# Ursache oder Wirkung? : Kritische Betrachtung zum Aufsatz "Colour-polymorphism and dynamics of larch bud moth populations"

Autor(en): **Auer, C.**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **51 (1978)**

Heft 2-3

PDF erstellt am: **28.03.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401881

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

**Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

**http://www.e-periodica.ch**

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
*BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE*
51, 255–259, 1978

# Ursache oder Wirkung?

## Kritische Betrachtung zum Aufsatz «Colour-polymorphism and dynamics of larch bud moth populations»[1]

C. AUER
Quaderstrasse 16, CH-7000 Chur[2]

*Cause or effect? Remarks to the paper «Colour-polymorphism and dynamics of larch bud moth populations»* – BALTENSWEILER (1977) conceives in the mentioned publication «the larch bud moth cycle in the subalpine larch-cembran pine forest as the result of directional selection for two phenotypes, whereby the selfinduced periodic deterioration of the nutritional environment, the rate of recovery of the host tree as well as the time-lag involved in the recombination of genes are considered as the driving forces.» This conclusion is certainly an oversimplification of the observed total mechanism. Simple models for the possible efficiency of selection show that selection alone cannot cause a change of relative density from 1 to 20 000 and more, and vice versa, within 3–5 years. Moreover, since the beginning of our investigations in 1949 over the whole arch of the European Alps there has been no indication of the existence of stress factors in minimal population density situations which could act as a «driving force» for the «recombination of genes». Time-lag is certainly not a driving force by itself. Thus, the incomplete results and the conclusions of the author should be carefully revised.

### DISKUSSIONSBEGRÜNDUNG

BALTENSWEILER (1977) umschreibt seine Ergebnisse wörtlich in folgender Zusammenfassung: «Aufzuchtversuche mit Larven der Lärchenform und der Arvenform zeigen, dass sich die Lärchenform durch kühle Temperaturen stärker gegen schwarz modifizieren lässt und auch eine höhere Mortalität erleidet als die Arvenform oder die intermediären Formen. Weil die durch Kahlfrass verursachte Verschlechterung der Nadelqualität ebenfalls die intermediäre Form begünstigt, wird die zyklische Populationsbewegung im subalpinen Lärchen-Arvenwald als das Ergebnis einer alternierend gerichteten Selektion für zwei Phaenotypen unterschiedlicher Fitness interpretiert.»

Diese Folgerungen sind abschliessend, für den Leser unmissverständlich. Die treibende Kraft des Massenwechsels ist gefunden!

Als ältester Teilnehmer in der LW[3]-Forschung fühle ich mich verpflichtet, gegen diese meines Erachtens zu weit gehende Vereinfachung den – unbeliebten – Mahner zu spielen. Der kritische Leser ist vermutlich ohnehin schon etwas stutzig geworden, entweder weil er die Logik auch der Zusammenfassung nicht zwingend findet, oder aber weil die sachlichen Beweise im Text nur mangelhaft gegeben sind.

[1] W. BALTENSWEILER, Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *50:* 15–23, 1977

[2] Selbständiger Beginner (1949/52) und Bearbeiter der quantitativen Populationsforschung beim Lärchenwickler bis 1977 (1953 bis 1975 im Auftrag des Entomologischen Instituts, ETH-Zentrum, 8092 Zürich, mit Mitteln des Fonds für Wald- und Holzforschung und des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung).

Jeden Populationsgenetiker dürften zweifellos die *Originalzahlen* aus Versuchen und Beobachtungen lebhaft interessieren, um auch eigene, andere Betrachtungsweisen zu prüfen. Leider hat BALTENSWEILER in seinem Aufsatz gerade diese Wünsche nicht erfüllt.

Meine Kritik richtet sich in erster Linie gegen diese fehlende Transparenz, keineswegs aber gegen die wissenschaftliche Absicht, Einflüsse genetischer Faktoren auf das Populationsgeschehen zu suchen. Schon seit Jahrzehnten hätte man das Forschungsteam mit einem ausgebildeten Genetiker ergänzen sollen. Wenn BALTENSWEILER nun selber diese Lücke füllen will, so ist das durchaus verdienstvoll, setzt aber wohl besondere Vorsicht bei Resultatauslegungen voraus.

Schon lange vor BALTENSWEILER hat GEIER (1966) auf ein mögliches Wechselspiel im Vorherrschen einer schwachen bzw. besonders widerstandsfähigen LW-Rasse (weak and strong type) als Ursache der periodischen Pendelbewegung von LW-Populationen hingewiesen. Seither haben zahlreiche andere Forscher und an anderen Beispielen ähnliche Denkmodelle entwickelt. Fast ist man versucht, darin einen Modetrend zu erkennen. 1969 beschrieb auch H. KLOMP das LW-Modell als mögliche Folge von Selektionsprozessen (International Symposium on Statistical Ecology, New Haven, USA). Bezeichnenderweise verzichtete er aber auf eine Veröffentlichung in den Symposiumsberichten. Beide Wissenschafter waren persönlich nur oberflächlich mit den LW-Untersuchungen vertraut. Insbesondere verfügten sie nicht über das unmittelbare Erlebnis und über die neueren Einblicke BALTENSWEILERS in Verhalten und Anteilwechsel der Farbvarianten-Typen. Aber auch BALTENSWEILER benützt wieder eindeutig den *Selektionsprozess* zur Übertragung seiner Versuchsergebnisse auf natürliche Populationen grosser Gebiete. Bereits 1971 erschien seine erste Arbeit, die in diese Richtung zielte. Nur geringe Anteilverschiebungen von Farbtypen innerhalb eines Massenwechsels verhinderten damals aber noch zu allgemeine Schlüsse.

In keinem Fall wurde der Selektionsprozess in seiner Wirkung über die Zeitachse näher abgeschätzt. Darin liegt ein entscheidender Mangel auch der neuen Arbeit. Es ist dabei nicht einmal so wichtig, welche Art von Modellüberlegungen man für den Selektionsprozess benützt. Bedeutsam ist viel mehr, dass man sich damit eine klare und nicht bloss eine Wunschvorstellung schafft. In diesem Sinne erweiterte Überlegungen zu den Ausführungen BALTENSWEILERS führen zu vorsichtigeren Schlüssen, wie die nachfolgenden Abschnitte zeigen.

Die Selektion ist als bedeutsame Möglichkeit zur Veränderung der Erbsubstanz und der Individuenmerkmale etc. allgemein anerkannt. Sie ist indessen nur eine der zahlreichen, schicksalshaft beeinflussten Genübertragungen von einer Generation zur andern. Man könnte noch erwähnen: die Panmixie, die Mutation, die Migration oder gar systematische Elternpaarung. Panmixie darf man für Falterpopulationen grosser Untersuchungsgebiete wohl immer voraussetzen. Mutationen können ohne Bedenken als Ursache so kurzfristig periodischer Erscheinungen vernachlässigt werden. Sie sind für langfristige Veränderungen oder Ergänzungen in Zeiträumen von 10000 und mehr Jahren in Betracht zu ziehen. Systematische Elternpaarung setzt in der Natur eine längere Zeit dauernder «Isolationslage» voraus, die aber beim LW nie zu erwarten ist.

Ausserdem gibt es noch die verschiedenen Möglichkeiten der Merkmalsübertragung wie intermediär, unvollständig, vollständig und überdominant. Es darf ferner angenommen werden, dass nicht nur zwei Merkmalträger Einfluss auf das Populationsgeschehen haben. Als mögliche Wege genetischer Veränderung

[3] LW = Lärchenwickler

höherer Art bleiben somit für den LW wohl nur *Migration* und *Selektion* übrig. Befassen wir uns daher etwas näher mit sinngemässen theoretischen Grundlagenmodellen.

## QUANTITATIVE WIRKUNGEN DER GAMETENSELEKTION

Angenommen, eine Ausgangspopulation habe das relative Geninventar $p_0 = 0{,}9$, $q_0 = 0{,}1$. Gesucht ist die Anzahl Generationen (n), die nötig ist, um die relativen Genanteile von A auf $p_n = 0{,}2$ zu verkleinern (resp. $q_0$ auf 0,80 zu erhöhen), bei folgenden Fitnesswerten:

Gen A: 1-s = 1-0,20 = 0,80

Gen a: 1,0.

Nach LE ROY (1967) lässt sich diese Frage angenähert mittels folgender Formel beantworten:

$$n = \frac{1}{s} \ln \frac{p_0(1-p_n)}{p_n(1-q_0)} = \frac{1}{0{,}2} \ln \frac{0{,}9 \times 0{,}8}{0{,}2 \times 0{,}1} = 18 \text{ Jahre}$$

Für Fitnesswerte s = 0,5 (A=1,0-0,5, a=1,0) ergeben sich 7 Generationen. Die Mortalitätsunterschiede - als Ausdruck für die Fitness der Raupen - erreichten in den Versuchen BALTENSWEILERS (siehe Seite 20) höchstens 38,2-14,2 = 24%. Solche Fitnessunterschiede (z.B. s = 25%) benötigen nach der Schätzformel LE ROY 14 Jahre (Generationen), um das Gameteninventar im erwähnten Umfang zu verändern.

Diese für Gametenselektion berechneten Generationenzahlen würden sich bei *Zygotenselektion* rund verdoppeln.

Die beobachteten Fitnessunterschiede genügen somit bei weitem nicht, um in der beobachteten Dauer von 3-4 Jahren Regression oder 4-5 Jahren Progression die Populationsdichten des LWs in so gewaltigem Ausmasse zu verändern (min. 1 : 20000). Wir haben aber objektive Beobachtungsergebnisse dafür, dass Futtermangel und später noch über 2-3 Jahre andauernde Qualitätsverschlechterung der Nahrung zusammen mit anderen Faktoren eine «Schadenpopulation» innert 3 Jahren völlig zusammenbrechen lassen. Möglich, dass dabei auch Selektionsvorgänge mitspielen. Sie wären indessen höchstens ein Anteil des vielgestaltigen Ursachenkomplexes. Für die gewaltige Zunahme der Populationsdichten vom Tiefst- zum Höchstpunkt fehlt uns hingegen jeglicher Hinweis auf einen genügenden Selektionsdruck zugunsten der schwarzen Formen. Das tatsächliche Geschehen in Populationen grosser Gebiete (3000-6000 ha Wald, 100-120 $km^2$ Gesamtfläche) wird durch die Vielgestaltigkeit nach zeitlichem Auftreten und Intensität der Schäden kleiner Gebiete innerhalb der Täler noch bedeutend verwickelter. Die von BALTENSWEILER beobachtete Veränderung der Farbtypenanteile bei hohen und tiefen Populationen ist vermutlich nur beschränkt genetisch bedingt und mit grösster Wahrscheinlichkeit nicht die *Ursache* der periodischen Wellenbewegung sondern viel eher deren *Folge*.

Die quantitative Populationsbewegung, wie wir sie im Zeitraum 1949-1976 beobachtet haben (Abb.1), belegt wohl besser noch als jedes theoretische Modell, dass eine so kurzfristige, so grosse und so regelmässige Wellenbewegung nicht primär durch Selektion verursacht sein kann.

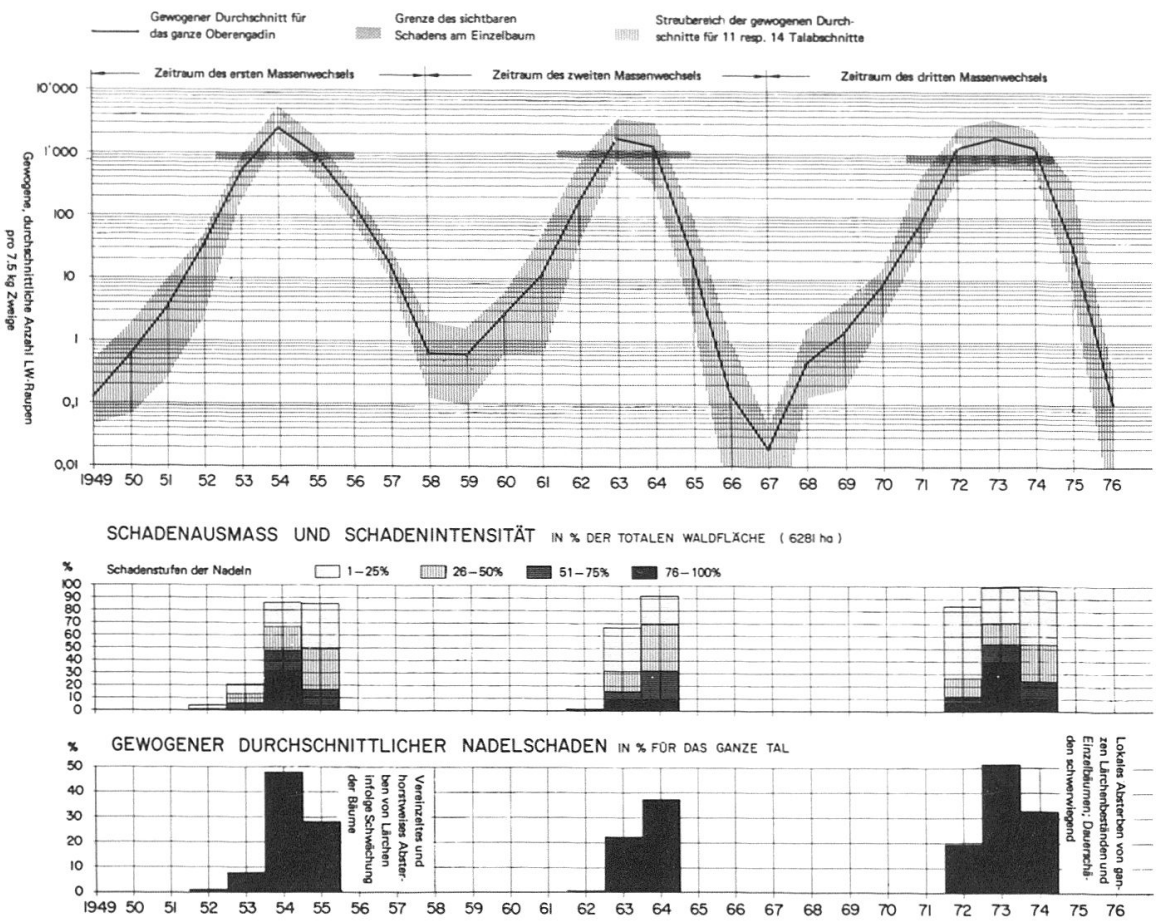



Abb. 1: Quantitativer Massenwechsel des Lärchenwicklers im Oberengadin.

Tab. 1: Genfrequenz und deren Veränderung von Generation zu Generation (m = ♂, w = ♀).

| Genfrequenz | Ursprüngliche Generation | | Folge-Generation (nach Migration) | |
|---|---|---|---|---|
| | Gen A | Gen a | Gen A | Gen a |
| Total | $p_o(0,9)$ | $q_o(0,1)$ | $p_1(0,7)$ | $q_1(0,3)$ |
| für Geschlechts- | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ |
| tiere | $p_{ow}$ $p_{om}$ | $q_{ow}$ $q_{om}$ | $p_{1w}$ $p_{1m}$ | $q_{1w}$ $q_{1m}$ |
| | (0,9) (0,9) | (0,1) (0,1) | (0,6) (0,8) | (0,4) (0,2) |
| für $AA=p_w+p_m$ | 0,9 x 0,9 = 0,81 | = 81% | 0,6 x 0,8 | = 48% |
| für $aA=p_mq_w+p_wq_m$ | 0,9x0,1 + 0,9x0,1 | = 18% | 0,6x0,2 + 0,8x0,4 | = 44% |
| für $aa=q_wq_m$ | 0,1 x 0,1 | 1% | 0,4 x 0,2 | 8% |
| Total | | 100% | | 100% |
| für A | (81+9) | 90% | (48+22) | 70% |
| intermediäre Vererbung | | | | |
| für a | (1+9) | 10% | (8+22) | 30% |
| für AA | | 81% | | 48% |
| vollständ. Dominanz von a | | | | |
| für aA+aa | (18+1) | 19% | (44+8) | 52% |

## QUANTITATIVE WIRKUNGEN DER MIGRATION

Migrationen (Emigration und Immigration) treten wohl bei allen Populationsdichten auf. Quantitativ geringere Falterüberflüge bei tiefen Populationen können den Genbestand einer Lokalpopulation ebenso stark verändern wie die viel zahlreicheren Migrationen bei hohen Populationen. Sie erfassen immer die vitaleren Individuen. Im Schadenbild ganzer Gebirgstäler haben wir gewisse Hinweise, dass Migrationen vorkommen könnten. Noch nie beobachteten wir beispielsweise eine *gleichzeitige* Schadenverfärbung aller Lärchenwälder eines Tales. Immer ist der Schaden fleckig und verschiebt sich während der Schadenperiode innerhalb des Tales. Er verschwindet auch fleckig. Bereits in der äusserlich nicht erkennbaren Progressionsphase können wir statistisch sicher Orte nachweisen, wo die Zunahme der Population früher und rascher erfolgt als an anderen. In beiden Fällen können sowohl gebietseigene als auch gebietsfremde Einflüsse (Migrationen) Ursache der Kleinstandortsunterschiede sein. Es ist daher nicht ganz abwegig, mögliche Einflüsse von Migrationen abzuschätzen.

Angenommen, unter panmiktischen Verhältnissen - also bei völlig zufälliger Paarung der Geschlechter zu jeder Zeit und an jedem Ort - haben sich die Genfrequenzen einer Lokalpopulation $p_m = p_w = 0{,}9$ durch *Migration* auf $p_m = 0{,}8$ und $p_w = 0{,}6$ verschoben. Nach LE ROY (1967) ist in Tab. 1 gezeigt, wie die Genfrequenzen und deren Veränderung von Generation zu Generation mathematisch zu fassen wären. Je nach Dominanzwert können sich die Genfrequenzen durch Migration schon in der ersten Folgegeneration z.B. für das Gen a von 10% auf 30% oder gar von 19% auf 52% vergrössern. Migrationen können also nicht nur quantitativ sondern indirekt auch qualitativ für die Populationsforschung eine bedeutsame Rolle spielen. Ihre quantitative Bedeutung in der LW-Populationsbewegung abzuschätzen, dürfte schwer sein. Grösstenteils wird die Migration durch Nahrungsmangel verursacht. Die Falter fliegen aus braunen, geschädigten Wäldern aus. Die Rolle der Migration ist vermutlich ebenfalls vorwiegend passiver Art. Immerhin mag dieser Hinweis zeigen, dass fachmännische genetische Forschung in langfristigen Populations-Forschungsprogrammen nicht ausgeschlossen werden darf.

Unter solchem Gesichtswinkel begrüsse ich auch die Arbeiten BALTENSWEILERS. Sie bringen mindestens eine ermutigende Anregung. Ich verneine lediglich und entschieden die allzu vereinfachende und abschliessende Folgerung für die periodischen Populationsbewegungen des Lärchenwicklers.

## LITERATUR


BALTENSWEILER, W. 1971. *The relevance of changes in composition of larch bud moth populations for the dynamics of its numbers.* Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul., Oosterbeek, PUDOC, Wageningen, 208-219.

GEIER, P.W. *Management of insect pest.* Ann. Rev. Ent. *11:* 471-490.

LE ROY, H.L. 1967. *Evolutionserscheinungen in populationsgenetischer Sicht; einige Modelle und Prinzipien.* Recipe SANDOZ, Band No. 9, Basel.