustrieb der geschätzten Lärchen (3. Periode) war jedoch die Falterpopulation im «braunen» Areal 10mal höher als im «grünen» Areal.

1973 In diesem Jahr konnte die absolute Population mit Licht- und Pheromonfallen geschätzt werden. Im allgemeinen war die Schätzung während der ganzen Versuchsperiode und an beiden Standorten mit Hilfe von Pheromonfallen um das 6 bis 25fache niedriger als mit Hilfe von Lichtfallen. Die Unterschiede in der Populationsdichte zwischen den «braunen» und «grünen» Standorten waren während der 1. Flugperiode relativ klein. Nach den Lichtfallenergebnissen war der «grüne» Bestand 1,46mal stärker besiedelt als der «braune» Bestand, nach den Pheromonfallenergebnissen war dagegen der «braune» Bestand 1,33mal stärker besiedelt als der «grüne» Bestand.

1974 Im Jahre 1974 fand man weder für die 1. noch für die 2. und 3. Flugperiode Unterschiede in der absoluten Populationsdichte für die beiden Areale.

Die Dauer der Rückfangperiode b wurde willkürlich auf jene Periode beschränkt, nach welcher die Absterberate einer markierten, nicht freigelassenen Kontrollpopulation 20% erreicht hat. Diese Falter wurden im Labor bei 18 °C und 75% rHF gehalten. Die Mortalität von 20% wurde meist nach 3-5 Tagen erreicht (Tab. 2).

Diskussion

Die Ergebnisse der Detailuntersuchungen über den Einfluss beschädigter Lärchenkronen auf das Anflugverhalten der Falter im Versuch Bernina und die Eiablage im Versuch Albula dürften von wesentlicher Bedeutung für den Ablauf der Massenvermehrung des Lärchenwicklers sein.

Der mit $P < 0{,}05$ signifikant stärkere Anflug an Pheromonfallen in grünen Lärchenkronen führte zu einer lokalen Aggregation der Männchen in wenig beschädigten Waldpartien. Nachdem der Wiederaustrieb der Nadeln von stark beschädigten Lärchen aber eine Länge von ca. 8 mm erreicht hatte, verschwand

diese Bevorzugung wenig beschädigter Lärchen. Leider kann diese Feststellung nur für das männliche Geschlecht gemacht werden, doch lassen die Ergebnisse des Freilandversuches über die Eiablage in Abhängigkeit der Schadenintensität den Schluss zu, dass die Weibchen ähnlich positiv auf unbeschädigte Lärchen reagieren (DE REEDE, 1973). Im unbeschädigten Bestand legten 80% aller Weib-

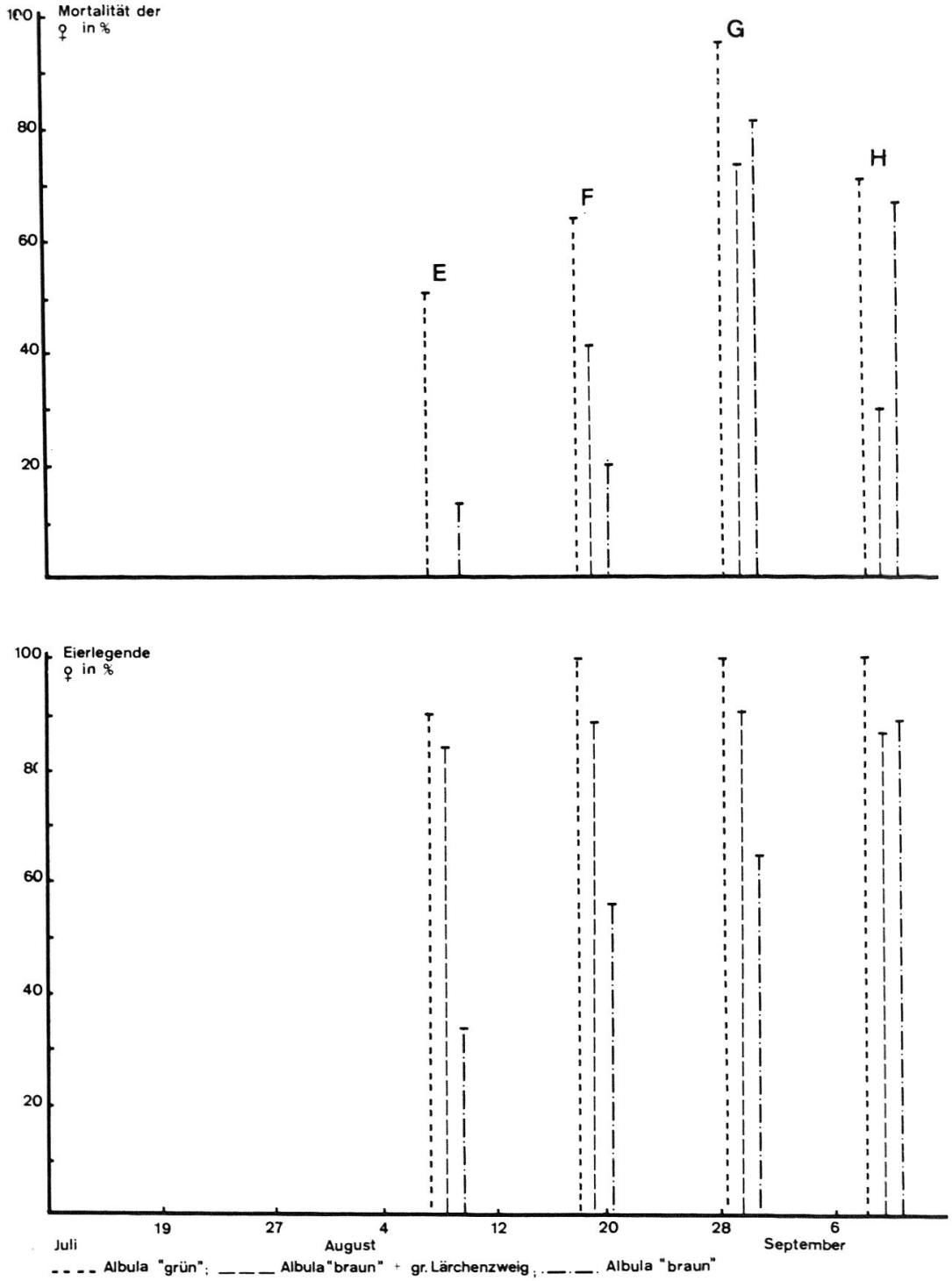


Abb. 15: Prozentuale Mortalität der Weibchen und Prozentsatz eierlegender Weibchen in unterschiedlich geschädigten Beständen zu verschiedenen Zeitpunkten, 1973 (E = 11.7. bis 9.8.; F = 21.7. bis 19.8.; G = 31.7. bis 29.8.; H = 10.8. bis 9.9.).

chen Eier, gegenüber nur 34% im beschädigten Bestand und zudem war die Eiablage im «grünen» Bestand 10mal grösser.

Die Analyse des Falterfluges, gemessen mit der Zahl der an Licht- und Pheromonfallen angeflogenen Männchen pro Falle und Tag, zeigt für alle 3 Versuche, unabhängig von der topographischen Lage des beschädigten und unbeschädigten Bestandes zueinander, folgende tendenzmässig übereinstimmende Ergebnisse:

(a) Der Anflug der Fallen ist während der 1. Flugperiode, d. h. vor dem Schlüpfen der autochthonen Population im «grünen» Bestand, in diesem 2 bis 3mal grösser als im «braunen» Bestand.

(b) Während der 2. Flugperiode, welche mit dem Schlüpfen der Falter im «grünen» Gebiet bis zum allmählichen Wiederaustrieb der Lärche im geschädigten Bestand übereinstimmt, überwiegt in den Versuchen Sils (1972) und Bernina (1974) der Anflug im «grünen» Bestand noch leicht. Im Versuch Albula (1973) ist der Anflug an Lichtfallen für beide Bestände praktisch gleich gross, hingegen ist der Anflug an die Pheromonfallen im «braunen» Areal grösser.

(c) Die 3. Flugperiode ist durch das Wiederergrünen (Länge der neuen Nadeln 8 bis 12 mm) der geschädigten Lärchenbestände charakterisiert. In den Versuchen Sils (1972) und Albula (1973) wiesen die wiederergrünten Schadenbestände signifikant grössere Anflugwerte auf als die «grünen» Bestände; hingegen konnte im Versuch Bernina (1974) kein Unterschied festgestellt werden. Hier erreichte der Wiederaustrieb allerdings die festgelegte Nadellänge von 8–12 mm nicht.

Die Interpretation dieser Ergebnisse soll wiederum nach den drei Perioden getrennt formuliert werden:

Während der 1. Periode ist die Herkunft der Falter in den «grünen» Beständen definitionsgemäss allochthon. Die Falter stammen entweder aus benachbarten beschädigten Beständen mit rascherer Populationsentwicklung oder sie sind über kleinere oder grössere Distanzen aus tiefer gelegenen Schadenarealen eingeflogen. Der Entscheid, ob es sich um lokale Dispersion oder um Ferndispersion handle, muss für jeden Fall getrennt untersucht werden. Im Versuch Sils 1972 spricht der Überflug markierter Falter aus dem Schadengebiet ins unbeschädigte Areal anfangs August dafür, dass die höhere Falterdichte im «grünen» Bestand durch Lokaldispersion zustande gekommen ist. Für den Versuch Albula 1973 könnte der stärkere Falterflug im «grünen» Bestand sowohl auf Lokal- als auch auf Ferndispersion zurückgeführt werden. Der Überflug von markierten Faltern und der frühere Schlüpfprozess im Schadenareal lassen eine Lokaldispersion wahrscheinlich erscheinen (Abb. 9). Weil aber anfangs August gleichzeitig auch auf den Passstationen von Flüela und Albula Falter gefangen wurden, dürfte auch eine Einwanderung der Falter aus den nächstgelegenen Schadenarealen im Unterengadin nicht auszuschliessen sein. Der Anflug im «grünen Areal wäre dann auf einen Appetenzflug nach der Ferndispersion zurückzuführen (BALTENSWEILER, 1973; BALTENSWEILER & VON SALIS, 1975).

Im Jahre 1974 lagen die beschädigten und unbeschädigten Versuchsbestände von Val Bernina in gleicher Höhenlage und Exposition an der oberen

Waldgrenze, es wurde kein Unterschied im Schlüpfen der Falterpopulation festgestellt. Der Anflug während der 1. Flugperiode konnte somit nur aus dem tiefer gelegenen Teil von Val Bernina, des Engadins, des Puschlaves, oder sogar aus dem weiter entfernten Schadenareal in Mittelbünden (BALTENSWEILER, 1975) stammen.

Zusammenfassend kann man somit feststellen, dass der Falterflug in dieser ersten Periode von sehr komplexer Kausalität ist, wofür sowohl lokale als auch grossräumig wirksame Prozesse verantwortlich sein können. Dieselben Schlussfolgerungen haben teilweise auch noch für die 2. Periode Gültigkeit, wobei das Schlüpfen der autochthonen Falterpopulation die tendenzmässig höhere Falterdichte im «grünen» Bestand zusätzlich unterstützt.

Während der 3. Flugperiode ist infolge des Wiederaustriebes der geschädigten Bestände der der Versuchsanordnung zugrunde liegende Unterschied zwischen den Beständen weitgehend verschwunden. Aus diesem Grunde fehlt den Faltern die Veranlassung für eine räumlich selektive Aggregation. Trotz der früheren Auswanderung von Faltern in die grün gebliebenen Bestände, wurden in den wiederergrünten «braunen» Standorten während dieser letzten Flugperiode immer mehr Falter gefangen als im unbeschädigten Areal. Die nächstliegende Erklärung für diese Erscheinung könnten die Ausgangsdichten der autochthonen Populationen im Raupenstadium liefern, wobei eine nachträgliche dichtespezifische Mortalität im Raupen- und Puppenstadium, sowie die Emigration von Faltern mitberücksichtigt werden müsste. In Tab. 1 sind die Populationsdichten der Raupen gemäss Raupenzensus (AUER, 1973, 1974, 1975) und der Falter, geschätzt mit Hilfe der Lincoln-Indexmethode, aufgeführt. Für das Jahr 1972 kann die 10mal grössere Falterdichte im geschädigten Bestand zwangslos durch die 16mal höhere Raupendichte erklärt werden. In den Jahren 1973 und 1974 sind die Populationsunterschiede im Raupenstadium wesentlich geringer. Der beschädigte Bestand weist nur noch eine 3- bis 4mal höhere Dichte gegenüber dem unbeschädigten Bestand auf. So überrascht es nicht, dass nach der Wirkung nachträglicher Raupen- und Puppenmortalität im Falterstadium während der 3. Flugperiode keine deutlichen Dichteunterschiede mehr in Erscheinung treten. Diese Daten zeigen, dass nur im 1. Schadenjahr einer Gradation die Intensität des Falterfluges auch die Dichte der schadenstiftenden Raupenpopulation widerspiegelt, und zudem gilt dies nur für die 3. Flugperiode. Das Rückfangprozent der markierten Falter an Pheromonfallen variiert von 0,1% bis 1% (Tab. 2). Das totale Rückfangprozent (Pheromon + Lichtfallen) streut zwischen 0,1 und 3%. Es ist im «grünen» Areal mit 0,98% doppelt so gross wie im «braunen» Areal (0,48%).

Da zudem die im «braunen» Areal freigelassenen Falter gegenüber den Versuchstieren vom «grünen» Gebiet in doppelt so grosser Entfernung vom Freilassungsort zurückgefangen wurden, darf man sagen, dass die Falterpopulation eines Schadenareals allgemein vagiler ist, als jene eines unbeschädigten Bestandes. Die mittlere Entfernung zwischen den Freilassungsorten «braun» und «grün» variiert von 500 bis 1500 m. Von insgesamt 100000 markierten Faltern wurden nur 5 Individuen in Nachbarbeständen zurückgefangen. Die Tatsache, dass alle 5 Falter in «grünen» Beständen zurückgefangen wurden, stimmt mit dem Resultat überein, dass innerhalb eines geschädigten Bestandes die grünen Lärchen am attraktivsten sind (Versuch Bernina, 1974).

Es ist anzunehmen, dass die zuerst schlüpfenden Falter, welche vor dem Wiederaustrieb der Lärche erscheinen und deshalb mit grosser Wahrscheinlichkeit auswandern, im Raupenstadium nicht unter Nahrungsmangel gelitten haben. Sie dürften die vitalsten Tiere der Schadenpopulation sein. Weil auch nach aktiven Flügen von über 12000 m/Tag auf der Flugmühle keine Veränderung der Lebensdauer und Fekundität festgestellt wurde (Vačlena, 1977), können solche Tiere zweifellos neue Populationen gründen, sei es in benachbarten unbeschädigten Beständen oder irgendwo in grösserer Entfernung. Später schlüpfende Falter einer Schadenpopulation haben mit grösserer Wahrscheinlichkeit unter Nahrungsstress gelitten; im wiederergrünten Lärchenbestand bleiben dann diese Falter sesshaft und tragen damit bei, dass am gleichen Ort eine in ihrer Vitalität geschwächte F_1-Generation entsteht. Die Anteile der ausgewanderten und sesshaft bleibenden Falter stehen somit in komplexer Abhängigkeit vom Schlüpfzeitpunkt, dem Wiederaustrieb der Lärche und der Vitalität der Falterpopulation. Die Frage des Einflusses der verringerten Vitalität der Falterpopulation auf die Dichte der folgenden Generation ist daher nicht allgemein zu beantworten; der Einfluss kann sowohl populationsfördernd als auch hemmend sein.

Verdankungen

Die Autoren danken Herrn R.H. De Reede für die Überlassung der unveröffentlichten Resultate des Fekunditätsversuches 1973 an der Albula. K. Vačlena dankt Herrn Prof. V. Delucchi für die Zuteilung des Dissertationsthemas und die kritische Durchsicht seines Manuskriptes.

Zusammenfassung

Die Flugaktivität des Lärchenwicklers wird durch Temperaturen unter 7 °C und Windgeschwindigkeiten von mehr als 2,8 m/sek gehemmt. Falterzählungen mit Hilfe von Licht- und Pheromonfallen in kahlgefressenen und unbeschädigten Beständen zeigten, dass die unbeschädigten Bestände deutlich stärker angeflogen werden (Appetenzflug). Freilassungsexperimente mit markierten Faltern ergaben nur einen Überflug in unbeschädigte Bestände, zudem war das Rückfangprozent in diesen doppelt so gross (0,98%) als in den beschädigten Beständen (0,48%). Nach dem Wiederaustrieb der Lärche verliert sich die Bevorzugung der unbeschädigten Bestände. Die Eiablage eingekäfigter ♀ betrug in unbeschädigten Lärchenwäldern das Zehnfache der Oviposition in kahlgefressenen Beständen. Die Ergebnisse erlauben anzunehmen, dass die Intensität des Raupenfrasses komplexe Auswirkungen auf das Verhalten des Falters und damit auch auf die Neuverteilung des Eipotentiales hat.

Literatur

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. angew. 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).

Auer, C. 1973–1975. *Ergebnisse der populationsstatistischen Untersuchungen über den grauen Lärchenwickler (Zeiraphera diniana Gn.)* Interner Bericht für das Jahr 1972 (76 Seiten), 1973 (77 Seiten) und 1974 (71 Seiten), Entomol. Inst. ETH, Zürich (vervielfältigt).

Baggiolini, M. & Stahl, H. 1964. *Description d'un modèle de piège lumineux pour la capture d'insectes.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *37:* 181–190.

Baltensweiler, W. 1969. *Zur Verbreitung der Lepidopterenfauna auf der Lärche des schweizerischen Mittellandes.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *42:* 222–229.

Baltensweiler, W. 1973–1974. *Ökologie.* Interner Bericht für das Jahr 1972 (26 Seiten) und 1973 (36 Seiten) Entomol. Inst. ETH, Zürich (vervielfältigt).

BALTENSWEILER, W. 1975. *Die Entwicklung der gegenwärtigen Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana Gn.) in den Alpen.* Schadenbericht und Falterflug 1974. Entomol. Inst. ETH, Zürich, 17 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. 1974. *Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Guenée) (Lep. Tortricidae).* Z. ang. Ent. *76:* 196-228.

BURMANN, K. 1965. *Beobachtungen über Massenflüge des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana Gn.).* Anz. Schädlingsk. *38:* 4-7.

DAUM, R.J., GAST, R.T. & DAVICH, T.B. 1969. *Marking adult boll weevils with dyes fed in a cottonseed oil bait.* J. econ. Ent. *62:* 943-945.

DE REEDE, R.H. 1973. *Die Eiablage des Lärchenwicklers in Abhängigkeit der Schadenintensität.* Protokolldaten einer unpubl. Arbeit. Entomol. Inst. ETH, Zürich.

DOWDESWELL, W., FISCHER, R. & FORD, E. 1940. *The quantitative study of population in the lepidoptera, Polyommatus icarus* Rott. Ann. Eugenics *10:* 123-136.

ESCHERICH, K. & BAER, W. 1909. *Einiges über den «Grauen Lärchenwickler», Steganoptycha diniana Gn. (pinicolana Z.).* Naturwiss. Z. f. Forst- und Landwirtschaft *7:* 188-194.

GRAHAM, H.M. & MANGUN, C.L. 1971. *Larval diets containing dyes for tagging pink bollworm moths internally.* J. econ. Ent. *64:* 376-379.

GREEN, H.M. 1962. *Flight and dispersal of the European pine shoot moth, Rhyacionia buoliana (Schiff.) in Ontario.* Canad. Ent. *94:* 282-299; 347-379.

JACKSON, C. 1933. *On the true density of Tsetse-flies.* J. Anim. Ecol. *2:* 204.

JOHNSON, C.G. 1950. *A suction trap for small airborne insects which automatically segregates the catch into successive hourly samples.* Ann. appl. Biol. *37:* 80-91.

MAKSYMOV, 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.

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).

ROELOFS, W., CARDE, R., BENZ, G. & VON SALIS, G. 1971. *Sex attractant of the larch bud moth found by electroantennogram method.* Experientia *27:* 1438.

SALAMA, H.S. 1972. *A method of marking the lepidopterous moth Spodoptera littoralis Bois. for population and dispersal studies.* Z. ang. Ent. *70:* 217-220.

SCHWERDTFEGER, F. 1968. *Eine integrierte Theorie zur Abundanzdynamik tierischer Populationen.* Oecologica *1:* 265-295.

STEINER, H. 1962. *Methoden zur Untersuchung der Populationsdynamik in Obstanlagen.* Entomophaga *7:* 207-214.

TSCHEREPANOV, A.J. 1963. *Der Graue Lärchenwickler in den Wäldern des Oberen Altai.* Wissenschaftliche Akademie SSSR, Sibirische Abteilung, Arbeiten des Biol. Inst. *10:* 51-56 (russisch).

VAČLENA, K. 1977. *Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana G., (Lep., Tortricidae):* 1. *Morpho- und biometrische Untersuchungen des Puppen- und Falterstadiums.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *50:* 107-134.

VAN DER DRIFT, J. 1951. *Analysis of the animal community in a beech forest floor.* Tijdschr. Ent. *94:* 1-168.

VON SALIS, G. 1974. *Beitrag zur Ökologie des Puppen- und Falterstadiums des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana, (Gn.).* Diss ETHZ Nr. 5265.

WONG, T.T.Y. & CLEVELAND, M.L. 1970. *Fluorescens powder for marking deciduous fruit moths for studies of dispersal.* J. econ. Ent. *63:* 338-339.

ZINNERT, K.D. 1966. *Quantitative Untersuchungen nach der Lincoln-Index-Methode an einer Population von Lysandra coridon Poda im zentralen Kaiserstuhl (Lep. Lycaenidae).* Mitt. bad. Landesver. Naturk. u. Natursch. *9:* 75-83.