

Ökologische und
physiologische Studien über
die Lärchenminiermotte,
Coleophora laricella HBN.

*Ekologiska och fysiologiska studier
över lärkträdsmalen, Coleophora laricella HBN.*

von

HUBERTUS H. EIDMANN

SKOGSHÖGSKOLAN

STOCKHOLM

Ms eingereicht 3. Sept. 1965
Ms mottagit 3 sept. 1965

ESSELTE AB. STHLM 65

512921

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	5
Kap. 1. <i>Die Lärche</i>	8
Kap. 2. <i>Die Verbreitung der Lärchenminiermotte</i>	15
Kap. 3. <i>Morphologie</i>	20
Imago	20
Ei	21
Raupen	22
Puppe	23
Säckchen	23
Kap. 4. <i>Lebensweise und Entwicklung</i>	27
Schlüpfen und Schwärmen	27
Kopulation und Eiablage	32
Embryonalentwicklung und junge Raupen in Minen	36
Säckchenbildung und Überwinterung	38
Die Raupen im Frühjahr	44
Verpuppung und Puppenruhe	48
Wanderungen und Orientierung der Raupen	51
Markierung von Säckchen im Freiland	52
Orientierungsversuche im Laboratorium	52
Licht	52
Schwerkraft	54
Geruch	56
Kopfkapselbreiten und Larvenstadien	57
Kap. 5. <i>Befall und Schaden</i>	67
Die Wirtspflanzen	67
Larix	67
Andere Arten	68
Die Stärke und Verteilung des Befalls	69
Befall an verschiedenen Triebabschnitten	69
Befall in verschiedenen Kronenregionen	73
Befall in verschiedenen Bestandteilen	76
Befall verschiedener Bestände	79
Frass und Schaden	81
Der Verlust an Nadelmasse	81
Kritische Zahl und Prognose	85
Die Folgen des Frasses	87
Kap. 6. <i>Gegenmassnahmen</i>	90
Vorbeugende Massnahmen und biologische Bekämpfung	90
Übersicht über die Bekämpfungsmethoden	91
Eigene Versuche	93
Beurteilung von Bekämpfungsmassnahmen	95
Kap. 7. <i>Einflüsse der Umwelt auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit</i>	97
Abiotischer Einflüsse	97
Temperatur	97
Feuchtigkeit	98
Niederschläge, Wind und andere abiotische Einflüsse	100
Biotische Einflüsse	102
Pathogene Mikroorganismen	102
Parasiten	104
Räuber	111
Koinzidenz und Konkurrenz	114
Kap. 8. <i>Die Veränderungen der Populationsdichte</i>	117
Einführung und Definitionen	117
Intrazyklische Veränderungen	119
Die Sterblichkeit auf verschiedenen Entwicklungsstufen	120
Ei	120

	Raupenstadien vor der Überwinterung	120
	Überwinternde Raupen	122
	Raupen nach der Überwinterung und Puppen	128
	Imagines	130
	Wichtigste Ursachen und Umfang der Sterblichkeit	131
	Räumliche Unterschiede der Sterblichkeit	136
	Am Zweig	136
	In der Höhe	138
	Innerhalb des Bestandes	139
	Zwischen Populationen	142
	Interzyklische Veränderungen	143
	Fluktuationen verschiedener Populationen	144
	Djurgården	144
	Stäket	145
	Bogesund	146
	Rössjöholm	146
	Umfang und mögliche Ursachen der Fluktuationen	147
	Abschliessende Bemerkungen	151
Kap. 9.	<i>Die Diapause</i>	159
	Einführung	159
	Der Beginn der Diapause	162
	Die Beendigung der Diapause	164
	Der Verlauf des Erwachens in Zuchten	165
	Äussere Anzeichen der Entwicklung am Ende der Diapause	168
	Der Zeitpunkt des Zuchtbeginns und die Reaktivierung	171
	Die Zuchttemperatur und die Reaktivierung	174
	Die Reaktivierung in niedrigen Temperaturen	183
	Der Einfluss von Licht und Luftfeuchtigkeit auf die Zuchtdauer	187
	Das Erwachen der Raupen und das Ausschlagen der Lärchen	189
	Die Atmung überwinternder Raupen	191
	Die Atmung normaler Tiere	192
	Die Atmung nach Behandlung mit HCN	197
	Der Gehalt an Cytochromoxydase	201
	Diskussion	203
	Zusammenfassung	210
	Literatur	216
	Sammanfattning	223

Einleitung

Die Lärchenminiermotte *Coleophora laricella* HBN. ist einer der verbreitetsten und wichtigsten Schädlinge der Lärche. Sie tritt auch in Schweden schon seit langem schädlich auf. Trotz zahlreicher Veröffentlichungen über die Art waren aber bisher viele Einzelheiten nicht oder nur unzulänglich bekannt. Ausser den von TRÄGÅRDH (1910, 1915) veröffentlichten Beobachtungen war *C. laricella* in Schweden noch nicht näher studiert worden. Die Kenntnisse über die Verbreitung und das schädliche Auftreten, den Entwicklungsverlauf und die Einflüsse der Umwelt auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit in Schweden waren mangelhaft. Auch in anderen Ländern waren die Veränderungen der Populationsdichte kaum und vor allem nicht über längere Zeit untersucht worden. Ebenso fehlte es an Studien über die Überwinterung und Diapause der Tiere.

Mit den hier vorgelegten Untersuchungen sollen einige Lücken in der Kenntnis der Lärchenminiermotte, ihrer Ökologie und Physiologie geschlossen werden. Die Arbeiten wurden 1955 begonnen und am Institut für Forstentomologie der Königlichen Forstlichen Hochschule in Schweden ausgeführt. Zum Aufgreifen der Probleme trug ausser der Bedeutung der Art als Forstschädling bei, dass *C. laricella* ein vorzügliches Objekt für Untersuchungen an Populationen ist. Die Tiere können mit Ausnahme der schwärmenden Imagines in allen Stadien und zu allen Jahreszeiten quantitativ in der Natur erfasst werden, und zwar unter Ausnutzung derselben ökologischen Bezugseinheit. Sie pflegen auch bei geringer Populationsdichte so zahlreich aufzutreten, dass die Entnahme von Proben in der Regel keinen fühlbaren Eingriff in die Population bedeutet. Der Umfang der Proben wurde weniger durch die Grösse der Populationen begrenzt als vielmehr durch die Möglichkeiten, das Material weiter zu bearbeiten.

Der grosse Umfang des vorliegenden Materials machte eine Beschränkung und Auswahl erforderlich. U. a. wurden die Tabellen ziemlich eingeschränkt. Alle Unterlagen sind jedoch an der Forstlichen Hochschule hinterlegt und dort zugänglich. Auch die Literaturzitate habe ich bewusst knapp gehalten und nur die mir wesentlich erscheinenden Ergebnisse und Ansichten anderer Autoren zitiert. Sie sind an den entsprechenden Stellen im Text wiedergegeben. Soweit spezielle

Untersuchungsmethoden verwendet wurden, sind diese ebenfalls im laufenden Text beschrieben.

Die Geschichte der Erforschung beginnt mit einer Mitteilung im Jahre 1803. In diesem Jahre frassen in Deutschland säckchentragende Raupen „als es noch Eis fror . . . in unzählbarer Menge an den Lärchenbäumen, welche eben ihre Nadelbüschel herausgetrieben hatten“ (ANONYMUS 1803). Der Autor vermutete in dem Schädling die Art *Phalaena Tinea cembrella* L., und unter diesem Namen geben auch BECHSTEIN & SCHARFENBERG (1805) die Beobachtung wieder. HÜBNER benannte die Motte in seiner „Sammlung europäischer Schmetterlinge“ *Tinea laricella*. Die betreffende Tafel 64 seines in Fortsetzungen erschienenen Werkes wird zwischen März 1814 und Ende 1817 datiert (FERNALD 1905, HEMMING 1937). Etwa um die gleiche Zeit (1815—1816) bildete HÜBNER auch in der „Geschichte europäischer Schmetterlinge“ einen befallenen Lärchenzweig und Säckchen und Puppe von *laricella* ab. Die erste ausführliche Beschreibung der Lebensweise und forstlichen Bedeutung des Insekts, das er *Phalaena Tinea laricinella* nannte, brachte BLUM 1816 (mit Nachtrag von BECHSTEIN). Damit war die Art unter eigenem Namen in die entomologische und forstentomologische (s. BECHSTEIN 1818) Literatur eingeführt. TREITSCHKE (1835) stellte fest, dass die von TISCHER aufgestellte Art *argyropennella* mit *laricella* HBN. synonym ist, wollte aber den Namen *Ornix argyropennella* beibehalten. Der HÜBNERsche Name setzte sich jedoch bald durch. Auf HÜBNER (1822) geht auch der Gattungsname *Coleophora* zurück (zuerst, aber ungültig, in seinem „Tentamen“ von 1806). Dieser Gattungsname wurde besonders durch ZELLER (1849) in seiner Bearbeitung der Coleophoriden befestigt, in der er *laricella* als die häufigste aller Coleophoren bezeichnet. Der heute gebräuchliche, deutsche Name Lärchenminiermotte stammt von RATZBURG (1840).

Die Art trat immer wieder in Mengen auf, und die Beiträge zur Kenntnis der Lärchenminiermotte mehrten sich schnell. Hier seien nur einige wichtigere erwähnt. Schon BRANTS (1839) vermutete einen Zusammenhang zwischen Standort und Auftreten bzw. Schaden der Motte. Eine ausgezeichnete Abbildung des Frühjahrsfrasses gab RATZBURG (1840). KAISER (1859) beobachtete die Eiablage, den Frass der jungen Raupen und das Verfertigen der Säckchen im Herbst. REISSIG (1869) machte neue Angaben über Lebensweise, Umwelteinflüsse und Gegenmassnahmen. LOOS (1891/92) beobachtete das schädliche Auftreten und berichtete u. a. über natürliche Feinde. HERRICK (1912) schilderte die Lebensweise in Nordamerika, er machte auch die ersten erfolgreichen Versuche mit chemischer Bekämpfung. Eine

Zusammenfassung des bis dahin Bekannten gab ESCHERICH (1931). JUNG (1942) stellte Morphologie, Biologie, Einflüsse der Umwelt, Befall und Schaden ausführlich dar. 1953 veröffentlichte WEBB eine Dissertation, in der er verschiedene Probleme wie Entwicklung, Befall und natürliche Feinde eingehend behandelte. Viele Originalangaben über die Lärchenminiermotte findet man in der Literatur zerstreut, auch in Übersichtswerken (z. B. JUDEICH & NITSCHKE 1895).

Ich habe in einer vorläufigen Mitteilung (EIDMANN 1958) einige Ergebnisse der hier ausführlich behandelten Untersuchungen veröffentlicht. In einigen anderen Veröffentlichungen habe ich spezielle Fragen behandelt (1959, 1961, 1962, 1963, 1965).

An dieser Stelle will ich denen meinen Dank aussprechen, die die Untersuchungen gefördert haben. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. V. Butovitsch für sein Interesse und sein vielseitiges Entgegenkommen bei der Ausführung der Arbeiten. Herr Bengt Ehnström war mir bei Versuchen und Feldarbeiten behilflich, ihm danke ich herzlich für seine zuverlässige Unterstützung und stete Hilfsbereitschaft. Für technische Hilfe bei verschiedenen Versuchen und Analysen danke ich Fräulein K. Bachman, Frau B. Hultin und Fräulein G. Scheferhoff. Herr Prof. C. O. Tamm stellte mir freundlicherweise technische Ausrüstung seines Instituts zur Verfügung. Frau Dozent A. Käärrik und Herrn Dr. E. Müller-Kögler danke ich für die Bestimmung von Pilzen, Herrn K.-J. Hedqvist für die Bestimmung der Parasiten. Herrn Prof. B. Matérn bin ich für die Beratung in mathematisch-statistischen Fragen zu Dank verpflichtet. Für anregende Diskussionen danke ich Herrn Forstmeister N. Nannestad, Prof. L. Silén und Dr. W. Thalenhorst. Schliesslich möchte ich es nicht versäumen, dem Fonden för skogsvetenskaplig forskning meinen besonderen Dank für eine wesentliche finanzielle Unterstützung der Untersuchungen auszusprechen.

Kapitel 1. Die Lärche

Da *Coleophora laricella* ein monophages Insekt ist und praktisch nur an Lärche, ausnahmsweise an Douglasie, lebt, ist es angebracht, einige Bemerkungen über die Lärche vorauszuschicken.

Europas natürliche Lärchenvorkommen liegen in den Alpen und den Karpathen und — in geringerem Umfang — in den Sudeten und im südöstlichen Polen, weitab von den nordischen Ländern. Etwa um die Mitte des 18. Jahrhunderts wurden, soweit bekannt, die ersten Lärchen im Norden gepflanzt. Die berühmtesten Bestände davon sind die 1738 auf Geheiss der Zarin Katharina II. (s. SCHOBER 1949, v. d. SCHULENBURG 1958) angelegten Bestände von sibirischer Lärche in Raivola. In Schweden wurden nach SCHOTTE (1917) gegen 1750 die ersten Lärchen angebaut, meist einzeln und als Zierbäume. Dabei handelte es sich um europäische Lärchen. AF STRÖM und seine Schüler wandten der Lärche besonderes Interesse zu und pflanzten sie zahlreicher und bestandesweise. Mit dieser, etwa 1832 eingeleiteten Periode begann die eigentliche Ausbreitung der Lärchen in Schweden. Heute wendet man der Gattung *Larix* besonderes Interesse zu. Dies gründet sich auf die besonderen Qualitäten des Holzes und die Möglichkeit, es wie Kiefer und Fichte zu Papierholz zu verwenden. Dazu kommt die Fähigkeit der Bäume, an Standorten zu gedeihen und Holz zu erzeugen, an denen einheimische Holzarten unproduktiv sind. Von verschiedenen Seiten, nicht zuletzt von der Forstlichen Hochschule in Stockholm, werden Lärchen in Anbau- und Provenienzversuchen, Produktions- und Eigenschaftsuntersuchungen studiert.

Obwohl die Lärche heute noch einen sehr geringen Anteil an den Waldbäumen Schwedens ausmacht, ist sie doch weit im Lande verbreitet. In Süd- und Mittelschweden findet man sie häufig, in Nordschweden etwas seltener. Die Bäume werden gerne als Zierbäume bei Häusern und Höfen gepflanzt, für Alleen verwendet und in Parks und Friedhöfen angebaut. Grössere, reine Lärchenbestände sind nicht häufig, als einzelne Bäume oder stärkere Beimischung in gemischten Beständen trifft man Lärchen öfter an. In Nadelholzbeständen, die durch Saat gegründet wurden, findet man gelegentlich einzelne Lärchen, die aus absichtlich oder versehentlich beigemischem Lärchensamen hervorgegangen sind.

Die zur Zeit wichtigsten und praktisch ausschliesslich in Schweden vorkommenden Lärchenarten sind die europäische, die sibirische und die japanische. Etwas verallgemeinert lässt sich sagen, dass die japanische Lärche im Süden und Südwesten, die sibirische im Norden des Landes die besten Aussichten hat, während die europäische Lärche besonders in Süd- und Mittelschweden gut gedeiht. Praktisch unerprobt in Schweden sind die nordamerikanischen und einige zentral- und ostasiatische Lärchenarten. Dagegen gibt es mehrere Bestände mit Korea- und Kurilerlärche. Auch Hybridlärchen kommen vor.

Die wissenschaftliche Systematik der Gattung *Larix* ist nicht ganz einheitlich. Ich habe absichtlich die Trivialnamen verwendet, um Verwechslungen auszuschliessen. Im Folgenden werde ich mich lediglich der Artnamen *L. decidua* für die europäische, *L. sibirica* für die sibirische, *L. gmelini* für die an die sibirische anschliessende asiatische und *L. leptolepis* für die japanische bedienen und Unterarten, Varietäten oder Provenienzen mit dem geographischen Ursprung bezeichnen. Nur wenn Verwechslung zweier Arten möglich ist, werde ich eine genauere systematische Bezeichnung verwenden.

Der Zeitpunkt des Ergrünerens der Lärchen im Frühjahr hängt von verschiedenen Faktoren ab. Bestimmte Lärchenarten und Provenienzen schlagen früher aus als andere. Die Kurilerlärche soll als erste und deutlich früher als andere ergrünen. An einer Lärchen-Klonkultur mit verschiedenen Arten und Herkünften (*decidua*, *dahurica*, *japonica*, *leptolepis*) wurde beobachtet, dass die mit *japonica* bezeichneten Pflanzen (also wahrscheinlich Kurilerlärche) relativ früh austrieben, während die Nadelentwicklung bei *decidua* verschiedener Provenienzen verhältnismässig spät war. Auch die sibirische Lärche soll vor anderen Arten ausschlagen (SCHENK 1939), doch dürfte das wohl bei verschiedenen Provenienzen der sibirischen Lärche unterschiedlich sein.

Beobachtungen an einer kleinen Kultur mit verschiedenen Lärchenprovenienzen (Einzelbaumparzellen) im Frühjahr 1961 sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Die Tabelle zeigt das bekannte unter-

Tab. 1. Ausschlagen der Nadeln und Austreiben der Langtriebe bei Lärchen verschiedener Provenienzen im Frühjahr 1961 (Östergötland).

Nadeln: 0 = nicht entwickelt, 1 = mässig entwickelt, 2 = weit entwickelt.

	<i>L. decidua</i>					<i>leptolepis</i>	
	a	b	c	d	e	a	b
Entwicklung der Nadeln, 27.IV . .	1,2	1,5	1,9	1,5	1,2	0,8	1,7
Triebe mittlere Länge cm, 20.VI .	2,7	2,5	2,3	0,9	1,8	2,5	3,6

schiedliche Ausschlagen bestimmter Provenienzen und deutet an, dass das Austreiben der Langtriebe nicht mit der Benadelung korreliert zu sein braucht.

Ausser der genetischen Konstitution sind für das Ergrünen Standort bzw. Exposition der Bäume sowie Temperaturverlauf und Niederschläge im Frühjahr von wesentlicher Bedeutung. Daher können von Ort zu Ort und von Jahr zu Jahr auffallende Unterschiede im Ergrünen vorkommen. Im allgemeinen darf man in Süd- und Mittelschweden damit rechnen, dass die Lärchen in der zweiten April- bis ersten Maihälfte ergrünen.

Vermutlich haben die Feuchtigkeit und die auf die Knospen einwirkenden Temperaturen entscheidenden Einfluss auf das Austreiben der Nadeln. Dabei dürfte eine Art von Temperatursummierung stattfinden; im Zusammenhang mit der Diapause von *Coleophora laricella* wird darauf näher eingegangen werden. Blütenknospen und Nadelknospen schlagen praktisch gleichzeitig aus, Blütenknospen unter Umständen ein wenig früher. Die Nadeln an jungen und älteren Triebabschnitten desselben Zweiges können zur selben Zeit ausschlagen. Meist beobachtet man jedoch, dass die distalen Teile von Lärchen später ergrünen als dem Stamm und der Wurzel nähere Teile. Zweigenden, besonders in der oberen Kronenregion, und Gipfeltrieb benadeln sich oft etwas später als die anderen Teile des Baumes. Auch darin scheinen Provenienzunterschiede aufzutreten.

Etwa einen Monat nach dem Ergrünen treiben die Langtriebe der Lärchen aus, in Süd- und Mittelschweden etwa ab Ende Mai, hauptsächlich Anfang und Mitte Juni. Sie beenden das Längenwachstum erst im Herbst. Die einzeln stehenden Langtrieb-nadeln spreizen sich mit der Streckung der Sprossachse bald ab.

Das Verfärben der Nadeln im Herbst hängt, ähnlich wie das Ergrünen der Bäume, von der genetischen Konstitution und anderen Faktoren ab. In Süd- und Mittelschweden vergilben die Nadeln der Lärchen etwa ab Ende September und im Oktober. Die vergilbten Nadeln fallen dann allmählich ab. Zum Eintritt des Winters pflügen die Bäume kahl zu sein.

Der Jahreszyklus der Lärche ist in Tabelle 2 dargestellt.

Der Längenzuwachs der letzten Jahre lässt sich bei der Lärche sehr gut erkennen, so dass man die einzelnen Triebabschnitte meist genau datieren kann. Dies ist ein grosser Vorteil bei quantitativen Untersuchungen.

Die natürliche, ökologische Bezugseinheit für einen Nadelfresser wie *Coleophora* ist die Nadel bzw. das Nadelbüschel. Für die aktive Lär-

Tab. 2. Ungefäher Verlauf der Vegetationsperiode für Lärchen in Süd- und Mittelschweden.

Monat	Lärche
Anfang April — Anfang Mai	Knospen beginnen sich zu öffnen
Ende April — Anfang Mai	Nadeln treiben aus, Blüten
Mitte bis Ende Mai	Nadeln schlagen voll aus
Ende Mai, bes. Anfang Juni	Langtriebe beginnen zu wachsen
Juni — September/Oktober	Triebwachstum
Ende September — Oktober	Nadeln vergilben, an jüngsten Triebabschnitten zuletzt
Ende Oktober	Beginn stärkeren Nadelfalls
Ende November — Anfang Dezember	Bäume entnadelt, an jüngsten Triebabschnitten zuletzt

chenminiermotte ist die Nadel Nahrung und hauptsächlichlicher Aufenthalt. Die Nadeln entspringen an Kurztrieben, von den Langtrieben tragen nur die Jahrestriebe Nadeln. Die Langtrieb-nadeln machen nur einen geringen Anteil der gesamten Nadelmasse aus. Sie werden von *Coleophora* in der Regel weniger stark befallen, zur Zeit des hauptsächlichlichen Frasses im Frühjahr sind keine Langtrieb-nadeln vorhanden.

Jeder lebende Kurztrieb ist potentieller Träger eines Nadelbüschels. Tote Kurztriebe kommen an den beiden letzten Triebabschnitten normalerweise so gut wie gar nicht vor, an älteren Triebabschnitten sind sie häufiger. Aus Kurztrieben können sich männliche und weibliche Blüten entwickeln, etwas später im Frühjahr auch Langtriebe. An ruhenden Trieben lässt sich nicht erkennen, zu was sie sich entwickeln werden. Der Anteil der Kurztriebe, der sich zu Blüten entwickelt, variiert von Jahr zu Jahr und von Zweig zu Zweig. Der Triebabschnitt des letzten Jahres trägt keine Blüten. Männliche Blüten sind häufiger als weibliche. In einer Probe aus verschiedenen Höhen eines Bestandes (Bogesund 26. V. 64, 2680 K) waren 92 % männliche, 8 % weibliche Blüten. Sie fanden sich zu gleichem Anteil an Kurztrieben der vorletzten und der älteren Triebabschnitte und machten 16 % dieser Kurztriebe aus.

Die Anzahl der Nadeln, die aus einem Kurztrieb entspringen, ist nicht konstant. Sie hängt von verschiedenen Faktoren, u. a. von dem Alter des Kurztriebes ab (vergl. SCHWENKE 1958). In Tabelle 3 sind die Ergebnisse der Auszählung von Nadeln an 20 Lärchenzweigen wiedergegeben. An jedem Zweig wurden an jedem Triebabschnitt die Nadeln von je 2 Kurztrieben gezählt. Die Mittelwerte deuten auf eine Zunahme mit steigendem Alter hin, doch sind die Unterschiede recht

Tab. 3. Die Dichte bzw. Anzahl von lebenden Kurztrieben (K) und Kurztriebnaedeln (B) an Triebabschnitten verschiedenen Alters von 20 Lärchenzweigen.
Djurgården, 16.X.61.

	Triebabschnitt					Anzahl K
	1961	1960	1959	älter	zus.	
K/cm.....	1,11	1,09	0,90	0,85	0,93	777
B/K: min.....	—	25	27	25		
max.....	—	49	56	56		
Mittel.....	—	35,1	41,0	43,2	39,4	108
B/cm.....	—	38,3	36,9	36,7	36,7	

geringfügig. Wesentliche Unterschiede findet man in der Grösse und Form der Nadeln, z. B. zwischen beschatteten und gut exponierten Zweigen.

Eingehende Studien über das Nadelgewicht von Lärchen (Tamarack) hat man in Kanada gemacht (s. IVES 1959). Es stellten sich Zusammenhänge zwischen dem Nadelgewicht der Probezweige und der Kronenregion, der Kronenform, dem Brusthöhendurchmesser und dem Dickenzuwachs heraus. Ausserdem nimmt das Nadelgewicht pro Kurztrieb nach Beendigung des sichtbaren Wachstums linear mit der Zeit zu; in zwei Probeflächen betrug die Zunahme 23 % in 12 Wochen. Wüchsige Lärchen hatten höheres Nadelgewicht pro Kurztrieb als Bäume mit stagnierendem Wachstum. Es ist daran zu denken, dass diese Unterschiede auch unterschiedlichen Nahrungswert für die nadel-fressenden Insekten bedeuten können.

Als ökologische Bezugseinheit für *Coleophora laricella* ist das Nadelgewicht nicht geeignet, da es zu grossen jahreszeitlichen Veränderungen unterliegt und im Winter doch durch eine andere Einheit ersetzt werden müsste. Der Frühjahrsfrass trifft zur Zeit der stärksten Nadelentwicklung ein. Dabei können derart grosse Unterschiede auftreten, dass auch für eine Beurteilung des Frasses das Nadelgewicht schlecht geeignet ist.

Auch die Länge der Triebabschnitte und die Dichte der Kurztriebe am Langtrieb variiert beträchtlich. Deshalb scheint es mir kein Vorteil zu sein, wenn man an Stelle der Kurztriebe die Zweiglänge als Bezugseinheit verwendete. Die Zweiglänge dürfte kaum ein besserer Ausdruck für die Nadelmasse sein als die Zahl der Kurztriebe. Aus Tabelle 3 ist ersichtlich, dass die Anzahl der Kurztriebe pro cm Zweiglänge unterschiedlich ist, und noch deutlicher geht dies aus der Tabelle 4 hervor. Hier ist die Dichte der Kurztriebe (ausgedrückt in Anzahl Kurztriebe pro cm) an Triebabschnitten verschiedenen Alters wie-

dergegeben, und zwar aufgeteilt nach Höhen der Zweige am Baum und nach Bestandesteilen (*Larix leptolepis*, mittlere Höhe der Bäume 6,0 m). Die Dichte der Kurztriebe scheint etwas mit der Höhe am Baum zu variieren, vor allem aber mit dem Jahrgang des Triebabschnittes. Eine gewisse Beziehung scheint auch innerhalb der einzelnen Jahrgänge zwischen der Dichte der Kurztriebe und der Trieblänge zu bestehen: Je länger der Langtrieb ist, desto weiter pflegen die Kurztriebe voneinander entfernt zu sein (vergl. EIDMANN 1965; SCHWERDT-FEGER & SCHNEIDER 1957 fanden ebenfalls höhere Dichte der Kurztriebe an kürzeren Langtrieben). Die Trieblänge selbst zeigt für den Jahrgang 1963 eine deutlich steigende Tendenz mit zunehmender Höhe am Baum. Unterschiede in der Dichte der Kurztriebe wurden bei vielen Taxierungen festgestellt, sie variierten etwa zwischen 0,8 und 2,5 K/cm. Am häufigsten dürften Durchschnittswerte von 0,9—1,2 K/cm sein.

Schliesslich ist die Korrelation zwischen Zweiglänge und Zweigewicht nicht konstant, sondern die Regressionskoeffizienten für Zweige von verschiedenen Lokalitäten können wesentlich voneinander abweichen (C. AUER nach LINDER 1960, S. 223).

Deshalb dürfte die Trieb- oder Zweiglänge ein weniger guter Ausdruck für die Nadelmasse sein als die Anzahl der Kurztriebe. Ich habe durchgehend den Kurztrieb als Bezugseinheit verwendet.

Die einzelnen Triebabschnitte, die in verschiedenen Jahren zuwachsen und einen mehrjährigen Zweig zusammensetzen, sind im Folgenden entweder mit dem Jahr ihres Längenwachstums bezeichnet oder mit den Symbolen:

T = Zweigende, äusserster (distaler) Triebabschnitt;

T — 1 = vorletzter Triebabschnitt;

T — 2 usw., sowie ä = ältere Triebabschnitte.

Kapitel 2. Die Verbreitung der Lärchenminiermotte

Die Verbreitung von *Coleophora laricella* wird in erster Linie durch das Vorkommen der Wirtspflanze *Larix* und durch das Klima bestimmt. Man findet die Motte nur dort, wo Lärchen vorkommen. Die Art kann sich zwar an Douglasie entwickeln, doch ist mir kein Fall bekannt, in dem *C. laricella* an *Pseudotsuga* gelebt hätte, ohne dass Lärchen in der Nähe waren.

Das Insekt kommt sowohl im natürlichen als auch im künstlichen Verbreitungsgebiet der Lärche vor. Dank seiner Unscheinbarkeit wird es leicht verschleppt. Ursprünglich wahrscheinlich in den Lärchengebieten der alten Welt beheimatet, folgte es, hauptsächlich wohl mit Pflanzen, der Lärche in neue Siedlungsgebiete und wurde auch nach Nordamerika eingeschleppt, wo es sich in den natürlichen Lärchenvorkommen stark ausbreitete. Von folgenden Ländern ist das Auftreten berichtet worden (die Autorenangaben sind teilweise willkürliche Beispiele): britische Inseln (MUNRO 1920), Frankreich (THORPE 1933), Holland (BRANTS 1839), Dänemark (BEIER PETERSEN 1952), Norwegen (BAKKE 1961), Schweden (TRÄGÅRDH 1910), Finnland (SAALAS 1949), Deutschland (BLUM 1816), Schweiz (MARTI 1880), Italien (MALENOTTI 1924), Österreich (JAHN 1948), Ungarn (KADOCSA 1917), Tschechoslowakei (KALANDRA 1948), Polen (KARPINSKI 1963), Estland (ZOLK 1935), europäischer und westsibirischer Teil der UdSSR (VREDITELI LESA 1955), Korea (TAKAGI 1932), Japan (YANO 1919), USA (HERRICK 1912) und Kanada (WEBB 1953).

In Nordamerika wurde *C. laricella* zum ersten Mal 1886 in Northampton, Massachusetts, gefunden, und zwar an 30-jährigen Alleebäumen von *Larix decidua* (HAGEN 1886). Sie breitete sich rasch aus und befiel die einheimische *L. laricina*. WEBB (1953) gibt die derzeitige bekannte Verbreitung von *C. laricella* in Nordamerika auf einer Karte wieder und vermutet, dass die Art sich weiter nach Westen und Norden ausbreitet und auch in das Gebiet der *Larix occidentalis* eindringen wird. Ob sie allerdings der Lärche in ihre nördlichsten Verbreitungsgebiete zu folgen vermag, ist fraglich (vergl. S. 18).

In den Alpen dringt die Lärchenminiermotte bis zur Baumgrenze vor (JAHN 1956). Massenvermehrungen kommen von niedrigen Lagen bis zu Höhen von etwa 1700 m. ü. M. vor. Über starkes Auftreten in

Höhenlagen haben verschiedene Autoren berichtet: KAISER (1859) 1 300 m, COAZ (1880) 1 200—1 300 m, RITTMAYER (1889) 880 m, FANKHAUSER (1908) 1 400—1 600 m, MITTERBERGER (1916) 1 700 m, SCHÖNWIESE (1937) 1 000 m.

In Schweden wurde das Vorkommen der Lärchenminiermotte — soweit ich feststellen konnte — zum ersten Male in der Mitte des 19. Jahrhunderts aufgezeichnet, als „*Tinea laricis*“ die auf Djurgården (Stockholm) gepflanzten Lärchen so stark befiel, dass die Bäume zu wachsen aufhörten und deshalb abgehauen wurden (SAMZELIUS 1915). In Finnland wurde die Art schon vor 1849 in der Gegend von Helsingfors gefunden (ZELLER 1849). Ab 1888 wurde aus verschiedenen schwedischen Landschaften wiederholt stärkerer Befall von *C. laricella* berichtet (MEVES 1896 u. a., s. LEKANDER 1950). Mit einer Ausnahme beziehen sich diese Berichte auf Süd- und Mittelschweden.

In Süd- und Mittelschweden kommt die Miniermotte praktisch überall an den Lärchen vor. Man findet kaum eine Lärche, die frei von dem Insekt ist. Die Lücken in der Ausbreitung im Süden des Landes, wie sie z. B. auf der Karte (Abb. 1) und in BENANDERS Verzeichnis (1946) ins Auge fallen, beruhen wohl darauf, dass man die Art in den betreffenden Gegenden nicht gesucht hat. Auch an einzelnen Bäumen, wenn die nächsten Lärchen weiter entfernt sind, pflegt man die Art anzutreffen. Eine von mir angelegte kleine Lärchenkultur, von der die nächste, einzelne Lärche 1 km entfernt im Walde stand, war schon nach wenigen Jahren von *Coleophora* befallen. Die Tiere waren vermutlich mit den Pflanzen oder von dem einzelnen Baum dorthin gekommen. Auf den Inseln Öland und Gotland ist die Art an mehreren Stellen gefunden worden.

Man darf also annehmen, dass *C. laricella* keine sehr grossen Schwierigkeiten hat, ihrer Wirtspflanze zu folgen und sich auszubreiten. Es sei nochmals auf die Geschichte der Verbreitung in Nordamerika hingewiesen und darauf, dass die Art auch in Schweden erst seit etwa 200 Jahren vorkommen kann. Dennoch sind ihrer Verbreitung Grenzen gesetzt. In Nordschweden kommt *C. laricella* in dem Inneren des Landes nicht vor. Man findet sie nur in Küstennähe, die klimatisch günstiger ist. In Nordnorwegen habe ich sie zwischen Saltdalen und Namsos nicht gefunden, in Finnland fehlt sie ebenfalls im Norden (SAALAS 1949, KANGAS pers. Mitt.).

Die Lärche ist auch in Nordschweden weit verbreitet. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass *Coleophora* im Norden wesentlich schwerer hat, Entfernungen zwischen den Bäumen zu überwinden. Die Art verbreitet sich vermutlich in erster Linie mit Pflanzen, und auch

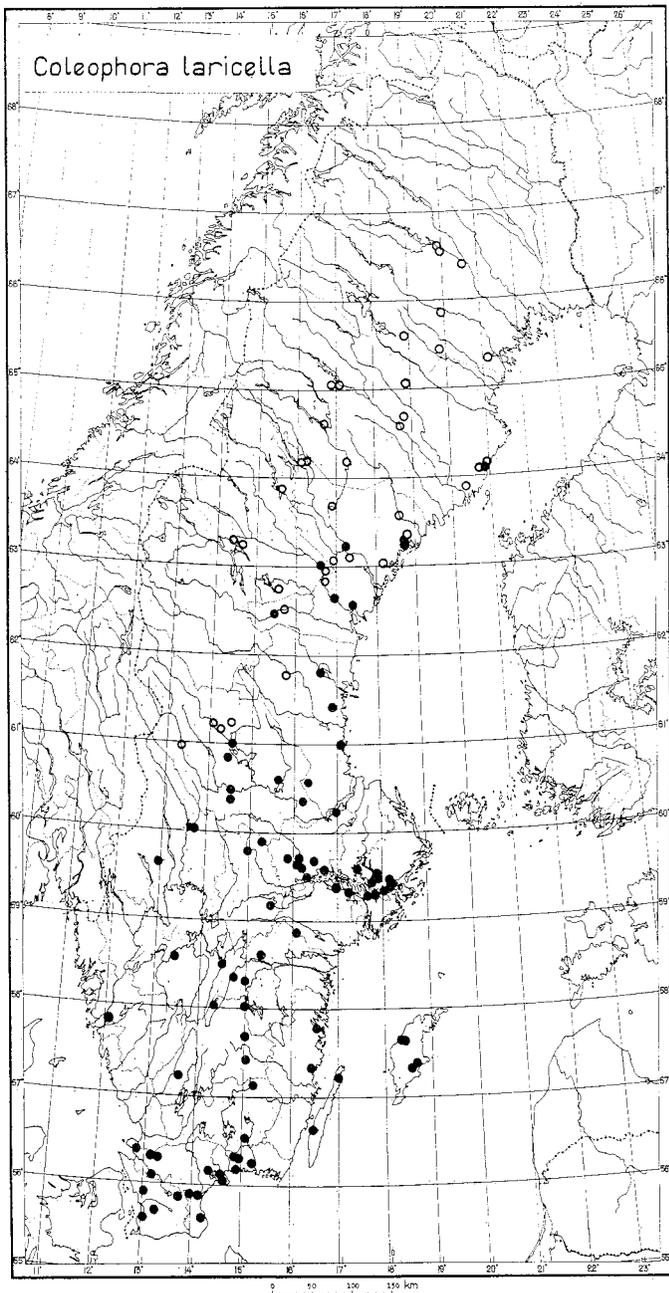


Abb. 1. Die Verbreitung von *Coleophora laricella* HBN. in Schweden.
Die offenen Kreise bezeichnen Stellen, an denen vergeblich nach der Art gesucht wurde.
Einzelheiten im Text.

fliegenden Motten müsste es einmal gelingen können, in Nordschweden Lärchen zu finden. Ich möchte hier einschließen, dass die wesentlich grössere und streng monophage Lärchenblattwespe *Pristiphora erichsoni* HTG. im ganzen Lande bis hinauf nach Jokkmokk auch an einzelstehenden Lärchen vorkommt (EIDMANN 1965).

Auf der Karte Abb. 1 sind die Fundorte von *Coleophora laricella* eingetragen, soweit sie mir zugänglich waren. Nicht aufgeführt ist eine Angabe für Lycksele 1918, die mir auf Grund des übrigen Verteilungsbildes zweifelhaft erscheint. Um einen Anhalt dafür zu geben, dass die Fundorte nicht nur zufällig besuchte Lärchen repräsentieren, habe ich auch eine Anzahl von Stellen in Nordschweden mit offenem Kreis markiert, an denen ich vergebens nach der Art suchte. Im Falle von *C. laricella* ist eine Eintragung von Lokalitäten mit negativem Ergebnis insofern berechtigt, als die Art in sämtlichen Stadien sehr charakteristisch und für einen geübten Beobachter gut zu finden ist und man ausserdem, selbst wenn man keine lebenden Tiere findet, eindeutige Spuren z. B. in Form alter Säckchen anzutreffen pflegt.

Die geographische Verbreitung der Art, so wie sie aus der Karte hervorgeht, erinnert stark an die Verbreitung von anderen Insekten (vergl. z. B. LINDROTH 1945/49, NORDSTRÖM 1955) und von Pflanzen wie beispielsweise *Corylus avellana* L., *Acer platanoides* L. und *Tilia cordata* MILL. (s. HULTÉN 1950). Es muss angenommen werden, dass der Ausbreitung von *C. laricella* im Norden eine klimatische Grenze gesetzt ist. Diese Grenze stellt eine Existenzgrenze dar, eine stärkere Erweiterung des Verbreitungsgebietes nach Norden ist meiner Ansicht nach nicht zu erwarten.

Der begrenzende Klimafaktor ist wahrscheinlich die Temperatur. Verschiedene Charakteristika des Temperaturklimas wie Isothermen (z. B. Monatsmitteltemperatur des Juli), Thermoisochronen für die Vegetationsperiode oder Frequenzlinien für Anzahl Frosttage können herangezogen werden, um die Verbreitungsgrenzen in Schweden grob zu umreissen. Eine Übereinstimmung von Temperaturcharakteristika und Verbreitungsgrenze deutet nicht unbedingt die Ursachen des begrenzten Vorkommens an. Die Temperatur kann die Ausbreitung auf verschiedene Weise verhindern: Erstens kann die Art an Stellen, an denen die Temperatur regelmässig untere oder obere letale Grenzen für bestimmte Stadien überschreitet, nicht existieren. Sie kann zweitens nicht da leben, wo ein bestimmtes, notwendiges Verhalten wie z. B. Eiablage oder Vorbereitung zur Überwinterung auf Grund ungeeigneter Temperaturen nicht abläuft. Drittens fordern die einzelnen Entwicklungsstadien für eine normale Entwicklung bestimmte mini-

male Wärmemengen. Ist der Ort nicht warm genug, so entwickelt sich das Stadium nicht weiter oder die Entwicklung wird derart verzögert, dass die Synchronisation mit den Jahreszeiten gestört wird. Der Tod kann dann z. B. durch falsches Verhalten oder unzureichende Temperaturtoleranz verursacht werden. Eine Art wie *C. laricella*, deren Entwicklung so gebunden und regelmässig verläuft, kann daher u. U. nicht so weite Gebiete besiedeln wie ein Insekt mit einer mehr plastischen Entwicklung (z. B. *Hylobius abietis* L., s. EIDMANN 1964).

Es ist schwer zu entscheiden, ob in Schweden bestimmte Maximum- oder Minimumtemperaturen die weitere Ausbreitung der Lärchenminiermotte verhindern. Überwinternde Raupen ertragen tiefe Temperaturen. Auch erwachende und fressende (L IV) Raupen können Frost überstehen. Die Temperaturansprüche der anderen Stadien sind kaum untersucht. Sehr wahrscheinlich spielen die Temperaturverhältnisse in der Vegetationsperiode eine ausschlaggebende Rolle. Darauf deutet u. a. hin, dass die Grenze der Verbreitung ziemlich genau mit der Grenze zusammenfällt, an der *Evetria (Petrova) resinella* L. von zweijähriger zu dreijähriger Generationsdauer übergeht (unveröffentl. Untersuch.). Eine kurze oder kühle Vegetationsperiode gibt den Miniermotten vermutlich nicht genügend Zeit, ihre Entwicklung im Herbst rechtzeitig mit dem Festspinnen am Zweig und dem Eintritt in die Diapause abzuschliessen. Fallen die Räumchen mit den Nadeln vom Baum, so können sie ihre Entwicklung nur ausnahmsweise vollenden (s. S. 102).

Am Rande des Verbreitungsgebietes ist *C. laricella* bisher kaum stärker aufgetreten. Im Verein mit den Beobachtungen aus den Alpen, nach denen oberhalb von 1 500—1 700 m keine Massenvermehrungen mehr vorkommen, lässt sich dies im Sinne der Latenztheorie (EIDMANN 1949, CRAMER 1962) deuten: In der Zone klimatisch ungünstiger Bedingungen kann die Art sich nicht massenhaft vermehren und Schäden anrichten, sie bleibt latent. Das Gradationsgebiet scheint sich auf Süd- und Mittelschweden zu beschränken. In Dänemark ist die Art häufig und tritt allgemein schädlich auf (BEIER PETERSEN 1952).

Kapitel 3. Morphologie

Die Lärchenminiermotte unterscheidet sich, besonders auch durch ihre Lebensweise, deutlich von anderen Insekten. Sie kann kaum mit einer anderen Art verwechselt werden. Eine eingehende Behandlung ihrer Morphologie ist im Zusammenhang der vorliegenden Untersuchungen nicht erforderlich. Im Folgenden gebe ich eine kurze Charakteristik der Entwicklungsstadien und eine Beschreibung der Säckchen.

Imago

Die Motte (Abb. 2) hat gefranste Flügel ohne besondere Zeichnung. Die Vorderflügel sind schwach metallisch glänzend bräunlichgrau, auf der Unterseite gelegentlich etwas mehr bräunlich. Hinterflügel von der gleichen Farbe wie die Vorderflügel oder ein wenig heller. Die Zuspitzung der lanzettlichen Hinterflügel beginnt vor der Mitte. Antenn-

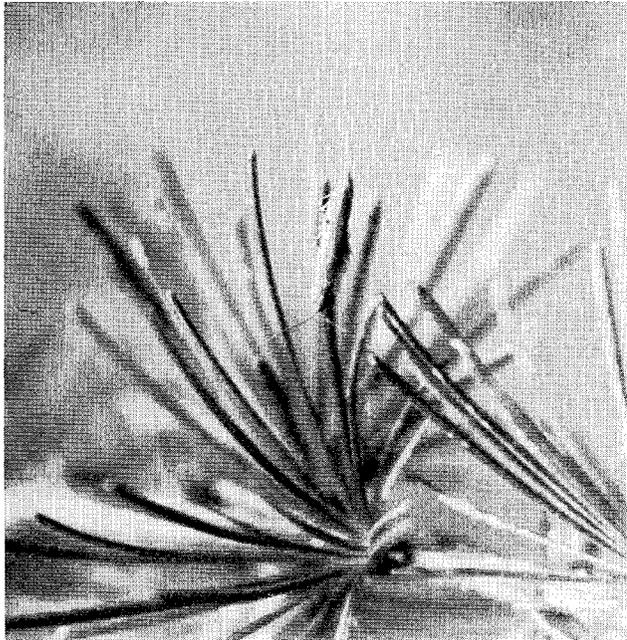


Abb. 2. Kopulierende Imagines von *C. laricella*.

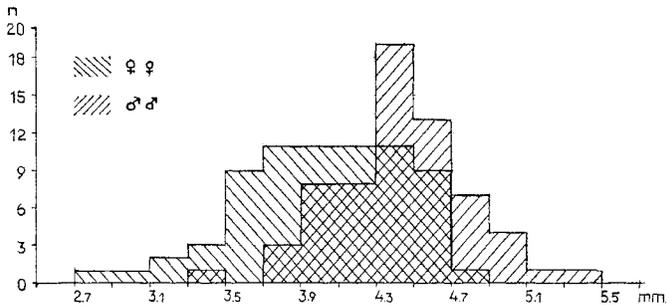


Abb. 3. Verteilung der Längen von männlichen und weiblichen Motten.

Längen gemessen von Stirn bis Flügelspitze. Puppen eingesammelt Rössjöholm 12.VI.56.

nen gefärbt wie die Flügel, beim ♀ hell-dunkel geringelt. Körper bräunlichgrau, auf der Unterseite mehr oder weniger weisslichgrau beschuppt, besonders Abdomenspitze mit hellen Schuppen. Beine hell braungrau, Hinterschienen mit langen Fransen.

Die Spannweite variiert zwischen 8,5 und 10 mm und beträgt im Durchschnitt etwa 9 mm. Mit den Flügeln in Ruhestellung sind die Motten von der Stirn bis zur Flügelspitze im Durchschnitt etwas über 4 mm lang. Die ♂♂ sind im Mittel grösser als die ♀♀. Der Mittelwert betrug für 65 ♂♂ $4,33 \pm 0,06$ mm, für 70 ♀♀ $3,92 \pm 0,05$ mm ($P < 0,001$). Die Verteilung der Längen geht aus Abb. 3 hervor.

Die Geschlechter unterscheiden sich etwas, wenn auch nicht sehr deutlich, voneinander. Nach WEBB (1953) sollen die ♀♀ heller grau sein als die ♂♂. Ich finde diesen Unterschied unsicher. Auch die Ringelung der Antennen ist kein zuverlässiges Merkmal. Genaue Untersuchung von 200 Motten, die mit Hilfe der Antennenringelung nach dem Geschlecht sortiert worden waren, ergab 15 % Falschbestimmungen. Das Abdomen der ♂♂ pflegt wenig gewölbt zu sein und ist meist am Ende nicht besonders stark mit hellen Schuppen besetzt. Der Hinterrand des Abdomens ist auf der Unterseite in der Mitte leicht eingesenkt („Kragen“). Die ♀♀ haben in der Regel ein dickeres, stärker gewölbt und nach hinten schmaler werdendes Abdomen, mit der stärksten Wölbung etwa im 3. Abdominalsegment. Der Hinterrand ist nicht eingesenkt („Manschette“) und meist deutlich hell beschuppt.

Ei

Das Ei (Abb. 4) hat eine platte Unterseite von rundem Umriss, die mit farblosem Kitt an die Nadel geheftet wird. Die Oberseite ist schüssel- oder napfkuchenförmig (JUNG 1942) gewölbt. Von der Peripherie ziehen sich 11—14 (nach WEBB bis 15) Rippen oder Kiele zu dem Mit-

telfeld hoch, in dessen Zentrum ringförmige Strukturen liegen (Abb. 5). Die Oberfläche hat eine runzlig-dornige Mikroskulptur, die auf den Rippen fehlt bzw. schwach ausgebildet ist. Der gewölbte Teil der Eischale ist kräftiger als die flache Unterseite.

Im Durchschnitt beträgt der Durchmesser des Eies 0,3 mm, die Höhe 0,2 mm. Die Eischale ist farblos und durchscheinend. So lange sich Embryo oder Raupe in dem Ei befinden, hat es ein gelbes oder gelbliches Aussehen. Das leere Ei ist durchscheinend grauweiss oder durch Einlagerung von Exkrementen der Raupe grünlich bis bräunlich.

Raupe

Die Raupen (Abb. 7) durchlaufen im allgemeinen 4 Larvenstadien (vergl. Kapitel 4). Die Eiraupe ist gelb, die Raupe im II. Stadium gelblichbraun, die älteren Raupen sind dunkel rotbraun. Die stärker chitinisierten Körperteile, vor allem die Kopfkapsel, sind im I. Stadium blassbraun und werden bei den älteren Tieren dunkler, bis schwarz. An ♂♂ im III. und IV. Stadium kann man die dunkel durchscheinenden Gonaden erkennen. Die Haut der älteren Tiere (L III und L IV) hat eine deutliche, körnige Mikroskulptur.

Im I. Stadium hat die Raupe — ausser der Kopfkapsel — nur an wenigen Stellen auffallende Chitinverstärkungen. Der Nackenschild ist ungeteilt, der Schild des Mesothorax nur angedeutet, der Analschild noch nicht ausgeprägt. Bauchfuss- und Nachschieberhaken fehlen. Die Brustbeine sind nur relativ schwach chitinisiert. Seitenschilder fehlen.

Das II. Larvenstadium hat ebenfalls einen ungeteilten Nackenschild, der jedoch kräftiger ausgebildet ist als im I. Stadium, ebenso der Schild des Mesothorax. Der Analschild ist deutlich, aber noch ziemlich schwach ausgebildet. Seitenschilder sind noch nicht deutlich, auch die Stigmenränder noch nicht auffallend verstärkt. Die Brustbeine sind kräftiger chitinisiert als im I. Stadium. Bauchfuss- und Nachschieberhaken fehlen, dagegen haben die Nachschieber je zwei Haken.

Die Raupe im III. Stadium hat einen grösseren, in der Mitte mehr oder weniger geteilten Nackenschild. Auch der Schild des Mesothorax ist grösser. Die Brustsegmente tragen kleine Seitenschilder, die Stigmenränder sind deutlich verstärkt. Der Analschild ist gross und deutlich ausgeprägt. Die Brustbeine sind stark chitinisiert. Die Bauchfüsse am 3.—6. Abdominalsegment und die Nachschieber tragen stark chitinisierte Haken.

Im IV. Larvenstadium sind Nacken- und Analschild sowie der Schild des Mesothorax weiter vergrössert und besser begrenzt. Der Nacken-



Abb. 4. Ei der Lärchenminiermotte
(Vergr. etwa 80 x).

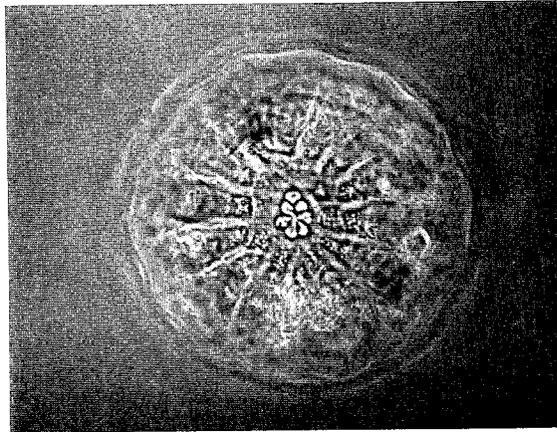


Abb. 5. Ei von oben mit deutlich erkennbarem Mittelfeld (Vergr. etwa 135 x, Phasenkontrast).

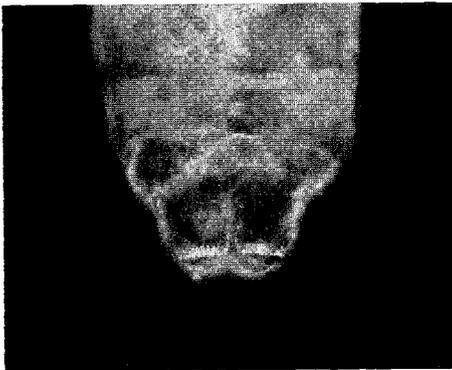


Abb. 6. Hinterende einer Raupe im IV. Stadium mit hervortretenden Nachschieberhaken (Vergr. etwa 135 x, Dunkelfeld; mazeriert).

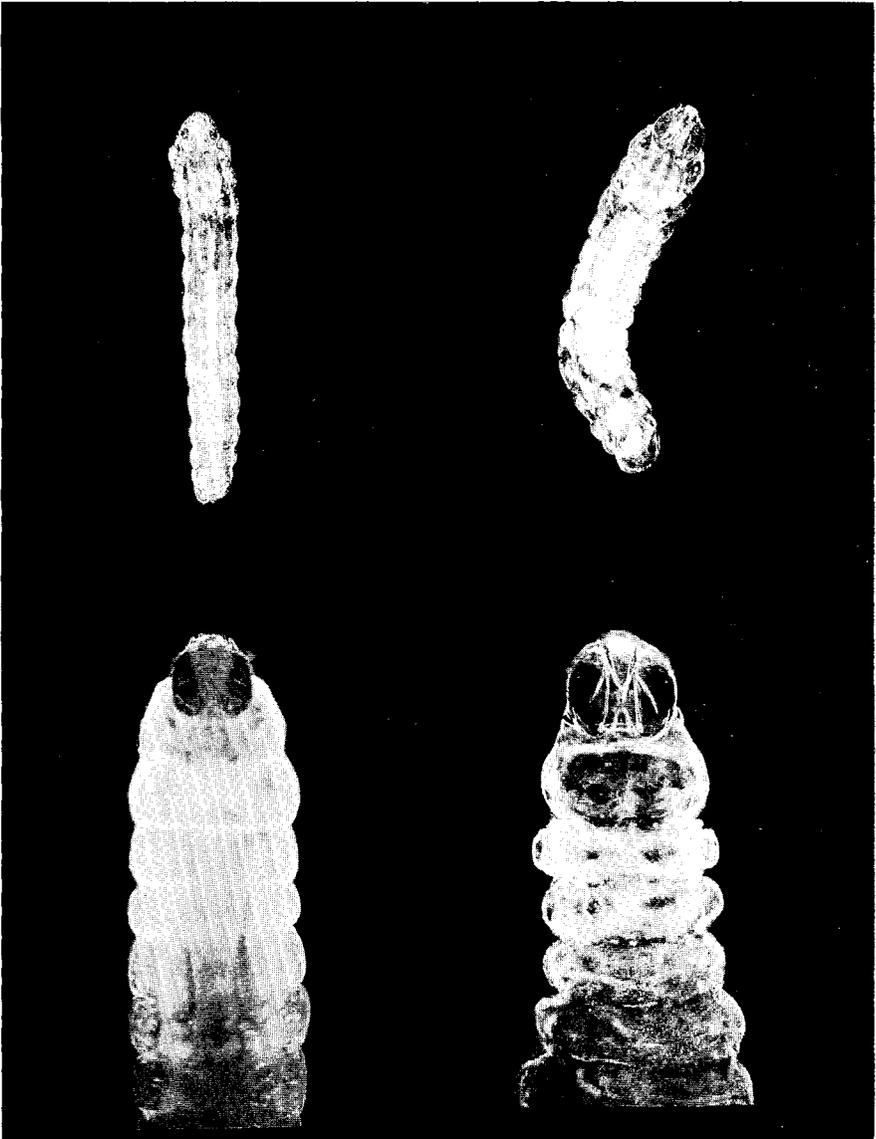


Abb. 7. Raupen von *C. laricella* in den 4 Larvenstadien (Vergr. etwa 45 x, Dunkelfeld).
Oben links: L I. Oben rechts: L II. Unten links: L III. Unten rechts: L IV (mazeriert).

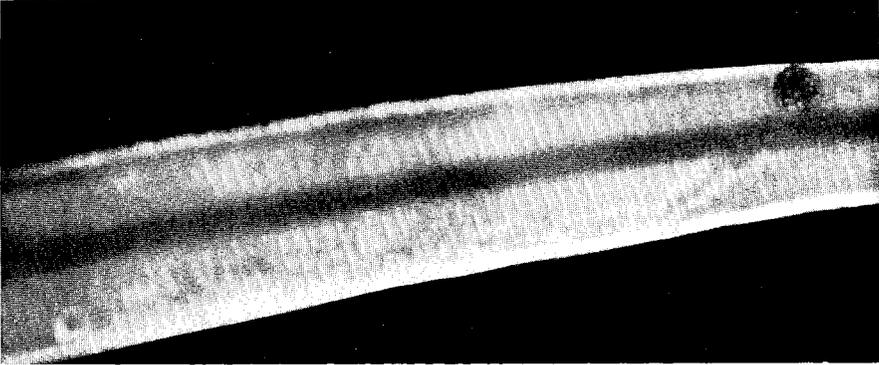


Abb. 8. Lärchennadel mit Ei und Mine der jungen Raupe.

Die Mine zieht sich vom Ei rechts oben schräg zum Nadelrand unten im Bild und endet links unten. Dort ist der dunkle Kopf der Raupe erkennbar. Vergr. 19x, kombiniertes durchfallendes und Auflicht.



Abb. 9. Puppe der Lärchenminiermotte (Vergr. 13 x).

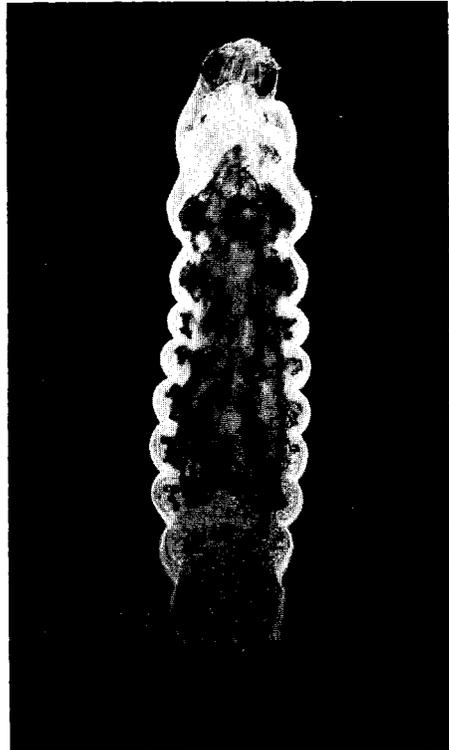


Abb. 10. Raupe im III. Stadium kurz vor der Häutung.

Das Tier hat sich kontrahiert, den Kopf aus der alten Kopfkapsel und das Hinterende aus dem Ende der Exuvie gezogen. Vergr. etwa 45x, Dunkelfeld.

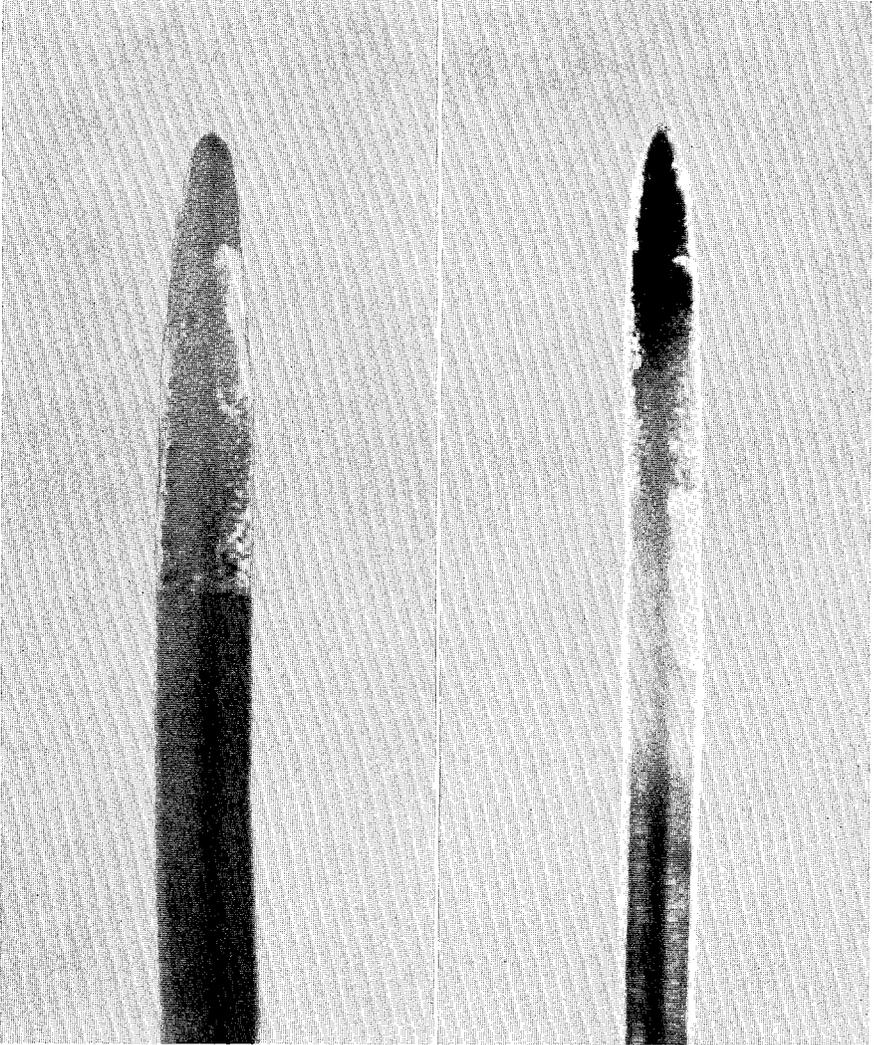


Abb. 11. Minen von Raupen im II. Stadium.

Die linke Mine ist U-förmig, die Raupe liegt in der Spitze des rechten Schenkels und hat sich mit dem Kopf in proximale Richtung gewendet. In der rechten Nadel ist die Spitze völlig ausgehöhlt und mit Exkrementen angefüllt, die Raupe liegt rechts unten mit dem Kopf in proximaler Richtung. Vergr. 13x, kombiniertes Licht.

schild ist geteilt, er pflegt stärker chitinisiert zu sein als der ebenfalls geteilte Schild des Mesothorax. Die Seitenschilde der Thoraxsegmente sind grösser. Brustbeine, Bauchfuss- und Nachschieberhaken (Abb. 6) sind kräftig chitinisiert. Die Anzahl der Haken an Bauchfüssen und Nachschiebern ist im Durchschnitt grösser als bei Raupen im III. Stadium.

Die Masse für die Kopfkapselbreiten der einzelnen Stadien sind in Tab. 14 zusammengestellt. Längenmasse haben JUNG und WEBB angegeben. Meine Messungen stimmen ziemlich mit WEBBS Ergebnissen überein. Die Längen der Stadien betragen etwa: L I 0,6—1,1 mm, L II 0,9—1,6 mm, L III 1,6—2,4 mm, L IV um 3 mm und mehr. JUNG hat morphologische Details der ausgewachsenen Raupen beschrieben. Dabei ist ihm im Zusammenhang mit den Seitenschilden des Thorax ein Versehen unterlaufen: Den Raupen von *C. laricella* fehlen, wie allgemein üblich, Stigmen am Meso- und Metathorax. Meine Tiere zeigten auch nicht die von ihm beschriebenen und abgebildeten Schildchen auf dem Rücken des Metathorax.

Puppe

Die schlanke Puppe (Abb. 9) ist dunkelbraun bis schwarzbraun, an helleren Stellen mittelbraun. Die Oberfläche hat eine körnige Skulptur. Die Flügel- und Antennenscheiden sind weit heruntergezogen und überragen bei trockenen Puppen das Hinterende. Das Ende des Abdomens ist ziemlich flach, nur wenig zugespitzt, und läuft seitlich in je ein spitzes Horn aus.

Die Masse für 27 Puppen waren: Länge 2,5—3,4 mm, Mittel $2,91 \pm 0,049$ mm; Breite 0,7—1,0 mm, im Durchschnitt $0,83 \pm 0,014$ mm. Diese Masse liegen wesentlich unter der Grösse, die JUNG für Puppen von Süddeutschland angibt (Durchschnitt für Länge 3,8 mm, für Breite 1,0 mm). Bei JUNG findet sich auch eine kurze Beschreibung der Beborstung.

Säckchen

Im Laufe ihrer Entwicklung verfertigt die Raupe von *C. laricella* mehrere Säckchen aus ausgehöhlten Nadelstücken. Ganz frisch verfertigte Säckchen sind zart und von grünlich weissgrauer Farbe, mit zunehmendem Alter werden sie hell sandfarben und später dunkler graubraun.

Die ersten Säckchen im Herbst sind anfangs einfache Röhren aus einem ausgehöhlten Nadelabschnitt, ohne oder nur mit wenig Gespinst und vorne und hinten offen. Die Überwinterungssäckchen (Abb. 24)



Abb. 12. Zwei an einer Nadel festgesponnene Puppensäckchen. (Vergr. 10 x).
Oberes Säckchen mit Parasiten-Schlupfloch.

sind ebenfalls aus einem einzigen Nadelstück gefertigt, aber kräftig mit Gespinst verstärkt. Häufig sind sie längs aufgeschlitzt und mit starkem Gespinst wieder verschlossen, wodurch sie oft etwas erweitert werden. Im Frühjahr begnügt sich die Raupe nur kurze Zeit mit einem einfachen, alten oder neuen Säckchen. Bald wird das Säckchen mit Gespinst und eingesetzten Nadelstücken erweitert. Das zusammengesetzte Säckchen der aktiven Raupe im Frühjahr hat meist einen deutlichen Vorderrand aus Gespinst und ist kaum gewölbt. Das

Tab. 5. Die Längen von Säckchen, die zu verschiedenen Zeitpunkten im Herbst 1964 in Stäket eingesammelt wurden.

Datum	mm				Anzahl	P Vergleich zwischen Mitteln für aufeinanderfolgende Daten
	von	bis	Mittel	± mittl. Fehler		
4.IX.64.	2,0	2,7	2,43	0,078	9	
15.IX.64.	2,2	3,9	2,64	0,076	26	< 0,05
9.X.64.	2,2	3,9	2,84	0,034	114	~ 0,01
21.XI.64.	2,2	3,8	2,72	0,048	57	~ 0,025

Puppensäckchen (Abb. 12 und Abb. 18) geht aus dem zusammengesetzten Frühjahrsäckchen hervor, es unterscheidet sich aber durch seine spindelförmige Gestalt, da es in der Mitte aufgewölbt und am distalen Ende etwas zusammengezogen ist.

Nadelspitzen bleiben seltener an den Säckchen, meist werden sie von der Raupe abgeschnitten. Säckchen mit Nadelspitzen haben ein Loch zum Auswerfen der Exkreme. Sie sind im Durchschnitt länger als normale Säckchen. Eine Ausnahme machen die Wintersäckchen

Tab. 6. Längen und Breiten von Wintersäckchen verschiedener Herkunft und von verschiedenen Wirtspflanzen.

Ort	Datum	Wirtspflanze	mm				Anzahl
			von	bis	Mittel	± mittl. Fehler	
<i>Längen:</i>							
Norrköping	6. XI.56.	<i>decidua</i>	1,8	3,5	2,53	0,021	171
Djurgården	3. II.57.	<i>decidua</i>	1,9	3,4	2,64	0,028	108
Djurgården	10. II.57.	<i>decidua</i>	2,0	3,8	2,66	0,042	81
Stäket	19. I.59.	<i>decidua</i>	2,0	4,2	3,09	0,046	109
Stäket	14.XII.59.	<i>decidua</i>	1,9	4,3	2,73	0,031	250
Stäket	21. XI.64.	<i>decidua</i>	2,2	3,8	2,72	0,048	57
Ollsen	28. I.57.	<i>leptolepis</i>	2,1	3,8	2,71	0,036	95
Rössjöholm	3. III.58.	<i>leptolepis</i>	2,1	4,2	2,82	0,044	93
Rössjöholm	21. XI.56.	<i>sibirica</i>	2,1	3,6	2,84	0,031	100
Rössjöholm	21. XI.56.	Kuriler-L.	2,2	4,1	2,82	0,027	122
Rössjöholm	2. II.57.	Korea-L.	2,0	3,6	2,85	0,028	100
Stockholm	6.XII.56.	<i>occidentalis</i>	2,1	3,7	2,92	0,031	100
Rössjöholm	4.XII.61.	<i>Pseudotsuga</i>	1,9	3,8	2,77	0,033	141
<i>Breiten:</i>							
Djurgården	10. II.58.	<i>decidua</i>	0,5	1,0	0,60	0,009	80
Rössjöholm	3. III.58.	<i>leptolepis</i>	0,5	1,0	0,65	0,008	95
Rössjöholm	27. XI.56.	<i>sibirica</i>	0,5	0,9	0,72	0,012	50
Rössjöholm	2. II.57.	Korea-L.	0,5	0,9	0,70	0,014	50
Stockholm	6.XII.56.	<i>occidentalis</i>	0,5	0,9	0,67	0,013	50

und die — meist einfachen — Frühjahrssäckchen aus Douglasienadeln, unter denen Säckchen mit Nadelspitze häufig sind. Diese zeichnen sich aber im Durchschnitt nicht durch grössere Länge aus. Langtriebneln werden seltener für Säckchen verwendet.

Die früh gefertigten Herbstsäckchen sind kleiner als die Wintersäckchen (s. Kapitel 4). Das geht u. a. aus Tab. 5 hervor. Die Grössenabnahme zwischen Oktober und November lässt darauf schliessen, dass die Raupen ihre Säckchen vor der Überwinterung noch änderten.

In Tab. 6 sind die Masse von Wintersäckchen aufgeführt. Die Durchschnittswerte für die Längen variieren zwischen Wirtsarten, Orten und Jahrgängen. Der Vergleich einzelner Mittelwerte kann statistisch signifikante Unterschiede ergeben. Der Zustand der Nadeln übt einen Einfluss auf die Grösse der Säckchen aus (vergl. Kapitel 4). Eine bestimmte, einheitliche Tendenz lässt die Tabelle aber nicht erkennen. Auch die Minimum- und Maximumwerte zeigen keine besonderen Unterschiede. Die Breiten der Wintersäckchen variieren innerhalb enger Grenzen. Die Mittelwerte für die verschiedenen untersuchten Wirtsarten unterscheiden sich, zum Teil signifikant, voneinander. Die Breiten der Wintersäckchen werden teilweise durch die Nadelbreiten bestimmt. Auffallend und deutlich sichtbar weichen aber nur die Breiten der Säckchen aus Douglasienadeln ab. Sie sind auf Grund der grösseren Breite der Douglasienadeln wesentlich breiter als Säckchen aus Lärchennadeln.

Im Frühjahr findet man alle Übergänge der Säckchengrössen zwischen Überwinterungssäckchen und Puppensäckchen. Die letzten, fertig ausgebildeten Frühjahrssäckchen haben dieselbe Länge wie die Puppensäckchen, sind aber schmaler (Unterschied statistisch gesichert): Breite 0,8—1,3 mm, im Mittel $1,13 \pm 0,034$ mm. 27 Puppensäckchen hatten folgende Masse: Länge 3,5—4,7 mm, im Mittel $4,13 \pm 0,057$ mm; Breite 1,1—1,3 mm, im Mittel $1,21 \pm 0,014$ mm.

Kapitel 4. Lebensweise und Entwicklung

Schlüpfen und Schwärmen

Wenn die Puppenruhe beendet ist, springt die Puppenhülle am Kopf auf und entlässt die Motte. Diese verlässt das Puppensäckchen an dem distalen, vor dem Kopf liegenden Ende. Die leere Puppenhülle bleibt völlig in dem Säckchen zurück. Der eigentliche Schlüpfvorgang nimmt nur kurze Zeit in Anspruch, und das Chitin erhärtet ebenfalls schnell, so dass die Motte bald die Flügel anlegen und sich laufend oder auch fliegend fortbewegen kann.

Der Beginn der Schwärmzeit hängt von den Temperaturverhältnissen im Frühjahr ab. In klimatisch günstigen Lagen wie in Österreich (SCHREMMER 1959), Süddeutschland (REISSIG 1869, JUNG 1942, BURST & EWALD 1955) und wärmeren Gegenden Nordamerikas (HERRICK 1912, WEBB 1953) zeigen sich die ersten Motten nach günstigem Frühjahrswetter in der zweiten Maihälfte, und die Hauptschwärmzeit kann Ende Mai—Anfang Juni liegen. An kälteren Orten oder in kälteren Jahren beginnt das Schwärmen später. Der Höhepunkt des Schwärmens wurde in vielen Fällen um die Junimitte beobachtet (LOOS 1892, JUNG 1942, VOÛTE & TER PELKWIJK 1948, DAVIAULT 1949, WEBB 1953, BURST & EWALD 1955).

In Schweden schwärmen die Motten etwa zwischen dem 10. Juni und dem 25. Juli. Auch früher bzw. später kann man lebende Imagines finden. In Laboratoriumszuchten 1959 schlüpften die ersten Motten am 23. Mai aus Puppen, die am 15. V. in Südschweden eingesammelt worden waren (s. Abb. 13 a). BENANDER (1939) gibt als Flugzeit Ende Juni—Anfang Juli an. TRÄGÅRDH (1910) fand in der Stockholmer Gegend Motten um den 10. Juni. Sammlungsexemplare des Naturhist. Riksmuseet in Stockholm sind mit 18. und 21. VI. etikettiert. Nach meinen Beobachtungen besteht oft kein wesentlicher Unterschied im Beginn der Schwärmzeit zwischen Süd- und Mittelschweden. Die Hauptschwärmzeit liegt in Schweden je nach den Temperaturverhältnissen Mitte Juni bis Anfang Juli.

Der Verlauf des Schlüpfens in Zuchten geht aus der Abb. 13 hervor. Die Abb. 13 a stellt das Ergebnis der Zuchten von mehreren Orten gemeinsam dar. Zum Zeitpunkt des Einsammelns waren die Tiere mit Ausnahme von einem Ort, an dem noch einzelne Raupen fressen,

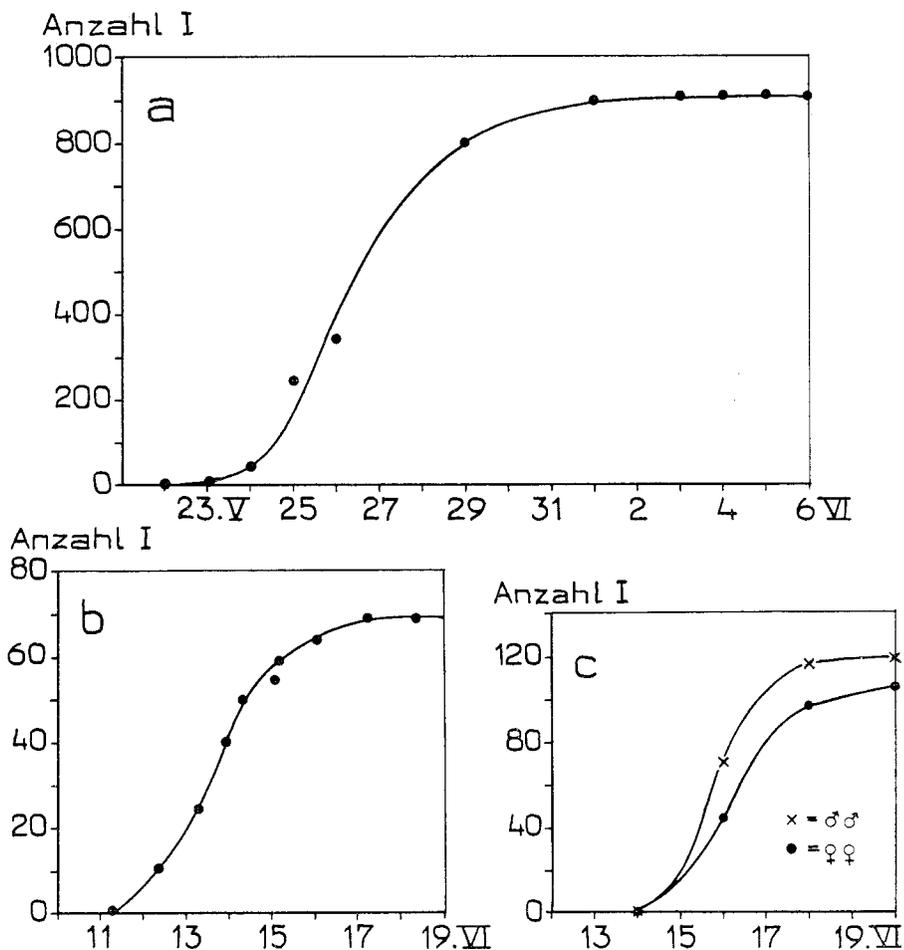


Abb. 13. Verlauf des Schlüpfens von Imagines der Lärchenminiermotte in Zuchten.

a. Material von Visingsö, Vittskövle und Rössjöholm, eingesammelt 12.—15.V.59., in Zuchtkästen im Laboratorium am 19.V.59.

b. Puppen eingesammelt Bogesund 2.VI.63., Zucht bei 15° C.

c. Puppen eingesammelt Rössjöholm 12.VI.56. Schlüpfen für ♂♂ und ♀♀ getrennt dargestellt.

inaktiv und in Puppensäckchen festgesponnen. Im Laboratorium bei rund 22° C schlüpfen die Motten praktisch innerhalb von 9 Tagen (s. Abb. 13 a). Betrachtet man die Ergebnisse für die verschiedenen Orte separat, so schlüpfen alle Tiere jeweils etwa innerhalb von 7 Tagen. Auch im Thermostaten bei Dauerdunkel und 15° C nahm das Schlüpfen nur 6 Tage in Anspruch (Abb. 13 b). Allerdings ist es möglich, dass unter günstigeren Entwicklungsbedingungen auch später noch

eine Anzahl von Motten geschlüpft wäre. Der überwiegende Anteil der Tiere schlüpft aber jedenfalls innerhalb kurzer Zeit.

Das stimmt überein mit den Ergebnissen von WEBB (1953). Bei ihm schlüpften aus Populationen, die nicht stark parasitiert waren, die Motten hauptsächlich innerhalb von 8 Tagen. Dagegen fand er in Populationen mit starker Parasitierung oder Nahrungsmangel eine wesentlich verlängerte Schlupfzeit.

Als Beispiel für die Schwärmzeit im Freiland mögen die Verhältnisse auf Bogesund 1963 dienen: Am 20. V. hatten sich noch keine Raupen verpuppt. Am 2. VI. waren alle Tiere in Puppensäckchen festgesponnen, aber noch keine Imagines geschlüpft. Am 14. VI. schwärmten zahlreiche Motten, 60 % der Puppensäckchen waren schon von den Tieren verlassen. Am 3. VII. waren alle untersuchten Puppensäckchen verlassen, schwärmende Motten waren nicht mehr so häufig wie zuvor. Am 13. VII. wurde nur noch eine Motte gefangen.

WEBB stellte fest, dass bei *C. laricella* eine gewisse Protandrie vorkommt. In seinen Untersuchungen schlüpften die ♂♂ durchschnittlich etwa 1—2 Tage früher als die ♀♀. Nach meinen Beobachtungen tritt solche Protandrie auch in Schweden sowohl in Laboratoriumszuchten als auch im Freiland auf. Auf Abb. 13 c ist der Verlauf des Schlüpfens in einer Laboratoriumszucht getrennt für ♂♂ und ♀♀ dargestellt. Man erkennt, dass die ♂♂ durchschnittlich etwas früher als die ♀♀ schlüpften. Die Tab. 7 zeigt die Ergebnisse von Zuchten, kombiniert mit der Bestimmung des Geschlechterverhältnisses an Freilandmaterial. Die am 2. VI., vor dem Beginn der Schwärmzeit, eingesammelten Puppen entliessen am ersten Schlüpftage nur ♂♂, dann in zunehmendem Grade ♀♀, am letzten Schlüpftage nur ♀♀. Am 14. VII., als die Dominanz der ♂♂ in den Zuchten nachzulassen begann, wurden im Freiland erneut Puppen eingesammelt und Imagines gefangen. Ähnlich den Verhältnissen in den Zuchten überwogen unter den gefangenen Motten die ♂♂ (77 %), und aus den Puppen schlüpften in den folgenden Tagen überwiegend und in zunehmendem Grade ♀♀.

Das Geschlechterverhältnis der Motten ist praktisch 1:1. Untersucht man im Freiland gefangene Proben, so ist allerdings zu beachten, dass das Geschlechterverhältnis durch die Protandrie und die — noch zu besprechende — kürzere Lebensdauer der ♂♂ beeinflusst wird. Zu Anfang der Schwärmzeit überwiegen die ♂♂, gegen Ende der Schwärmzeit findet man hauptsächlich oder ausschliesslich ♀♀. In Zuchten fand ich gelegentlich Abweichungen von dem Verhältnis 1:1, doch im Durchschnitt erhielt ich aus Puppen etwa ebenso viel ♂♂ wie ♀♀. Da sich vom III. Larvenstadium an männliche und weibliche Raupen

Tab. 7. Das Schlüpfen von Imagines und die Verteilung der Geschlechter im Freiland und in Zuchten.

Material Bogesund 1963.

	♂♂		♀♀	
	Anzahl	%	Anzahl	%
Puppensäckchen eingesammelt am 2.VI.63, in 15° C:				
geschlüpft bis 11.VI.....	—	—	—	—
12.VI., 18 ⁰⁰	10	100	—	—
13.VI., 17 ⁰⁰	13	93	1	7
14.VI., 9 ⁰⁰	12	75	4	25
14.VI., 16 ³⁰	2	20	8	80
15.VI., 13 ³⁰	2	40	3	60
15.VI., 15 ⁰⁰	1	25	3	75
16.VI., 12 ⁰⁰	3	60	2	40
17.VI., 16 ³⁰	—	—	5	100
18.VI—9.VII.....	—	—	—	—
zusammen.....	43	62	26	38
Imagines eingesammelt 14.VI.....	98	77	30	23
Puppensäckchen eingesammelt am 14.VI., in 22° C:				
geschlüpft bis 15.VI.....	8	30	19	70
16.VI.....	2	22	7	78
17.VI.....	1	8	11	92
18.VI.....	—	—	1	100
19.VI—9.VII.....	—	—	—	—
zusammen.....	11	22	38	78

unterscheiden lassen, untersuchte ich an einer überwinterten, schwach parasitierten Population das Geschlechterverhältnis. Von 461 Raupen waren 51 % ♂♂. WEBB (1953) fand geringfügige Unterschiede im Geschlechterverhältnis zwischen verschiedenen Regionen und verschiedenen Jahren, im Gesamtdurchschnitt überwogen die ♂♂ schwach (52 % ♂♂). In stark parasitierten Populationen stellte er auffallend mehr ♀♀ als ♂♂ fest. Aus Puppen von mehreren Orten züchtete SCHWENKE (1958) im Jahre 1955 35—48 % ♀♀, zwei Jahre später ebenfalls zwischen 35 und 45 % ♀♀. Die Parasitierung der Puppensäckchen schwankte je nach Standort und Jahr zwischen 1 und 34 %.

Schlüpfen und Schwärmen der Motten sind von den Umweltverhältnissen abhängig. WEBB kontrollierte Zuchten unter tagesrhythmisch wechselnden Temperaturen in 4-stündigen Abständen. Er fand die meisten geschlüpften Motten um 12°, die wenigsten um 4°. JUNG (1942) schreibt: „Die Motte verlässt die Puppe in den späten Vormittagsstunden.“ Die Motten sind während des Tages aktiv (HERRICK 1912). Bei Nacht werden sie im Freien nicht besonders durch Licht

leb. I

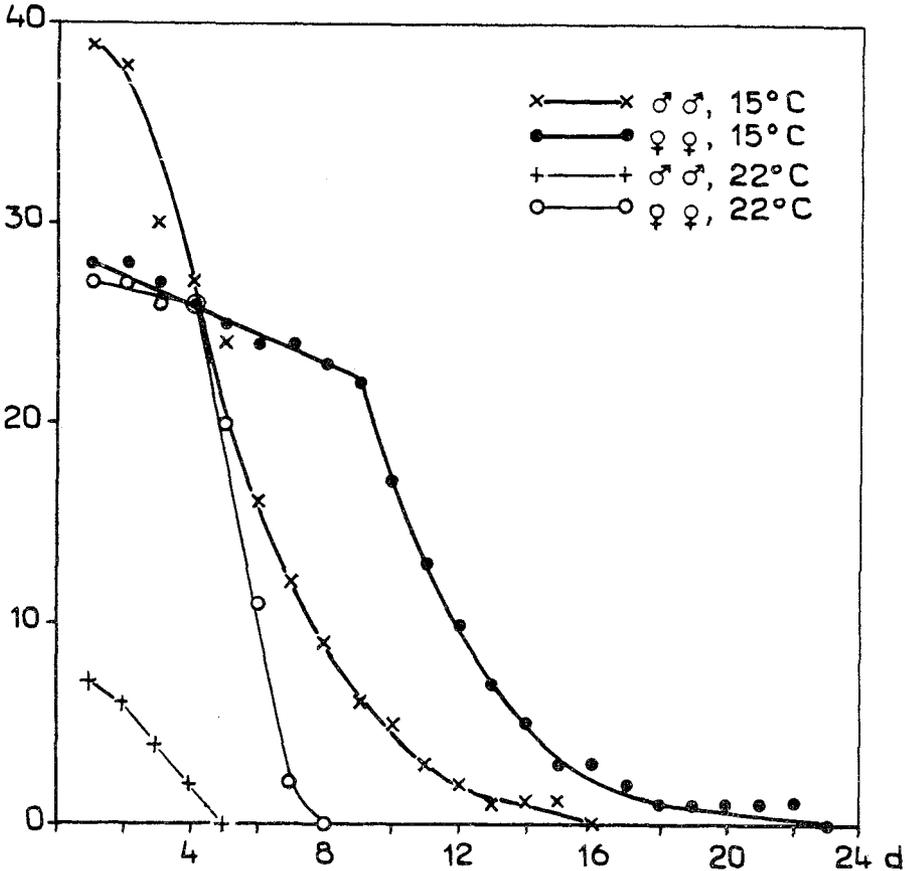


Abb. 14. Lebensdauer von Imagines in Zuchten bei 15° C (Thermostat) und 22° C (Laboratorium).

Puppen eingesammelt Bogenund 2. und 14.VI.63. Abszisse: Anzahl Tage nach Schlüpfen. Ordinate: Anzahl lebender Imagines.

angelockt (vergl. WEBB), was übrigens schon REISSIG (1869) feststellte, als er Leuchtfeuer zur Bekämpfung verwenden wollte. Besonders starkes Schwärmen beobachtete SCHREMMER (1959) abends um 19°. Ich fand ebenfalls, dass die Motten im Laboratorium wie im Freiland hauptsächlich nachmittags aktiv sind (vergl. VOÛTE & TER PELKWIJK 1948, WEBB 1953). An schönen, sonnigen Spätnachmittagen mit wenig Wind kann man starkes Schwärmen beobachten. JUNG sah die Motten bei strahlender Sonne mehr im Halbschatten, gegen abend mehr an der Lichtseite der Bäume fliegen. Schon LOOS (1892) vermutete, dass der Wind Einfluss auf Ort und Intensität des Schwärmens hat. Bei Wärme und Sonne sind die Motten lebhaft, bei kühlem und

nassem Wetter sind sie weniger aktiv. Einige Regentropfen, ohne dass die Bäume richtig nass werden, beeinflussen das Schwärmen kaum, doch bei stärkerem Regen suchen die Motten schützende Stellen auf.

Die meiste Zeit fliegen die Motten nicht, sondern sie halten sich auf den Bäumen auf. Sie sitzen hauptsächlich auf charakteristische Weise auf den Nadeln: nahe dem Nadelende, gerne auf Nadeln nahe einer Zweigspitze, mit dem Kopf nach aussen gerichtet und den Antennen ausgestreckt. Sie laufen auch auf Zweigen und Nadeln umher und fliegen in kleinen Sprüngen von Zweig zu Zweig oder schwärmend um die Bäume. Aufgescheucht, lassen sie sich oft schnellend herabgleiten (s. JUNG 1942).

Die Lebensdauer der Motten ist unterschiedlich für ♂♂ und ♀♀. Auf Abb. 14 ist die Lebensdauer von ♂♂ und ♀♀ in Zuchten dargestellt. Ein Teil der Tiere wurde im Thermostaten bei 15° C, etwa 75 % RF und Dauerdunkel gehalten, der andere Teil im Laboratorium bei rund 22° C, geringerer Feuchtigkeit und normalem Tag—Nacht-Wechsel. Die Abbildung zeigt deutlich, dass die Verhältnisse im Laboratorium ungünstiger waren als im Thermostaten und dass die ♀♀ im Durchschnitt länger lebten als die ♂♂ (in 15° C Medianwert 10,8 Tage für ♀♀, 5,5 Tage für ♂♂). Ausserdem fällt der unterschiedliche Verlauf der Überlebenskurven für ♂♂ und ♀♀ auf: Während die Zahl der überlebenden ♂♂ rasch absank, setzte unter den ♀♀ eine stärkere Mortalität erst nach einiger Zeit ziemlich abrupt ein. Da dieser Verlauf der Sterblichkeit an den ♀♀ in beiden Zuchten beobachtet wurde, kann er als Ausdruck für einen wesentlichen Unterschied zwischen den Geschlechtern aufgefasst werden.

DAVIAULT (1949) gibt die Lebensdauer der Motten mit 11 bis 18 Tagen für beide Geschlechter an, mit Mittelwerten für Tiere im Laboratorium von 13,2 d, für Motten in Freilandkäfigen von 14,4 d. WEBB fand für ♂♂ eine gesamte Lebensdauer von etwa einer Woche, für ♀♀ eine Lebensdauer nach der Kopulation von durchschnittlich 15,3 und höchstens 35 d. In seinen Versuchen lebten Motten, die im Freiland in Kopula gefangen worden waren, etwas länger und legten vor allem mehr Eier als in Zuchten geschlüpfte Tiere. Alle Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass die Imagines recht empfindlich für Umwelteinflüsse sind.

Kopulation und Eiablage

Bald nach dem Schlüpfen kopulieren die Motten. Wie lange Zeit normalerweise zwischen Schlüpfen und Kopulation zu verstreichen pflegt, ist schwer zu beurteilen, da die Tiere in Gefangenschaft an-

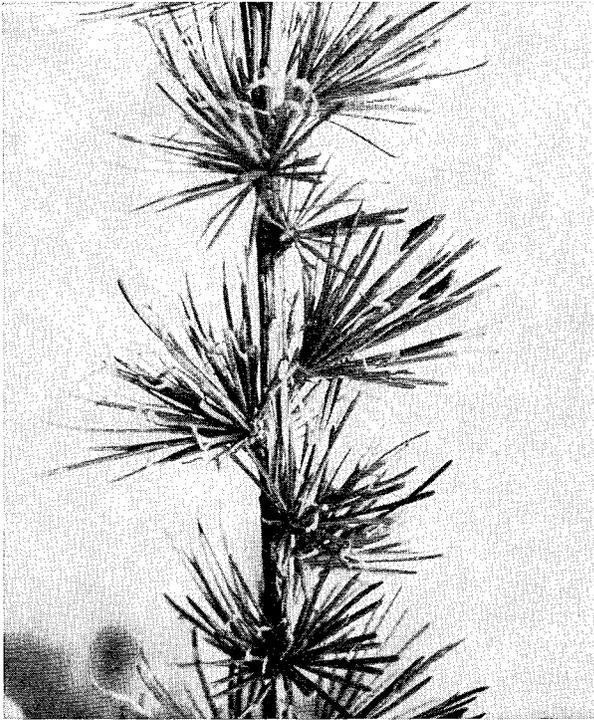


Abb. 15. Lärchenzweig mit befallenen Nadeln und kopulierenden Motten (Mitte rechts).

scheinend nicht so leicht wie im Freien kopulieren. Dasselbe hat WEBB (1953) beobachtet. Er konnte auch keine ♂♂ mit Hilfe von ♀♀ in Käfigen anlocken. In meinen Zuchten wurde die Paarung nicht dadurch erleichtert, dass die Tiere entweder in Gruppen oder paarweise isoliert gehalten wurden. Kopulation beobachtete ich 3 Tage nach dem Schlüpfen der Motten. REISSIG (1869) und JUNG (1942) geben 2—3 Tage nach dem Schlüpfen an. Aus Studien über die Eiablage schliesst WEBB, dass die ♀♀ 1—2 Tage nach dem Schlüpfen kopulieren.

Im Freiland findet man schon zu Beginn der Schwärmzeit kopulierende Motten. Sie sitzen meist auf einer Nadel, in der üblichen Weise mit den Hinterenden vereinigt, den Köpfen abgewandt (Abb. 2, 15). Das ♀ hebt die Flügel leicht an, das ♂ bewegt die Palpen, und beide Tiere vibrieren mit den Antennen. Die Tiere sind in Kopula fest verbunden und lassen sich schwer trennen. Bei Störung zieht das ♀ das ♂ im Weglaufen mit sich fort, und man kann die Tiere anfassen, ohne dass sie sich trennen. Die Paarung dauert etwa eine bis einige Stun-

den. Ich habe Pärchen in Gefangenschaft über 4 Stunden lang vereinigt gesehen.

Die Zeit der Eiablage deckt sich praktisch mit der Schwärmzeit. Sie beginnt etwas später als das Schwärmen der Motten. In meinen Zuchten begannen die ♀♀ erst mehrere Tage, oft über eine Woche, nach dem Schlüpfen Eier zu legen. Nach WEBB beginnt die Eiablage in der Regel einige Stunden nach der Kopulation und hält etwa über zwei Wochen an. DAVIAULT gibt für den Beginn der Eiablage 2—6, im Durchschnitt 3 Tage nach dem Schlüpfen an, für die Dauer der Eiablage 7—8, maximal 14 Tage. BAIRD (1923) stellte in Versuchen Eiablage 1—2 Tage nach dem Schlüpfen fest. Er beobachtete in einem Fall, dass die Ablage eines Eies 2 Minuten dauerte. Die Eier werden in Süddeutschland und Österreich etwa Ende Mai bis Ende Juni (JUNG 1942, BURST & EWALD 1955, SCHREMMER 1959), in England hauptsächlich Ende Juni—Anfang Juli (THORPE 1933) in Nordamerika je nach den Temperaturverhältnissen etwa zwischen Anfang Juni und Mitte Juli (HERRICK 1912, DAVIAULT 1949, WEBB 1953) abgelegt. In Schweden kann man mit der Eiablage zwischen Mitte Juni und Mitte, eventuell auch bis Ende Juli rechnen.

Die ♀♀ kleben die Eier einzeln mit der flachen Unterseite an die Nadeln. Man findet sie in der Regel auf einem Wachssaum der Nadelunterseite am distalen Teil der Nadel (s. Abb. 8). Seltener wird die Nadeloberseite mit Eiern belegt. Ich stellte nur rund 4 % der Eier an Oberseiten fest. Frische, saftige und ausgewachsene Nadeln scheinen vorgezogen zu werden. Die ♀♀ legen Eier auch an solche Nadeln, deren Spitze durch Frühjahrsfrass der Raupen ausgehöhlt ist. Entgegen der Auffassung von JUNG fand ich Langtrieb-nadeln weniger häufig mit Eiern belegt. Das hängt u. a. mit der späteren Entwicklung der Langtrieb-nadeln zusammen. Der geringe Abstand der Eier von der Nadelspitze soll nach SCHREMMER (1959) durch die charakteristische Sitzstellung der Motten an den Nadelenden bedingt sein. Er gibt ebenso wie JUNG an, dass die schattige und regenabgewandte Seite bevorzugt wird. HERRICK fand die Eier beliebig auf Ober- und Unterseiten verteilt, DAVIAULT und VOÛTE & TER PELKWIJK fanden sie an Unterseiten, WEBB stellte ebenfalls 80—90 % an den Unterseiten fest.

Meist ist eine Nadel nur mit einem Ei belegt. Gelegentlich kommen auch zwei oder mehr Eier an einer Nadel vor. Das ist bei höherer Populationsdichte nicht allzu selten, man beobachtet es aber auch bei mässiger Häufigkeit der Motten (vergl. JUNG). Die grösste Zahl der Eier pflegt an den Triebabschnitt des vergangenen und vorvergangenen Jahres (T-1 und T-2) abgelegt zu werden. Das geht u. a. aus der

Verteilung der Befallsdichte auf die einzelnen Triebabschnitte in Tab. 17 hervor. In den Fällen, in denen der Befall an T-2 getrennt von den älteren Triebabschnitten bestimmt wurde (in der Tab. nicht gesondert aufgeführt), war die Befallsdichte an den älteren Triebabschnitten immer wesentlich geringer als an T-1 und T-2.

Normale ♀♀ enthielten 4—7 Tage nach dem Schlüpfen, wenn sie noch keine Eier gelegt hatten, durchschnittlich 50 fertig ausgebildete Eier. Das Maximum pro ♀ betrug in mehreren Fällen 59 Eier. Sie liegen mit voll skulptierter Schale hauptsächlich in den Ovariolen und unterscheiden sich deutlich von den jeweils wenigen, unfertigen Eiern in den oberen, aktiven Abschnitten der Ovariolen. Die Abdomen der ♀♀ enthalten keine nennenswerten Ansammlungen von Reservestoffen. WEBB gibt für frischgeschlüpfte, gesunde ♀♀ bis zu 8 mehr oder weniger ausgebildete Eier pro Ovariole an, zusammen also bis zu 64 E/♀. JUNG fand in 3 frischgeschlüpfte ♀♀ je etwa 65—75 Eier. In ♀♀, die Eier abgelegt haben, findet man weniger fertig ausgebildete Eier. Von 57 zu Ende der Schwärmzeit (15. VII. 58) eingesammelten ♀♀ enthielt keines mehr als 8 fertige Eier, der Durchschnitt betrug 2,4 Eier/♀. Entsprechendes zeigt sich auch an Tieren aus Zuchten. So enthielten in einer Zucht solche ♀♀, die nur einzelne Eier gelegt hatten, durchschnittlich 34 Eier, in einem ♀ dagegen, das 31 Eier gelegt hatte, fand ich nur noch 2 fertige Eier. WEBB (1953) und SCHWENKE (1958) dissezierten ♀♀ nach Eiablageversuchen. Die ♀♀ aus verschiedenen Gruppen enthielten durchschnittlich noch zwischen 23 und 27 (WEBB) bzw. 4—6 (SCHWENKE) fertig ausgebildete Eier.

Daraus ergibt sich übereinstimmend, dass die ♀♀ nach dem Schlüpfen über einen beträchtlichen Eivorrat verfügen und dass dieser Eivorrat nicht laufend ergänzt wird, sondern gegen Ende der Eiablagezeit abnimmt.

Die Anzahl von Eiern, die Weibchen in Gefangenschaft ablegen, hängt von den Zuchtbedingungen und von den Verhältnissen während der Entwicklung der Tiere ab. In WEBBS Untersuchungen legten ♀♀, die kopulierend in normalen Freilandpopulationen gefangen worden waren, die meisten Eier. Der Durchschnitt betrug 53,3 Eier/♀, das Maximum 113 Eier. Aus Puppen gezogene ♀♀ legten weniger Eier, und ♀♀, die von Puppen aus Hungerpopulationen stammten, hatten eine wesentlich reduzierte Eizahl. Auch SCHWENKE stellte bei ♀♀ aus Puppen von Beständen mit hoher Populationsdichte eine verminderte Eizahl fest. In seinen Zuchten legten die Tiere je nach der Populationsdichte durchschnittlich zwischen 31,3 und 45,0 Eier. Diesen Ergebnissen von Zuchten in Insektarien mit variierender Temperatur stehen

meine Laboratoriumszuchten gegenüber, in denen nur rund 30 Eier abgelegt wurden, in vielen Fällen auch weniger.

Die durchschnittliche Anzahl von Eiern, die ein ♀ ablegen kann, lässt sich nach den Ergebnissen der verschiedenen Eiablageversuche und Präparationen schätzen. Sie beträgt rund 50 Eier/♀. WEBBS Annahme, dass das Eipotential eher dem Maximum von 113 Eiern/♀ als dem Durchschnitt von 52 Eiern/♀ entsprechen dürfte, scheint mir zu hoch gegriffen. Wieviel Eier ein ♀ tatsächlich im Freien ablegt, hängt allerdings ganz von der Lebensdauer, dem physiologischen Zustand und den Umweltverhältnissen ab.

Nach WEBB legen die ♀♀ zu Anfang der Eiablageperiode die meisten Eier. In meinen Versuchen trat keine Konzentration der Legetätigkeit auf einen bestimmten Zeitabschnitt zutage. Der Durchschnitt pro Tag war rund 2 Eier/♀, das Maximum 7 Eier/♀. Das braucht WEBBS Befunden nicht zu widersprechen, denn die Zuchtverhältnisse waren sehr verschieden.

Embryonalentwicklung und junge Raupen in Minen

Die Dauer der Embryonalentwicklung hängt von den Temperaturverhältnissen ab. Nach DAVIAULT (1949) dauert die Embryonalentwicklung bei 17° C 20 Tage, bei 20,5° C nur 12 Tage. Er berechnete theoretisch (auf welche Weise, ist nicht angegeben) einen Entwicklungsnulldpunkt von 11° C und eine erforderliche Temperatursumme von 130° C. Andere Autoren geben eine Dauer in etwa der gleichen Grössenordnung an, allerdings alle ohne Hinweis auf die Entwicklungstemperatur: REISSIG (1869) 7—8 d, THORPE (1933) 10—14 d, JUNG (1942) 8—10 d, WEBB (1953) 14 d, VITÉ (1954) 8 d. Dagegen rechnet GRAHAM (1948) mit einer Entwicklungsdauer von fast einem Monat und TRÄGÅRDH (1910) mit 5 Wochen. Unbefruchtete Eier entwickeln sich nicht. Solange Embryo, schlüpfreife oder schlüpfende Raupe im Ei sind, hat dieses eine gelbliche Farbe, das verlassene Ei ist weisslich und erhält später durch Einlagerung von Exkrementen der Raupe eine grünlich-weiße Farbe. Eier, die sich nicht entwickeln bzw. einen abnorm veränderten Inhalt haben, können weisslich bis bräunlich aussehen.

Etwa ab Mitte Juli schlüpfen in Schweden die Räumchen aus dem Ei. Anfang August ist die Mehrzahl der Raupen geschlüpft. In wärmeren Gegenden schlüpfen die Raupen schon früher (s. JUNG 1942). Sie bohren sich durch den dünnen Boden des Eies direkt in die Nadel ein, nagen sich in der Regel bis zu der dem Einbohrloch gegenüberliegenden Seite der Nadelspitze durch und folgen dem Nadelrand in distaler,

häufiger jedoch in proximaler Richtung (Abb. 8). Der Anfang der Mine führt oft direkt zur gegenüberliegenden Nadelseite und folgt dort geradlinig dem Nadelrand, er kann aber auch schräg verlaufen. Winkel oder Bogen kommen seltener vor, die jungen Raupen fressen hauptsächlich parallel zur Längsachse der Nadel. Sie wenden aber gelegentlich im Gang um und fressen in der anderen Richtung, wobei es vorkommt, dass sie unmittelbar neben der alten Mine einen neuen Gang anlegen. Die Exkremente schiebt das Räumchen hinter sich. Mit den ersten Exkrementen wird meist das leere, weissliche Ei gefüllt, das dadurch eine grünweissliche Farbe erhält. Die leeren Eier fallen früher oder später von den Nadeln ab, doch können sie lange daran haften bleiben.

Nach einiger Zeit häuten sich die Raupen das erste Mal zum II. Larvenstadium. Die Mine pflegt dann nach meinen Beobachtungen wenigstens 2,5—3,0 mm lang zu sein, höchstens etwa 5 mm (WEBB: 1,9—9,6 mm). In Schweden findet die erste Häutung zwischen Ende Juli und Anfang September statt. Häufig wenden sich die Raupen nach der Häutung im Gang um und fressen in umgekehrter Richtung, so dass man die Kopfkapsel der L I am Ende des Ganges findet.

In allen Larvenhäutungen zieht die Raupe den Kopf aus der alten Kopfkapsel zurück (Abb. 10) und sprengt diese dann in einem Stück ab. Auf diese Weise bleibt die Kopfkapsel erhalten. Danach schiebt die Raupe die alte Haut nach hinten ab. Die Exuvie der ersten Stadien ist sehr dünn und fein, man findet deshalb meist nur die alte Kopfkapsel.

Die Raupe im II. Larvenstadium frisst in der Nadel weiter. Die Form der Mine ist bei den grösseren Tieren mehr unregelmässig und variiert im Aussehen (Abb. 11). Während das I. Stadium die Nadel nie verlässt, kann es vorkommen, dass schon Raupen im II. Stadium neue Nadeln aufsuchen. Nach der Häutung zum III. Stadium ist das häufig der Fall. Man findet oft nackte Räumchen im III. Stadium, die frei auf Nadeln und Zweigen umherwandern. Auch die Häutung zum III. Stadium, also die zweite Larvenhäutung, machen die Räumchen in der Nadelmine durch. Diese Häutung fällt in Schweden etwa zwischen Anfang August und Ende September. Die Raupen im III. Stadium fressen in der Nadel weiter, suchen aber auch andere Nadeln auf und minieren diese. Sie können den Frassort mehrmals wechseln. Im Laufe des September findet man mehr und mehr solche von älteren Raupen ausgehöhlte Nadeln. Die Mine ist nun breiter und lässt sich gut von dem Gang der Eiraupen unterscheiden. Dann beginnen die Raupen, ihre Säckchen zu verfertigen.

Säckchenbildung und Überwinterung

Schon Anfang bis Mitte August kann man die ersten säckchentra-
genden Raupen finden. In grösserer Zahl beginnen die Tiere aber erst
ab Anfang September, von dem gebundenen Leben in den Nadeln
zu dem beweglicheren Lebensabschnitt in den Säckchen überzugehen.
Dieser Lebensabschnitt dauert allerdings nur kurze Zeit, denn bald
spinnen sich die Tiere zur Überwinterung fest, doch befressen die
freilebenden Tiere im Herbst noch mehrere Nadeln. Ende September bis
Anfang Oktober trägt die Mehrzahl der Tiere in Schweden Säckchen.

Alle Raupen mit Säckchen im Herbst haben in Schweden das III.
Larvenstadium erreicht. Unter sehr vielen untersuchten Raupen habe
ich nur ein einziges Tier mit Säckchen gefunden, das auf Grund sei-
ner Kopfkapselbreite (0,16 mm) mit ziemlicher Sicherheit dem II.
Stadium zuzuordnen ist. Umgekehrt trifft man nicht selten in Nadeln
Raupen (ohne Säckchen) im III. Stadium an, neben denen eine leere
Kopfkapsel des II. Stadiums liegt. Nach WEBB verfertigen die Raupen
in Nordamerika ihre Säckchen hauptsächlich gegen Ende des II. Sta-
diums, seltener im III. Larvenstadium, sie sollen im III. Stadium
überwintern. Auch JUNG fand in Süddeutschland, dass die Raupen
schon im II. Stadium zum Säckchetragen übergangen und auch in
diesem Stadium überwinterten. Seine Beobachtung, dass überwintern-
de Tiere in Zimmerwärme „alsbald umherzukriechen“ begannen, weist
auf eine Überwinterung ohne Diapause hin. Bei den wenigen Raupen,
die in Schweden im Winter nach Erwärmen sogleich aktiv werden,
handelt es sich ausnahmslos um Tiere, die sich vor der Aufnahme der
Aktivität nicht gehäutet haben und deren Kopfkapselbreite dem III.
Stadium entspricht. In Diapause überwinterrnde Raupen häuten sich
stets, ehe sie umherzuwandern beginnen. Ich habe überwinterrnde Rau-
pen von Norddeutschland und aus dem Rhein-Main-Gebiet unter-
sucht, um JUNGS Angaben zu überprüfen. Die Verteilung der Kopf-
kapselbreiten in den untersuchten Proben entsprach völlig der Ver-
teilung, wie man sie in überwinterrnden Populationen in Schweden
findet. Die von JUNG festgestellte Überwinterung im II. Stadium ist
entweder eine Anomalie oder eine Eigentümlichkeit der Entwicklung,
die weiter nördlich nicht vorzukommen pflegt.

Die Raupe verfertigt das Säckchen aus einem Nadelstück, das sie
völlig aushöhlt und von Exkrement befreit. Nur selten wird die Nadel-
spitze mit verwendet. Sie ist dann mit einem Loch zum Auswurf der
Exkremente versehen. Meist aber schneidet das Räu-pchen die Nadel-
spitze ab und verwendet ein Mittelstück der Nadel als Säckchen. Eine
Ausnahme machen die Tiere, die sich in Douglasiennadeln entwickeln.

Sie lassen in vielen Fällen die Nadelspitze am Säckchen oder beissen sie nur unvollständig ab. Diese Säckchen sind aber dann nicht länger als Douglasiensäckchen ohne Nadelspitze, während Säckchen aus Lärchennadeln mit Nadelspitze meist auffallend länger sind als solche ohne Spitze.

Das Nadelstück, das als Säckchen dient, wird innen von der Raupe mit Gespinst ausgekleidet. Solange das Räumchen frisst, bleiben Vorder- und Hinteröffnung von Gespinst frei. Das Tier kann sich leicht im Säckchen umwenden. Zum Wandern streckt es Kopf und Brust aus dem Säckchen hervor und hält das Gehäuse mit dem Hinterende fest. Beim Fressen schiebt es den Körper oft weiter aus dem Säckchen hervor und in die ausgehöhlte Nadel hinein, ohne jedoch das Säckchen ganz zu verlassen. Im Herbst findet man nur selten verlassene Säckchen.

In einer Versuchsserie wurde studiert, wie in einer Population die Bildung der Säckchen zeitlich verläuft. Dazu wurden zu verschiedenen Zeitpunkten im Herbst Zweigproben am selben Ort (Stäket) eingesammelt. Die Zweige wurden mit dem unteren Teil in Behälter mit Wasser gestellt und in einem luftigen Freiland-Insektarium bzw. im Laboratorium aufgestellt. Gleich nach dem Einsammeln und danach in gewissen Zeitabständen wurden sämtliche Raupen mit Säckchen von den Zweigen entfernt. Auf diese Weise konnte die Anzahl der innerhalb der Zeitabschnitte gebildeten Säckchen bestimmt werden. Die nackt umherwandernden Raupen wurden gezählt, aber nicht entfernt; tote, nackte Raupen wurden weggenommen. Die wichtigsten Versuchsdaten und Ergebnisse sind in der Tab. 8 zusammengestellt.

Die Zweige der Serie 1 im Freilandinsektarium trockneten langsamer als die Zweige im Laboratorium. Deshalb konnten an ihnen wahrscheinlich so wesentlich mehr Raupen Säckchen bilden als an den Zweigen der Serie 2 (vergl. Abb. 16). Ausserdem wurden in der Serie 2 auffallend mehr tote, nackte Räumchen gefunden — ein weiteres Zeichen dafür, dass das schnellere Trocknen weniger günstig für die Tiere war. Die Zweige trockneten von unten her, und wie bei Zweigen am Baum hielten sich die Langtrieb-nadeln an den Triebspitzen am längsten grün. An den trocknenden Zweigen wurden die meisten Raupen mit Säckchen an den Nadeln gefunden, die noch am frischsten waren. Das bedeutet, dass mit zunehmender Vertrocknung mehr Tiere an den distalen Zweigabschnitten sassen. Da der Anteil der Säckchen, die aus Langtrieb-nadeln gefertigt waren, gering blieb, darf man mit einer Wanderung der Raupen in distaler Richtung rechnen. Das stimmt überein mit den Beobachtungen über die Verteilung von Populationen im Freiland.

Tab. 8. Versuch zum zeitlichen Verlauf der Säckchenbildung an Zweigen im Wasser.
Material Stäket, Herbst 1964. Nähere Erklärungen im Text.

	Serie 1			Serie 2			Serie 3			Serie 4		
Einsammlungsdatum	4.IX.64			14.IX.64			9.X.64			21.XI.64		
Zustand der Probe	Nadeln grün			Nadeln grün			Nadeln meist grün, fallen nicht ab			Zweige praktisch entnaddelt		
Aufbewahrung	Freiland-Insektarium			Laboratorium, ~ 22° C, trockene Luft								
Anzahl Zweige	35			39			16			35		
Anzahl K	2 064			2 005			667			1 479		
LS zusammen	1 386			603			398			777		
Datum	Anzahl vorgefundene			Anzahl vorgefundene			Anzahl vorgefundene			Anzahl vorgefundene		
	LS	nackte L		LS	nackte L		LS	nackte L		LS	nackte L	
		leb.	tot		leb.	tot		leb.	tot		leb.	tot
4.IX.	81	—	—									
7.	46	—	—									
9.	24	3	—									
11.	43	25	—									
14.	57	25	1									
15.				156	13	—						
17.	92	65	—	85	29	—						
21.	255	43	—	223	79	2						
25.	274	37	1	67	29	38						
28.	248	27	1	50	8	25						
1.X.	140	38	—	5	1	—						
5.	73	11	—	10	2	1						
9.	28	4	1	6	—	1	353	2	—			
19.	25	—	—	1	—	—						
21.							23	1	2			
29.							12	—	—			
13.XI.							10	—	—			
21.										777	—	—

Auf die Tiere der Serie 3 hatte der Versuch kaum noch Einfluss, da die überwiegende Mehrzahl der Tiere zum Zeitpunkt der Probeentnahme schon Säckchen gebildet hatte. Als die Zweige der Serie 4 eingesammelt wurden, hatten sich die Raupen schon zur Überwinterung festgesponnen. Der zeitliche Verlauf der Säckchenbildung geht am besten aus der Abb. 16 hervor. Zur Vergleichbarkeit der Werte wurden die absoluten Zahlen auf Raupen pro Kurztrieb umgerechnet. Die gestrichelte Kurve verbindet die Anfangspunkte der einzelnen Serien, mit anderen Worten die Dichten, die jeweils im Freiland gefunden wurden.

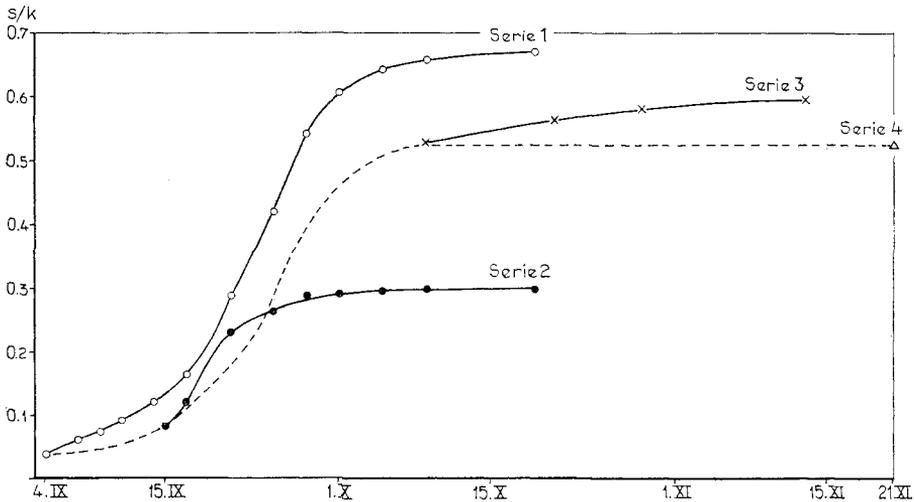


Abb. 16. Zeitlicher Verlauf der Bildung von Säckchen unter verschiedenen Bedingungen im Herbst.

Material Stäket 1964. Abszisse: Datum. Ordinate: Anzahl Raupen in Säckchen pro Kurztrieb. Erklärungen im Text (vergl. auch Tab. 8.).

Sie stellt daher den ungefähren Verlauf der Säckchenbildung im Bestand dar. Der steilere Anstieg der Kurven für die Serien 1 und 2 deutet darauf hin, dass in den Versuchen die Säckchen schneller gebildet wurden als im Freiland.

Aus den Versuchsergebnissen kann man auf einen Einfluss der Wirtspflanze auf die Bildung der Säckchen schliessen. Die Veränderungen in den Nadeln beschleunigen zumindest das Verfertigen der Säckchen. Ob die stimulierenden Veränderungen den Wassergehalt oder andere stoffliche Eigenschaften betreffen, muss dahingestellt bleiben. Es ist dabei zu bedenken, dass *C. laricella* auch an Douglasie im Herbst Säckchen bildet. Das Vorkommen einzelner Säckchen schon Anfang August weist darauf hin, dass es anscheinend nicht eines Anstosses durch die Wirtspflanze bedarf.

Ebenso wie WEBB fand ich nur in seltenen Ausnahmefällen schon im Herbst Säckchen, die aus mehreren Nadelstücken zusammengesetzt waren. Dagegen sind häufig die Nadelstückchen längs aufgeschlitzt und die Ränder durch festes Gespinst wieder verbunden. In dem Versuch zur Säckchenbildung wurde auch die Länge der Säckchen, die zu verschiedenen Zeitpunkten gebildet wurden, gemessen und ihr Aussehen beurteilt. Zeitig im Herbst und gleich nach der Verfertigung sehen die Säckchen feiner und zarter aus als später; ältere Säckchen haben ein robusteres Aussehen. Wie aus Tab. 9 hervorgeht, waren

Tab. 9. Länge der Säckchen zu verschiedenen Zeitpunkten in dem Versuch zur Säckchenbildung.
Material Stäket, Herbst 1964. % Sp = Prozentsatz der Säckchen mit Nadelspitzen.

Säckchen gebildet Datum	aktive Raupen					festgesponnene Raupen					Anm.
	mm			An- zahl S	% Sp	mm			An- zahl S	% Sp	
	von	bis	Mittel			von	bis	Mittel			
<i>Serie 1:</i>											
— 4.IX.	2,0	2,7	2,43	9	22						alle S alle S alle S
4.— 7.IX.	2,0	3,2	2,58	36	0						
11.—14.IX.	2,2	3,4	2,78	28	0						
17.—21.IX.	2,2	3,3	2,78	43	9	2,5	3,1	2,82	7	14	
5.— 9.X.	2,5	3,8	2,96	10	40	2,9	4,3	3,61	7	86	
<i>Serie 2:</i>											
—15.IX.	2,2	3,9	2,64	26	12						alle S
17.—21.IX.	2,2	4,3	3,17	34	21	2,5	5,1	3,88	22	55	
<i>Serie 3:</i>											
— 9.X.	2,2	3,9	2,84	114	4						alle S
<i>Serie 4:</i>											
—21.XI.						2,2	3,8	2,72	57	0	alle S

am Baum früh gefertigte Säckchen im Durchschnitt kürzer als die Säckchen später im Herbst (vergl. auch Tab. 5). An den trocknenden Nadeln zeigte sich eine Tendenz zu zunehmender Säckchenlänge mit fortschreitender Zeit bzw. Austrocknung (s. bes. Serie 1). Spät gebildete Säckchen an den Probezweigen waren im Durchschnitt länger als zum selben Zeitpunkt in der Natur eingesammelte Säckchen. Aus der Tab. 9 ist auch ersichtlich, dass die Säckchen festgesponnener Raupen im Durchschnitt länger waren als die in derselben Zeit gebildeten Säckchen aktiver Tiere, und ausserdem war unter den festgesponnenen Säckchen ein grösserer Prozentsatz mit Nadelspitze. An den Probezweigen in den Versuchen nahm der Anteil der Säckchen mit Nadelspitze mit der Versuchsdauer zu, während die im Oktober und November vom Baum gesammelten Säckchen zum grössten Teil oder alle ohne Nadelspitze waren. Die steigenden Durchschnittswerte für die Länge der Säckchen sind nur teilweise durch einen höheren Anteil von Säckchen mit Nadelspitze bedingt. Die Tendenz zu längeren Säckchen mit späterem Bildungstermin zeigt sich auch, wenn man nur Säckchen ohne Nadelspitze untersucht.

Daraus kann man Folgendes schliessen: Frühzeitig im Herbst gebildete Säckchen sind durchschnittlich kürzer als Säckchen, die später gebildet werden. Der Zustand der Nadeln hat Einfluss auf die Grösse

der Säckchen. Im Normalfall schneidet die Raupe die Nadelspitze ab. Bleibt die Nadelspitze am Säckchen, so scheint das Tier durch ungünstige Verhältnisse wie Austrocknen der Nadeln dazu gezwungen zu sein. Der hohe Anteil von Säckchen mit Nadelspitzen unter den festgesponnenen Tieren an den Probezweigen lässt weiterhin vermuten, dass die Raupen ihre herbstliche Aktivität unter solch ungünstigen Verhältnissen vorzeitig beenden. Der Zustand der Wirtspflanze beeinflusst also nicht nur den Zeitpunkt der Säckchenbildung, sondern auch die eigentliche Ausbildung des Säckchens und vielleicht auch das Festspinnen der Tiere zur Überwinterung. WEBB vermutet, dass der Übergang der Raupen von dem Leben in den Nadeln zum Säckchentragen durch den Zustand der Nadeln verursacht wird.

Nachdem die säckchentragenden Raupen mehr oder weniger lange an den Nadeln gefressen haben, bereiten sie sich zur Überwinterung vor. Dazu wandern sie von den Nadeln an die Sprosssteile und spinnen dort das Vorderende des Säckchens fest. Die Tiere überwintern hauptsächlich an den Basen der Kurztriebe und an der Triebspitze (Abb. 24), aber auch am Zweig, am Stamm, in Ritzen und unter Schuppen der Rinde, an Zapfen, gern zwischen Zapfenschuppen, und in ausgehöhlten Kurztrieben. Am Stamm scheinen Raupen vor allem bei höherer Populationsdichte häufiger zu überwintern.

Die Säckchen werden innen mit kräftigem Gespinst ausgekleidet. Das Vorderende des Säckchens wird mit einem dicken, krausen Gespinstpolster an der Unterlage befestigt. Danach verschliesst die Raupe das hintere, nach aussen gerichtete Ende des Säckchens mit Gespinst, und zwar im Gegensatz zum Vorderende mit feinem, glattem Gewebe. Wenn das Hinterende geschlossen ist, wendet die Raupe sich wieder mit dem Kopf zu dem Zweig und wird inaktiv. In der Winterruhe sind die Raupen oft etwas kontrahiert, sie liegen im Vorderteil des Säckchens und lassen meist ein Stück im hinteren Teil des Säckchens frei.

In Schweden treffen gegen Ende September die ersten sacktragenden Raupen ihre Wintervorbereitungen. Die Mehrzahl der Tiere frisst dann allerdings noch, teils mit Säckchen versehen, teils noch ohne Säckchen in Nadeln. Im Laufe des Oktober spinnen sich diese Raupen fest, und im November pflegen die meisten Tiere zur Überwinterung vorbereitet zu sein. Die Vorbereitungen zur Überwinterung setzen also ein, wenn die Lärchen zu vergilben beginnen oder sogar etwas früher. Man findet auch an Triebabschnitten mit grünen Nadeln schon festgesponnene Tiere. Die meisten Tiere spinnen sich aber während des Vergilbens der Nadeln und vor dem eigentlichen Nadelfall fest. WEBB schreibt: „Preparation for hibernation occurs immediately following

the first frost." Es scheint sich dabei aber mehr um eine Koinzidenz als um eine Auslösung der Wintervorbereitungen durch Frost zu handeln. Dass Frost nicht erforderlich ist, geht schon aus den Laboratoriumsversuchen (s. Tab. 9, Serie 2) hervor. Als die Proben für die Serie 3 am 9. X. 64 eingesammelt wurden, waren schon 11 % der Raupen mit Säckchen festgesponnen, dabei registrierte die nächste meteorologische Station (Stockholm) Frost erst Ende Oktober. 1961 wurde in Stockholm der erste Frost am 15. X. mit $-0,6^{\circ}\text{C}$ gemessen, auf Djurgården hatten sich am 16. X. schon über 50 % der Tiere festgesponnen. Andererseits fressen Raupen auch noch nach dem ersten Frost (vergl. Loos 1891).

Die Raupen im III. Stadium überwintern in Diapause. Die Beobachtungen von JUNG lassen darauf schliessen, dass Tiere, die im II. Stadium überwinterten, nicht in Diapause, sondern in Quieszenz lagen. Ich habe nie überwinternde Raupen im II. Stadium gefunden. Dagegen fand ich als Ausnahmen in vielen Zuchten einzelne Raupen im III. Stadium, die gleich nach dem Erwärmen umherzuwandern begannen, ohne sich gehäutet zu haben. Sie überwintern also nicht in Diapause. Da die Diapause der Lärchenminiermotte in einem besonderen Kapitel besprochen wird, braucht hier nicht näher darauf eingegangen zu werden.

Die Raupen im Frühjahr

Je nach dem Verlauf der Erwärmung im Frühjahr beginnen die Raupen in Schweden etwa zwischen Mitte April und Anfang Mai umherzuwandern. In der Provinz Stockholm hat in normalen Jahren die Mehrzahl der Raupen um den 10. Mai die Frühjahrsaktivität begonnen. Die Tiere fangen praktisch zu derselben Zeit an zu wandern, wenn die Lärchennadeln ausschlagen (vergl. Kapitel 9). Die Angabe bei TRÄGÅRDH (1910), wonach die Raupen bei Stockholm zu fressen beginnen, wenn die Triebe (skott) der Lärche 6—8 mm lang sind, bezieht sich nicht auf Sprosse, sondern auf Nadeln. In Süddeutschland (JUNG 1942), Österreich (SCHREMMER 1959) und Böhmen (Loos 1892) beginnt die Frühjahrsaktivität infolge günstigerer klimatischer Verhältnisse bis zu rund einem Monat früher als in Schweden. VOÛTE & TER PELKWIJK (1948) beobachteten die Räumchen am 11. April gleichzeitig mit dem Austreiben der Nadelknospen und etwa eine Woche, nachdem die Blumenknospen erkennbar geworden waren. In England (THORPE 1933) beginnen die Tiere ebenfalls im April zu wandern. WEBB gibt für das Auftreten des IV. Larvenstadiums im Jahre 1949 den 28. April bis 25. Mai an (Fredericton, New Brunswick). HERRICK (1912) nennt

für das weiter südlich gelegene Ithaka den 15. April für den Beginn des Wanderns, bei kühlem Wetter 10 Tage später.

Während Raupen, die in Quieszenz überwintern, beim Eintritt günstiger Aussenbedingungen erwachen und gleich zu wandern beginnen, bereiten die normalen, in Diapause überwinternden Tiere im III. Stadium ihr Erwachen allmählich vor. Die Raupen strecken ihren Körper, der in Diapause oft etwas kontrahiert ist, aus, recken den Kopf, geradeaus vor, strecken die Beine nach vorne und werden dann praktisch unbeweglich. Damit wird die eigentliche Häutung zum IV. Larvenstadium eingeleitet. In 20° C häuten sich die Tiere innerhalb von 2—3 Tagen, nachdem sie den Kopf vorgestreckt haben. Wenn die Exuvie abgestreift ist, liegen die Raupen erst einige Zeit mit vorgestrecktem Kopf, ziehen ihn dann etwas zurück und wenden sich auch gelegentlich im Säckchen um. Sie öffnen das Vorderende und das Hinterende des Säckchens. Das Gespinst vom Vorderende des Säckchens bleibt zum grössten Teil an der Unterlage haften. Sind die Raupen nicht an einer Unterlage festgesponnen (z. B. abgezapfte Tiere in Versuchen), so wird das Gespinst abgeworfen. Es ist wattenhauschähnlich und in der Mitte vertieft. In dieser Vertiefung pflegt die leere Kopfkapsel des III. Stadiums zu liegen. Nachdem das Vorderende des Säckchens geöffnet ist, beginnen die Raupen zu wandern. Von der Häutung bis zum Beginn des Wanderns pflegt es in 20° C etwa einen Tag zu dauern. Die Vorbereitung der Frühjahrsaktivität nimmt also wenigstens 3—4 Tage in Anspruch.

Einige Raupen, die gleich und ohne Häutung im III. Stadium zu wandern begannen (Quieszenz), häuteten sich in Zuchten nach mehreren Tagen, ohne Nahrung aufgenommen zu haben. In einem einzigen Fall wurde eine andere Ausnahme beobachtet: Aus Material von 900 frisch eingesammelten, überwinternden Raupen, die ab 14. IV. 59 in 20—22° C weitergezüchtet wurden, schlüpfte am 28. IV. eine normale und flugfähige Motte. Das einfache Säckchen enthielt ausser Puppenresten eine leere Kopfkapsel von 0,33 mm Breite. Das Tier hatte also offenbar im IV. Stadium überwintert und sich in Wärme verpuppt, ohne im Frühjahr gewandert zu sein oder Nahrung aufgenommen zu haben. Die Lärchen hatten zum Zeitpunkt des Einsammelns noch nicht ausgeschlagen.

Die erwachten Räumchen kriechen an die austreibenden Nadeln und beginnen zu fressen. Die Nadeln aufbrechender Knospen befressen sie von der Spitze her, weiter ausgeschlagene Nadeln von der Seite. Fast immer sind die Nadeln im distalen Teil, mehr oder weniger nahe der Spitze, befressen. Das hängt damit zusammen, dass die Nadeln noch

nicht in voller Länge ausgetrieben sind. Zum Frass spinnt die Raupe ihr Säckchen an der Nadel fest, beisst ein Loch in die Epidermis und dringt minierend im Inneren der Nadel vor. Sie verlässt aber ihr Säckchen nicht ganz mit dem Hinterleib und kann deshalb beiderseits vom Eingangsloch nur einen knapp ihrer Körperlänge entsprechenden Teil der Nadel aushöhlen. Danach begibt sie sich an eine andere Nadel und frisst auf die gleiche Weise. Die Frassmine erstreckt sich über die ganze Nadelbreite. Die leeren, ausgehöhlten Nadelenden sehen zuerst weisslich, dann bräunlich aus und fallen im Laufe der Zeit oft ab.

Gelegentlich fressen die Räumchen im Frühjahr auch an den jungen weiblichen Blüten. Frass an Blüten hat schon LOOS (1892) beobachtet. An männlichen Blüten fand ich keine fressenden Tiere. Das hat verschiedene Ursachen: Die ♀ Blüten sind um diese Zeit saftig und weich und nach oben gerichtet, die ♂ Blüten sind trockener und meist nach unten gerichtet. Die Raupen wandern vorzugsweise nach oben, also eher an die ♀ Blüten und finden diese saftigen Organe wohl schmackhafter. Ausser den Nadeln, die die Blüten umgeben, werden die Zapfenschuppen befallen. An Zapfenschuppen werden, wie JUNG richtig vermutete, keine Minen gebildet, sondern es entsteht eine Art Lochfrass. Frass an Blüten kommt, entgegen der Ansicht von JUNG, nicht nur bei ausgesprochenem Kahlfrass vor.

Zu Anfang des Frühjahrsfrasses dient noch das alte Wintersäckchen als Schutz. Bald aber wird ein Stück einer frisch ausgehöhlten Nadel als Säckchen verwendet. Auch das ist nach kurzer Zeit zu klein, und die Raupe erweitert das einfache Röhrensäckchen durch Einflicken von weiteren Stücken ausgehöhlter Nadeln oder nur von Gespinst zum zusammengesetzten Säckchen. Dieser Vorgang ist von verschiedenen Autoren eingehend beschrieben worden (s. REISSIG 1869, LOOS 1892, TRÄGÅRDH 1910, JUNG 1942, WEBB 1953, SCHREMMER 1958 e. a.). Die Raupe spinnt wie üblich ihr Säckchen an eine Nadel an, höhlt ein Stück der Nadel aus und schneidet ein passendes Stück der ausgehöhlten Nadel ab, das durch das Gespinst an dem Säckchen hängen bleibt. Dann schlitzt sie Säckchen und Nadelstück längs auf und verbindet die Längskanten des Säckchens durch Gespinst mit dem neuen Stück. Diese Arbeit führt sie nicht auf einmal aus, sondern frisst zwischendurch, so dass man häufig fressende Raupen mit halbfertigen, zusammengesetzten Säckchen finden kann. Wenn eine Erweiterung bzw. Erneuerung des Säckchens notwendig wird und nicht ausreichend grosse Nadelstücke zur Verfügung stehen, so wird das Fehlende durch Gespinst ersetzt. Das Hinterende der Säckchen fressender Raupen ist

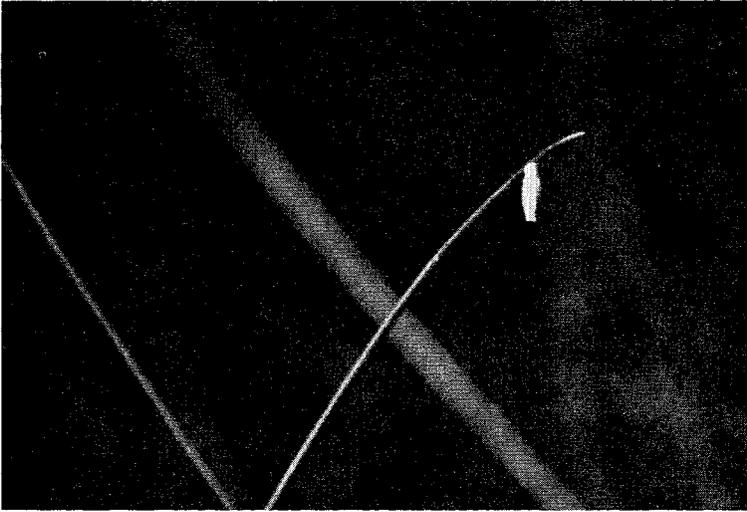


Abb. 17. Säckchen von *C. laricella*, unter Bäumen mit starkem Befall im Frühjahr zur Verpuppung an Grashalm festgesponnen (Rössjöholm 4.VI.64.).

stets offen, oder das Säckchen hat hinten seitlich ein Loch zum Auswerfen der Exkremente. Manchmal trifft man auch nackt umherkriechende Raupen, die das alte Säckchen abgeworfen und noch kein neues verfertigt haben.

Die Räupchen pflegen beim Umherkriechen einen feinen Faden zu spinnen. Irritation scheint das Spinnen zu stimulieren. Damit kann teilweise zusammenhängen, dass man bei starkem Befall oft viel Gespinst beobachtet. WEBB hat eine kahlgefressene, mit Gespinst reichlich überzogene kleine Lärche abgebildet. Sperrt man Räupchen ohne Nahrung in ein Glas, so werden dessen Wände grau und mehr oder weniger undurchsichtig von dem Gewebe. Auch wenn man eine Raupe aufnimmt, pflegt sie einen Spinnfaden abzusondern. Bei hoher Befallsdichte spinnen die Raupen sich häufig ab. Dabei können sie leicht verweht werden. Die von Loos (1892) beschriebenen, sehr langen Spinnfäden von der Krone bis zur Erde, die in unregelmässigen Abständen eine grössere Anzahl Raupen trugen, kamen offenbar ebenfalls bei hoher Populationsdichte vor. Viele der Tiere, die sich im Frühjahr in Beständen mit starkem Befall abspinnen, kann man in der Untervegetation finden. Sie spinnen sich dann auch zur Verpuppung an Grashalmen und anderen Stellen fest (s. Abb. 17).

Wie in einem folgenden Abschnitt besprochen wird, orientieren sich die Raupen positiv phototaktisch und negativ geotaktisch. Häufig

deutet sich eine Tendenz zu Wanderungen nach der Zweigspitze hin an (vergl. Tabellen 17—20).

Die Frühjahrsaktivität der Raupen erstreckt sich über eine Dauer von etwa 3 Wochen bis 1 Monat, kann aber je nach der Temperatur auch kürzer oder länger währen.

Verpuppung und Puppenruhe

Wenn die Raupen voll ausgewachsen sind, bereiten sie sich zur Verpuppung vor. Das zusammengesetzte Säckchen hat seine volle Länge erhalten, doch bekommt es als Puppensäckchen eine aufgeblasenere und spindelförmige Gestalt. Die Raupen spinnen das Vorderende ihrer Säckchen fest an einer Nadel an. Meist werden die Puppensäckchen in der Mitte der Nadelbüschel festgesponnen (Abb. 18), weniger häufig an den äusseren Nadeln. Werden die Tiere durch Überbevölke-

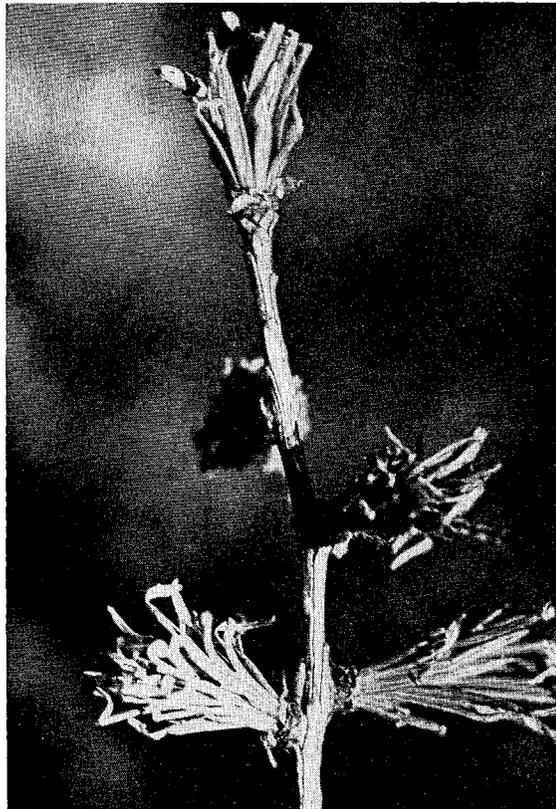


Abb. 18. Triebspitze mit Frühjahrsfrass und Puppensäckchen von *C. laricella*.

rung oder andere ungünstige Umstände dazu gezwungen, so verpuppen sie sich auch an anderen Stellen (Abb. 17).

Anscheinend spinnen die Raupen sich meist in der Nähe der Stelle fest, an der sie zuletzt gefressen haben. Sie können aber auch zur Verpuppung einen anderen Platz aufsuchen. Man findet nicht selten Puppen an Zweigabschnitten, an denen keine Nadeln ausgehöhlt sind.

In dem angehefteten Säckchen wendet die Raupe sich um, so dass ihr Kopf nach dem offenen, distalen Ende des Säckchens gerichtet ist. Das mit Gewebe verstärkte Säckchen ist so gebaut, dass die Ränder der Hinteröffnung sich von zwei Seiten abgeflacht gegeneinander neigen. Auf diese Weise kommt ein reusenähnlicher Verschluss zustande, der dem Tier ein leichtes Herausschlüpfen ermöglicht, das Eindringen von aussen aber ziemlich erschwert. Wenige lockere Gespinstfäden vervollständigen den Verschluss.

Nach WEBB dauert es 2—3 Tage von dem Zeitpunkt, zu dem die Raupe zu fressen aufhört, bis zur Verpuppung. Die Raupen verpuppen sich nicht stets sofort, nachdem das Säckchen festgesponnen ist, denn man findet oft anfangs einen hohen Prozentsatz Raupen in den festgesponnenen Puppensäckchen. Zur Verpuppung schiebt das Tier die Larvenhaut nach unten weg, auch die Kopfkapsel, so dass die Exuvie zwischen die Puppe und das festgesponnene proximale Ende des Säckchens zu liegen kommt.

Der Zeitpunkt für Festspinnen und Verpuppung hängt von den Temperaturverhältnissen des Frühjahrs ab. In Süddeutschland, Österreich und Böhmen fällt die Verpuppung hauptsächlich zwischen Ende April und Mitte bis Ende Mai (KAISER 1859, REISSIG 1869, LOOS 1891/92, JUNG 1942, SCHREMMER 1959), in England etwa Mitte Mai (THORPE 1933) und in Kanada Mitte Mai bis Anfang Juni (BAIRD 1923, DAVIAULT 1949, WEBB 1953). Ich habe in Schweden Puppen ab Mitte Mai gefunden, die Mehrzahl der Tiere pflegt sich Ende Mai zu verpuppen. Anfang Juni stellt man praktisch nur Puppen fest. Sehr oft beobachtet man, dass die Lärchenminiermotten im Puppenstadium sind, wenn die Langtriebe der Lärche auszutreiben beginnen. In einem Fall verpuppten sich die Raupen an Douglasien etwas später als die Tiere an benachbarten Lärchen. Aus dieser einzelnen Beobachtung können aber noch keine Schlüsse gezogen werden.

Auch die Dauer der Puppenruhe ist, wie alle Entwicklungsvorgänge, temperaturabhängig. JUNG (1942) stellte bei 18° C eine Puppenruhe von 8—10 Tagen fest, bei anhaltend kalter Witterung dauerte sie einige Wochen. Schon BLUM (1816) fand, dass die Puppenruhe „bei mäßig schöner Witterung“ 19—21 Tage dauerte. Kürzere Dauer geben

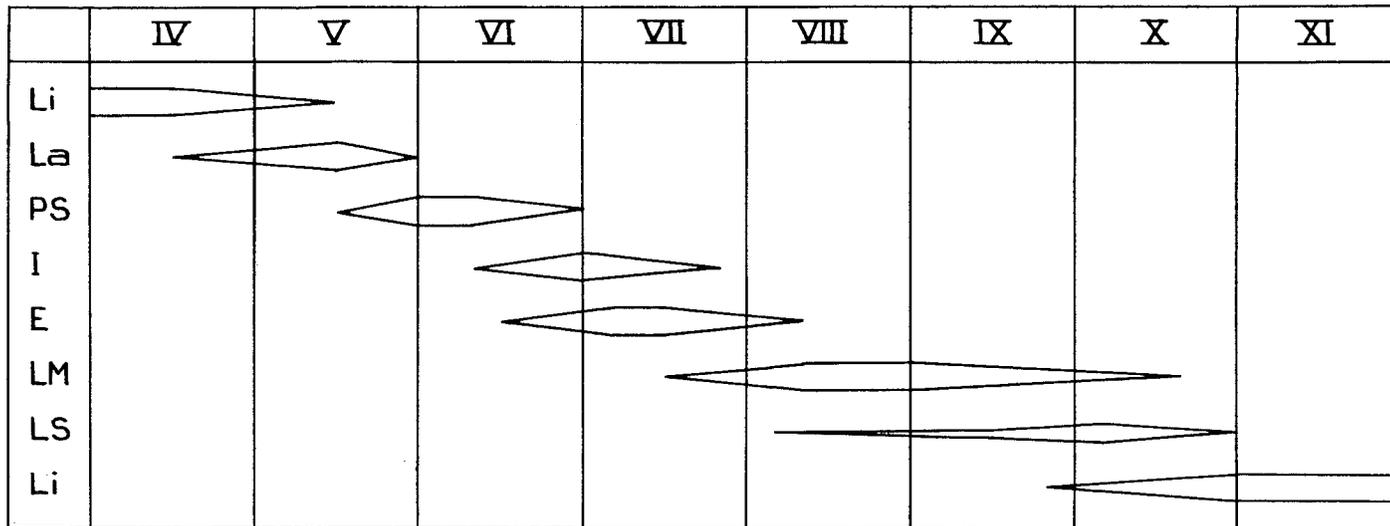


Abb. 19. Das durchschnittliche Auftreten der einzelnen Entwicklungsstadien von *C. laricella* während der warmen Jahreszeit in Schweden.
 IV—XI: Monate April bis November. Li: überwinternde, inaktive Raupe. La: aktive Raupe im Frühjahr. PS: Tier in Puppensäckchen festgesponnen. I: Imago. E: Ei. LM: Raupe ohne Säckchen in Mine. LS: aktive Raupe mit Säckchen im Herbst.

BAIRD (1923, 10 Tage) und DAVIAULT (1949, 14 Tage) an. In meinen Untersuchungen dauerte die Puppenruhe im Laboratorium rund 14 Tage, im Freien etwa 3 Wochen. Aus den Angaben von KAISER (1959) REISSIG (1869), LOOS (1891/92), THORPE (1933) und WEBB (1953) kann man ebenfalls auf eine Puppenruhe von rund 3 Wochen, gelegentlich auch etwas mehr, im Freien schliessen.

Eine Übersicht über das durchschnittliche Auftreten der verschiedenen Entwicklungsstadien von *C. laricella* in Schweden während der warmen Jahreszeit gibt die Abb. 19.

Wanderungen und Orientierung der Raupen

Die Raupen von *Coleophora laricella* wandern zu Überwinterungsstellen, zur Nahrung und gelegentlich auch zum Verpuppungsplatz. Auch ohne Futter sind die Tiere in der Lage, beträchtliche Strecken zurückzulegen. LOOS (1892) fand im Freien Raupen, die mindestens 5 m gewandert waren, und sah Raupen, die 4 cm in der Minute kriechend zurücklegten. WEBB (1953) beobachtete markierte Tiere im Freiland und stellte bei gesunden Tieren eine insgesamt vor der Verpuppung am Zweig zurückgelegte Strecke von etwa 28—32 cm bei einem Tagesdurchschnitt von etwa 4,8 cm fest. In meinen Orientierungsversuchen wanderte u. a. eine Raupe bei 15° Neigung 63 cm in 20 Minuten. Nahrungsmangel bzw. Hunger stimulieren das Umherkriechen (vergl. WEBB 1953). Die Versuche über die geotaktische Reaktion deuten an, dass die jeweils zurückgelegte Strecke von der Stärke der Reize abhängig ist, die auf die Raupe einwirken.

Als richtende Reize kommen anscheinend hauptsächlich Licht und Schwerkraft in Frage. Die Reaktion auf diese Reize kann dazu beitragen, das Tier zum Futter zu führen. So besteht auch für Raupen, die am Stamm oder gar unter dem Baum überwintern, eine — wenn auch oft geringe — Möglichkeit, wieder zu Lärchennadeln zu kommen (s. S. 101). Für Tiere auf der Futtersuche werden wahrscheinlich die Reize von Licht und Schwerkraft unwirksam, sobald die Nahrung gefunden ist. Der Hunger stimuliert wohl das Wandern, hat aber keine richtende Wirkung. Auch ungerichtetes Wandern führt am gesunden Lärchenzweig, dem natürlichen Milieu der Raupe, zum Nadelbüschel. Eine direkte Orientierung zu den Lärchennadeln hin dürfte kaum vorkommen. Über eine visuelle Orientierung ist nichts bekannt. Falls der Geruchssinn überhaupt eine Bedeutung für die Orientierung hat (s. S. 57), so ist anzunehmen, dass er bei grösserem Abstand nur allgemein leiten kann — an einer Lärche im Frühjahr bilden sich wohl kaum

deutliche Duftgradienten innerhalb der Abstände aus, in denen *Coleophora* wandert. Zu einem bestimmten Nadelbüschel wird der Geruch nur auf kürzeste Entfernung leiten.

Markierung von Säckchen in Freiland

Im November 1956 wurden an verschiedenen Stellen in Rössjöholm frisch angesponnene Wintersäckchen an den Jahrestrieben (T) mit roter Tusche markiert. Ein Teil der Zweige wurde zum Schutz mit feinem Nylongewebe überzogen. Im nächsten Frühjahr (Ende Mai) wurden die Versuche nachgesehen. Zu diesem Zeitpunkt waren die Säckchen angesponnen, und fast alle Tiere hatten sich verpuppt. Nur an einigen Zweigen hatte das Nylongewebe den Winter heil überdauert.

An Zweigen mit wie an Zweigen ohne Schutz von Nylongewebe wurden weniger markierte Säckchen wiedergefunden, als im Herbst angefärbt worden waren. Nur 52 % markierte Säckchen wurden wiedergefunden, und nur 20 % der im Herbst markierten Säckchen enthielten im Frühjahr lebende Tiere. Auch die Anzahl der nicht markierten Säckchen war geringer als im Herbst. Wanderungen waren in beiden Richtungen vorgekommen, sowohl nach der Triebspitze als auch nach dem Stamm hin. Eine Anzahl von Tieren war weiter als über den Triebabschnitt eines Jahres gewandert, die meisten hatten sich jedoch offenbar nicht über grössere Strecken bewegt. Weitere Schlüsse lässt das Material nicht zu.

WEBB (1953, S. 142) beschreibt eine Tendenz der Wanderung zur Zweigspitze hin, Loos (1892) berichtet über eine Wanderung der Raupen im Frühjahr nach dem Inneren der Krone zu. Indirekten Aufschluss über Wanderungen können die Beobachtungen über die Verteilung des Befalls zu verschiedenen Jahreszeiten sowie die Laboratoriumsversuche über die Orientierung der Raupen geben.

Orientierungsversuche im Laboratorium

Zu diesen Versuchen wurden Raupen in Säckchen verwendet, die sich entweder kurz vor der Diapause befanden (Herbst) oder gerade aus der Diapause erwacht waren (Frühjahr). Die Orientierung sowohl vor als auch nach der Überwinterung wurde untersucht, weil man nicht a priori annehmen durfte, dass sich die Raupen in beiden Fällen gleich verhalten. Die Temperatur variierte während der Versuche nur innerhalb enger Grenzen und betrug durchschnittlich 23° C.

Licht

Anfang November wurden frisch vom Zweig gezupfte Raupensäckchen in einen Kreis (5 cm Ø) in der Mitte eines mit schwarzem Papier

Tab. 10. Lichtreaktion von Raupen vor der Diapause.

Versuchsdauer min.	Anzahl gewanderter Raupen			Abstand von Mitte, Durchschnitt cm		
	positiv	neutral	negativ	positiv	neutral	negativ
30	6	1	—	11	8	—
60	11	1	—	13	10	—
90	11	2	1	18	9	11
120	12	—	2	16	—	7
150	14	1	1	15	6	9

ausgeschlagenen Kastens gelegt. Eine Seitenwand des Kastens war offen, und 20 cm vor der Öffnung war eine hell ausgestrahlte vertikale Fläche, so dass Licht in den Kasten reflektiert wurde. Die Diagonalen teilten den Boden des Kastens in vier Felder ein: eins zum Licht — positiv, eins vom Licht abgewandt — negativ, und zwei neutral. Alle 30 Minuten wurde die Entfernung wandernder Raupen vom Kreis und das Feld, in dem sie sich befanden, vermerkt. Diese wandernden Raupen waren also solche Tiere die sich zwar zur Überwinterung festgesponnen hatten, jedoch noch nicht in Diapause eingetreten waren.

Aus der Tabelle 10 geht deutlich hervor, dass die Raupen vor der Diapause positiv phototaktisch reagierten. Ausserhalb des Kastens im direkten Licht bewegten die Tiere sich nicht mehr gerichtet. Das erklärt die spätere Abnahme der mittleren Wegstrecke.

Auch Raupen, die aus der Diapause erwacht waren, reagierten positiv phototaktisch. In einer Serie von Wahlversuchen wurde studiert, wie sich die erwachten Raupen gegenüber Lichtquellen verschiedener Intensität verhalten.

Boden und Seitenwand einer Glasschale von 14 cm Innendurchmesser wurden mit schwarzem Papier so zugeklebt, dass nur 6 Fenster von $2,5 \times 2,5$ cm in gleichem Abstand voneinander an der Seitenwand offen blieben. Eins der Fenster wurde völlig abgedunkelt, eins daneben wurde frei gelassen, die übrigen Fenster wurden mit Transparentpapier in verschiedenen Schichten (primitive Graufilter) abgeschirmt. Die Lichtdurchlässigkeit wurde in % des offenen Glasfensters ausgedrückt und betrug 100, 91, 86, 73, 64 und 0 %.

In die Mitte eines Bodenstückes aus schwarzem Papier wurden die Versuchstiere in einen Kreis von 3,5 cm Durchmesser gelegt. Die Schale wurde umgekehrt (mit dem zugeklebten Boden nach oben) über das Bodenstück gestülpt und mit einem Wasserbehälter, der gleichzeitig als Wärmefilter diente, fest angedrückt. Die ganze Anordnung wurde senkrecht von oben beleuchtet. Die seitlich an der Schale, die Bodenstück mit Raupen überdeckte, angebrachten Fenster

Tab. 11. Orientierung von Raupen nach der Diapause in Wahlversuchen mit verschiedenen Lichtintensitäten.

Prozentuelle Verteilung der gewanderten Tiere. × = verdunkelt.

Versuchsgruppe	1	2	3
Am Fenster mit 100 % Durchlässigkeit	48	×	×
» » » 91 % »	37	×	×
» » » 86 % »	—	47	×
» » » 73 % »	2	27	100
» » » 64 % »	—	9	—
» » » 0 % »	—	—	—
An dunkler Wand	—	2	—
Von Mitte entfernt, nicht an Rand	13	15	—
Summe gewandelter Raupen	46	45	13

wurden also nicht direkt angestrahlt, sondern nur indirekt beleuchtet. Um seitliche Belichtung durch andere Lichtquellen zu vermeiden, war die Schale im Abstand von 10—20 cm von einem schwarzen Kasten ohne Deckel umgeben.

Als Versuchstiere wurden Raupen verwandt, die im dunklen Thermostaten aus der Diapause geweckt worden waren. Im allgemeinen wurde nach einer Stunde Versuchsdauer nachgesehen, wo die Tiere sich befanden. Vor Beginn eines neuen Versuches wurde das Bodenteil gedreht, um zu vermeiden, dass sich die Tiere nach etwas anderem als dem Licht (etwa „Duftspuren“) orientierten. Die Fenster waren nicht immer nach derselben Himmelsrichtung gewandt, so dass Kompassorientierung oder ähnliche Phänomene (s. BECKER 1964) die Versuchsergebnisse kaum beeinflussen konnten. In den Versuchsserien 2 und 3 wurden Fenster abgedunkelt. Alle Versuche wurden wiederholt, und die Ergebnisse der Wiederholungen stimmten mit den ursprünglichen Versuchen überein. Die Tabelle 11 gibt die Mittelwerte der jeweiligen Versuchsgruppen wieder.

Das Ergebnis der Versuche ist eindeutig. Die aus der Diapause erwachten Raupen wanderten nach dem Licht hin und konnten zwischen Lichtquellen unterschiedlicher Intensität unterscheiden. In den Untersuchungen übte die jeweils stärkste Lichtquelle die stärkste Anziehung aus. Auch relativ geringe Unterschiede der Lichtintensität (10 %) wurden wahrgenommen.

Schwerkraft

Festgespinnene Räumchen wurden im November vom Zweig abgezapft, und die Tiere, die gleich wanderten, also noch nicht in Diapause waren, wurden an runde Stäbchen gesetzt. Ein Stäbchen wurde senk-

recht, eins schräg im Winkel von 45° eingespannt. Nicht alle Räumchen wanderten an den Stäbchen. An beiden Stäbchen bewegten sich die meisten aktiven Tiere nach oben. Sie legten auch im Durchschnitt längere Strecken zurück als die nach unten wandernden. Alle Tiere wurden noch am ersten Versuchstag inaktiv. Die Herbstraupen zeigten also kurz vor der Diapause eine vorwiegend negativ geotaktische Reaktion.

Mehrere Versuche wurden mit Raupen ausgeführt, die aus der Diapause erwacht waren. Im Februar geweckte Tiere wanderten an runden Holzstäbchen, die in verschiedenen Winkeln zur Horizontale (11° , 45° , 90°) eingespannt waren, hauptsächlich aufwärts. Mit Räumchen, die im April geweckt wurden, liessen sich diese Ergebnisse bestätigen. Ausserdem wurde untersucht, wie stark verschiedene Neigungswinkel die Raupen beeinflussen.

Eine Versuchsserie mit Winkeln zur Horizontale von 11° , $22,5^\circ$, 34° und 45° wurde in einem dunklen Schrank ausgeführt, damit keine Unterschiede in Belichtung, Temperatur und Luftbewegung auftreten sollten. Nicht alle Tiere wanderten aufwärts, und ein gewisses Hin- und Herwandern konnte vorkommen. Für jedes Tier, das sich vom Ausgangspunkt entfernt hatte, wurden Entfernung und Richtung (auf oder ab) vom Ausgangspunkt gemessen. Ein Vergleich der Mittelwerte für die unter verschiedenen Neigungen zurückgelegten Strecken lässt unterschiedliche Stärke in der Reaktion der Tiere erkennen. Dagegen gibt die Anzahl der gewanderten Tiere oder das Verhältnis zwischen auf- und abwärts gewanderten Raupen keinen Hinweis. Bei lange dauernden Versuchen verwischten sich die Unterschiede zwischen verschiedenen Winkeln etwas, da die Tiere auch bei schwächerer Reaktion Zeit hatten, grössere Strecken zurückzulegen (vergl. Tabelle 13).

In der Tabelle 12 sind die Mittelwerte für die zurückgelegten Strecken (alle positiv, d. h. aufwärts gewandert) und die P-Werte des Mittelwertvergleichs wiedergegeben.

Tab. 12. Orientierung der Raupen nach der Schwerkraft. Mittelwerte und Mittelwertvergleich für zurückgelegte Strecken bei verschiedenen Winkeln.

Neigungswinkel zur Horizontale:	11°	$22,5^\circ$	34°	45°
Durchschnittlich gewandert cm:	3,31	4,68	6,72	6,92
P für Mittelwertvergleich mit 11°	—	0,3	0,005	0,01
$22,5^\circ$	—	—	0,1	0,2
34°	—	—	—	0,9

Tab. 13. Orientierung zur Schwerkraft. Auf- und abwärts gewanderte Raupen und Mittelwerte für die zurückgelegten Strecken.

Inspektion nach Versuchsbeginn	Anzahl gewanderte Raupen auf-/abwärts		Durchschnittl. cm gewandert		Mittelwerts- vergleich P
	15°	30°	15°	30°	
20 Minuten	5/4	10/2	7,00	12,67	0,5
1 Stunde	9/1	13/0	16,80	30,92	0,2
20 Stunden	11/1	10/3	30,50	48,62	0,3

Je grösser der Winkel der Unterlage zur Horizontale war, desto stärker war anscheinend der Reiz auf die Raupen, aufwärts zu wandern. Der Mittelwertsvergleich für die gewanderten Strecken lässt vermuten, dass die Raupen die Winkel 11° und 34° bzw. 11° und 45° wahrnehmen und unterscheiden konnten.

In einem anderen Versuch sollte nachgeprüft werden, ob sich ein quantitativer Unterschied in der Reaktion auf die Winkel 15° und 30° feststellen lässt. Um den Tieren die Möglichkeit zu geben, grössere Strecken zurückzulegen, wurden längere Stäbe verwendet. Der Versuch war seitlich einfallendem Licht ausgesetzt. Die Ergebnisse sind in Tab. 13 dargestellt. Ein Wiederholungsversuch hatte ähnliche Ergebnisse.

Wie die Tabelle zeigt, wendeten unter beiden Neigungen anfänglich abwärts gewanderte Raupen bald um und wanderten aufwärts. Die Unterschiede in der durchschnittlich zurückgelegten Strecke sind auffallend. Die statistische Bearbeitung ergab jedoch keine signifikanten Unterschiede der gewanderten Strecken bei 15° und 30°.

Die Ergebnisse lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Die Neigung der Unterlage kann die Wanderungsrichtung von *Coleophora*-Raupen vor und nach der Diapause beeinflussen. Die Tiere orientieren sich vorzugsweise negativ geotaktisch. Anscheinend ist die Reaktion umso stärker, je grösser der Winkel gegen die Horizontale ist. Bereits Winkel von 11 und 15° rufen eine deutliche Reaktion hervor, und offenbar nehmen die Tiere Unterschiede von mehr als 20° in der Neigung wahr.

Geruch

Auch der Geruchssinn spielt vielleicht eine Rolle bei der Orientierung der Raupen. Besonders im Frühjahr, wenn die Raupen zur Nahrung wandern, könnte der Geruch vielleicht das Auffinden geöffneter Knospen erleichtern.

Ein Gazekäfig wurde auf der einen Seite von Luft durchströmt, die den Geruch ausgeschlagener Lärchenzweige mit sich führte. Die andere Seite des Käfigs durchströmte nadelduftlose Luft, und zwischen den beiden Zonen war eine von aussen durch Plastikfolie abgedeckte neutrale Zone, in die die Versuchstiere gesetzt wurden. Die Räumchen waren frisch aus der Diapause erwacht und hatten noch nicht gefressen.

Diese Wahlversuche blieben ohne Ergebnis. Die Räumchen wanderten zwar, bevorzugten aber keine der beiden Wahlzonen. Wenn damit auch nicht der Nachweis für das Fehlen einer Geruchsorientierung erbracht ist, so hat der Geruchssinn doch wahrscheinlich für das Aufsuchen des Futters im Frühjahr keine grosse Bedeutung.

Ein einfacher Versuch weist ebenfalls darauf hin, dass die Raupen nicht gerichtet zu den Lärchennadeln wandern: Setzt man im Frühjahr befallene Lärchenzweige zusammen mit Birkenzweigen in Wasser, so schlagen die Lärchen vor den Birken aus. Berühren Lärchen- und Birkenzweige einander genügend, so findet man bald an den kahlen Birkenzweigen zahlreiche Raupen von *C. laricella*.

Kopfkapselbreiten und Larvenstadien

Will man die Larvenentwicklung genau kennenlernen, so ist es wünschenswert, dass man die einzelnen Larvenstadien bestimmen kann. Die Beobachtung der Tiere im Freiland und in Zuchten, aufgefundene Exuvien und leere Kopfkapseln geben Hinweise auf den Verlauf der Entwicklung. Gerade bei einem Insekt wie *C. laricella*, deren Raupen so unterschiedliche Entwicklungsphasen durchlaufen, ist es wichtig zu erfahren, in welchen Larvenstadien die einzelnen Entwicklungsphasen eintreffen. Die Art hat ja nicht wie viele andere Lepidopteren eine mehr oder weniger gleichmässige Entwicklung. Zuerst leben die Raupen in den Nadeln, dann verfertigen sie Säckchen, später spinnen sie sich zur Überwinterung fest und überwintern in Diapause, danach wandern sie an junge Nadeln, fressen, bauen neue Säckchen und heften schliesslich die Säckchen zur Verpuppung an.

Leicht erkennbare morphologische Merkmale, nach denen die einzelnen Larvenstadien sicher unterschieden werden könnten, sind bei den Raupen von *C. laricella* nicht bekannt. Die einfachste Methode der Unterscheidung ist der Grössenvergleich. Dafür eignen sich die Kopfkapselbreiten am besten. Da die Kopfkapseln in den Larvenhäutungen nicht gesprengt werden, hat die Bestimmung der Stadien mit Hilfe der Kopfkapselbreiten ausserdem den Vorteil, dass sich auch leere Kopfkapseln verwenden lassen.

JUNG (1942) und WEBB (1953) haben bereits die Larvenstadien an

Tab. 14. Kopfkapselbreiten der Raupen von *C. laricella* in 4 Larvenstadien.

Stadium	mm			Durchschnitt	
	Min.	Max.	Durchschnitt	JUNG 1942	WEBB 1953
I	0,09	0,13	0,11	0,1	0,11
II	0,13	0,17	0,15	0,15	0,15
III	0,18	0,27	0,22—0,23	0,22	0,22—0,26
IV	0,27	0,37	0,32	0,33	0,32—0,34

Hand von Messungen der Kopfkapselbreiten bestimmt. WEBB untersuchte 20 Raupen von jedem Stadium und fand, dass die Kopfkapselbreiten der einzelnen Stadien einander nicht überschneiden. Er erhielt mit den Messungen von JUNG recht gut übereinstimmende Werte. Beide konnten vier Larvenstadien unterscheiden. Meine Untersuchungen ergaben ebenfalls, dass die Raupen durchschnittlich 4 Stadien durchlaufen (vergl. EIDMANN 1958). In der Tabelle 14 sind die ungefähren Mindest- und Höchstwerte sowie die Mittelwerte für die einzelnen Stadien angegeben, zum Vergleich sind auch die Durchschnittswerte von JUNG und WEBB aufgeführt. Meine Werte stammen von Messungen an Tieren aus dem Freiland, nicht von Zuchten. Es ist dabei zu beachten, dass es sich nur um ungefähre Werte handelt und dass dafür eine Entwicklung über 4 Larvenstadien vorausgesetzt wird. Es stellten sich nämlich im Verlauf der Untersuchungen schon bald gewisse Anomalien heraus, die auf das Vorkommen von mehr als 4 Stadien schliessen lassen. Darauf soll noch eingegangen werden.

Ich habe die Kopfkapselbreiten von mehr als 3 000 Raupen gemessen. Fast alle Kopfkapseln wurden auf der Mattscheibe eines Reichert Citophot bei 100-facher Vergrößerung auf ganze Millimeter abgerundet gemessen, der Messfehler betrug also $\pm 0,005$ mm. Nur relativ wenige Tiere wurden mit dem Okularmikrometer gemessen. Zum Einschluss der Kopfkapselpräparate bewährte sich besonders Euparal. Die Kopfkapseln wurden flach in das Einschlussmittel auf den Objektträger gelegt, und das Euparal wurde danach ohne Deckglas leicht trocknen gelassen. Erst dann wurde eine neue, dünne Schicht Euparal zugegeben und das Deckglas aufgelegt. Diese Methode hat den Vorteil, dass sich — im Gegensatz zu Kanadabalsam — die beiden Euparalschichten nur langsam miteinander verbinden und deshalb die Objekte ihre Lage beim Auflegen des Deckglases nicht oder nur wenig verändern.

Besonders wurden die säckchentragenden Raupen im Herbst sowie die Tiere in und nach der Diapause studiert. Ausser den wichtigen

Tab. 15. Kopfkapselbreiten von überwinternden männlichen und weiblichen Raupen.

Eingesammelt Djurgården 10. II. 58. *L. decidua*.

	mm				Anzahl
	Min.	Max.	Mittel	mittl. Fehler ±	
	♂♂	0,20	0,25	0,2259	
♀♀	0,20	0,26	0,2227	0,00186	44

Änderungen der Lebensweise zeigten sich nämlich bei diesen Tieren die bereits erwähnten Abweichungen von dem früher als regelmässig angenommenen Entwicklungsverlauf.

Die beiden ersten Larvenstadien, die noch ohne Säckchen in den Nadeln leben, unterscheiden sich ziemlich deutlich in der Grösse voneinander. Nur die Extremwerte der Kopfkapselbreiten berühren sich. Zur Überwinterung am Zweig festgesponnene Tiere, von denen hier vorausgesetzt wird, dass sie sich überwiegend im III. Stadium befinden, haben grössere Variationen der Kopfkapselbreiten, berühren aber ebenfalls das vorhergehende Stadium nur in den seltenen Extremfällen.

In einer Probe mit überwinternden Raupen wurden ♂♂ und ♀♀ getrennt untersucht. Es stellte sich im Gegensatz zu WEBBS Untersuchungen kein signifikanter Unterschied der Kopfkapselbreiten zwischen den Geschlechtern heraus. (Tabelle 15, $P \approx 0,2$). Proben von verschiedenen Orten, Jahren und Nahrungspflanzen wurden untersucht, um zu prüfen, inwieweit diese Faktoren auf die Kopfkapselbreiten einwirken. Ein Teil der Ergebnisse ist in Tabelle 16 zusammengestellt. Daraus geht hervor, dass die Variationen der Kopfkapsel-

Tab. 16. Kopfkapselbreiten überwinterner Raupen in Proben von verschiedenen Orten, Jahren und Nahrungspflanzen.

Ort	Datum	Wirtspflanze	mm				Anzahl
			von	bis	Mittel	± mittl. Fehler	
Djurgården	3. II.57.	<i>decidua</i>	0,20	0,25	0,2210	0,00091	109
Djurgården	10. II.58.	<i>decidua</i>	0,19	0,26	0,2225	0,00098	150
Ståket	14. XII.59.	<i>decidua</i>	0,20	0,27	0,2210	0,00156	79
Ståket	21. XI.64.	<i>decidua</i>	0,20	0,26	0,2300	0,00170	79
Offenbach	11. II.57.	<i>decidua</i>	0,20	0,26	0,2247	0,00103	112
Rössjöholm	19. III.58.	<i>leptolepis</i>	0,19	0,27	0,2275	0,00139	106
Ollsen	28. I.57.	<i>leptolepis</i>	0,20	0,26	0,2243	0,00103	134
Rössjöholm	21. XI.56.	<i>sibirica</i>	0,19	0,26	0,2258	0,00168	81
Rössjöholm	21. XI.56.	Kuriler-L.	0,21	0,26	0,2298	0,00116	102
Rössjöholm	4. II.57.	Korea-L.	0,20	0,26	0,2256	0,00109	119
Rössjöholm	4. XII.61.	<i>Pseudotsuga</i>	0,20	0,27	0,2285	0,00273	33

breiten praktisch innerhalb derselben Grenzen lagen. Das gilt selbst für Raupen von Douglasie. Auch die Mittelwerte weisen keine grossen Variationen auf. Vergleicht man einzelne Mittelwerte miteinander, so kann man signifikante Unterschiede finden. Z. B. waren die Raupen von Kuriler-Lärche im Durchschnitt grösser als die Tiere von allen anderen untersuchten Nahrungspflanzen in derselben Generation. Auch Proben von verschiedenen Orten oder verschiedenen Jahren können sich signifikant voneinander unterscheiden. Trotz der statistischen Sicherung bedeuten diese kleinen Unterschiede aber relativ wenig. Sie deuten keine wesentlichen Unterschiede im Verlauf der Entwicklung an. Das erscheint besonders im Hinblick auf die Ergebnisse der noch zu besprechenden Versuche bemerkenswert. Will man dagegen Unterschiede in der Vitalität oder ähnlichen Eigenschaften der Raupen studieren, so ist die Messung der Kopfkapselbreiten keine geeignete Methode. Dafür dürften sich Bestimmungen von Mortalität, Gewicht, Stoffwechsel und anderen Charakteristika besser eignen.

Die Kopfkapseln von aktiven Raupen, die man im Frühjahr sammelt, sind fast durchweg breiter als die Kopfkapseln überwinternder Tiere. Nur die kleinsten Raupen liegen im Bereich der oberen Extremwerte für überwinternde Raupen. Die Mehrzahl der Tiere gehört dem IV. Larvenstadium an.

Es handelt sich also anscheinend um eine Entwicklung, die im Normalfall 4 ziemlich deutlich voneinander unterschiedene Larvenstadien umfasst. Die Durchschnittswerte der Kopfkapselbreiten für die einzelnen Stadien folgen im Sinne einer geometrischen Progression aufeinander. Das Wachstum verläuft also regelmässig und folgt DYARS Regel. Das haben auch JUNG und WEBB festgestellt. Der Progressionsfaktor r , berechnet aus dem Anfangsglied (LI) und entweder dem vorletzten (LIII) oder dem letzten Glied (LIV) der Reihe in Tabelle 14, beträgt 1,43 (zur Berechnung vergl. EIDMANN 1962). JUNG gibt als Wachstumsfaktor den reziproken Wert $2/3$ an, WEBB 1,42—1,45. Nur für das II. Larvenstadium berechnete ich theoretisch nach DYARS Regel einen etwas höheren Wert als die wirklich gefundene mittlere Kopfkapselbreite. Es darf hier bemerkt werden, dass die von WEBB neben anderen Methoden verwendete und als ungeeignet verworfene Berechnungsweise des Wachstums nach „DYARS ratio“ (Grössenverhältnis II. zu I. Larvenstadium) nicht auf DYAR (1890) zurückgeht (Näheres s. EIDMANN 1962, S. 154).

Diese Regelmässigkeit des Wachstums und der Entwicklung gilt für einen Durchschnitt der Tiere. Die Entwicklung einzelner Individuen kann anders verlaufen. Ich habe schon früher angedeutet (EID-

MANN 1958) und im Zusammenhang mit Regelmässigkeiten im Wachstum besonders darauf hingewiesen (EIDMANN 1962), dass gelegentlich oder unter besonderen Verhältnissen Kopfkapseln gebildet werden, die von dem üblichen Durchschnitt abweichen.

In einer Probe vom 12. XI. 57, als sich 88 % der Raupen zur Überwinterung festgesponnen hatten, fand ich in 6 von 51 Säckchen mit inaktiven Raupen leere Kopfkapseln zwischen 0,21 und 0,24 mm. Der Durchschnitt 0,223 mm entsprach dem Durchschnitt für die ganze Probe (0,2245 mm). Die Tiere in diesen Säckchen mit leeren Kopfkapseln, von denen 4 Raupen noch nicht völlig ausgefärbte Kopfkapseln zeigten, hatten Kopfkapselbreiten zwischen 0,22 und 0,26 mm, im Durchschnitt 0,248 mm. Sie waren also im Durchschnitt grösser als normal und hatten sich offenbar noch einmal gehäutet, befanden sich also im IV. anstatt im III. Larvenstadium. Dergleichen habe ich wiederholt beobachtet.

Eine andere Abweichung von der üblichen Entwicklung stellte sich in Zuchten heraus, in denen Raupen im Dezember und Januar aus der Diapause geweckt wurden. Die Kopfkapselbreiten von Tieren, die nach der Diapause gewandert waren, hatten eine grössere Streuung nach unten und zeigten in vielen Fällen eine annähernd zweigipflige Verteilung mit einem Maximum bei den üblichen 0,31—0,32 mm und einem zweiten Maximum bei etwa 0,26 mm. Diese Abweichungen von der durchschnittlichen Entwicklung wurden näher untersucht.

Im Herbst 1964 wurden zu verschiedenen Zeitpunkten Zweigproben eingesammelt. An diesen Proben wurde der Verlauf der Entwicklung, besonders der Säckchenbildung, studiert. Die Versuche sind an anderer Stelle näher beschrieben (S. 39). Die Raupen, die in verschiedenen Zeitabschnitten ihre Säckchen verfertigten, wurden am Ende dieser Zeitabschnitte fixiert. Die Kopfkapseln einer Anzahl dieser Tiere wurden später gemessen. Die wichtigsten Ergebnisse sind auf Abb. 20 dargestellt.

Aus den Diagrammen geht deutlich hervor, dass die Kopfkapselbreiten der Raupen zu Beginn der Zeit, in der die Populationen Säckchen verfertigen, zweigipflig verteilt sind. Die Ergebnisse der verschiedenen Serien stimmen überein. Die beiden Maxima liegen unter- bzw. oberhalb des Durchschnitts, den man für überwinternde Populationen findet. Eindeutige Anzeichen von bevorstehender Häutung bei Raupen in den niederen Kopfkapselklassen bis Ende September lassen darauf schliessen, dass das zweite Maximum ein weiteres Larvenstadium repräsentiert. Diese Annahme wird durch die erwähnten Beobachtungen an anderem Material gestützt. Keines der Tiere in

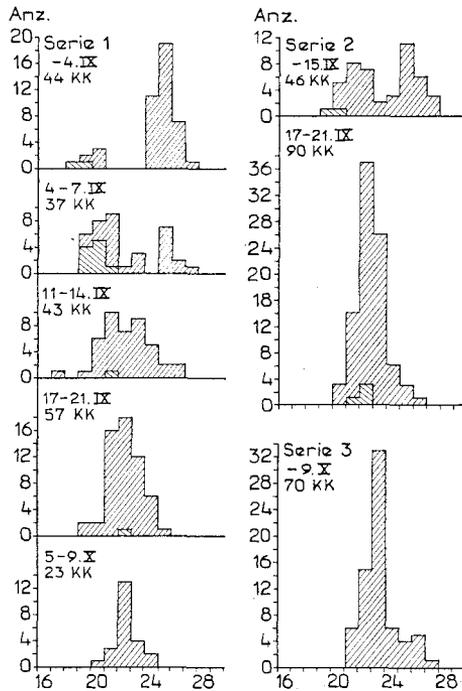


Abb. 20. Verteilung der Kopfkapselbreiten von Raupen in Säckchen zu verschiedenen Zeitpunkten in Versuchen mit Material von Stäket Herbst 1964.

Abszisse: Kopfkapselbreite in 1/100 mm. Ordinate: Anzahl Kopfkapseln. Von links oben nach rechts unten schraffiert: Raupen deutlich vor Häutung. Die Datangaben bezeichnen den Zeitraum, innerhalb dessen die Säckchen gebildet wurden. Das erste Diagramm in jeder Serie gilt für Tiere, die am Tag des Einsammelns in Säckchen vorgefunden wurden.

diesen Versuchen lässt sich der Kopfkapselbreite nach sicher dem II. Larvenstadium zuordnen, ausserdem bilden Tiere im II. Stadium in Schweden nur in sehr seltenen Ausnahmen Säckchen. Demnach müssen die Raupen sich vom III. zu einem „überzähligen“ IV. Stadium gehäutet haben. Die Kopfkapselbreiten dieses IV. Stadium lagen in den Versuchen zwischen etwa 0,23 und 0,27 mm, im Durchschnitt bei rund 0,251 mm.

Allmählich, gegen die Zeit der hauptsächlichen Säckchenbildung (vergl. Abb. 16), wird die Verteilung eingipflig mit einem Maximum um 0,22—0,23 mm, also entsprechend dem üblichen Durchschnitt für überwinterte Raupen. Gleichzeitig werden die hohen Kopfkapselbreiten seltener. Auch das später im Freiland eingesammelte Material (vergl. auch Tab. 16, Stäket 21. XI. 64) weist eingipflige Verteilung mit Durchschnitten um 0,23 mm auf.

Die Ergebnisse lassen sich folgendermassen deuten: Unter den ersten Raupen, die im Herbst Säckchen verfertigen, sind zahlreiche

relativ kleine Tiere im III. Stadium. Viele von ihnen häuten sich ziemlich bald zu einem „überzähligen“ VI. Stadium. In zunehmendem Grade bilden dann grössere Tiere im III. Stadium ihre ersten Säckchen. Diese häuten sich nicht mehr. Wenn die ganze Population zur Überwinterung festgesponnen ist, überwiegen die Tiere im III. Stadium derart, dass der geringe Teil der Raupen im „überzähligen“ IV. Stadium im Verteilungsdiagramm nicht mehr deutlich zu erkennen ist. Sie fallen vielmehr scheinbar unter die normalen Variationen des III. Stadiums. Deshalb war man bisher der Ansicht, dass regelmässig nur 4 Stadien vorkommen.

Ich habe versucht, ein anderes, einfaches Kriterium für das IV. „überzählige“ Stadium als den Grössenvergleich zu finden. Unter den morphologischen Merkmalen fällt vor allem die Variabilität in der Anzahl der Häkchen an den Bauchfüssen auf. Untersucht wurden in erster Linie die Häkchen an den Nachschiebern (vergl. Abb. 6), deren Anzahl pro Bauchfuss im Herbst zwischen 4 und 11 variiert. Sehr häufig unterscheidet sich auch die Anzahl zwischen dem linken und dem rechten Bauchfuss desselben Tieres, der grösste Unterschied war 3 Häkchen. Eine Anzahl von Raupen aus den Versuchsgruppen der in Abb. 20 dargestellten Versuche, die zweigipflige Verteilung der Kopfkapselbreiten zeigten, wurden näher untersucht. Dabei wurden die Tiere in zwei Gruppen geteilt, nämlich eine Gruppe mit kleinen Raupen (KK 0,17—0,23 mm) und eine Gruppe mit grossen Raupen (KK 0,24—0,27 mm). Die kleinen Raupen hatten 4—10 Haken pro Bauchfuss, durchschnittlich 6,93. Die grösseren Tiere hatten 5—11 Haken pro Bauchfuss, im Mittel 8,76. Die Mittel unterscheiden sich zwar deutlich, die individuellen Werte der beiden Gruppen überschneiden sich aber derart stark, dass die Anzahl der Häkchen am letzten Bauchfusspaar nicht zur Bestimmung des Stadiums, in dem sich ein bestimmtes Tier befindet, verwendet werden kann.

Wie schon erwähnt, kann auch bei Raupen, die aus der Diapause geweckt werden, eine zweigipflige Verteilung der Kopfkapselbreiten vorkommen. Ein Beispiel dafür gibt das Diagramm 15. XII. 59-a in Abb. 21. Messungen an erwachten Raupen aus verschiedenen Zuchtversuchen sollten Aufschluss über die Ursachen geben. Der Einfluss des Zuchttermins bzw. der Dauer der Diapause auf die Kopfkapselbreite der erwachten Raupen wurden unter gleichartigen Bedingungen an Material derselben Population untersucht, das zu verschiedenen Zeitpunkten zwischen Dezember und Mai zur Weiterzucht in Wärme (Warburg-Versuch 20° C kombiniert mit Thermostat 20° C) gebracht wurde. Die Ergebnisse sind in Abb. 21 dargestellt.

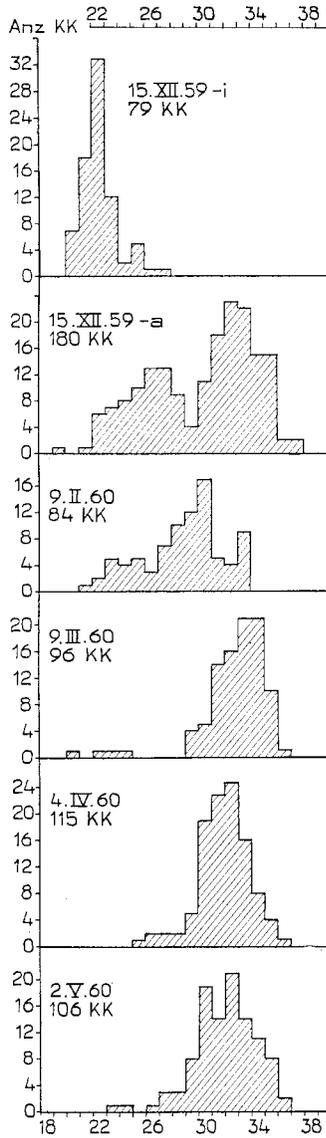


Abb. 21. Verteilung der Kopfkapselbreiten von Raupen in (15.XII.59-i) und nach der Diapause (übrige Diagramme) aus Versuchen zu verschiedenen Zeitpunkten. Material Stäket 1959/60.

Das oberste Diagramm 15. XII. 59-i gibt die Verteilung der Kopfkapselbreiten von Raupen im Dezember wieder, die noch nicht gewandert waren. Es ist die übliche Verteilung für überwinterte Tiere mit einem Maximum bei 0,22 mm. Das nächste Diagramm 15. XII. 59-a zeigt die Kopfkapselbreiten von Raupen aus demselben Versuch, die

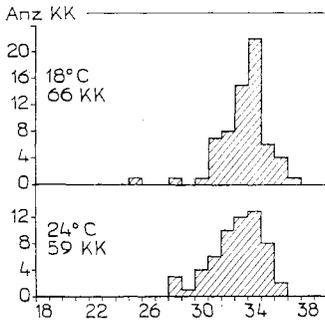


Abb. 22. Verteilung der Kopfkapselbreiten von Raupen, die im Thermostaten bei 18° C und 24° C aus der Diapause geweckt wurden. Material Stäket 19.I.59. Zuchtbeginn 20.I.59.

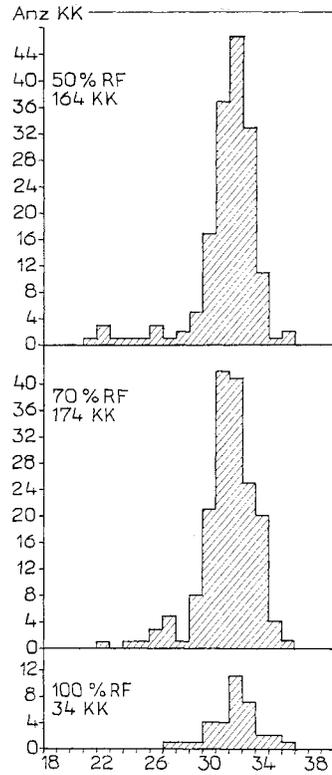


Abb. 23. Verteilung der Kopfkapselbreiten von Raupen, die bei 28° C und unterschiedlicher relativer Feuchtigkeit aus der Diapause geweckt wurden. Material Rössjöholm 6.XII.58. Zuchtbeginn 13.I.59.

aus der Diapause erwacht waren. Hier tritt ein Maximum bei etwa 0,26 mm auf, das sich deutlich sowohl von dem zweiten Maximum bei 0,32 mm als auch von dem Maximum der nicht gewanderten Raupen in 15. XII. 59-i unterscheidet. Das zweite Maximum entspricht der durchschnittlichen Kopfkapselbreite aktiver, fressender Raupen im Frühjahr. Das erste Maximum dagegen ähnelt auffallend dem Wert, der das „überzählige“ IV. Larvenstadium im Herbst charakterisiert. In dem späteren Versuch 9. II. 60 deutet sich eine Verschiebung zu eingipfliger Verteilung mit dem Schwerpunkt bei 0,30 mm an. In den darauffolgenden Versuchen 9. III.—2. V. 60 wird diese Verteilung erreicht, die Maxima liegen bei 0,32—0,33 mm, entsprechen also den Durchschnitts, die man im Freiland im Frühjahr findet.

Nach dem Ergebnis dieser Serie zu schliessen, scheint die Bildung kleinerer Kopfkapseln bei Raupen, die aus der Diapause geweckt werden, mit dem Zeitpunkt des Weckens zusammenzuhängen. Die Messungen an Tieren aus anderen Zuchtversuchen lassen ebenfalls darauf schliessen. Es muss allerdings erwähnt werden, dass in einem Fall auch eine Zucht im März (im Thermostaten bei 30° C) zwei deutliche Maxima der Kopfkapselbreiten ergab. Andererseits kam in Zuchten im Januar praktisch eingipflige Verteilung mit dem Schwerpunkt bei 0,32—0,33 mm vor.

Der Einfluss von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Kopfkapselbreiten der erwachenden Raupen wurde an Material aus einigen Zuchtversuchen studiert. In den Diagrammen auf Abb. 22 und Abb. 23 sind die Messungen von Raupen jeweils gleicher Herkunft und unter jeweils gleichen Zuchtbedingungen einander gegenübergestellt, nur die Temperatur bzw. die Feuchtigkeit war unterschiedlich. Alle Verteilungsdiagramme haben nur ein vorherrschendes Maximum und wenige Werte unter 0,28 mm. Wesentliche Unterschiede in der Verteilung der Kopfkapselbreiten lassen weder die Zuchttemperaturen 18 und 24° C noch die verschiedenen Luftfeuchtigkeiten erkennen. Diese Ergebnisse schliessen nicht aus, dass die Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnisse in der Zucht die erwachenden Raupen beeinflussen können. Unter den Versuchsbedingungen hatten sie jedoch keinen merklichen Einfluss.

Zusammengefasst ergaben die Messungen also Folgendes: Die Mehrzahl der Raupen durchläuft 4 Larvenstadien. Die beiden ersten Stadien leben ohne Säckchen in den Nadeln. Säckchentragende Raupen im Herbst und überwinternde Tiere gehören vorwiegend dem III. Larvenstadium an. Tiere, die frühzeitig im Herbst ihre Säckchen verfertigen, sind oft relativ klein und häuten sich in vielen Fällen noch vor der Überwinterung zu einem „überzähligen“ IV. Stadium. Sie machen nur einen geringen Anteil der überwinternden Populationen aus und treten auf Verteilungsdiagrammen solcher Populationen nicht deutlich in Erscheinung. Nach dem Erwachen aus der Diapause häuten sich die Raupen zum IV. bzw. V. Stadium. Raupen, die vorzeitig aus der Diapause geweckt werden, können Kopfkapseln bilden, deren Breiten zwischen den Durchschnitten für normale III. und IV. Stadien liegen. Die Bildung solcher kleiner Kopfkapseln hängt anscheinend mit dem Zeitpunkt des Weckens aus der Diapause bzw. der Dauer der Diapause zusammen. Es ist möglich, dass auch die abiotischen Umweltverhältnisse darauf einwirken.

Kapitel 5. Befall und Schaden

Man muss grundsätzlich unterscheiden zwischen der Stärke des Befalls, der Stärke des Frasses und dem Umfang des Schadens. Die Stärke des Befalls bezieht sich auf die Menge von Tieren, sie wird hier in der Regel als Anzahl von Tieren pro Kurztrieb (C/K) ausgedrückt (vergl. S. 14). Die Stärke des Frasses bezieht sich auf die Menge verzehrter Nadelsubstanz. Sie ist von der Anzahl der fressenden Tiere abhängig und kann auf verschiedene Weise geschätzt und bezeichnet werden. Der Umfang des Schadens ist eine Folge des Frasses. Oft wird die Entnadelung selbst als Schaden bezeichnet, im strengen Sinne aber sind unter den Schäden die nachteiligen Folgen der Tätigkeit eines Schädling zu verstehen. Ein Teil der Schäden lässt sich als wirtschaftlicher Verlust berechnen (Ertragsverlust), andere Schäden, wie z. B. Konditionsverschlechterung, sind einer genauen Erfassung kaum zugänglich.

Die Wirtspflanzen

Larix

Coleophora laricella befällt alle Lärchenarten. Ich habe sie in Schweden an europäischer, sibirischer, japanischer, Kuriler- und Korealärche sowie an der nordamerikanischen *L. occidentalis* NUTT. und an Hybriden gefunden. In Nordamerika ist sie besonders an *L. laricina* KOCH verbreitet.

Man hat verschiedentlich vermutet, dass bestimmte Arten stärker oder bevorzugt heimgesucht werden. Gelegentlich findet man Unterschiede in der Stärke des Befalls und des Frasses zwischen Arten oder Provenienzen. Mit Sicherheit habe ich jedoch eine Abhängigkeit der Befallsstärke von der Artzugehörigkeit der Lärche nicht nachweisen können. Wahrscheinlich wird ein Einfluss des Wirtes zu leicht von anderen Faktoren überdeckt. Starker Befall kann an jeder der genannten Lärchenarten vorkommen. In den Fällen, in denen ich verschiedene Lärchenarten oder -provenienzen nebeneinander untersuchen konnte, traten entweder keine deutlichen Unterschiede in der Befallsstärke zutage, oder die Bäume liessen sich wegen unterschiedlichen Alters, Kronenschlusses oder anderer ökologischer Unterschiede nicht vergleichen.

Angaben über unterschiedliche Befallsstärke können sich auf beobachtete Frassschäden beziehen. Lärchen verschiedener Herkunft können im Frühjahr sehr unterschiedliche Nadelentwicklung haben. Der Frass fällt daher entsprechend der Nadelentwicklung zu einem bestimmten Zeitpunkt an manchen Bäumen mehr, an anderen weniger ins Auge, selbst wenn die Populationsdichte gleich ist. So wird stärkerer Befall einer Provenienz vorgetäuscht. Auch Regeneration und Längenwachstum können sich von Provenienz zu Provenienz unterscheiden (vergl. SCHÖBER 1953).

Andere Arten

Ausser der Gattung *Larix* befällt die Lärchenminiermotte gelegentlich auch *Pseudotsuga*. Über solches Auftreten an Douglasie haben zuerst SCHWARZ (1933) von Österreich und VAN POETEREN (1933) von Holland berichtet. Spätere Angaben finden sich bei VOÛTE (1952), WEBB (1953), GAUSS (1957, 1960), HERING (1957) und EIDMANN (1958). Nach PEIRSON (1927) soll *C. laricella* in Nordamerika auch an *Abies balsamea* und *Pinus strobus* aufgetreten sein "where it showed a preference for the opening buds."

In keinem Fall hat das Insekt an anderen Bäumen als Lärchen Schäden grösseren Ausmasses verursacht. Die Sterblichkeit an anderen Wirtspflanzen soll sehr hoch sein (WEBB 1953, GAUSS 1957). Die Tiere können sich aber an Douglasie normal entwickeln (s. VOÛTE 1952). Ich fand wiederholt an *Pseudotsuga* nicht nur Minen und Säckchen, sondern auch leere Puppen — ein Zeichen dafür, dass die Entwicklung normal abgeschlossen worden war. Die Versuche mit überwinterten Räumchen von Douglasie ergaben, dass auch die Diapause an diesem Wirt in der üblichen Weise vorkommt. Möglicherweise ist die Entwicklung im Frühjahr etwas langsamer. In einem Douglasienbestand wurden nämlich im Frühjahr vorwiegend fressende Raupen gefunden, während die Tiere an Lärchen in der Nähe sich schon verpuppt hatten.

Eine Douglasienkultur, die an einen etwas älteren und von *Coleophora* stark befallenen Lärchenbestand angrenzte, wurde näher auf den Befall hin untersucht. Die Häufigkeit von Miniermottenbefall nahm mit dem Abstand von den Lärchen ab. Auch schwärmende Motten, die an den Lärchen sehr zahlreich waren, kamen mit zunehmender Entfernung von den Lärchen immer seltener vor.

Vermutlich werden Eier an Douglasienadeln versehentlich oder in Ermangelung von Lärchenadeln abgelegt. Eine Gefahr für Douglasienbestände dürfte die Lärchenminiermotte kaum sein.

Verwechslungen mit anderen Insekten sind kaum möglich. *C. laricella* ist die einzige Coleophoride, die an den Gattungen *Larix* und *Pseudotsuga* gefunden worden ist (s. HERING 1957).

Die Stärke und Verteilung des Befalls

Die mittlere Stärke des Befalls (der durchschnittliche Befall) wird in dem Abschnitt über Populationsdynamik eingehend behandelt. Sie kann von Population zu Population variieren und verändert sich innerhalb einer Generation sowie von Generation zu Generation.

Der Befall pflügt im Kleinen wie im Grossen unterschiedlich verteilt zu sein. Man findet Unterschiede in der Stärke des Befalls zwischen einzelnen Triebabschnitten, zwischen Zweigen, zwischen verschiedenen Kronenregionen, zwischen Bäumen eines Bestandes und zwischen Beständen. Die relative Verteilung des Befalls kann sich auch innerhalb einer Generation verschieben. Die Ursachen der ungleichen Verteilung des Befalls sind Unterschiede in Eiablage und Mortalität sowie Wanderungen der Tiere. Vermutlich beeinflusst die Populationsdichte die Verteilung des Befalls, teils durch unterschiedliche Eiablage, teils durch unterschiedlichen Anreiz zum Wandern.

Befall an verschiedenen Triebabschnitten

Verschiedene Triebabschnitte werden unterschiedlich stark befallen. Dies ist in erster Linie bedingt durch Unterschiede in der Eiablage. Ausschlaggebend dabei ist wohl nicht das Alter der Triebabschnitte an sich, sondern die Entfernung von der Triebspitze und die Entwicklung der Maitriebe. Zur Zeit der Eiablage sind die Maitriebe noch nicht voll entwickelt und tragen nur Langtrieb nadeln. Die Motten halten sich gern in den Aussenbezirken der Zweige auf und ziehen offenbar die Kurztrieb nadeln den Langtrieb nadeln vor. In einer

Tab. 17. Dichte des Befalls von *Coleophora laricella* (C/K) an verschiedenen Triebabschnitten im Sommer.

Anzahl der K an den Maitrieben T berechnet aus Länge T und Anzahl K/cm für T in späterer Probe.

	C/K an Triebabschnitt				Summe K	Anmerkungen
	T	T-1	ä	zus.		
Djurgården 13. IX.61.	0,02	0,25	0,19	0,174	639	16 % S, Rest in Minen
» 19. VII.62.	0,01	0,07	0,06	0,053	875	nur Eier
» 19. VII.63.	0,01	0,08	0,09	0,072	870	» »
Ståket 6.VIII.63.	0,03	0,20	0,27	0,170	1 114	Eier und L in M
Bogesund 8.VIII.63.	0,34	1,16	1,07	0,974	1 039	» » L » M

Tab. 18. Dichte überwinternder Säckchen an verschiedenen Triebabschnitten.

	C/K an Triebabschnitt				Summe K
	T	T-1	ä	zus.	
Rössjöholm (409) 22. XI.56.	0,47	1,28	1,68	1,032	911
» (98) 21. XI.56.	1,28	1,93	0,58	1,373	410
» (248) 21. XI.56.	2,37	3,39	2,45	2,811	312
» (423) 6.XII.58.	0,17	0,40	0,09	0,224	2 784
» (423 u) 6.XII.58.	0,31	0,90	0,57	0,475	1 720
Lisjö (Reg. III) 3. III.59.	0,07	0,26	0,10	0,128	3 179
Djurgården 18. XI.59.	0,12	0,09	0,03	0,071	536
» 9. II.61.	0,32	1,11	0,31	0,478	785
» 20. XI.61.	0,16	0,30	0,03	0,101	850
» 14. XI.62.	0,004	0,13	0,08	0,062	972
Stäket 28. II.63.	0,003	0,12	0,09	0,051	1 736
» 16.XII.63.	0,14	0,30	0,15	0,207	2 155
Bogesund 5. XI.62.	0,14	0,18	0,11	0,141	1 131
» 2.XII.63.	0,66	0,44	0,35	0,480	1 732

Probe (Djurgården 24. VII. 57) waren unter den mit Eiern belegten Nadeln nur 5 % Langtriebneln. Man erwartet demnach die höchste Dichte der Eier an dem Triebabschnitt des voriges Jahres (T-1). Dies ist auch oft der Fall. In der Tab. 17 ist die ursprüngliche Verteilung des Befalls an einigen Beispielen dargestellt.

Diese ursprüngliche Verteilung mit der höchsten Populationsdichte am vorletzten Triebabschnitt (T-1) erhält sich in der Regel bis in das nächste Frühjahr. Die grösste Dichte der Wintersäckchen findet man meist am Abschnitt T-1 (Tab. 18). Dies gilt für Durchschnittswerte. An einzelnen Trieben beobachtet man nämlich nicht selten eine Häufung der überwinternden Tiere an der Triebspitze (Abb. 24). Diese Tiere sind zur Überwinterung dorthin gewandert. Bei sehr vielen Proben wurden auch die Triebabschnitte T-2 und ä unterschieden. In diesen Proben war die Befallsdichte fast immer an ä geringer als an T-2.

Eine etwas andere Verteilung der überwinternden Säckchen kann

Tab. 19. Verteilung von überwinternden Säckchen und Kurztrieben auf verschiedene Triebabschnitte.

Bogesund 5.XI.62. 1131 K.

	Triebabschnitt			zus.
	1962	1961	ä	
S/K.....	0,14	0,18	0,11	0,141
S/befallener Triebabschnitt.....	3,75	3,42	3,58	3,56
K/Triebabschnitt.....	14,0	16,9	22,4	17,4
S/K an befallenen Triebabschnitten.....	0,27	0,20	0,16	0,20

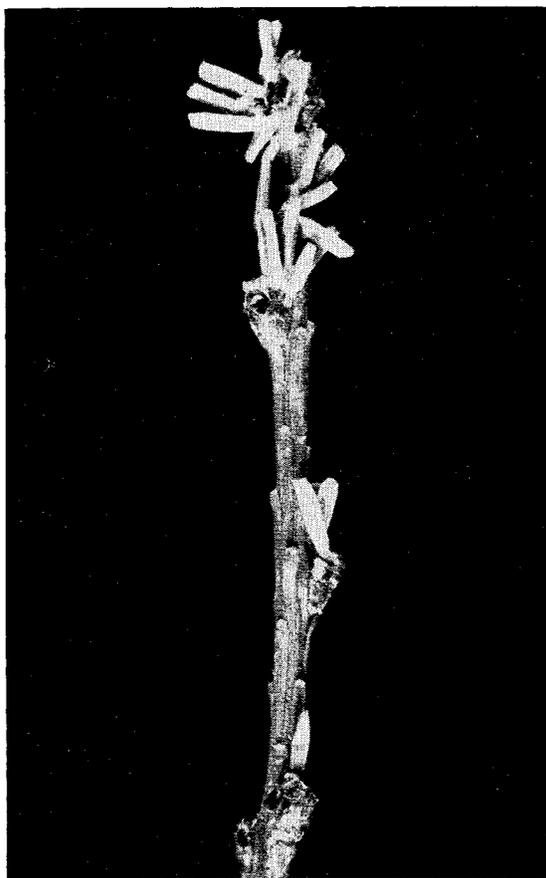


Abb. 24. Triebspitze mit überwinternden Säckchen von *C. laricella*.

sich ergeben, wenn man nur solche Triebabschnitte betrachtet, die von *C. laricella* befallen sind. Ein Beispiel dafür ist in Tab. 19 wiedergegeben. Die Werte deuten an, dass die Dichte der Säckchen von der Spitze nach dem Zweiginneren zu abnahm, wenn man von den Triebabschnitten ohne Befall absieht.

Im Frühjahr befindet sich oft ein grösserer Anteil der lebenden Tiere am letzten Triebabschnitt. Darauf hat schon Loos (1891) hingewiesen. Da die Unterschiede in der Sterblichkeit an verschiedenen Triebabschnitten nicht sehr auffallend sind, ist mit einer Wanderungstendenz spitzwärts zu rechnen. Die Raupen wandern auch an die Maitriebe, an denen man nicht selten Puppensäckchen findet. In Tab. 20 sind Dichten von Puppensäckchen an verschiedenen Triebabschnitten zusammengestellt. Die geringe Anzahl von Tieren lässt

Tab. 20. Dichte von Puppensäckchen an verschiedenen Triebabschnitten.

		C/K an Triebabschnitt				Summe K	T Jahrg.	Anm.
		T	T-1	ä	zus.			
Djurgården	8.VI.62. ...	0,03	0,01	0,002	0,015	1045	1961	leb. P
»	17.VI.63. ...	0,01	0,01	—	0,009	756	1962	P und I ↑
Stäket	6.VIII.63. .	0,02		0,02	0,022	785	1962	leere PS
Bogesund	8.VIII.63. .	0,14*)		0,03	0,078	854	1962	*) einchl. S an 1963
» (2m)	26.V.64.	0,22	0,12	0,06	0,108	732	1963	PS

keine sicheren Aussagen zu, doch deutet sich eine Tendenz zu höherer Populationsdichte am Triebende an.

Wahrscheinlich kann die Verteilung des Befalls am Zweig durch seine Lage im Bestand beeinflusst werden. Im Inneren eines Bestandes wurden am letzten Triebabschnitt weniger Wintersäckchen gefunden als am Rande des Bestandes (Tab. 21). Dies lässt sich vielleicht durch den Einfluss des Lichtes erklären (mehr diffuses Licht im Bestandesinneren). Es trifft aber nicht allgemein zu.

Tab. 21. Dichte überwinternder Säckchen an verschiedenen Triebabschnitten vom Bestandesrand und aus dem Inneren des Bestandes.

Rössjöholm 6.XII.58.

	C/K an Triebabschnitt				Summe K
	T	T-1	ä	zus.	
Rand	0,28	0,28	0,01	0,224	1133
Mitte.....	0,12	0,53	0,22	0,224	1651

Da Licht und Schwerkraft die Wanderungsrichtung der Raupen beeinflussen (s. S. 53 ff.) und auch bei der Eiablage eine Rolle spielen mögen, wurde an einer Probe untersucht, ob schräg aufwärts gerichtete Triebe mehr Wintersäckchen tragen als hängende Triebe. Die Zweige wurden von einem ziemlich einzeln stehenden Baum genommen (Stafsund 12. XI. 58). In dem untersuchten Fall zeigte sich kein wesentlicher Unterschied zwischen aufwärts gerichteten und hängenden Trieben:

	C/K	Anzahl K an T	ä	Summe T	K/T
Trieb wächst nach oben:	0,30	1181	604	57	20,7
Trieb wächst nach unten:	0,42	315	792	23	13,7

Befall in verschiedenen Kronenregionen

Wesentliche Unterschiede in der Stärke des *Coleophora*-Befalls treten in der Regel zwischen einzelnen Kronenregionen auf (s. REISSIG 1869, BORGMANN 1892, WEBB 1953, 1957). Die Verteilung des Befalls auf verschiedene Höhen wurde an mehreren Standorten untersucht. Überall trat dieselbe Tendenz zutage, nämlich eine geringere Befallsdichte in den oberen Regionen der Krone bzw. des Bestandes.

Die Proben wurden entnommen: aus einem Jungbestand von etwa 6 m Höhe (*L. leptolepis*, Bogesund), einem 22-jährigen Stangenholz von 10—12 m Höhe (*L. leptolepis*, Ollsen), einem gemischten Bestand mit alten Überhältern von *L. decidua*, Kiefern, etwas Fichte und Tanne und reichlicher Naturverjüngung der Nadelbäume, untersetzt mit unedlen Laubbäumen (Stäket), einem hundertjährigen Altbestand von durchschnittlich 27 m Höhe und 38 cm Bhd. (*L. decidua*, Lisjö), und 5 alten, in 2 Gruppen stehenden Parkbäumen (*L. decidua*, Djurgården). In Bogesund wurde eine Baumschere verwendet, in Ollsen und Lisjö geklettert, und in Stäket und auf Djurgården wurden die Zweige mit einem Gewehr Kal. 22 abgeschossen (Kal. 22 eignete sich hierzu bei einigermaßen windstillem Wetter besser als Schrot). In dem alten Bestand Lisjö wurde das Material auf 4 Kronenregionen verteilt, deren unterste (IV) nur schwach repräsentiert ist, da die Bäume unten nur wenig Zweige hatten. Die heruntergeschossenen Zweige von Djurgården und Stäket sind in der Tab. 22 jeweils gemeinsam aufgeführt und den abgepflückten Zweigen der unteren Region gegenübergestellt; eine Aufteilung auf die einzelnen Höhen lohnt sich wegen der geringen Befallsdichte nicht.

Wie die Tab. 22 zeigt, traten in der Verteilung des Befalls auf die Triebabschnitte keine wesentlichen Unterschiede zwischen verschiedenen Höhen auf. Im Gegenteil blieb an allen Standorten der jeweilige Typ der Verteilung in den verschiedenen Höhen gewahrt. So nahm auf Bogesund in allen Höhen die Befallsdichte von den Zweigspitzen zum Stamm hin ab, in Lisjö war die höchste Dichte am Triebabschnitt T-1.

Dagegen variierten die Befallsdichten deutlich mit der Höhe. An allen Standorten, in reinen Beständen ebenso wie an Parkbäumen und im gemischten Bestand mit Naturverjüngung, war unten die höchste Befallsdichte. Unter „unten“ ist der untere Teil der Krone bzw. des Bestandes zu verstehen. In Stäket ist dies die Naturverjüngung. Die Proben aus den geringsten Höhen von Lisjö und Ollsen waren schwächer befallen als die nächst höheren. Entsprechendes kann man auch für Bogesund vermuten: der Befall pflegt bekanntlich nahe am Boden geringer zu sein als etwas höher. Ein grober Vergleich der drei

Tab. 22. Verteilung des Befalls (C/K) auf Höhen und Triebabschnitte in verschiedenen Beständen.

	C/K an Triebabschnitt				Summe K
	T	T-1	ä	zus.	
Bogesund 24.I.64 2 m	0,66	0,48	0,20	0,383	1016
	3 m 0,52	0,29	0,18	0,324	1020
	4 m 0,33	0,26	0,09	0,265	954
	5 m 0,22	0,12	0,14	0,184	559
	6 m 0,07	0,06	—	0,064	141
	zusammen	0,38	0,29	0,17	0,294
Bogesund 26.V.64. 2 m	0,22	0,12	0,06	0,108	732
	3 m 0,25	0,06	0,05	0,111	650
	4 m 0,23	0,08	0	0,130	676
	5 m 0,06	0,06	0	0,060	416
	6 m 0,10	—	—	0,096	146
	zusammen	0,16	0,08	0,05	0,106
Bogesund 27.XI.64. 2 m	0,23	0,30	0,25	0,257	603
	3 m 0,35	0,29	0,16	0,239	668
	4 m 0,27	0,22	0,14	0,208	821
	5 m 0,11	0,12	0,09	0,111	669
	6 m 0,04	0,20	0,17	0,078	368
	7 m 0,09	0,41	—	0,169	118
	zusammen	0,16	0,23	0,18	0,188
Ollsen 3.XII.55 2 m	0,10	0,20	0,39	0,255	1455
	4 m 0,31	1,07	1,04	0,762	1234
	6 m 0,32	0,71	0,77	0,492	1311
	8 m 0,09	0,29	0,20	0,133	1439
	zusammen	0,19	0,55	0,66	0,395
Lisjö 3.III.59. Region IV	0	0,09	0,02	0,027	488
	III 0,07	0,26	0,10	0,128	3179
	II 0,04	0,12	0,05	0,065	5345
	I 0,01	0,06	0,03	0,031	5574
	zusammen	0,03	0,13	0,05	0,064
Stäket 28.II.63 Naturverjüngung, 1—3 m	0,003	0,12	0,09	0,051	1736
	Überhälter, 8—20 m 0,002	0,04	0,02	0,021	2100
Djurgården 4.IV.63 2—3 m	0,02	0,07	0,04	0,045	816
	10—21 m 0,002	0,02	0,02	0,015	1306

Standorte (s. Abb. 25) legt die Annahme nahe, dass der Typ der Verteilung der gleiche war, und dass diese weniger von der absoluten Höhe als von der Struktur des Bestandes und des Kronenraumes bestimmt wurde.

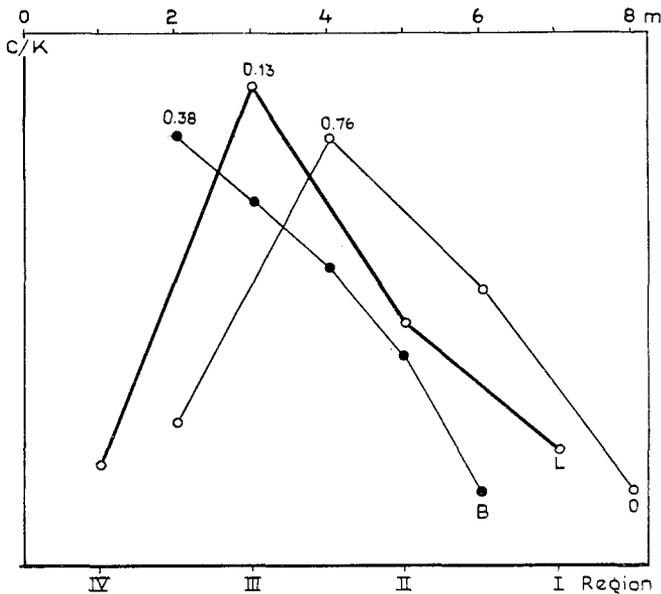


Abb. 25. Verteilung des *Coleophora*-Befalls auf verschiedene Höhen in den Beständen Bogesund (B), Lidsjö (L) und Ollsen (O).

Abszisse in m für B und O, in Kronenregionen für L. Ordinate C/K in unterschiedlicher Skala; die absoluten Werte sind für die Maxima angegeben.

Dass die Befallsdichte in einer bestimmten Höhe von der Beschaffenheit des Bestandes und von der Stelle der Entnahme der Proben im Bestand abhängt, deutet auch das Material von Bogesund bei einer Gliederung in Südseite, Bestandesmitte und Nordseite an. Süd- und Nordseite der Probefläche waren nicht völlig frei exponiert, sondern durch Lücken mehr oder weniger von den angrenzenden Bestandteilen getrennt. Die Südseite war offener als die Nordseite. Wie aus

Tab. 23. Verteilung des Befalls auf der Probefläche Bogesund in den Proben vom 24. I. und 27. XI. 1964.

		C/K in Höhe						zus.	Summe K
		2 m	3 m	4 m	5 m	6 m	7 m		
24. I. 64	Südseite	0,54	0,41	0,24	0,06	—	—	0,392	1052
	Mitte	0,24	0,20	0,27	0,21	0,06	—	0,214	1366
	Nordseite	0,33	0,35	0,28	0,20	—	—	0,299	1272
27. XI. 64	Südseite	0,33	0,30	0,24	0,11	0,04	—	0,239	1063
	Mitte	0,16	0,15	0,24	0,12	0,10	0,17	0,157	1202
	Nordseite	0,27	0,23	0,14	0,10	0,03	—	0,169	982

Tab. 24. Befallsdichte an Triebabschnitten des Jahres 1959 (T-1), entnommen an 15 Bäumen in allen Himmelsrichtungen von Stamm aus.

Bogesund 19.IV.61.

Richtung	C/K	Summe K
Nord.....	0,20	269
Ost.....	0,15	305
Süd.....	0,15	241
West.....	0,17	276
zusammen.....	0,167	1091

der Tab. 23 hervorgeht, variierte der Befall in der Mitte des Bestandes kaum in vertikaler Richtung, während er an der Südseite sukzessiv nach oben abnahm.

Einen schnellen Überblick darüber, ob der Befall an den Bäumen eines Bestandes mit der Himmelsrichtung variiert, sollte folgender Versuch geben. Mitte April 1961 wurden von 15 Bäumen der Probestfläche Bogesund in Brusthöhe je 4 Triebabschnitte T-1 herausgeschnitten, und zwar je einer nördlich, östlich, südlich und westlich vom Stamm. Die Bäume waren durchschnittlich 3 m hoch, die Raupen begannen gerade, aus der Diapause zu erwachen. Die Befallsdichten sind in Tabelle 24 nach Himmelsrichtungen zusammengestellt. Danach waren die Triebabschnitte T-1 einigermaßen gleichmässig befallen, gleichgültig aus welcher Himmelsrichtung im Verhältnis zum Stamm sie entnommen waren. Das Ergebnis deutet an, dass in dem Bestand die Richtung der Zweige keine Rolle für die Befallsdichte spielte, doch lässt der Versuch keine allgemeineren Schlüsse zu. Systematische Unterschiede in der Verteilung des Befalls im Bestand traten nicht zutage.

Befall in verschiedenen Bestandesteilen

Je nachdem, wie gleichmässig ein Bestand ist, kann er auch mehr oder weniger gleichmässig befallen sein. Unterschiedliche Umweltbedingungen für die Insekten entstehen in einem Bestand z. B. durch verschiedene Formen der Durchforstung, Lücken, Unterschiede in Alter, Höhe oder Mischungsverhältnis der Bäume, verschiedene Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse und Windexponierung. Diese Umweltbedingungen können wesentlichen Einfluss auf den Befall haben. Die Bedeutung von Licht und Wind für Befall und Schaden hat SCHWENKE (1958) untersucht.

Wie bereits besprochen, pflegt der Befall in unteren Regionen der

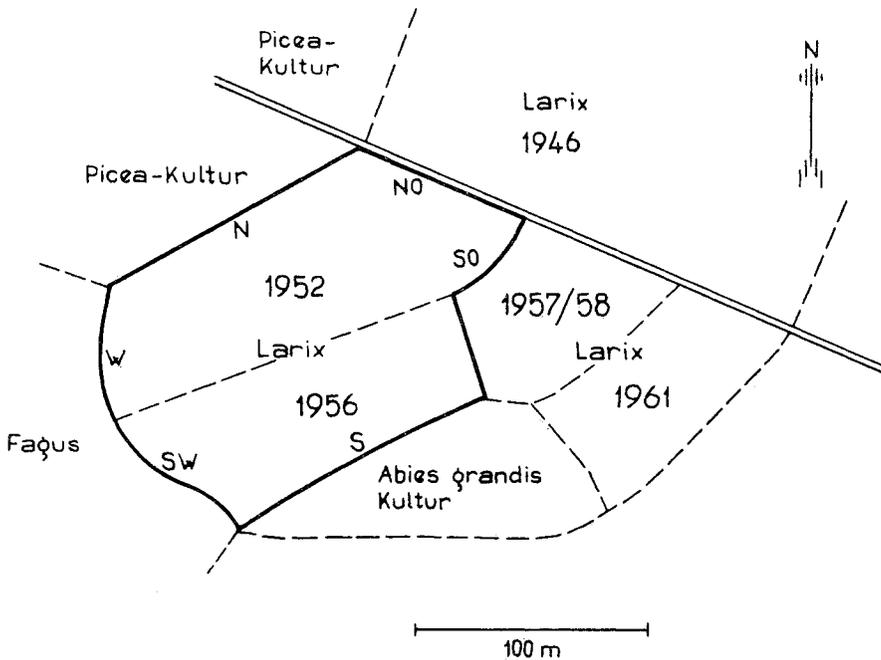


Abb. 26. Skizze des Probestandes Rössjöholm 45.

Krone und der Bestände stärker zu sein als oben. Auch in Beständen mit starkem Befall zeigt sich oben oft geringerer Frass als unten (vergl. S. 84—85). Grosse Lärchen, die über die ganze Krone bis in die höchste Spitze gelb durch Frass waren, beobachtete ich vor allem in Hanglagen. Vielleicht trägt in solchen Fällen zu der gleichmässigeren Verteilung des Frasses bei, dass die Motten bei horizontalem Flug leicht von unteren Kronenteilen eines Baumes in die Spitze eines anderen gelangen.

Besondere Aufmerksamkeit hat man den Bestandesrändern geschenkt. Mehrere Autoren (LOOS 1891, BEIER PETERSEN 1952, VITÉ 1954) berichten über stärkeren Befall bzw. Frass an den Bestandesrändern, COAZ (1880) nennt ausdrücklich die untersten Waldränder. Nur SCHREMMER (1959) gibt an, dass Randlärchen weniger befallen waren.

Nach meinen Beobachtungen (vergl. Tab. 21, 23) kann die Mitte des Bestandes ebenso stark wie der Rand oder schwächer befallen sein. Im allgemeinen scheinen die Bestandesränder stärkeren Befall als das Innere der Bestände aufzuweisen.

Ich habe verschiedene Ränder eines 1952/56 gepflanzten Bestandes

Tab. 25. Ränder des Bestandes Rössjöholm 45 (vergl. Abb. 26): ihre Exponierung und die Dichte überwinternder S in verschiedenen Jahren.

	1961/62		1962/63		1963/64		1964/65	
	S/K	K	S/K	K	S/K	K	S/K	K
N Nordrand, offen. Angrenz- zend kleine Fichtenkul- tur.....	0,88	727	0,39	744	0,66	845	3,20	877
NO Nordostrand, durch Schneise von höherem Lärchenbest. getrennt...			0,77	694	0,76	863	3,24	687
SO Südostrand, überwiegend exponiert, angrenzend kleine Lärchen.....			0,78	721	0,85	939	2,92	639
S Südrand, am tiefsten gelegen, exponiert.....			0,32	558	1,16	713	4,22	611
SW Südwestrand, unter- drückt durch angrenz. Buchenhochwald.....			0,27	510	0,30	1 070	1,34	450
W Westrand, unterdrückt durch angrenzenden Buchenhochwald.....	0,98	793	0,35	757	0,32	852	1,07	618
zusammen.....	0,93	1 520	0,50	3 984	0,65	5 282	2,77	3 882

von *L. leptolepis* in aufeinanderfolgenden Jahren untersucht, um den Einfluss der Exponierung an den Rändern auf die Befallsdichte zu studieren. Der wüchsige Bestand liegt an einem Hang, der ungefähr nach Süden mässig abfällt. Die Lage und Exponierung der Ränder geht aus Abb. 26 und Tab. 25 hervor. Die Auszählungen lassen erkennen, dass die verschiedenen Bestandesränder nicht in jedem Jahr im gleichen Verhältnis befallen werden. An den kräftig wachsenden Seiten NO und SO lag die Befallsdichte in 3 Jahren über dem Durchschnitt, an den unterdrückten Seiten SW und W in denselben Jahren unter dem Durchschnitt. Dagegen wich besonders S in einem Jahr negativ, in zwei anderen Jahren stark positiv vom Durchschnitt ab. Für diese Unterschiede gibt es mehrere Erklärungsmöglichkeiten, wie Einfluss von Witterungsfaktoren (Wind, Nebel etc.) und Pilzbefall, doch können wir die wirklichen Ursachen nur vermuten.

WEBB (1953) fand, dass Einzelbäume ihre Befallscharakteristik von Jahr zu Jahr nicht beibehielten. Die Ergebnisse eines Vergleiches an 5 Bäumen auf Djurgården deuten in die gleiche Richtung. Für jeden Baum wurden 8 Einzelwerte von je einer Probeentnahme im Oktober und November zusammengeschlagen, und der so erhaltene Mittelwert für jeden Baum wurde als Prozentsatz des Mittelwertes für alle Bäume ausgedrückt. So kann man die beiden Jahre vergleichen. Aus Tab. 26 geht hervor, dass die relative Befallsdichte an den einzelnen Bäumen von Jahr zu Jahr variierte.

Tab. 26. Befallsdichte von *Coleophora laricella* im Herbst der Jahre 1961 und 1962 an 5 Bäumen auf Djurgården, ausgedrückt in % des Mittelwertes für alle Bäume zusammen.

	1961	1962
mittlere Befallsdichte C/K	0,100	0,054
relativer Befall Baum Nr. 1	108	57
2	187	124
3	128	124
4	59	111
5	18	65

Befall verschiedener Bestände

Seit langem versucht man zu ergründen, welche Bäume, welche Bestände und welche Standorte bevorzugt von der Lärchenminiermotte befallen und besonders geschädigt werden. Man hat den Befall und den Frass an verschiedenen Stellen verglichen und auch die Einwirkung bestimmter ökologischer Faktoren untersucht.

Coleophora laricella kommt an allen Altersklassen der Lärche vor. Besonders scheinen ihr Bäume im Alter von etwa 10—60 Jahren zuzusagen. MARTI (1880) gibt junge und mittlere Bestände als besonders befallen an, REISSIG (1869) und LOOS (1891) fanden weniger Befall an Althölzern. Aber auch ältere Bäume und jüngere Lärchen werden gelegentlich sehr stark befallen oder kahlgefressen (s. RITTMAYER 1889). In Jahren sehr starken Auftretens fallen Unterschiede in der Stärke des Befalls nicht immer ins Auge, da der Grad der Entnadelung gleich sein kann. Die häufigsten und stärksten Angriffe fand ich an etwa 10—60jährigen Lärchen. In Pflanzschulen kommt das Insekt mehr vereinzelt vor und verursacht kaum irgendwelche Schäden. Ich habe es an bis zu 2jährigen Pflanzen gefunden.

Einzelne, freistehende Bäume werden gelegentlich weniger stark befallen. Bäume in gemischten Beständen werden nach MARTI (1880) und APFELBECK (1892) weniger heimgesucht als Lärchen in reinen Beständen. Dagegen konnten VOÛTE & TER PELKWIJK (1948) keine wesentlichen Unterschiede in der Stärke des Befalls zwischen reinen und gemischten Beständen finden. Ich habe sehr starken Befall auch in gemischten Beständen festgestellt, halte es aber für möglich, dass gemischte Bestände u. U. weniger befallen werden. Dabei dürften Parasiten und Vögel eine Rolle spielen.

Wind, Licht und Sonne sollen den Befall wesentlich beeinflussen. REISSIG (1869) fand warme und sonnige Lagen, die nach Norden und Osten geschützt waren, stärker befallen. Der Befall zeigte sich nach MARTI (1880) besonders in westlich und südlich exponierten Bestän-

den, nach Loos (1891) besonders in südlichen Lagen und nach COAZ (1880) mehr auf den Sonnen- als auf den Schattenseiten. 1892 fand Loos alle Expositionen befallen, stärker aber solche Bestände, die vor Witterungseinflüssen oder Westwind geschützt waren. Auch nach EWALD & BURST (1959) und SCHWENKE (1958) ist windgeschützte Lage günstig für den Befall. Das Licht soll ebenfalls fördernd wirken (SCHWENKE 1958), doch wird nach VOÛTE & TER PELKWIJK (1948) der Frass in schattiger Lage schlimmer.

Viele Berichte gibt es darüber, dass Bäume auf schlechteren oder der Lärche weniger zuträglichen Böden stärker befallen werden. Zuerst wies hierauf BRANTS (1839) hin, später REISSIG (1869, „magerer oder flachgründiger Boden“) und Loos (1891, 1892), in neuerer Zeit besonders VOÛTE & TER PELKWIJK (1948) und SCHIMITSCHEK (1963). VOÛTE & TER PELKWIJK erklären dies damit, dass der spätere Nadelfall an wüchsigen Bäumen eine höhere Sterblichkeit im Herbst verursacht. Oft hat man den Verlust an Nadelmasse mit der Befallsstärke gleichgesetzt. BODEN (1902) fand auf schlechtem Boden und in Druck die Lärchen braungefressen und bezog sich deutlich auf den Frass. Er empfahl guten Boden und lichten Stand als die besten Mittel gegen den Mottenfrass, denn „je dichter die Nadelbüschel, je länger die Nadeln sind, umso geringer ist der Procentsatz, welcher den Motten zum Opfer fällt“.

SCHWENKE (1958) schliesst auf Grund von Dichteunterschieden der Puppensäckchen von verschiedenen Standorten auf einen Zusammenhang zwischen Boden, besonders Bodenfeuchtigkeit, und Befall. Es ist möglich, dass weniger die Boden- als vielmehr die Luftfeuchtigkeit der hauptsächlich wirksame Faktor ist. In diesem Zusammenhang ist daran zu denken, dass z. B. Pilzkrankheiten wahrscheinlich stark von der Luftfeuchtigkeit abhängen. WEBB (1953) fand Anzeichen für eine Beziehung zwischen Massenvermehrungen und überdurchschnittlichen Niederschlägen. Wesentliche Unterschiede im Befall zwischen Standorten konnte er nicht feststellen. In Mischwäldern, an Fluss- und Sumpfrändern fand er gelegentlich stärkere Populationen als in Sumpfbeständen und führt dies auf eine geschütztere Lage zurück.

Die Ergebnisse aus den relativ wenigen Beständen, in denen ich den Befall numerisch erfassen konnte, geben keinen deutlichen Hinweis auf die eigentlichen Ursachen für die Befallsunterschiede zwischen den Beständen. Hinzu kommt, dass die Veränderungen der Befalldichte von Jahr zu Jahr im grossen gesehen zwar parallele Tendenzen aufweisen konnten, an den verschiedenen Orten jedoch nicht stets gleichsinnig verliefen. Die Schätzungen von Frasstärken bieten ein

grösseres Beobachtungsmaterial für den Vergleich zwischen Beständen und Standorten an. Die Schwierigkeiten solcher Vergleiche sind schon erwähnt worden.

Ich habe versucht, Schätzungen der Stärke des Frasses in verschiedenen Beständen unter ökologischen Gesichtspunkten zusammenzustellen. Ein einheitliches Bild ergab sich nicht. Jüngere Bäume bis zu etwa 5 m Höhe werden oft weniger stark befressen, besonders anscheinend, wenn sie gut wachsen und in dichten Beständen stehen. Wiederholt trat in dichten Beständen mittlerer Höhe weniger Frass zutage als in lichtereren, durchhauenen, doch wurde auch in dichten Beständen starker Frass beobachtet. Einzelne, dem Wind ausgesetzte Bäume sind oft wenig befallen, doch verhindert Windexponierung nicht immer stärkeren Befall. In einem Lärchenbestand zeigte sich gerade die am meisten dem Wind ausgesetzte Seite als am stärksten befressen.

Ein Bestand mit unterschiedlichen Bodenverhältnissen hatte auf flachgründigem, zeitweise recht trockenem Boden die stärkste Entnadelung, während die wüchsigeren Bäume auf besserem Boden weniger befressen waren. Guter Zuwachs unter Standortverhältnissen, die der Lärche zusagen, ist aber keineswegs ein Schutz gegen *Coleophora*-Frass. Ich konnte keinen eindeutigen Beweis für eine Abhängigkeit des Befalls vom physiologischen Zustand der Lärchen finden. Die Lärchenminiermotte hat offenbar eine ausgeprägt breite ökologische Potenz.

Frass und Schaden

Der Verlust an Nadelmasse

Es ist schwierig, den Frass oder den Verlust an Nadelmasse in eine exakte Beziehung zu der Befallsstärke zu setzen. Dies hat verschiedene Gründe.

Im Herbst beginnt der Nadelfall, wenn ein Teil der Tiere noch frisst. Im Frühjahr nimmt die Nadelmasse ständig zu, und zwar auch noch, wenn der Frühjahrsfrass beendet ist. Die Anzahl der fressenden Tiere ist nicht konstant. Der Schwerpunkt des Befalls kann sich durch Wanderungen der Raupen verschieben. Die Befallsdichte nimmt infolge der Sterblichkeit ab. Die Sterblichkeit lässt sich nicht genau vorhersagen, da sie, nicht zuletzt durch die Einwirkung von Vögeln, recht unterschiedlich sein kann. Der Verlust an Nadelmasse muss geschätzt werden, und die Ergebnisse können je nach Zeitpunkt und Methode der Schätzung unterschiedlich ausfallen.

Einfach, aber aus den genannten Gründen ungenau, ist eine Beurteilung des Frasses nach einer subjektiven Skala zu Ende der Frass-

tätigkeit der Raupen bzw. kurz nach Beendigung des Frasses. Die Klassen der Skala für den Frühjahrsfrass kann man mit den zugehörigen Befallsdichten vergleichen. Solche Daten geben z. B. WEBB (1953) und VITÉ (1954). Ich fand in Schweden etwa folgende Werte:

Frass	gering	mässig	stark	sehr stark
lebende C/K	$\leq 0,3$	0,2—0,4	0,3—0,7	$\geq 0,5$

Die Skala ist grob und subjektiv und kann nur einen Anhalt zur schnellen Orientierung geben.

Eine andere Möglichkeit ist die Auszählung ausgehöhlter Nadeln. Diese Methode ist mühsam und für die Praxis kaum geeignet, aber objektiver. An einer Probe wurde der Herbstfrass untersucht (Djurgården 16. X. 61., 777 benadelte K). Der Nadelfall setzte gerade schwach ein. Es wurden 673 befressene Nadeln und 91 S gefunden, 44 % der Räumchen waren noch nicht zur Überwinterung festgesponnen. Durchschnittlich waren also zu diesem Zeitpunkt 7,4 Nadeln/S mit Minen versehen. Die mittlere Anzahl der Nadeln/K in derselben Probe betrug 39,4 (vergl. Tab. 3). Demnach hätte es etwa einer Befallsstärke von 5,3 S/K bedurft, um alle Kurztriebnaedeln zu minieren, d. h. eines 45-fachen Befalls. Dagegen hätte eine nur etwa 5fache Befallsdichte zu sehr starkem Frühjahrsfrass ausgereicht, falls alle Räumchen überlebt hätten. Eine entsprechende Auszählung im Herbst 1962 ergab 6,5 befressene Nadeln/Räumchen.

Im Frühjahr 1962, als alle Räumchen sich zur Verpuppung festgesponnen hatten, wurden in einer weiteren Probe die ausgehöhlten Nadeln ausgezählt. Die Ergebnisse sind in Tab. 27 zusammengestellt. Die Puppensäckchen machten nur einen geringen Anteil der vorgefundenen Säckchen aus. Der höchste Prozentsatz der Sterblichkeit

Tab. 27. Verteilung des Befalls und des Frasses im Frühjahr (Djurgården 8. VI. 62.).

	Triebabschnitt			zus.
	T	T-1	ä	
alle S (Winter- und Frühjahrs-S)	21	39	12	72
Puppen-S	13	2	1	16
K	395	212	438	1 045
befressene K	135	47	35	217
% K befressen	34	22	8	21
befressene Nadeln	799	348	150	1 297
befressene Nadeln/K	2,0	1,6	0,3	1,24
befressene Nadeln/befressene K	5,9	7,4	4,3	5,98
Puppen-S/K	0,03	0,01	0,002	0,015
alle S/K	0,05	0,18	0,03	0,069

Tab. 28. Mittelwerte der Schätzungen für den prozentualen Verlust an Nadelmasse, verteilt auf Baumhöhen, Triebabschnitte und Bestandesteile.

Bogesund 26.V.64.

	2 m			3 m			4 m			5 m			6 m	zusammen			zus.
	T	T-1	ä	T	T	T-1	ä										
Südseite ...	16	11	3	15	9	5	5	2	—	1	—	—	—	10,5	7,5	3,2	8,2
Mitte	10	12	8	15	15	7	10	5	2	2	2	0	3	7,9	9,1	5,6	7,7
Nordseite ..	12	10	7	10	3	5	10	6	4	1	1	—	—	8,3	5,5	6,0	6,7
zusammen .	13	11	6	13	9	6	9	4	2	2	1	0	3	8,8	7,4	5,2	7,5

in dem Material war von Vögeln verursacht. Die Verteilung des Frasses, verglichen mit der Verteilung aller S, deutet darauf hin, dass Rüpchen nach den Zweigspitzen zu gewandert waren. Am äussersten Triebabschnitt T (1961) war der grösste Anteil von befallenen Kurztrieben und von befallenen Nadeln sowie die grösste Dichte der Puppensäckchen. Bezogen auf die vorgefundenen Puppensäckchen hatte eine Raupe im Durchschnitt 81 Nadeln miniert. Dies entspricht ungefähr den Nadeln von 2 Kurztrieben, so dass in diesem Fall durchschnittlich 0,5 C/K ausgereicht hätten, um alle Nadeln zu minieren. Mitte Juli wurden in einer entsprechenden Probe die minierten Nadeln erneut ausgezählt. Ausgehend von der Populationsdichte lebender Tiere zur Zeit der Verpuppung ergab sich ein Wert von 86 Nadeln mit Minen/C, bezogen auf die noch vorhandenen Puppensäckchen 104 Nadeln mit Minen/C. Bei 104 Minen/C hätte eine mittlere Befallsdichte von etwa 0,4 C/K zum Minieren aller Nadeln ausgereicht. Der entsprechende Wert im vorhergegangenen Frühjahr betrug 0,7 C/K, er wurde allerdings erst Anfang September bestimmt und ist deshalb unsicherer.

Meist ist nur ein Teil der ausgewachsenen Nadel von *C. laricella* ausgehöhlt. Deshalb lässt sich höchstens zu einem bestimmten Zeitpunkt im Frühjahr von Kahlfrass sprechen. Okulare Schätzung des prozentualen Verlustes an Nadelmasse ist nicht nur subjektiv, sondern in der Grössenordnung auch von dem Zeitpunkt der Schätzung abhängig. Andererseits ist es ein schnelles Verfahren, das die Beurteilung eines grösseren Materials zulässt und interessante Vergleiche ermöglicht.

Im Frühjahr 1964 wurde für den Probestand Bogesund der prozentuale Verlust der Nadelmasse von 2 Personen gemeinsam geschätzt. Die Probe wurde nach Triebabschnitten, Höhe der Zweige am Baum und Bestandesteilen aufgeteilt. Die Ergebnisse gehen aus Tab. 28

Tab. 29. Verlust an Nadelmasse (% V), Dichte der vorgefundenen Puppensäckchen (C/K) und Kahlfrassdichte (C/K · V, Schätzung der für Kahlfrass erforderlichen Dichte).

Bogesund 26.V.64. Nähere Erklärung im Text.

	Triebabschnitt			Höhe					Bestandesteil			zus.
	T	T-1	ä	2 m	3 m	4 m	5 m	6 m	Süd-seite	Mitte	Nord-seite	
% V.....	8,8	7,4	5,2	9,7	10,1	5,8	1,5	3,0	8,2	7,7	6,5	7,5
C/K.....	0,16	0,08	0,05	0,11	0,11	0,13	0,06	0,10	0,12	0,12	0,09	0,106
C/K · V ...	1,8	1,1	1,0	1,1	1,1	2,2	4,0	3,2	1,4	1,5	1,3	1,41

hervor (für Befallsdichten vergl. Tab. 22). Der Nadelverlust war praktisch durchgehend an den jüngsten Triebabschnitten am stärksten und in der oberen Krone geringer als unten. Wesentliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Teilen des Bestandes traten nicht zutage. Da der Frass an der Spitze der Zweige am stärksten ist und bei einigen Zweigen der jüngste Abschnitt T fehlte, wird in einigen Fällen etwas schwächerer Befall der Zweigspitze vorgetäuscht als tatsächlich der Fall war (z. B. Mitte: 2 m, zus.).

An der Probe zeigt sich aber noch eine andere interessante Eigenschaft des Frasses: Das Verhältnis von Befallsdichte (der Puppensäckchen) zu prozentualen Nadelmasseverlust nimmt in grösserer Höhe stark zu. Dies Verhältnis kann auch ausgedrückt werden als die Anzahl von Tieren pro Kurztrieb, die vorhanden sein müssten, um vollständige Entnadelung zu bewirken (C/K · Nadelverlust V, Kahlfrassdichte). Die absoluten Werte entsprechen, hauptsächlich wegen des Zuwachses an Nadelmasse und der Möglichkeit von Schätzungsfehlern, vielleicht nicht den wirklichen Verhältnissen, aber sie eignen sich gut zu Vergleichen.

Aus Tab. 29 ist ersichtlich, dass die Unterschiede in der Kahlfrassdichte (C/K · V) zwischen den einzelnen Triebabschnitten und zwischen den verschiedenen Bestandesteilen gering sind. Dagegen unterscheiden sich die Kronenregionen wesentlich voneinander. Die Werte für 2 und 3 m Höhe sind gleich, der Wert für 4 m ist doppelt so gross und der Wert für 5 m beträgt gar das 4fache. Der Wert für 6 m ist ebenfalls auffallend höher, aber wegen der geringen Anzahl von Zweigen unsicherer. Nach diesen Werten zu urteilen wären also in der oberen Kronenregion mehr als doppelt so viel Tiere erforderlich gewesen, um denselben prozentualen Verlust an Nadelmasse zu bewirken wie unten.

Für das beobachtete Phänomen kann es verschiedene Gründe geben: 1. Verpuppungsreife Raupen sind aufwärts gewandert und haben sich dort, ohne zu fressen, angesponnen. 2. In der unteren Kronenregion

sind Tiere nach Beendigung des Frasses verschwunden, z. B. durch Abwandern oder durch Vogelfrass. 3. Der von jeder Raupe verursachte, prozentuale Nadelverlust ist oben geringer. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass die Punkte 1 und 2 allein oder zusammen zur Erklärung ausreichen. Wanderungen in solchem Umfang sind, besonders bei mittlerer Populationsdichte, nicht beobachtet worden. Eine bevorzugte Dezimierung der Puppensäckchen in der unteren Kronenregion durch Vögel ist mir nicht bekannt. Wenn jede Raupe oben relativ weniger Nadelmasse verzehrt, so kann das darauf beruhen, dass die Tiere absolut weniger fressen, dass die Nadelmasse in der Bezugseinheit (K) grösser ist oder dass die Nadeln spät in der Frasszeit bzw. danach mehr wachsen als in der unteren Krone (vergl. VITÉ 1954).

Der geringere Frass in der oberen Krone muss im vorliegenden Fall also sowohl durch die geringere Befallsdichte als auch durch den geringeren, von einem Tier verursachten prozentualen Verlust an Nadelmasse erklärt werden. Es ist wahrscheinlich, dass solche Unterschiede in der Kahlfrassdichte allgemeiner auftreten, und wahrscheinlich werden auch verschiedene Lärchenarten und Wachstumstypen unterschiedliche Verhältnisse aufweisen.

SCHWENKE (1958) schätzte den Chlorophyllverlust und setzte ihn in Beziehung zu der Dichte der Puppensäckchen. Beim Vergleich verschiedener Standorte fand er Unterschiede im Grad des Chlorophyllverlustes, die mit der Befallsdichte zusammenhingen. Die Kahlfrassdichte (umgerechnet nach SCHWENKES Werten) war für Standort mit schwachem Befall 2,0, mit mittlerem Befall 1,0, mit starkem Befall 0,7. Nach einem beschriebenen Beispiel zu urteilen, waren die Schätzungen recht unsicher. Deshalb kann man leider keine weiteren Schlüsse aus den Werten ziehen.

Kritische Zahl und Prognose

Als kritische Zahl pflegt man die Anzahl gesunder Schädlinge zu bezeichnen, die schwere Schädigungen des Bestandes erwarten lässt (s. SCHWERDTFEGGER 1934). Sie ist also ein Hilfsmittel für die Prognose. Eine genaue Prognose ist bei *Coleophora laricella* sehr schwierig, vor allem wegen der Variationen der Sterblichkeit. Hinzu kommt, dass der absichtlich als Kahlfrassdichte bezeichnete Wert innerhalb weiter Grenzen variieren kann, entsprechend muss es sich auch mit einer kritischen Zahl verhalten. Werte für Kahlfrassdichten bzw. sehr starken Befall, die nach der Methode ihrer Bestimmung als sicherer angesehen werden dürfen, wurden zu Ende der Frassperiode ermittelt. Sie können dann nicht mehr zur Prognose verwandt werden.

Die Kahlfrassdichte in der besprochenen Probe wurde an Puppensäckchen bestimmt. Wären stattdessen alle zu demselben Zeitpunkt noch vorgefundenen Säckchen, also auch die restlichen Wintersäckchen, verwendet worden, so hätte sich ungefähr der doppelte Wert ergeben (2,6 statt 1,4) und bei Verwendung der Populationsdichte lebender Tiere von der entsprechenden Probe im Winter (Bogesund 24. I. 64.) würde man eine Kahlfrassdichte von 3,4 berechnen. Ähnlich ist es mit dem Beispiel der minierten Nadeln: Die zum Minieren aller Nadeln im Frühjahr erforderliche Populationsdichte wird berechnet mit 0,5 C/K (Puppensäckchen) bzw. 2,2 C/K (alle S, Djurgården 8. VI. 62.) oder nach den lebenden Tieren einer Probe aus dem Winter (19. I. 62.) mit 3,1 C/K.

Da die Sterblichkeit nicht genau vorhergesagt werden kann (s. Kapitel 8), sollte eine kritische Zahl am besten für den Beginn des Frühjahrsfrasses oder kurz vorher bestimmt werden. Auch dann wird sie noch ungenau. Eine Prognose zu so spätem Zeitpunkt stellt hohe Anforderungen an die Bereitschaft des Forstschutzes. Deshalb empfiehlt sich eine vorläufige Bestimmung der Befallsdichte frühzeitig im Winter.

JUNG (1942) kommt, teilweise auf Grund von Laboratoriumsversuchen, zu dem Schluss, dass eine Raupe „unter Einrechnung des Verschwendungsfaktors“ in ihrem Leben etwa ein halbes Nadelbüschel verbraucht. Die von BURST & EWALD (1955) angegebene kritische Zahl von 2 C/K scheint auf dieser Mitteilung zu basieren, sie korrigierten sie 1959 auf 1,5 C/K für Winterpopulationen. Meine Berechnungen auf Grund der Dichte von Puppensäckchen führten für den Frühjahrsfrass in die Größenordnung von 0,5 C/K, und auch die Skala für die Stärke des Frasses verzeichnet für sehr starken Frass Werte von 0,5 C/K und mehr. WEBB (1953) gibt einen Durchschnittswert von 0,4 C/K an. Die Kahlfrassdichte für den unteren Kronenraum lag mit 1,1 höher. Diese Werte bezeichnen Populationsdichten „post factum“, da sie im Zusammenhang mit bzw. nach dem Frass bestimmt wurden.

Findet man zu Ende der Überwinterung oder zu Beginn des Frühjahrsfrasses einen Wert von 0,5 leb. C/K oder mehr, so muss man mit der Möglichkeit starker Entnadelung rechnen. Ob starker Frass eintritt, hängt von der Sterblichkeit der Tiere und der Nadelmasse der Bäume ab. Nach meiner Ansicht ist dies die brauchbarste Zahl für eine Prognose. Bei vorläufigen Bestimmungen der Befallsdichte im Winter darf man eine gewisse Sterblichkeit annehmen und deshalb die Grenze etwas höher setzen. Es muss aber dringend von Bekämpfungsmassnahmen abgeraten werden, die sich allein auf Herbst- oder Winterprognosen gründen.

Die Folgen des Frasses

Bei der Definition der kritischen Zahl wurde von schweren Schädigungen des Bestandes gesprochen. Dies ist ein recht subjektiver Begriff, da Schädigungen unterschiedlich beurteilt werden können. Die Schäden und Verluste, die *Coleophora laricella* verursacht, lassen sich nur schwer objektiv erfassen.

Eine wichtige Folge des Raupenfrasses sind Zuwachsverluste. Im Matrikel des Forstinstituts in Stockholm (s. SAMZELIUS 1915) wird für die Periode 1827—1863 mitgeteilt, dass in Pflanzungen exotischer Bäume auf Djurgården die Lärchen weggeschlagen werden mussten, weil ihr Zuwachs auf Grund von Miniermottenbefall stagnierte. BODEN (1902) schätzte die Gesamtwuchsschädigung bei Kahlfrass an Hand des Benadelungsverlustes auf rund 25 %. Nach GRAHAM (1931) stand in Versuchen mit Entnadelung von *Larix laricina* Ende Juni—Anfang Juli der Zuwachsverlust in direktem Verhältnis zum Grade der Entnadelung. BECKING (1952) fand Zuwachsverluste durch Frass von *Coleophora*, indem er zwei Wachstumsperioden verglich. Der Verlust an Dickenzuwachs (47 %) war grösser als der Verlust an Höhenzuwachs (33 %). Er erklärt dies dadurch, dass schon bis Ende Mai 50 % des Dickenzuwachses erreicht werden können, während die Hälfte des Höhenzuwachses erst wesentlich später erreicht wird. Den Verlust an Massenzuwachs (m^3/ha) berechnete er mit 58 %. SCHWERDTFEGER & SCHNEIDER (1957) bestimmten den Zuwachsverlust in einem Bestand, indem sie die Hälfte der Fläche durch Bestäubung mit E 605 im September zweier aufeinanderfolgender Jahre vor Frass schützten und den Zuwachs auf dieser Fläche mit dem Zuwachs ungeschützter Bäume verglichen. Sie fanden an befressenen Bäumen im Durchschnitt kürzere Langtriebe (75 % der Länge an unbefressenen Bäumen) und eine Reduktion des Dickenzuwachses als Folge des Frasses um ein Drittel oder die Hälfte. Diese Reduktion entsprach der — im Herbst nach dem Frass festgestellten — Reduktion der Nadelmasse. Eine Reduktion des Dickenzuwachses um 50 % durch Insektenbefall erscheint auch nach den Untersuchungen von EKLUND (1964) an Kiefern mit Frass von *Diprion sertifer* GEOFFR. als durchaus möglich. EWALD & BURST (1959) untersuchten den Höhenzuwachs und verglichen befressene Lärchen mit Bäumen, die sie vier Jahre lang durch Spritzen vor Frass geschützt hatten. Unterschiede zeigten sich besonders in 2 Jahren mit stärkerem *Coleophora*-Auftreten, und in den 4 Jahren war der Zuwachs der (15 Jahre alten) befressenen Bäume 50 cm oder 17 % geringer als der Höhenzuwachs der Vergleichsbäume. WEBB (1953) demonstrierte eine starke Korrelation zwischen Längenwachs-

tum der Zweige und Dickenzuwachs, beide wurden in verschiedenen Beständen durch *Coleophora*-Frass wesentlich beeinflusst. Es ist anzunehmen, dass verminderte Jahresringbreiten, wie sie von MOTT e. a. (1957) nach Frass von *Pristiphora erichsoni* festgestellt wurden, auch von *C. laricella* verursacht werden.

Die Nadelmasse wird nicht nur durch den Frass direkt reduziert, sondern auch von vermindertem Wachstum betroffen. SCHWERDTFEGER & SCHNEIDER (1957) stellten eine um etwa 40 % geringere Länge der Langtriebnadeln an den befressenen Bäumen fest. In GRAHAM'S Versuchen (1931) unterschieden sich die Gruppen mit unterschiedlichem Grad künstlicher Entnadelung im Gewicht der Nadeln pro Kurztrieb, auch beobachtete er kleinere Nadeln an Zweigen, die im Jahre vorher von *Pristiphora erichsoni* HTG. entnaddelt worden waren. JUNG (1942) führt sowohl das Krüppeln von Nadeln als auch das Absterben von Kurztrieben auf Miniermottenfrass zurück. Das Absterben von Kurztrieben kann allerdings auch andere Gründe haben (s. EIDMANN 1957). Ich habe gelegentlich auch beobachtet, dass geschädigte Nadeln empfindlicher für Spätfrost sind und im Herbst früher abfallen können als ungeschädigte.

Andere Folgen des Frasses, über die in der Literatur berichtet wird, sind: vermehrte Bildung männlicher Blüten (MARTI 1880, JUNG 1942), Saftausfluss aus Abbruchstellen von Ästen am unteren Teil von Stämmen (MARTI 1880), verspätete Nadelentwicklung (RATZEBURG 1868, JUNG 1942) und erhöhte Anfälligkeit für sekundäre Insekten und Krankheiten (z. B. Lärchenkrebs). Viele Autoren (u. a. LOOS 1891, EWALD & BURST 1959) weisen auf die schädlichen Folgen einer allgemeinen Konditionsverschlechterung nach *Coleophora*-Frass hin. Einen besonderen Aspekt gab BORGGREVE (1889) dem Frass, indem er ihn in Verbindung mit dem Wasserhaushalt der Bäume für die sogenannte „Lärchenkrankheit“ verantwortlich machte. Verringerte Assimilation soll bei befressenen Lärchen zu geringerem Zuwachs der Wurzeloberfläche führen und damit zu geringerem Vermögen, Wasser aufzunehmen. Auf diese Weise kommt es bei Trockenheit zu Transpirationsdefiziten, Zweigspitzen sterben ab, und „je nach der häufigeren Wiederkehr starker Mottenjahre und dürrer Vorsommerperioden wird die Krankheit zeitlich mehr oder weniger akut auftreten.“ Auch VITĚ (1954) gibt an, dass *Coleophora*-Frass und trockenes Frühjahr zusammen zum Vertrocknen einzelner Kurztriebe und Zweige führen können, wenn es nicht zu einer „echten Regeneration“ kommt. Die partielle physiologische Schwächung durch den Frass soll zu einer Disposition für Spätfrostschäden führen.

Das Absterben von Lärchen als Folge des Miniermottenfrasses wird von verschiedenen Autoren angenommen. KAISER (1859) hielt schon einmaligen Befall für ausreichend, LOOS (1891) machte für massenhaftes Absterben von Lärchen hauptsächlich *Coleophora* verantwortlich. Nach anderen wie BLUM (1816), COAZ (1880), APFELBECK (1892), HARRISON (1913), PEIRSON (1927), SCHAFFNER (1937) und FRANSEN (1948) kann mehrere Jahre nacheinander wiederholter Kahlfrass zum Tod von Bäumen führen. VOÛTE & TER PELKWIJK (1948) halten für wahrscheinlich, dass *C. laricella* zusammen mit anderen Insekten Lärchen töten kann. Es kommt natürlich darauf an, welche die anderen Arten sind.

BODEN (1902) kam auf Grund von Schätzungen des Verlustes an Nadelmasse zu dem Schluss, dass die Schäden oft überschätzt werden und das Kümern von Pflanzen nicht auf die Miniermotte zurückzuführen ist. Auch FRÖMBLING (1902) hält eine Bedrohung des Lebens der Bäume für weniger wahrscheinlich. In den Entnadelungsversuchen von GRAHAM (1931) starben Lärchen erst nach 3 oder mehr aufeinanderfolgenden Jahren völliger Entnadelung, während 75 % Entnadelung keine Bäume tötete. Ebenso wie WEBB (1953) bin ich der Ansicht, dass *C. laricella* allein nur in Ausnahmefällen und wohl nur nach mehrjährigem, sehr starkem Befall gesunde Bäume abtöten kann. Ich habe dergleichen nie beobachtet. Kommen andere Ursachen hinzu, so kann die Lärchenminiermotte wohl zum Tod von Bäumen beitragen.

An Bäumen mit schlechtem Zuwachs treten stärkere Schäden auf (s. LOOS 1891, BODEN 1902), was u. a. mit einer geringeren Nadelmasse zusammenhängt (s. VITÉ 1954). Auch zwischen verschiedenen Lärchenarten bestehen ja Unterschiede in der Nadelmasse (vergl. JUNG 1942, SCHWENKE 1958) und im Wachstum (VITÉ 1954). Es ist daher wahrscheinlich, dass sich der *Coleophora*-Frass bei verschiedenen Arten unterschiedlich auswirkt.

Kapitel 6. Gegenmassnahmen

Die Massnahmen, die man gegen einen Schädling ergreift, sollen in einem angemessenen Verhältnis zu seiner Schädlichkeit stehen. Bei geringem oder unbedeutendem Schaden lohnt sich ein grosser Aufwand nicht. Der Frass von *Coleophora laricella* verursacht Zuwachsverluste und Schäden, die sich nicht in Zahlen ausdrücken lassen. Ausser waldbaulichen Rücksichten können beispielsweise auch ästhetische Gesichtspunkte eine Rolle spielen. Die Gegenmassnahmen müssen den jeweiligen Verhältnissen angepasst werden.

Vorbeugende Massnahmen und biologische Bekämpfung

Jeder Forstmann ist bestrebt, kräftige und gesunde Bäume zu erziehen. Dies braucht deshalb nicht besonders empfohlen zu werden. Es wurde schon im Zusammenhang mit dem Befall und dem Schaden darauf hingewiesen, dass sich der Frass an schwächeren Lärchen stärker auswirken kann.

Es gibt Anzeichen dafür, dass Lärchen u. U. an bestimmten Standorten, in bestimmten Bestandestypen und in gemischten Beständen weniger geschädigt werden. So lange dies jedoch nicht eindeutig feststeht und die wirtschaftlichen Folgerungen daraus geprüft sind, entscheiden allein waldbauliche und betriebswirtschaftliche Gesichtspunkte über den Anbau. Deshalb kann ich mich auch, zumindest für schwedische Verhältnisse, nicht generell dem Rat von EWALD & BURST (1959) anschliessen, Lärchen horstweise zwischen anderen Baumarten an windausgesetzten Standorten anzubauen.

An Hauungsabfall und nadellosen Stämmen gehen praktisch alle *C. laricella* zu Grunde, sofern sie sich nicht am Ende der Raupenentwicklung, im Puppen- oder Imaginalstadium befinden. Dies gibt die Möglichkeit, die Populationsdichte in einem Bestand kräftig zu reduzieren, indem man den Einschlag oder das Aufasten (vergl. BORGMANN 1892) von Lärchen auf die Zeit zwischen Ende Juli und etwa Anfang April (in Mitteleuropa früher) verlegt.

Man kann die natürlichen Feinde eines Schädlings entweder auf dem Wege allgemeiner, forstlicher und biologischer Massnahmen fördern oder durch die gerichteten Methoden biologischer Bekämpfung. Die wichtigsten natürlichen Feinde der Lärchenminiermotte in Schwe-

den sind pathogene Pilze, tierische Parasiten und Räuber, besonders Vögel.

Pathogene Pilze können hohe Sterblichkeit verursachen. Sie sind jedoch in hohem Grade von der Feuchtigkeit und Temperatur abhängig und haben deshalb nur eine begrenzte Wirksamkeit. Ihre spezifischen Anforderungen an die Umwelt erschweren es ausserordentlich, sie in grösserem Umfang zu fördern. Wahrscheinlich trägt höhere Luftfeuchtigkeit an bestimmten Standorten und in dichten Beständen zum Ausbruch von Pilzkrankheiten bei. Andere pathogene Mikroorganismen wie Viren, Bakterien und Protozoen sind bei *C. laricella* nicht gefunden worden. Aussichten auf Erfolg hat die Bekämpfung mit *Bacillus thuringiensis* BERLINER im Frühjahr, doch ist ein Nachwirken der Behandlung durch sekundäre Ausbreitung des Organismus kaum zu erwarten (s. CAMERON 1963).

Die Parasitierung ist normalerweise gering. MALENOTTI (1924) versuchte in Beständen mit starkem *Coleophora*-Befall, die Parasitenfauna anzureichern, hält aber selbst diese Methode für ziemlich aussichtslos. In Nordamerika hatte man gewisse Erfolge mit dem Aussetzen importierter Parasiten der Lärchenminiermotte (s. GRAHAM 1958). In Schweden gibt es eine Anzahl einheimischer Parasiten, die auch in gewissen Fällen hohe Sterblichkeit verursachen. Es ist daher fraglich, ob die Einfuhr von Parasiten zu einem höheren Niveau der Abtötung führen kann. TURNBULL & CHANT (1961) überprüften alle bisher in Kanada ausgeführten Versuche zur biologischen Bekämpfung und warnten ausdrücklich vor der unbedachten Einfuhr natürlicher Feinde von Schädlingen, da sich einmal begangene Fehler nur sehr schwer oder nicht reparieren lassen. Wahrscheinlich haben die Parasiten in gemischten Beständen mit einer reichen Flora die besten Möglichkeiten der Vermehrung (Kapitel 7).

Eine Förderung der Ameisen (*Formica*-Arten) oder der Spinnen (HARRISON 1913) zur Unterdrückung der Lärchenminiermotte halte ich für aussichtslos. Dagegen sind alle Massnahmen empfehlenswert, die der Bereicherung der Vogelfauna dienen. Die Vögel dezimieren die Lärchenminiermotten in variierendem Grad und haben oft einen wesentlichen Anteil an der Sterblichkeit.

Übersicht über die Bekämpfungsmethoden

Die besprochenen vorbeugenden Massnahmen und Möglichkeiten der biologischen Bekämpfung können zur Reduktion der Populationsdichte beitragen. Mit Ausnahme der biologischen Bekämpfung mit *Bacillus thuringiensis* verhindern sie jedoch nicht, dass es gelegentlich

zu starkem *Coleophora*-Frass kommt. Man hat daher schon lange nach anderen wirksamen Mitteln der Bekämpfung gesucht. Von älteren Arbeiten sollen hier nur einige genannt werden, da die meisten durch die jüngste Entwicklung überholt sind.

Alle Methoden der mechanischen Zerstörung oder Entfernung der Tiere (z. B. BECHSTEIN 1816, LOOS 1892, SCHEIDTER 1916, MUNRO 1919) sind praktisch undurchführbar, soweit die Tiere nicht im Zusammenhang mit normalen forstlichen Massnahmen entfernt werden (s. S. 90). REISSIG (1869) hatte keinen Erfolg mit Leuchtfeuern, die BECHSTEIN (1816) empfohlen hatte. Während Spritzen mit Bleiarsenat unbefriedigende Ergebnisse brachte (HERRICK 1912), hatte Spritzen mit Schwefelkalk verschiedentlich guten Erfolg (HERRICK 1912, TRÄGÅRDH 1915, BRITTON 1924). KELSALL e. a. (1926) spritzten und stäubten Derris mit gewissem Erfolg, HAMILTON (1937) hatte befriedigende Ergebnisse nach Spritzen mit Derris oder Cubé-Staub in Wasser.

MALENOTTI (1935) spritzte erfolgreich im Winter mit einer Emulsion auf Karbolineum-Grundlage, während FRANSEN (1948) Winterspritzung mit Karbolineum wertlos fand. Er erprobte verschiedene Mittel, unter denen sich Dinitrokresol (DNC) in verschiedener Form bei der Behandlung der Bäume im Winter besonders bewährte. Auch BURST & EWALD (1955) verwendeten mehrere Mittel gegen verschiedene Entwicklungsstadien und fanden die Winterspritzung mit DNC so befriedigend, dass sie sich ihrer in mehrjährigen Versuchen bedienten (EWALD & BURST 1959). Durch Behandlung von Lärchen im Oktober mit DNC erreichten sie verfrühten Nadelfall und damit hohe Sterblichkeit der Raupen, die noch nicht ihre Überwinterungsstellen aufgesucht hatten.

Die neuen synthetischen Insektizide und verbesserte Applikationsmethoden ermöglichen es, das Insekt praktisch zu jeder Jahreszeit zu bekämpfen. Die Wirkstoffe, über deren Verwendung in der Literatur berichtet wird, gehören fast ausschliesslich den chlorierten Kohlenwasserstoffen und den organischen Phosphorverbindungen an.

DDT und Hexachlorcyclohexan (HCH): In Laboratoriumsversuchen erschien DDT als aussichtsreich, HCH als weniger geeignet (FRANSEN 1948). BURST & EWALD (1955) verwendeten erfolgreich HCH als Emulsion und als Rauch gegen fressende Raupen im Frühjahr, eine Spritzbrühe mit DDT-HCH-Gemisch brachte ebenfalls gute Ergebnisse. Auch THALENHORST (1953) verwendete im Frühjahr kombinierte DDT-HCH-Präparate, und zwar als Staub und als Nebel. v. SCHELLER (1957) hatte unbefriedigende Ergebnisse beim Nebeln von HCH im Juni gegen *C. laricella* und den Lärchenthrips *Taeniothrips laricivorus*

KRAT, BURST & EWALD (1955) bekämpften diese beiden Schädlinge im Juni mit HCH in der Form von Nebel, Rauch und Emulsion.

Organische Phosphorverbindungen: Diese Verbindungen zeichnen sich oft durch eine gute Tiefenwirkung oder durch systemische (innertherapeutische) Wirkung aus. THALENHORST (1953) empfahl die Bekämpfung im Sommer und Herbst auf Grund von guten Erfahrungen mit E-605-Staub (Parathion). Auch SCHWERDTFEGER & SCHNEIDER (1957) und v. SCHELLER (1957) hatten gute Ergebnisse mit E-605-Staub im Herbst. SCHINDLER (1965) verglich in Versuchen und praktischer Anwendung mehrere Bekämpfungsmethoden. Er fand organische Phosphorpräparate (E 605, Dimethoat, Diazinon) am besten für die Bekämpfung sowohl im Spätsommer als auch im Frühjahr geeignet. BURST & EWALD (1955) erprobten eine Emulsion von Malathion zur gleichzeitigen Bekämpfung von Miniermotte und Lärchenthrips. WACHTENDORF (1955) machte auf den Vorteil des Spritzens gegenüber dem Stäuben bei innertherapeutischen Präparaten aufmerksam. Er hatte mit Systox, Metasystox und anderen Präparaten sowohl im Frühjahr als auch im Herbst gute Erfolge. VITÉ (1955, 1957) beschäftigte sich eingehend mit der Verwendung systemischer Insektizide gegen *C. laricella* und *T. laricivorus*. Er führte den Stämmen durch Bandagen, Patronen- oder Messerimpfung Systox und besonders Metasystox zu und erreichte damit befriedigende Abtötung der Schädlinge in den Kronen. Gewisse Ergebnisse wird wahrscheinlich auch ein Bespritzen des Stammes mit Metasystox und ähnlichen Mitteln in hoher Konzentration haben; dies Verfahren war zur Bekämpfung von *T. laricivorus* und *Argyresthia laevigatella* H.S. gut geeignet (VITÉ 1961, ZEMP 1962, EIDMANN 1963).

Eigene Versuche

Im Vorfrühling und Frühjahr 1958 führte ich einige Bekämpfungsversuche aus, um Massnahmen gegen *C. laricella* in jüngeren Beständen praktisch zu erproben. Dazu wurde ein motorgetriebenes Rückenaggregat (Typ Fontan) verwendet, das die Flüssigkeit mit einer mittleren Tröpfchengrösse von rund 100 μ aussprüht und Höhen von etwa 8—10 m erreicht (vergl. SCHINDLER, DIEKERT & SCHNEIDER 1958). Die behandelten Lärchen waren rund 4—8 m hoch.

Mitte April, vor dem Ausschlagen der Lärchen und dem Erwachen der Räumchen aus der Winterruhe, wurden Teile von 2 Beständen mit einem Präparat besprüht, das die insektiziden Wirkstoffe Dieldrin und Lindan enthielt und mit Dieselöl verdünnt war. Die gesamte Wirkstoffkonzentration in der Sprühflüssigkeit betrug rund 1 %. Die-

ser Präparattyp wurde gewählt, um ein gutes Netz- und Eindringungsvermögen und gute Dauerwirkung zu erreichen. Die Sprühflüssigkeit war wesentlich billiger als DNC. Es wurden etwa 60 l/ha Sprühflüssigkeit verbraucht. Die behandelte Fläche war zusammen 1,2 ha gross.

Zur Erfolgskontrolle wurde die Befallsdichte im Bestand vor und nach der Behandlung festgestellt und mit unbehandelten Bestandesteilen verglichen. Ausserdem wurde im Laboratorium die Anzahl lebender Tiere in Proben bestimmt, die jeweils vor und nach der Behandlung entnommen worden waren. An unbehandelten Zweigen erwachten im Laboratorium 23 % der Tiere, an den nach der Behandlung entnommenen Zweigen erwachte keine Raupe. Der Vergleich im Mai ergab für die nicht behandelten Teile der Bestände eine ungefähr zehnfache Dichte lebender Raupen gegenüber den behandelten Bestandesteilen, also eine Sterblichkeit von 90 %. An den Bestandserändern, die der Sprühflüssigkeit am besten zugänglich waren, war der Erfolg nahezu 100 %. Die durchschnittliche Dichte der überlebenden Tiere betrug in beiden behandelten Beständen weniger als 0,03 C/K und war damit auf ein harmloses Niveau herabgedrückt. Wuchshemmungen oder Schäden entstanden nur selten an stark direkt besprühten letztjährigen Triebabschnitten (T) und waren ohne praktische Bedeutung.

Im folgenden Winter wurde die Befallsdichte des einen behandelten Bestandesteils mit der Dichte der Tiere in einem benachbarten, unbehandelten Bestandesteil verglichen. Die behandelten Bäume wiesen eine Dichte von 0,22 C/K auf, die unbehandelten Bäume 0,48 C/K. Dieser Unterschied mag zwar mit der Bekämpfung zusammenhängen, doch war die Befallsdichte auch an den behandelten Bäumen schon wieder relativ hoch. Man hat schon früher darauf hingewiesen, dass eine Bekämpfung der Lärchenminiermotte nachhaltigen Erfolg nur haben kann, wenn grössere Gebiete zusammenhängend behandelt werden, damit der Überflug von Motten unterdrückt wird. Aus den Untersuchungen über die Populationsdynamik (s. Abb. 30, 1959—60) geht allerdings hervor, dass eine Vermehrung der Tiere in einem Sommer auf das 15-fache durchaus vorkommt. Die Nachhaltigkeit einer chemischen Bekämpfung ist damit zumindest fraglich.

Ein weiterer Bekämpfungsversuch Mitte Mai richtete sich gegen die erwachten, fressenden Raupen. Dazu wurde Thiodan in 0,5 %-iger Wasseremulsion auf 0,3 ha gesprüht. Der Verbrauch entsprach 65 l/ha. Die Untersuchung von Zweigproben im Laboratorium ergab 1 % überlebende Räumchen. Im Juni, als die Tiere sich verpuppt hatten, wurden erneut Zweige entnommen. Es kam nur sehr geringer Frass vor.

Die Dichte der Puppensäckchen betrug am Bestandesrand 0,003 C/K und machte 1 % bis höchstens 3 % der Tiere aus, die zur Zeit der Bekämpfung gelebt hatten.

Beide Bekämpfungsversuche hatten also guten Erfolg mit Abtötung von 90 % der Schädlinge und mehr. Auch eine Behandlung von Lärchen zu Beginn des Nadelaustriebs Ende April mit einer 0,5 %-igen wässrigen Lindan-Emulsion war sehr wirksam gegen *C. laricella*. Die Kosten der Bekämpfung setzen sich zusammen aus Kosten für Arbeit, Transporte, Präparat und Träger (z. B. Öl), Kraftstoff und Geräteabschreibung. Für Arbeitszeit einschliesslich Auf- und Abbau des Gerätes sowie Auffüllen darf man bei Einmannbetrieb mit 2—3 h/ha rechnen. Wenn man die stark variierenden Kosten für Transporte und Geräteabschreibung unberücksichtigt lässt, ergibt sich je nach Präparat und Verhältnissen ein Preis von etwa 30—75 skr/ha (vergl. SCHINDLER e. a. 1958: rund 24—48 skr/ha).

Beurteilung von Bekämpfungsmassnahmen

Nimmt man an, dass die Reduktion des Zuwachses durch Miniermottenfrass einen Wertverlust von 80 skr/ha verursachen kann (vergl. EIDMANN 1958), so kommt eine Bekämpfung mit Kosten in derselben Grössenordnung kaum in Frage. Ausserdem muss man die eventuelle Beeinträchtigung der übrigen Fauna durch das Gift berücksichtigen. Von den Insekten, die v. SCHELLER (1957) nach einer Herbstbekämpfung der Lärchenminiermotte unter den Bäumen tot auffing, waren allein 9 %, bei einem anderen Mittel mit geringerer Wirkung gar 40 % parasitische Hymenopteren. Eine chemische Bekämpfung kann also u. U. mehr schaden als nützen.

In Schweden ist es meiner Ansicht nach in der Regel nicht angezeigt, *C. laricella* mit Insektiziden zu bekämpfen. Ausser Zuwachsverlusten treten andere ernste Folgen des Frasses kaum in Erscheinung. Die Populationsdichte erreicht meist nur in einzelnen Jahren ein solches Niveau, dass es zu sehr starkem Frass kommt. Die Kosten der Bekämpfung können zwar niedrig gehalten werden, stehen aber oft nicht in einem besonders günstigen Verhältnis zu dem möglichen Gewinn. Die Begiftung grösserer Waldgebiete ist allgemein unerwünscht und sollte Fällen mit schweren Verlusten oder ernster Bedrohung der Bestände vorbehalten bleiben. Man behandelt in Schweden nur selten grössere Waldflächen mit Insektiziden (s. EIDMANN 1963).

Trotzdem kann man unter bestimmten Voraussetzungen eine Bekämpfung der Lärchenminiermotte erwägen. Beispielsweise lässt sich so eventuell ein Wuchsvorsprung der Lärchen in gemischten Bestän-

den sichern (THALENHORST 1953, EWALD & BURST 1959). Dabei erhebt sich die Frage, welches der günstigste Zeitpunkt und die geeignete Methode der Bekämpfung ist.

Einband- und Impfverfahren kommen schon wegen der hohen Kosten nur für einzelne Bäume oder Gruppen in Betracht. Zur Behandlung von Beständen ist das Sprühen im Frühjahr, wenn die Nadeln austreiben, am besten geeignet. Dies hat verschiedene Gründe:

Zur Bekämpfung der fliegenden Motten im Sommer muss man entweder sehr beständige Mittel mit recht hoher Initialwirkung verwenden oder die Behandlung wiederholen. Beides ist durchaus nicht erwünscht. Ausserdem ist man zeitlich sehr gebunden. Im Herbst kann man minierende Tiere ebenso wie frei wandernde Raupen (auch solche mit Säckchen) mit Mitteln abtöten, die wie E 605 in die Tiefe wirken. Die Kosten sind ziemlich hoch (THALENHORST 1953). Man hat recht viel Zeit zur Verfügung. Es ist dies aber eine Periode, in der sich noch keineswegs absehen lässt, wie hoch die Populationsdichte lebender Tiere nach dem Winter sein wird. Der Umfang von Pilzkrankheiten, Sterblichkeit durch Vögel oder Parasiten und anderen dezimierenden Einflüssen kann im Herbst noch nicht bestimmt werden. Erst gegen Ende der Überwinterung lässt sich einigermaßen vorhersagen, welcher Grad des Frasses durch die überlebenden Tiere zu erwarten ist. Die Bekämpfung der überwinterten Tiere hat zwar gegenüber der Befügung der wandernden Räumchen im Frühjahr den Vorteil, dass dafür längere Zeit zur Verfügung steht, doch sind die bisher erprobten Methoden teurer (Präparatkosten). Die physiologischen Experimente lassen es als wahrscheinlich erscheinen, dass überwinterte Raupen weniger empfindlich für Gifte sind als Tiere bei und nach dem Erwachen aus der Diapause.

Zur Frühjahrsbekämpfung der erwachten Räumchen eignen sich verschiedene Präparate. Sprühen ist dem Spritzen vorzuziehen. Mit Nebel erreicht man zwar grössere Höhen, aber das Nebeln ist ausserordentlich vom Wetter abhängig. Das Arbeiten mit Staub ist u. U. schwieriger als das Sprühen (vergl. THALENHORST 1953), auch wird das Gift dabei nicht so fein verteilt. Die erfolgreiche Bekämpfung ist eine Frage der Applikation ebenso wie des Insektizides und des Zeitpunktes.

Kapitel 7. Einflüsse der Umwelt auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit

Im Folgenden werden die Komponenten der Umwelt besprochen, die eine Bedeutung für die Fruchtbarkeit und Sterblichkeit von Individuen der Lärchenminiermotte haben. Ökologische Einflüsse auf Populationen werden in dem folgenden Kapitel 8 behandelt. Die Komponenten der Umwelt sind in abiotische und biotische Einflüsse unterteilt. Allerdings kann man nicht immer streng unterscheiden, ob bestimmte Wirkungen ihre eigentliche Ursache in der belebten oder der unbelebten Umwelt haben.

Abiotische Einflüsse

Temperatur

Im Abschnitt über die Verbreitung von *C. laricella* wurde darauf hingewiesen, dass vermutlich die Temperaturverhältnisse das Vorkommen der Art in Schweden begrenzen. Auf die Fruchtbarkeit kann die Temperatur insofern einwirken, als niedrige Temperaturen während der Schwärmzeit vermutlich die Aktivität und die Eiablage hemmen. Die Sterblichkeit durch niedrige oder hohe Temperaturen wurde nur an Raupen im Winter und im Frühjahr studiert.

Überwinternde Tiere ertragen tiefe Temperaturen gut. Auch in kalten Wintern mit Temperaturen gegen -30°C konnte ich nicht beobachten, dass Raupen erfroren. Laboratoriumsversuche mit tiefen Temperaturen ergaben, dass Raupen in Diapause zu Beginn des Winters rund -28°C nicht nur vorübergehend, sondern auch eine Woche lang ertragen. Nach zwei Wochen Tiefkühlen erwachten nur noch wenige Tiere aus der Diapause, nach 3 Wochen keine mehr. Erwachende Raupen können kurzen Aufenthalt in Minusgraden gut überleben. Um den Einfluss plötzlicher Kälte näher zu untersuchen, wurden Anfang März eingesammelte und bis zu Versuchsbeginn Anfang April kühl gehaltene Räumchen in verschiedenen Stadien des Erwachens niedrigen Temperaturen ausgesetzt. Sie wurden für einen Tag in ein Kühlfach gelegt, dessen Temperatur ständig zwischen -4 und -24°C fluktuierte und im Durchschnitt $-12,6^{\circ}\text{C}$ betrug. Die Raupen wurden in Thermostaten bei durchschnittlich $8,3^{\circ}$, $20,8^{\circ}$ und $25,2^{\circ}\text{C}$ gezüchtet. Die einzelnen Versuchsschalen mit Tieren kamen vor der Wärme-

zucht oder einen bzw. mehrere Tage nach Beginn der Wärmezucht für einen Tag in das Kühlfach und danach wieder in die Wärme (vergl. Tab. 46).

In allen drei Zuchttemperaturen begannen Raupen nach der Kältebehandlung zu wandern, gleichgültig, nach welcher Dauer der Wärmezucht die Tiere gekühlt worden waren. Die Summen der in den einzelnen Schalen gewanderten Raupen geben keinen Hinweis darauf, dass die Kältebehandlung in bestimmten Stadien des Erwachens schädlichen Effekt gehabt hätte. In den Zuchtschalen, die als Kontrolle nicht gekühlt worden waren, wanderten nicht deutlich mehr Tiere als in den gekühlten. Das Kühlen verhinderte also nicht das Erwachen von Raupen. Von den Tieren, die schon vor dem Kühlen gewandert waren, wurde nur ein Teil auch nachher wieder aktiv. Daraus lässt sich jedoch nicht ohne weiteres schliessen, dass aktive Räumchen Kälte schlechter vertragen als Tiere, die noch nicht gewandert sind, da die Versuchsanordnung dabei eine Rolle gespielt haben kann.

Wahrscheinlich können demnach *Coleophora*-Raupen während der Periode des Erwachens im Frühjahr vorübergehende Kälteeinbrüche gut ertragen. Aus der Diapause erwachte Raupen scheinen ebenfalls kurzfristiger Kälteeinwirkung gut zu widerstehen. Ende Februar wurden in Zuchtversuchen erwachte, wandernde Raupen aus 25° genommen und für 130 Minuten —6° ausgesetzt. Schon 5 Minuten nachdem sie wieder ins Laboratorium gebracht worden waren, begann ein grosser Teil der Raupen sich zu bewegen und zu wandern. 2 Tage nach dem Kühlen war in 25° die Hälfte der Tiere wieder aktiv geworden.

In den Zuchten überwinterner Tiere lag die obere Toleranzgrenze für konstante Temperaturen zwischen 32 und 35° C. Fast immer war der Anteil erwachender Tiere in 32° geringer als in niedrigeren Temperaturen, in 35° überlebten keine Raupen.

Feuchtigkeit

Die Feuchtigkeit beeinflusst die Tiere sowohl direkt als auch indirekt. Die indirekte Einwirkung hoher Feuchtigkeit auf die Raupen durch stärkeren Pilzbefall wird in einem anderen Abschnitt besprochen. In Zuchtversuchen mit konstanter Temperatur wurden in 100 % RF deutlich weniger Tiere aktiv als in rund 70 % RF und rund 50 % RF. In 100 % RF kam starke Verpilzung vor, in den Schalen mit geringerer Feuchtigkeit nicht. Die höhere Sterblichkeit in 100 % RF war deshalb vielleicht keine direkte Folge der hohen Feuchtigkeit, sondern eine indirekte durch Begünstigung der Pilze.

Niedrige Luftfeuchtigkeit wirkt sich vermutlich durch Austrock-

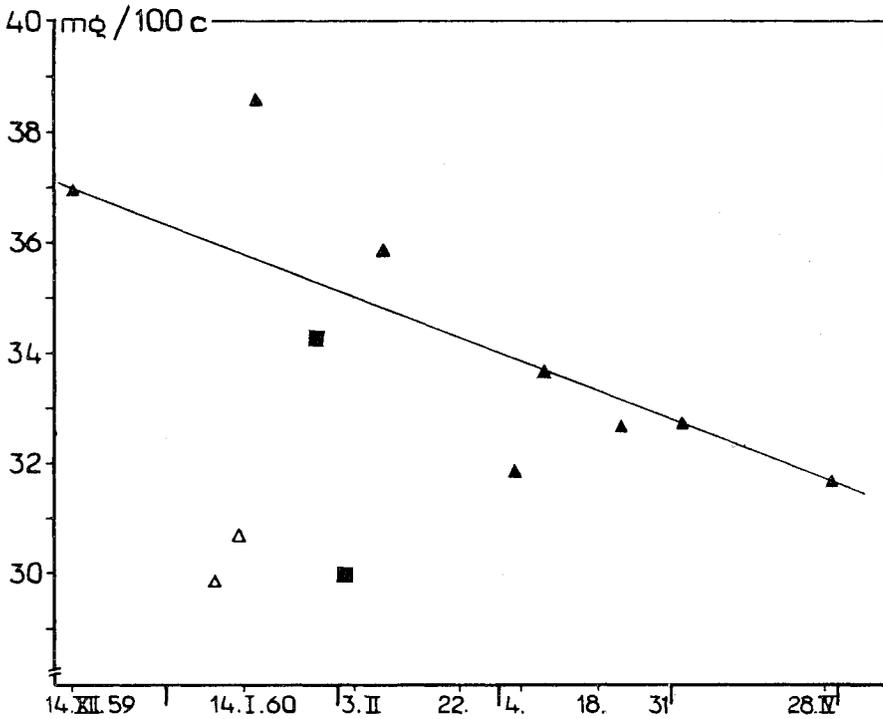


Abb. 27. Durchschnittsgewicht von überwinternden Raupen mit Säckchen, eingesammelt zu verschiedenen Zeitpunkten.

Material Stäket Winter 1959/60, Warburg-Versuche. \triangle : am 14.XII. eingesammelte, im Kühlschrank aufbewahrte Tiere. \blacksquare : am 14.I. eingesammelte, bei Minustemperaturen aufbewahrte Tiere.

nung auf die Tiere aus. Werden Raupen längere Zeit trocken gehalten, so verlieren sie Wasser und sterben schliesslich. In den Diapauseversuchen zeigte sich eine Tendenz zu fortschreitendem Gewichtsverlust mit fortschreitender Überwinterung. Der Gewichtsverlust war bei Tieren, die im Freien überwinternten, geringer als bei Raupen, die ohne besondere Feuchthaltung im Kühlschrank gelagert wurden (Abb. 27). Wahrscheinlich verlieren inaktive Raupen vorwiegend durch Wasserabgabe an Gewicht.

Mit der Dauer der kühlen Lagerung hängt auch eine Veränderung der Überlebensrate in den Zuchten zusammen. Es stellte sich nämlich eine Tendenz zu geringerem Anteil erwachender Raupen mit längerer Lagerung im Kühlschrank heraus (Tab. 30, 31 B). Die Vermutung liegt nahe, dass der Rückgang erwachender Tiere mit einer fortschreitenden Austrocknung zusammenhängt. Da der Wassergehalt der Tiere nicht bestimmt wurde, kann diese Vermutung noch nicht bestätigt werden.

Tab. 30. Prozentsatz gewanderte Raupen in einigen Zuchtversuchen mit überwinternden *C. laricella*.

Die Tiere wurden zu verschiedenen Zeitpunkten in Stäket eingesammelt und bis zum Versuchsbeginn im Kühlschrank gelagert.

Eingesammelt	Versuch 7.V.60.			Versuch 28.VI. 60.			Versuch 9.VIII.60.		
	11,3°	18,5°	25,6°	10,8°	18,4°	25,0°	11,2°	17,4°	25,0°
14.XII.59	—	14	—	—	—	—	—	—	—
14.I.60	8	20	16	—	—	—	—	—	—
22.II.60	60	39	40	34	32	16	14	7	2
18.III.60	50	53	63	49	54	40	—	—	—
28.IV.60	—	—	—	3	1	1	0	0	0
5.V.60	36	50	36	—	—	—	—	—	—

Die aktiven Raupen nehmen wasserreiche Nahrung auf. Es ist daher kaum möglich, die Wirkung der Feuchtigkeit ohne Beeinflussung anderer Faktoren zu studieren. In dem Versuch zur Säckchenbildung im Herbst erreichte an schnell trocknenden Zweigen nur ein wesentlich geringerer Teil der Raupen das Überwinterungsstadium als an langsam trocknenden Zweigen (s. Abb. 16). Da hier jedoch verschiedene Prozesse mitspielen, lässt sich nicht entscheiden, inwieweit die Feuchtigkeit mittelbare oder unmittelbare Ursache der Sterblichkeit war.

Niederschläge, Wind und andere abiotische Einflüsse

Regen, Hagel und Schnee scheinen die Jugendstadien der Lärchenminiermotte nur insofern nenneswert zu beeinflussen, als heftige Niederschläge ebenso wie starker Wind die Tiere von den Zweigen werfen können. Wie noch besprochen wird, spielt in diesem Zusammenhang auch die Populationsdichte eine Rolle. Eier und Eiraupen, die mit oder ohne Nadel vom Baum fallen, können nicht überleben. Für ältere, zu Boden gefallene Raupen sind die Überlebensaussichten sehr gering. In zwei Versuchen wurde studiert, welche Möglichkeiten solche Raupen haben, zu überleben und ihre Entwicklung zu vollenden.

Der erste Versuch sollte klären, ob und in welchem Ausmass Raupen, die im Herbst vom Baum fallen, den Winter am Boden überleben können. Dazu wurden Ende November 2×100 Raupen in Diapause in feinmaschiges, dünnes Nylongewebe gelegt, diese Beutelchen wurden locker mit trockenen Lärchennadeln umgeben und in flache Beutel aus größerem Plastiknetz gelegt. Die Beutel wurden nebeneinander an nicht zu feuchten Stellen unter Lärchen der Naturverjüngung in Stäket gelegt, mit Draht an den Bäumchen befestigt und leicht mit

Tab. 31. Ergebnisse der Zuchten von Raupen nach Überwinterung am Boden unter Lärchen oder im Kühlschrank.

Prozentsatz wandernder Raupen (%) und Medianwert der Zuchtdauer in Tagen (Z_{50}). Nähere Erklärung im Text.

Zuchtbeginn	A (am Boden)		B (im Kühlschrank)		Anm.
	%	Z_{50}	%	Z_{50}	
24.XI.61 . . .	—	—	51	21,2	Aus Freiland-Insektarium
17.III.62 . . .	30	5,8	44	6,1	A unter Schnee, gefroren; 1 Tag in + 5° aufgetaut.
11.V.62	25	0	36	4,4	A z.T. starker Pilzbefall; 22 C wandern gleich.

Nadeln bestreut (Gruppe A). Die Vorsichtsmassnahmen mit den doppelten Beuteln wurden getroffen, um tierischen Feinden den Zutritt zu verwehren. 2×100 Raupen derselben Herkunft wurden in Hygrostatenschalen mit NaCl im Kühlschrank bei etwa 0° C verwahrt. 100 Raupen wurden gleich in 20° C weitergezüchtet (Gruppe B). Im März und im Mai wurden je 100 Tiere der Gruppen A und B zur Zucht in Hygrostatenschalen in 20° C gebracht.

Die Ergebnisse sind in Tab. 31 zusammengestellt. Daraus geht hervor, dass Raupen von *C. laricella* den Winter am Boden überleben können. Ein wesentlicher Unterschied im Prozentsatz überlebender Tiere gegenüber den im Kühlschrank aufbewahrten Raupen trat nicht zutage. Zu beachten ist jedoch, dass eine Anzahl der am Boden überwinterten Tiere stark verpilzt war (Saprophyten?). Ohne den Schutz der Beutel hätten vielleicht auch Räuber die Tiere am Boden dezimiert.

Der zweite Versuch ging von der Fragestellung aus: Können aktive Raupen im Frühjahr vom Boden wieder auf Lärchen klettern und dort fressen? Zu diesem Zweck wurden am 25. V. 62 die Säckchen von 1 000 aktiven Räupecchen, die noch nicht gefressen hatten, mit roter Tusche markiert, und die Tiere wurden im Abstand von 20—30 cm rund um den Stamm einer kleinen Lärche von 3 m Höhe ausgestreut. Die Lärche war nur sehr schwach von vereinzelt *C. laricella* befallen. Nach 9 Tagen, am 3. VI., wurde ein einziges lebendes Räupecchen mit roter Tuschmarkierung 70 cm über dem Boden und 30 cm auf einem Zweig vom Stamm entfernt gefunden. Unter dem Baum lagen noch zahlreiche lebende, markierte Tiere. Nach weiteren 9 Tagen befanden sich insgesamt 4 markierte Raupen auf dem Baum, davon waren 2 verpuppt und tot. Keines dieser Tiere war höher als 70 cm am Stamm

hochgekommen. Der gesamte *Coleophora*-Befall an dem Bäumchen war nach wie vor sehr gering. Alle untersuchten, markierten Tiere unter dem Baum waren tot.

Einmal zu Boden gefallene Raupen haben demnach nur sehr geringe Aussichten, ihre Entwicklung zu vollenden, soweit sie nicht schon reif zur Verpuppung sind. Die Anzahl der Tiere, die zu Boden fällt, kann je nach den Verhältnissen sehr unterschiedlich sein. Anfang Februar entnommene Zweigproben mit *Coleophora*-Säckchen wurden heftig geschüttelt, und der Anteil abgeschüttelter Säckchen wurde bestimmt. Er betrug zwischen 0,3 und 3,2 %, im Durchschnitt 1,7 % aller vorgefundenen Säckchen (Tab. 41). Man darf annehmen, dass wenigstens ein Teil dieser abgeschüttelten Säckchen auch von einem kräftigen Sturm zu Boden geschüttelt worden wäre. Es gibt also selbst nach einigen Monaten der Überwinterung noch lose angeheftete Säckchen, die vom Baum fallen können. Deutliche Unterschiede im Anteil abgeschüttelter Säckchen zwischen Zweigproben mit niedrigerer und Proben mit hoher Populationsdichte traten in diesem Versuch nicht zutage (Tab. 25, 41).

Der Prozentsatz der Tiere in Jugendstadien, der direkt durch Hagel oder peitschende Zweige getötet wird, dürfte gering sein. Schnee wirkt möglicherweise indirekt durch verstärkten Vogelfrass auf Lärcheninsekten ein. Imagines sind dagegen Witterungseinflüssen wesentlich mehr ausgesetzt. Darauf wird im Zusammenhang mit den Veränderungen der Populationsdichte eingegangen. Hier sei nur hervorgehoben, dass Regen, Wind und kaltes Wetter nicht nur zur Sterblichkeit der Motten beitragen, sondern auch die Aktivität und damit die Fruchtbarkeit beeinflussen.

Über die Wirkung anderer abiotischer Faktoren wie Licht und Strahlung ist praktisch nichts bekannt. Das Licht kann auf Aktivität und Eiablage und damit auf die Fruchtbarkeit einwirken. Die Photoperiode wirkt nicht direkt auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit ein, kann aber indirekt z. B. über die Diapause Bedeutung haben. Die Sonneneinstrahlung hat u. a. Temperaturwirkungen, die die Tiere sowohl günstig als auch ungünstig beeinflussen.

Biotische Einflüsse

Pathogene Mikroorganismen

Krankheiten, die durch Organismen aus den Gruppen der Viren, Rickettsien und Bakterien verursacht werden, sind bei *Coleophora laricella* bisher nicht bekannt geworden. Nicht selten findet man dagegen Pilzbefall. Schon Loos (1892) vermutete, dass parasitische Pilze

bei der Dezimierung der Miniermottenraupen mitwirken. BODEN (1902) beschreibt einen Versuch mit fressenden Raupen im Frühjahr und gibt ein anschauliches Bild von Raupen, die allmählich von einer „grüngelben Kruste“ überzogen wurden und starben. Es dürfte sich dabei um Verpilzung gehandelt haben. JUNG (1942) fand verpilzte Wintersäckchen, nahm aber an, dass es sich um eine saprophytische Art handelte. Einen Saprophyten der Gattung *Cladosporium* stellte WEBB (1953) häufig in New Brunswick an Säckchen nach dem Schlüpfen fest.

In vielen Fällen treten die Pilze an *C. laricella* als Saprophyten an toten Tieren oder dem Säckchen auf. Ich habe jedoch auch insektenpathogene Arten festgestellt. In Zuchtversuchen mit überwinterten Raupen wurden bei hoher Luftfeuchtigkeit einige Pilzarten getrieben, die an Material von mehreren Populationen auftraten. Zu den Saprophyten gehörte vor allem eine Art der *Penicillium glaucum*-Gruppe. Eine Art, die wahrscheinlich *Beauveria tenella* (DELACR.) SIEM. nahesteht, kann vielleicht pathogen an *C. laricella* vorkommen. *B. tenella* ist als pathogen bekannt und befällt Insekten aus verschiedenen Ordnungen (u. a. *Melolontha melolontha* L.). *Aspergillus effusus* TIRABOSCHI steht in der *Aspergillus flavus*-Gruppe, deren Arten zu den verbreitetsten *Aspergilli* gehören und auf den unterschiedlichsten Unterlagen leben (THOM & RAPER 1945). Arten dieser Gruppe sind Insektenpathogen, und es ist wahrscheinlich, dass *A. effusus* Miniermotten töten kann. Darauf deutet u. a. hin, dass *Penicillium* nur an Tieren auftrat, die nicht aus der Diapause erwachten, während *A. effusus* auch aus erwachten Raupen getrieben wurde. Mehrere Infektionsversuche ergaben keine eindeutigen Hinweise. *Aspergillus*-Befall wurde zwar an den Versuchstieren gefunden, doch können unter geeigneten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen auch solche Raupen verpilzen, die nicht künstlich infiziert sind. Die Versuche zeigten deutlich, dass die Pilze bei hoher Luftfeuchtigkeit am besten gedeihen. Es ist bekannt, dass gerade Pilzkrankheiten bei Insekten stark von der Feuchtigkeit abhängen (CAMERON 1963, TANADA 1964). In einem der Versuche lebten die Tiere in der unbehandelten Kontrolle wesentlich länger als die mit *Aspergillus*-Sporen behandelten Tiere. Auch zeigte sich nach einer Woche in der Kontrolle noch keine Verpilzung, während 90 % der behandelten Tiere verpilzt waren. In einem anderen Versuch mit geeigneter Luftfeuchtigkeit ergaben 45 % der Kontrolltiere Imagines, aus den behandelten Tieren schlüpften keine Motten.

Die Art der Verpilzung von am Boden überwinterten Raupen (s. S. 101) wurde nicht bestimmt. An Tieren in Südschweden, die an Zwei-

gen überwinterten, wurde in einem Jahr starker Pilzbefall gefunden. Es handelte sich um eine *Verticillium*-Art sowie um *Poecilomyces farinosus* (DICKS: ex FR.) BROWN et G. SMITH (Syn. *Isaria farinosa*). Die *Verticillium*-Art trat vermutlich saprophytisch auf. *P. farinosus* dagegen ist eine wichtige insektenpathogene Art und war wahrscheinlich die Ursache hoher Sterblichkeit. Auch in diesem Fall wurde der Ausbruch der Pilzseuche durch die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse begünstigt (vergl. S. 127).

Parasiten

C. laricella wird von zahlreichen Parasitenarten befallen. Dabei handelt es sich ausschliesslich um Hymenopteren, keine Dipteren sind als Parasiten der Lärchenminiermotte bekannt. Eine Übersicht über die einheimischen nordamerikanischen Parasiten von *C. laricella* findet man bei WEBB (1953). FULMEK (1962) hat in seinem Buch über die Parasiteninsekten der Blattminierer Europas 42 europäische Parasiten aufgeführt, er gibt auch wertvolle Hinweise auf Vorkommen und andere Wirte. Angaben über Parasitierung der Lärchenminiermotte sind zerstreut in der angewandten und systematischen Literatur. Da die Parasiten von *C. laricella* und ihre Biologie in einem anderen Zusammenhang eingehend behandelt werden, sollen hier nur einige wichtigere Punkte berührt werden.

In der Tab. 32 sind die europäischen Parasitenarten, die aus *C. laricella* gezogen wurden, zusammengestellt. Die eingeklammerten Arten sind nicht mit Sicherheit aus der Lärchenminiermotte geschlüpft. Man hat bisher also rund 50 Parasitenarten in Europa erhalten. *Clostocerus trifasciatus* wurde aus Material von Japan gezogen (PSCHORN-WALCHER 1964), ist aber in Europa weit verbreitet. Eine Anzahl der aufgeführten Arten kommt auch als Hyperparasit bei *C. laricella* oder anderen Wirten vor. Die meisten Parasiten sind polyphag. Sie befallen mehrere Arten, nicht selten auch Wirte aus verschiedenen Insektenordnungen. Wahrscheinlich ist keiner der Parasiten allein an *C. laricella* gebunden. Wichtiger als die Artzugehörigkeit der Wirtstiere ist ihre Lebensweise und ihr Lebensraum. Es fällt auf, dass die überwiegende Mehrzahl der Wirte zu den blattminierenden und blattfressenden Insekten gehört. Häufig sind die Gattungen *Rhynchaenus*, *Lithocolletis* und *Coleophora* vertreten.

Etwa zwei Drittel der Parasiten in Tab. 32 kommen in Schweden vor. In meinen Zuchten schlüpften aus *C. laricella* über 1 000 Parasiten, aber nur etwas über 10 Arten. Es handelt sich um die folgenden Parasiten:

- Eulophiden* *Chrysocharis laricinellae* RATZ. (unsicher, evtl. falsch bestimmt)
 Chrysocharis nitetis WALK.
 Cirrospilus pictus NEES
 " *immaculatus* THOMS.
 " *diallus* WALK.
 " *sp.*
 Derostenus sp.
 Dicladocerus westwoodi WESTW.
- Pteromaliden:* *Habrocytus sp.*
 Mesopolobus subfumatus RATZ.
 Sceptrothelys sp. n.
- Mymariden:* (1 ex., noch nicht best.; unsicher, da von Zweigen in Zuchtkästen)
- Ichneumoniden:* (noch nicht bestimmt)

Die weitaus meisten Parasiten wurden aus isolierten *Coleophora*-Säckchen gezogen und stammen daher sicher von diesem Wirt. Nur in einigen Fällen habe ich Zweige mit *Coleophora*-Befall in Zuchtkästen gelegt, denn dabei muss man immer mit der Möglichkeit rechnen, dass ein Parasit aus einem übersehenen, anderen Wirt schlüpft, beispielsweise *Argyresthia laevigatella* H.S. oder *Spilonota laricana* HEIN.

Die wichtigste Art war *Chrysocharis nitetis*. (Nach GRAHAM 1963 ist *C. (Epilampsis) boops* THOMS. dieselbe Art wie *nitetis* WALKER). Sie war an den meisten Fundorten vertreten und machte 81 % aller geschlüpften Parasiten aus. Darauf folgt *Cirrospilus pictus* mit 13 % aller Parasiten, darauf *C. immaculatus* (2 %) und *Dicladocerus westwoodi* (1 %). Die restlichen 3 % verteilten sich auf die übrigen Arten, von denen keine 1 % der Parasiten erreichte. Im Vergleich zu Parasitenzuchten in anderen Ländern fällt besonders auf, dass die Ichneumoniden eine ganz untergeordnete Rolle spielen, die Braconiden völlig fehlen. Die Braconide *Agathis pumilus* wird als einer der wichtigsten Parasiten in Europa angesehen. Man hat sie auch mit gutem Erfolg nach Nordamerika eingeführt (s. z. B. GRAHAM 1957, TURNBULL & CHANT 1961). In meinen Zuchten habe ich die Art nicht erhalten. Die Ichneumoniden sind noch nicht bestimmt. THORPE (1933) fand *Horigenes nana* als häufigsten und verbreitetsten Parasiten in England. Falls diese Ichneumonide in meinem Material vorkommt, kann es sich nur um vereinzelte Exemplare handeln. Die Eulophide *Chrysocharis laricinellae* ist ebenfalls verschiedentlich in Europa stark an *C. laricella* aufgetreten (z. B. SCHÖNWIESE 1937) und nach Nordamerika gebracht worden, wo sie sich gut eingebürgert hat (GRAHAM 1943,

Tab. 32. Europäische Parasiten der Lärchenminiermotte und ihre Wirtsinsekten.

Ein + vor dem Artnamen bedeutet, dass die Art in Schweden gefunden worden ist. Für Arten, deren Namen in Klammern stehen, ist es unsicher, ob sie *C. laricella* parasitieren. Mit „Hyp.“ sind solche Arten bezeichnet, die auch als Hyperparasiten auftreten.

Parasit	Wirte ausser <i>C. laricella</i>
BRACON.: <i>Agathis anglica</i> MARSH.	Lep.: mehrere <i>Coleophora</i> spp., <i>Depressaria nervosa</i>
<i>Agathis</i> (<i>Bassus</i> , <i>Microdus</i>) <i>pumilus</i> RATZ.	Lep.: <i>Coleophora</i> sp., <i>Zeiraphera griseana</i>
<i>Apanteles albipennis</i> NEES	Col.: <i>Anthonomus pomorum</i> , <i>Trachys minutus</i> . Lep.: blattfressende und blattminierende Arten. Hym.: <i>Andricus multiplicatus</i>
+ <i>Bracon guttiger</i> WSM.	Lep.: <i>Coleophora lutipennella</i>
+ <i>Earinus tuberculatus</i> WSM.	—
+ <i>Earinus variicoxis</i> WSM.	Lep.: <i>Coleophora troglodytella</i>
+ (<i>Eubadizon extensor</i> L.)	Lep.: zahlreiche minierende und blattfressende Arten, u.a. Tortriciden an <i>Larix</i> .
+ <i>Habrobracon stabilis</i> WSM.	<i>stabilis</i> : Lep.: <i>Gnorimoschema brahmiellum</i> , <i>Zeiraphera griseana</i>
+ var. <i>concolor</i> THOMS.	Col.: <i>Rhynchaenus</i> spp. Blattminierende
+ <i>Triaspis</i> (<i>Sigalphus</i>) <i>caudatus</i> NEES	Dipt.- und Lep.-Arten
ICHNEUMON.:	—
<i>Gelis</i> (<i>Pezomachus</i>) <i>laricellae</i> FAHR.	Lep.: <i>Coleophora vibicella</i>
(<i>Gelis pulicarius</i> FABR.)	—
<i>Glypta nigrina</i> DESV.	Lep.: <i>Evetria resinella</i>
+ <i>Glypta resinanae</i> HTG.	<i>albipalpus</i> : Lep.: <i>Coleophora</i> sp.
+ <i>Hemiteles albipalpus</i> THOMS.	Col.: <i>Cionus scrophularia</i> . Zahlreiche blattfressende und minierende Hym.- und Lep.-Arten. Hyp.
var. <i>austriacus</i> FAHR.	Lep.: blattfressende und minierende Arten. Hym.: <i>Microgaster</i> sp. Hyp.
+ <i>Hemiteles areator</i> PANZ. ¹	—
+ <i>Hemiteles cinctus</i> L.	Lep.: mehrere <i>Coleophora</i> spp. Hyp.
(= <i>bicolorinus</i> GRAV.)	Lep.: blattfressende und minierende Arten
+ <i>Hemiteles obscuripes</i> THOMS.	Lep.: zahlreiche blattfressende und minierende Arten
<i>Hemiteles pulchellus</i> GRAV.	Lep.: <i>Coleophora giraudi</i>
<i>Hemiteles</i> spp. ¹	Zahlreiche Arten der Ordnungen Col., Lep., Hym. und Dipt.
+ <i>Horogenes</i> (<i>Angitia</i>) <i>armillata</i> GRAV.	Col.: <i>Phytonomus rumicis</i> , <i>Stenocarus fuliginosus</i> . Lep.: zahlreiche Arten. Arachn.(?). Hyp.
<i>Horogenes</i> (<i>Angitia</i>) <i>laricinellae</i> STRBL.	Lep.: <i>Caloptilia rufipennella</i>
+ <i>Horogenes</i> (<i>Angitia</i>) <i>nana</i> GRAV.	Lep.: Mehrere <i>Coleophora</i> spp.
+ <i>Horogenes</i> (<i>Angitia</i>) <i>virginalis</i> GRAV.	Lep.: blattfressende und minierende Arten.
+ <i>Itoplectis</i> (<i>Pimpla</i>) <i>alternans</i> GRAV.	Col.: <i>Anthonomus pomorum</i> , <i>Brachonyx pineti</i> . Lep.: zahlreiche Arten. Dipt.: <i>Chlorops pumilionis</i>
+ <i>Itoplectis</i> (<i>Pimpla</i>) <i>maculator</i> FABR.	
+ <i>Leptocryptus aereus</i> GRAV.	
+ <i>Omorgus tumidulus</i> GRAV.	
+ <i>Omorgus borealis</i> ZETT.	
+ <i>Pimpla examinador</i> FABR.	

Tab. 32. Forts.

Parasit	Wirte ausser <i>C. laricella</i>
+ <i>Pimpla turionellae</i> L.	Lep.: <i>Dioryctria sylvestrella</i> , blattfressende und minierende Arten
+ <i>Scambus (Pimpla) brevicornis</i> GRAV.	Zahlreiche Arten der Ordnungen Col., Hym. und (besonders) Lep., u.a. mehrere <i>Coleophora</i> spp.
+ <i>Scambus (Pimpla) detrita</i> HOLMGR. (<i>Lissonota</i> sp.)	Col.: <i>Rhynchaenus fagi</i> . Lep.: Mehrere Arten, darunter <i>Argyresthia laevigatella</i>
EULOPH.: (+) <i>Chrysocharis laricinellae</i> RATZ.	Lep.: <i>Lithocolletis</i> spp. Hym.: mehrere Arten.
+ <i>Chrysocharis nitetis</i> WALK. (= <i>Epilampsis boops</i> THOMS.)	Col.: <i>Rhynchaenus</i> spp. Lep.: mehrere minierende Arten
+ <i>Cirrospilus pictus</i> NEES	Zahlreiche blattfressende und minierende Arten der Col., Lep. und Hym. Hyp.
+ <i>Cirrospilus immaculatus</i> THOMS.	—
+ <i>Cirrospilus diallus</i> WALK.	Col.: <i>Rhynchaenus salicis</i> . Lep.: mehrere blattminierende Arten
+ <i>Cirrospilus vittatus</i> WALK.	Blattminierende Col., Lep., Hym. und Dipt. Hyp.
+ <i>Clostocerus trifasciatus</i> WESTW. ¹	Blattminierende Col., Lep., Hym. und Dipt. Hyp.
+ <i>Derostenus</i> sp.	—
+ <i>Di cladocerus westwoodi</i> WESTW. (= <i>Diglyphis rugifrons</i> THOMS.)	Lep.: <i>Zeiraphera griseana</i> und andere Arten
<i>Entedon laetus</i> RATZ.	Lep.: <i>Lithocolletis populifoliella</i>
<i>Eulophus</i> sp.	—
+ <i>Necremnus leucarthros</i> NEES	Blattminierende Col., Lep. und Dipt.
<i>Necremnus metalarus</i> WALK.	Lep.: <i>Coleophora</i> spp.
PTEROMAL.: + <i>Habrocytus</i> sp.	—
+ <i>Mesopolobus mediterraneus</i> MAYR	Vorwiegend Hyp., aus Col., Lep. und Dipt.
+ <i>Mesopolobus subfumatus</i> RATZ.	Vorwiegend Hyp., aus Lep. und Hym.
<i>Pteromalus semiclavatus</i> RATZ. ² (<i>Pteromalus deplanatus</i> NEES)	Lep.: <i>Anarsia lineatella</i>
+ (<i>Psychophagus omnivorus</i> WALK.)	Zahlreiche Arten der Lep., Hym. und Dipt.
+ <i>Sceptrothelys</i> sp.n.	—
EUEPELM.: <i>Eupelmus</i> sp.	—
MYMAR.: <i>Anaphes (Mymar)</i> sp.	—
BETHYL.: <i>Bethylus</i> sp.	—

¹ von *C. laricella* aus Japan² Art nach v. ROSEN (1961) nicht deutbar

Angaben nach DALLA TORRE 1898—1902, DOWDEN 1934, KIRKLAND & PARAMONOV 1962, SCHIMITSCHEK 1936, TELENGA 1955, THOMSON 1874—1895, ZOCCHI 1961, eigenen Beobachtungen sowie den in Tab. 33 angegebenen Autoren.

Tab. 33. In den Zuchten aus *C. laricella* geschlüpfte Parasiten, ihr Vorkommen und ihre Wirtsinsekten.

Die Zahlen nach den Namen der Wirte weisen auf die Nahrungspflanzen am Ende der Tabelle hin.

Parasit	Verbreitung	Funde in Schweden	Aus <i>C. laricella</i>	Andere Wirte
<i>Chrysocharis nitetis</i> WALK. (= <i>Epilampsis boops</i> THOMS.)	Europa	Skåne, Blekinge, Småland, Närke, Södermanld., Västmanld., Uppland, Dalarna	Schweden (EIDMANN 1958), Österreich (SCHREMMER)	Col.: <i>Rhynchaenus fagi</i> 9, <i>R. populi</i> 13, 23 Lep.: <i>Argyresthia laevigatella</i> 11, <i>Lithocolletis platani</i> 16, <i>L. populifoliella</i> 17, <i>Lyonetia clerella</i> 3, 22, <i>Tischeria ekebladella</i> 19
<i>Cirrospilus pictus</i> NEES	Europa Kanaren Nordamerika	Skåne, Blekinge, Södermanland, Uppland	Italien (MALENOTTI) Schweden (RUSCHKA) Österreich (SCHÖNWIESE, SCHIMITSCHEK, SCHREMMER u.a.) England (THORPE) Deutschland (SCHWENKE) CSR (BOUČEK) Ungarn (GYÖRFI)	Col.: <i>Rhynchaenus alni</i> 2, 26, <i>R. populi</i> 17, 23, <i>R. testaceus</i> 2, 3, 23, <i>R. ulmi</i> (?) 26 Hym.: <i>Nematus salicis</i> 23, <i>Fenusia pusilla</i> 3, <i>F. ulmi</i> 26, <i>Heterarthrus nemoratus</i> 3, <i>Aylax rhocados</i> 5, <i>Apanteles euchaetis</i> , <i>A. sp.</i> (23), <i>Rogas unicolor</i> (23) Lep.: <i>Coleophora bicolorata</i> 2, 7, <i>C. fuscedinella</i> 4, 19, <i>C. ibipennella</i> 19, <i>C. serratella</i> (= <i>nigricella</i>) 3, 8, 15, 18, <i>Gracilaria syringella</i> 10, 12, 25, <i>Lithocolletis blancardella</i> 15, 20, 24, <i>L. connexella</i> 17, 23, <i>L. corylifoliella</i> 8, 15, 24, <i>L. populifoliella</i> 17, <i>L. pyrifoliella</i> , <i>L. selectella</i> 23, <i>L. schreberella</i> 26, <i>L. sorbi</i> 18, 24, <i>L. spinicoella</i> 18, <i>L. ulmifoliella</i> 3, <i>Lyonetia clerella</i> 3, 22, <i>Phyllocnistis labyrinthella</i> 17, <i>P. suffusella</i> 17, <i>Scolioneura betula</i> 3, <i>Zetraphera griseana</i> 11
<i>Cirrospilus immaculatus</i> THOMS.	Europa	Skåne Uppland	England, Frankreich (THORPE) CSR (BOUČEK)	
<i>Cirrospilus diallus</i> WALK.	Europa	ganz Schweden (THOMS.) Uppland	Schweden (neu) evtl. Deutschland (SCHWENKE: <i>flavomaculatus</i> RATZ.)	Col.: <i>Rhynchaenus salicis</i> 23 Lep.: <i>Antispila sp.</i> 6, <i>Lithocolletis maestingella</i> 9, <i>L. messianella</i> 19, <i>L. pastorella</i> 17, 23, <i>L. quercifoliella</i> 19, <i>Phyllocnistis labyrinthella</i> (vermutlich) 17, <i>P. suffu-</i>

<i>Diadlocerus westwoodi</i> WESTW.	Europa Japan Nordamerika	Nord- und Mittelschwe- den (THOMS.) Skåne, Öster- götland	England, Frank- reich (THORPE), Deutschland (FUL- MEK), Österreich (SCHREMMER), CSR (BOUČEK), Japan (PSCHORN-W.)	Lep.: <i>Zeiraphera griseana</i> 11, Kleinschmetter- ling in Hagebutten v. <i>Rosa canina</i> (? <i>Las- peyresia roseticolana</i> , ? <i>Carposina cirrho- sella</i>) 21
<i>Derostenus</i> sp.		Södermanl., Västmanl.	(Österreich-FULMEK)	(Blattminierer — PECK, BOUČEK & HOFFER)
<i>Mesopotobus subfumatus</i> RATZ.	Europa	Skåne, Små- land, Närke Östergötland	Schweden (neu)	häufig Hyperparasit Hym.: <i>Diprion pini</i> 14, <i>D. polytomum</i> 13, <i>D. simile</i> 14, <i>D. pallidum</i> 14, <i>Acantholyda nemoralis</i> 14, <i>Hoptectis maculator</i> (1), <i>Phaeogenes maculicornis</i> (1), <i>Apanteles sp.</i> (1) Lep.: <i>Choristoneura murinana</i> 1, <i>Zeiraphera griseana</i> 11
<i>Habrocytus</i> sp.		Skåne, Ble- kinge, Upp- land	England, Frank- reich (THORPE), Ungarn (GYÖRFI)	(Puppen von Coleopt. und Lepidopt., in Cyni- pidengallen etc., gelegentlich als Hyperparasit — PECK, BOUČEK & HOFFER)
<i>Sceptrothelys</i> sp. n.		Uppland	Schweden (neu)	
Die Nahrungspflanzen der Wirtsinsekten:				
1 <i>Abies</i>	7 <i>Corylus</i>	13 <i>Picea</i>	19 <i>Quercus</i>	25 <i>Syringa</i>
2 <i>Alnus</i>	8 <i>Crataegus</i>	14 <i>Pinus</i>	20 <i>Rhamnus</i>	26 <i>Ulmus</i>
3 <i>Betula</i>	9 <i>Fagus</i>	15 <i>Pirus</i>	21 <i>Rosa</i>	
4 <i>Carpinus</i>	10 <i>Fraxinus</i>	16 <i>Platanus</i>	22 <i>Rosaceae</i>	
5 <i>Compositae</i>	11 <i>Larix</i>	17 <i>Populus</i>	23 <i>Salix</i>	
6 <i>Cornus</i>	12 <i>Ligustrum</i>	18 <i>Prunus</i>	24 <i>Sorbus</i>	

Angaben über Verbreitung, Wirtsinsekten und Nahrungspflanzen nach BALTENSWEILER 1958, BOUČEK 1959, DOWDEN 1941, FULMEK 1962, GYÖRFI 1962, HERING 1957, JAHN 1948, MALENOTTI 1924, OTTEN 1942, PECK 1963, PECK, BOUČEK & HOFFER 1964, PSCHORN-WALCHER 1964, VON ROSEN 1961, RUSCHKA 1924, SCHIMITSCHIEK 1964, SCHÖNWIESE 1937, SCHREMMER 1959, SCHWENKE 1958, SPULER 1913, SUNDBY 1957, THOMSON 1878, THORPE 1933, sowie eigenen Beobachtungen.

1948). Ob sie in meinen Zuchten in einigen Exemplaren geschlüpft ist, bleibt zweifelhaft, da die Art möglicherweise falsch bestimmt wurde. Aus Material von Japan zog PSCHORN-WALCHER (1964) *Dicladocerus westwoodi* als den häufigsten Parasiten. In Schweden habe ich sie aus Zuchten von verschiedenen Standorten erhalten, aber nie zahlreich. *Cirrospilus pictus* steht in meinem Parasitenmaterial an zweiter Stelle. Sie trat auch in Mitteleuropa wiederholt stärker auf (z. B. MALENOTTI 1924, GYÖRFI 1962). Die in Schweden weitaus wichtigste Art *Chrysocharis nitetis* war früher nicht als Parasit von *C. laricella* bekannt. SCHREMMER (1959) erhielt sie an drei Stellen in Österreich und nennt sie als wichtigsten Parasit an steirischen Lärchenstandorten.

In Tab. 33 sind die von mir gezogenen Arten, ihr Vorkommen, ihre Wirtsinsekten und deren Nahrungspflanzen aufgeführt. Die Tabelle stützt sich hauptsächlich auf Literaturangaben und ist wahrscheinlich unvollständig. Jedenfalls geht daraus deutlich hervor, dass die meisten dieser Arten ein breites Wirtsspektrum haben. Die blattminierenden und blattfressenden Insekten dominieren. Die einzigen Wirte an Nadelbäumen sind Lärcheninsekten und die Wirte von *Mesopolobus subfumatus*. Die häufigsten Nahrungspflanzen sind *Betula*, *Populus* und *Salix*. Diese in Schweden allgemein vorkommenden Bäume beherbergen wohl wirklich eine Menge von Wirten, an denen Parasiten der Lärchenminiermotte leben können. Es ist u. U. von grosser Bedeutung für die Parasiten, dass andere Wirtstiere vorhanden sind, auf die sie zurückgreifen können. Das gilt besonders für Arten wie *Chrysocharis nitetis*, die mehr als eine Generation pro Jahr haben. Bestimmte Generationen leben wahrscheinlich teilweise oder ausschliesslich an anderen Wirten.

Untersuchungen über die Entwicklung der überwinterten Generation von *Ch. nitetis* und *C. pictus*, die zum grossen Teil unter Verwendung von Röntgenographie ausgeführt wurden (EIDMANN 1961, 1962, 1963), ergaben, dass keine strenge Beziehung zwischen der Entwicklung von *C. laricella* und der Entwicklung der Parasiten vorliegt. Die beiden Eulophidenarten liegen bis Januar in Diapause, anschliessend in Quieszenz. Die Reaktivierung verläuft auch bei niedrigen Temperaturen und ist dann anscheinend ein in erster Linie zeitabhängiger Prozess, denn Lagerung in verschiedenen Temperaturen unter dem Nullpunkt für eine aktive Weiterentwicklung liess keine anderen als zeitbedingte Unterschiede der Diapausedauer erkennen. Ab Januar, nach Beendigung der Diapause, verpuppen sich die Tiere nach kurzem Aufenthalt in Temperaturen über etwa 5° C. Die Entwicklung und

Metamorphose hängt von der Aussentemperatur ab, und im Freiland pflegt zwischen Januar und April keine Weiterentwicklung vorzukommen. Die Dauer der Puppenruhe ist von vorhergehenden Temperatureinflüssen unabhängig. *C. pictus* braucht längeren Aufenthalt in Wärme bis zur Verpuppung als *Ch. nitetis*, hat dafür aber eine kürzere Puppenruhe, so dass sich beide Arten ungefähr gleichzeitig zur Imago verwandeln. Die Imagines nagen sich oft erst einen Tag nach der Verwandlung aus dem Säckchen des Wirtes ins Freie. Beide Arten zeigen schwache Protandrie. Einzelheiten werden an anderer Stelle besprochen. In der Natur schlüpfen die Parasiten erst einige Zeit, nachdem *C. laricella* die Diapause beendet und umherzuwandern begonnen hat. Für die chemische Bekämpfung der Lärchenminiermotte hat das die Konsequenz, dass eine Behandlung mit Insektiziden von kurzer Wirkungsdauer gleich zu Beginn der Frühjahrsaktivität der Raupen weniger auf die Parasiten einwirkt als eine spätere Behandlung. Auch andere Hymenopterenarten, die *C. laricella* parasitieren und mehr als eine Generation pro Jahr haben, zeigen in ihrem Entwicklungs- und Generationszyklus derartige Abweichungen von der normalen Entwicklung der Lärchenminiermotte, dass sie besser andere Wirte oder Tiere mit anomaler Entwicklung befallen. Solche anomale Entwicklung kann u. a. auf Grund der Parasitierung der Raupen durch andere Parasiten auftreten. Der eine Parasit wird dann durch das Vorkommen einer anderen Parasitenart begünstigt, wie z. B. Untersuchungen von GRAHAM (1948) über *Chrysocharis laricinellae* und *Agathis pumilus* gezeigt haben.

Der Umfang der Parasitierung wird im Kapitel 8 besprochen. Er variiert und hält sich meist unter 10 %.

Räuber

Die räuberischen Feinde der Lärchenminiermotte sind fast ausschliesslich Arthropoden und Vögel. Eine Bereicherung der Spinnenfauna in befallenen Beständen schlug HARRISON (1913) auf Grund ergiebiger Funde auch seltener Spinnen an bestimmten Lärchenstandorten vor. Die Spinnen dürften nach meinen Beobachtungen in Schweden jedoch kaum eine grössere Rolle spielen.

Unter den Insekten kommen hauptsächlich Wanzen und Ameisen als Räuber in Betracht. BAIRD (1923) beobachtete eine Pentatomide beim Aussaugen einiger Tiere. THORPE (1933) fand häufig die Miriden *Capsus ruber*, *Calocoris sexguttatus* FABR., *Atractotomus magnicornis* FALL. und *Psallus luridus* REUT. an befallenen Lärchen und vermutete, dass auch *C. laricella* zu ihrer Nahrung gehören kann. Auch in

Schweden tritt *A. magnicornis* häufig an Lärchen auf, und wahrscheinlich saugen diese und andere Wanzen gelegentlich an Eiern oder älteren Stadien der Lärchenminiermotte. Tote Raupen, die leer und wie ausgesaugt aussehen, habe ich gelegentlich gefunden, in grösserer Anzahl in Proben von Rössjöholm (s. Tab. 41). Es muss aber dahingestellt bleiben, ob das von Wanzen verursacht wurde. In Nordamerika vernichteten Wanzen, besonders die Miride *Deraeocoris nubilis* KNIGHT, bis zu 10 % und mehr der Eier (WEBB 1953).

Ameisen erbeuten zwar Raupen von *C. laricella*, tragen aber kaum in höherem Grade zu der Dezimierung bei. BAIRD (1923) schätzte die Sterblichkeit durch Ameisen und andere räuberische Insekten auf höchstens 1 %. Selbst wenn Ameisen grössere Mengen von Säckchen eintragen, so ist doch bei der grossen Zahl von Miniermotten eine stärkere Einwirkung auf *C. laricella*-Populationen kaum zu erwarten (s. VITÉ 1954). SCHWENKE (1957) beobachtete im Frühjahr *Formica nigricans* EMERY an Lärchen und stellte fest, dass die Arbeiterinnen nur solche Bäume in Nestnähe beliefen, die mit bestimmten Blatt- und Schildlausarten besetzt waren (auch *Formica rufa*, *F. exsecta* und *Lasius sp.* trugen Säckchen weg). Er nimmt an, dass die Ameisen nur Säckchen mit aktiven Raupen ergreifen (vergl. auch VITÉ 1954). Die Dichte der Säckchen ging zwischen Mitte April (fressende Raupen) und Anfang Mai (Puppen) an zwei von Ameisen besuchten Lärchen stärker zurück als an einer nicht besuchten Lärche, und er berechnete daraus einen von Ameisen verursachten Säckchenverlust von 38 % bzw. 21,5 %. Diese Zahlen, für die leider keine statistische Sicherung angegeben wird, erscheinen mir als sehr hoch. SCHWENKE selbst nimmt an, dass der Anteil der Raupen, der Ameisen zum Opfer fiel, wirtschaftlich nicht wesentlich ins Gewicht fiel. Ich habe keinen nennenswerten Einfluss von Ameisen auf den *Colcophora*-Besatz feststellen können. Selbst Lärchen, an deren Fuss oder in deren unmittelbarer Nähe individuenreiche *Formica*-Nester waren, wiesen starken Befall von *C. laricella* auf.

Zu den wichtigsten Feinden gehören zweifellos die Vögel. Einige Autoren, wie REISSIG (1896), JUNG (1942) und BURST & EWALD (1955), konnten keine nennenswerte Sterblichkeit durch Vögel beobachten, von anderen dagegen wird die räuberische Tätigkeit der Vögel hervorgehoben (z. B. MARTI 1880, LOOS 1892, ZIMMERMANN 1909, SCHUSTER 1920, BAIRD 1923, THORPE 1933, SCHAFFNER 1937, WEBB 1953, GRAHAM 1957). Die Vögel stellen den säckchentragenden Tieren im Winter und im Frühjahr nach. Die Stärke der jeweiligen Sterblichkeit hängt u. a. von der Jahreszeit, der Befalldichte, dem Angebot anderer Nahrung

und der Art des Bestandes ab. Je nachdem, wieviele Vögel in dem Gebiet siedeln und wieviele durchziehen, werden mehr oder weniger *Coleophora* verzehrt. Deshalb variiert der Umfang der Sterblichkeit von Jahr zu Jahr und von Standort zu Standort. GRAHAM (1957) fand in zwei „flyways“ bis 21 % der Wintersäckchen durch Vögel zerstört, BAIRD (1923) schätzte die Sterblichkeit durch Vögel im Frühjahr stellenweise auf wenigstens 75 %, im Durchschnitt auf 25 %, SCHAFFNER fand lokal bis zu 45 % der überwinternden Tiere von Vögeln vernichtet. WEBB (1953) stellte in verschiedenen Beständen und in Abhängigkeit von der Populationsdichte zwischen 13 und 74 % Wintersterblichkeit fest. Der Umfang der Sterblichkeit durch Vögel in Schweden wird in Kapitel 8 behandelt.

Unter den Vogelarten, die *C. laricella* in Europa nachstellen, sind folgende zu erwähnen:

Tannenmeise	<i>Parus ater</i> L.
Kohlmeise	<i>Parus major</i> L.
Blaumeise	<i>Parus caeruleus</i> L.
Haubenmeise	<i>Parus cristatus</i> L.
Sumpfschneise	<i>Parus palustris</i> L.
Schwanzmeise	<i>Aegithalos caudatus</i> L.
Buchfink	<i>Fringilla coelebs</i> L.
Dompfaff	<i>Pyrrhula pyrrhula</i> L.
Zeisig	<i>Carduelis spinus</i> L.
Hänfling	<i>Carduelis cannabina</i> L.
Stieglitz	<i>Carduelis carduelis</i> L.
Goldammer	<i>Emberiza citrinella</i> L.
Ortolan	<i>Emberiza hortulana</i> L.
Wintergoldhähnchen	<i>Regulus regulus</i> L.
Kleiber	<i>Sitta europaea</i> L.
Fitis	<i>Phylloscopus trochilus</i> L.
Waldlaubsänger	<i>Phylloscopus sibilatrix</i> BECHST.
Weidenlaubsänger	<i>Phylloscopus collybita</i> VIEILL.
Mönchsgrasmücke	<i>Sylvia atricapilla</i> L.
Gartengrasmücke	<i>Sylvia borin</i> BODD.
Grasmücken	<i>Sylvia spp.</i>
Trauerfliegenfänger	<i>Muscicapa hypoleuca</i> PALL.

Die Meisen kann man oft scharenweise beim Pflücken der Säckchen sehen. Besonders sind mir Tannenmeisen, Blaumeisen und Schwanzmeisen aufgefallen. Meisen und Finken verursachen meist die grösste Sterblichkeit. ZIMMERMANN (1909) konnte in einem Gebiet mit etwas

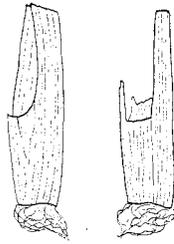


Abb. 28. Wintersäckchen der Lärchenminiermotte, von Vögeln aufgerissen.

über 60 Lärchen im Frühjahr oft 40—50 Vögel gleichzeitig beim Fressen beobachten. Teils reissen die Vögel die Säckchen auf und berauben sie ihres Inhalts, so dass deutliche Reste am Baum bleiben (Abb. 28), teils aber pflücken sie die Säckchen ganz ab. Aufgerissene Frühjahrsäckchen pflegen nicht vorzukommen. Nach BURST & EWALD verzehrten Zeisige im Frühjahr 10—12 Tiere pro Minute. Die grosse Geschicklichkeit und die Schnelligkeit vor allem der Meisen bei der Nahrungssuche bis an die Zweigspitzen kann man im Winter gut bewundern.

Koinzidenz und Konkurrenz

Grossen Einfluss auf das Überleben und eventuell auch auf die Fruchtbarkeit von *C. laricella* hat das zeitliche Zusammentreffen bestimmter Phasen im Vegetationszyklus der Lärche mit bestimmten Entwicklungsstadien der Tiere. Man bezeichnet solch zeitliches Zusammentreffen als Koinzidenz. Die Koinzidenz betrifft zwei Abschnitte in der Entwicklung der Lärchenminiermotte. Es handelt sich erstens um die Vorbereitung der Tiere zur Überwinterung und zweitens um den Beginn der Aktivität nach der Diapause. Da das Nahrungsangebot im Frühjahr teilweise von der Koinzidenz abhängt, kann ein Auseinanderklaffen zwischen Aktivitätsbeginn und Nadelentwicklung zu Konkurrenzproblemen führen. Deshalb soll die Konkurrenz im Zusammenhang mit der Koinzidenz besprochen werden.

Im Herbst fallen Raupen mit Nadeln zu Boden, wenn sie entweder noch in den Nadeln minieren und noch keine Säckchen gebildet haben oder wenn sie schon Säckchen tragen, aber die Nadeln noch nicht zur Überwinterung verlassen haben. Einzelne Tiere können sich u. U. schnell zur Überwinterung vorbereiten. Für eine ganze Population erstrecken sich jedoch die Vorbereitungen zur Überwinterung über längere Zeit. Das geht u. a. aus den Versuchen zur Säckchenbildung im Herbst hervor. Diese Versuche haben auch gezeigt, dass eine wesentlich reduzierte Anzahl von Raupen zur Überwinterung kommt,

wenn die Nadeln frühzeitig vertrocknen und herunterfallen. Deshalb spielt die Koinzidenz zwischen Aufsuchen der Überwinterungsstellen und Nadelfall eine wichtige Rolle für die Mortalität. Man hat das mit Erfolg zu Bekämpfungszwecken ausgenutzt, indem man vorzeitigen Nadelfall durch Spritzen der Bäume mit DNC bewirkte (BURST & EWALD 1955).

Im Frühjahr erwachen die Raupen um dieselbe Zeit aus der Diapause, wie die Lärchennadeln auszuschlagen beginnen (s. Kapitel Diapause, Abb. 44). Sogleich nach der Wiederaufnahme der Aktivität fangen die Tiere an zu fressen, und zwar sind sie dann sehr gefräßig. Bei schlechter Koinzidenz, d. h. wenn die Raupen schon nach Nahrung suchen, bevor die Nadeln richtig ausschlagen, müssen die Tiere hungern. Das kann zu erhöhter Sterblichkeit führen, vielleicht auch zu verminderter Fruchtbarkeit. Man sieht nicht selten Raupen im Frühjahr an aufbrechenden Knospen sitzen und die wenige zugängliche Nahrung ausnutzen.

Reicht das erste Futter im Frühjahr u. U. kaum für wenige Tiere aus, so tritt bei höherer Populationsdichte akuter Nahrungsmangel auf. Hier macht sich also im Zusammenhang mit der Koinzidenz eine intraspezifische Konkurrenz bemerkbar. Selbst wenn die spätere Nadelentwicklung allen Raupen ausreichend Futter bieten und eine Konkurrenz nicht merklich in Erscheinung treten würde, so kann ein Nahrungsmangel zu Beginn der Frühjahrsaktivität starke Konkurrenz mit erhöhter Sterblichkeit und verminderter Fruchtbarkeit als Folge bedingen. Diese Konkurrenz lässt sich leicht beobachten, dagegen ist es schwer, die Folgen exakt festzustellen.

Intraspezifische Konkurrenz kommt auch in anderen Entwicklungsphasen vor. Zur Eiablage ist genügend Platz vorhanden. Allerdings ist nicht bekannt, ob Weibchen bei hoher Populationsdichte infolge gegenseitiger Irritation weniger Eier ablegen. Werden mehrere Eier an eine Nadel abgelegt, so konkurrieren die jungen Raupen in der Nadel um Raum und Nahrung. Die Konkurrenz in den Nadeln hat den Tod von Raupen zur Folge (s. WEBB 1953). Unter den Raupen, die die erste Nadel verlassen haben und frei zu leben beginnen, gibt es Nahrungskonkurrenz. Diese Konkurrenz wird besonders ab Populationsdichten von 5—7 C/K fühlbar, da bei diesen Dichten alle Nadeln befallen werden. Wenn die Tiere im Herbst aufhören zu fressen, kann Raumkonkurrenz um Überwinterungsstellen auftreten. Die Folge davon ist, dass die Raupen ihre Säckchen nicht richtig oder an ungünstigen Stellen festspinnen und dadurch benachteiligt werden oder zugrunde gehen. Bei hoher Populationsdichte findet man oft viele Raupen, die sich

am Stamm zur Überwinterung festgesponnen haben. Auch das ist als ungünstiges Verhalten infolge von Raumkonkurrenz anzusehen.

Dasselbe gilt für das häufig beobachtete Abspinnen von Raupen bei hohen Dichten im Frühjahr. Nahrungskonkurrenz tritt besonders im Frühjahr auf, da die Raupen dann wesentlich mehr fressen. Ab Dichten von etwa 0,5 C/K werden alle Nadeln befallen, das bedeutet starke Konkurrenz. Die Folgen des Nahrungsmangels im Frühjahr hat WEBB (1953) untersucht. Er fand in Hungerpopulationen einen geringeren Prozentsatz überlebender (unparasitierter) Raupen und eine geringere Grösse von Puppensäckchen und Puppen. Auch die ♀♀ aus Hungerpopulationen sollen kleiner als normal sein, und anscheinend legen sie weniger Eier. Das Schlüpfen der Imagines zog sich in Zuchten von Tieren aus Hungerpopulationen über längere Zeit hin als bei normalen Tieren. SCHWENKE (1958) stellte in Zuchten fest, dass die gesamte mittlere Eizahl für ♀♀ von Standorten mit hoher Populationsdichte geringer war als für Tiere von schwächer befallenen Stellen.

Zur intraspezifischen Konkurrenz ist noch zu bemerken, dass ihre Stärke sich unabhängig von den Aussenbedingungen und der Populationsdichte ändern kann. Das tritt ein, wenn sich die Qualität der Population ändert (s. FRANZ 1965). Die Aufnahmefähigkeit der Umgebung kann nämlich für Populationen verschiedener Qualität unterschiedlich sein.

Die auffallendste Form interspezifischer Konkurrenz, also der Konkurrenz zwischen der Lärchenminiermotte und anderen Arten um irgendwelche notwendigen Objekte, ist die Nahrungskonkurrenz. Hierfür kommen alle Organismen in Betracht, die Lärchennadeln befallen bzw. die für *C. laricella* auswertbare Nadelmasse reduzieren. Die wichtigsten Konkurrenten sind Larven von Lärchenblattwespen und blattfressende Schmetterlingsraupen, aber auch solche Arten wie *Argyresthia laevigatella* H.S., die durch Abtöten von Knospen oder Triebabschnitten einen Verlust an Nadelmasse bewirken. In Schweden kommen hauptsächlich *Pristiphora erichsoni* HTG., *P. wesmaeli* TISCHB., verschiedene Wickler- und Spannerarten und *A. laevigatella* neben *C. laricella* vor (vergl. EIDMANN 1965). Nicht sicher ist, ob die häufig vorkommenden Läuse, besonders *Adelges laricis* VALLOT, merklich mit *Coleophora* konkurrieren. Massenaufreten von anderen Lärchenschädlingen als *C. laricella* sind in Schweden zwar nicht selten, haben jedoch meist mehr oder weniger lokalen und vorübergehenden Charakter. Deshalb spielt hier offenbar die interspezifische Konkurrenz im grossen gesehen eine geringere Rolle als die intraspezifische Konkurrenz.

Kapitel 8. Die Veränderungen der Populationsdichte

Einführung und Definitionen

In mehreren vorangegangenen Abschnitten wurden die Beziehungen der Lärchenminiermotte zu ihrer Umwelt behandelt. Dabei wurde stillschweigend vorausgesetzt, dass diese Fragen in den Bereich der Ökologie gehören. Wesen und Umfang der Ökologie können aber sehr unterschiedlich aufgefasst werden (s. BAKKER 1964). Im folgenden sollen spezielle Beziehungen der Individuen zu einander und zu ihrer Umwelt besprochen werden. In der Literatur herrschen über die Einflüsse der Umwelt auf Populationen und über die Einhaltung bestimmter Populationsdichten unterschiedliche, zum Teil sehr gegensätzliche Auffassungen. Verschiedene Missverständnisse haben zu den Gegensätzen beigetragen. Deshalb möchte ich meinen Standpunkt klarlegen und einige Begriffe definieren, ehe ich näher auf die Veränderungen der Populationsdichte bei *C. laricella* eingehe.

SCHWERDTFEGER (1963) hat die Grundbegriffe der Ökologie übersichtlich zusammengestellt. Ich schliesse mich den dort gegebenen Definitionen weitgehend an. So möchte ich hier den Begriff Ökologie auf solche Beziehungen der Organismen zur Aussenwelt beschränken, die für ihr Vorkommen und ihre Existenz von Bedeutung sind. Es ist allerdings schwer zu entscheiden, was darauf keinen Einfluss hat. Der Einfachheit halber werde ich die Mitwelt in die Umwelt einbeziehen und das Wort Mitwelt nicht verwenden. Die vorliegenden Studien handeln von Individuen und Populationen von *C. laricella*, also von Autökologie und Demökologie. Vergesellschaftungen höherer Ordnung sind Gegenstand der Untersuchungen nur insofern, als ihre Glieder in einer besonderen Beziehung zu der Lärchenminiermotte stehen.

Ich habe die Bezeichnung „Biozönose“ für höhere, heterotypische Organismenkollektive bewusst vermieden. Als wesentliches Kennzeichen der Biozönose wird die Selbstregelung angegeben. (s. HESSE 1924). SCHWERDTFEGER betont den Mangel echter Biozönosen in der Kulturlandschaft. Ich halte es für zweifelhaft, ob sich der Begriff im strengen Sinne der Definitionen selbst in einer Naturlandschaft anwenden lässt. Die in der Definition angenommene Selbstregulation, die immer wieder in Richtung eines Mittelzustandes führt, soll die Biozönose konstant halten. Auf lange Sicht bleibt aber eine Biozönose

nicht unverändert. Nachhaltige Veränderungen kommen sowohl im Abiozön als auch im Biozön vor (z. B. Klimaveränderungen, Folgen einmaliger Naturereignisse, Einwanderung neuer Arten, Veränderungen in der Qualität der Populationen). Man muss daher über längere Dauer mit einem gleitenden Mittelzustand rechnen. Ein Organismenkollektiv mit gleitendem Mittelzustand wird als Sukzession bezeichnet. Nur innerhalb einer jeweils subjektiv gewählten Zeitdauer, während der keine gerichteten Veränderungen beobachtet bzw. erwartet werden, kann man ein Organismenkollektiv mit Selbstregulation als Biozönose ansehen.

Keines der Bevölkerungssysteme, in denen ich die Lärchenminiermotte studiert habe, kann im strengen Sinne als Biozönose bezeichnet werden. Der Zuwachs der Lärchen, Veränderungen in der Struktur der Bestände und in der Zusammensetzung des Lebensvereins, oft von aussen bedingt, sind die Hauptursachen dafür, dass ein durch Regulation erhaltener mittlerer Zustand nicht angenommen werden kann. Die Individuen und Populationen leben in dynamischen Bevölkerungssystemen ohne festgelegten Mittelzustand.

Mit Population bezeichne ich die Gesamtheit der Individuen einer Art in einem Raum. Sie lässt sich durch quantitative Eigenschaften kennzeichnen. Die Glieder der Population stehen in Beziehungen zu einander, sind von Individuen derselben Art ausserhalb der Population räumlich getrennt und stehen mit ihnen in keinen oder in wesentlich schwächeren Beziehungen.

Im Falle von *C. laricella* verstehe ich also unter einer Population alle Tiere der Art in einem räumlich begrenzten Lärchenvorkommen gleich welcher Grösse, das von anderen Lärchenvorkommen derart getrennt ist, dass die Individuen der Population einander wesentlich mehr begegnen und beeinflussen als Artgenossen von anderen Lärchen. Für isolierte Lärchenvorkommen ist die Abgrenzung der Population einfach. Handelt es sich dagegen um Gebiete, in denen die Bäume bzw. Bestände mehr oder weniger benachbart sind, so muss nach dem Abstand, auch nach Standort und Art der Bestände und nach der Dichte und Verteilung der Tiere an den verschiedenen Stellen beurteilt werden, wie stark die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Individuen sind.

Eine Freilandpopulation lässt sich praktisch nie quantitativ als Ganzes erfassen. Alle Angaben beziehen sich auf mehr oder weniger repräsentative Proben und können zu Schätzungen für Verhältnisse in der Population verwendet werden.

Populationen sind nicht konstant, sondern verändern sich. Die vor-

liegenden Studien beschäftigen sich mit der Abundanzdynamik, d. h. den Veränderungen der Populationsdichte innerhalb des Lebensraums. Ich verwende den Begriff Lebensraum im Sinne von SCHWERDTFEGER als den Raum, in dem der Organismus oder das Organismenkollektiv lebt, nicht wie HESSE (1924) als Bezeichnung für die gesamte Biosphäre. Der Lebensraum der Lärchenminiermotte kann allerdings nicht streng als konstant angenommen werden. Bäume wachsen, neue mögen hinzukommen, alte verschwinden, Triebe sterben ab usw. Die Dispersionsdynamik ist nur im Zusammenhang mit den Wanderungen der Raupen studiert worden.

Die Populationsdichte verändert sich innerhalb einer Generation (intrazyklische Bevölkerungsbewegung, Oszillation) sowie von Generation zu Generation (interzyklische Bevölkerungsbewegung, Fluktuation, Massenwechsel). Diese Bevölkerungsbewegungen kommen durch das Wechselspiel von Fruchtbarkeit und Sterblichkeit der Tiere zustande. Es soll untersucht werden, wie verschiedene Umwelteinflüsse auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit in Populationen der Lärchenminiermotte einwirken. Ausserdem soll der Verlauf von Oszillationen und Fluktuationen dargestellt werden.

Intrazyklische Veränderungen

Die Abundanzdynamik kommt durch das Wechselspiel von Fruchtbarkeit und Sterblichkeit zustande. Das Studium der Abundanzdynamik muss sich deshalb vornehmlich auf die Ursachen der Fruchtbarkeit und Sterblichkeit bzw. ihre Unterschiede richten.

Die Ursachen unterschiedlicher Fruchtbarkeit sind meist schwieriger festzustellen als die Ursachen der Sterblichkeit. Der entscheidende Ausdruck für die Fruchtbarkeit ist die Anzahl abgelegter Eier. Diese wird jedoch nicht allein von Einflüssen bestimmt, die auf die Imago einwirken. Auch die Umweltverhältnisse der Jugendstadien spielen eine Rolle, und es lässt sich am Erfolg, der Zahl der abgelegten Eier, schwer deuten, welche einzelnen Einflüsse darauf eingewirkt haben und in welchem Grade. Das gilt für das Individuum und für die Population. Für die Population ist ausserdem die Vorgeschichte der Generation deshalb wichtig, weil ihre Fruchtbarkeit von der Anzahl der geschlechtsreifen Weibchen, also den Überlebenden der Generation abhängt.

Die Ursache für den Tod eines Tieres kann bei der Lärchenminiermotte oft eindeutig festgestellt werden. Deshalb lässt sich auch leichter bestimmen, in welchem Grade verschiedene Ursachen auf die Sterblichkeit in der Population einwirken.

Die Imagines von *Coleophora laricella* treten innerhalb eines begrenzten Zeitraumes auf und legen ihre Eier hauptsächlich innerhalb eines Monats ab. Ist die Eiablage beendet, so werden alle Veränderungen der Populationsdichte im Verlaufe der Generation durch die Sterblichkeit der Tiere verursacht. Da Geburten und Todesfälle zeitlich recht scharf voneinander getrennt sind, erscheinen die Oszillationen als Ausdruck für die Mortalität.

Die Sterblichkeit auf verschiedenen Entwicklungsstufen

Ei

Die Sterblichkeit im Eistadium scheint im allgemeinen nicht sehr hoch zu sein. Die genaue Bestimmung ist dadurch erschwert, dass schlecht angeheftete Eier herunterfallen können und deshalb nicht gefunden werden. Diese Individuen gehen zu Grunde. In einigen Proben wurde eine Sterblichkeit zwischen 3 und 18 % der vorgefundenen Eier festgestellt. In BAIRDS Untersuchungen (1923) schlüpfen aus etwa 25 % der Eier keine Raupen.

Verschiedene Ursachen bzw. Anzeichen des Todes treten auf. Ohne besondere, erkennbare Ursache schlüpfen aus vielen Eiern keine Raupen. Es kann sich dabei um unbefruchtete Eier, um eine Störung der Embryonalentwicklung, um ein Misslingen des Schlüpfens oder um die Tätigkeit natürlicher Feinde handeln. Der grösste Teil der Sterblichkeit gehörte dieser Kategorie an. Ausserdem kamen verpilzte Eier und solche mit jauchigem Inhalt vor. Ein Ei hatte ein Loch von knapp 0,1 mm Durchmesser (etwa $\frac{1}{4}$ der Grösse des Eies), vom Inhalt war nur noch ein schwärzlicher Rest am Boden übrig. Vielleicht war dies Ei parasitiert oder von einer Wanze ausgesogen.

WEBB (1953) fand, dass in Nordamerika eine Miride, *Deraeocoris nubilis* KNIGHT, und andere Wanzen Eier aussaugen. Der Anteil der von Räubern vernichteten Eier variierte zwischen etwa 4 und 40 %, das Mittel betrug rund 10—15 %. In Schweden fand ich besonders eine Wanzenart, nämlich *Atractotomus magnicornis* FALL. (Miridae), häufig an Lärchen. Ich habe nicht beobachtet, dass sie *Coleophora*-Eier angreift, halte es aber für möglich. Diese Wanze ist ein Feind der Fichtenspinmilbe *Paratetranychus ununguis* JAKOBI (THALENHORST 1962).

Raupenstadien vor der Überwinterung

In den Larvenstadien I und II leben die Räumchen in den Minen, im Stadium III verfertigen sie Säckchen und fressen noch etwas als freie, sacktragende Tiere, ehe sie sich zur Überwinterung festspinnen.

Ei und LI sind ausschliesslich auf die Nadel angewiesen, an die das Ei abgelegt wurde. LII kann die erste Mine verlassen und andere Nadeln aufsuchen, LIII pflegt vor dem Festspinnen an mehreren Nadeln zu fressen.

Die Tiere, die sich frei bewegen können, haben daher eher die Möglichkeit, sich schädlichen Einflüssen wie z. B. Vertrocknen der Nadel zu entziehen, dafür sind sie aber Vögeln und anderen Gefahren ausgesetzt. Tote Tiere in Minen können leicht gefunden werden. Die Sterblichkeit unter den freien Raupen ist schwerer festzustellen, da die Tiere herunterfallen oder sonstwie verschwinden können, ohne Spuren ihres Schicksals zu hinterlassen.

Die toten Räumchen, die ich in Minen fand, machten zwischen 1 und 12 % der Tiere in den betreffenden Proben aus, in anderen Proben lebten alle Tiere in den Minen. JUNG (1942) beobachtete ebenfalls nur geringe Sterblichkeit auf dieser Entwicklungsstufe. Bei Massenauftritten entwickeln sich nicht selten mehrere Räumchen in derselben Nadel. In solchen Fällen sterben nach WEBB (1953) oft die Tiere, die sich in dem eher austrocknenden, distalen Teil der Nadel befinden, und auch ein Räumchen, dessen Gang auf die Mine einer anderen Raupe trifft, soll in der Regel nicht überleben. Die von mir gefundenen toten Räumchen waren vertrocknet, die Ursache liess sich nicht eindeutig feststellen. Ein einziges, minierendes Räumchen war offenbar an Parasitenbefall zugrunde gegangen.

Ebenso wie bei hoher Populationsdichte kann sich die Sterblichkeit der Raupen im Herbst auch unter besonderen Verhältnissen stark erhöhen. Hier ist besonders das Vertrocknen von Zweigen oder Nadeln und früher Nadelfall zu nennen. Dadurch sterben nicht nur die Tiere, die noch an die Mine gebunden sind, sondern auch bewegliche, freie Raupen. Der auf S. 39 beschriebene Versuch über den zeitlichen Verlauf der Säckchenbildung zeigte, dass nur ein wesentlich geringerer Teil der Tiere Säckchen bilden kann, wenn die Nadeln schnell vertrocknen (s. Abb. 16). Auch wurden an den langsam trocknenden Zweigen nur einzelne, nackte, tote Räumchen gefunden, an schnell trocknenden Zweigen dagegen zahlreiche (ungefähr 10 %).

Eine gewisse Sterblichkeit betrifft zwar meist nicht mehr die aktiven, sondern die bereits ruhenden Raupen, kann aber noch hier erwähnt werden. Eine Anzahl von Tieren spinnt sich nämlich ungenügend oder an Nadeln zur Überwinterung fest, fällt früher oder später vom Baum und geht dadurch zugrunde. Der Anteil dieser Tiere an der Population lässt sich kaum bestimmen. In einem Fall fand ich 4 % der Räumchen an Nadeln festgesponnen. Es ist möglich, dass sich der

Anteil ungeeignet angespinnener Tiere bei hoher Populationsdichte erhöht. Oft findet man dann z. B. die Säckchen gehäuft an bestimmten Stellen wie Triebspitzen, viele Tiere spinnen sich an fremden Säckchen an und können nicht nur mit diesen herunterfallen, sondern sind auch eine leichtere Beute für Vögel, indem sie die Suche erleichtern.

Die gesamte Sterblichkeit von der Eiablage bis zum Beginn der Überwinterung scheint demnach oft nicht besonders gross zu sein. Die Populationsdichte dürfte aber dabei eine wichtige Rolle spielen. In Populationen mit mässiger oder geringer Dichte fand ich in keinem Fall einen wesentlichen Rückgang bis zum Winter. In einem untersuchten Fall mit hoher Ausgangsdichte ging dagegen die Population von August bis Dezember auf knapp die Hälfte zurück.

Überwinternde Raupen

Winterpopulationen eignen sich am besten für quantitative Untersuchungen. Die überwinternden Tiere sind leicht zu finden, man kann ihren Zustand und die Ursachen des Todes meist gut erkennen. Während der Überwinterung sinkt die Populationsdichte oft sehr stark. Die meisten und zuverlässigsten Daten der vorliegenden Studien beziehen sich deshalb auf überwinternde Raupen.

Ich habe die toten Individuen nach den erkennbaren Symptomen in Gruppen eingeteilt: Sterblichkeit durch Parasiten, durch Vögel, durch mechanische Beschädigung und durch übrige Ursachen (Pilzbefall etc.). Hinzurechnen muss man ausserdem den Rückgang in der Dichte der angetroffenen Säckchen, der wohl in der Hauptsache durch Vögel verursacht wird.

Parasiten. — Die Lärchenminiermotte wird zwar schon vor der Überwinterung von Parasiten befallen, doch tritt der Befall hauptsächlich erst nach dem Festspinnen der Raupen zutage. Die Parasiten töten ihren Wirt meist, nachdem er sich festgesponnen hatte. Man findet dann die Parasitenlarve neben den Resten der Raupe im Säckchen, gelegentlich liegt sie auch noch in dem ausgezehrten Wirt (vergl. Abb. 1, EIDMANN 1961). Der häufigste Parasit war die Eulophide *Chrysocharis nitetis* WALKER.

Die Parasitierung wurde in Proben von Djurgården, Stäket und Bogesund während mehrerer aufeinanderfolgender Jahre studiert. Sie variierte etwas, meist jedoch innerhalb enger Grenzen, und betrug im Durchschnitt etwa 2—3 % (s. Tab. 34). Eine wichtige Ausnahme machte jedoch der Winter 1961/62 auf Djurgården und in Stäket. Dort

Tab. 34. Durchschnittlicher Prozentsatz der Parasitierung in Proben von überwinternden Tieren.

	1956/57	57/58	58/59	59/60	60/61	61/62	62/63	63/64	64/65
Djurgården.....	3,3	0,5	0,9	2,5	2,0	11,8	3,1	(12,5)	—
Ståket.....			2,4	3,1	3,7	58,0	1,2	1,6	3,6
Bogesund.....					0 (?)	3,3	1,6	2,9	7,6

war nämlich die Parasitierung mit 11,8 bzw. 58,0 % wesentlich stärker als sonst üblich.

Dafür können vor allem zwei Ursachen, allein oder kombiniert, in Frage kommen. Im vorhergehenden Winter war an beiden Stellen die Populationsdichte von *C. laricella* relativ hoch, zu Beginn des Winters 1961/62 dagegen nur 0,12 C/K. Es lässt sich also an einen „delayed density-dependent“ Effekt denken. Ausserdem ist es möglich, dass ein reichliches Vorkommen von Zwischenwirten im Sommer 1961 den Parasiten Vorschub leistete. Die Parasiten sind ja nicht an einen Wirt gebunden, sie befallen meist verschiedene Insekten. U. a. waren in diesem Jahr *Eriocrania*-Minen in Birkenblättern sehr häufig.

Vögel. — Die räuberische Tätigkeit der Vögel macht sich erst an den überwinternden Säckchen bemerkbar. Aufgerissene, ihres Inhalts beraubte Säckchen zeugen deutlich von Befall durch Vögel. Die mechanisch getöteten Tiere, meist gequetscht oder auch anders verletzt, sind vermutlich ebenfalls zum Teil auf das Konto der Vögel zu setzen, ihr Anteil pflegt aber gering zu sein. Wesentlich grösser ist der Rückgang der Populationsdichte, der im Laufe des Winters vorzukommen pflegt. Die Vögel reissen nicht nur Säckchen auf, sondern sie entfernen auch Tiere zusammen mit ihren Säckchen. Ein gewisser, wahrscheinlich sogar grosser Anteil des winterlichen Populationsrückganges ist deshalb ebenfalls auf die Tätigkeit der Vögel zurückzuführen.

Der Verlauf und die Stärke des Vogelfrasses variieren von Jahr zu Jahr und von Bestand zu Bestand. Sie sind abhängig von bestimmten Umweltbedingungen.

Die ersten aufgerissenen Säckchen kann man schon im Oktober finden, oft treten sie aber erst im November oder Dezember auf. Man pflegt dann in zunehmendem Grade aufgerissene Wintersäckchen zu finden, das Maximum wird meist im April erreicht. Die Vögel fressen also bis in das Frühjahr hinein überwinternde *Coleophora*-Raupen. Die echte Zunahme der absoluten Zahlen für aufgerissene Säckchen kann allerdings leicht übersehen werden, da die Sterblichkeit durch

Vögel relativ zunimmt. Dies hängt mit dem Rückgang der Dichte überwinternder Säckchen zusammen, denn bei gleicher Anzahl aufgerissener Säckchen ist ihr prozentualer Anteil um so höher, je geringer die Dichte aller Säckchen ist.

Vermutlich wirkt die Schneedecke auf den Verlauf des Vogelfrasses ein. Die Wintersäckchen von *C. laricella* sind meist auch bei Schnee gut zugänglich, während andere Nahrung zugedeckt ist. Ein Vergleich der meteorologischen Beobachtungen über Schneevorkommen mit der Zunahme der Sterblichkeit durch Vögel während mehrerer Winter auf Djurgården deutet in diese Richtung, eindeutige Korrelationen stellen sich allerdings nicht heraus.

Die Lage und Zusammensetzung der Bestände und die Struktur des Kronenraums haben wesentlichen Einfluss auf die Sterblichkeit durch Vögel, da sie auf Vorkommen, Aufenthalt und Nahrungssuche der verschiedenen insektenfressenden Vögel einwirken. Es besteht ein auffallender Unterschied zwischen der hohen Sterblichkeit auf Djurgården (s. Tab. 35) und den relativ wenigen, von Vögeln aufgerissenen Säckchen in Stäket und auf Bogesund (zu Ende der Überwinterung zwischen 0 und 4 %). Er ist wahrscheinlich bedingt durch die Häufigkeit der Lärchen und damit der Miniermotten einerseits und durch Höhe, Kronenform und Umgebung der Lärchen andererseits. Die Art und Grösse des Nahrungsangebotes und das Vorkommen und Verhalten der Vögel bestimmen den Umfang der Sterblichkeit. Die hohe Sterblichkeit durch Vögel an den Lärchengruppen in parkartiger Umgebung auf Djurgården hat eine Parallele in WEBBS Untersuchungen. Er fand die grösste Sterblichkeit durch Vögel in gemischten Beständen mit weniger als 10 % Lärchen. Auch meine Ergebnisse von Rössjöholm (Tab. 41), nach denen die an Buchenhochwald angrenzenden Bestandteile prozentual stärker von Vögeln heimgesucht waren, weisen auf die Bedeutung der Umgebung der Lärchen hin.

Die Populationsdichte beeinflusst das Angebot an Nahrung, sie kann aber auch auf das Verhalten der Vögel einwirken. Man kann annehmen, dass unter im übrigen gleichen Bedingungen mehr Räumchen den Vögeln zum Opfer fallen, wenn die Populationsdichte hoch ist, da die Vögel intensiver nach der reichlicheren Nahrung suchen. Eine Tendenz zu höherer Sterblichkeit durch Vögel bei höherer Populationsdichte deutet sich in den Untersuchungen schwach an (vergl. Tab. 35), sie ist aber nicht gesichert. WEBB (1953) nimmt ebenfalls an, dass die Sterblichkeit durch Vögel von der Populationsdichte abhängt. Ist allerdings das Nahrungsangebot zu hoch für die Vögel, die die Lärchen besuchen, so kann eine solche Abhängigkeit nicht deutlich zum Aus-

druck kommen. Ausserdem kann eine eventuelle Abhängigkeit des Vogelfrasses von der Populationsdichte des Wirtes leicht durch andere Effekte überdeckt werden, die durch Umweltbeziehungen der Vögel hervorgerufen werden. Dazu gehört vor allem die bereits besprochene Struktur des Bestandes. In Rössjöholm 45 war an den Bestandesrändern SW und W, die an Buchenhochwald angrenzten, die geringste Dichte der Säckchen (Tab. 25), dagegen der höchste Anteil Sterblichkeit durch Vögel (Tab. 41).

Rückgang der Dichte überwinternder Säckchen. — Im Herbst wurden stets mehr *Coleophora*-Säckchen angetroffen als im Frühjahr vor Wiederaufnahme der Aktivität (Ausnahme: Stäket 1963/64). Das geht deutlich aus dem Beispiel für Djurgården in Tabelle 35 hervor. Dort enthielten die Proben in den betreffenden Jahren zu Ende der Überwinterung etwa zwischen 20 und 50 % weniger Säckchen als zu Beginn der Überwinterung.

Nicht der gesamte Rückgang der Dichte überwinternder Säckchen (Schwund) ist den Vögeln zuzuschreiben. Durch Witterungseinflüsse können Säckchen vom Baum fallen. Es lässt sich nicht einmal mit Sicherheit an Hand des vorliegenden Materials nachweisen, dass die Vögel an dem winterlichen Rückgang der Dichte von Säckchen beteiligt sind. Da die meisten Tiere ihre Säckchen jedoch gut festspinnen, dürfte kaum bis zur Hälfte der Säckchen im Laufe des Winters herunterfallen. Man muss vielmehr vermuten, dass ein Teil abgezupft wird. Dafür kommen aber im Winter praktisch nur Vögel in Frage.

Auf der Abbildung 29 ist die Dichte der Wintersäckchen dargestellt, die zu verschiedenen Zeitpunkten der Probeentnahme auf Djurgården gefunden wurden. Die obere Kurve 1 verbindet die Werte für die

Tab. 35. Djurgården 1956—1963: Dichte der zu Beginn und zu Ende der Überwinterung vorgefundenen Säckchen sowie Dichte und Prozentsatz der von Vögeln aufgerissenen Säckchen zu Ende der Überwinterung. Ausserdem ist unter „% Vögel und Rückgang“ der Prozentsatz des winterlichen Populationsrückganges einschliesslich der von Vögeln aufgerissenen Säckchen angegeben.

	1956/57	57/58	58/59	59/60	60/61	61/62	62/63
Beginn der Überwinterung: C/K.....	0,70	0,27	0,38	0,07	0,48	0,12	0,06
Ende der Überwinterung: C/K.....	0,39	0,21	0,25	0,03	0,27	0,07	0,04
» » » C/K Vögel..	0,22	0,07	0,07	0 ¹	0,09	0,02	0,01
» » » % » ..	57	34	28	0	31	25	30
% Vögel und Rückgang.....	76	48	53	57	62	56	50

¹ In einer Probe vom 8. XII. 0,01 C/K von Vögeln aufgerissen (7 S).

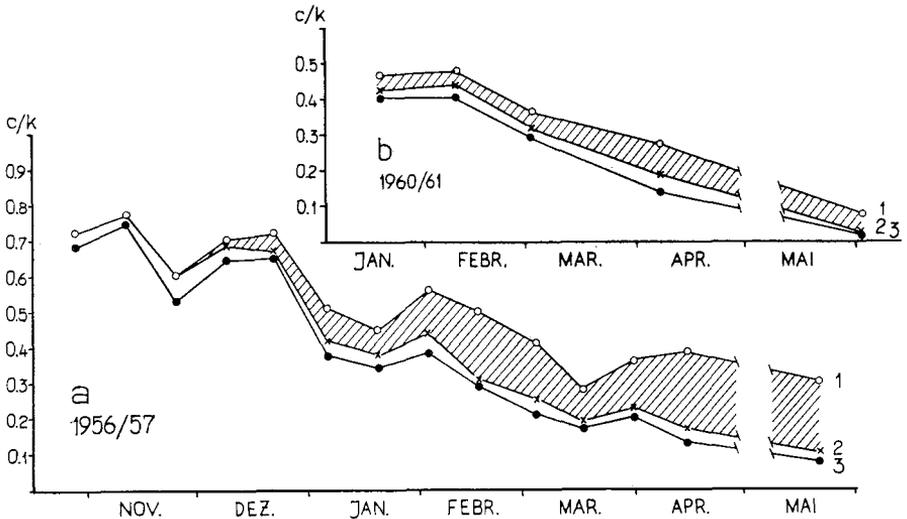


Abb. 29. Rückgang der Populationsdichte und Sterblichkeit durch Vögel und durch andere Ursachen auf Djurgården.

a. Winter 1956/57. b. Winter 1960/61.
1: C/K. 2: (C — C Vögel)/K. 3: lebende C/K.

Dichte aller jeweils angetroffenen Säckchen (C/K). Die mittlere Kurve 2 verbindet die Werte für die Dichte aller Säckchen mit Ausnahme der von Vögeln aufgerissenen (C/K—C Vögel/K). Das dazwischenliegende, schraffierte Feld bezeichnet also den nachweislich durch Vögel verursachten Populationsrückgang. Die untere Kurve 3 verbindet die Werte für die Dichte der lebenden Tiere (1 C/K). In die Diagramme sind auch Werte für die Dichte von Säckchen und Räupchen nach der Überwinterung aufgenommen worden, doch sind die Kurven Ende April—Anfang Mai unterbrochen, um anzudeuten, dass von da an andere Verhältnisse herrschten.

Die Kurven zeigen die Abnahme der Dichte von Säckchen und lebenden Tieren. Das Diagramm für 1957/58 lässt einen Zusammenhang zwischen der Abnahme der Säckchen und der nachgewiesenen Tätigkeit der Vögel vermuten, aber eindeutig ist ein solcher Zusammenhang nicht. Für 1960/61 tritt er kaum in Erscheinung. Will man annehmen, dass der Rückgang der Säckchendichte hauptsächlich durch Vögel verursacht ist, so ist die gesamte Sterblichkeit durch Vögel für die Aprilproben mit rund 75 bzw. 60 % zu veranschlagen (vergl. Tab. 35).

Mechanische Beschädigung. — In vielen Proben findet man einzelne Tiere, die durch mechanische Beschädigung zugrunde gingen. Solche

Räupchen können bei der Probeentnahme geschädigt worden sein. Auch Vögel kommen als Urheber der Schäden in Betracht. Gelegentlich werden wohl auch Tiere durch peitschende Zweige zerquetscht.

In den einzelnen Proben wurden zwischen 0 und 4 % mechanisch beschädigte Raupen gefunden. Der Durchschnitt für über 60 verschiedene Winterproben war 0,5 %.

Übrige Ursachen. — Diese Gruppe umfasst Tiere, bei denen die Todesursache nicht sicher festgestellt werden konnte, sowie Räupchen mit Pilzbefall.

Tote, oft trockene Raupen, die keine deutlichen Spuren von Pilz-, Parasiten- oder Räuberbefall aufweisen, kommen nicht selten in den Proben vor. Die wichtigsten Todesursachen dürften Entwicklungsstörungen, Vertrocknen, physiologische Schäden und eventuell Krankheiten sein. Auch unter den Tieren, die gesund aussahen, können sich kranke oder geschädigte Raupen befunden haben, wie u. a. aus den Zuchtversuchen hervorgeht. Es war aber in den meisten Fällen nicht möglich, dies zu erkennen. Deshalb sind in dieser Gruppe nur eindeutig tote oder schwer geschädigte Tiere mitgerechnet, und der Umfang der Gruppe dürfte vermutlich etwas grösser sein, als angegeben wird. Manche Raupen waren trocken, andere schlaff und häufig missgefärbt, andere sahen leer und wie ausgesogen aus. Eine grössere Anzahl solcher leeren Raupen wurde z. B. in einer Probe von Djurgården Anfang April gefunden. Es ist möglich, dass sie Wanzen, die schon aus der Winterruhe erwacht waren, zum Opfer gefallen waren. Proben von Rössjöholm aus dem Februar wiesen ebenfalls recht viele leere Raupen auf.

Raupen mit deutlichem Pilzbefall kamen nicht häufig vor. Es kann sich dabei um saprophytische, aber auch um parasitische Pilze gehandelt haben. Eine Ausnahme machten Proben aus dem Winter 1961/62 von Skåne, in denen ein hoher Prozentsatz verpilzt war. Es handelte sich um den insektenpathogenen *Poecilomyces farinosus* (DICK. ex FR.) BROWN et G. SMITH; ausserdem trat eine offenbar saprophytische *Verticillium*-Art auf. Wahrscheinlich wurde der Ausbruch der Pilzseuche ausser durch hohe Populationsdichte (im November 0,95 C/K) durch einen ungewöhnlich warmen Oktober mit einem Temperaturüberschuss von 2,5—4° C und mit Niederschlägen von 140 % des Normalen gefördert. Jedenfalls ging die Populationsdichte von *C. laricella* bis zum nächsten Frühjahr sehr stark zurück. Einen Zusammenhang von Pilzbefall und Witterungsverhältnissen (bes. Kälte) vermutete schon JUNG (1942). Er fand in einem Fall sehr viele,

stark verpilzte Wintersäckchen, hielt aber für wahrscheinlich, dass der Pilz ein Saprophyt war.

In den Proben aus Mittelschweden habe ich stärkere Verpilzung nicht beobachtet. Vielleicht wurde eine höhere Sterblichkeit in Proben von Stäket im Winter 1961/62 durch Pilze verursacht.

Der Anteil der toten Tiere, die zu der Gruppe „Übrige Ursachen“ gezählt wurden, variierte zwischen 0 und 48 %, von der genannten Ausnahme abgesehen. Das hängt mit Variationen in der Intensität der einzelnen Sterblichkeitsfaktoren zusammen. In einigen Probeserien zeigte der Prozentanteil eine zunehmende Tendenz zum Frühjahr hin, in anderen nicht. Eine solche Tendenz liess sich aber weder innerhalb der Serien noch für das ganze Material sicher nachweisen. Im allgemeinen verursachten die „übrigen Ursachen“ weniger als 10 % Sterblichkeit in den Proben, im Durchschnitt etwa 2—3 %. Höher war der Anteil in den Proben des Winters 1964/65 von Rössjöholm mit hoher Populationsdichte, in denen vor allem vertrocknete Tiere zahlreich vorkamen.

Die Dichte der lebenden Tiere geht also während der Überwinterung oft stark zurück (vergl. Abb. 30). Allerdings schwankt die winterliche Sterblichkeit sehr erheblich von Jahr zu Jahr und von Population zu Population. Die Schwankungen verlaufen in verschiedenen Populationen gelegentlich etwa gleichsinnig, das braucht aber durchaus nicht der Fall zu sein. Der Schwankungsbereich liegt zwischen weniger als 10 % und mehr als 80 % Sterblichkeit. Einmal ist starker Rückgang der Dichte lebender Tiere hauptsächlich Vögeln und Schwund zuzuschreiben, ein andermal Parasiten oder Pilzen. An den Proben von Djurgården fällt auf, dass in mehreren Jahren trotz unterschiedlicher Ausgangsdichte die Zahl der überlebenden Tiere im Frühjahr auf die gleiche Dichte reduziert war (s. Abb. 30).

Raupen nach der Überwinterung und Puppen

Eine Anzahl von Todesursachen führt zu einer oft recht bedeutenden Sterblichkeit auf diesen Entwicklungsstufen. In allen Stadien treten Entwicklungsstörungen auf. Nicht selten scheint dies besonders im Zusammenhang mit dem Erwachen aus der Diapause und der Häutung zum letzten Larvenstadium vorzukommen. In praktisch allen Proben mit erwachenden oder erwachten Raupen findet man Tiere, die in oder nach der Häutung zugrunde gegangen sind. Proben von Rössjöholm 1965 enthielten rund 4 % solcher Tiere. Zuchtversuche ergaben, dass sehr hohe und sehr geringe Luftfeuchtigkeit vor oder bei dem Erwachen ungünstig auf die Tiere einwirkt.

In der Literatur wird verschiedentlich angegeben, dass Frühjahrsfrost die Tiere schädige. Zuchtversuche ergaben, dass *Coleophora*-Raupen vorübergehende Kälteeinbrüche während der Periode des Erwachens im Frühjahr wahrscheinlich gut ertragen können (s. S. 98). Die Kältetoleranz von Puppen wurde noch nicht näher untersucht. Puppen sind aber Frost im allgemeinen weniger ausgesetzt. Heftige Nachtfröste in ganz Südschweden Anfang Juni 1955 verhinderten nicht, dass die nächste Generation hohe Populationsdichten erreichte. Weitere Versuche zur Kältetoleranz sind geplant.

Infolge schlechter Koinzidenz oder hoher Populationsdichte können im Frühjahr Räumchen an Nahrungsmangel zugrunde gehen. Ausserdem wirkt Nahrungsmangel ungünstig auf die Fruchtbarkeit der Weibchen ein. WEBB (1953) fand einen deutlichen Rückgang der Überlebensrate in Hungerpopulationen.

Ausser der Parasitierung, die schon im Winter in Erscheinung tritt, kommt auch im Frühjahr eine gewisse Sterblichkeit durch Parasiten vor. Sie kann gelegentlich recht hoch sein (s. WEBB 1953), hielt sich aber in meinen Untersuchungen meist in mässigen Grenzen. Im Frühjahr 1964 waren in Proben von Bogesund 12 % der Puppensäckchen parasitiert (Abb. 12), in Zuchten mit Material von Blekinge und Skåne schlüpften zwischen 2 und 12 %, im Durchschnitt 3 % Parasiten (bezogen auf geschlüpfte Imagines). Die weitaus häufigste Art war wiederum *Chrysocharis nitetis* WALKER.

Oft kann man Vögel im Frühjahr beim Verzehren von Lärchenminiermotten beobachten. Sie hinterlassen dann aber praktisch nie aufgerissene Frühjahrs- bzw. Puppensäckchen oder andere deutliche Spuren, so dass der Umfang ihrer Tätigkeit schwer zu beurteilen ist. Der Rückgang der Populationsdichte (Schwund), der auch im Frühjahr oft sehr markant ist, lässt nur bedingt Schlüsse zu, da die Tiere abwandern und sich abspinnen können. Das kommt besonders bei starkem Befall häufig vor. In meinen Proben fand ich für den Zeitraum vom Ende der Diapause bis zur Puppenruhe Rückgänge in der Dichte der angetroffenen Säckchen zwischen 0 und 75 %, im Durchschnitt für 5 Vorsommer auf Djurgården 44 %. In keinem der Fälle war die Dichte der lebenden Tiere besonders hoch (0,15 IC/K und weniger). Man darf daher vermuten, dass der Rückgang wenigstens teilweise durch Vögel verursacht wurde.

Auch andere Räuber können *C. laricella* dezimieren. Über Pilzbefall im Frühjahr ist kaum etwas bekannt. Loos (1892) führt Ansammlungen „anscheinend nicht für den Frass disponierter, kranker Larven“ mit viel Gespinst an Stämmchen aufgeasteter Bäume auf Schma-

rotzerpilze zurück, doch dürfte dabei Nahrungsmangel eine wesentliche Rolle gespielt haben. Es ist möglich, dass Pilzinfektionen auch im Frühjahr Tiere töten können. Im Laboratorium kann man unter hoher Luftfeuchtigkeit aus erwachenden Räumchen parasitische Pilze treiben. Ich habe so *Aspergillus effusus* TIRABOSCHI und eine wahrscheinlich *Beauveria tenella* SIEM. nahestehende Art erhalten. Im Freien habe ich im Frühjahr den Ausbruch von Pilzkrankheiten nicht beobachten können. Die auf S. 127 erwähnte Pilzseuche in Skåne hat sich vielleicht auch im Frühjahr fortgesetzt.

Die Bedeutung anderer Einflüsse, wie etwa Regen und Wind, für die Sterblichkeit im Frühjahr geht aus meinem Material nicht hervor.

Die Dichte der lebenden Tiere nahm nach dem Erwachen im Frühjahr unterschiedlich stark ab. Auf Djurgården erreichten in 5 Jahren zwischen rund 50 und 15 % der Räumchen, die den Winter überlebt hatten, das Puppenstadium; die Sterblichkeit war im Durchschnitt etwa 65 %. Die Frühjahrssterblichkeit kann aber auch geringer sein.

Imagines

Die Imago ist das einzige Stadium von *C. laricella*, das sich schwer quantitativ erfassen lässt, da sie sich frei bewegt und von der Bezugseinheit, dem Kurztrieb, unabhängig ist. Käscherfänge erlauben zwar in gewissem Grade, relative Veränderungen in der Dichte der Imagines festzustellen, doch können diese kaum in Beziehung zur Dichte der anderen Stadien gesetzt werden. Bei abnehmender relativer Dichte erfährt man nichts über den Verbleib der fehlenden Motten. Nur die wenigen Imagines, die beim Schlüpfen verunglücken und noch im oder am Säckchen sind, kann man der auf Kurztriebe bezogenen Populationsdichte genau zuordnen.

Es ist anzunehmen, dass Witterungseinflüsse ungünstig auf die Imagines einwirken können. Frost kommt zur Schwärmzeit kaum vor. Heftige Regengüsse und Hagel verursachen wahrscheinlich eine gewisse Sterblichkeit. Imagines, die durch Wind abgetrieben werden und nicht zu der Population zurückkehren, können als Abgang praktisch zur Sterblichkeit gezählt werden, da sie nicht mehr zur nächsten Generation beitragen.

Früher oder später sterben die Tiere, entweder infolge schädlicher Einwirkungen oder eines natürlichen Alterstodes. Wesentlich ist, ob die Weibchen vor ihrem Tode Gelegenheit haben, die grösstmögliche Anzahl befruchteter Eier abzulegen. Deshalb hängt die Frage der Sterblichkeit eng mit der Fruchtbarkeit und mit der Dichte und Lebensdauer der Männchen zusammen. Ein Modellbeispiel soll dies erklären.

Wenn an einem Tag 100 Weibchen schlüpfen, alle befruchtet werden und innerhalb von 10 Tagen die grösste ihnen mögliche Zahl von Eiern ablegen, angenommen 50 Stück zu je 5 am Tag, so haben sie nach 10 Tagen insgesamt 5 000 Eier gelegt. Gehen der Population täglich 2 ♀♀ durch vorzeitigen Tod oder Abtrift verloren, so sind nach 10 Tagen nur noch 82 ♀♀ vorhanden. Die Sterblichkeit ist aber, die gleiche Legetätigkeit von 5 Eiern pro ♀ und Tag vorausgesetzt, nicht mit 18 %, sondern nur mit 9 % einzusetzen, da insgesamt 4 550 Eier oder 91 % der für die ursprüngliche Weibchenpopulation maximalen Eizahl gelegt wurden. Man kann das Beispiel erweitern, indem man annimmt, dass infolge höherer Sterblichkeit der Männchen 20 Weibchen nicht befruchtet werden. Die ursprüngliche Population von 100 ♀♀, davon nur 80 befruchtet, wird wieder täglich um 2 ♀♀ bzw. 1,6 befruchtete ♀♀ vermindert. In 10 Tagen werden 4 550 Eier, aber nur 3 640 befruchtete Eier oder 72,8 % der grösstmöglichen Anzahl gelegt. Die Sterblichkeit der ♀♀ ist zwar wiederum nur 9 %, aber auf Grund der höheren Sterblichkeit bei den ♂♂ können sich nur 3 640 der 4 550 Eier oder nur 80 % entwickeln.

In Wirklichkeit sind die Verhältnisse wesentlich komplizierter. Die ♂♂ schlüpfen im Durchschnitt etwas früher als die ♀♀ und haben kürzere Lebensdauer. Der tägliche Abgang von Tieren ist wahrscheinlich sehr unregelmässig. Ein ♀ legt nicht jeden Tag dieselbe Anzahl von Eiern, sondern vermutlich zu Anfang der Legezeit mehr als gegen ihr Ende. Kopulation und Eiablage können durch ungünstige Witterung zeitweise unterbunden werden, während der Abgang aus der Population weiterläuft.

Daraus geht hervor, dass man den Begriff Sterblichkeit bei den Imagines weit fassen oder vorsichtig verwenden soll. Er schliesst unumgänglich die Erwartung einer bestimmten mittleren Fortpflanzung ein. Man kann beispielsweise erwarten, dass unter optimalen Bedingungen jedes ♀ einer Population im Durchschnitt 50 Eier ablegt. Man kann aber ebensogut erwarten, dass die ♀♀ bei einem normalen Geschlechterverhältnis von 1 : 1 vielleicht nur je 45 befruchtete Eier legen. Die Abweichung der empirisch festgestellten von der optimal erwarteten Anzahl der Eier liesse sich dann als Sterblichkeit angeben.

Wichtigste Ursachen und Umfang der Sterblichkeit

Fasst man die Beobachtungen über die Sterblichkeit auf den einzelnen Entwicklungsstufen zusammen, so ergibt sich ungefähr folgendes Bild der Verhältnisse in Schweden.

Vom Eistadium bis zum Beginn der Überwinterung scheint die Sterb-

Tab. 36. Rückgang der Dichte lebender Tiere vom Beginn der Überwinterung bis zur Puppenruhe.

Die mit < bezeichneten Frühjahrswerte für die Dichte wurden vor Beginn der Frühjahrsaktivität bestimmt.

Proben	IC/K		% Rückgang	Anm.
	Herbst	Frühjahr		
Djurgården 1956/57	0,70	0,07	90	bes. Vögel und Schwund
57/58	0,27	0,04	85	
58/59	0,38	<0,15	>60	
59/60	0,07	<0,03	>57	
60/61	0,48	0,02	96	
61/62	0,12	0,02	83	
62/63	0,06	0,01	83	
Stäket 1961/62	0,12	<0,02	>83	bes. Parasiten
62/63	0,05	0,02	60	
63/64	0,21	<0,21	> 0	
Bogesund 1962/63	0,14	0,08	43	
63/64	0,48	0,11	78	
Rössjöholm 1956/57 (98-3)	1,02	0,36	65	
» (248-1)	2,04	0,09	96	
61/62 ¹	0,90	0,09	>90	bes. Witterung und Pilze

¹ Dichte für Herbst grobes Mittel, für Frühjahr geschätzt.

lichkeit meist ziemlich gering zu sein. Eine grobe Schätzung von 20 % bei geringer oder mässiger Populationsdichte dürfte nicht zu niedrig sein. Bei höherer Populationsdichte muss man mit grösserem Abgang rechnen. Unter den Ursachen sind besonders zu erwähnen intraspezifische Konkurrenz und frühzeitiger Nadelfall, u. U. auch tierische Feinde.

In der Mehrzahl der Fälle ging die Dichte der lebenden Individuen am stärksten zwischen dem Beginn der Überwinterung und der Puppenruhe zurück. Werte für diesen Rückgang sind in der Tabelle 36 wiedergegeben. Mehr als die Hälfte der Werte liegt über 75 %. Man darf annehmen, dass häufig nicht mehr als ein Viertel der Tiere, die sich zur Überwinterung festspinnen, im Frühjahr das Puppen- oder Imaginalstadium erreicht. Die Ursachen, die für den Rückgang hauptsächlich verantwortlich sind, können von Fall zu Fall variieren und in verschiedenen Kombinationen auftreten. Als wichtig stellten sich besonders heraus: die Vögel und der Rückgang bzw. Verlust an Säckchen, die parasitischen Hymenopteren, die Witterungsverhältnisse und in Verbindung damit Pilzkrankheiten. Andere Ursachen können ebenfalls höhere Sterblichkeit verursachen, darüber ist aber wenig bekannt. Die ständige Abnahme der Dichte von angetroffenen Säckchen wird, zumindest teilweise, Vögeln zugeschrieben.

An vielen Stellen scheinen der Abgang von Säckchen und Vogeltätigkeit einen sehr hohen oder den höchsten Anteil der Mortalität auszumachen. Dagegen ist die Parasitierung meist recht gering und nur in bestimmten Jahren stellenweise von grösserer Bedeutung für die Reduktion der Populationsdichte. Die Witterung wirkt in unterschiedlichem Grade auf die Populationsdichte ein. Pilzseuchen hängen wahrscheinlich von der Witterung ab. Beide können u. U. hohe Sterblichkeit verursachen. Das trifft jedoch seltener ein.

Die Sterblichkeit im Imaginalstadium, ihre Ursachen und ihr Verlauf sind nicht genau bekannt. Ich nehme an, dass ein Teil der Tiere ungünstigen Witterungseinflüssen zum Opfer fällt. Auf Djurgården war 1962 die Dichte der Puppen 0,015 C/K, die Dichte der jungen Räupchen 0,071 C/K. Erwartete man 45 befruchtete Eier/♀, so wäre die Sterblichkeit von Puppen, Imagines und Eiern mit 79 % anzugeben. Der grösste Teil der Sterblichkeit dürfte auf die Imagines entfallen (am 19. VII., vor Beendigung der Eiablage, war die Dichte der Eier 0,053). Ein entsprechender Wert für Stäket 1963 war maximal 56 % Sterblichkeit.

Ich möchte mit diesen Überlegungen und Beispielen auf einen sehr wichtigen Abschnitt im Generationsablauf der Lärchenminiermotte hinweisen. Für die Dichte der kommenden Generation ist nicht allein die Zahl der Tiere, die das Puppenstadium erreichen, von wesentlicher Bedeutung. Die Verhältnisse während des Schlüpfens der Motten und der Schwärmzeit bestimmen in hohem Grade die Anzahl der entwicklungsfähigen Eier.

In Tabelle 37 sind zwei Modelle der Analysen von intrazyklischen Veränderungen der Populationsdichte (life tables) aufgestellt. Die Modelle bauen auf den Ergebnissen der Untersuchungen auf, stellen aber keine bestimmten, analysierten Probeserien dar. Modell A ähnelt Verhältnissen, wie sie z. B. auf Djurgården bei einer Populationsdichte von etwa 0,35—0,40 Eiern/K und stärkerem Vogelfrass herrschen können. Modell B soll angenommene Verhältnisse bei höherer Dichte der Eier darstellen. Hier soll starke Sterblichkeit u. a. durch Pilzbefall verursacht werden. Die gleiche Bevölkerungsbewegung ergibt sich, wenn man anstelle des Pilzbefalls entsprechende Parasitierung einsetzt.

Ein Beispiel für die Analysen der Bevölkerungsbewegungen ist in Tab. 38 wiedergegeben. Darin sind Ergebnisse der Probeserien von Djurgården vom Herbst 1961 zum Herbst 1962 summarisch aufgestellt. Die Zahlen lassen deutlich den Rückgang der Dichte aller in den Proben gefundener Tiere und die Abnahme der Dichte der lebenden Tiere

Tab. 37. Zwei Modellfälle von Analysen der Bevölkerungsbewegungen, basiert auf Ergebnisse der Probseriesen.
Nähere Erklärung im Text.

Entwicklungsstufen	Ursachen der Sterblichkeit	Modell A			Modell B		
		tote Tiere		lebende Tiere zu Beginn der Entw.-stufe	tote Tiere		lebende Tiere zu Beginn der Entw.-stufe
		%	Anzahl		%	Anzahl	
Eier	unbefruchtet, Krankheiten etc.	10	10	100	10	10	100
Raupen in Minen	Vertrocknen, Konkurrenz etc.	6	5,4	90	20	18	90
freie Raupen vor Überwinterung	Vögel, ungeeignetes Verhalten (für Überwinterung) etc.	5	4,2	84,6	20	14,4	72
überwinternde Raupen	Parasiten	3	2,4	80,4	3	1,7	57,6
	Vögel	21	16,9		5	2,9	
	Rückgang der Dichte (verschwundene Tiere)	36	28,9		15	8,6	
	mechanisch	0,5	0,4		0,5	0,3	
	übrige	2,5	2,0		60	34,6	
Raupen nach Überwinterung und Puppen	Parasiten, Vögel, Rückgang der Dichte etc.	65	19,4	28,9	40	3,8	9,5
Imagines ¹	Witterung, verminderte Fruchtbarkeit etc.	62	6,4	10,4	30	1,7	5,7

¹ Bei der Berechnung der Sterblichkeit von Imagines ist angenommen, dass die nächste Generation dieselbe Anfangsdichte wie die analysierte haben soll und dass man von den Weibchen unter günstigsten Verhältnissen die Ablage von 50 Eiern erwarten darf. Damit wird die Anzahl der normal überlebenden Imagines auf 4 festgelegt.

Tab. 38. Zusammenstellung von Ergebnissen aus einer Untersuchungsserie von Djurgården 1961/62. Beispiel einer Analyse der Bevölkerungsbewegungen.

Datum	Entwicklungsstadien der lebenden Tiere	Dichte aller Tiere C/K	Dichte lebend. Tiere 1C/K	leb. Tiere %	% tote Tiere durch				% der ursprünglichen Dichte	
					Parasiten	Vögel	übrige	Summe	aller Tiere	lebender Tiere
13.IX.61	L in Minen + aktive L in S	0,139	0,139	100	—	—	—	—	100	100
16.X.61.	aktive + inaktive L in S	0,118	0,098	82,6	16,3	—	1,1	17,4	84,8	70,5
20.XI.61.	überwinternde L	0,101	0,091	89,5	9,3	—	1,2	10,5	72,7	65,5
18.XII.61.	»	0,089	0,062	70,3	9,5	18,9	1,3	29,7	64,0	44,6
19.I.62.	»	0,114	0,084	74,0	14,6	6,2	5,2	26,0	82,0	60,4
21.II.62.	»	0,076	0,056	73,4	12,5	10,9	3,1	26,6	54,7	40,3
30.III.62.	»	0,070	0,043	61,3	14,5	24,2	—	38,7	50,4	30,9
27.IV.62.	»	0,070	0,044	62,3	3,3	24,6	9,8	37,7	50,4	31,7
8.VI.62.	Puppen	0,069	0,015	22,2	8,3	45,8	23,6	77,8	49,6	10,8
19.VII.62.	Eier	0,053	0,053	100	—	—	—	—		
11.IX.62.	L in Minen + aktive L in S	0,071	0,069	93,8	—	—	6,2	6,2		

sowie die Bedeutung von Parasiten und Vögeln für die Sterblichkeit erkennen.

Räumliche Unterschiede der Sterblichkeit

Die Sterblichkeit kann je nach der Stärke der schädlichen Einflüsse mehr oder weniger stark variieren. Hier spielt neben den abiotischen Verhältnissen u. a. das Vorkommen und das Verhalten der tierischen Feinde eine Rolle. Der bereits erwähnte Pilzbefall wurde an mehreren Standorten in Skåne festgestellt, in Mittelschweden dagegen war er gering. Vögel bevorzugen oft einen bestimmten Kronenraum. Parasiten können räumlich ungleich verteilt auftreten, auch legen die Weibchen ihre Eier nicht stets gleichmässig verteilt, sondern oft konzentriert ab (s. LABEYRIE 1960). Im folgenden sollen Unterschiede in der Sterblichkeit zwischen verschiedenen Teilen der Bäume und Bestände besprochen werden.

Am Zweig

Nur in einem Teil der Proben wurde bei der Analyse der Sterblichkeit die Verteilung auf die einzelnen Triebabschnitte berücksichtigt. In vielen Fällen lässt der geringe Umfang des auf die verschiedenen Gruppen verteilten Materials keine weiteren Schlüsse zu. In der Tabelle 39 wurden deshalb zusammen mit Werten von bestimmten Proben auch Durchschnittswerte von einem Winter (Stäket 1961/62) und mehreren Wintern (Djurgården 1958—63) aufgeführt. In dem Material von Djurgården hat der Winter 1961/62 die höchsten absoluten Werte und dominiert deshalb. Die Proben von Stäket 1961/62 waren nur in T und ä gegliedert. Bei den Werten für Bogesund 26. V. 64 ist zu beachten, dass die lebenden Tiere schon in Puppensäckchen waren, während die Sterblichkeit durch Vögel sich auf aufgerissene Wintersäckchen bezieht. Durch Wanderung von Tieren im Frühjahr an den Abschnitt T könnte hier eine niedrigere Sterblichkeit durch Vögel im Winter vorgetäuscht werden, als tatsächlich der Fall war. Der Anteil der von Vögeln aufgerissenen Wintersäckchen an der gesamten Sterblichkeit auf den einzelnen Triebabschnitten deutet jedoch ebenfalls darauf hin, dass der Abschnitt T weniger von Vögeln besucht war als die älteren Triebabschnitte. Die Werte betragen: für T 66,0 %, für T-1 80,2 %, für ä 79,6 % und für alle Triebabschnitte der Probe zusammen 74,1 %.

Auch die Werte für Djurgården zeigen eine geringere Sterblichkeit durch Vögel an den Zweigspitzen. Dies kann mit der Dichte der Säckchen zusammenhängen. Der wichtigste Grund dürfte aber sein, dass

Tab. 39. Prozent Sterblichkeit unter überwinternden Raupen in verschiedenen Proben, aufgeteilt auf die einzelnen Triebabschnitte.

Herkunft der Proben	Anzahl C	T			T-1			ä			zusammen						
		Par.	Vögel	übr.	Sum.	Par.	Vögel	übr.	Sum.	Par.	Vögel	übr.	Sum.				
Djurgården 1958—1963 ¹ ...	1 000	7,1	3,2	2,0	12,3	4,5	13,6	3,4	21,5	4,3	7,3	1,7	13,3	5,1	9,1	2,5	16,7
Ståket 1961/62 ²	697	50,0	3,9	11,7	65,2					57,4	1,7	18,9	78,0	55,2	2,3	16,8	74,3
» 21.XI.64.....	777	2,2	—	3,9	6,1	3,1	—	3,8	6,9	4,9	1,0	6,1	12,0	3,6	0,4	4,8	8,8
Bogesund 24.I.64.....	1 085	0,7	8,1	—	8,8	4,4	14,5	2,2	21,1	6,5	5,9	1,1	13,5	2,9	9,9	0,9	13,7
» 26.V.64 ³	510		24,1		36,5		41,3		51,5		50,6		63,6		33,7		45,5
» 27.XI.64.....	609	4,6	—	3,5	8,1	7,0	—	2,2	9,2	11,4	1,1	6,5	19,0	7,6	0,3	3,9	11,8

¹ Durchschnittswerte für Proben aus den Wintern 1958/59, 1961/62 und 1962/63.

² » » dem Winter 1961/62. Material nur aufgeteilt auf T und ä.

³ Vögel: Anteil der aufgerissenen Wintersäckchen an allen Säckchen.

die Vögel weniger gern an den dünnen Zweizspitzen sitzen. Daher treten solche Unterschiede in der Sterblichkeit durch Vögel vermutlich allgemein auf. Bei geringerer Intensität der Vogeltätigkeit brauchen sie allerdings nicht in Erscheinung zu treten (vergl. Stäket 1961/62).

Wie aus den Beispielen in Tabelle 39 hervorgeht, zeigte der Parasitenbefall (ausser auf Djurgården) eine zunehmende Tendenz mit zunehmendem Alter der Triebabschnitte. Es ist nicht bekannt, ob diese Tendenz häufiger auftritt und wodurch sie verursacht wird. Die Sterblichkeit in der Gruppe „übrige Ursachen“ lässt keine eindeutigen Tendenzen erkennen.

Nach der Tab. 39 zu urteilen ist die Sterblichkeit im allgemeinen an dem jüngsten Triebabschnitt am geringsten.

In der Höhe

Umfang und Ursachen der Sterblichkeit in verschiedenen Höhen über dem Boden konnten in der Probefläche auf Bogesund näher studiert werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 40 zusammengestellt. In den heruntergeschossenen Proben von Djurgården und Stäket war die

Tab. 40. Verteilung der Sterblichkeit (in Prozent) in verschiedenen Höhen der Probefläche auf Bogesund.

		Anzahl C	Par.	Vögel	übrige	Summe
24.I.64	2 m.....	389	2,8	0,8	1,0	4,6
	3 m.....	331	4,2	14,2	0,9	19,3
	4 m.....	253	2,4	15,8	0,4	18,6
	5 m.....	103	1,0	16,5	1,9	19,4
	6 m.....	9	—	—	—	—
	zusammen.....	1 085	2,9	9,9	0,9	13,7
26.V.64 ¹	2 m.....	145		34,5		45,5
	3 m.....	139		33,8		48,2
	4 m.....	172		39,5		48,8
	5 m.....	34		8,8		26,5
	6 m.....	20		20,0		30,0
	zusammen.....	510		33,7		45,5
27.XI.64	2 m.....	155	8,4	—	4,5	12,9
	3 m.....	160	8,1	—	3,1	11,2
	4 m.....	171	8,8	1,2	3,5	13,5
	5 m.....	74	5,4	—	6,8	12,2
	6 m.....	29	3,4	—	3,5	6,9
	7 m.....	20	—	—	—	—
	zusammen.....	609	7,6	0,3	3,9	11,8

¹ Vögel: Anteil der aufgerissenen Wintersäckchen an allen Säckchen.

Sterblichkeit so gering, dass sich daraus keine Schlüsse auf die Verteilung ziehen lassen.

Die Werte von Bogesund lassen darauf schliessen, dass die Sterblichkeit in der obersten Krone am geringsten ist. Darauf deuten auch Befunde von Ollsen 1955/56 hin. Die Parasitierung auf Bogesund war bis zu 4 m Höhe anscheinend einigermaßen gleichmässig und nahm dann ab. Eine Tendenz zur Abnahme der Parasitierung nach oben dürfte häufiger vorkommen. Leider geben die Untersuchungen keine Auskunft darüber, ob und in welchem Umfang die Tätigkeit der Vögel mit der Höhe variiert. Während die Vögel im Januar nur einzelne Tiere auf 2 m Höhe getötet hatten, war bis zum Frühjahr die Sterblichkeit durch Vögel gleichmässig in der unteren Kronenregion verteilt. Inwieweit *C. laricella* in den Spitzen der Bäume mehr von Vögeln verschont bleibt, lässt sich an Hand des Materials nicht entscheiden. Es hängt wahrscheinlich jeweils auch davon ab, welche Vogelarten hauptsächlich als Feinde auftreten. Im Dezember 1963 wurden in der Probestfläche Meisen, vor allem Schwanzmeisen, beim Säckchenpflücken beobachtet. Sie hielten sich fast ausschliesslich im mittleren und oberen Kronenraum auf. STEIN (1960) fand in Untersuchungen der Kraut- und der Strauchschicht eines Eichen-Hainbuchen-Waldes, dass der Einfluss der Vögel auf die Insektenfauna in der Strauchschicht am stärksten war.

Innerhalb des Bestandes

Bestände sind keine homogenen Einheiten. Unterschiede in Exposition, Kronenschluss, Bodenverhältnissen, Feuchtigkeit, Vegetation usw. schaffen unterschiedliche Lebensbedingungen nicht nur für den Schädling, sondern auch für seine natürlichen Feinde. Die Sterblichkeit kann als Folge unterschiedlicher abiotischer und biotischer Einflüsse mehr oder weniger zwischen verschiedenen Teilen eines Bestandes variieren.

Wiederholt beobachtete ich an *Coleophora*-Raupen auf Lärchen an Tümpeln oder besonders feuchten Stellen stärkeren Pilzbefall. Er wurde vermutlich durch die hohe Luftfeuchtigkeit ermöglicht. In einem Zuchtversuch im März—April 1964 wurden Raupen von verschiedenen Rändern des Probestandes Rössjöholm 45 verwendet. Dabei traten Unterschiede im Zuchtergebnis auf, die mit der Herkunft der Tiere zusammenzuhängen schienen. Die statistische Bearbeitung ergab gesicherte Unterschiede ($P < 0,01$) im Anteil der erwachenden Raupen zwischen den Bestandesrändern N und NO einerseits und SO und S andererseits.

Tab. 41. Sterblichkeit (in Prozent) an den Rändern der Probefläche Rössjöholm 45 vor und nach dem Erwachen der Raupen in Zuchten.

Proben eingesammelt 3.II.65.

	N	NO	SO	S	SW	W	zus.	Anzahl Tiere
Für gesamte Probe: abgeschüttelte S.....	2,1	1,6	3,2	0,7	2,2	0,3	1,7	186
Vogelfrass, geschätzt.....	mässig	schwach	mässig	mittel	recht stark	stark	mässig	
1. Stichprobenserie (vor Erwachen):								
lebende Raupen.....	47	38	38	30	38	37	38,0	228
tot durch: Parasiten.....	—	2	—	1	—	—	0,5	3
Vögel.....	9	4	7	25	40	58	23,8	143
übrige.....	44	56	55	44	22	5	37,7	226
2. Stichprobenserie (nach Erwachen):								
gewanderte Raupen.....	54,1	24,5	29,3	28,1	22,7	34,7	31,7	1 383
tot während oder nach Häutung.....	2,2	3,6	13,1	1,8	4,7	3,4	4,3	188
tot durch: Parasiten.....	0,1	—	0,3	0,4	0,2	—	0,2	10
Vögel.....	9,3	11,8	6,1	13,8	41,3	35,9	16,1	700
übrige.....	34,3	60,1	51,2	55,9	31,1	26,0	47,7	2 077
Gruppe übrige Todesursachen der 2. Serie aufgegliedert nach Symptomen:								
mechan. getötet.....	—	1,4	1,0	1,7	3,5	2,8	1,6	68
Pilzbefall.....	0,1	2,4	—	1,7	—	—	1,0	43
leer, wie ausgesogen.....	6,7	7,5	9,2	9,9	5,9	5,4	8,1	355
vertrocknet.....	18,2	41,9	31,7	35,3	20,3	12,7	29,9	1 303
keine deutlichen Symptome	9,2	6,9	9,2	7,3	1,2	5,1	7,1	308

Zur Überprüfung dieses Ergebnisses wurden Anfang Februar 1965 wieder Proben von den Rändern des Bestandes Rössjöholm 45 genommen. Die Befallsdichte wurde bestimmt (s. Tab. 25). Ausserdem wurde der Vogelbefall geschätzt und der Prozentsatz der bei kräftigem Schütteln der Zweige herunterfallenden S berechnet. Dann wurden dem umfangreichen Material von jeder Bestandesseite jeweils zwei Stichproben entnommen. Die erste Serie wurde sofort untersucht (100 S von jeder Bestandesseite). Die S der zweiten Serie wurden in Schalen zur Zucht aufbewahrt und erst untersucht, nachdem keine Raupen mehr aktiv wurden. Die wichtigsten Resultate der Untersuchungen sind in Tab. 41 zusammengestellt.

Daraus geht Folgendes hervor: Es kommen Unterschiede in der Sterblichkeit zwischen Bestandesrändern vor. Sie entsprechen allerdings nicht genau den in den früheren Zuchtversuchen gefundenen Unterschieden. Eine deutliche Beziehung zu Umwelteinflüssen zeigt die Sterblichkeit durch Vögel. Sie ist nämlich an den Bestandesrändern,

Tab. 42. Sterblichkeit (in Prozent) in verschiedenen Teilen der Probestfläche Bogesund.

	Südseite				Mitte				Nordseite				zusammen			
	Par.	Vögel	übr.	Sum.	Par.	Vögel	übr.	Sum.	Par.	Vögel	übr.	Sum.	Par.	Vögel	übr.	Sum.
24.I.64.....	1,2	4,4	0,5	6,1	4,8	12,3	1,7	18,8	3,4	13,9	0,8	18,1	2,9	9,9	0,9	13,7
26.V.64 ¹		27,7		39,2		33,6		44,5		38,5		51,5		33,7		45,5
27.XI.64.....	5,9	—	5,1	11,0	13,8	0,5	2,6	16,9	3,0	0,6	3,6	7,2	7,6	0,3	3,9	11,8

¹ Vögel: Anteil der aufgerissenen Wintersäckchen an allen Säckchen.

die an Buchenhochwald angrenzen, besonders hoch. Grössere Unterschiede traten auch im Anteil vertrockneter Tiere zutage. Die Ursachen dafür sind aber nicht bekannt. Ein relativ beachtlicher Anteil der Raupen war leer, wie ausgesogen, die Variationen fallen jedoch gegenüber der Gesamtmortalität wenig ins Gewicht. Pilzbefall und Parasitierung lassen keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Bestandesrändern erkennen. Auch der Anteil der schlecht festgesponnenen Säckchen ist gering und variiert wenig. Dabei ist allerdings der Zeitpunkt der Probeentnahme zu beachten. Im Herbst können die Verhältnisse anders gewesen sein. Relativ wenige Tiere gingen während oder nach der Häutung ein, ohne gewandert zu sein; nur der Bestandesrand SO hatte in dieser Gruppe höhere Sterblichkeit. Die relativ gute Übereinstimmung in den Gesamtdurchschnitten für die Raupen, die den Winter überlebten, zwischen der 1. und der 2. Stichprobenserie lässt darauf schliessen, dass der hohe Anteil vertrockneter Raupen nicht eine Folge der Zuchtverhältnisse war.

In Tabelle 42 ist der Umfang der Sterblichkeit auf der Probefläche Bogesund getrennt für Südseite, Bestandesmitte und Nordseite aufgeführt. Die Sterblichkeit durch Vögel war, besonders im Januar 1964, auf der Südseite geringer als in der Mitte und auf der weniger freiliegenden Nordseite der Probefläche. Die Parasitierung war in der Mitte des Bestandes am stärksten. Diese Ergebnisse sind insofern besonders bemerkenswert, als die Befallsdichte in der Mitte am geringsten und auf der Südseite am höchsten war (vergl. Tabelle 23).

Zwischen Populationen

Was über die Unterschiede der Sterblichkeit in verschiedenen Teilen eines Bestandes gesagt wurde, gilt in noch höherem Grade für verschiedene Bestände. Die Ursachen dafür sind bereits erwähnt worden. Bei räumlich weit voneinander getrennten Populationen können sich klimatische und Witterungseinflüsse sehr unterschiedlich geltend machen. Das schwächere Auftreten der Art am Rande des Verbreitungsgebietes ist wahrscheinlich klimatisch bedingt (vergl. Kapitel 2). Das Bestandesklima und andere abiotische Faktoren sowie die biotischen Einflüsse wie Krankheiten, Parasitierung, Vogelfrass und der Einfluss der Wirtspflanze variieren mit der Struktur des Ökosystems. Unterschiede in der Befallsdichte können Unterschiede in der Sterblichkeit widerspiegeln. Die Dichte der lebenden Tiere gibt den Endeffekt der verschiedensten Einwirkungen auf die Population wieder.

Nur in wenigen Fällen konnten die Faktoren, die diesen Effekt wesentlich beeinflussen, klar aufgezeigt werden. Auf Djurgården waren

es die Vögel, die durchgehend hohe Sterblichkeit verursachten. In Stäket hatten die Parasiten die Möglichkeit zu gelegentlicher starker Vermehrung. Pilzkrankheiten können anscheinend nur unter günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen zum Ausbruch kommen und werden deshalb wohl vorzüglich in feuchterem Bestandesklima auftreten. Gemeinsam war den näher untersuchten Populationen Djurgården, Stäket und Bogesund der starke Rückgang in der Dichte lebender Tiere vor allem im Winter und im Frühjahr.

Interzyklische Veränderungen

In einer Population wird die Anfangsdichte einer Generation, d. h. die Anzahl der abgelegten Eier pro Bezugseinheit, bestimmt durch die Anzahl der schlüpfenden Imagines, das Verhältnis der Geschlechter und durch die Verhältnisse während des Schlüpfens und der Schwärmzeit. Darauf wurde bereits hingewiesen. Die Sterblichkeit während des Ablaufes einer Generation n entscheidet darüber, wieviele Tiere zu der neuen Generation $n + 1$ beitragen können.

Die Fluktuationen der Populationsdichte einer Insektenart versucht man in vielen Fällen an Hand der Dichten eines bestimmten Stadiums, z. B. Larve, Puppe oder Kokon, zu bestimmen. Eine oder mehrere Populationen über längere Zeit genau zu verfolgen und in verschiedenen Entwicklungsstadien zu analysieren ist eine Aufgabe, die sich schwer bewältigen lässt. Man muss sich daher oft für ein bestimmtes Stadium entscheiden, das die reichhaltigsten und der jeweiligen Fragestellung am besten entsprechenden Informationen liefert.

Die Analyse von Fluktuationen allein auf der Grundlage von Schätzungen der Dichte eines Entwicklungsstadiums kann allerdings ein völlig falsches Bild vom Wesen der Populationsbewegungen geben. Untersucht man ein frühes Stadium (z. B. Dichte der Eier), so erfährt man nicht, was mit den späteren Stadien geschieht. Betrachtet man nur die abschliessenden Stadien Puppe oder Imago, so bleibt die Vorgeschichte der einzelnen Generationen unbekannt. Deshalb erscheint es mir für eine genauere Analyse unerlässlich, dass man auch die Oszillationen und ihre Ursachen wenigstens in ihren Grundzügen kennt (vergl. THALENHORST 1960, MORRIS 1963). Nur in Fällen wie etwa von *Zeiraphera diniana* GUEN. oder *Oporinia autumnata* BKH., in denen die Fluktuationen grosse Amplituden haben, ist solch gründliches Verfahren vielleicht nicht notwendig.

Der vorausgegangene Abschnitt über die intrazyklischen Veränderungen gibt Beispiele dafür, dass die Fluktuationen der Dichte von *Coleophora laricella* nicht allein an einem Stadium analysiert werden



Abb. 30. Intra- und interzyklische Veränderungen der Dichte lebender Tiere auf Djurgården 1956 bis 1963.

Der durch Proben belegte Verlauf ist ausgezogen, der angenommene Verlauf gestrichelt gezeichnet.

können. So liess sich im Sommer 1961 kaum voraussehen, dass einzelne Populationen durch ungewöhnlich hohe Parasitierung stark dezimiert werden würden, und eine Auszählung lediglich der Säckchen im Frühjahr kann nicht dem Verlust an Säckchen Rechnung tragen, der z. B. auf Djurgården oft erheblich war. Unter der Voraussetzung, dass die Ursachen der Oszillationen in ihren Grundzügen bekannt sind, erscheinen mir die überwinternden Tiere für eine Darstellung der Fluktuationen von *C. laricella* als am geeignetsten. Im Folgenden sollen die interzyklischen Veränderungen der Populationsdichte hauptsächlich anhand der Dichte überwinterner Tiere dargestellt werden.

Fluktuationen verschiedener Populationen

Djurgården

Auf Abb. 30 sind die Oszillationen und Fluktuationen der Dichte lebender Tiere aus den Proben von Djurgården 1956—1963 dargestellt. Die ausgezogenen Linien sind durch die Proben belegt, während die gestrichelten Kurven angenommene Dichten der dazwischenliegenden, nicht untersuchten Stadien darstellen. Diese angenommenen Dichten sind nicht belegt und sollen nur als Möglichkeiten des Verlaufs der Bevölkerungsbewegungen aufgefasst werden.

Die Generationen 1956/57 und 1960/61 hatten die höchsten Dichten. Die Generation 1959/60 war schwach, der trocken-warme Sommer des Jahres 1959 brachte also keine Massenvermehrung. Die Fluktuationen folgen anscheinend keinem bestimmten Schema. Die Anfangs- oder

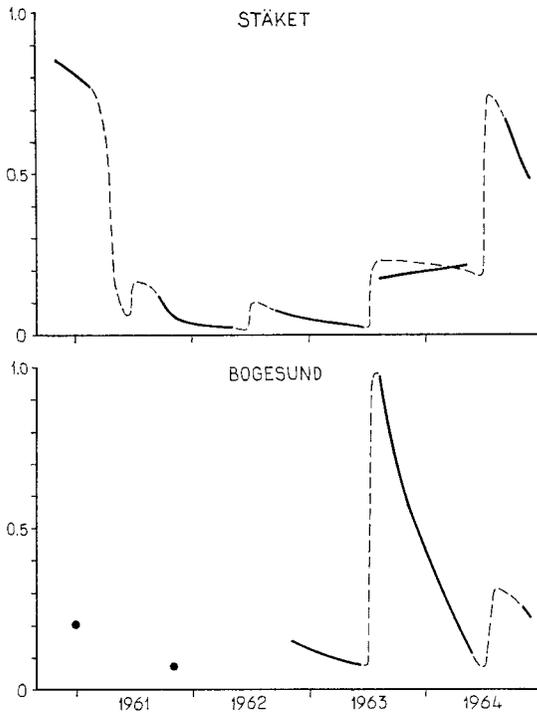


Abb. 31. Veränderungen der Populationsdichte 1961 bis 1964 in Stäket und auf Bogesund.

Darstellung wie auf Abb. 30.

Enddichte einer Generation lässt nicht auf die Dichte der vorhergehenden oder der folgenden Generation schliessen.

Stäket

Die intrazyklischen Dichteveränderungen in Stäket, ebenso auch auf Bogesund, ergaben etwa das gleiche Bild wie auf Djurgården (Abb. 31). Auffallend war, dass die Dichte lebender, überwinternder Tiere in den Proben 1963/64 von Stäket nicht abnahm, also die Sterblichkeit gering war.

Die Fluktuationen sind in Abb. 32 dargestellt. Der Dichtewert für 1959/60 ist grob geschätzt, die Dichte dieser Generation war in der Überwinterung mässig bis hoch; vermutlich aber geringer als die Dichte der folgenden Generation. (Es wurden in diesem Winter zwar zahlreiche Proben entnommen, aber keine Dichten bestimmt.) Der höchste Wert wurde für die Generation 1960/61 festgestellt, und auch die Generation 1964/65 hatte eine recht hohe Dichte. Am schwächsten

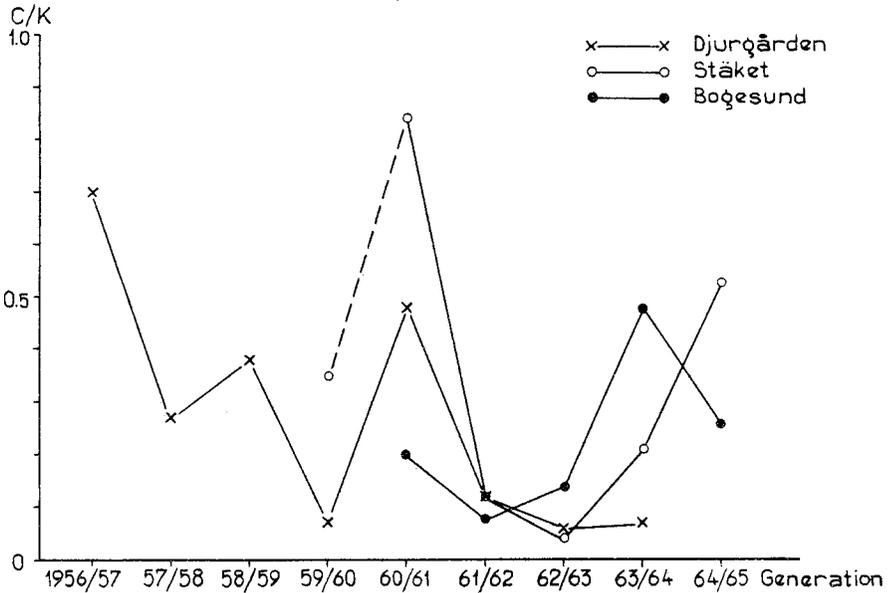


Abb. 32. Interzyklische Veränderungen der Dichte überwinternder Raupen auf den Probenflächen Djurgården, Stäket und Bogesund.

war die Population 1962/63. Auch in Stäket lässt sich nicht von der Populationsdichte der einen Generation auf die einer anderen schliessen.

Bogesund

Die interzyklischen Veränderungen der Dichte in den Proben von Bogesund gehen ebenfalls aus Abb. 31 hervor. Den höchsten Wert erreichte die Generation 1963/64. Ein hoher Rückgang der Dichte zwischen August und Dezember 1963 (rund 50 %) lässt die Population auf der Abbildung 32 wesentlich schwächer erscheinen, als sie ursprünglich war. Die anderen untersuchten Generationen zeichneten sich nicht durch höhere Dichten aus.

Rössjöholm

In diesem Lärchenanbaugebiet in Skåne wurde im Laufe der Jahre eine Anzahl von Beständen untersucht, doch konnten die Fluktuationen nur begrenzt verfolgt werden. Von einigen Stellen liegen Werte aus aufeinanderfolgenden Jahren vor (vergl. Tabelle 25). Die einzelnen Serien sind aber zu kurz, um ein gutes Bild der Fluktuationen zu liefern. Ich versuche deshalb, in der folgenden Zusammenstellung ein Bild der Fluktuationen zu geben.

- 1955/56 Hohe Populationsdichten, allgemein starker bis sehr starker Frass im Frühjahr.
- 1956/57 Dichten überwinternder Tiere zwischen 1,0 und 2,8 C/K. Frühjahrsfrass teilweise sehr stark, aber weniger gleichmässig als im Jahr vorher.
- 1957/58 Befall mässig bis mittelstark, Dichten an einigen Stellen zwischen 0,2—0,6 C/K. Kein besonders starker Frass im Frühjahr.
- 1958/59 Populationsdichten mässig, stellenweise stärker. In einem Bestand 0,5 C/K bestimmt.
- 1959/60 Nur an manchen Stellen stärkerer Befall und Frass.
- 1960/61 Keine näheren Angaben, Befall anscheinend gering.
- 1961/62 Zu Beginn der Überwinterung in vielen Beständen hohe bis sehr hohe Populationsdichten (0,9 C/K und mehr). Hohe Mortalität (Pilz, Wetter), im Frühjahr praktisch kein Frass.
- 1962/63 Mässige bis mittlere Dichten, an zwei Stellen 0,2 bzw. 0,5 C/K.
- 1963/64 Ungewöhnlich hohe Populationsdichten, in vielen Beständen sehr starker Frass im Frühjahr.
- 1964/65 Hohe Populationsdichten, stellenweise sehr hoch (1,2 bzw. 2,8 C/K). Im Frühjahr allgemein ziemlich starker Frass, doch nicht so stark wie im Vorjahr.

Hohe Populationsdichten kamen demnach in den Generationen 1955/56, 1956/57, 1961/62, 1963/64 und 1964/65 allgemein vor. Besonders die Generation 1963/64 war in vielen Beständen in Südschweden so stark und trat so schädlich auf, wie es kaum zuvor beobachtet worden war. In Zuchten mit Proben aus Beständen in Blekinge und Skåne schlüpften bis zu 0,92 Imagines/K. Die Fluktuationen der Lärchenminiermotte verliefen im grossen zwar gleichsinnig in verschiedenen Populationen, doch konnten die Unterschiede zwischen einzelnen Populationen sich von Jahr zu Jahr ändern. Darauf wird noch eingegangen.

Umfang und mögliche Ursachen der Fluktuationen

Die Veränderungen der Populationsdichte von Jahr zu Jahr bewegten sich innerhalb eines Bereiches von 2—3 Zehnerpotenzen. In den näher untersuchten Populationen gab es keine scharfen Grenzen zwischen Latenz und Gradation. Das zeigt sich nicht nur an der Amplitude der Schwankungen, sondern auch an der Frequenz der Maxima.

Die Dichte überwinternder Raupen schwankte in den einzelnen Populationen und Jahren etwa zwischen 0,04 und 1,5 C/K. Höhere bzw. niedrigere Werte kommen vor. Es ist nicht untersucht, welche extremen Dichten eine Population der Lärchenminiermotte haben kann. Der theoretisch niedrigste Wert kann ausserordentlich klein sein; es sei nur an die Verhältnisse bei der Ausbreitung von *C. laricella* erinnert. Wenn man mit 50 Nadeln/K rechnet und annimmt, dass eine Raupe im Herbst 7 Nadeln für sich allein braucht, so wäre der theoretisch höchste Wert mit wenigstens 7 C/K einzusetzen. Demnach hätten sich die Fluktuationen gut innerhalb der angenommenen Grenzen für den Fortbestand der Population gehalten. Dies gilt nur für überwinternde Tiere. Andere Stadien haben andere Grenzen. Im Frühjahr dürften sich z. B. spätestens ab Dichten von 0,4—0,5 C/K Wirkungen der Nahrungskonkurrenz, nämlich verminderte Fruchtbarkeit und erhöhte Sterblichkeit, bemerkbar machen (vergl. WEBB 1953). Die theoretische Grenze liegt hier aber immer noch — vielleicht sogar erheblich — über 1,0 C/K, wie Werte von mehr als 0,9 Imagines/K beweisen.

Die Generationen mit der höchsten Dichte überwinternder Raupen auf Djurgården, in Stäket und auf Bogesund waren jeweils etwa 7—10 mal so stark wie die Generationen mit der niedrigsten Dichte auf diesem Stadium. Auch die Dichten überlebender Tiere im Frühjahr unterschieden sich anscheinend nicht (oder nur wenig) mehr. Die Amplituden der Fluktuationen, betrachtet an bestimmten Stadien, hielten sich also in diesen Populationen in ziemlich engen Grenzen. Allerdings liegt in diesem Bereich die ganze Skala von sehr geringfügigem bis zu starkem Frühjahrsfrass. Eine Vermehrung um das Zehnfache ist den Tieren ohne weiteres möglich.

Berücksichtigt man dagegen auch die Oszillationen und vergleicht verschiedene Entwicklungsstadien, so erhält man einen breiteren Bereich der Bevölkerungsbewegungen oder Populationsdichten. Auf Djurgården beispielsweise war der höchste Wert einer überwinternden Generation 78mal so gross wie die niedrigste Dichte lebender Tiere (einer anderen Generation) zu Ende der Puppenruhe. Die Fruchtbarkeit der Motten reicht nicht aus, einen solchen Unterschied von einer zur anderen Generation auszugleichen. Mit anderen Worten: Die Extremwerte der Dichte, die in dieser Population festgestellt wurden, lagen so weit auseinander, dass die Tiere von der niedrigsten Dichte wenigstens 2 Generationen bis zum Erreichen der höchsten Dichte brauchten. In vielen Fällen scheint jedoch die durchschnittliche Anzahl der Tiere, die wenigstens in das Puppenstadium kommen, zu genügen,

um unter geeigneten Verhältnissen eine nächste Generation von hoher bzw. schädlicher Dichte aufzubauen.

Durch die Proben können die Populationen zwar einigermassen charakterisiert werden, doch stellen die Dichtewerte nicht die wirkliche Dichte der Populationen dar. Immerhin könnte es von Interesse sein, mit Hilfe dieser Werte z. B. eine mittlere Populationsdichte überwinternder Raupen zu schätzen, um die die Dichten der einzelnen Generationen fluktuieren. Diese Mittelwerte betragen für Djurgården 0,30 C/K, für Stäket 0,35 C/K, für Bogesund 0,23 C/K; eine grobe Schätzung für Bestände in Rössjöholm ergibt etwa 0,6 C/K. Abgesehen davon, dass der Lebensraum der Populationen sich zumindest in der Naturverjüngung in Stäket und in dem jungen Bestand auf Bogesund verändert, erscheinen mir aber auch die vorliegenden Serien allzu kurz, um einer solchen Schätzung der mittleren Populationsdichte Bedeutung zuzumessen. Ein Blick auf die Fluktuationen auf Abb. 32 bestärkt in dieser Auffassung. Auch die Schätzung einer „Gleichgewichtsdichte“ (geometrisches Mittel, s. OHNESORGE 1963) hat aus den genannten Gründen wenig Sinn.

Der Ausdruck Massenvermehrungen gibt meiner Ansicht nach bei derartigen Fluktuationen, wie *C. laricella* sie in Schweden zeigt, nicht die rechte Vorstellung von dem Verlauf der Bevölkerungsbewegungen. Ich möchte daher hier lieber von Maxima der Fluktuationen sprechen. Die Mittelwerte der Populationsdichte über mehrere Generationen können hier wenigstens dazu dienen, die Maxima besser zu definieren. Als Maxima bezeichne ich willkürlich diejenigen Dichtewerte, die 1,5 mal so gross oder grösser sind wie die durchschnittliche Populationsdichte auf dem betreffenden Stadium. Danach traten für überwinternde Tiere auf Djurgården 2 Maxima in 8 Generationen auf (4 Jahre Abstand), in Stäket 2 Maxima in 6 Generationen (4 Jahre Abstand), auf Bogesund 1 Maximum in 5 Generationen und in Rössjöholm 5 Maxima in 10 Generationen ($2 \times 1; 5; 2$ Jahre Abstand). Der Gesamtdurchschnitt ist ein Maximum in 2,9 Generationen oder, berechnet als mittlerer Abstand der Maxima, 2,8 Jahre. Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass bei dieser Häufigkeit der Maxima und bei ihrer beobachteten Verteilung keine scharfen Grenzen zwischen Latenz und Gradation vorkommen.

Die Maxima treten nicht in regelmässigen Abständen auf, es liegt also keine strenge Periodizität vor. Sie zeigen sich auch nicht stets in allen Populationen gleichzeitig. Gewisse gemeinsame Tendenzen der Fluktuationen scheinen jedoch zutage zu treten. Die Dichte überwinternder Tiere ging auf Djurgården wie auf Rössjöholm von einem

hohen Niveau im Winter 1956/57 auf wesentlich niedrigere Werte im folgenden Winter zurück. Im Winter 1961/62 waren die untersuchten mittelschwedischen Populationen schwächer als in der vorangegangenen Generation, während in Skåne sehr hohe Dichten erreicht wurden. Die Generation 1963/64 überwinterte an süd- und mittelschwedischen Standorten in höherer Dichte als ihre Elterngeneration. Eine Ausnahme machte Djurgården, wo jedoch die Lebensverhältnisse der Tiere verändert worden waren. Folgende Maxima fielen zusammen: Djurgården und Rössjöholm 1956/57, Djurgården und Stäket 1960/61, Bogesund und Rössjöholm 1963/64 sowie Stäket und Rössjöholm 1964/65.

Prof. B. Matérn prüfte die Verteilung der Maxima und fand, dass das Vorkommen gemeinsamer Maxima nicht wesentlich von der Zufallserwartung abweicht. Ausgehend von Fluktuationen in Vertebraten-Populationen untersuchte KEITH (1963) Zufallsserien. Nach seinen Berechnungen soll bei einer Serie von 20—25 Beobachtungen das mittlere Intervall grösser als etwa 5,4 sein, um mit 95 % Wahrscheinlichkeit als nicht zufällig bezeichnet werden zu können. Im Fall von *C. laricella* war der mittlere Abstand der Maxima voneinander rund 3 Jahre. Danach wären die Fluktuationen als zufällige, ungerichtete Veränderungen (random fluctuations) anzusehen.

Das starke Auftreten beispielsweise der Lärchenminiermottengeneration 1963/64 an vielen Stellen in Südschweden kann allerdings kein Zufall gewesen sein. Parallele interzyklische Veränderungen der Dichte in verschiedenen Populationen können wohl zufällig vorkommen, sie können aber auch dieselben Ursachen haben. Es fragt sich nun, was die gemeinsamen Ursachen gemeinsamer Tendenzen in den Dichteveränderungen sein können.

Vor allem Witterungsereignisse sind solche ökologischen Einflüsse, die grössere Entfernungen überspannen und in verschiedenartigen Ökosystemen wirksam werden. Ich habe versucht, mit Hilfe meteorologischer Daten (aus *Sveriges Meteorologiska och Hydrologiska Institut*, Årsbok 37—46) Zusammenhänge zwischen Fluktuationen und Witterung zu finden. Die Entwicklungsstadien vor der Überwinterung, die Witterungseinflüssen direkt oder indirekt besonders ausgesetzt sind, sind die Imago (eventuell auch das Ei) und die junge Raupe. Demnach darf man vermuten, dass das Wetter im Sommer und Herbst, hauptsächlich in den Monaten Juni, Juli und September, die Fluktuationen beeinflussen kann. Ich untersuchte Temperatur, Niederschläge, Luftfeuchtigkeit, Verdunstung, Gesamteinstrahlung und Sonnenscheindauer in verschiedener Hinsicht auf eine Beziehung zu

den Fluktuationen hin. Leider konnte ich keine eindeutigen Beziehungen entdecken. Deshalb sollen diese Untersuchungen hier nicht näher behandelt werden. Es sei nur erwähnt, dass kühles Wetter zur Schwärmzeit und im September die Populationen vermutlich ungünstig beeinflussen kann, besonders wenn es mit relativ hohen Niederschlägen verbunden ist. Dies braucht jedoch nicht immer zuzutreffen.

Obgleich die meteorologischen Daten keine eindeutigen Hinweise gaben, halte ich es doch für wahrscheinlich, dass die Fluktuationen von der Witterung beeinflusst werden können. Es ist schwer, eine andere Erklärung für das gleichzeitige starke Auftreten von *C. laricella* in grösseren Gebieten zu finden. Diese Annahme wird durch eine andere Beobachtung gestützt. In Skåne wurde in den Jahren 1957, 1962, 1964 und 1965 im Frühjahr starker Befall der Buchen in oder nahe bei den untersuchten Lärchenbeständen durch den Rüsselkäfer *Rhynchaenus (Orchestes) fagi* L. festgestellt. Die entsprechenden Generationen von *C. laricella* hatten sich in sehr hoher Dichte zur Überwinterung festgesponnen. Die beiden Arten sind aber in ihrer Lebensweise völlig unabhängig voneinander. Sie haben den Parasiten *Chrysocharis nitetis* gemeinsam, doch ist bei der meist untergeordneten Bedeutung der Parasiten für die Bevölkerungsbewegung von *C. laricella* kaum anzunehmen, dass diese die Ursache der parallelen Maxima sein sollten. Dagegen findet man gemeinsame Züge in der Biologie (s. TRÄGÅRDH 1912, EIDMANN 1943): Die Entwicklung der Larven an bzw. in jungen Blättern im Frühjahr, Verpuppung Ende Mai—Anfang Juni und Schlüpfen der Imagines Mitte Juni. Es ist möglich, dass *R. fagi* und *C. laricella* durch dieselben Witterungseinflüsse begünstigt werden.

Abschliessende Bemerkungen

Die Untersuchungen über die Veränderungen der Populationsdichte gaben einen Einblick in die Sterblichkeit der Lärchenminiermotte. Verlauf und Umfang von Oszillationen und Fluktuationen wurden besprochen. Einige Ursachen für die Sterblichkeit und ihre Bedeutung für die Bevölkerungsbewegungen wurden herausgestellt, die Fruchtbarkeit wurde gestreift. Zusammenfassend muss festgestellt werden, dass die vorliegenden Studien zwar zur Kenntnis der Populationsdynamik beitragen, dass aber noch viele Einzelheiten zum vollen Verständnis ihrer Ursachen fehlen.

Eine Population ist nicht denkbar ohne ihre Umwelt. Die Feststellung von NICHOLSON (1954): „Populations are self-governing systems“ ist deshalb falsch ausgedrückt, weil die Population kein System ist, das sich regulieren kann. Aus dem Zusammenhang geht zwar

hervor, dass NICHOLSON dabei an die Population und ihre Umwelt gedacht hat, aber trotzdem hat dieser Satz Anlass zu Missverständnissen und Gegenargumenten gegeben. Eine Population kann nur reguliert werden, indem sie Glied eines Ökosystems ist. Rein theoretisch wird für das Bestehen von Populationen eine Regulation gefordert. Irgendwelche obere und untere Grenzen der Populationsdichte dürfen auf die Dauer nicht überschritten werden, wenn die Population weiterbestehen soll. Faktoren, die von der Populationsdichte abhängig sind, verhindern dies und fungieren so als Regler. Die dichteabhängigen Regler führen die Population in Richtung einer mittleren Dichte. Die Lage oder der Wert der mittleren Dichte wird aber nicht durch sie bestimmt, sondern durch Konstellationen der Umweltbedingungen, in denen dichteunabhängige Faktoren wirksam werden. Die Einführung kybernetischer Begriffe (WILBERT 1962) hat in hohem Grade zu der notwendigen Trennung zwischen Regulation — Einhaltung endlicher Dichtegrenzen — und Determination — Bestimmung der mittleren Populationsdichte — beigetragen.

Ebenso wie das Fortbestehen von Biozönosen muss also die Existenz von Populationen durch Regulation gesichert werden. Eine Population besteht so lange, wie die Art im Ökosystem existiert. Nach der von WILBERT (1962) vorgelegten kybernetischen Konzeption ist die im Regelvorgang angestrebte Populationsdichte (Sollwert) innerhalb von bestimmten Grenzen variabel. Sie wird bestimmt durch den jeweils herrschenden Komplex solcher dichteunabhängiger Faktoren, die sich über Regler auf die Populationsdichte auswirken können (Führungsgrösse). Die Grenzen des Sollwertes hängen von den Extremwerten des variablen Faktorenkomplexes ab, aus dem sich die Führungsgrösse zusammensetzt. In einer Mittellage, dem mittleren Sollwert, halten sich Fruchtbarkeit und Sterblichkeit die Waage — dies ist die mittlere Populationsdichte.

Dichteunabhängige Faktoren können die Fruchtbarkeit oder Sterblichkeit ohne Einschaltung von dichteabhängigen Faktoren und damit ohne Regelung direkt beeinflussen. Sie bestimmen dann nicht den Sollwert, sondern bewirken vorübergehende Abweichungen der wirklichen Populationsdichte (Istwert) von der angestrebten und werden als Störgrösse bezeichnet.

Zwei Punkte dieser Konzeption erscheinen mir besonders bemerkenswert. Erstens wird nicht nur ein variabler Sollwert vorausgesetzt, sondern auch der mittlere Sollwert kann sich gleitend oder sprunghaft verändern. Man braucht einen mittleren Sollwert überhaupt nur anzunehmen, wenn man mit einer mittleren Populationsdichte rechnen

will. Es ergibt sich ein wahrhaft dynamisches Bild, das nicht durch einen gedachten, konstanten Mittelzustand eingeschränkt wird. In diesem Bild finden alle erdenklichen Faktoren Raum, auch solche, die neu auftreten oder ihre Schwankungsbreite plötzlich oder allmählich verändern.

Zweitens ist die Unterscheidung zwischen Führungsgrösse und Störgrösse wichtig. Die strenge begriffliche Trennung zwischen Umwelteinflüssen, die die angestrebte Populationsdichte bestimmen, und Einflüssen, die vorübergehende Abweichungen der wirklichen Populationsdichte vom Sollwert verursachen, erleichtert die Beurteilung der Rolle verschiedener Faktoren in einem Ökosystem.

Ein dichteunabhängiger Faktor kann also sowohl als Störgrösse auftreten als auch den Sollwert beeinflussen. Das einzige Kriterium ist, ob er direkt oder indirekt auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit einwirkt. Wirkt er indirekt über einen Regler, so determiniert er, denn er beeinflusst den Sollwert und damit auch den mittleren Sollwert.

Der mittlere Sollwert braucht zwar nicht als konstant angenommen zu werden wie der mittlere Zustand einer Biozönose, aber auch bei seiner Festlegung begegnet man dem Problem der Zeit. Im Einzelfall kann nämlich die Entscheidung darüber, ob ein Faktor determiniert oder stört, von der Dauer abhängen, über die man einen mittleren Sollwert bilden will. Folgendes Beispiel soll dies veranschaulichen.

Ein Lärchenbestand wird im Laufe seiner Entwicklung unterschiedlich stark von *C. laricella* befallen. Die Populationsdichte ist in jungen Kulturen und Altbeständen in der Regel geringer als in Dickungen, Stangenhölzern und angehenden Starkhölzern. Es hat wenig Sinn, eine mittlere Populationsdichte für die ganze Lebensdauer eines gleichaltrigen Bestandes anzunehmen. Mit längeren Zeiträumen kann man nur rechnen, wenn die Population bzw. die Art in dem Raum weiterlebt. Im Falle eines künstlich angelegten, forstlich genutzten Lärchenbestandes trifft das oft nicht ein. Wenn z. B. nach dem Abtrieb ein Bestand ohne Lärchen gegründet wird, oder die Tiere können nicht direkt vom alten zum neuen Bestand überwechseln (Schlagruhe oder andere Ursachen), so kann die Art an dieser Stelle nicht weiterexistieren. Nur in natürlichen Lärchenbeständen mit ungleicher Alterszusammensetzung und Naturverjüngung kann man mit einer mittleren Populationsdichte über grössere Zeiträume rechnen.

Ein Faktor beeinflusst die mittlere Populationsdichte lediglich, wenn er lange, häufig oder intensiv genug auftritt, um auf einen Regler wirken zu können. Hagelwetter beispielsweise kommen relativ selten und unregelmässig vor. Ein Hagelwetter kann einen bestimm-

ten Anteil einer Population gleich welcher Dichte vernichten, wenn es keine schützenden Stellen im Lebensraum gibt. Gibt es aber schützende Stellen, dann tötet der Hagel einen um so grösseren Anteil der Tiere, je stärker die Populationsdichte die Dichte der schützenden Stellen überschreitet. Bei niedrigerer Populationsdichte tötet der Hagel also nur die Individuen, die zufällig nicht an geschützten Stellen sind, er wirkt als Störgrösse. Bei höherer Populationsdichte tötet der Hagel nicht nur die zufällig ungeschützten Tiere, sondern darüber hinaus auch Individuen, die keinen Platz mehr an geschützten Stellen finden. In diesem Fall bedingt der Hagel also ausser der dichteunabhängigen auch eine dichteabhängige Sterblichkeit und wird damit Bestandteil der Führungsgrösse. Der Faktor Hagelwetter determiniert demnach nur, wenn er innerhalb des Zeitraums, über den der mittlere Sollwert gebildet wird, mit hoher Populationsdichte zusammentrifft.

Ich möchte mit dieser Erörterung auf zweierlei hinweisen: 1. Die Begriffe Determination und mittlere Populationsdichte stossen in konkreten Fällen auf Schwierigkeiten, da sie sich auf begrenzte Zeiträume beziehen. Ähnlichen Schwierigkeiten begegnet man beim Biozönose-Begriff. Während jedoch eine Biozönose ohne einen Mittelzustand nicht gedacht werden kann, ist ein bestimmter mittlerer Sollwert bzw. eine mittlere Dichte keine notwendige Voraussetzung für eine Population. Der Schwankungsbereich der Populationsdichte und seine Veränderungen sagen mehr aus als eine mittlere Populationsdichte, die kaum objektiv bestimmt werden kann. Dies ändert nichts daran, dass eine Determination ebenso wie eine Regulation angenommen werden muss.

2. Faktoren, die als Störgrösse auftreten, bewirken nur vorübergehende Abweichungen von einer angestrebten Populationsdichte. In der angewandten Zoologie hat man aber in der Regel das Ziel, den Schwankungsbereich der Populationsdichte nachhaltig zu verschieben. Das lässt sich durch Veränderung der Führungsgrösse erreichen. Da dichteabhängige, kurzfristige oder seltene Umwelteinflüsse u. U. nur als Störgrösse in Erscheinung treten, verändert man die Führungsgrösse am sichersten, indem man anhaltend oder häufig wirksame Faktoren und Faktorenkomplexe beeinflusst. Solche Wirkung können auch einmalige Massnahmen haben.

Es wird angenommen, dass die Existenz von Populationen durch Regulation gesichert wird — beweisen lässt es sich nicht (s. WILBERT 1962). Regulieren können nur solche Faktoren, die von der Populationsdichte abhängig sind. Im Zusammenhang mit dem Umfang der Fluktuationen habe ich bestimmte theoretische Maximalwerte der

Populationsdichte für einzelne Entwicklungsstadien erwähnt. Diese Werte sind durch die intraspezifische Konkurrenz bedingt. Die Konkurrenz zwischen den Individuen der Population um irgendwelche notwendigen Objekte ist ganz von der Dichte abhängig. Beispiele für die Sterblichkeit oder verminderte Fruchtbarkeit der Lärchenminiermotte infolge intraspezifischer Konkurrenz sind: Vorkommen mehrerer minierender Jungraupen in derselben Nadel, unzulängliche Anzahl von Nadeln für Nahrung und Säckchen im Herbst, ungenügende Futtermenge im Frühjahr. Auch das Herunterfallen und Abspinnen von Tieren sowie das massenhafte Überwintern am Stamm bei hoher Dichte ist als Folge der Konkurrenz zu bezeichnen und wirkt nachteilig auf die Population ein. Dies sind nicht die einzigen, aber offensichtliche Folgen von Konkurrenz.

Während die intraspezifische Konkurrenz zweifellos die Populationsdichte von *C. laricella* reguliert, ist dies bei anderen Mortalitätsfaktoren nicht so sicher. Es ist dafür zuerst festzustellen, ob und wieweit sie von der Dichte abhängig sind. Die räuberische Tätigkeit der Vögel wird vermutlich in gewissem Ausmass von der Dichte der Beute beeinflusst (vergl. S. 124). Vögel können als Regler in Populationen von *C. laricella* wirken, sie tun es aber nicht in jedem Fall.

Noch schwerer ist es zu beurteilen, welche Rolle die Parasiten in diesem Zusammenhang spielen. Man darf zwar annehmen, dass sie sich um so besser vermehren können, je häufiger der Wirt ist. Die in Schweden gezogenen, wichtigeren Parasiten sind aber plurivoltin und polyphag, entwickeln sich also auch in anderen Wirtsarten und sind wahrscheinlich sogar mehr oder weniger darauf angewiesen. Demnach sind sie nur teilweise von der Populationsdichte der Lärchenminiermotte abhängig, und ihre Bedeutung als Regler ist durch den Grad dieser Abhängigkeit bedingt. In den Untersuchungen stellte sich keine eindeutige Beziehung zwischen Populationsdichte und Parasitierung von *C. laricella* heraus.

Über die Bedingungen für das Auftreten von Pilzkrankheiten bei *C. laricella* ist zu wenig bekannt, als dass man bestimmte Schlüsse ziehen könnte. Es ist aber möglich, dass Pilzseuchen durch hohe Dichte begünstigt werden und als Regler fungieren können.

Die Determination, die Bestimmung der mittleren Populationsdichte, ist ein Vorgang, der sich wohl im grossen erwarten und definieren, in Einzelheiten aber schwer erfassen lässt. Das geht u. a. aus Kapitel 5 hervor. In den untersuchten Populationen wurde eine mittlere Populationsdichte, die einem mittleren Sollwert entsprechen würde, nicht

bestimmt. Auf die Gründe braucht nicht noch einmal eingegangen zu werden.

Determinierend wirken das Klima, sowohl das Gross- als auch das Lokal- und Bestandesklima, der Standort, die Struktur des Bestandes, die Provenienz der Bäume, Zeitpunkt und Verlauf von Benadelung und Nadelfall und andere dichteunabhängige Faktoren, die lange oder häufig genug auftreten. Diejenigen dichteunabhängigen Faktoren, die vorübergehend und nicht über Regler auf die Populationsdichte einwirken, werden als Störgrößen aufgefasst.

Wetterereignisse sind Störgrößen. Sie können, wie es z. B. für ihren Einfluss auf Sterblichkeit und Fruchtbarkeit der Imagines vermutet wird, mehr oder weniger grosse Bedeutung für die Fluktuationen haben. Verschiedene Populationen können durch das Wetter gleichsinnig beeinflusst und sozusagen in die gleiche Phase gebracht werden. Die Fluktuationen brauchen aber danach durchaus nicht weiterhin phasengleich zu verlaufen. Verschiedene Störgrößen beeinflussen die Entwicklungsstadien. Gelegentliche Einwirkung von Vögeln und Parasiten, die von der Miniermottendichte unabhängig ist, ist als Störgrösse anzusprechen. Dichteunabhängige Krankheiten determinieren, wenn sie durch das Klima (auch Kleinklima) begünstigt werden, sie stören, wenn sie in der Folge von Wetterereignissen ausbrechen.

Es kann also in einzelnen Fällen nicht streng unterschieden werden, wo die Grenze zwischen Regler, Führungsgrösse und Störgrösse liegt. Die Beurteilung wird u. a. durch die unterschiedliche Parasitierung und Vogeltätigkeit in verschiedenen Bereichen des Lebensraums erschwert. Auf Bogesund z. B. war die Populationsdichte auf der Südseite der Probestfläche am höchsten, nicht aber die Parasitierung und der Vogelfrass.

Im Prinzip lässt sich die Bedeutung verschiedener Faktoren für die Populationsdichte berechnen, wenn genügend Beobachtungen vorliegen. In einer Analyse auf Schlüsselfaktoren (key-factor analysis, s. MORRIS 1963, Sekt. 18) kann man untersuchen, welche Faktoren das Verhältnis der Generation n zur Generation $n + 1$ beeinflussen. Die vorliegenden Untersuchungen geben keinen eindeutigen Bescheid darüber, in welchem Grade bei *C. laricella* die Dichte der Generation $n + 1$ von der Dichte der Generation n abhängt. Die Bevölkerungsbewegungen verlaufen innerhalb recht enger Grenzen, und die Dichteverhältnisse von Generation zu Generation variieren stark. Da keine ausgesprochenen Latenz- und Gradationsphasen vorkommen, fehlen auch extreme, vom Mittel weit entfernte Werte, die für die Beurteilung der Abhängigkeit der Generation $n + 1$ von Generation n wichtig sind.

Die Dichteverhältnisse aufeinanderfolgender Generationen wurden an Werten für überwinternde Raupen von Djurgården, Stäket und Bogesund geprüft. Aus den logarithmischen Werten von 16 Dichtepaaren ($x = \text{Generation } n$, $y = \text{Generation } n + 1$) wurde eine Regressionslinie berechnet, die sich der Horizontalen annähert (Regressionskoeffizient $b = 0,11$). Das würde bei einer geringen Streuung der Einzelwerte bedeuten, dass die Generation $n + 1$ im Durchschnitt gesehen dieselbe Dichte erreicht, gleichgültig welche Dichte die Generation n hat. Die Einzelwerte streuen aber stark. Es ist denkbar, dass man für ein grösseres Material eine wesentlich steilere Regressionslinie erhalten könnte.

Man muss ja auch annehmen, dass die Populationsdichte in gewissem Grade von der Dichte der Elterngeneration abhängt. Rechnet man mit durchschnittlich 50 Eiern/♀, so kann die Tochtergeneration theoretisch nicht mehr als die 25fache Dichte der Elterngeneration haben. Die in der Natur erreichten Werte liegen infolge der variierenden Sterblichkeit und Fruchtbarkeit weit darunter. In Rössjöholm schlüpfen 1964 sehr viele Imagines, und die Tochtergeneration spannt sich in hoher Dichte zur Überwinterung fest. Das wäre bei so niedrigen Dichten der Elterngeneration im Frühjahr, wie sie z. B. auf Djurgården 1961—63 bestimmt wurden (vergl. Tab. 36), kaum zu erwarten gewesen.

Aus den Untersuchungen über die intrazyklischen Veränderungen der Populationsdichte geht hervor, dass die Dichte zu Beginn der Überwinterung keinen sicheren Anhalt dafür gibt, wieviele Weibchen der Generation zur Fortpflanzung kommen werden. Die Sterblichkeit im Winter und Frühjahr sowie Sterblichkeit und Fruchtbarkeit der Imagines stellten sich als besonders wichtig für die Bevölkerungsbewegungen der Lärchenminiermotte heraus. Die bisher vorliegenden Ergebnisse lassen es aber nicht zu, diese Entwicklungsstufen als entscheidend für die Bevölkerungsbewegungen zu bezeichnen (key-periods). Es erscheint mir auch verfrüht, einen der Umwelteinflüsse, die in den Untersuchungen grössere Bedeutung für die Veränderungen der Populationsdichte hatten, als Schlüsselfaktor zu betrachten. Eine exakte mathematische Analyse muss sich auf umfangreicheres Material stützen, als es mir vorliegt.

Mit dem Hintergrund der theoretischen Erwägungen erscheinen manche Einzelheiten des Auftretens und der Populationsdynamik von *C. laricella* deutlicher. Akzeptiert man die Gedankengänge, so ergeben sich Folgerungen für den Forstschutz.

Die Lärchenminiermotte hat in Schweden keine solch ausgeprägten

Gradationen wie etwa Lärchenwickler oder Kiefernspanner in ihren Gradationsgebieten. In den untersuchten Beständen schwankte die Populationsdichte etwa im Rahmen von 2—3 Zehnerpotenzen. Dieser Bereich der Schwankungen ist im Vergleich mit vielen anderen Schadinsekten ziemlich schmal. Innerhalb des schmalen Schwankungsbereiches können hohe und niedrige Populationsdichten in relativ kurzen Zeitabständen aufeinanderfolgen. Daraus lässt sich teils auf einen recht geringen Schwankungsbereich der Sollwerte, teils auf eine einigermaßen schnell funktionierende Regulation schliessen.

Es gibt zwei Möglichkeiten, die Populationen nachhaltig zu beeinflussen: 1. Man verbessert die Regulation. 2. Man senkt den Sollwert. In Fällen, in denen der Sollwert relativ hoch liegt, hat eine Verbesserung der Regulation allein wenig Sinn. Die Einführung neuer, dichteabhängiger Faktoren wie z. B. der Import von Parasiten lohnt sich dann nur, wenn dadurch gleichzeitig der Sollwert gesenkt wird. Ich sehe zur Zeit keine praktische Möglichkeit, durch die Neueinführung eines der bekannten Parasiten von *C. laricella* die Populationen in Schweden wesentlich zu beeinflussen. Die besten Gegenmassnahmen dürften solche sein, die eine dauerhafte Verschiebung der Sollwerte bewirken. In erster Hand sollte man versuchen, auf dichteunabhängige Faktoren einzuwirken, und zwar auf diejenigen, die Regler beeinflussen. Dafür gibt es verschiedene Angriffspunkte: die Zusammensetzung der Bestände, die Struktur des Kronenraums, das Bestandesklima, die Bodenverhältnisse, Unterschlupf-, Nahrungs- und Fortpflanzungsverhältnisse natürlicher Feinde etc.

Da *C. laricella* die Lärchen nicht tötet, brauchen die Bäume nicht unbedingt durch Insektizide geschützt zu werden. Die Abtötung durch Insektizide beugt nicht zukünftigen Massenvermehrungen vor. Das Gift hat vorübergehenden Einfluss auf die Population und wirkt hauptsächlich als Störgrösse. Man muss darüber hinaus aber auch damit rechnen, dass Regler beeinflusst werden. Solch Einfluss kann günstig sein, ist aber mindestens ebenso wahrscheinlich ungünstig. Ein System, in dem die Regulation einigermaßen funktioniert, sollte nicht ohne besonderen Anlass durch unkontrollierbare Sollwertverstellungen beeinflusst werden. Deshalb führen auch die theoretischen Erwägungen dazu, von der Verwendung von Insektiziden im allgemeinen abzuraten.

Kapitel 9. Die Diapause

Einführung

In den vorangegangenen Kapiteln wurde mehrmals die Diapause der Lärchenminiermotte erwähnt. Es hatte sich schon bald im Laufe der Untersuchungen herausgestellt, dass die Überwinterung ein sehr wichtiger Lebensabschnitt für *C. laricella* ist. 5 Monate oder mehr verbringen die Raupen ohne anderen äusseren Schutz als ihr Säckchen an den kahlen Bäumen und sind der Witterung und Feinden ausgesetzt. Der Zustand, in dem sie diese Zeit zubringen, kann wesentlich zum Überleben beitragen. Es ist dabei z. B. an die Widerstandskraft gegen Kälte und Trockenheit und den Verbrauch von Stoffwechselreserven zu denken. Auch die Koinzidenz spielt eine wichtige Rolle. Die zeitliche Übereinstimmung zwischen der Entwicklung der Tiere und dem Vegetationszyklus der Lärche hat grossen Einfluss auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit der Individuen. Wenn die überwinternden Raupen jederzeit mit dem Eintritt günstiger Witterungsverhältnisse aktiv werden könnten, bestünde die Gefahr, dass sie im Winter an kahlen Bäumen erwachten, hungern müssten und ihre Reserven verbrauchten.

Trotzdem war die Diapause kaum bekannt und bisher nicht näher untersucht worden. Die wenigen diesbezüglichen Beobachtungen lassen sich leicht aufzählen. Loos (1891) bewahrte Zweige mit überwinternden Raupen mehrere Wochen im warmen Zimmer auf, „ohne dass die Larven vertrocknet wären oder sonstwie sichtlich zu leiden gehabt hätten“. Dagegen schreibt JUNG (1942) über die neuen Wintersäckchen: „Bringt man im tiefen Winter solche Gehäuse in Zimmerwärme, so beginnen die Larven alsbald die Verschlüsse zu durchbrechen und umherzukriechen.“ Es wurde schon darauf hingewiesen (Kapitel 4), dass in JUNGS Untersuchungen die Raupen hauptsächlich im II. Larvenstadium überwinterten. Unter „Spring activities“ schreibt WEBB (1953): „Tamarack branches brought into room temperature in mid-December commenced foliation two weeks later. Casebearer larvae, however, did not become active until after a total of five weeks indoors, three weeks after the tamarack buds had burst.“ Die Bezeichnung Diapause für die Überwinterung von *C.*

laricella haben lediglich VOUTE & TER PELKWIJK (1948) verwendet, doch gehen auch sie nicht näher auf die Winterruhe ein. Viele Autoren weisen auf das ungefähre Zusammentreffen von Ausschlagen der Lärchen und Erwachen der Raupen im Frühjahr hin, aber man hat dies Zusammentreffen nicht näher analysiert.

Die Ruhezustände, die auf allen Entwicklungsstufen der Insekten auftreten können, werden in neuerer Zeit eingehend studiert. Die starke Expansion der Umweltforschung hat dazu neue Gesichtspunkte und Hilfsmittel geliefert. In der angewandten Entomologie ist man auf den Einfluss aufmerksam geworden, den die Ruhezustände auf Generationsdauer, Schadauftreten und Populationsdynamik haben. Die grossen Fortschritte der Insektenphysiologie in den letzten Jahrzehnten erstrecken sich auch auf das Gebiet der Diapause. Dieser eigentümliche physiologische Zustand ist nicht nur ein interessantes Phänomen, sondern kann auch tiefe Einblicke in grundlegende physiologische Prozesse gewähren.

Man unterscheidet zwischen zwei verschiedenen Ruhezuständen bei Insekten: Quieszenz und Diapause. Da häufig Verwechslungen vorkommen und nicht selten bestimmte Lebensabschnitte fälschlich als Diapause bezeichnet werden, folgt hier eine kurze Definition.

Mit Quieszenz bezeichnet man einen vorübergehenden Stillstand in Wachstum und Entwicklung, der direkt durch ungünstige Umweltverhältnisse bedingt ist. Beim Eintritt günstiger Verhältnisse setzen Wachstum und Entwicklung ohne Verzögerung ein.

Die Diapause ist ein vorübergehender Stillstand in Wachstum und Entwicklung, der nicht direkt von ungünstigen Umweltverhältnissen abhängt. Diapause kann unter günstigen äusseren Bedingungen eintreten oder fort dauern. Die Umwelteinflüsse, die Diapause induzieren und brechen können, gehen ihrer erkennbaren Wirkung zeitlich mehr oder weniger weit voraus. Die Diapause ist hormonal gesteuert und durch physiologische und biochemische Veränderungen im Organismus gekennzeichnet.

Gelegentlich wird zwischen fakultativer und obligatorischer Diapause unterschieden. STEINBERG & KAMENSKY (1936) sowie andere Autoren bezeichnen als fakultativ eine Diapause, die nicht in jeder Generation auftritt. Das ist oft bei plurivoltinen Arten der Fall. Wenn dagegen, auch unter verschiedenen Verhältnissen, jedes Individuum in jeder Generation in Diapause geht, so wird das obligatorische Diapause genannt. Das soll bei univoltinen Arten zutreffen.

Ich halte diesen Gebrauch des Ausdrucks fakultativ aus zwei Gründen nicht für sehr zweckmässig. Erstens liegt eine begriffliche Kopp-

lung von Voltinismus und Diapause nahe. Dabei werden Arten mit mehrjähriger Generationsdauer oder Insekten mit Generationswechsel nicht genügend berücksichtigt. Zweitens wird, entsprechend dem lateinischen Ursprung, im wissenschaftlichen ebenso wie im allgemeinen Sprachgebrauch mit der Bezeichnung fakultativ eine Möglichkeit, eine Wahlfreiheit angegeben. Aus diesem Grunde hat man häufig als fakultativ eine Diapause bezeichnet, die in einander entsprechenden Generationen einer Art nicht bei allen Individuen auftritt. Die Unterscheidung zwischen fakultativer und obligatorischer Diapause kann also zu Missverständnissen führen. Eine weitere Quelle für Missverständnisse liegt darin, dass für sehr viele Arten die Bedingungen für das Auftreten von Diapause nicht genau bekannt sind. Gründliches Studium einer Art mit sogenannter obligatorischer Diapause kann ergeben, dass Tiere unter bestimmten Bedingungen nicht in Diapause eintreten. STEINBERG & KAMENSKY (1936) betonten schon, dass obligatorische Diapause noch nicht nachgewiesen war und experimentell zu bestätigen sei. Missverständnisse lassen sich vermeiden, indem man die Ausdrücke fakultative und obligatorische Diapause nicht verwendet.

Die inneren Prozesse, die zur Beendigung der Diapause führen, hat man als Diapause-Entwicklung bezeichnet. Ich ziehe mit DANILEVSKY (s. 1965) die Bezeichnung Reaktivierung vor, da es sich nicht um eine Entwicklung im herkömmlichen Sinne handelt.

Bei *Coleophora laricella* äussert sich die Diapause vor allem darin, dass die Raupen inaktiv sind und auch unter günstigen Umweltverhältnissen (Wärme) erst nach einiger Zeit umherzuwandern beginnen. Nur ein Teil dieses Zeitraums wird für die Reaktivierung beansprucht.

Ebenso wie Entwicklungsprozesse bei Insekten individuellen Variationen unterworfen sind, variieren auch Beginn der Diapause, Reaktivierung und Aufnahme der Frühjahrsaktivität von Individuum zu Individuum. Deshalb wurden in praktisch allen Versuchen Gruppen von Tieren studiert. In den Respirationsversuchen war das ausserdem erforderlich, weil die Atmung einzelner Tiere zu gering für die Messung mit der Warburg-Apparatur ist.

In zahlreichen Zuchten wurden die Raupen unter mehr oder weniger konstanten Bedingungen gehalten. Die Temperatur ist im Laboratorium ziemlich konstant bei 22—23° C und weist nur geringe Schwankungen auf. In einzelnen Thermostaten schwankte die Temperatur etwas. Zur Korrektur dieser Fehlerquelle wurden für die jeweiligen Zuchten Mittelwerte aus täglichen Temperaturablesungen gebildet.

Leider wurden Fehlanzeigen von Reglern in einer Reihe speziell konstruierter Thermostaten erst nach einiger Zeit entdeckt. Deshalb fehlen die Temperaturkorrekturen für eine Anzahl von Zuchtversuchen. Konstante relative Luftfeuchtigkeit wurde durch gesättigte Salzlösungen bzw. Wasser erhalten. In der Regel wurde NaCl (75 % RF bei 20° C, s. LANDOLT-BÖRNSTEIN 1931) verwendet. Die Raupen wurden meist in sogenannten ZWÖLFER-schen Hygrostatenschalen gehalten.

Der Beginn der Diapause

Die Einflüsse, die zum Eintritt in die Diapause führen, lassen sich bei *C. laricella* schwer experimentell untersuchen. Die jungen Raupen ohne Säckchen in den Nadeln können nicht beliebigen Umwelteinflüssen ausgesetzt werden. Zwischen dem Verfertigen der Säckchen und dem Beginn der Diapause vergeht relativ wenig Zeit. Ausserdem sind die Vorbereitungen zur Überwinterung zeitlich starken individuellen Variationen unterworfen (vergl. Abb. 19).

Die Raupen treten nicht stets unmittelbar nach dem Festspinnen in Diapause ein. Zupft man im Herbst festgesponnene Tiere mit ihren Säckchen von der Unterlage ab, so beginnt oft eine Anzahl von Raupen umherzuwandern und kommt erst nach einigen Tagen wieder zur Ruhe. Ab November pflegen alle Tiere in Diapause zu liegen. Wahrscheinlich geht das Festspinnen der Säckchen immer dem Eintritt in Diapause voraus. Andererseits folgt der Beginn der Diapause nicht zwangsläufig auf die Veränderungen des Verhaltens und das Festspinnen. In JUNGS Untersuchungen (1942) spannen sich die meisten Tiere im II. Larvenstadium zur Überwinterung fest. Diese Tiere überwinterten anscheinend in Quieszenz. Auch festgesponnene Raupen im III. Stadium überwintern ausnahmsweise nicht in Diapause, sondern in Quieszenz.

Die Determination zur Diapause und der Beginn der Diapause brauchen zeitlich nicht zusammenzufallen. Der Beginn der Diapause wird nicht unmittelbar durch die Temperatur ausgelöst. Ich habe wiederholt beobachtet, dass Raupen sich im Laboratorium unter praktisch konstanten Temperaturen festspinnen bzw. inaktiv werden. Das war auch bei Tieren der Fall, die schon längere Zeit an Lärchenzweigen im Laboratorium gehalten wurden.

Mitte Oktober eingesammelte Raupen wurden bis zum Ende des Monats im Thermostaten bei +5,5° C aufbewahrt. Zu diesem Zeitpunkt war noch etwa die Hälfte der Tiere aktiv. Die aktiven und die inaktiven Raupen wurden getrennt in Hygrostatenschalen bei 20° C

weitergezogen. Alle aktiven Tiere kamen innerhalb von 9 Tagen zur Ruhe, und nach weiteren 9 Tagen erwachten die ersten Tiere dieser Gruppe. Am selben Tag begannen auch die ersten unter den Raupen umherzuwandern, die Ende Oktober inaktiv gewesen waren. Beide Zuchtgruppen waren also zur Diapause determiniert gewesen. Die hohe, konstante Temperatur verhinderte nicht den Eintritt in Diapause. In der Zuchtgruppe mit Raupen, die Ende Oktober inaktiv waren, befanden sich 14 parasitierte Tiere, in der anderen Zuchtgruppe schlüpfte nur 1 Parasit. Demnach scheinen parasitierte Raupen relativ früh in die Winterruhe einzutreten.

Fressende, säckchentragende Raupen von einer Probe, in der etwa 40 % der Tiere zur Überwinterung festgesponnen waren, wurden Mitte Oktober an Douglasien im Laboratorium und auf dem kühleren Dachboden gesetzt. An beiden Stellen frassen die Tiere sehr wenig oder nichts. Die Mehrzahl setzte sich bald am Trieb fest. Am 22. XI. wurden alle Säckchen abgezupft und in Hygrostatenschalen zur Weiterzucht im Laboratorium aufgestellt. Etwa die Hälfte der Tiere vom Dachboden begann gleich zu wandern, der Rest erst nach 21 Tagen. Ein Drittel der Tiere von den Pflanzen, die im Laboratorium standen, wanderte ebenfalls gleich, während die übrigen Raupen wenigstens 10 Tage lang inaktiv blieben. Auch in diesem Versuch wurde also die Diapause nicht verhindert, obwohl den Tieren Nahrung zur Verfügung stand.

Die in Kapitel 4 besprochenen Versuche zur Säckchenbildung legten die Vermutung nahe, dass die Raupen unter ungünstigen Nahrungsverhältnissen im Herbst ihre Aktivität vorzeitig beenden können. Wenn die Nahrungspflanze einen Einfluss auf die Diapause hätte, so beständen vielleicht Unterschiede in der Überwinterung zwischen Tieren an Lärche und Raupen an Douglasie. Versuche mit überwinternden Raupen von Douglasien und von benachbarten Lärchen ergaben folgendes: Auch die Raupen von Douglasie überwinterten in Diapause. Ein signifikanter Unterschied im Anteil gleich erwachender Quieszenz-Raupen zwischen Douglasie und Lärche trat nicht zutage. Nach der Kopfkapselbreite gehörten alle Quieszenz-Raupen von Douglas dem III. Larvenstadium an. Auch in dieser Beziehung bestand also kein Unterschied gegenüber den Tieren von Lärche. In der Zeitdauer, die erforderlich war, um die Raupen bei Zucht in 14,5 und 19,6° C aus der Diapause zu wecken, zeigte sich ebenfalls kein Unterschied zwischen Douglas und Lärche. Demnach scheint die Nahrungspflanze unter normalen Verhältnissen keinen wesentlichen Einfluss auf die Diapause zu haben.

In einem anderen Versuch wurde die Möglichkeit geprüft, die Diapause zu unterdrücken. Zweige mit Raupen wurden Ende September eingesammelt und bis zum 2. X. im offenen Insektarium aufbewahrt. Nur ein Teil der Raupen hatte Säckchen gebildet, festgesponnene Tiere kamen noch nicht vor. Die aktiven, säckchentragenden Tiere wurden auf Douglasien gesetzt und ins Gewächshaus gebracht. Die Temperatur im Gewächshaus variierte während des Versuchs zwischen 14 und 34° C, die relative Luftfeuchtigkeit variierte zwischen 31 und 76 %. Die Durchschnittswerte lagen etwa bei 20° C und 60 % RF. Die Beleuchtung folgte dem Tagesrhythmus, doch drang ab Mitte Oktober während der Dunkelphase etwas Licht von einem benachbarten Versuch mit einer Stärke von rund 2 Lux ein. In bestimmten Zeitabständen wurden alle inaktiv gewordenen Raupen von den Pflanzen abgesammelt und zur Weiterzucht in Hygrostatenschalen in 25° C gebracht.

Die ersten Tiere wurden Anfang Oktober inaktiv, die letzten Mitte November. Die Zuchtdauer in 25° bis zum Erwachen der inaktiven Raupen variierte beträchtlich. Manche Tiere wurden innerhalb weniger Tage aktiv, für andere dauerte es 1—2 Wochen, das Maximum betrug rund 4 Wochen. Mitte November schlüpfte aus frischen Douglasiensäckchen nach kurzer Zeit der Ruhe 3 Imagines. Darunter befand sich ein ♀, das 18 fertig ausgebildete Eier und kräftige, aktive Ovariolen enthielt.

In dem Versuch wurde anscheinend bei einer Anzahl von Tieren die Diapause mehr oder weniger unterdrückt. Es lässt sich nicht entscheiden, welche Umwelteinflüsse dafür ausschlaggebend waren. Die Temperatur- und Ernährungsverhältnisse, u. U. auch die Belichtung, waren anders als im Freiland. Tiere, deren Diapause unterdrückt ist oder ausbleibt, scheinen sich unter geeigneten Bedingungen weiterzuentwickeln und normale Imagines zu ergeben.

Die Beendigung der Diapause

Im Freien erwachen die Raupen im Frühjahr aus der Diapause und beginnen um die Zeit, zu der die Lärchenknospen ausschlagen, zu wandern. Im Laboratorium kann man die Tiere auch im Winter durch Zucht in Wärme reaktivieren und zum Wandern bringen. Je nach der Vorbehandlung, dem Zeitpunkt des Zuchtbeginns und den Zuchtverhältnissen dauert es eine bestimmte Zeit, bis die Raupen zu wandern beginnen. Während dieses Zeitraums laufen zwei verschiedene Vorgänge nacheinander ab: 1. Die Reaktivierung. 2. Die Vorbereitung der Frühjahrsaktivität.

Wenn die Diapause beendet ist, die Tiere also völlig reaktiviert sind, bereiten die Raupen die Häutung vor, häuten sich, öffnen die Säckchen und beginnen erst dann zu wandern. Da die Vorbereitung der Frühjahrsaktivität im Schutz der Säckchen verborgen abläuft, wurde in den Zuchtversuchen der Beginn des Umherwanderns als das deutlichste Merkmal für das Ende der Diapause verwendet. Es ist aber zu beachten, dass die Diapause schon vor dem Eintritt dieses Merkmals, des sichtbaren Erwachens, beendet ist.

Die Zuchtversuche wurden in der Regel einmal täglich, möglichst zum gleichen Zeitpunkt, inspiziert. Gelegentlich mussten die Inspektionen an einzelnen Tagen ausfallen. Die an diesen Tagen erwachten Raupen wurden dann bei der nächsten Inspektion erfasst. Die Beendigung der Diapause wurde in Zuchtversuchen unter verschiedenen Bedingungen und nach unterschiedlicher Vorbehandlung studiert.

Der Verlauf des Erwachens in Zuchten

Der Verlauf des Erwachens in einer Zucht wird am besten als Summenhäufigkeitsverteilung dargestellt. Die Summenhäufigkeitsverteilung wird in Prozent aller in der Zucht erwachenden Raupen wiedergegeben, damit sich verschiedene Proben vergleichen lassen. Trägt man die Summenhäufigkeit der Raupen, die zu wandern beginnen, gegen die Zuchtdauer (Tage) auf, so erhält man eine Kurve für den Verlauf des Erwachens in der Zucht. In Abb. 33 sind solche Kurven für verschiedene Zuchten dargestellt.

Es verstreicht eine bestimmte Zeit vom Erwachen der ersten Raupe in einer Zucht, bis die letzte Raupe zu wandern beginnt. Dieser Zeitraum pflegt um so grösser zu sein, je länger es vom Beginn einer Zucht bis zum Erwachen der Raupen dauert. Die erste Hälfte der erwachenden Raupen beansprucht nicht die erste Hälfte dieses Zeitraums, sondern in der Regel kürzere Zeit. Mit anderen Worten: Das Ende der Kurve ist stärker in die Länge gezogen als ihr Anfang.

Gleichmässige Kurven erhält man, wenn man die Abszisse (Zuchtdauer) logarithmisch wählt. Nach dieser Umformung sind auch die Kurven für verschiedene Zuchten einander ähnlicher. In Abb. 34 sind die Summenhäufigkeiten derselben Zuchten wie in Abb. 33 gegen den Logarithmus der Zuchtdauer aufgetragen. In einem Wahrscheinlichkeitsnetz mit logarithmischer Abszisse ordnen sich die Werte annähernd auf Geraden an (Abb. 35). Die Häufigkeiten der in einer Zucht täglich erwachenden Raupen entsprechen also ungefähr einer logarithmischen Normalverteilung.

Da die Häufigkeitsverteilung der erwachenden Tiere in unterschied-

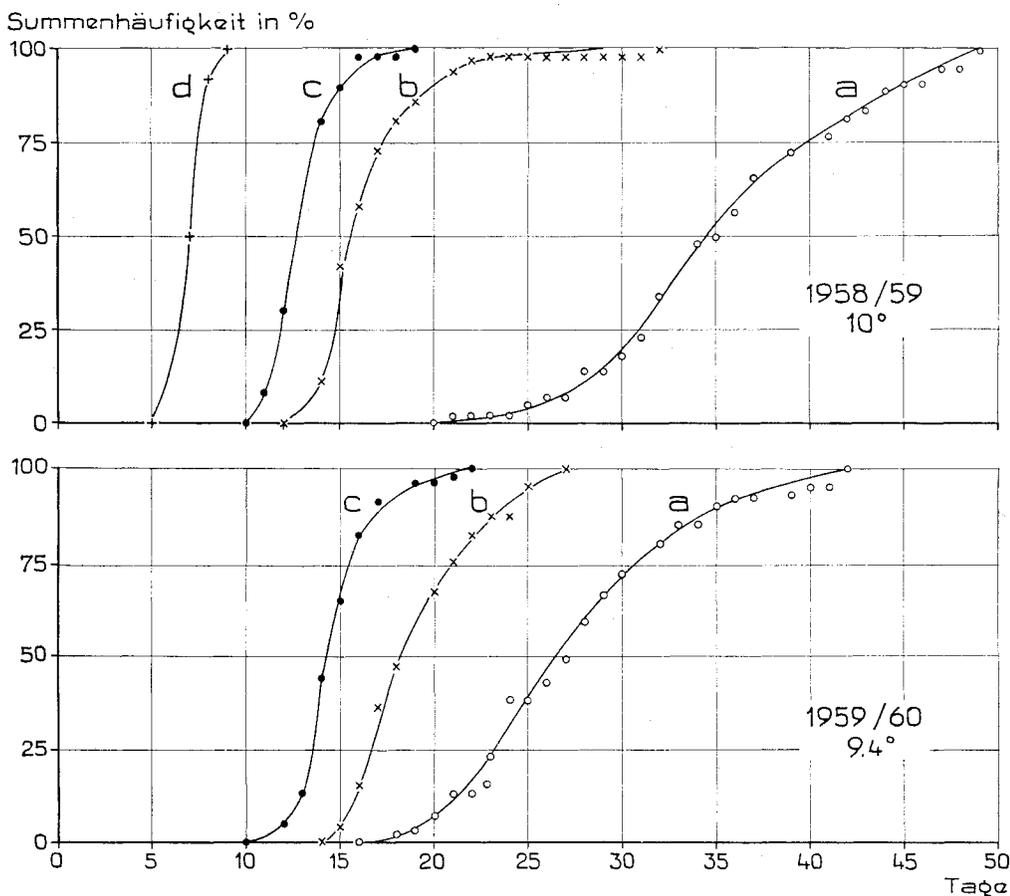


Abb. 33. Der Beginn des Wanderns von Raupen in Zuchten.

Abszisse: Zuchtdauer in Tagen, linear.

Material Stäket, Generation 1958/59 (Zuchttemperatur nicht korrigiert) und Generation 1959/60. Versuchsbeginn:

1958/59 — a: 20.I.59

b: 2.III.59

c: 23.III.59

d: 13.IV.59

1959/60 — a: 2.I.60

b: 9.II.60

c: 23.III.60

lichen Zuchten demselben Prinzip folgt, können alle Zuchten durch einen auf dieselbe Weise bestimmten Wert gekennzeichnet und miteinander verglichen werden. Das arithmetische Mittel der Zuchtdauer ist dazu nicht gut geeignet. Das geometrische Mittel wurde aus zwei Gründen nicht gewählt. Erstens sind zur Bestimmung des geometrischen Mittels gelegentlich Interpolationen erforderlich, da an einzelnen Tagen Beobachtungen fehlen können. Zweitens haftet den Extremwerten in manchen Fällen eine gewisse Unsicherheit an. Deshalb wurde der Medianwert der Zuchtdauer zur Kennzeichnung der

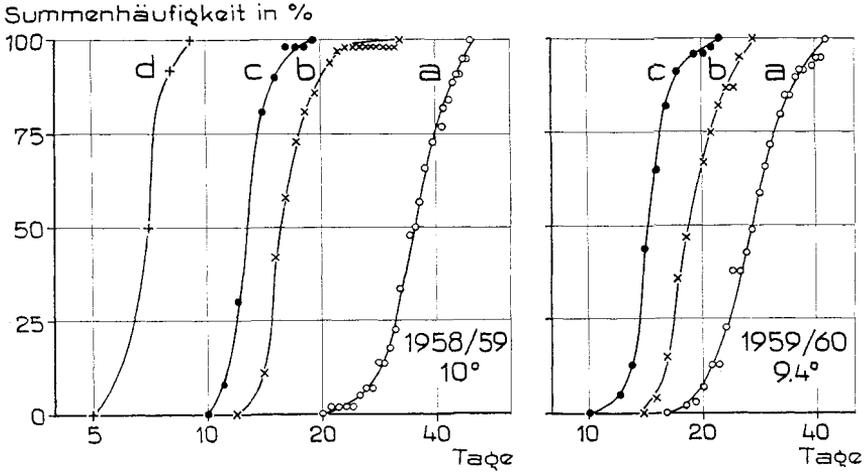


Abb. 34. Der Beginn des Wanderns von Raupen in Zuchten.

Abszisse: Zuchtdauer in Tagen, logarithmisch. Weitere Erklärungen bei Abb. 33 und im Text.

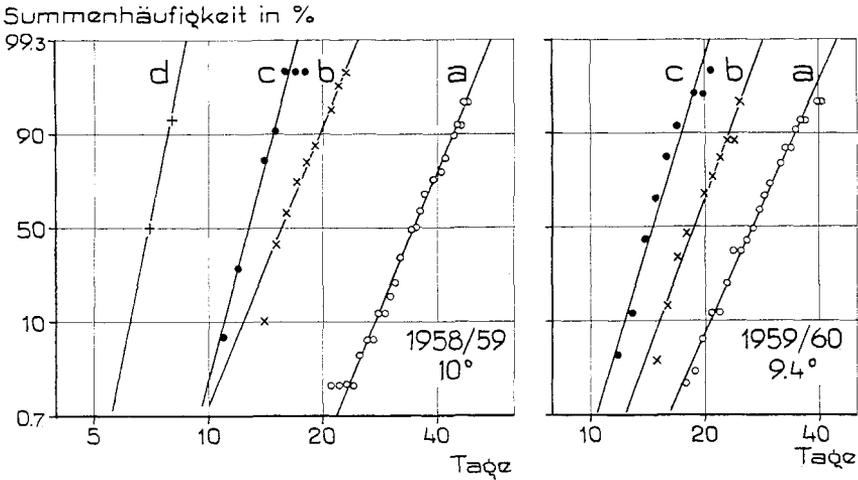


Abb. 35. Der Beginn des Wanderns von Raupen in Zuchten, dargestellt im Wahrscheinlichkeitsnetz.

Abszisse: Zuchtdauer in Tagen, logarithmisch. Weitere Erklärungen bei Abb. 33 und im Text.

einzelnen Zuchten verwendet. Er wird im folgenden als Z_{50} bezeichnet und in Tagen ausgedrückt. Nur selten waren bei einer Inspektion genau 50 % der Raupen gewandert. Der Medianwert wurde deshalb im allgemeinen durch Interpolation aus den benachbarten Werten ermittelt.

Tab. 43. Einfluss der individuellen Variabilität auf den Medianwert der Zuchtdauer (Z_{50}): Zuchtergebnisse in 20° C für einige Proben, die in gleichartig behandelte Zuchtgruppen aufgeteilt waren.

Die Anmerkungen G und N beziehen sich auf den Beginn der Zucht für die einzelnen Gruppen: G = gleichzeitig in Wärme, N = Gruppen aus kühler Lagerung an aufeinanderfolgenden Tagen in Wärme.

Anzahl erwachte Raupen		Anzahl Gruppen	Z_{50}			Anm.
in den Gruppen	zus.		in den Gruppen	Mittel	± mittl. Fehler	
48—80	589	9	4,4—4,8	4,51	0,155	G
64—90	651	9	6,6—7,1	6,78	0,220	G
38—54	290	6	7,8—8,7	8,26	0,266	N
47—59	203	4	8,4—9,2	8,72	0,238	G
73—141	580	5	8,8—10,2	9,46	0,278	G

Die individuelle Variabilität im Zeitpunkt des Erwachens, die in den Beispielen der Abb. 33—35 veranschaulicht ist, drückt sich auch in Schwankungen der Z_{50} aus. Die Streuung der Medianwerte für die Zuchtdauer beobachtet man am besten an Proben, die in gleichartig behandelte Zuchtgruppen aufgeteilt sind. Einige Beispiele gibt die Tab. 43. Aus den Werten für die Z_{50} der einzelnen Zuchtgruppen wurde der Mittelwert berechnet. Der mittlere Fehler wurde nach

$$s = \frac{1}{2 \cdot f(z_{50})} \sqrt{\frac{1}{M} \sum \frac{1}{N_i}}$$

bestimmt. Dabei ist $f(z_{50})$ als relative Frequenz der Beobachtungen im Punkt Z_{50} für die gesamte Probe geschätzt.

Die mit der Anmerkung N bezeichnete Probe in der Tabelle war kühl gelagert, und die einzelnen Zuchtgruppen wurden an aufeinanderfolgenden Tagen in den Thermostaten gebracht. Die Temperatur des Thermostaten schwankte während dieses Versuchs zwischen 17,5 und 21° C um ein Mittel von 20,0°. Die Z_{50} für die einzelnen Gruppen wichen nicht deutlich von dem Mittelwert ab. Ein „studentized range test“ ergab keine signifikanten Unterschiede in der Z_{50} zwischen den Zuchtgruppen dieses Versuchs, im Mediantest lag das χ^2 für Homogenität an der 5 %igen Signifikanzgrenze. Die Serie kann also gerade noch als homogen angesehen werden. Demnach geht bei dem Umfang der Zuchtgruppen in den Versuchen die Einwirkung, die mässige Temperaturvariationen der Thermostaten auf den Medianwert der Zuchtdauer haben können, in der individuellen Variabilität unter.

Äussere Anzeichen der Entwicklung am Ende der Diapause

In Kapitel 4 wurden bereits die äusserlich erkennbaren Prozesse beschrieben, die die Raupen am Ende der Diapause durchmachen. Man

kann grob 4 Stufen unterscheiden: 1. Vorbereitung der Häutung. Die Raupen stecken Kopf und Beine nach vorne aus und werden praktisch unbeweglich. 2. Die Häutung. 3. Ruhe nach der Häutung und Öffnen des Säckchens. 4. Beginn des Umherwanderns. Hier soll kurz die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Stufen und ihre Beziehung zur Diapause behandelt werden.

In einer Reihe von Versuchen wurde während der Zeit, die die Tiere in Wärme zubrachten, täglich eine Anzahl von Raupen entweder sofort freipräpariert oder fixiert (BOUINS oder PETRUNKEWITSCHS Fixiergemisch) und später präpariert. Dabei wurden die Stufen der Weiterentwicklung nach der Diapause in folgender Weise bezeichnet: V = Kopf vorgestreckt, H = Häutung, W = gehäutete Raupe wandert. In Abb. 36 sind die Ergebnisse der Präparationen von Raupen wiedergegeben, die zusammen mit Tieren in Warburg-Versuchen gehalten und genau wie diese behandelt wurden. Sie befanden sich nur nicht in Reaktionsgefäßen, sondern in Röhren. Die Röhren wurden während der Respirationsversuche an einem besonderen Halter auf gleiche Weise wie die Reaktionsgefäße in das Wasserbad eingetaucht. Täglich wurden etwa 50 Raupen nach dem Warburg-Versuch fixiert. Der Anteil der normal aussehenden Raupen variierte etwas von Versuch zu Versuch und betrug im Durchschnitt 83 %. Der Zustand dieser normalen Raupen ist in den Diagrammen als Summenhäufigkeit in Prozent gegen die Zuchtdauer aufgetragen. Die einzelnen Versuche sind mit dem Datum des Versuchsbeginns bezeichnet.

Hier interessieren besonders folgende Ergebnisse der Versuche: Der Anteil der Tiere auf den einzelnen Stufen nimmt in den verschiedenen Versuchen auf ähnliche Weise zu. Das ist vor allem an den Kurven für die erste Stufe V (Kopf vorgestreckt), die einander in den verschiedenen Versuchen ähneln, zu erkennen. Anscheinend nimmt der Anteil der sich weiterentwickelnden Raupen in frühen Versuchen etwas langsamer zu als in den später im Jahr angestellten Versuchen.

Man sieht schon an den Diagrammen, dass die durchschnittlichen Abstände der einzelnen Stufen voneinander in allen Versuchen ungefähr dieselben sind. Zwischen den verschiedenen Versuchen besteht kein nennenswerter Unterschied in der Zeitdauer, die vom Vorstrecken des Kopfes bis zur Häutung vergeht. Die Spannweite beträgt etwa 2,0—2,6 Tage, im Mittel für alle Versuche 2,3 Tage. Die Dauer von der Häutung bis zum Beginn des Umherwanderns variiert ebenfalls etwas, doch bestehen keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Versuchen. Sie beträgt im Gesamtmittel etwa 1 Tag. Für die Dauer vom Vorstrecken des Kopfes bis zum Beginn des Wanderns ergibt sich

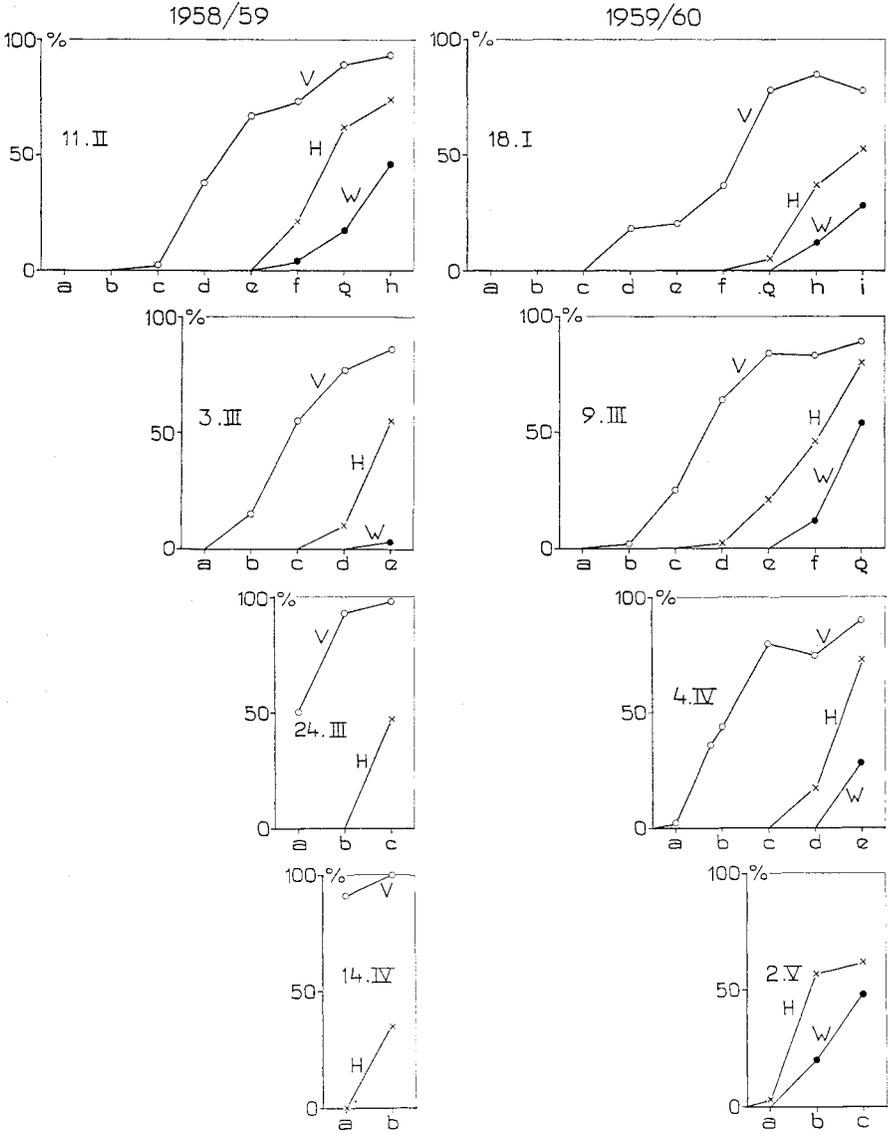


Abb. 36. Äussere Anzeichen der Weiterentwicklung nach Beendigung der Diapause.

Material von Stäket, Generation 1958/59 und 1959/60. Zucht bei 20 °C, parallel zu Respiationsversuchen. Die Diagramme sind mit dem Datum des Versuchsbeginns bezeichnet.

Abszisse: Zuchtdauer in Tagen, beginnt mit Versuchsbeginn.
a, b, c usw.: Zeitpunkt für die Fixierung der einzelnen Gruppen.

Ordinate: Summenhäufigkeit in %.

V: Kopf vorgestreckt, H: Häutung, W: wandernde Raupen. Weitere Erklärungen im Text.

eine Spannweite von 3—4 Tagen und ein Mittel von rund 3,4 Tagen. Ein Versuch bei 25° C hatte ähnliche Ergebnisse, doch dauerte es in der höheren Temperatur nur etwa 2,4 Tage vom Vorstrecken des Kopfes bis zum Beginn des Wanderns.

Demnach ist die Geschwindigkeit der Weiterentwicklung nach der Diapause in einer bestimmten Temperatur konstant. Sie ist offenbar unabhängig von den Verhältnissen, die während der Diapause auf die Raupen einwirken.

Die Diapause ist also bei Zucht in 20° C im Durchschnitt wenigstens 3,4 Tage vor dem Zeitpunkt beendet, zu dem die Raupen mit dem Umherwandern beginnen. Die Zuchtversuche nach kühler Lagerung, die Respirationsversuche und die Bestimmungen der Cytochromoxydase lassen darauf schliessen, dass die Reaktivierung noch früher abgeschlossen ist.

Der Zeitpunkt des Zuchtbeginns und die Reaktivierung

Wie man aus den Abb. 33—36 erkennt, dauerte die Reaktivierung der Raupen um so kürzere Zeit, je später im Winter die Zuchten begonnen wurden. Dabei handelte es sich um Tiere, die kurz vor dem Beginn der Zuchten im Freien eingesammelt worden waren. Der Medianwert der Zuchtdauer (Z_{50}) für eine Probe gibt Auskunft über den Grad der Reaktivierung zu Beginn der Zucht. In zahlreichen Versuchen wurde geprüft, wie die Reaktivierung der Raupen im Freiland fortschreitet. Dafür wurden zu verschiedenen Zeitpunkten während der Winterruhe Proben im Freiland eingesammelt. Die Tiere wurden entweder sofort in Zuchten gebracht oder kurze Zeit bis zum Versuchsbeginn bei niedrigen Temperaturen aufbewahrt.

Die Ergebnisse solcher Zuchtversuche sind in Abb. 37 dargestellt. Der Medianwert Z_{50} nimmt bei den Tieren im Freiland im Laufe der Überwinterung ab. Das bedeutet, dass die Reaktivierung nicht plötzlich einsetzt, sondern allmählich verläuft. In Tab. 44 sind Medianwerte der Zuchtdauer für Raupen im Spätherbst aufgeführt. Sie weisen auf eine Reaktivierung schon in einem solch frühen Stadium der Überwinterung hin.

In den Diagrammen der Abb. 37 verläuft die Reaktivierung der einzelnen Generationen nicht linear. Es deutet sich eine schwache Tendenz zu steilerem Verlauf der Kurven gegen Anfang der Überwinterung an. Diese Tendenz wird deutlich, wenn man die Ergebnisse der Zuchten im selben Temperaturbereich für alle Generationen und Standorte in einem gemeinsamen Diagramm zusammenstellt (Abb. 38). Die Reaktivierung scheint demnach zu Anfang der Überwinterung

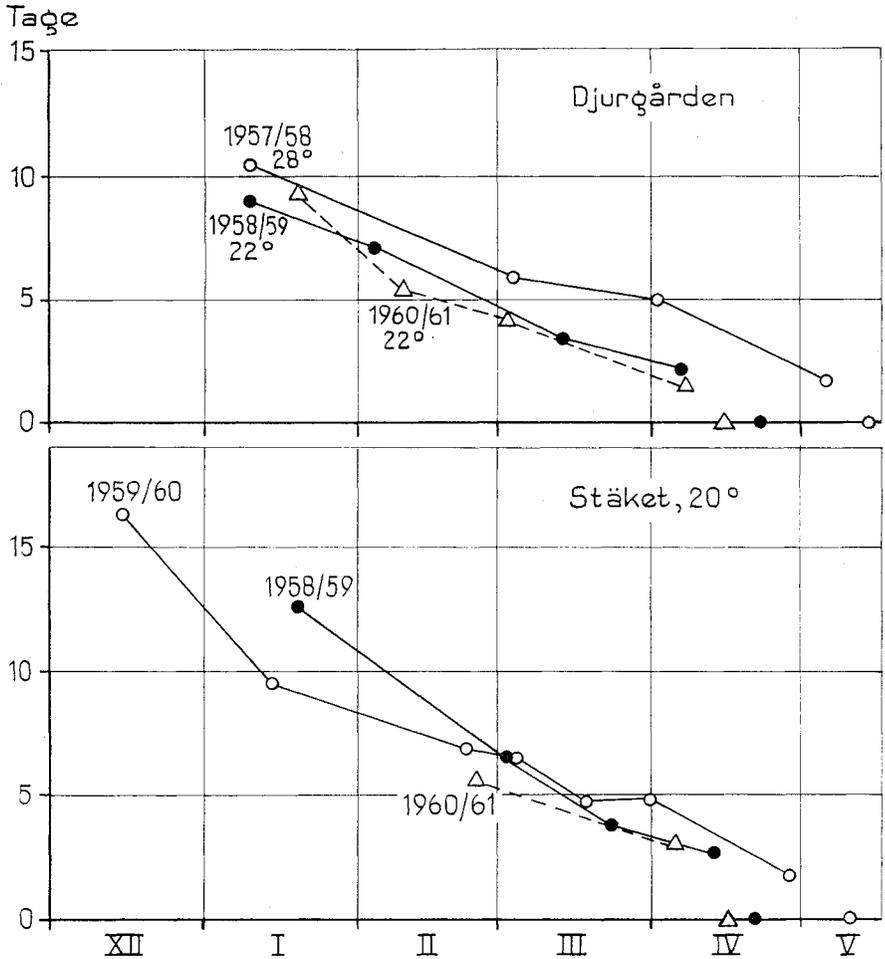


Abb. 37. Medianwerte der Zuchtdauer (Z_{50}) für Proben von Djurgården und Stäket, die zu verschiedenen Zeitpunkten eingesammelt wurden.

Ordinate: Zuchtdauer in Tagen. Abszisse: Zeitpunkt des Einsammelns, Monate Dezember bis Mai. Auf den Abszissen ist der ungefähre Zeitpunkt für das Erwachen der einzelnen Generationen im Freiland eingetragen.

relativ schnell voranzuschreiten. Ihr Verlauf ist offenbar der Dauer der Überwinterung nicht direkt proportional.

Die Verkürzung der Zuchtdauer bzw. das Fortschreiten der Reaktivierung im Laufe der Überwinterung kann verschiedene Ursachen haben. Es sind hauptsächlich folgende Möglichkeiten in Betracht zu ziehen: 1. Die Reaktivierung wird durch Einwirken tiefer Temperaturen gefördert. 2. Die Reaktivierung verläuft in Abhängigkeit von der Zeit (z. B. Dauer der Diapause) und kann auch bei niedrigen Temperaturen fortschreiten. 3. Die Reaktivierung ist ähnlich wie ein Ent-

Tab. 44. Medianwerte der Zuchtdauer (Z_{50}) für Raupen im Spätherbst.

eingesammelt	Lagerung	Zucht- beginn	Zucht- temp. °C	Anzahl Lw	Z_{50}
Bogesund 15.X.61	—	15.X.	19,1	14	~38
Tveta 31.X.58	—	31.X.	22	14	24,0
Bogesund 5.XI.61	Thermostat 5° C	8.XI.	19,6	94	23,8
Rössjöholm 16.XI.61 . .	offenes Insektarium	24.XI.	19,1	53	21,0
Rössjöholm 16.XI.61 . .	offenes Insektarium, 4 d bei + 1°	28.XI.	19,1	43	21,2
Djurgården 21.XI.61 . .	Kühlschrank + 1° C	22.XI.	19,1	73	23,5
Djurgården 18.XII.61 . .	„	21.XII.	19,4	43	18,1
Ståket 14.XII.59	„	15.XII.	20	501	16,3

wicklungsvorgang von Wärme abhängig, sie wird durch Temperaturen oberhalb eines bestimmten Nullpunktes gefördert.

Die beiden ersten Alternativen werden später behandelt. Da man die Raupen in Wärme reaktivieren kann, liegt die dritte Möglichkeit am nächsten, nämlich dass die Reaktivierung durch Wärme gefördert wird. Das schliesst nicht aus, dass auch andere Bedingungen auf die Reaktivierung einwirken können.

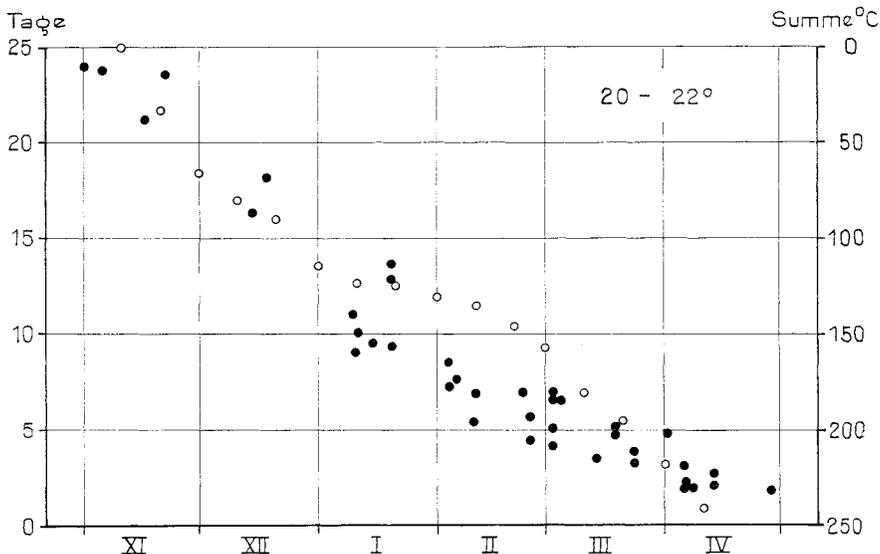


Abb. 38. Z_{50} für Zuchten im Temperaturbereich von etwa 20—22° C zu verschiedenen Zeitpunkten während der Überwinterung.

Die Proben wurden an mehreren Orten eingesammelt und gehörten verschiedenen Generationen an. Koordinaten wie in Abb. 37. Ausserdem ist die Summenhäufigkeit der mittleren Tagestemperaturen über 0° C ab 11. XI. gegenläufig eingetragen (Mittelwerte für die Winter 1957/58 bis 1960/61), Ordinatenwerte rechts im Diagramm.

Wenn Wärme auf die Reaktivierung einwirkt, so sollte sich das Auftreten von Wärme während der Überwinterung als Verkürzung der Zuchtdauer ausdrücken. Die Tagesmittel der Lufttemperaturen über 0° C in Stockholm (SMHI) wurden für die Winter 1957/58 bis 1960/61 dekadewise zusammengestellt, und für die einzelnen Dekaden wurde der Mittelwert bestimmt. Der Nullpunkt ist willkürlich gewählt. Die Summenhäufigkeit der positiven Tagesmittel ist gegenläufig in Abb. 38 eingetragen. Als Ausgangspunkt ist der 11. November genommen, da von diesem Zeitpunkt an praktisch alle Raupen in Diapause liegen.

Es besteht eine gewisse Ähnlichkeit zwischen dem Auftreten von Wärme und dem Fortschreiten der Reaktivierung. Die Werte unterscheiden sich allerdings deutlich in der kalten Zeit zwischen Januar und März. Eine Erklärung dafür könnte man darin finden, dass die Wärmeeinwirkung auf die Raupen nicht allein von der Lufttemperatur abhängt. Durch direkte Einstrahlung kann die Temperatur in den Säckchen wesentlich über der Lufttemperatur liegen. Die Gesamteinstrahlung hat ihr Minimum im Dezember und erreichte im Durchschnitt für die 4 Jahre im Februar schon über das 6fache des Dezemberwertes. Es gibt aber auch andere Möglichkeiten, diese Diskrepanz zwischen dem Auftreten von Wärme und der Reaktivierung der Raupen in den kalten Wintermonaten zu erklären.

Jedenfalls widerspricht das Auftreten von Wärme während der Überwinterung nicht der Annahme, dass die Reaktivierung durch Wärme gefördert wird. Der Verlauf der Reaktivierung für die einzelnen Generationen (Abb. 37) deutet ebenfalls in diese Richtung. Erstens treten Unterschiede in derselben Generation zwischen verschiedenen Standorten auf. Zweitens haben die Unterschiede zwischen den Generationen gewisse Parallelen im Temperaturverlauf der betreffenden Winter. Vor allem der Winter 1957/58 brachte wenig Wärme.

Die Zuchttemperatur und die Reaktivierung

Die Zeitdauer, die Raupen in Diapause in Wärme verbringen müssen, bis sie zu wandern beginnen, hängt nicht allein vom Zeitpunkt der Probeentnahme ab. Es liegt auf der Hand, dass auch die Zuchttemperatur den Medianwert der Zuchtdauer beeinflusst. In einer Reihe von Versuchen mit mehreren Generationen wurde untersucht, welchen Einfluss die Zuchttemperatur auf die Reaktivierung der Raupen in Zuchten hat.

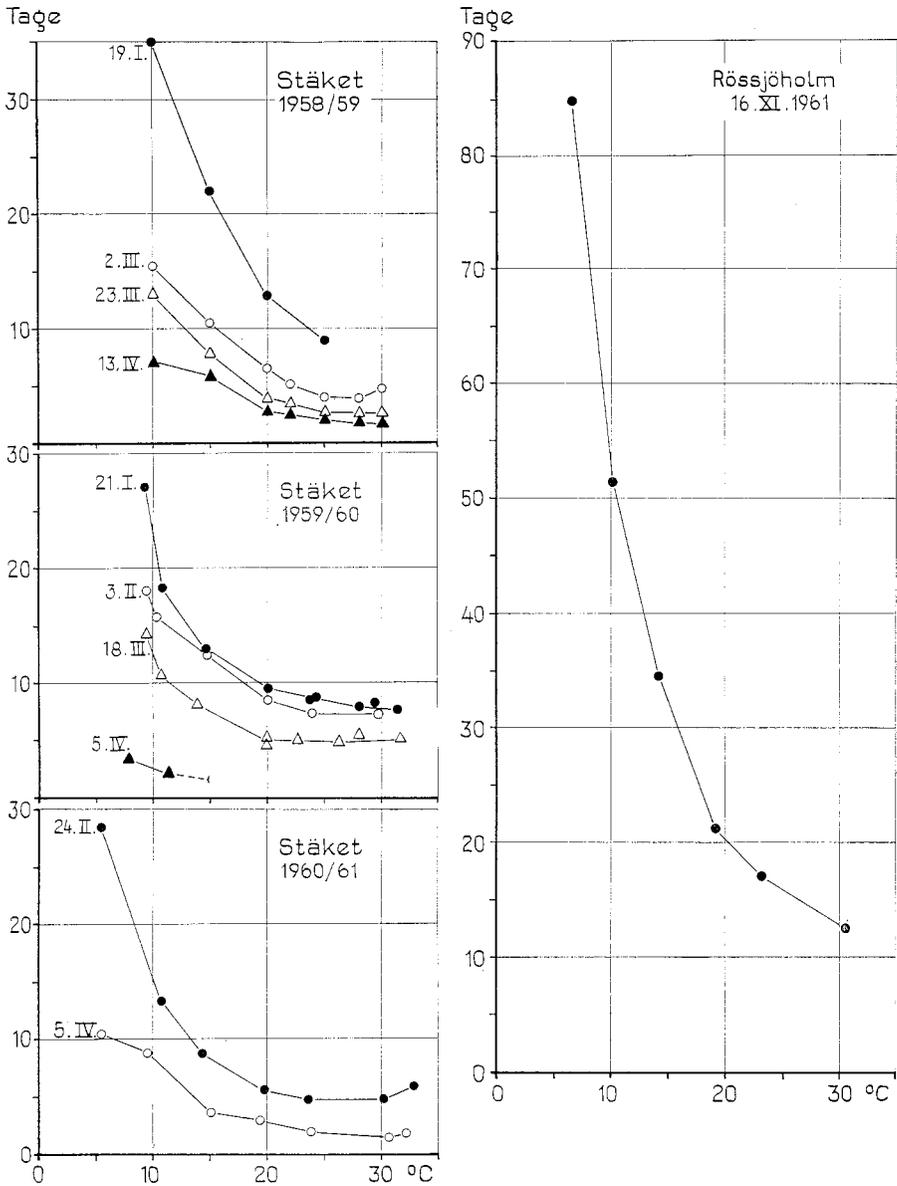


Abb. 39. Medianwerte der Zuchtdauer für Versuchsgruppen in verschiedenen Temperaturen.

Für die Generation 1958/59 fehlen die Temperaturkorrekturen. Die Proben sind mit dem Einsammlungsdatum bezeichnet.

Dafür wurden zu verschiedenen Zeitpunkten eingesammelte Proben jeweils in Gruppen aufgeteilt, und die Gruppen wurden in verschiedenen Temperaturen gezüchtet. Je nach Umfang der Proben und der Anordnung der Versuche variierte die Anzahl der Tiere in den Gruppen. Meist enthielt eine Gruppe etwa 100 Überwinterungs-säckchen. Die Anzahl erwachender Raupen variierte in Abhängigkeit von der Sterblichkeit vor dem Zuchtbeginn und den Zuchtverhältnissen.

In Abb. 39 sind einige Ergebnisse der Zuchten dargestellt. Die Werte für die Zuchtgruppen innerhalb einer Probe sind miteinander verbunden. Man erkennt auf den ersten Blick, dass keine lineare Beziehung zwischen der Z_{50} und der Zuchttemperatur besteht. Die Zuchtdauer ist also der Temperatur nicht direkt proportional. Durch verschiedene Umformung der Werte wurde versucht, eine lineare Beziehung zwischen Z_{50} und Temperatur herzustellen. Umformung der Z_{50} zu Logarithmen ergab Geraden nur für Proben der Generation 1958/59. Für diese Generation fehlen aber die Temperaturkorrekturen, so dass man mit der Möglichkeit einer Verschiebung der Abszissenwerte rechnen muss. Wenn man an Stelle der Z_{50} die Reaktivierungs- und Entwicklungsgeschwindigkeit ($100/Z_{50}$) gegen die Temperatur aufträgt, so erhält man nur für die Probe Rössjöholm 16. XI. 61 eine Gerade. Die anderen Proben weichen mehr oder weniger von Geraden ab, besonders im oberen Temperaturbereich. Im unteren Temperaturbereich bis zu 25° nähern sich die Werte einiger Proben ungefähr Geraden an. In Abb. 40 sind die Beziehungen der Reaktivierungs- und Entwicklungsgeschwindigkeit zur Zuchttemperatur für 3 Proben dargestellt. Andere Umformungen der Werte (u. a. Z_{50} und $1/Z_{50}$ gegen $\log^\circ C$ oder $1/\log^\circ C$) ergaben ebenfalls gelegentlich, aber nicht durchgehend für alle Proben lineare Beziehungen. Es ist deshalb nicht möglich, das Verhältnis von Zuchtdauer zu Zuchttemperatur durch eine einfache Proportionalität zu charakterisieren.

Die Diagramme in Abb. 39 lassen zwei Eigentümlichkeiten in dem Verhältnis zwischen Zuchtdauer und Temperatur erkennen. Sie zeigen sich deutlich auch nach Umformung der Z_{50} zu $100/Z_{50}$ (Abb. 40). Erstens wird — zumindest nach einiger Zeit der Überwinterung — der Medianwert der Zuchtdauer in Temperaturen über rund 25° nicht mehr nennenswert verringert. Im Gegenteil deutet sich wenigstens in zwei Fällen eine Verlängerung der Zuchtdauer in höheren Temperaturen an. Die höheren Temperaturen steigern die Reaktivierungsgeschwindigkeit also nicht mehr. Es setzt auch eine schädigende Wirkung der Temperatur ein. Man erkennt diese schädigende Wirkung in

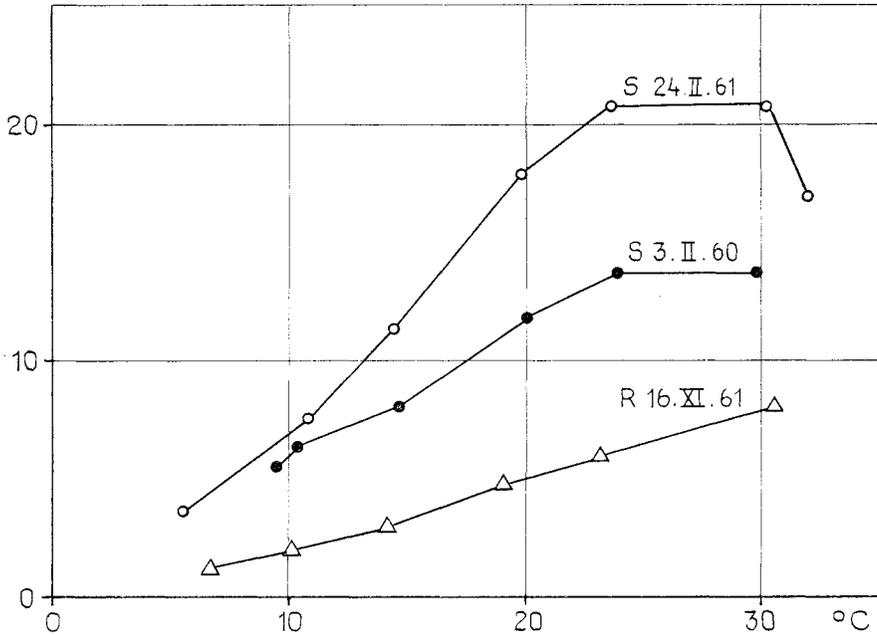
100/Z₅₀

Abb. 40. Reaktivierungs- und Entwicklungsgeschwindigkeit ($100/Z_{50}$) in verschiedenen Zuchttemperaturen für 3 Proben.

S = Stäket. R = Rössjöholm.

einigen Proben an dem geringeren Prozentsatz der Raupen, die in Temperaturen über 30°C erwachten. In sämtlichen Versuchsgruppen, die in 35° gehalten wurden, starben alle Tiere.

Zweitens scheint ein Temperaturnullpunkt für die Reaktivierung vorzukommen. Der starke Anstieg der Zuchtdauer in niedrigen Temperaturen macht es wahrscheinlich, dass die Raupen unterhalb einer bestimmten Temperatur nicht reaktiviert werden. Die Reaktivierungsgeschwindigkeit scheint mit fallender Temperatur auf Null abzusinken (s. Abb. 40). Nach der Anordnung der Werte für die Zuchtgruppen zu schliessen, liegt dieser Nullpunkt für die Reaktivierung etwa zwischen 0 und $+5^{\circ}\text{C}$. Dabei sind die Aprilproben in den Diagrammen nicht zu berücksichtigen. In diesen Proben betrug die Z_{50} für 20°C 3 Tage oder weniger. Es wurde schon besprochen, dass die Reaktivierung beendet ist, wenn die Z_{50} für 20°C 3—4 Tage, im Durchschnitt 3,4 Tage beträgt. Vielleicht deutet die relativ geringere Z_{50} für niedrige Temperaturen in den Aprilproben einen Unterschied in der Temperaturabhängigkeit zwischen Reaktivierung und Entwicklungsprozessen nach der Diapause an.

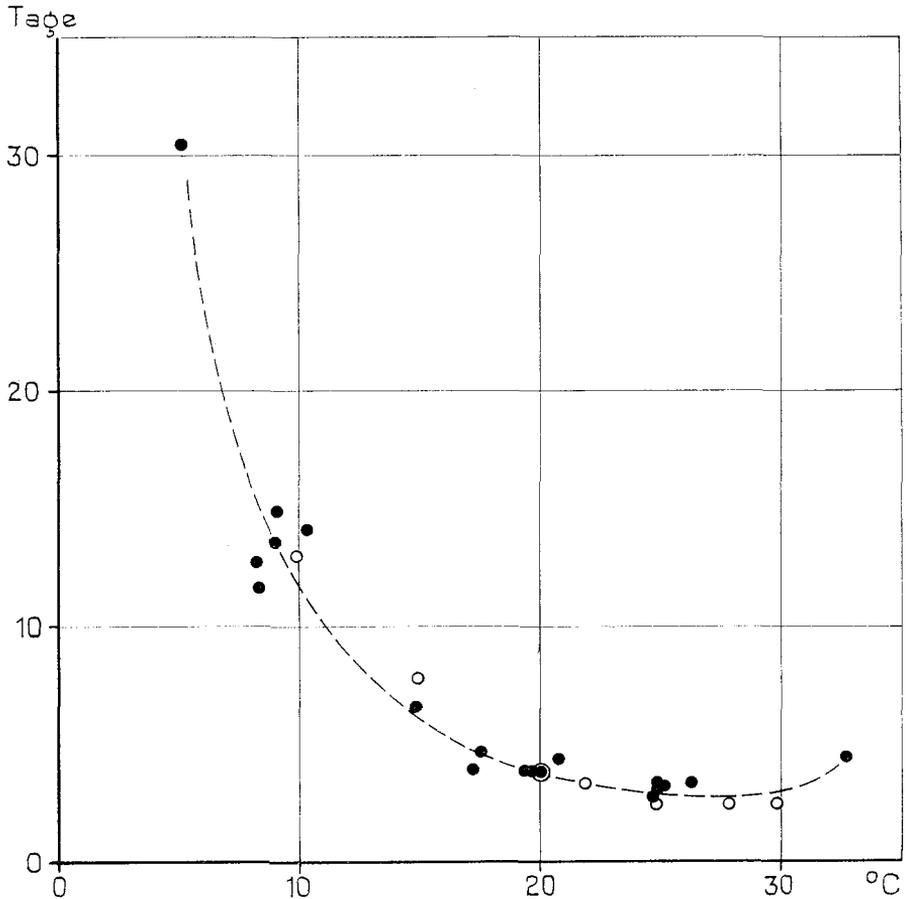


Abb. 41. Temperaturabhängigkeit des Medianwertes der Zuchtdauer (Z_{50}) am Ende der Diapause.

Die Werte stammen von Proben, in denen die Zuchtgruppen um 20°C eine Z_{50} von 3,8—4,3 Tagen hatten. Für die mit offenem Kreis bezeichneten Werte fehlt die Temperaturkorrektur.

Für Tiere am Ende der Diapause sollte der Medianwert der Zuchtdauer in verschiedenen Temperaturen bestimmt werden. Dazu wurden die Ergebnisse einiger Proben verwendet, in denen die Z_{50} für Gruppen in Zuchttemperaturen um 20°C 3,8—4,3 Tage betrug. Die Werte sind in Abb. 41 zusammengestellt. Die ungefähre Temperaturabhängigkeit der Z_{50} am Ende der Diapause ist durch die Kurve angedeutet. Die Form der Kurve ähnelt der Anordnung der verschiedenen Zuchtgruppen für Proben mit Raupen in Diapause in den Diagrammen Abb. 39.

Wenn die graphische Darstellung der Temperaturabhängigkeit für

die Zuchtdauer Hyperbeln und für die Reaktivierungs- und Entwicklungsgeschwindigkeit Geraden ergibt, so trifft die Temperatursummenregel zu. Sie besagt, dass das Produkt aus den effektiven Temperaturen (oberhalb eines Nullpunktes) und der Entwicklungsdauer (hier gleich Zuchtdauer) konstant ist. Bekanntlich pflegen Entwicklungsprozesse der Poikilothermen nicht streng dieser Regel zu entsprechen, sondern besonders in den Extremwerten Abweichungen zu zeigen. Man hat deshalb verschiedene andere Formeln entwickelt, mit denen man die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung kennzeichnen kann. Ihre Verwendung setzt aber ziemlich genaue Daten voraus. Mit Rücksicht auf die schon besprochenen Fehlerquellen, die normale Streuung der Werte und die Temperaturabstände zwischen den einzelnen Zuchtgruppen ist von komplizierteren Formeln hier keine genauere Information zu erwarten. Die Beurteilung der Versuchsergebnisse würde schon durch eine annähernde Übereinstimmung mit der Temperatursummenregel erleichtert werden.

Die Versuchswerte ordnen sich nicht genau auf Hyperbeln bzw. Geraden an. Deshalb muss man von vornherein Variationen zwischen den Temperatursummen der einzelnen Zuchtgruppen in einer Probe erwarten. Zuchtgruppen in Temperaturen über 25° C, deren Zuchtdauer nicht deutlich kürzer ist als die Zuchtdauer der Tiere bei niedrigeren Temperaturen, werden ausgeschieden. Wichtig ist die Wahl des angenommenen Temperaturnullpunktes für die Reaktivierung. Am geeignetsten ist der Nullpunkt, über dem die Produkte aus den verschiedenen effektiven Temperaturen mit der betreffenden Zuchtdauer am wenigsten und nicht systematisch voneinander abweichen. Der geeignetste Nullpunkt war nicht für alle Proben derselbe, für mehrere Proben betrug er etwa +3° C. Daraus darf man aber nicht schliessen, dass der Nullpunkt für die Reaktivierung bei +3° C liegt. Das Vorkommen und die Lage eines wirklichen Nullpunktes kann nur experimentell ermittelt werden.

Einige Beispiele für die Berechnungen der Temperatursummen sind in Tab. 45 gegeben. Der Nullpunkt für die Reaktivierung (t_0) ist mit +3°, in einem Fall mit 0° C angenommen. Die Variationen der Temperatursummen zwischen den Zuchtgruppen einer Probe werden durch die prozentualen Abweichungen von dem Mittelwert für alle Gruppen verdeutlicht. Man erkennt schon aus diesen wenigen Beispielen, dass die Abweichungen mitunter nicht unbeträchtlich sind. In vielen Fällen liegt der Wert für die Gruppen bei etwa 20° dem Mittelwert am nächsten. Eine einheitliche Tendenz der Abweichungen für die einzelnen Zuchttemperaturen stellte sich nicht heraus, war

Tab. 45. Temperatursummen und deren prozentuale Abweichung vom Mittelwert für Gruppen in Zuchttemperaturen unter 24° C.

Die Proben sind mit dem Datum der Einsammlung bezeichnet. t_0 = angenommener Temperaturnullpunkt für die Reaktivierung.

16.XI.61 $t_0 = + 3^\circ \text{C}$	°C	6,7	10,2	14,2	19,1	23,2	\bar{x}
	Z_{50}	84,4	51,5	34,5	21,2	17,0	
	Temp.-Summe	312	371	386	341	345	351,0
	%	89	106	110	97	98	100
14.I.60 $t_0 = + 3^\circ \text{C}$	°C	9,2	10,8	14,6	20,0	23,7	\bar{x}
	Z_{50}	27,1	18,3	13,0	9,5	8,6	
	Temp.-Summe	168	143	151	162	178	160,4
	%	105	89	94	101	111	100
3.II.60 $t_0 = 0^\circ \text{C}$	°C	9,4	10,3	14,7	20,0	23,8	\bar{x}
	Z_{50}	18,1	15,8	12,5	8,5	7,3	
	Temp.-Summe	170	163	184	170	174	172,2*
	%	99	95	107	98	101	100
24.II.61 $t_0 = + 3^\circ \text{C}$	°C	5,5	10,8	14,4	19,8	23,6	\bar{x}
	Z_{50}	28,4	13,3	8,8	5,6	4,8	
	Temp.-Summe	71	104	100	94	99	93,6
	%	76	111	107	100	106	100
18.III.60 $t_0 = + 3^\circ \text{C}$	°C	9,4	10,6	13,8	19,9	22,6	\bar{x}
	Z_{50}	14,3	10,8	8,2	5,1	5,0	
	Temp.-Summe	92	82	89	86	98	89,4
	%	103	92	100	96	110	100

* Für $t_0 = + 3^\circ \text{C}$ ist $\bar{x} = 134,6$

auch nach dem Kurvenbild für die Reaktivierungs- und Entwicklungsgeschwindigkeiten nicht zu erwarten.

Nach den Ergebnissen der Berechnungen können die Temperatursummen zwar grob zur Kennzeichnung des Grades der Reaktivierung verwendet werden, zu genaueren Bestimmungen lassen sie sich jedoch nicht verwenden. Die Reaktivierung der Raupen ist deutlich von der Temperatur abhängig, und zwar besteht eine Beziehung zwischen dem Grad der Reaktivierung und der zum Wecken der Tiere erforderlichen Wärmemenge. Trotz der zahlreichen Versuche konnte nicht genau festgestellt werden, ob bestimmte Temperaturen auf allen Stufen der Reaktivierung gleich auf die Raupen einwirken. Es ist zwar wahrscheinlich, aber nicht erwiesen. Jedenfalls wirken verschiedene Temperaturen in unterschiedlicher Stärke auf die Reaktivierung ein. Dabei handelt es sich anscheinend nicht um eine einfache Wärmesummierung, doch verläuft die Reaktivierung ähnlich wie eine Wärmesummierung.

Trägt man die Temperatursummen über $+3^\circ \text{C}$ für Zuchten bis zu 25° gegen den Zeitpunkt der Probeentnahme auf, so erhält man für Proben aus verschiedenen Generationen und von verschiedener

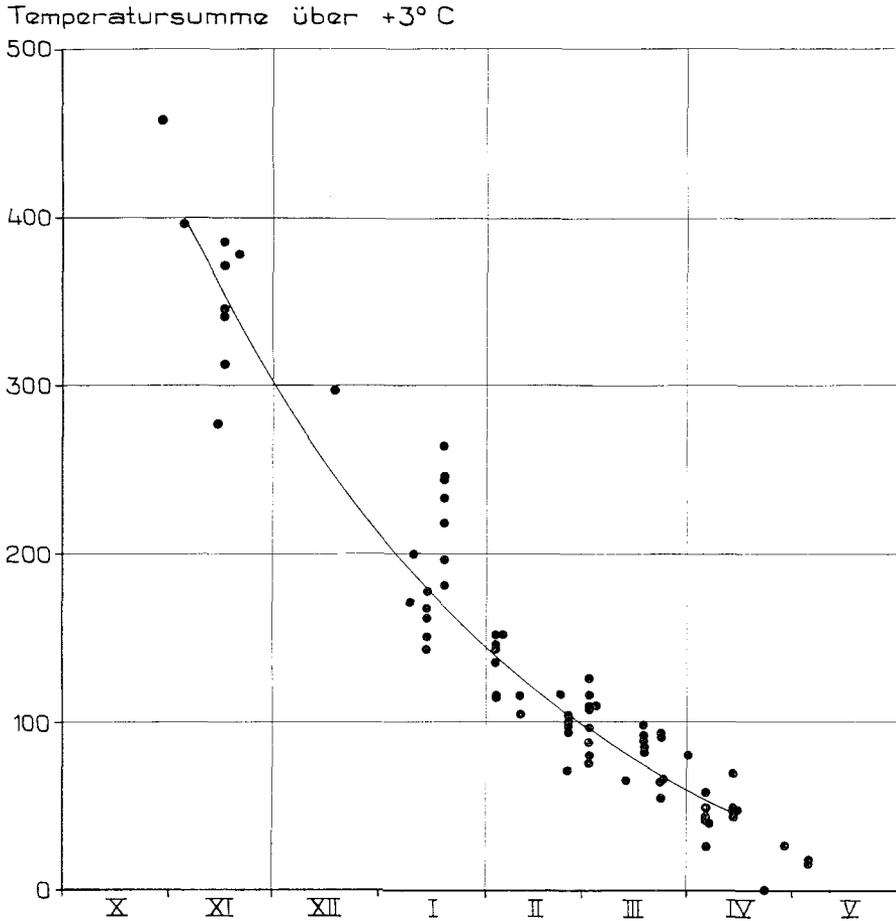


Abb. 42. Wärmebedarf zum Wecken der Raupen während der Überwinterung.
 Temperatursummen über +3° C (Tage Zuchtdauer × Zuchttemperatur) für Gruppen
 in Zuchttemperaturen bis 25° C. Proben von verschiedenen Orten und Generationen.
 Abszisse: Zeitpunkt des Einsammelns, Monate November bis April.

Herkunft ein Bild wie in Abb. 42. Es zeigt den ungefähren Wärmebedarf zum Aufwecken der Raupen im Laufe der Überwinterung. Das Diagramm ähnelt Abb. 38 und lässt wie diese erkennen, dass keine lineare Beziehung zwischen der Dauer der Überwinterung und der Reaktivierung besteht.

Temperaturveränderungen während der Zucht können sich auf die Z_{50} auswirken. Der Einfluss mässiger Temperaturschwankungen geht in der üblichen Streuung unter (s. Tab. 43). Als Beispiel für die Wirkung grösserer Temperaturunterschiede sei folgender Versuch erwähnt: Eine Probe von Anfang März wurde in drei Gruppen auf-

Tab. 46. Medianwerte der Zuchtdauer in 3 Temperaturen für Versuchsgruppen einer Probe, die zu verschiedenen Zeitpunkten je einen Tag bei durchschnittlich $-12,6^{\circ}\text{C}$ gekühlt wurden.

Zuchtgruppen	$8,3^{\circ}$				$20,8^{\circ}$				$25,2^{\circ}$			
	Anzahl Lw			Z_{50}	Anzahl Lw			Z_{50}	Anzahl Lw			Z_5
	vor Kühlen	nach Kühlen	zus.		vor Kühlen	nach Kühlen	zus.		vor Kühlen	nach Kühlen	zus.	
gekühlt vor der Zucht	0	16	16	10,5	0	29	29	3,8	0	13	13	2,
nach 1 Tag Zucht	0	16	16	11,5	0	33	33	4,3	0	22	22	2,
„ 2 Tagen „	—	—	—	—	0	29	29	3,8	2	8	10	3,
„ 3 „ „	0	16	16	11,0	5	15	20	4,3	7	2	9	2,
„ 4 „ „	—	—	—	—	9	26	35	4,8	11	3	14	2,
„ 5 „ „	0	25	25	10,2	20	12	32	4,4	21	2	23	3,
„ 6 „ „	—	—	—	—	18	7	25	3,6	12	0	12	2,
„ 7 „ „	5	13	18	11,8	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 10 „ „	8	4	12	8,4	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 12 „ „	10	9	19	10,1	—	—	—	—	—	—	—	—
nicht gekühlt	—	—	23	10,0	—	—	30	4,1	—	—	8	2,
„ „	—	—	39	11,6	—	—	30	4,4	—	—	39	3,

geteilt. Die 1. Gruppe wurde in einer Durchschnittstemperatur von 11° gehalten, die 2. in 28° , die 3. 14 Tage lang in 11° und anschliessend in 28° . Die Z_{50} betrug für die 1. Gruppe 20,1 Tage, die 2. Gruppe 5,0 Tage und die 3. Gruppe 15,5 Tage. Die Zuchttemperaturen hatten also deutlichen Einfluss auf den Medianwert der Zuchtdauer. Aus den Temperatursummen über $+3^{\circ}\text{C}$, die sich nicht sehr stark unterschieden, kann man auf einen Einfluss der Wärme, dagegen nicht auf eine Wirkung des Temperaturwechsels schliessen.

In einer anderen Versuchsserie wurde eine Gruppe von $6,7^{\circ}$ in $10,6^{\circ}$ umgesetzt, aber erst, als schon die ersten Raupen zu wandern anfangen. Die Reaktivierung war also schon weit fortgeschritten bzw. beendet. Die Z_{50} wurde durch die höhere Temperatur nicht mehr verkürzt, aber auch nicht verlängert. Auch die Streuung der Einzelwerte (in logarithmischer Normalverteilung) unterschied sich nicht von der Streuung in der bei $6,7^{\circ}$ weitergezüchteten Gruppe.

Der Einfluss kurzfristiger niedriger Temperaturen während der Zucht wurde an einer Probe studiert, in der die Reaktivierung der Raupen schon ziemlich weit fortgeschritten war (vergl. S. 97). Die einzelnen Gruppen wurden vor Zuchtbeginn oder nach unterschiedlicher Dauer der Zucht je einen Tag lang in ein Kühlfach gelegt, dessen Temperatur höchstens -4°C , im Durchschnitt $-12,6^{\circ}\text{C}$ betrug. Die Ergebnisse sind in Tab. 46 zusammengestellt. Der Tag, den die Tiere in Kälte zubrachten, ist nicht in der Z_{50} mitgerechnet. Die Medianwerte der Zuchtdauer für die drei Zuchttemperaturen lassen keine deutlichen Unterschiede zwischen gekühlten und nicht gekühl-

ten Gruppen erkennen. Auch zwischen den zu verschiedenen Zeitpunkten gekühlten Gruppen treten keine wesentlichen Unterschiede zutage.

Aus den Versuchen mit Temperaturveränderungen während der Zucht ergab sich also kein Hinweis darauf, dass Umschläge in der Temperatur die Reaktivierung und Entwicklung der Raupen stimulieren oder retardieren.

Die Reaktivierung in niedrigen Temperaturen

Falls die Reaktivierung wie ein Entwicklungsvorgang nur von Wärme abhängig sein und nur oberhalb einer bestimmten Temperaturgrenze verlaufen sollte, so dürften tiefe Temperaturen den Medianwert der Zuchtdauer nicht verkürzen. Andererseits ist bekannt, dass die Reaktivierung mancher Insekten in Diapause durch tiefe Temperaturen gefördert wird oder dass sie auch bei tiefen Temperaturen verlaufen kann. Es muss daher geprüft werden, wie niedrige Temperaturen auf überwinterte Raupen von *C. laricella* einwirken.

Im Zusammenhang mit dem Beginn der Diapause wurden schon Versuche besprochen, in denen aktive Raupen im Herbst sich im Laboratorium zur Überwinterung festspannen und nach einiger Zeit der Ruhe wieder erwachten. Die Z_{50} in diesen Versuchen betrug rund 20—25 Tage. Demnach ist Kälte zur Brechung der Diapause nicht erforderlich.

Frisch eingesammelte Raupen im November, zu Beginn der Diapause, wurden vor der Zucht in 20° C einige Zeit bei niedrigen Temperaturen gelagert. Da für diesen Versuch nur wenige Tiere zur Verfügung standen, müssen stärkere Variationen der Z_{50} in Kauf genommen werden. Die Medianwerte der Zuchtdauer (Tab. 47) unterscheiden sich nicht deutlich voneinander. Unterschiede, die durch die verschiedene Lagerung verursacht sein können, treten also nicht zutage. Nach den Ergebnissen des Mediantests können die 4 Gruppen zu einer homogenen Gruppe mit der Z_{50} von 19,8 zusammengeschlagen werden. Dieser Medianwert der Zuchtdauer für die Gruppen gemein-

Tab. 47. Medianwert der Zuchtdauer zu Beginn der Diapause für Proben von Stäket nach Lagerung bei niedrigen Temperaturen.

eingesammelt	Tage Lagerung in		Zuchtbeginn	Z_{50}	Anzahl Lw
	+1° C	-3,5° C			
13.XI.61	1	—	14.XI.	15,5	5
„	1	21	5.XII.	23,0	8
24.XI.61	26	—	20.XII.	17,9	15
„	5	21	20.XII.	19,5	11

sam unterscheidet sich nicht wesentlich von Werten aus dem November für Raupen ohne besondere Lagerung (vergl. Tab. 44). Das Kühlen der Raupen zu Anfang der Diapause bewirkte also keine markante Reaktivierung.

Die Dauer der Lagerung in Kälte war in diesen Versuchen, besonders mit Rücksicht auf die wenigen Tiere, offenbar so kurz, dass nicht zum Ausdruck kommen konnte, ob die Reaktivierung vielleicht allmählich fortgeschritten war. Darüber geben andere Versuche Aufschluss.

Am 24. II. 61 wurden in Stäket überwinterte Raupen eingesammelt und kühl gelagert. Am 2. III. wurde ein Teil der Tiere in verschiedenen Temperaturen weitergezüchtet, der Rest wurde bis zur Weiterzucht in $-3,5^\circ$ (Variationen zwischen 0 und -5°) bzw. in 0° (Variationen zwischen $+3^\circ$ und $-2,5^\circ$) aufbewahrt. Die Ergebnisse der Zuchten sind in Tab. 48 wiedergegeben. Man erkennt daraus Veränderungen der Zuchtdauer für kalt gelagerte Tiere gegenüber der Ausgangszucht am 2. III. Fast alle Unterschiede zwischen den Zuchten am 2. III. und späteren Zuchten sind signifikant. Doch ist die Richtung der Veränderungen nicht einheitlich: Es kommt sowohl Verlängerung als auch Verkürzung der Zuchtdauer vor. Häufiger sind allerdings die Fälle mit signifikanter Verkürzung der Zuchtdauer. Die Extremwerte der prozentualen Veränderung der Z_{50} gegenüber der Ausgangszucht waren 56 und 180 %. Die Zuchten mit frisch eingesammeltem Material am 5. IV. ergaben durchgehend deutliche Verkürzung der Z_{50} gegenüber allen anderen Zuchtserien. Im Freiland war also die Reaktivierung weiter fortgeschritten. Während der kühlen Lagerung war dagegen keine oder nur geringere Reaktivierung vor sich gegangen. In einer weiteren Zuchtserie aus 0° C am 17. VII. erwachten je nur wenige Raupen. Deutliche Unterschiede in der Reaktivierung zwischen den beiden Lagerungstemperaturen 0° und $-3,5^\circ$ traten nicht zutage.

In Abb. 43 sind die Ergebnisse von Zuchtversuchen in 20° C nach unterschiedlicher Lagerung in etwa 0° C dargestellt. Die Tiere gehörten der Generation Stäket 1959/60 an und wurden zu verschiedenen Zeitpunkten eingesammelt. Die Linien verbinden Zuchtgruppen, die gleichzeitig eingesammelt und zu verschiedenen Zeitpunkten weitergezüchtet wurden. Der ungefähre Verlauf der Reaktivierung im Freiland ist durch die gestrichelte Linie (Zuchten ohne längere Lagerung) angedeutet. Das Diagramm zeigt deutlich eine Abnahme der Z_{50} nach kühler Lagerung. Ausserdem hat es den Anschein, als ob der Rückgang der Z_{50} mit zunehmender Dauer der Diapause schwächer werde. Auch für andere, nicht im Diagramm wiedergegebene Zuchttemperaturen

Tab. 48. Medianwerte der Zuchtdauer (Z_{50}) und mittlerer Fehler in verschiedenen Zuchttemperaturen nach kühler Lagerung.

Material Stäket 24.II.61. Zum Vergleich sind die Medianwerte für die Zucht am 2.III.61 und für frisch eingesammeltes Material am 5.IV.61 angegeben.

mittlere Zuchttemp. °C	2.III.61	Lagerung in $-3,5^{\circ}\text{C}$		Lagerung in 0°C		frisch einges. 5.IV.61
		5.IV.61	3.V.61	15.IV.61	12.VI.61	
5,1—5,8	$28,8 \pm 0,36$	$20,8 \pm 0,28$	(~ 36) (N=3)	— —	$30,5 \pm 0,32$	$10,4 \pm 0,37$
9,2—10,8	$13,3 \pm 0,19$	$14,9 \pm 0,21$	$24,4 \pm 0,62$	$14,4 \pm 0,26$	$13,6 \pm 0,45$	$8,8 \pm 0,23$
14,4—15,1	$8,8 \pm 0,19$	$7,5 \pm 0,16$	$6,8 \pm 0,12$	— —	$6,6 \pm 0,21$	$3,6 \pm 0,14$
19,4—20,0	$5,6 \pm 0,14$	$4,7 \pm 0,12$	$6,2 \pm 0,23$	$5,2 \pm 0,17$	$3,8 \pm 0,23$	$3,0 \pm 0,16$
23,6—24,8	$4,8 \pm 0,19$	$3,8 \pm 0,12$	$3,6 \pm 0,12$	— —	$2,7 \pm 0,18$	$2,0 \pm 0,17$

¹ Zuerst 8 Tage in -30°C

² Vertrauensgrenzen (für 95 %) $\sim 12,8$ —15,0 Tage

nahm die Zuchtdauer nach Lagerung in 0° ab. Da in diesen Versuchen die Temperaturen des Kühlschranks nicht täglich, sondern unregelmäßig abgelesen wurden, sind keine weiteren Schlüsse möglich.

Einige Zuchtergebnisse in 20° mit Material von Rössjöholm, Ende November 1961, sind ebenfalls in Abb. 43 eingetragen (Quadrate). Die Raupen, die im November in den Kühlschrank gelegt wurden, waren im März bzw. im Mai schon weit reaktiviert, obwohl die Temperatur des Kühlschranks nur sehr selten $+3^{\circ}\text{C}$ und nie $+4^{\circ}\text{C}$ überschritten hatte. Die durchschnittliche Lagerungstemperatur ab Ende November war bis zur Zucht im März $1,3^{\circ}$, bis zur Zucht im Mai $1,5^{\circ}$. Die Raupen können deshalb durch Wärme nicht nennenswert reaktiviert worden sein. Ausserdem waren es gerade Tiere dieser Probe, die im Herbst den besten linearen Zusammenhang zwischen Zuchttemperatur und Reaktivierungs- und Entwicklungsgeschwindigkeit mit einem angenommenen Nullpunkt bei $+3^{\circ}\text{C}$ gezeigt hatten.

Zuchtdaten nach unterschiedlicher Lagerung dieser Probe gehen aus Tab. 49 hervor. Die Ergebnisse der drei Zuchten am 17. III. 62 zeigen einen deutlichen Rückgang der Z_{50} gegenüber den Zuchten im November, dagegen unterscheiden sie sich trotz unterschiedlicher Lagerung nicht signifikant voneinander. Die Probe in der Bodenstreu wurde unter dem Schnee ausgegraben und war so mit Eis durchsetzt, dass sie vor der Zucht aufgetaut werden musste. Die Temperatur im offenen Insektarium wurde nicht registriert, nach meteorologischen Tabellen für Stockholm (SMHI) dürften aber an einigen Tagen Durchschnittstemperaturen über $+3^{\circ}\text{C}$ und etwa dreimal so häufig Tagesmaxima über $+3^{\circ}\text{C}$ aufgetreten sein. Die übereinstimmenden Werte der Z_{50} für die Zuchten vom 17. III. lassen vermuten, dass unterschiedliche Temperaturverhältnisse wäh-

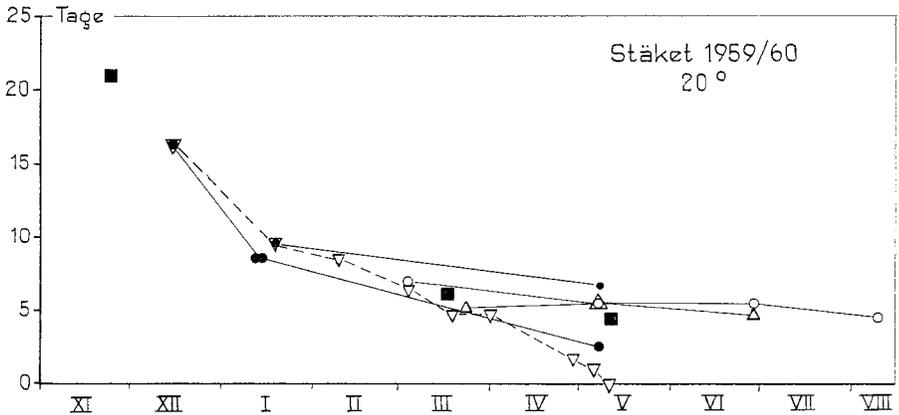


Abb. 43. Medianwerte der Zuchtdauer für Raupen, die zu verschiedenen Zeitpunkten eingesammelt und nach Lagerung im Kühlschrank bei rund 20° C gezüchtet wurden.

Abszisse: Zeitpunkt des Zuchtbeginns, Monate Dezember bis August. Die Linien verbinden Zuchtgruppen, die gleichzeitig eingesammelt und unterschiedlich lange im Kühlschrank gelagert wurden. Die gestrichelte Linie verbindet Werte für Zuchten ohne nennenswerte Lagerung und gibt den ungefähren Verlauf der Reaktivierung im Freiland an.

rend der Lagerung keinen nennenswerten Einfluss auf den Verlauf der Reaktivierung hatten. Deshalb darf auch die Serie aus dem Insektarium, die am 3.—9. II. zur Zucht kam, als kühl gelagert und nicht nennenswert von Wärme beeinflusst angesehen werden.

Die Zuchten von November bis Mai bestätigen, was schon Abb. 43 andeutete: 1. Es kommt eine Reaktivierung vor, die nicht durch Wärme verursacht ist, sondern anscheinend weitgehend unabhängig von der Temperatur verläuft. 2. Diese Reaktivierung ist in den ersten Monaten der Diapause stärker als in späteren Monaten. Darüber hinaus kann man aus den Versuchen mit kühler Lagerung schliessen, dass die Reaktivierung völlig oder nahezu völlig ohne Einfluss höherer Temperaturen ablaufen kann, nicht dagegen die Weiterentwicklung zur Vorbereitung der Frühjahrsaktivität.

Die relativ starke Reaktivierung bei kühler Lagerung zu Anfang der Diapause zeigte sich auch in einer Probe vom 31. X. 58. Die unmittelbar in etwa 22° C weitergezüchteten Tiere hatten eine Z_{50} von 24,0 Tagen, für eine nach kühler Lagerung am 5. I. weitergezüchtete Gruppe derselben Probe betrug die Zuchtdauer in derselben Temperatur nur noch 15,5 Tage.

Die letzte Zeile der Tab. 49 lässt eine Verlängerung der Z_{50} für Tiere erkennen, die schon relativ stark reaktiviert waren (vergl. Zuchten am 17. III. 62) und in $-3,5^{\circ}$ gelagert wurden. Ich habe noch

Tab. 49. Medianwerte der Zuchtdauer für Zuchten in etwa 20° C nach Lagerung im offenen Insektarium und anschliessender unterschiedlicher Aufbewahrung.

Material Rössjöholm 16. XI. 61. Die Datumsbezeichnungen über den Spalten geben den Zuchtbeginn an.

Lagerung	24.XI.61	28.XI.61	3.—9.II.62	17.III.62	11.V.62
offenes Insektarium.....	21,0±0,72		8,3±0,27	5,7±0,26	
ab 24.XI. in +1° C.....		21,2±1,09		6,1±0,16	4,4±0,23
ab 24.XI. in Bodenstreu .				5,8±0,18	0
	27.III.62	23.VII.62	11.IX.62	31.X.62	30.XI.62
ab 17.III. in +1° C.....	13,8±0,10				
ab 27.III. in -3,5° C....		8,5±0,16	10,3±0,32	10,2±0,69	3—

¹ Zuchttemperatur 25°

² Von 950 Raupen nur 12 erwacht

³ Von 600 Raupen keine erwacht

keine befriedigende Erklärung für diese Verlängerung der Zuchtdauer. In Versuchen mit Lagerung in 0° C wurden derartige Verlängerungen der Z_{50} nicht beobachtet (vergl. Abb. 43 und Tab. 48).

In den Versuchsreihen trat nach längerer Lagerung der Raupen in niedrigen Temperaturen erhöhte Sterblichkeit auf. Es wurde schon in Kapitel 7 darauf hingewiesen, dass eine Austrocknung der Tiere dabei eine Rolle gespielt haben dürfte. Darüber hinaus lassen die Zuchtergebnisse auf einen Zusammenhang zwischen Diapause und Überleben der Raupen schliessen: Raupen in Diapause ertragen längere kühle Lagerung anscheinend besser als weitgehend oder völlig reaktivierte Tiere. Als Beispiel kann ein Vergleich der am 28. IV. 60 eingesammelten Probe mit früher eingesammelten und länger gelagerten Proben in Tab. 30 dienen. In einer Zucht ab 2. V. mit Raupen der Probe vom 28. IV. erwachten 25 % der Tiere. Sie hatten eine Z_{50} von knapp 2 Tagen, waren also schon völlig reaktiviert, während die Raupen der anderen Proben zum gleichen Zeitpunkt die Diapause noch nicht beendet hatten. Wie Tab. 30 zeigt ertrugen die reaktivierten Raupen kühle Lagerung schlechter als die Raupen in Diapause.

Ein Überliegen der Raupen ist in der Natur nie beobachtet worden. Die Versuchsergebnisse bestätigen auch, dass die Tiere nicht überliegen können. Erstens werden die Raupen im Laufe der Zeit, selbst bei kühler Lagerung, reaktiviert. Zweitens überleben die Tiere nicht eine solch lange Ruheperiode vom Spätherbst des einen Jahres bis zum Frühjahr des übernächsten Jahres.

Der Einfluss von Licht und Luftfeuchtigkeit auf die Zuchtdauer

Ausser der Temperatur und der Dauer der Überwinterung mögen auch andere Einflüsse auf die Reaktivierung der Raupen einwirken.

Tab. 50. Medianwerte der Zuchtdauer (Z_{50}) für Zuchtgruppen in Tag-Nacht-Wechsel (TNW) und Dauerdunkel (DD).

Probe von Stäket 24.II.61. Zuchttemperatur rund 23° C. Gruppe a in Röntgenschablonen, relative Luftfeuchtigkeit (RF) etwa 30 %.

Gruppe	Zuchtbeginn	Licht	% RF	% Lw	Z_{50}
a	1.III.61	TNW	30	58	$4,4 \pm 0,17$
b	2.III.61	TNW	75	87	$4,1 \pm 0,12$
c	2.III.61	DD	75	72	$4,8 \pm 0,19$

In einigen Versuchen wurde der Einfluss des Lichts und der Luftfeuchtigkeit untersucht.

Der Einfluss des Lichts wurde durch Vergleich der Z_{50} zwischen Raupen im Dauerdunkel und Tieren im normalen Tag-Nacht-Wechsel geprüft. Dass es für die Reaktivierung prinzipiell keiner Lichteinwirkung bedarf, wird durch die grosse Zahl der Versuche in dauerdunklen Thermostaten bestätigt. Dauerhell wurde nicht gegeben, weil Tiere erfahrungsgemäss unter solch unnatürlichen Bedingungen oft abweichend reagieren. In keinem der Vergleiche zwischen Dauerdunkel und Tag-Nacht-Wechsel traten grosse Unterschiede der Z_{50} zutage. Gewisse signifikante Unterschiede kamen jedoch vor. Ein Beispiel ist in Tab. 50 angeführt. Der Mediantest für die Z_{50} ergab, dass die Wahrscheinlichkeit für Homogenität der Gruppen geringer als 1 % ist. Die Gruppe a unterscheidet sich nicht signifikant von den beiden anderen Gruppen, dagegen ist der Unterschied zwischen den Gruppen b und c signifikant.

Die Ergebnisse lassen darauf schliessen, dass in Zuchten mit Licht unter Umständen eine etwas kürzere Z_{50} als in Zuchten im Dauerdunkel vorkommen kann. Es ist jedoch keineswegs sicher, ob solche Unterschiede die Reaktivierung betreffen. Ebenso wahrscheinlich kann es sich um eine Stimulierung durch das Licht handeln, die die erwachenden Raupen veranlasst, früher mit dem Umherwandern zu beginnen.

Tab. 51. Medianwerte der Zuchtdauer (Z_{50}) für Zuchtgruppen in unterschiedlicher relativer Luftfeuchtigkeit (RF).

Zuchttemperatur 28° C, Dauerdunkel. Proben von Rössjöholm 6.XII.58 (1) und Kloster 30.XII.58 (2), bis zum Zuchtbeginn am 13.I.59 in etwa 0° C aufbewahrt.

Probe	% RF	% Lw	Z_{50}
1	55	31	$6,8 \pm 0,14$
1	75	31	$6,5 \pm 0,12$
1	100	21	$6,9 \pm 0,19$
2	75	69	$8,9 \pm 0,22$
2	100	42	$9,0 \pm 0,30$

Wie Tab. 50 zeigt, hatte der Unterschied der relativen Luftfeuchtigkeit offenbar keinen Einfluss auf die Z_{50} . Die Tab. 51 gibt die Resultate einer Versuchsserie in verschiedenen Feuchtigkeiten wieder. Die geringen Unterschiede der Z_{50} innerhalb der Proben sind nicht signifikant. Der Mediantest ergab Homogenität für beide Proben. Demnach wird der Medianwert der Zuchtdauer anscheinend nicht durch die relative Luftfeuchtigkeit in der Zucht beeinflusst.

Das Erwachen der Raupen und das Ausschlagen der Lärchen

Die Bedeutung der bekannten Koinzidenz zwischen dem Erwachen der Raupen und dem Ausschlagen der Lärchen ist schon besprochen worden. In Laboratoriumsversuchen wurde diese Koinzidenz näher studiert. Dabei interessierte besonders die Frage, ob die Reaktivierung der Raupen und die Beendigung der Knospenruhe gemeinsame Ursachen haben können.

Zu diesem Zweck wurden zu verschiedenen Zeitpunkten im Winter Lärchenzweige mit überwinternden Raupen von *C. laricella* eingesammelt und ins Laboratorium gebracht. Die Zweige wurden im Laboratorium in Wasser gestellt, die Raupen kamen in Hygrostatenschalen. Die Z_{50} für das Ausschlagen der Lärchen wurde durch tägliches Auszählen der geöffneten Knospen bestimmt. Als geöffnet wurden solche Knospen bezeichnet, deren Nadeln eine Länge von etwa 5 mm erreicht hatten. Die Z_{50} -Werte für die Lärchen sind weniger genau als die Medianwerte der Zuchtdauer für die Raupen.

Die Verkürzung der Zuchtdauer für Lärchen und Raupen im Laufe des Winters ist in Abb. 44 dargestellt. In den Jahrgängen 1958/59 und 1960/61 wurden Zweige und Raupen nebeneinander im Laboratorium gehalten, in den beiden anderen Jahrgängen wurden die Raupen im Thermostaten bei 20° C (1959/60) bzw. 28° C (1957/58) weitergezüchtet. Alle 4 Diagramme zeigen grosse Ähnlichkeit in der Z_{50} für Lärchen und Raupen.

Die Lärchenknospen können also während des Winters durch Wärme zum Ausschlagen gebracht werden. Die Dauer des dazu erforderlichen Aufenthaltes in Wärme nimmt im Laufe des Winters ab. Die jeweils bis zum Ausschlagen erforderliche Zuchtdauer entspricht ungefähr der Z_{50} zum Wecken der überwinternden Raupen von *C. laricella*. Vom Anfang der Überwinterung liegen nur zwei parallele Zuchten vor. In einer Zucht ab 31. X. betrug die Z_{50} für *Larix* 22 Tage, für *C. laricella* 24 Tage. Eine Zucht vom 16. XI. mit Raupen und Zweigen teils im Dauerdunkel, teils im Tag-Nacht-Wechsel ergab folgende

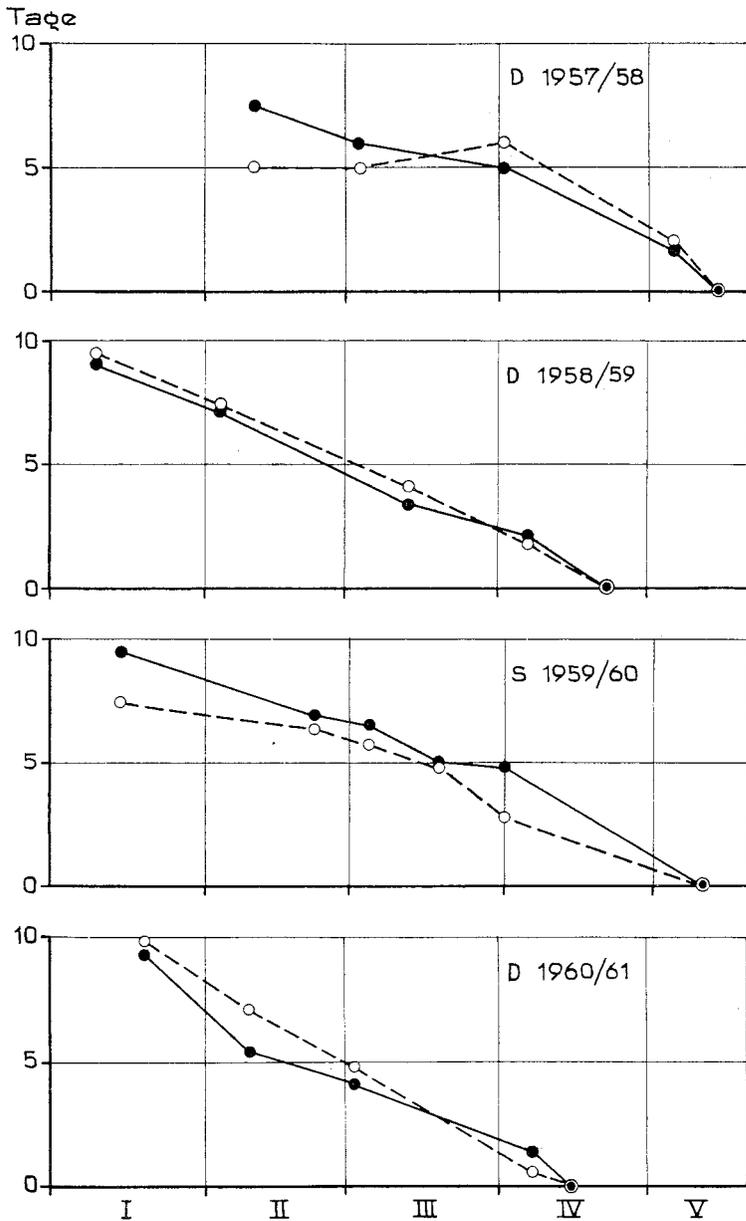


Abb. 44. Medianwerte der Zucht-dauer (Z_{50}) bis zum Erwachen der Raupen (gefüllte Kreise) bzw. bis zum Ausschlagen der Lärchenknospen (offene Kreise) im Laboratorium zu verschiedenen Zeitpunkten.

D = Djurgården, S = Ståket. Abszisse: Zeitpunkt des Einsammelns der Proben. Raupen der Generation 1957/58 in 28° C und der Generation 1959/60 in 20° C gezüchtet, übrige Raupen und Zweige im Laboratorium.

Medianwerte der Zuchtdauer: Im DD für *L. decidua* 19 Tage und *L. leptolepis* rund 33 Tage, für *C. laricella* 20,8 Tage, im TNW für *L. leptolepis* rund 32 Tage, für *C. laricella* 20,5 Tage. Es ist vorläufig noch eine offene Frage, ob die Zuchtdauer zum Aktivieren der Lärchenknospen über die ganze Überwinterung etwa der Zuchtdauer zum Wecken der Raupen entspricht. Ab Januar trifft das jedenfalls zu.

In der Einführung zu diesem Kapitel ist eine Beobachtung von WEBB zitiert: Mitte Dezember eingesammelte Lärchenzweige schlugen im Laboratorium nach 2 Wochen aus, während die Raupen erst nach 5 Wochen zu wandern begannen. Diese Beobachtung kann hier nicht gedeutet werden. Die lange Zuchtdauer für die Raupen, rund 35 Tage, liegt weit über den Werten, die ich für entsprechende Temperaturen im November und Dezember festgestellt habe.

Gemeinsame Ursachen für die Reaktivierung der Raupen und die Beendigung der Knospenruhe sind durch die Versuche nicht nachgewiesen. Da die beiden Vorgänge jedoch zumindest ab Januar ungefähr parallel ablaufen, ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie von diesem Zeitpunkt an durch dieselben Faktoren beeinflusst werden. Die Versuche beweisen eine enge Beziehung zwischen dem Erwachen der Raupen und dem Ausschlagen der Lärchen. Die Koinzidenz ist keine mehr oder weniger zufällige Erscheinung, sondern Ausdruck für eine Anpassung des Insekts an den Vegetationszyklus seiner Wirtspflanze.

Die Atmung überwinternder Raupen

Es wurde schon bei der Definition der Diapause auf die physiologischen Veränderungen in Insekten hingewiesen, die der Übergang von aktiver Entwicklung zur Ruhe mit sich bringt. Zu diesen Veränderungen pflegt eine Reduktion des Energiebedarfs und damit des respiratorischen Stoffwechsels zu gehören. Ausserdem ist die Atmung von Insekten in Diapause oft weitgehend resistent gegen bestimmte Atmungsgifte wie Cyanid und CO. Einen weiteren wichtigen Unterschied gegenüber Tieren in aktiver Entwicklung hat man in Veränderungen der Atmungskette, besonders im Cytochromsystem, gefunden.

Ich habe den Stoffwechsel von überwinternden Raupen der Lärchenminiermotte sowie den Einfluss von HCN auf den Sauerstoffverbrauch der Tiere untersucht. Ausserdem wurde der Gehalt an Cytochrom-c-oxydase auf verschiedenen Stufen der Entwicklung bestimmt. Im folgenden werden die Methoden und die Ergebnisse der Versuche mitgeteilt.

Die Atmung normaler Tiere

Der Sauerstoffverbrauch und die CO₂-Produktion der Raupen wurden mit einer Warburg-Apparatur bei 20° C gemessen. Das Gasvolumen (Reaktionsgefäss und Manometer) betrug durchschnittlich etwa 17 ml. CO₂ wurde durch 0,2 ml 15 %ige KOH absorbiert. Die Messungen wurden in der Regel 6 Stunden pro Tag mit stündlichen Ablesungen ausgeführt, nachdem zuvor 1/2 Stunde mit offenen und 1 Stunde mit geschlossenen Gefässen temperiert worden war.

Wegen der bereits besprochenen individuellen Variabilität war es wünschenswert, eine grössere Anzahl von Tieren gleichzeitig zu untersuchen. Ausserdem ist die Atmung einzelner Raupen zu gering für die Messung mit der Apparatur. Deshalb wurden je 100 Überwinterungssäckchen in die Reaktionsgefässe gegeben. Die Raupen wurden aus zwei Gründen nicht aus ihren Säckchen herauspräpariert: Erstens konnte eine so grosse Anzahl von Tieren (bis zu rund 3000 Raupen pro Versuch) innerhalb kurzer Zeit nicht präpariert werden. Zweitens ist es möglich, dass sich Raupen ohne Säckchen abweichend verhalten. Jedes Versuchsglied umfasste mindestens 3 Reaktionsgefässe.

Ich gebe die Atmung als Durchschnittswert für ein Reaktionsgefäss an. In jedem Gefäss waren 100 Säckchen, die alle normale Raupen enthalten konnten. Deshalb habe ich die Bezugseinheit für die Atmung 100 L genannt. In Wirklichkeit enthielten nicht alle Säckchen lebende Raupen. Wie die Tab. 52 zeigt, variierte der Prozentsatz gesund und normal aussehender Tiere in den Versuchen. Auch der Anteil der Versuchstiere, der aus der Diapause erwachte und zu wandern anfang, variierte. Allerdings lagen die Variationen, wenn man von den Versuchen mit reaktivierten Tieren absieht, ungefähr in der gleichen Grössenordnung.

Man kann auch eine andere Bezugseinheit wählen, z. B. das Frischgewicht. Das Frischgewicht ist aber ebenfalls Variationen unterworfen (s. Tab. 52, Abb. 27) und verändert sich anscheinend systematisch, vermutlich bedingt durch den Gehalt an Wasser und Reservestoffen. Das Durchschnittsgewicht variiert ausserdem zwischen Generationen und Standorten. Das ist nicht nur durch Unterschiede in der Grösse der Säckchen bedingt (vergl. Kapitel 3), sondern auch durch unterschiedliches Gewicht der Raupen ohne Säckchen (Tab. 53).

Auch der Stickstoffgehalt der Raupen wurde auf seine Eignung als Bezugseinheit geprüft. Raupen in Diapause verändern ihren Stickstoffgehalt wahrscheinlich nur wenig, da sie sich nicht häuten, keine Exkrete absondern und nicht spinnen (das Gespinst hat einen hohen

Tab. 52. Überwinternde Raupen von Stäket in Warburg-Versuchen: Anteil der normal aussehenden Tiere im Versuch und der in bzw. nach dem Versuch gewanderten Raupen, Medianwert der Zuchtdauer (Z_{50}) und durchschnittliches Frischgewicht des Materials je Reaktionsgefäß vor dem Versuchsbeginn.

eingesammelt	Versuchsbeginn	Prozent Tiere		Z_{50}	mg
		normal	gewandert		
19.I.59	20.I.59	—	64	11,8	149,64
10.II.59	11.II.59	94	75	6,8	52,37
2.III.59	3.III.59	81	66	4,5	57,04
23.III.59	24.III.59	85	70	3,2	55,43
13.IV.59	14.IV.59	73	43	~2	54,32
14.XII.59	15.XII.59	—	63	16,3	39,96
14.I.60	18.I.60	80	64	9,5	38,58
3.II.60	9.II.60	—	60	8,5	35,86
4.III.60	9.III.60	81	62	6,5	33,68
31.III.60	4.IV.60	77	63	4,8	32,75
28.IV.60	2.V.60	65	32	<2	31,66

¹ 9 Tage nach Versuchsbeginn gewogen

Stickstoffgehalt von rund 7—8 %). Die Tab. 53 zeigt jedoch, dass beträchtliche Unterschiede im Stickstoffgehalt zwischen Generationen und Standorten vorkommen. Hinzu kommt die relative Umständlichkeit der N-Bestimmung. Der Stickstoffgehalt kann nicht an den Versuchstieren selbst bestimmt werden, weil er nach Abschluss des Versuchs verändert ist.

Die Versuchsergebnisse wurden durch Umrechnung auf Frischgewicht oder Stickstoffgehalt als Bezugseinheit nicht besser vergleichbar. Ich habe mich deshalb für die Bezugseinheit 100 L, also den Durchschnittswert für ein Reaktionsgefäß, entschieden. Die Werte sind ohne Korrekturen angegeben, auch ohne Korrektur für den Pro-

Tab. 53. Frischgewicht und Stickstoffgehalt von Raupen ohne Säckchen.

Die Raupen in Diapause wurden bis zur Wägung und N-Bestimmung kühl gehalten. L III = Raupen in Diapause. L IV = in Versuchen aus Diapause erwachte Raupen.

eingesammelt	N-Best.	Stadium	mg/100 L	
			Frischgewicht	N
Djurgården 20.XI.58.....	17.XII.	L III	38,4	1,33
Stäket 14.XII.59.....	20.XII.	L III	25,9	0,80
Stäket 14.I.60.....	8.II.	L III	24,2	0,71
Stäket 8.I.63.....	28.II.	L III	20,9	0,63
Stäket 28.II.63.....	7.III.	L III	25,6	0,67
Bogesund 18.II.63.....	28.II.	L III	35,9	1,15
Bogesund 6.III.63.....	7.III.	L III	39,9	1,14
Stäket 10.II.59.....	21.II.	L IV	31,6	1,17
Stäket 3.II.60.....	17.II.	L IV	28,1	0,96

Tab. 54. Sauerstoffverbrauch ($\text{mm}^3 \text{O}_2/100 \text{L} \cdot \text{h}$) überwinternder Raupen von Stäket in 20°C an aufeinanderfolgenden Tagen.

Versuchsbeginn	Versuchstag								
	a	b	c	d	e	f	g	h	i
20.I.59.....	17,94	16,37	12,24	10,18	11,20	13,95	15,67	16,68	19,53
11.II.59.....	21,50	16,23	15,20	19,24	21,73	25,78	30,72		
3.III.59.....	23,39	20,84	20,06	24,82					
24.III.59.....	28,02	21,31	30,05	42,30					
14.IV.59.....	23,11	28,24	29,68						
15.XII.59.....	11,93	10,63	10,27	9,17	9,43	9,21	8,05	7,78	
18.I.60.....	15,55	14,48	14,17	12,80	11,91	12,44	14,98	16,23	23,33
9.II.60.....	16,30	12,53	10,10	11,76	12,43	15,20	16,13	19,42	19,18
9.III.60.....	16,07	13,94	14,42	17,15	18,38	21,41	25,38		
4.IV.60.....	17,55	12,87	16,83	20,52	25,29	24,12			
2.V.60.....	19,10	21,70	20,46	16,01					

zentsatz anscheinend normaler Tiere in dem Versuch. Solche Korrekturen können anhand der Tabellen eingeführt werden.

In mehreren Versuchsserien wurde der Sauerstoffverbrauch von Raupen an aufeinanderfolgenden Tagen gemessen. Auf diese Weise wurden die Veränderungen der Atmung während Reaktivierung und Vorbereitung zur Frühjahrsaktivität verfolgt. Das Tiermaterial für die einzelnen Versuchsserien wurde zu verschiedenen Zeitpunkten im Freiland eingesammelt und — mit Ausnahme der zur Vorbereitung erforderlichen Zeit — bis zum Versuchsbeginn kühl aufbewahrt. Die Durchschnittswerte des O_2 -Verbrauchs an den einzelnen Versuchstagen sind für die wichtigsten Versuche in Tab. 54 zusammengestellt. Weitere Daten gehen aus Tab. 52 hervor. In Abb. 45 ist der Verlauf des O_2 -Verbrauchs in einigen Versuchsserien dargestellt.

Die Ergebnisse lassen drei Eigentümlichkeiten der Atmung ohne weiteres erkennen: 1. Während des Aufenthalts in Wärme sinkt der O_2 -Verbrauch erst ab und steigt dann wieder an. Eine Ausnahme machen die schon weit entwickelten Tiere, bei ihnen fehlt der erste Teil der Kurve. 2. Je kürzer die Z_{50} , d.h. je weiter die Reaktivierung fortgeschritten ist, desto höher ist der O_2 -Verbrauch zu Beginn der Versuchsserie. Auch hier gilt entsprechend Punkt 1 eine Einschränkung für die weit entwickelten Tiere. 3. Es besteht kein grundsätzlicher Unterschied in der Höhe des O_2 -Verbrauchs zwischen Raupen in Diapause und reaktivierten Tieren. Die Höhe des O_2 -Verbrauchs hängt nicht von der Diapause an sich ab, sondern anscheinend von dem Grad der Reaktivierung. Der Übergang von niedrigerer zu höherer Atmung ist also nicht sprunghaft, sondern gleitend.

Der Verlauf des O_2 -Verbrauchs wird durch verschiedene Vorgänge

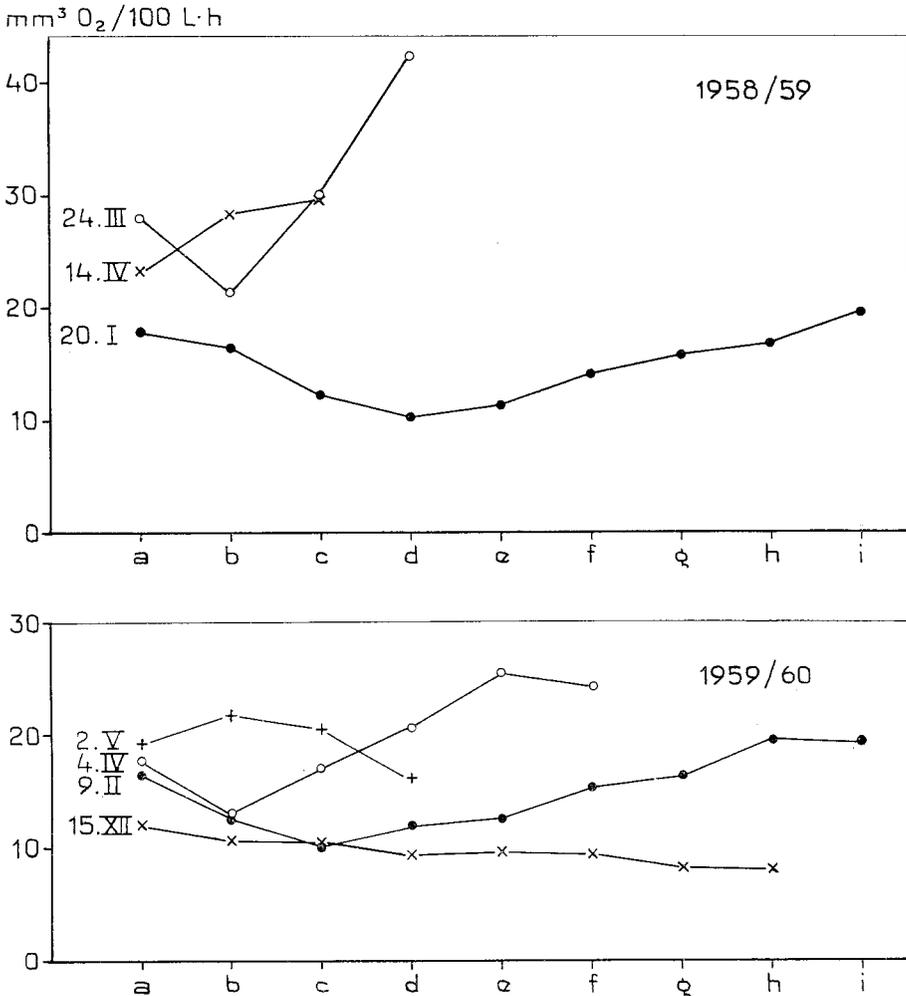


Abb. 45. Der Verlauf des Sauerstoffverbrauchs ($\text{mm}^3 \text{O}_2/100 \text{L} \cdot \text{h}$) in einigen Warburg-Versuchen mit überwinterten Raupen der Generation 1958/59 und 1959/60 von Stäket.

Die Versuchstage sind mit a—i bezeichnet. Die Datumangaben beziehen sich auf den Versuchsbeginn.

bestimmt. Ein Vergleich mit den Zuchtergebnissen und den äusseren Anzeichen der Entwicklung am Ende der Diapause ergibt folgendes: Die Häutung und der Beginn des Umherwanderns fallen in die Phase des ansteigenden O_2 -Verbrauchs. Hat die Mehrzahl der Raupen zu wandern begonnen, so kann der O_2 -Verbrauch abnehmen. Die Vorbereitung zur Häutung, das Vorstrecken des Kopfes, fällt offenbar ebenfalls in die Phase des ansteigenden O_2 -Verbrauchs, wenn ihr eini-

ge Zeit der Reaktivierung in Wärme vorausgeht. Wenn dagegen die Reaktivierung zu Beginn des Aufenthalts in Wärme schon weiter fortgeschritten oder abgeschlossen ist, so kann die Vorbereitung zur Häutung im Minimum oder in der Phase des sinkenden O_2 -Verbrauchs liegen. Während der Reaktivierung in Wärme sinkt der O_2 -Verbrauch anfangs ab, kann aber dann anscheinend wieder ansteigen. Die Atmung sinkt nicht nur während der Reaktivierung. Auch in Versuchen mit fast oder völlig reaktivierten Raupen nahm der O_2 -Verbrauch zuerst ab (24. III. 59, 4. IV. 60). Es ist zu beachten, dass alle diese Angaben für Gruppen von Tieren, nicht für einzelne Individuen gelten.

Die Beziehungen zwischen dem Medianwert der Zuchtdauer und dem Sauerstoffverbrauch der Raupen am ersten Tag in Wärme sind in Abb. 46 dargestellt. Die Z_{50} für die Tiere mit der geringsten Atmung der Generation 1958/59 (24. XI. 58) ist geschätzt. Das Diagramm deutet eine lineare Beziehung zwischen dem Grad der Reaktivierung und der Atmungsgrösse an, doch reichen die Versuche zu einem Nachweis nicht aus. Jedenfalls besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen O_2 -Verbrauch am ersten Tag und Reaktivierung.

Der respiratorische Quotient lag am ersten Versuchstag bei 1,0 oder höher. An den folgenden Versuchstagen betrug er in der Regel weniger und lag meist zwischen 0,60 und 0,90.

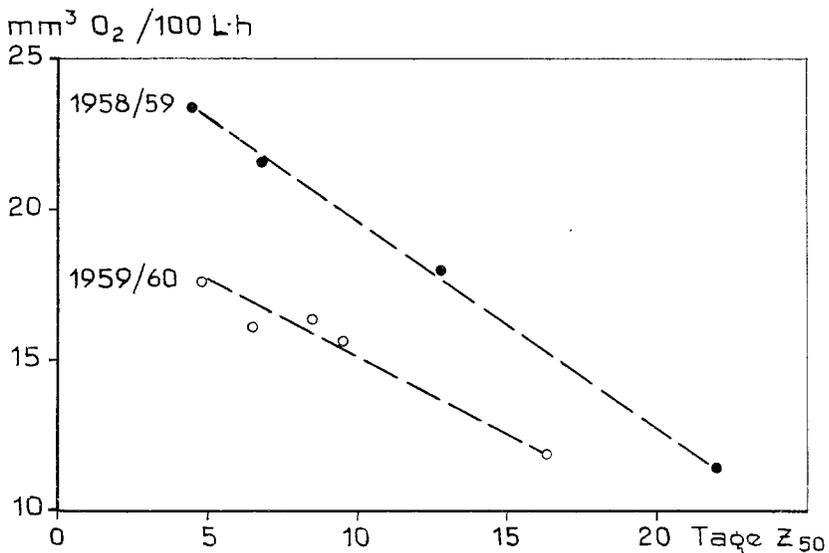


Abb. 46. Die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffverbrauch am ersten Tag in Wärme und dem Medianwert der Zuchtdauer (Z_{50}) für inaktive Raupen der Generation 1958/59 und 1959/60.

Die Atmung nach Behandlung mit HCN

Zur Bestimmung der Cyanid-resistenten Atmung wurden Raupen mit HCN-Gas behandelt. Nach verschiedenen Versuchen stellte sich folgende Methode als am geeignetsten heraus: Die Versuchstiere wurden zu je 100 in offenen Schalen in einen Exsikkator gestellt. An die seitliche Öffnung des Exsikkators war ein Manometer angeschlossen, durch die Deckelöffnung führte das Ausflussrohr eines Scheidetrichters in den Exsikkator. Unter das Ausflussrohr des Scheidetrichters wurde eine Schale mit einer bestimmten Menge 2-Mol NaCN-Lösung gestellt. Nachdem der Exsikkator fest verschlossen war, wurde der NaCN-Lösung aus dem Scheidetrichter 50 %ige H_2SO_4 zugesetzt. Die Reaktion läuft innerhalb von 10 Minuten quantitativ ab. Bei bekanntem Gasvolumen kann durch Wahl einer entsprechenden Menge von NaCN eine beliebige Konzentration von HCN-Gas erzeugt werden. Die Versuchstiere wurden dem Gas 2 Stunden lang ausgesetzt und anschliessend in den Warburg-Versuch gebracht.

Die Wirkung von HCN-Konzentrationen zwischen 0,02 und 1,0 % auf Raupen in Diapause wurde geprüft. Die geeignetste Konzentration war 0,25 %. Niedrigere Konzentrationen hatten keinen oder zu geringen Effekt, höhere Konzentrationen wirkten zu stark. Die Behandlung sollte eine deutliche Wirkung auf die Atmung haben, aber auch möglichst eine Erholung der Raupen zulassen. Nach Behandlung mit 0,5 und 1,0 % HCN wurde die Atmung auf rund $6 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/100 \text{ L/h}$ herabgedrückt, sie erholte sich am nächsten Tag nicht oder nur schwach, und der Prozentsatz erwachender Tiere war stark reduziert.

In einigen Versuchsserien wurde das Tiermaterial entsprechend den Versuchen zur Bestimmung der normalen Atmung gleichzeitig in Wärme gebracht, doch wurden an jedem Tag vor Versuchsbeginn 3×100 Tiere 2 Stunden lang mit 0,25 % HCN behandelt. Da nur 11 Reaktionsgefässe beschickt werden konnten, die Versuchsserien aber wesentlich mehr Gruppen umfassten, wurden die übrigen Tiere anstatt in Reaktionsgefässe in Röhren gegeben und im übrigen völlig gleichartig behandelt. Die Atmung der Raupen wurde ausser am Tag der Behandlung jeweils wenigstens einen Tag vor (mit Ausnahme des ersten Versuchstages) und einen Tag nach der HCN-Behandlung gemessen. Auf diese Weise wurde also für die ganze Versuchsserie an jedem Tag der O_2 -Verbrauch von normalen, von frisch behandelten und von am Vortag behandelten Raupen bestimmt. Anschliessend wurden die Tiere zur Bestimmung der Z_{50} und des Anteils erwachender Raupen weitergezüchtet.

Auf den Diagrammen der Abb. 47 ist der O_2 -Verbrauch der Raupen,

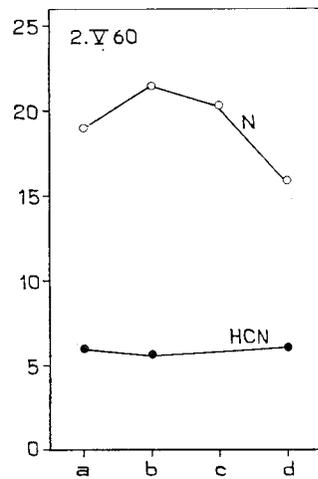
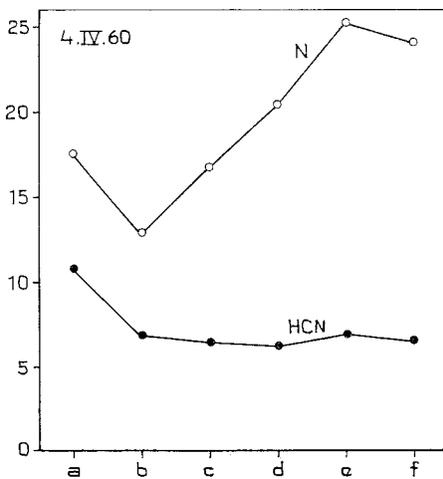
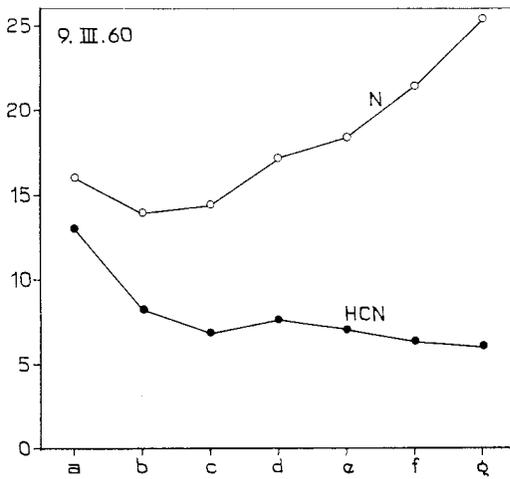
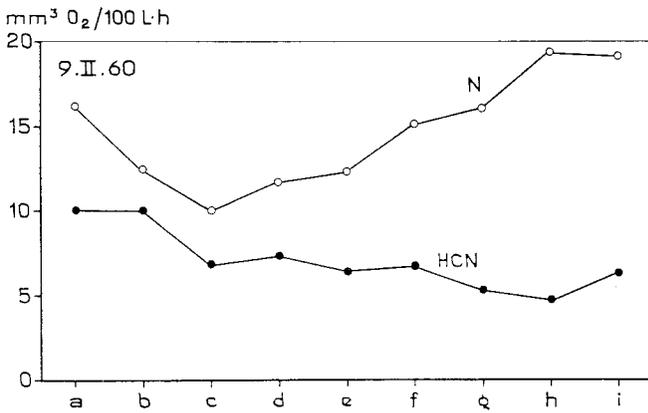


Abb. 47. Der Sauerstoffverbrauch normaler (N) und an den einzelnen Versuchstagen mit HCN vorbehandelter Raupen in 4 Versuchsserien.

Abszisse: Versuchstage a—i. Ordinate: Sauerstoffverbrauch in mm³ O₂/100 L·h.

die an den einzelnen Versuchstagen mit HCN behandelt wurden, der Atmung normaler Tiere gegenübergestellt. Er liegt in allen Fällen wesentlich unter den Werten für unbehandelte Tiere. Man erkennt deutlich, dass die Atmung der Raupen zu Beginn des Aufenthalts in Wärme resistenter gegen Cyanid ist als später. Nur in der Versuchsserie mit Tieren, die sich schon weiter zu entwickeln begonnen hatten (2. V. 60), lag die Cyanid-resistente Atmung von Anfang an auf einem niedrigen Niveau. Diesem niedrigen Niveau von rund $6 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/100 \text{ L}\cdot\text{h}$ näherte sich auch die Atmung der behandelten Tiere in den anderen Serien mehr oder weniger schnell an. Wie schon erwähnt, kann man solch niedrige Werte des O_2 -Verbrauchs auch am ersten Versuchstag durch Behandlung mit höheren HCN-Konzentrationen erhalten.

Es hat den Anschein, als ob zwischen dem Verlauf der normalen und der HCN-resistenten Atmung ein bestimmter Zusammenhang bestünde: Die Resistenz ist grösser, solange die Tiere sich in der Phase des fallenden O_2 -Verbrauchs befinden. Hat die normale Atmung das Minimum überschritten und steigt wieder an, so ist die Cyanid-Resistenz ungefähr auf ihrem Tiefstand angelangt.

Die Höhe der Cyanid-resistenten Atmung ist offenbar nicht oder nicht nur von dem Grad der Reaktivierung abhängig. Die Versuchsserien vom 9. II. und 9. III. unterscheiden sich um 2 Tage in der Reaktivierung, der Unterschied im Abfall des Cyanid-resistenten O_2 -Verbrauchs beträgt aber nur einen Tag. Ebenso ist der Unterschied zu der folgenden Serie vom 4. IV. wesentlich geringer, als nach dem Grad der Reaktivierung zu erwarten wäre. Der Verlauf des Sauerstoffverbrauchs und der Cyanid-resistenten Atmung scheint also noch von anderen Faktoren als der Reaktivierung beeinflusst zu werden. Dabei gilt allerdings bezüglich der HCN-behandelten Tiere die Einschränkung auf die Zuchten ab Februar.

In Abb. 48 ist der O_2 -Verbrauch am Tag der HCN-Behandlung und am folgenden Tag für die an den Zuchttagen a—h behandelten Zuchtgruppen A—H in Prozent der unbehandelten Kontrollen dargestellt. In allen Serien war die relative Atmung der am vorhergehenden Tag behandelten Tiere bald geringer als der O_2 -Verbrauch der frisch behandelten Raupen. Die Atmung erholte sich also in den späteren Zuchtgruppen nicht mehr. Ausserdem ist, ebenfalls in Prozent der unbehandelten Kontrolltiere, der Anteil der in den einzelnen Zuchtgruppen erwachten Raupen wiedergegeben. Dieser Anteil sank ungefähr parallel mit der relativen Cyanid-resistenten Atmung ab. Die Ergebnisse der Serie vom 2. V. sind nicht wiedergegeben. In dieser

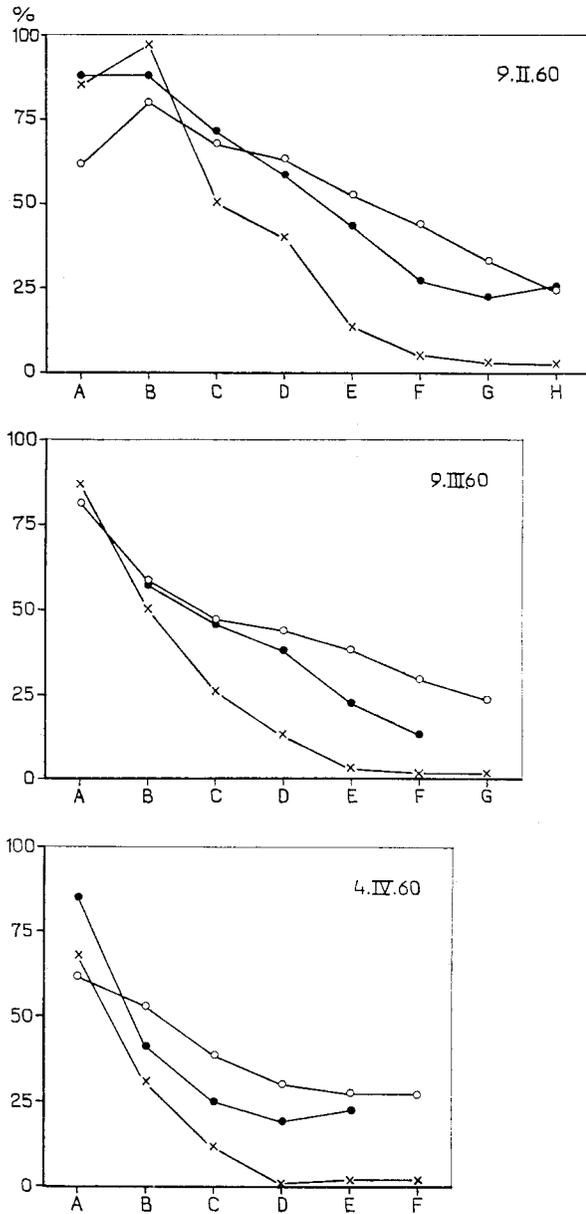


Abb. 48. Sauerstoffverbrauch der an den einzelnen Versuchstagen mit HCN behandelten Versuchsgruppen am Tag der Behandlung (offene Kreise) und am folgenden Tag (gefüllte Kreise) sowie Anteil der in den Gruppen erwachten Raupen (Kreuze). Alle Werte ausgedrückt in Prozent der unbehandelten Kontrollen. Abszisse: An den Versuchstagen a—h behandelte Versuchsgruppen A—H.

Serie erwachte nur ein Tier nach der HCN-Behandlung, und auch die Atmung erholte sich nicht mehr.

Man darf daraus schliessen, dass der schädliche Effekt der Cyanid-Behandlung nicht auf der unmittelbaren Einwirkung des Gases beruht, sondern in einer nachhaltig unzulänglichen Befriedigung der Stoffwechselbedürfnisse. Bei den ersten Versuchsgruppen wurde nur ein geringer Anteil der Atmung blockiert, und ausserdem konnten viele Tiere sich wieder erholen. Ein weiteres interessantes Ergebnis der Versuche betrifft den Medianwert der Zuchtdauer: Je später die Tiere mit HCN behandelt wurden, desto höher war die Z_{50} für die betreffende Versuchsgruppe. Das gilt selbstverständlich nur für Versuchsgruppen, in denen zum Zeitpunkt der Behandlung noch keine Raupen erwacht waren. Daraus geht eindeutig hervor, dass die weniger weit entwickelten Raupen weniger durch das Cyanid beeinflusst wurden.

Andererseits besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Atmungshemmung durch Cyanid und dem Anteil der überlebenden, nach der Behandlung erwachenden Raupen. Zwischen den Versuchsserien bestehen ähnliche Unterschiede im Rückgang des Anteils erwachender Raupen, wie sie für den Rückgang der Cyanid-resistenten Atmung festgestellt wurden. Auch diese Unterschiede im Rückgang der überlebenden Tiere stimmen nicht mit den Unterschieden im Grad der Reaktivierung zwischen den Serien überein. Der Anteil überlebender Raupen hängt also anscheinend ebenfalls nicht allein von dem Grad der Reaktivierung in der Versuchsgruppe ab. Er wird von den Faktoren bestimmt, die die Höhe der Cyanid-resistenten Atmung beeinflussen.

Der Gehalt an Cytochromoxydase

Raupen auf verschiedenen Stufen der Reaktivierung und Weiterentwicklung wurden auf ihren Gehalt an Cytochrom-c-oxydase hin untersucht. Dazu wurde die von HESS & POPE (1953) beschriebene Methode verwandt. In Glashomogenisatoren nach POTTER & ELVEHJEM (1936) in der von HESS & POPE beschriebenen Mikroausführung wurden jeweils 3, in einigen Fällen 2 gesund aussehende Raupen ohne Säckchen zusammen mit 200 μ l 0,75 %igem Natriumdesoxycholat 2 Minuten lang unter Kühlung homogenisiert. Die Flüssigkeit wurde abpipettiert, 10 Minuten zentrifugiert, die überstehende Flüssigkeit abpipettiert und erneut 2 Minuten zentrifugiert. Die klare Fermentlösung wurde kühl gehalten und frisch verwendet. 300 μ l einer reduzierten, $2,5 \cdot 10^{-5}$ -Mol Cytochrom-c-Lösung in Phosphatpuffer (pH

Tab. 55. Gehalt an Cytochromoxydase in inaktiven Raupen ohne oder mitgeringfügiger Wärmebehandlung.

Material von Einsammlung bis Versuchstag in 0° C.

ingesammelt	Versuchsbeginn	Stunden in 25°	$\Delta D/L \cdot \text{min}$
Stäket 8.I.63	11.II.	—	2,8
„	18.II.	—	2,7
Bogesund 18.II.63	25.II.	—	4,7
„	28.II.	—	3,8
„	4.III.	—	6,4
„	„	12	2,9
„	„	12	3,1
Djurgården 4.IV.63	4.IV.	—	2,3
„	„	—	2,4
„	„	—	2,9
„	„	—	1,8

7,1) wurden in die Microcuvetten gegeben. Nach Zusatz von 20 μ l Fermentlösung und Umrühren wurden die Cuvetten sofort zur Analyse in ein Beckman-Spektrophotometer gestellt, dessen Spalt mit einer Lochschablone (s. LOWRY & BESSEY 1946) abgedeckt war. Die Veränderungen der optischen Dichte in 550 m μ Wellenlänge wurden alle 15 Sekunden abgelesen. Die Resultate der Messungen sind als Änderungen der optischen Dichte auf dem linearen Teil der Reaktionskurve in $\Delta D/L \cdot \text{min}$ angegeben. Da hier in erster Linie der relative Gehalt an Cytochromoxydase interessiert, sind die Ergebnisse nicht auf absolute Werte umgerechnet worden.

In Tab. 55 sind die Ergebnisse der Analysen von inaktiven Raupen zusammengestellt, die gleich nach dem Einsammeln, nach kühler Aufbewahrung und nach 12 Stunden in 25° C untersucht wurden. Der Gehalt an Cytochromoxydase variierte etwas, doch sind die Unterschiede zwischen den Gruppen Stäket, Bogesund und Djurgården nicht signifikant. Eine Veränderung des Fermentgehalts während der Diapause geht aus den Analysen nicht hervor. Es ist aber möglich, dass sich solche Veränderungen an umfangreicherem und einheitlichem Material feststellen lassen würden. Grosse Veränderungen scheinen jedenfalls in diesen Stadien der Reaktivierung nicht vorzukommen.

Tab. 56 gibt eine Übersicht über die Analysen von Raupen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung. Die Mittelwerte für den Gehalt an Cytochromoxydase nehmen deutlich mit fortschreitender Entwicklung zu. Die Unterschiede der Mittelwerte zwischen folgenden Gruppen sind signifikant: a₁ und a₂, a₂ und b, b+c und d.

Zwischen inaktiven männlichen und weiblichen Raupen wurde kein

Tab. 56. Der Gehalt an Cytochromoxydase in Raupen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung.

Gruppe	Zustand der Tiere	Anzahl Analysen	$\Delta D/L \cdot \text{min}$	
			Bereich	Mittel
a ₁	L III Kopf zurück, frisch.....	11	1,8—6,4	3,25 ± 0,39
a ₂	L III Kopf zurück, 2—4 Tage in Wärme.....	11	3,2—7,0	5,09 ± 0,30
b	L III Kopf vor.....	9	5,2—11,0	7,23 ± 0,68
c	L IV, gehäutet, wandern nicht.....	5	6,8—9,3	7,80 ± 0,47
d	L IV wandern.....	8	6,7—10,9	9,14 ± 0,58

signifikanter Unterschied festgestellt (Tab. 57). Frisch eingesammelte, gehäutete Raupen, die noch nicht zu wandern begonnen hatten, enthielten signifikant weniger Cytochromoxydase als wandernde Tiere und wesentlich mehr als früher eingesammelte, inaktive Raupen (Tab. 57).

Die Ergebnisse der Analysen lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Ab Januar—Februar scheinen in Raupen in Diapause keine grossen Veränderungen des Gehalts an Cytochrom-c-oxydase vorzukommen. Zu Ende der Reaktivierung, schon vor dem Auftreten äusserlich sichtbarer Veränderungen, steigt der Fermentgehalt an. Er nimmt bis zum Beginn der Frühjahrsaktivität weiter zu.

Tab. 57. Gehalt an Cytochromoxydase in frisch eingesammelten Raupen von Djurgården im Frühjahr 1963.

eingesammelt	Raupen	$\Delta D/L \cdot \text{min}$
4.IV.63	L III, Kopf zurück, ,	2,3
"	" " " " ,	2,4
"	" " " " ,	2,9
"	" " " " ,	1,8
9.V.63	L IV, gehäutet, wandern nicht	6,9
"	" " " " "	6,8
"	" " " , wandern "	10,7
"	" " " " "	9,6

Diskussion

Die Diapause der Lärchenminiermotte ist eine wichtige Anpassung an den Vegetationszyklus der Wirtspflanze und hilft der Art, die ungünstige kalte Jahreszeit zu überleben. Besonders auffallende Folgen der Diapause sind Koinzidenz, Widerstandsfähigkeit gegen Kälte und geringer Verbrauch von Stoffwechselreserven. Die larvale Diapause der Insekten ist gegenüber der Diapause auf dem Ei-, Puppen- und Imaginalstadium relativ wenig untersucht. Im Vergleich mit der

Diapause vieler anderer Insekten zeigt die Diapause von *C. laricella* einige besondere Merkmale: die relativ geringe Dauer des Aufenthalts in Wärme, die bis zum Erwachen der Raupen erforderlich ist; die weitgehend temperaturunabhängige, als Funktion der Zeit erscheinende Reaktivierung bei niedrigen Temperaturen; der geringe Unterschied in der Atmung der Tiere zwischen Diapause und aktiver Entwicklung und die Zunahme der Atmung am ersten Tag in Wärme im Verlauf der Reaktivierung.

Die Diapause der Larven und Puppen vieler Insektenarten wird durch die Hormone des Gehirns und der Prothoraxdrüsen gesteuert (s. Übersichten von NOVÁK 1959, WIGGLESWORTH 1964). Wenn das Gehirn kein Aktivierungshormon ausschüttet, werden die Prothoraxdrüsen nicht zur Abgabe von Ecdyson angeregt, und das Tier entwickelt sich nicht weiter. Bei der Larve von *Pyrausta (Ostrinia) nubilalis* scheinen die neurosekretorischen Zellen des Gehirns auch in der Diapause Hormon zu enthalten, dessen Ausschüttung aber durch eine Barriere im Gehirn verhindert wird (CLOUTIER e. a. 1962). Der Mangel an nachweisbarer, spontaner elektrischer Aktivität und an Cholinesterase sowie die allmähliche Zunahme cholinergischer Substanz im Gehirn der Diapausepuppen von *Hyalophora cecropia* und anderen Arten waren die Grundlage einer Hypothese, nach der die Puppen diapause eine Folge der Inaktivität des Gehirns sein soll. Mit der Synthese von Cholinesterase, vermutlich als Folge hoher Substratkonzentration, wird das Gehirn wieder elektrisch aktiv, die neurosekretorischen Zellen schütten Hormon aus, und die Diapause wird beendet (VAN DER KLOOT 1955). Man hat jedoch festgestellt (SCHOONHOVEN 1963, TYSHCHENKO 1964, TYSHCHENKO & MANDELSTAM 1965), dass im Gehirn der Puppen von *H. cecropia* und anderen Arten auch in Diapause spontane elektrische Aktivität vorkommt, dass die elektrische Aktivität auch in aktiver Entwicklung gehemmt sein kann, und dass solche Hemmungen nicht mit Hemmungen der Cholinesterase-Aktivität zusammenzuhängen brauchen. Die allmählich verlaufende Reaktivierung der Lärchenminiermotte könnte nach diesen Hypothesen entweder auf einem Abbau einer Barriere oder auf einem Aufbau einer Vorbedingung für die Weiterentwicklung beruhen.

Jedenfalls nehmen in vielen Fällen das Gehirn und die Pars intercerebralis eine zentrale Stellung für die Regelung der Diapause ein. Die Umwelteinflüsse, die auf die Diapause einwirken, erreichen das Gehirn entweder direkt (ADKISSON 1965) oder auf dem Wege über Rezeptoren und Nervenimpulse (VAN DER KLOOT 1960). Besonders

wichtig ist der Einfluss der Temperatur und der Photoperiode. Oft wirken periodische Vorgänge auf die Diapause ein (s. LEES 1955, DANILEVSKY 1965). Die Einwirkung periodischer Vorgänge über das Gehirn auf die Diapause setzt voraus, dass das Gehirn als Zeitmesser fungieren kann. Darin zeigt sich ein interessanter Zusammenhang mit der Steuerung des Aktivitätsrhythmus. Ich konnte vor einigen Jahren nachweisen, dass die lokomotorische Aktivität von *Carausius morosus* durch das Gehirn, wahrscheinlich durch die Pars intercerebralis gesteuert wird (EIDMANN 1956). Kürzlich veröffentlichte Versuche mit Schaben hatten dasselbe Ergebnis (ROBERTS 1965). Anscheinend hat das Gehirn universelle Bedeutung als Zeitmesser der Insekten. Wenn die Diapause von *C. laricella* durch periodische Einflüsse der Umwelt induziert wird, so muss das Tier die Zeit messen können, und als Zeitmesser kommt in erster Linie das Gehirn in Betracht. Dass Raupen von *C. laricella* auf rhythmische Einflüsse reagieren, beweist die tagesrhythmische Kotabgabe (JUNG 1942). Nicht bewiesen ist aber, ob ein Zeitgedächtnis vorkommt, ob also die Raupen die periodischen Umwelteinflüsse reproduzieren können. Aus den Versuchsergebnissen geht nicht hervor, ob die Diapause von *C. laricella* durch periodische Einflüsse der Umwelt induziert wird.

Die Wirkung von periodischen Umwelteinflüssen kann durch Krankheiten und Parasitierung modifiziert werden (s. ISSI & MASLENNIKOVA 1964). Im Falle von *C. laricella* ist es fraglich, ob parasitierte Raupen, die sich relativ früh zur Überwinterung festspinnen, noch in Diapause eintreten. Auch ein Einfluss der Nahrungspflanze auf die Wirkung periodischer Umweltverhältnisse wurde festgestellt (KUZNETZOVA 1962). Die Nahrungspflanze hatte keinen Einfluss auf das Auftreten und die Tiefe der Diapause von *C. laricella*, doch wirkt sie vielleicht auf den Zeitpunkt des Eintretens in Diapause ein.

Die Reaktivierung und die Beendigung der Diapause hängt nicht von periodischen Einflüssen ab. Der Verlauf der Reaktivierung bei niedrigen Temperaturen stellt sich als eine Funktion der Zeit dar. Das braucht aber nicht vom Vorhandensein eines Zeitmessers abzuhängen.

Stellt man die prozentuale Zunahme der Reaktivierung bei kühler Lagerung in Abhängigkeit von der Zeit dar, so erhält man ungefähr das Bild der Abb. 49. Der Anfang und das Niveau der Kurve sind nicht sicher bestimmt. Entweder nimmt die Zuchtdauer in 20° zu Anfang der Diapause höhere Werte als rund 24 Tage an (ein Fall vom 15. X. mit einer Z_{50} von 38 Tagen), oder sie überschreitet diese Werte normalerweise nicht (selbst Raupen aus dem Oktober, die erst

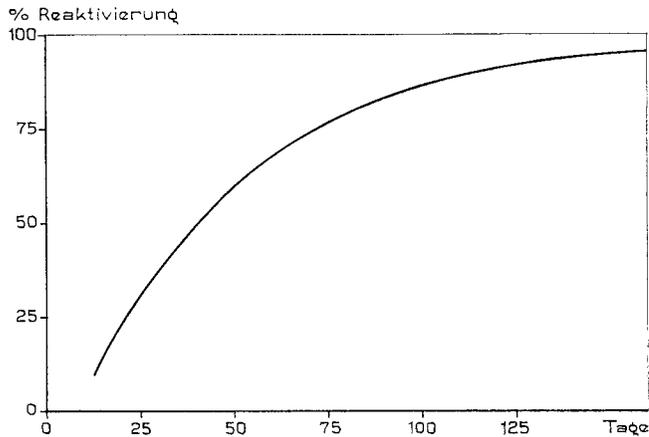


Abb. 49. Hypothetischer Verlauf der Reaktivierung bei niedrigen Temperaturen, dargestellt als Funktion der Zeit.

Der Nullpunkt der Abszisse (Zeit in Diapause) ist willkürlich gewählt.

im Laboratorium in Diapause eintraten, ruhten in 20° nicht länger als durchschnittlich 23 Tage). Der Anfang der Abszisse ist unsicher: kühle Lagerung im November bewirkte anscheinend keine wesentliche Verkürzung der Z_{50} (s. Tab. 47). Der weitere Verlauf der Kurve stimmt mit den beobachteten Werten überein.

Diese hypothetische Kurve für den Verlauf der Reaktivierung bei kühler Lagerung als Funktion der Zeit kann durch die Gleichung $y = A \cdot (1 - 10^{-c \cdot x})$ beschrieben werden. Die Konstanten für Abb. 49 sind $A = 100$, $c = 0,00942$. Die Gleichung ist in der Ökologie und Physiologie wohlbekannt. Das auf MITSCHERLICH zurückgehende, sogenannte Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren (s. v. BOGUSLAWSKI 1958) hat diese Gleichung. Es wurde von SCHWERDTFEGER (1963) ausgebaut und als Prinzip der relativen Effektivität der Umweltfaktoren formuliert. Etwas abgewandelt kann man sagen: Die Wirkung des Faktors ist proportional dem Betrag, der jeweils an der maximalen Wirkung fehlt. Je weiter die Reaktivierung fortschreitet, desto weniger wirkt die Zeit darauf ein. Bei logarithmischer Zeitachse verläuft die Kurve im mittleren Bereich nahezu linear.

Auf jeder Stufe der Reaktivierung kann die Reaktivierungsgeschwindigkeit bei *C. laricella* durch Wärme beschleunigt werden. In sehr vielen Fällen der Diapause ist ein Kühlen der Insekten zur Reaktivierung erforderlich, und manche Autoren haben sogar das Kühlen für ein normales Praerequisit zur Brechung der Winterdiapause gehalten. Man hat verschiedene Hypothesen über den Einfluss des Kühlens

auf die Diapause aufgestellt. U. a. haben SCHNEIDERMAN & HORWITZ (1958) angenommen, dass niedrige Temperaturen aerobe Abbaureaktionen im Gehirn verlangsamen und die Synthese einer Substanz ermöglichen, die für die neurosekretorische Aktivität erforderlich ist. Danach würde bei *C. laricella*, die keiner Kühlung bedarf, eine derartige Abbaureaktion nicht vorkommen oder stets langsamer verlaufen als die Synthese. Nach dem Verlauf der Reaktivierung und der Erhöhung der Atmung könnte man vermuten, dass die Beendigung der Diapause von *C. laricella* mit synthetischen Prozessen zusammenhängt.

DANILEVSKY (s. 1965) stellte 3 ökologisch-geographische Gruppen von Insekten auf, die sich hinsichtlich ihrer Temperaturbedürfnisse in Diapause und aktiver Entwicklung unterscheiden. Die erste Gruppe hat keine Ruhephase. Die zweite Gruppe hat eine sogenannte thermophile Diapause, in der günstige Verhältnisse für die Reaktivierung ganz oder teilweise mit den Temperaturbedürfnissen der aktiven Stadien zusammenfallen. Der dritten Gruppe gehört die Mehrzahl der Arten in gemässigten Breiten an. Die Tiere haben eine Diapause bei niedrigen Temperaturen, und die Reaktivierung verläuft ausschliesslich oder hauptsächlich unter der Temperaturschwelle für die Entwicklung aktiver Stadien. Diese Arten brauchen zu ihrer Entwicklung Fluktuationen der Temperatur und können bei konstanten Temperaturen nicht existieren. Typische Beispiele sind *Antheraea pernyi* und *Saturnia pavonia*.

In dieser Einteilung würde *C. laricella* (und ebenso *Ch. nitetis* und *C. pictus*) eine weitere und neue Gruppe repräsentieren. Sie unterscheidet sich von der zweiten Gruppe durch die hohe Kälteresistenz und die Reaktivierung, die bei niedrigen Temperaturen als Funktion der Zeit abläuft. Von der dritten Gruppe unterscheidet sie sich dadurch, dass Temperaturen über dem Nullpunkt der aktiven Entwicklung die Reaktivierung beschleunigen.

Der Stoffwechsel von Insekten in Diapause ist schon seit Jahren Gegenstand intensiver Studien. Während man früher eine Abhängigkeit der reduzierten Diapause-Atmung von einem unzureichenden Cytochrom-System vermutete, nimmt man heute eher an, dass der Energiebedarf des Insekts die Höhe des Stoffwechsels und die Konzentration der Atmungsfermente bestimmt (s. HARVEY 1962, WIGGLESWORTH 1964, SHAPPIRO & HARVEY 1965). Die Ursache für die oft weitgehende Unempfindlichkeit gegen HCN und andere Atmungsgifte glaubte man darin gefunden zu haben, dass in Diapause hauptsächlich ein anderes Endglied als Cytochromoxydase, nämlich Cytochrom b_5 , den Elektronentransport an Sauerstoff vermittele (SHAPPIRO & WIL-

LIAMS 1953). Diese Auffassung hat sich nicht bestätigt (s. GILMOUR 1961). Dagegen legten KURLAND & SCHNEIDERMAN (1959) eine Hypothese vor, nach der die Unempfindlichkeit gegenüber Substanzen, die Cytochromoxydase blockieren, auf einem Überschuss dieses Ferments beruhen soll. Der Gehalt an Cytochrom c begrenzt die Elektronenzufuhr zu Cytochromoxydase (nach GILMOUR 1965 wahrscheinlich identisch mit Cytochrom a). Bei geringem oxydativem Stoffwechsel, also geringem Elektronenumsatz, ist die Atmung resistenter gegen HCN, weil nur eine geringe Menge von Cytochromoxydase in Anspruch genommen wird. Diese Hypothese, die die Ergebnisse von zahlreichen Versuchen erklären kann (z. B. SLÁMA 1960), wird heute oft vertreten.

Eine Ausnahme, die sich vielleicht nicht auf diese Weise erklären lässt, fand HARVEY (1962) in den Ergebnissen von WAKU mit Puppen von *Antheraea pernyi*. Die erhöhte Atmung dieser Art nach Temperaturbehandlung ist nicht HCN-empfindlich. *A. pernyi* zeigt ähnlich wie *C. laricella* eine Zunahme des O₂-Verbrauchs am ersten Tag in Wärme mit zunehmender Reaktivierung (WAKU 1957, nach WIGGLESWORTH 1964). Übrigens hat sie auch einen ähnlichen Verlauf des O₂-Verbrauchs in Wärme wie *C. laricella* mit einer fallenden und einer steigenden Phase.

C. laricella hat in Diapause einen ziemlich hohen O₂-Verbrauch, der sich nicht sehr wesentlich von der Atmung reaktiver Tiere unterscheidet. Die HCN-Resistenz ist anscheinend nicht allein vom Grad der Reaktivierung abhängig. Die Höhe der HCN-unempfindlichen Atmung wird nicht von der Höhe des normalen O₂-Verbrauchs bestimmt. Der O₂-Verbrauch und die Sterblichkeit nach Behandlung mit HCN scheinen nicht dadurch beeinflusst zu werden, dass der Gehalt an Cytochromoxydase nach der Diapause zunimmt. Das trifft anscheinend auch für Larven und Puppen von *Pristiphora erichsoni* zu (McDONALD & BROWN 1952).

Die Versuchsergebnisse sprechen also nicht direkt für die Hypothese, dass die zeitweise Unempfindlichkeit von *C. laricella* gegenüber HCN auf einem Überschuss an Cytochromoxydase beruht. Die Cytochromoxydase kann der begrenzende Faktor werden, wenn die Umsatzgeschwindigkeit oder die Konzentration des Cytochrom c im Verhältnis zu Cytochromoxydase zunimmt. SMITH & CONRAD (1956) nehmen eine Hemmung der Oxydation von Cytochrom c durch Cytochromoxydase an, die von der Konzentration des Cytochrom c im Reaktionsgemisch abhängig ist. Für *C. laricella* ist aber zu bedenken, dass die Atmung nach der Reaktivierung nicht sehr stark zunimmt und dass der Gehalt an Cytochromoxydase nach der Reaktivierung ansteigt.

Es gibt heute noch keine allgemein zutreffende Hypothese, die alle Phänomene der Diapause erklären kann. Die Diapause von *C. laricella* weist Eigentümlichkeiten auf, die sich noch nicht erklären lassen. Ich halte es aber mit DANILEVSKY (1965) für wahrscheinlich, dass die verschiedenartigen Formen und Abläufe der Diapause bei Insekten nicht Ausdruck spezieller physiologischer Mechanismen sind. Sie sind vermutlich das Ergebnis quantitativer Veränderungen im Verhältnis der Hormone, die die normale Entwicklung und die Metamorphose der Insekten steuern.

Zusammenfassung

Verbreitung, Lebensweise und Entwicklung. — In Schweden werden Lärchen etwa seit Mitte des 18. Jahrhunderts angepflanzt. Sie kommen heute im ganzen Lande vor. *Coleophora laricella* befällt alle Lärchenarten, ausserdem in geringem Umfang Douglasien in der Nachbarschaft von Lärchen. Sie kann ihre Entwicklung auch an Douglasie vollenden.

Die Lärchenminiermotte wurde in Nordschweden im Inneren des Landes nicht gefunden. Ihre Ausbreitung nach Norden wird anscheinend durch das Klima, vermutlich durch die Temperaturverhältnisse der Vegetationsperiode, begrenzt. Am Rande des Verbreitungsgebietes ist die Art bisher nicht stark aufgetreten.

Die Motten schwärmen in Schweden etwa zwischen dem 10. Juni und dem 25. Juli. Die ♂♂ schlüpfen im Durchschnitt etwas früher und haben eine kürzere Lebensdauer als die ♀♀. Es treten Unterschiede im Verlauf der Sterblichkeit zwischen ♂♂ und ♀♀ Motten auf.

Ein ♀ kann rund 50 Eier ablegen. Der Eivorrat eines ♀ nimmt im Laufe der Eiablagezeit ab. Die Eier werden vorwiegend einzeln an den distalen Teil der Nadelunterseiten gelegt.

C. laricella durchläuft meist 4 Larvenstadien, nicht selten auch mehr. Die Grösse der Raupen nimmt in geometrischer Progression zu. In Schweden verlassen die Raupen in der Regel erst im III. Larvenstadium die Nadelminen und fertigen sich Säckchen an. Der Zeitpunkt der Anfertigung, die Grösse und die Form der Säckchen können durch die herbstlichen Veränderungen der Wirtspflanze beeinflusst werden. Kleine Raupen im III. Stadium, die frühzeitig Säckchen anfertigen, häuten sich häufig vor der Überwinterung noch einmal.

Die Raupen spinnen sich im III. (bzw. IV.) Stadium vor allem an den Basen der Kurztriebe und den Triebspitzen zur Überwinterung fest. Die Wintervorbereitungen hängen nicht von dem Auftreten von Frost ab. Die Raupen überwintern in Diapause, ausnahmsweise in Quieszenz.

Die Diapause wird mit einer Häutung abgeschlossen. Dabei können, anscheinend abhängig vom Zeitpunkt des Erwachens aus der Diapause, Kopfkapseln gebildet werden, deren Breiten zwischen den normalen Durchschnitten für das III. und IV. Stadium liegen.

Die Raupen reagieren sowohl vor als auch nach der Diapause positiv phototaktisch und negativ geotaktisch. Sie können verschiedene Lichtintensitäten unterscheiden und werden durch die jeweils stärkste Lichtquelle am stärksten angezogen. Die negativ geotaktische Reaktion ist anscheinend um so stärker, je grösser der Winkel der Unterlage gegen die Horizontale ist. Der Geruchssinn scheint für das Aufsuchen des Futters im Frühjahr keine besondere Bedeutung zu haben. Es kommt eine Tendenz zu Wanderungen der Raupen nach der Triebspitze vor.

Befall und Schaden. — Am Triebabschnitt des vorhergegangenen Jahres (T-1) pflegt man die meisten Eier und die meisten Raupen sowohl im Herbst als auch im Winter zu finden. Im Frühjahr tritt die höchste Befallsdichte in der Regel an den jüngsten Triebabschnitten (T) auf. Die Struktur des Kronenraums und des Bestandes scheint die Verteilung des Befalls in der Höhe und horizontal innerhalb des Bestandes weitgehend zu bestimmen. Die höchsten Befallsdichten treten in der unteren Region der Kronen bzw. der Bestände auf. Bestandesränder werden oft stärker befallen als das Innere von Beständen. Unterschiede in der Befallsdichte zwischen Bestandesteilen und Beständen hängen von dem Zusammenwirken vieler ökologischer Einflüsse ab und wahrscheinlich nicht allein von dem Gesundheitszustand oder der Wasser- und Nährstoffversorgung der Bäume.

Eine Raupe kann im Herbst rund 7 Nadeln, im Frühjahr etwa 80 Nadeln minieren, also etwa alle Nadeln an zwei Kurztrieben. Der prozentuale Verlust an Nadelmasse ist im Frühjahr an den Triebenden am grössten und in der oberen Kronenregion geringer als unten. Der von einer Raupe verursachte prozentuale Verlust an Nadelmasse ist unten wesentlich grösser als in der oberen Kronenregion. Das dürfte mit Unterschieden in der Nadelmasse und im Austreiben der Nadeln zusammenhängen.

Zur Prognose des Frühjahrsfrasses eignet sich am besten die Dichte lebender Raupen am Ende der Überwinterung. Ist die Dichte höher als eine Raupe je zwei Kurztriebe (0,5 C/K), so kann man starken Frass erwarten.

Der Frass verursacht Zuwachsverluste, die anscheinend direkt von dem Grad der Entnadelung abhängen. In Schweden verursacht *Coleophora*-Frass allein nicht das Absterben von Bäumen.

Gegenmassnahmen. — Man kann die Populationsdichte der Lärchenminiermotte in einem Bestand stark reduzieren, indem man das Aufasten oder Fällen von Lärchen auf die Zeit zwischen Ende Juli

und dem Ausschlagen der Knospen verlegt. Förderung der Vogelfauna trägt zur Dezimierung der Schädlinge bei. Biologische Bekämpfung durch pathogene Mikroorganismen — mit eventueller Ausnahme von *Bacillus thuringiensis* —, parasitische Hymenopteren und Ameisen verspricht in Schweden keinen besonderen Erfolg.

Chemische Bekämpfung ist zu jeder Jahreszeit möglich. Am günstigsten ist Sprühen mit synthetischen Insektiziden im Frühjahr, wenn die Nadeln auszuschlagen beginnen. Es ist nicht sicher, dass die nächste Generation nach einer Bekämpfung nur schwach auftritt. In Schweden sollte *C. laricella* nur in Ausnahmefällen mit Insektiziden bekämpft werden.

Einflüsse der Umwelt auf Fruchtbarkeit und Sterblichkeit. — Raupen in Diapause ertragen tiefe Temperaturen. Die obere Toleranzgrenze für konstante Temperaturen liegt zwischen 32 und 35° C. Vorübergehende Kälte im Frühjahr verursacht keine höhere Sterblichkeit unter reaktivierten Tieren. Hohe Luftfeuchtigkeit begünstigt Pilzkrankheiten. Austrocknung führt zu erhöhter Sterblichkeit. Versuche im Herbst haben ergeben, dass an schnell trocknenden und vergilbenden Zweigen weniger Raupen das Überwinterungsstadium erreichen als an langsam trocknenden Zweigen. Praktisch alle vom Baum gefallenen Tiere in Jugendstadien, ausser Puppen und verpuppungsreifen Raupen, gehen zugrunde.

In Schweden wurden folgende Pilzarten, die insektenpathogen auftreten können, an *C. laricella* gefunden: *Aspergillus effusus* TIRABOSCHI, *Poecilomyces farinosus* (DICKS. ex FR.) BROWN et G. SMITH und eine *Beauveria tenella* (DELACR.) SIEM. nahestehende Art.

Die tierischen Parasiten sind ausschliesslich Hymenopteren. In den Zuchten schlüpfen folgende Arten: *Chrysocharis laricinellae* RATZ. (unsicher), *Ch. nitetis* WALK., *Cirrospilus pictus* NEES., *C. immaculatus* THOMS., *C. diallus* WALK., *Cirrospilus* sp., *Derostenus* sp., *Dicladocerus westwoodi* WESTW., *Habrocytus* sp., *Mesopolobus subfumatus* RATZ., *Sceptrothelys* sp. n., eine Mymaride (unsicher) und Ichneumoniden (noch nicht bestimmt). Die verbreitetsten und häufigsten Arten sind *Ch. nitetis* und *C. pictus*. Die Ichneumoniden spielen eine sehr geringe Rolle, Braconiden fehlten in den Zuchten völlig. Der Umfang der Parasitierung variiert und hält sich meist unter 10 %.

Zu den wichtigsten Feinden gehören die Vögel. Zahlreiche Vogelarten, besonders Meisen und Finken, stellen den säckchentragenden Tieren im Winter und Frühjahr nach.

Wesentlichen Einfluss auf die Fruchtbarkeit und Sterblichkeit hat die Koinzidenz zwischen der Entwicklung von *C. laricella* und dem Vegetationszyklus der Lärche. Konkurrenz tritt hauptsächlich als intraspezifische Konkurrenz in Erscheinung. Interspezifische Konkurrenz (vorwiegend mit Lärchenblattwespen und Schmetterlingsraupen) hat in Schweden im allgemeinen geringere Bedeutung.

Die Veränderungen der Populationsdichte. — Die Bevölkerungssysteme, in denen *C. laricella* studiert wurde, verändern sich und können nicht als Biozöosen im strengen Sinne bezeichnet werden. Man kann in Schweden höchstens in Ausnahmefällen über längere Zeiträume mit einer bestimmten mittleren Populationsdichte rechnen.

Nach der Eiablage werden die intrazyklischen Veränderungen der Populationsdichte (Oszillationen) durch die Sterblichkeit verursacht. Stärkerer Rückgang in der Dichte lebender Individuen beginnt meist mit der Überwinterung. Die wichtigsten Ursachen sind: Dezimierung durch Vögel, Parasitierung, Witterungsverhältnisse und in Verbindung damit Pilzkrankheiten. Starke Parasitierung kommt nur gelegentlich vor, Pilzseuchen sind selten.

Die Sterblichkeit ist anscheinend an dem jüngsten Triebabschnitt und in der obersten Krone am geringsten. Sie variiert zwischen Bestandesteilen und Populationen. Das hängt mit Unterschieden in den Lebensverhältnissen der Lärchenminiermotte und ihrer natürlichen Feinde zusammen.

Die interzyklischen Veränderungen der Populationsdichte (Fluktuationen) bewegen sich innerhalb des Bereiches von 2—3 Zehnerpotenzen. Die Fluktuationen von *C. laricella* werden am besten durch die Dichte überwinternder Raupen dargestellt. Diese Dichten variieren hauptsächlich zwischen 0,04 und 1,5 C/K. Die Anzahl der Tiere, die wenigstens das Puppenstadium erreichen, scheint meist dazu auszureichen, unter geeigneten Verhältnissen eine nächste Generation von hoher Dichte aufzubauen.

Die Maxima der Fluktuationen treten in unregelmässigen Abständen, im Durchschnitt alle 3 Jahre auf. Das Vorkommen gemeinsamer Maxima für verschiedene Populationen weicht nicht wesentlich von der Zufallserwartung ab. Hohe Dichten in vielen Populationen derselben Generation wie 1963/64 in Südschweden scheinen jedoch gemeinsame Ursachen zu haben. Es wird vermutet, dass gemeinsame Maxima der Fluktuationen in verschiedenen Populationen von der Witterung abhängen können.

Klima, Standort und Bestand determinieren die mittlere Populationsdichte. Die intraspezifische Konkurrenz dürfte der wichtigste Regler sein. Die Bedeutung von Vögeln und Parasiten als Regler ist nicht völlig geklärt. Nachhaltige Verschiebungen des Schwankungsbereiches der Populationsdichten kann man erreichen, indem man anhaltend oder häufig wirksame, dichteunabhängige Faktoren beeinflusst, z. B. durch Veränderung des Kronenraums, des Bestandesklimas oder der Lebensverhältnisse natürlicher Feinde.

Diapause. -- Der Eintritt der Raupen in Diapause wird nicht direkt durch die Temperatur ausgelöst. Die Nahrungspflanze scheint unter normalen Verhältnissen keinen wesentlichen Einfluss auf das Auftreten und die Tiefe der Diapause zu haben. Der Beginn der Diapause hängt nicht direkt von dem Festspinnen der Raupen zur Überwinterung ab. Festgespinnene Raupen können in Quieszenz überwintern.

Die Häufigkeiten der in einer Zucht täglich aus der Diapause erwachenden Raupen entsprechen ungefähr einer logarithmischen Normalverteilung. Die ersten äusserlich sichtbaren Anzeichen der Weiterentwicklung nach der Diapause treten in 20° C durchschnittlich 3,4 Tage vor dem Beginn des Umherwanderns auf.

Die Reaktivierung wird durch Temperaturen über 0—5° C gefördert. Die Beziehung zwischen Temperatur und Reaktivierungsgeschwindigkeit ist nicht streng linear. Die Reaktivierung durch Wärme verläuft ähnlich einer Wärmesummierung. Umschläge in der Temperatur scheinen die Reaktivierung und Entwicklung der Raupen weder anzuregen noch zu hemmen. Niedrige Temperaturen fördern die Reaktivierung nicht, Kühlen wirkt nicht stimulierend auf die Reaktivierung.

Die Reaktivierung der Raupen beginnt schon im Herbst und schreitet allmählich fort. Unabhängig von Wärme verläuft die Reaktivierung in Kälte als Funktion der Zeit in Form einer Optimumkurve. Raupen in Diapause ertragen kühle Lagerung besser als reaktivierte Tiere.

Ein Einfluss der Belichtung oder der Luftfeuchtigkeit auf die Reaktivierung wurde nicht nachgewiesen.

Zwischen dem Erwachen der Raupen und dem Ausschlagen der Lärchen besteht eine enge Beziehung, die in Zuchtversuchen deutlich zutage tritt.

Gruppen von Raupen in Diapause, die man in Wärme bringt, zeigen erst einen sinkenden und dann einen steigenden Sauerstoffverbrauch.

Der sinkende Sauerstoffverbrauch hängt nicht allein mit der Reaktivierung zusammen. Häutung und Beginn des Wanderns fallen in die Phase des steigenden Sauerstoffverbrauchs. Je weiter die Reaktivierung fortgeschritten ist, desto höher ist der Sauerstoffverbrauch am ersten Tag in Wärme. Es besteht kein grundsätzlicher Unterschied in der Höhe des Sauerstoffverbrauchs zwischen Raupen in Diapause und reaktivierten Tieren.

2 Stunden Behandlung mit 0,25 % HCN-Gas senkt den Sauerstoffverbrauch wesentlich. Die Cyanid-resistente Atmung ist in der Phase des sinkenden Sauerstoffverbrauchs (zu Anfang des Aufenthaltes in Wärme) am höchsten und sinkt dann auf ein Minimum, von dem sie sich nicht mehr erholt. Parallel mit der relativen Zunahme der Atmungshemmung geht eine Zunahme der Sterblichkeit. Der Einfluss von HCN auf die Atmung und die Sterblichkeit hängt nicht allein von dem Grad der Reaktivierung ab.

Der Gehalt an Cytochrom-c-oxydase in Raupen in Diapause scheint sich ab Januar—Februar nicht wesentlich zu ändern. Er steigt zu Ende der Reaktivierung an und nimmt bis zum Beginn der Frühjahrsaktivität weiter zu.

LITERATUR

- Die mit einem Asterisk (*) bezeichneten Arbeiten wurden nicht im Original eingesehen.
- ADKISSON, P. L.: Light-dark reactions involved in insect diapause. — In Aschoff, J. (Herausg.): Circadian clocks. Amsterdam 1965, 344—350.
- ANONYMUS: Raupen an Lerchenbäumen. — Kaiserl. privileg. Reichsanzeiger, Gotha 1803, 2983—2984.
- APFELBECK, C.: Bericht über Wahrnehmungen bei der Exkursion des Forstvereins am 15. Juni 1891. — Mitt. Forstver. Tirol u. Vorarlberg 10, 61—62, 1892.
- BAIRD, A. B.: Some notes on the natural control of the larch sawfly and larch case bearer in New Brunswick in 1922. — Proc. Acadian Ent. Soc. 1922, Nr. 8, 158—171, 1923.
- BAKKE, A.: Skogsinsekter. Skadeinsekter på skogen i Norge. — Oslo 1961, 172 S.
- BAKKER, K.: Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. — Z. ang. Ent. 53, 187—208, 1964.
- BALTENSWEILER, W.: Zur Kenntnis der Parasiten des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hbn.) im Oberengadin. Ihre Biologie und Bedeutung während der Gradation von 1949 bis 1958. — Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 34, 399—478, 1958.
- BECHSTEIN, J. M.: Nachtrag zu C. Blum, Sylvan 1816.
— Forstinsektologie oder Naturgeschichte der für den Wald schädlichen und nützlichen Insecten, nebst Einleitung in die Insectenkunde überhaupt. — Gotha (Hennings) 1818, 10+551 S.
- BECHSTEIN, J. M. & SCHARFENBERG, G. L.: Vollständige Naturgeschichte der schädlichen Forstinsekten. — 3. T. Leipzig 1805.
- BECKER, G.: Reaktion von Insekten auf Magnetfelder, elektrische Felder und atmospherics. — Z. ang. Ent. 54, 75—88, 1964.
- BECKING, J. H.: Bijgroei-verlies in opstanden van Japanese Lariks door sterke aantasting van het Lariksmotje. — Ned. Boschb.-Tijdschr. 24, 329, 1952.
- BEIER PETERSEN, B.: Lærke-sækmøllet. — Skov og Folk 12, 27—30, 1952.
- BENANDER, P.: Die Coleophoriden Schwedens. — Opusc. Ent. 3, 107—124, 1938 u. 4, 30—110, 1939.
— Förteckning över Sveriges småfjärilar. — Catalogus Insectorum Sueciae. VI. Microlepidoptera. — Opusc. Ent. 11, 1—82, 1946.
- BLUM, C.: Die Lärchenmotte, *Phalaena Tinea laricinella*. — Sylvan 1816, 67—72. (Nachtrag von J. M. Bechstein).
- BODEN, F.: Die Lärche und ihre Motte. — Z. f. Forst- u. Jagdwesen 34, 21—24, 1902.
- BOGUSLAWSKI, E. v.: Das Ertragsgesetz. — In Ruhland, W. (Herausg.): Handbuch d. Pflanzenphysiologie 4, 943—976, 1958. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- BORGGREVE, B.: Über die Lärchenkrankheit. — Forstl. Blätter, 3. Folge, 13, 231—233, 1889.
- BORGMANN, H.: Neue Beobachtungen und Untersuchungen über Lärchenfeinde. — Z. f. Forst- u. Jagdwesen 24, 749—764, 1892.
- BOUČEK, Z.: A study of Central European Eulophidae, I: Eulophinae (Hymenoptera). — II: *Diauliopsis* and *Cirrospilus*. — Acta ent. Mus. Nat. Prag 23, 117—170, 171—194, 1959.
- BRANTS, A.: Waarnemingen omtrent een schadelijk insekt op Pinus Larix. — Van der Hoev. Tijdschr. 6, 321—326, 1839.
- *BRITTON, W. E.: Twenty-third Report of the State Entomologist of Connecticut, 1923. — Connecticut Agric. Expt. Sta. 256, 223—316, 1924.
- BURST, R. & EWALD, G.: Neue Untersuchungen über die Biologie und die Bekämpfungsmöglichkeiten der Lärchenminiermotte. — Allg. Forstz. 10, 326—329, 1955.
- CAMERON, J. W. Mac Bain: Factors affecting the use of microbial pathogens in insect control. — Ann. Rev. Ent. 8, 265—286, 1963.
- CLOUTIER, E. J., BECK, S. D., McLEOD, D. G. R. & SILHACEK, D. L.: Neural transplants and insect diapause. — Nature 195, 1222—1224, 1962.

- COAZ: Über die Lärchen-Miniermotte. — Schweiz. Z. f. d. Forstw. 1880, 77—78.
- CRAMER, H. H.: Über die Ursachen der Latenz von Insektenpopulationen. — Allg. Forst- u. Jagdztg. 133, 236—240, 1962.
- DALLA TORRE, C. G. de: Catalogus hymenopterorum. — Bd. 3—5, Leipzig 1898—1902.
- DANILEVSKY, A. S.: Photoperiodism and seasonal development of insects. — Edinburgh-London 1965. (Engl. Übers. der russ. Ausgabe Leningrad 1961).
- DAVIAULT, L.: Notes sur la biologie et les parasites du portecase du mélèze (*Coleophora laricella* Hbn.) dans la province de Quebec. — Annales de l'ACFAS 15, 90—92, 1949.
- DOWDEN, P. B.: Recently introduced parasites of three important forest insects. — Ann. ent. Soc. Amer. 27, 599—603, 1934.
- Parasites of the birch leaf-mining sawfly (*Phyllotoma nemorata*). — Tech. Bull. U.S. Dep. Agric. 757, 56 S., 1941.
- DYAR, H. G.: The number of molts of lepidopterous larvae. — Psyche 5, 420—422, 1890.
- EIDMANN, H.: Zur Kenntnis des Buchenspringrüsslers *Orchestes* (= *Rhynchaenus*) *fagi* L. — Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz 53, 42—61, 1943.
- Das Problem der Indifferenz. — Naturwissenschaften 36, 268—273, 1949.
- EIDMANN, H. H.: Über rhythmische Erscheinungen bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. — Z. vergl. Physiol. 38, 370—390, 1956.
- Ein Anobiide, *Dryophilus pusillus* Gyll., an der Lärche. — Anz. Schädlingskunde 30, 201—202, 1957.
- Lärkrädsmalen (*Coleophora laricella* Hbn.). — Svenska Skogsv.Fören. Tidskr. 56, 399—418, 1958.
- Om diapausen hos *Coleophora laricella* Hbn. — Notulae Ent. 39, 80—81, 1959.
- Zur Entwicklung von *Epilampsis boops* Thoms. und *Cirrospilus pictus* Nees, zwei Parasiten der Lärchenminiermotte *Coleophora laricella* Hbn. — Ent. Tidskr. 82, 52—59, 1961.
- Untersuchungen über die Entwicklung von Parasiten bei *Coleophora laricella* Hbn. mit Hilfe von Röntgenphotographie. — Z. ang. Ent. 50, 118—125, 1962.
- Regelmässigkeiten im Wachstum und die Bestimmung der Larvenstadien von Insekten. — Ent. Tidskr. 83, 153—171, 1962.
- Das schädliche Auftreten und die Bekämpfung der Lärchentriebmotte. — Allg. Forstz. 18, 32—33, 1963.
- Röntgenografiska studier över parasitsteklars övervintring (Hym.). — Ent. Medd. 32, 39—43, 1963.
- Zur Diapause einiger Forstinsekten. — Z. ang. Ent. 52, 362—367, 1963.
- Insekticider i skogen. — Biocidproblem. Wenner-Gren Center, Svenska Symposier 2, 55—60, Stockholm 1963.
- Studien über die Entwicklung von *Hylobius abietis* L. im Freiland und in Laboratoriumszuchten. — Z. ang. Ent. 54, 140—149, 1964.
- Lärchenschädlinge in Schweden und ihre Verbreitung. — Z. ang. Ent. 55, 377—388, 1965.
- Zur unterschiedlichen Resistenz von Lärchen gegen Läusebefall. — Anz. Schädlingskunde 1965 (im Druck).
- EKLUND, B.: Om återverkningarna av den röda tallstekelns skadegörelse på tallens diatertillväxt vid brösthöjd. — Norrl. Skogsv.Förb. Tidskr. 1964, 205—218.
- ESCHERICH, K.: Die Forstinsekten Mitteleuropas. — 3. Bd., Berlin 1931.
- EWALD, G. & BURST, R.: Untersuchungen über Lärchenblasenfuss und Lärchenminiermotte. — Allg. Forst- u. Jagdztg. 130, 173—181, 1959.
- FANKHAUSER, F.: Über das letztjährige Auftreten forstschädlicher Schmetterlinge in der Schweiz. — Schweiz. Z. f. d. Forstwesen 1908, 18—20.
- FERNALD, C. H.: On the dates of Jacob Hübners Sammlung europäischer Schmetterlinge and some of his other works. — Amherst, Mass., 1905, 14 S.
- FERNALD, H. T.: Notes on the Larch Case-bearer (*Coleophora laricella* Hbn.). — Can. Ent. 51, 264, 1919.
- FRANSEN, J. J.: Bestrijding van de Lariksmot (*Coleophora laricella*). — Nederl. Boschb.-Tijdschr. 20, 41—56, 1948.
- FRANZ, J. M.: Qualität und intraspezifische Konkurrenz im Regulationsprozess von Insektenpopulationen. — Z. ang. Ent. 55, 319—325, 1965.
- FRÖMBLING: Ein Beitrag zur Lärchenfrage. — Z. Forst- u. Jagdwesen 34, 279—286, 1902.
- FULMEK, L.: Parasitinsekten der Blattminierer Europas. — Den Haag 1962, 203 S.
- GAUSS, R.: Die Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., ein neuer Schädling an der Douglasie? — Z. ang. Ent. 40, 52—54, 1957.
- Über Nahrungspflanzen-Wechsel bei Insekten. — Z. ang. Ent. 45, 313—316, 1960.

- GILMOUR, D.: Biochemistry of insects. — New York—London 1961, 343 S.
 — The metabolism of insects. — Edinburgh—London 1965. 12+195 S.
- GRAHAM, A. R.: The establishment of some imported parasites of the larch case-bearer, *Haplotilia laricella* Hbn., in Ontario. — Rep. Ent. Soc. Ontario 74, 48—52, 1944.
 — Developments in the control of the larch casebearer, *Coleophora laricella* (Hbn.). — Rep. Ent. Soc. Ontario 79, 45—50, 1948.
 — Effectiveness of two introduced parasites of the larch casebearer, *Coleophora laricella* (Hbn.) (Lepidoptera: Coleophoridae), in Ontario. — Rep. Ent. Soc. Ont. 88, 37—41, 1958.
- GRAHAM, M. R. V. de V.: Additions and corrections to the British list of *Eulophidae* (Hym., Chalcidoidea), with descriptions of some new species. — Trans. Soc. Brit. Ent. 15 (9), 1963.
- GRAHAM, S. A.: The effect of defoliation on tamarack. — J. Forestry 29, 199—206, 1931.
- GYÖRFI, J.: Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise der Chalcididen-Arten in Ungarn. — Z. ang. Ent. 49, 207—223, 1962.
- HAGEN, H. A.: *Coleophora laricella* Hb. very injurious to *Larix europaea*, in Massachusetts. — Can Ent. 18, 125—126, 1886.
- *HAMILTON, C. C.: Tests with Derris powder or Cubé powder in resin residue emulsion sprays for the control of shade tree insects. — Proc. 13th nat. Shade Tree Conf. 140—150, Baltimore (Md.) 1937.
- HARRISON, J. W. H.: Friends and foes of the Coniferae. — The Entomologist 46, 50—54 u. 96—98, 1913.
- HARVEY, W. R.: Metabolic aspects of insect diapause. — Ann. Rev. Ent. 7, 57—80, 1962.
- HEMMING, F.: Hübner. A bibliographical and systematic account of the entomological works of Jacob Hübner. — London 1937. 2 Bde.
- HERING, E. M.: Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. — Gravenhage 1957, 3 Bde.
- HERRICK, G. W.: The larch case-bearer (*Coleophora laricella* Hbn.). — Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Bull. 322, 17 S., 1912.
- HESS, H. H. & POPE, A.: Ultramicrospectrophotometric determination of cytochrome oxidase for quantitative histochemistry. — J. biol. Chem. 204, 295—306, 1953.
- HESSE, R.: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. — Jena 1924. 613 S.
- HÜBNER, J.: Geschichte europäischer Schmetterlinge. — Augsburg (1793—1842).
 — Sammlung europäischer Schmetterlinge. — Augsburg 1796—(1838).
 — Systematisch-alphabetisches Verzeichniss aller bisher bey den Fürbildungen zur Sammlung europäischer Schmetterlinge angegebenen Gattungsbennennungen; mit Vormerkung auch augsburgischer Gattungen. — Augsburg 1822.
- HULTÉN, E.: Atlas över växternas utbredning i Norden. — Stockholm 1950, 512 S.
- ISSI, I. V. & MASLENNIKOVA, V. A.: The effect of microsporidiosis upon the diapause and survival of *Apanteles glomeratus* L. (Hym., Braconidae) and *Pieris brassicae* L. (Lep., Pieridae). — Rev. Ent. URSS 43, 112—117, 1964.
- IVES, W. G. H.: A technique for estimating tamarack foliage production, a basis for detailed population studies of the larch sawfly. — Can. Ent. 91, 513—519, 1959.
- JAHN, E.: Beobachtungen über Parasitenaufreten im Zusammenhang mit dem Massenaufreten des grauen Lärchenwicklers, *Grapholitha (Semasia) diniana*, in Tirol im Jahre 1947. — Pflanzenschutzberichte 2, 176—182, 1948.
 — Lärchenschädlinge im natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiet der Lärche (mit besonderer Berücksichtigung der Lärchenschädlinge Österreichs). — Österr. Vierteljahrschr. f. Forstwesen 97, 27—36, 1956.
- JUDEICH, F. F. & NITSCHKE, H.: Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. — Berlin 1895.
- JUNG, W.: Beiträge zur Kenntnis der Lärchenminiermotte (*Coleophora laricella* Hb.). — Z. ang. Ent. 29, 475—517, 1942.
- *KADOCSA, G.: My breeding results in 1916. II. The breeding of *Coleophora laricella* Hb., and a few notes on its habits. — Rovortani lapok 24, 89—90, 1917.
- KAISER, R.: Der Lärchen-Falter, *Tinea (Ornix) laricella*, Hübner; *laricinella*, Bechstein. — Jahrb. naturhist. Landes-Mus. Kärnten IV—VIII, Heft 4, 91—99, 1859.
- *KALANDRA, A.: The most important and noteworthy injuries, diseases and pests of forest trees in Bohemia and Moravia in the years 1942—43. — Ochr. Rost. 19—20, 107—116, 1948.
- KARPIŃSKI, J. J.: Owady żerujące na modrzewiu polskim (*Larix polonica* Rac.). (Insects feeding on Polish larch (*Larix polonica* Rac.)). — Minist. Leśnictwa i Przemysłu Drzewnego, Inst. Badawczy Leśnictwa, Warszawa 1963, Nr. 265, 50 S.

- KEITH, L. B.: Wildlife's ten year-cycle. — Madison (Wisconsin) 1963. 201 S.
- *KELSALL, A., SPITAL, J. P., GORHAM, R. P. & WALKER, G. P.: Derris as an insecticide. — Rep. Ent. Soc. Ontario 56, 24—40, 1926.
- KIRKLAND, R. C. & PARAMONOV, A.: Egg parasites of larch sawflies in Great Britain. — Ent. mont. Mag. 98, 1962.
- KURLAND, C. G. & SCHNEIDERMAN, H. A.: The respiratory enzymes of diapausing silkworm pupae: A new interpretation of carbon monoxide-insensitive respiration. — Biol. Bull. 116, 136—161, 1959.
- KUZNETZOVA, I. A.: Factors causing the coming of diapause in *Pectinophora malvella* Hb. (Lepidoptera, Gelechiidae). — Rev. Ent. URSS 41, 510—515, 1962.
- LABEYRIE, V.: Étude de la repartition des pontes de *Diadromus pulchellus* Wsm. dans les chrysalides d'*Acrolepia assectella* Z. — Verh. XI. Int. Kongr. Ent. Wien 1960, 2, 728—733, 1962.
- LANDOLT—BÖRNSTEIN: Physikalisch-chemische Tabellen. — 5. Aufl. 2. Erg.-Bd., 2. Teil. Berlin 1931. (Herausgeg. von W. A. Roth und K. Scheel).
- LEES, A. D.: The physiology of diapause in arthropods. — Cambridge 1955. 10+151 S.
- LEKANDER, M.: Skogsinsekternas uppträdande i Sverige under tiden 1741—1945. — Medd. Stat. Skogsforskn. Inst. 39, Nr. 5, 267 S., 1950.
- LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. — 3. Aufl., 484 S., Basel—Stuttgart 1960.
- LINDROTH, C. H.: Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. I-III. — Medd. Göteborgs Mus. Zool. Avd. 109, 110 u. 122, Göteborg 1945/49.
- LOOS, C.: Einige Beobachtungen über *Coleophora laricella* auf dem Schluckenauer Domänengebiet. — Cbl. f. d. ges. Forstwesen 17, 375—379, 1891, u. 18, 423—431, 1892.
- LOWRY, O. H. & BESSEY, O. A.: The adaptation of the Beckman spectrophotometer to measurements on minute quantities of biological materials. — J. biol. Chem. 163, 633—639, 1946.
- *MALENOTTI, E.: Gli endofagi indigeni contro la *Coleophora laricella*. (Conviene proprio aiutarne la diffusione?) — L'Italia Agricola, 7 S., 1924.
- Un problema di estetica montana: La coleofora del larice. — Atti Accad. Verona, Serie V, 13, 153—158, 1935.
- MARTI, F.: Die Lärchen-Minirmotte im Berner Oberland. — Schweiz. Z. f. d. Forstwesen 1880, 29—32.
- MCDONALD, S. & BROWN, A. W. A.: Cytochrome oxidase and cyanide sensitivity of the larch sawfly during metamorphosis. — Rep. Ent. Soc. Ontario 83, 30, 1952.
- MEVES, J.: Skogsinsekters massvisa förekomst åren 1886—1895. Ur skogstjänstemännens årsberättelser. — Ent. Tidskr. 70, 145—166, 1896.
- MITTERBERGER, K.: Beitrag zur Mikrolepidopterenfauna von Oberösterreich und dem angrenzenden Teile von Steiermark. — Jahresber. Wiener entomol. Ver. 27, 1916.
- MORRIS, R. F. (Herausg.): The dynamics of epidemic spruce budworm populations. — Mem. Ent. Soc. Canada Nr. 31, 332 S. 1963.
- MOTT, D. G., NAIRN, L. D. & COOK, J. A.: Radial growth in forest trees and effects of insect defoliation. — Forest Science 3, 286—304, 1957.
- MUNRO, J. W.: Survey of forest insect conditions in the British Isles 1919. — Forestry Commission, London, Bull. 2, 35 S., 1920.
- NICHOLSON, A. J.: An outline of the dynamics of animal populations. — Australian J. Zool. 2, 9—65, 1954.
- NORDSTRÖM, F.: De fennoskandiska dagfjärilarnas utbredning. Lepidoptera diurna (Rhopalocera & Hesperioidea). — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, 51 (1), 177 S. 1955.
- NOVÁK, V. J. A.: Insektenhormone. — Prag 1959, 283 S.
- OHNESORGE, B.: Beziehungen zwischen Regulationsmechanismus und Massenwechselablauf bei Insekten. (Ein Beitrag zur Theorie der Populationsdynamik). — Z. ang. Zool. 50, 427—483, 1963.
- OTTEN, E.: Beiträge zur Kenntnis der Diprion-Parasiten. 2. Chalcididen als Diprion-Parasiten. — Arb. physiol. ang. Ent. Berlin-Dahlem 9, 108—126 u. 158—169, 1942.
- PECK, O.: A catalogue of the nearctic Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera). — Can. Ent., Suppl. Nr. 30, 1092 S., 1963.
- PECK, O., BOUČEK, Z. & HOFFER, A.: Keys to the Chalcidoidea of Czechoslovakia (Insecta: Hymenoptera). — Mem. Ent. Soc. Canada (Can. Ent., Suppl.) Nr. 34, 121 S., 1964.
- PEIRSON, H. B.: Manual of Forest Insects. — Bull. Maine Forest Serv. Nr. 5, 130 S., 1927.
- *POETEREN, N. van: Verslag over de werkzaamheden van den Plantenziektenkundigen Dienst in het jaar 1932. — Versl. PlZiekt. Dienst, Nr. 72, 148 S., 1933.

- POTTER, V. R. & ELVEHJEM, C. A.: A modified method for the study of tissue oxidations. — J. biol. Chem. *114*, 495—504, 1936.
- PSCHORN-WALCHER, H.: On the parasites of some injurious lepidoptera from northern Japan. — Commonwealth Inst. Biol. Control, Techn. Bull. Nr. 4, 24—37, 1964.
- RATZBURG, J. T. C.: Die Forst-Insecten. 2. Teil. Die Falter. — Berlin 1840.
- Die Waldverderbnisse. — II., Berlin 1868, 464 S. & T.
- REISSIG: Die Lärchenmotte, *Coleophora laricella* Hb., *Tin. laricinella* Bchst. — Z. f. Forst- u. Jagdwesen *1*, 129—137, 1869.
- RITTMAYER: Die Lärchenminiermotte, *Tinea (Coleophora) laricella*. — Cbl. f. d. ges. Forstwesen *15*, 282—283, 1889.
- ROBERTS, S. K.: Significance of endocrines and central nervous system in circadian rhythms. — In Aschoff, J. (Herausg.): Circadian clocks. Amsterdam 1965, 198—213.
- ROSEN, H. v.: Zur Kenntnis des Pteromaliden-Genus *Mesopolobus* Westwood 1833 (Hym., Chalc.) VII. — Ent. Tidskr. *82*, 1—48, 1961.
- RUSCHKA, F.: Kleine Beiträge zur Kenntnis der forstlichen Chalcididen und Proctotrupiden von Schweden. — Ent. Tidskr. *45*, 6—16, 1924.
- SAALAS, U.: Suomen metsähyönteiset. (Finnlands Forstinsekten). — Helsinki 1949.
- SAMZELIUS, H.: Jägeristaten. Anteckningar om svenska väldets skogs- och jaktväsen. — Stockholm 1915.
- SCHAFFNER jr., J. V.: The larch case bearer (*Coleophora laricella* Hbn.). — Mass. Forest & park association. Tree pest leaflet *12*, 4 S., 1937.
- SCHIEDTER, F.: Tierische Schädlinge an Gehölzen. — Mitt. Deutsche Dendrol. Ges. 210—225, 1916.
- SHELLER, H. D. v.: Versuche zur Bekämpfung von *Coleophora laricella*. Ein Beitrag zur Wirkung von Kontaktinsektiziden auf die Kronenfauna. — Anz. Schädlingskunde *30*, 203—207, 1957.
- SCHENK, C. A.: Fremdländische Wald- und Parkbäume. II. Die Nadelhölzer. — Berlin 1939.
- SCHIMITSCHEK, E.: Ergebnisse von Parasitenzuchten. — Z. ang. Ent. *22*, 558—564, 1936.
- Über den Einfluss der warmen Hangzone und armer, degraderter Böden auf die Bevölkerungsdichte primärer Nadelfresser im natürlichen Verbreitungsgebiet der Nahrungspflanze. (Vorläufige Mitteilung). — Z. ang. Ent. *53*, 69—81, 1963.
- Liste der 1934—1936 und 1940—1953 gezogenen Parasiten und ihrer Wirte. — Z. ang. Ent. *53*, 320—341, 1964.
- SCHINDLER, U.: Zur Bekämpfung der Lärchenminiermotte. — Forst- u. Holzwirt 1965 (im Druck).
- SCHINDLER, U., DIEKERT, K. H. & SCHNEIDER, G.: Erfahrungen mit rückentragbaren Motor-Sprüh- und Stäubegeräten im Forstschutz. — Der Forst- und Holzwirt *13*, 248—251, 1958.
- SCHNEIDERMAN, H. A. & HORWITZ, J.: The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Tritneptis klugii* (Ratzeburg). — J. exp. Biol. *35*, 520—551, 1958.
- SCHOBER, R.: Die Lärche. — Hannover 1949, 285+79 S.
- Die japanische Lärche. — Schriftenr. forstl. Fak. Univ. Göttingen, Bd. 7/8, 212+46 S., 1953.
- SCHÖNWIESE, F.: Einige Beobachtungen über das Auftreten und den Parasitenbefall der Lärchenminiermotte. — Zbl. f. d. ges. Forstwesen *63*, 312—316, 1937.
- SCHOONHOVEN, L. M.: Spontaneous electrical activity in the brains of diapausing insects. — Science *141*, 173—174, 1963.
- SCHOTTE, G.: Lärken och dess betydelse för svensk skogshushållning. — Medd. Stat. Skogsförsöksanst. *13/14*, 529—840, 1917.
- SCHREMMER, F.: Beobachtungen und Untersuchungen über die Insektenfauna der Lärche (*Larix decidua*) im östlichen Randgebiet ihrer natürlichen Verbreitung, mit besonderer Berücksichtigung einer Grosstadtläärche. Teil I & II. — Z. ang. Ent. *45*, 1—48 u. 113—153, 1959.
- SCHULENBURG, A. Fr. v. d.: Om lärken och dess odling i Norden. — Sv. Skogsv.Fören. Tidskr. *56*, 359—370, 1958.
- SCHUSTER, L.: Der Distelfink als Vertilger der Lärchenminiermotte (*Coleophora laricella* Hbn.). — Allg. Forst- u. Jagdztg. *94*, 27, 1920.
- SCHWARZ, H.: Neue Schädlinge der Douglasie. — Z. Pflanzenkrankh. *43*, 417—418, 1933.
- SCHWENKE, W.: Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. und *Formica nigricans* Emery ausserhalb einer Insektenmassenvermehrung. — Beitr. Ent. *7*, 226—246, 1957.

- SCHWENKE, W.: Über die Standortabhängigkeit des Massenwechsels der Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und der Ahoerneule, *Acronycta aceris* L. — Beitr. Ent. 8, 241—290, 1958.
- SCHWERDTFEGGER, F.: Neue Untersuchungen und Erfahrungen zur Prognose von Forstleulenkalamitäten. — Mitt. Forstwirtschaft. Forstwiss. 5, 141—153, 1934.
- Ökologie der Tiere. I. Autökologie. — Hamburg-Berlin 1963, 416 S.
- Das Minimum-Gesetz in der Tierökologie. — Z. Morph. Ökol. Tiere 53, 166—184, 1963.
- SCHWERDTFEGGER, F. & SCHNEIDER, G.: Über den Einfluss von Lärchenminiermottenfrass auf Benadelung und Zuwachs der Lärche. — Forstarchiv 28, 113—117, 1957.
- SHAPPIRO, D. G. & WILLIAMS, C. M.: Cytochrome e in individual tissues of the Cecropia silkworm. — Anat. Rec. 117, 542, 1953.
- SHAPPIRO, D. G. & HARVEY, W. R.: The injury metabolism of the Cecropia silkworm. — II. Injury-induced alterations in oxidative enzyme systems and respiratory metabolism of the pupal wing epidermis. — J. Ins. Physiol. 11, 305—327, 1965.
- SLÁMA, K.: Metabolism during diapause and development in sawfly metamorphosis. — The Ontogeny of Insects (Acta Symp. Evol. Ins.), Prag 1959, 195—201, 1960.
- SMITH, L. & CONRAD, H.: A study of the kinetics of the oxidation of cytochrome c by cytochrome c oxidase. — Arch. Biochem. and Biophys. 63, 403, 1956.
- SPULER, A.: Die sogenannten Kleinschmetterlinge Europas. — Stuttgart 1913, 523 S. + Taf.
- STEIN, W.: Biozöologische Untersuchungen über den Einfluss verstärkter Vogelansiedlung auf die Insektenfauna eines Eichen-Hainbuchen-Waldes. II. — Z. ang. Ent. 47, 196—230, 1960.
- STEINBERG, D. M. & KAMENSKY, S. A.: Les prémisses écologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralidae). — Bull. biol. 70, 145—183, 1936.
- SUNDBY, R.: The parasites of *Phyllocnistis labyrinthella* Bjerk. and their relation to the population dynamics of the leaf miner. — Norsk ent. Tidsskr. Suppl. II, 153 S., 1957.
- SVERIGES METEOROLOGISKA OCH HYDROLOGISKA INSTITUT: Årsbok 37—46, Del 1, 1955—1964.
- *TAKAGI, G.: New Forest Pest in Korea. — Chosen Sanrinkwaihô Nr. 94, 42—49, 1932.
- TANADA, Y.: Epizootiology of insect diseases. — In De Bach, P.: Biological control of insect pests and weeds. London 1964, 548—578.
- TELENGA, N. A.: Braconidae. — Fauna SSSR, Hymenoptera V, Nr. 4, Moskau-Leningrad 1955 (Jerusalem 1964).
- THALENHORST, W.: Zur Bekämpfung der Lärchenminiermotte. — Holz-Zentralblatt 79, 893—894, 1953.
- Zur Kenntnis der Fichtenblattwespen. VI. Die Populationsdichte der *Diprionidae*: Niveau und Fluktuationen. — Z. Pflanzenkrankh. 67, 513—524, 1960.
- Auftreten, Massenwechsel und Bekämpfung der Fichtenspinnmilbe *Paratetranychus (Oligonychus) ununguis* (Jacobi). — Der Forst- und Holzwirt 17, Nr. 15, 6 S., 1962.
- THOM, C. & RAPER, K. B.: A manual of the Aspergilli. — Baltimore 1945, 373 S.
- THOMSON, C. G.: Opuscula Entomologica. — Bd. 6—20, Lund 1874—1895.
- Hymenoptera Scandinaviae. — Bd. 5, Lund 1878.
- THORPE, W. H.: Notes on the natural control of *Coleophora laricella*, the larch case-bearer. — Bull. ent. Res. 24, 271—291, 1933.
- TRÄGÅRDH, I.: Lärkträdsmalen, *Coleophora laricella* Hübn. — Upps. i prakt. Ent. 1910, 23—29.
- Om *Orchestes fagi* L., en bladminerare på boken. — Skogsv. Fören. Tidskr., Fackavd., 1912, 33—42.
- Försök med svavelkalkvätska mot lärkträdsmalen. — Centralanst. f. Jordbruksförsök, Flygblad Nr. 49, Stockholm, Ent. Avd. Nr. 11, 3 S., 1915.
- TREITSCHKE, F.: Die Schmetterlinge von Europa. — 10. Bd., 3. Abt. Leipzig 1835.
- TURNBULL, A. L. & CHANT, D. A.: The practice and theory of biological control in Canada. — Can. J. Zool. 39, 697—753, 1961.
- TYSHCHENKO, V. P.: Bioelectric activity of the nerve chain in developing and diapausing pupae of Lepidoptera. — Rev. Ent. URSS 43, 118—130, 1964.
- TYSHCHENKO, V. P.: & MANDELSTAM, J. E.: A study of spontaneous electrical activity and localization of cholinesterase in the nerve ganglia of *Antheraea pernyi* Guer. at different stages of metamorphosis and in pupal diapause. — J. Ins. Physiol. 11, 1233—1239, 1965.
- VAN DER KLOOT, W. G.: The control of neurosecretion and diapause by physiological changes in the brain of the cecropia silkworm. — Biol. Bull. 109, 276—295, 1955.
- Neurosecretion in insects. — Ann. Rev. Ent. 5, 35—52, 1960.

- VITÉ, J. P.: Die Lärchenminiermotte. Zur Frage des Schadens und der Gegenmassnahmen. — Holzzentralblatt 80, 1065—1067, 1954.
- Der Versuch einer gleichzeitigen Bekämpfung von Blasenfuss und Lärchenminiermotte, seine Grundlagen und Aussichten. — Höfchen-Briefe 8, 35—53, 1955.
- Versuche zur Bekämpfung von Lärcheninsekten durch Impfung des Baumes mit systemischen Insektiziden. — Höfchen-Briefe 10, 61—94, 1957.
- Zur Prognose und Bekämpfung des Lärchenblasenfusses. — Allg. Forstz. 16, 202—204, 1961.
- VOÛTE, A. D.: Aantasting van Douglas door de lariksmot (*Coleophora laricella* Hb.). — Ned. Boschb.-Tijdschr. 24, 224—246, 1952.
- VOÛTE, A. D. & TER PELKWIJK, A. J.: Een oorzaak van het optreden van plagen der lariksmot in Nederland. — Ned. Boschb.-Tijdschr. 20, 7—15, 1948.
- VREDITELI LESA. — Herausg. Akademia Nauk SSSR, Moskau-Leningrad 1955, I. Bd., 421 S.
- WACHTENDORF, W.: Über die Bekämpfung der Lärchenminiermotte. — Anz. Schädlingk. 28, 101—102, 1955.
- *WAKU, Y.: Pupal oxygen uptake in the Chinese oak-silkworm *Antheraea pernyi* Guérin and breaking of its diapause. — Sci. Rep. Tôhoku Univ. 23, 143—155, 1957.
- WEBB, F. E.: An ecological study of the larch casebearer *Coleophora laricella* Hbn. (Lepidoptera: Coleophoridae). — Dissertation, University of Michigan 1953.
- Sampling Techniques for the overwintering stage of the larch casebearer. — Bi.-Mon. Rep. Canada Dep. Agr. 13 (4), 1—2, 1957.
- WIGGLESWORTH, V. B.: The hormonal regulation of growth and reproduction in insects. — Advances in Insect Physiology 2, 247—336, 1964. London-New York.
- WILBERT, H.: Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. — Z. Morph. Ökol. Tiere 50, 576—615, 1962.
- *YANO, M.: Shanrin-Koho (Public Forestry Report), Imperial Forestry Bureau, Tokyo, Nr. 6, 453—470, 1919.
- ZELLER, P. C.: Beitrag zur Kenntnis der Coleophoren. — Linnaea 1849, T. 10, 191—416.
- ZEMP, H.: Sichere und einfache Bekämpfung des Lärchenblasenfusses *Taeniothrips laricivorus* mit dem neuen systemischen Insektizid Rogor. — Schweiz. Z. Forstwesen 113, 11—19, 1962.
- ZIMMERMANN, R.: Einige Beobachtungen über die gefiederten Feinde der Lärchenminiermotte. — Ornith. Monatsschr. 34, 352—357, 1909.
- ZOCCHI, R.: Contributi alla conoscenza degli insetti delle piante forestali. V. Il gen. *Dioryctria* Zell. (Lepidoptera Pyralidae) in Italia. — Redia 44, 9—143, 1961.
- ZOLK, K.: Metsakahjurite esinemine Eestis 1934. — Estländ. forstw. Jb. 7, 614—640, 1935.

Sammanfattning

Ekologiska och fysiologiska studier över lärkträdsmalen, *Coleophora laricella* HBN.

Utbredning, levnadssätt och utveckling. — Sedan mitten av 1700-talet har man odlat lärk i Sverige, och trädslaget förekommer idag i hela landet. *Coleophora laricella* angriper alla lärkarter samt i ringa omfattning även douglasgran i närheten av lärk. Insekten kan genomgå hela sin utveckling på douglasgran.

Lärkträdsmalen förekommer i hela landet utom i norra Sveriges inland. Sannolikt begränsas utbredningen i norr av klimatet, i första hand av vegetationsperiodens temperaturförhållanden. Mot utbredningsområdets gräns har arten hittills inte uppträtt i större omfattning.

Malen svärmar i Sverige mellan den 10 juni och 25 juli. Hanarna kläcks i genomsnitt något tidigare än honorna och har kortare livslängd.

En hona kan lägga omkring 50 ägg. Honans äggförråd avtar under ägg-läggningstiden. Äggen läggs huvudsakligen var för sig och på den distala delen av barrundersidorna.

C. laricella genomgår vanligen 4 larvstadier, ibland även fler. Larvernas storlek tilltar i geometrisk progression. I Sverige lämnar larverna som regel sina barrminor först i stadium III och övergår till säckar. Tidpunkten för bildning av säckar samt storleken och formen på säckarna kan påverkas av värdväxtens förändringar under hösten. Små larver i stadium III, som tidigt lever i säckar, ömsar ofta hud ännu en gång före övervintringen.

I stadium III (eventuellt IV) spinner larverna fast sig för övervintringen, huvudsakligen vid kortskottens baser och skottspetsarna. Vinterförberedelserna genomförs oberoende av om och när frost inträffar. Djuren övervintrar i diapaus, undantagsvis i quiescens.

Diapausen avslutas med hudömsning. I samband därmed kan huvudkapslar bildas, vars bredd ligger mellan de normala genomsnitten för stadierna III och IV. Detta sammanhänger antagligen med tidpunkten för diapausens avslutning.

Larverna reagerar såväl före som efter diapausen positivt fototaktiskt och negativt geotaktiskt. Larverna kan urskilja olika ljusintensitet och attraheras mest av den starkaste ljuskällan. Den negativt geotaktiska reaktionen blir troligen starkare med starkare lutning hos underlaget. Lukt-sinnet tycks inte ha någon särskild betydelse för orienteringen mot födan på våren. En tendens hos larverna att vandra mot skottspetsen förekommer.

Angrepp och skador. — På fjolårsskotten (T-1) brukar man finna såväl de flesta äggen som de flesta larverna både på hösten och vintern. Den högsta angreppstätheten på våren förekommer som regel på de yngsta skottdelarna (T). Kronregionens och beståndets struktur synes till stor del bestämma angreppets fördelning både i höjddled och horisontellt inom beståndet. Den största angreppstätheten förefinns i kronornas resp. be-

ståndens nedre region. Angreppen är ofta starkare i beståndskanterna än i beståndens inre delar. Skillnader i angreppstäthet mellan olika delar av samma bestånd och mellan olika bestånd bestäms av en samverkan mellan många ekologiska faktorer, sålunda ej av trädens hälsotillstånd, vatten- eller näringstillgång var för sig.

En larv minerar på hösten omkring 7 barr, på våren ca 80 barr, vilket ungefär motsvarar barren på 2 kortskott. Den procentuella förlusten av barrmassa är på våren starkast på de yttersta skottdelarna. Förlusten i kronans nedre delar är större än i de övre. Den av en larv förorsakade procentuella förlusten av barrmassa är avsevärt större i den nedre kronregionen än i den övre, vilket torde bero på skillnader i barrmassa.

För en prognos av vårgnaget bestämmer man lämpligen tätheten av levande larver vid slutet av övervintringen. Är tätheten större än en larv per två kortskott (0,5 C/K), kan starkt gnag förväntas.

Angreppet förorsakar tillväxtförluster, som antagligen är proportionella mot förlusterna av barrmassa. Enbart *Coleophora*-gnag förorsakar i Sverige inte trädens död.

Motåtgärder. — Lärkträdsmalens populationstäthet i ett bestånd kan man reducera väsentligt genom normala skogliga åtgärder. Om man ämnar grönkvista eller fälla lärk, bör detta sålunda ske under tiden från slutet av juli till knoppsprickningen. Genom att befrämja fågelfaunan motverkar man skadedjuren. Biologisk bekämpning med patogena mikroorganismer — möjligen med undantag av *Bacillus thuringiensis* —, parasitiska hymenopterer och myror ter sig inte särskilt lovande i Sverige.

Kemisk bekämpning kan utföras under alla årstider. Gynnsammast är besprutning med syntetiska insekticider på våren under knoppsprickningen. Efter en bekämpning är det inte helt säkert att nästa generation blir svag. I Sverige bör lärkträdsmalen enbart i undantagsfall bekämpas med insekticider.

Miljöinflytanden på mortalitet och fertilitet. — Larver i diapaus tål låga temperaturer. Den övre toleransgränsen för konstanta temperaturer ligger mellan 32 och 35° C. Övergående kyla förorsakar ingen nämnvärd mortalitet bland reaktiverade djur. Hög luftfuktighet gynnar svampsjukdomar. Uttorkning ökar mortaliteten. Försök på hösten har visat att ett färre antal larver nått övervintringsstadium på snabbt torkande och gulnande kvistar än på långsamt torkande. Med undantag av puppor och förpuppningsmogna larver dör nästan alla ej fullvuxna djur som fallit ner från träden.

Följande svampar som kan uppträda insektpatogent, har påträffats hos *C. laricella* i Sverige: *Aspergillus effusus* TIRABOSCHI, *Poecilomyces farinosus* (DICKS. ex. FR.) BROWN et G. SMITH och en art, som står nära *Beauveria tenella* (DELACR.) SIEM.

Parasitfaunan i Sverige består uteslutande av hymenopterer. Följande arter har kläckts ur *C. laricella*: *Chrysocharis laricinellae* RATZ. (osäkert), *Ch. nitetis* WALK., *Cirrospilus pictus* NEES, *C. immaculatus* THOMS., *C. diallus* WALK., *Cirrospilus* sp., *Derostenus* sp., *Dicladocerus westwoodi* WESTW., *Habrocytus* sp., *Mesopolobus subfumatus* RATZ., *Sceptrothelys* sp. n., en mymarid (osäker) och ichneumonider (ännu inte artbestämda). De viktigaste arterna är *Ch. nitetis* och *C. pictus*. Ichneumoniderna spelar

en helt underordnad roll, braconider förekom inte i odlingarna. Parasiteringens omfång varierar och håller sig vanligen under 10 %.

Talrika fågelarter, särskilt mesar och finkfåglar, förtär de säckbärande djuren på vintern och våren. Fåglarna hör till de viktigaste fienderna.

Koincidensen mellan lärkträdsmalens utveckling och lärkens vegetationscykel har väsentligt inflytande på fertilitet och mortalitet. Konkurrens förekommer huvudsakligen som intraspecifisk konkurrens. Interspecifisk konkurrens (främst med lärksteklar och fjärilslarver) har i Sverige i allmänhet mindre betydelse.

Populationsdynamik. — De biologiska system, i vilka *C. laricella* studerats, förändrar sig och kan inte betecknas som biocenoser i sträng bemärkelse. För Sveriges vidkommande kan man endast i undantagsfall anta, att populationer av *C. laricella* har en bestämd genomsnittlig täthet över längre tidsperioder.

Efter äggläggningen förorsakar djurens mortalitet intracykliska förändringar av populationstätheten (oscillationer). En starkare tillbakagång i tätheten börjar ofta i och med övervintringen. De viktigaste orsakerna är decimering genom fåglar, parasitering, väderleksförhållanden och i samband därmed svampsjukdomar. Högre grad av parasitering förekommer endast vid vissa tillfällen, svampepidemier är sällsynta.

Mortaliteten synes vara minst på de yngsta skottdelarna och i översta kronregionen. Den varierar mellan olika delar av bestånd och populationer. Detta står i samband med skillnader i lärkträdsmalens och dess naturliga fienders levnadsförhållanden.

De intercykliska förändringarna av populationstätheten (fluktuationerna) rör sig inom ramen för 2—3 potenser av 10. Fluktuationerna framgår bäst av tätheten för övervintrande larver. Denna varierar huvudsakligen mellan 0,04 och 1,5 C/K. Antalet djur, som åtminstone når puppstadiet, brukar som regel räcka till för att bygga upp en hög populationstäthet i nästa generation.

Fluktuationernas maxima uppträder med oregelbundna intervall, i genomsnitt vart 3:e år. Förekomsten av gemensamma maxima för olika populationer avviker inte väsentligt från den vid slumpvis fördelning förväntade förekomsten. Höga tätheter samtidigt i många populationer som t. ex. under 1964 i södra Sverige torde dock ha gemensamma orsaker. Det förmodas att gemensamma maxima i olika populationer kan framkallas av väderleken.

Klimat, ståndort och bestånd determinerar den genomsnittliga populationstätheten. Intraspecifisk konkurrens torde vara den viktigaste regulatorn. Fåglarnas och parasiternas betydelse som regulatorer är inte helt klarlagd. Populationsförändringarnas förlopp i Sverige tyder på en följande väl fungerande regulation. Långvariga förskjutningar i variationerna av populationstätheten uppnår man genom att påverka täthetsberoende faktorer, t. ex. genom förändringar i kronregionen, beståndsklimatet eller livsbetingelserna för naturliga fiender.

Diapaus. — Temperaturen utlöser inte direkt larvernans inträde i diapaus. Värdeväxten har antagligen under normala förhållanden inte något väsentligt inflytande på diapausens förekomst och styrka. Diapausens bör-

jan är inte direkt beroende av att djuren spinner fast sig för övervintring. Fastspunna larver kan övervintra i quiescens.

Frekvenserna av larver, som i en odling dagligen vaknar ur diapaus, motsvarar ungefär en logaritmisk normalfördelning. De första synliga tecknen på fortsatt utveckling efter diapaus visar sig vid 20° C i genomsnitt 3,4 dygn innan larven börjar vandra omkring.

Reaktiveringen påskyndas av temperaturer över 0—5° C. Förhållandet mellan temperatur och reaktiveringshastighet är inte strängt linjärt. Reaktiveringens förlopp i värme liknar en värmesummering. Temperaturväxlingar tycks varken stimulera eller hämma reaktiveringen och larvernas fortsatta utveckling. Låga temperaturer påskyndar inte reaktiveringen, nedkylning har ingen stimulerande inverkan på reaktiveringen.

Larvernas reaktivering börjar redan på hösten och framskrider successivt. Oberoende av värme förlöper reaktiveringen i kyla som en funktion av tiden och i form av en optimumkurva. Larver i diapaus tål lagring i kyla bättre än reaktiverade djur.

Intet inflytande av belysning eller luftfuktighet på reaktiveringen har kunnat påvisas.

Mellan larvernas uppvaknande ur diapaus och lärkens knoppsprickning finns ett nära samband, som tydligt framträder i odlingsexperiment.

Grupper av larver i diapaus, som kommer i värme, visar först en sjunkande och sedan en stigande syreförbrukning. Den sjunkande syreförbrukningen är inte enbart beroende av reaktiveringen. I syreförbrukningens stigande fas ömsar larverna hud och börjar vandra. Med framskridande reaktivering stiger syreförbrukningen under första dagen i värme. Mellan larver i diapaus och reaktiverade larver finns ingen principiell skillnad i syreförbrukningens storlek.

Syreförbrukningen är efter 2 timmars behandling med 0,25 % HCN väsentligt nedsatt. Den cyanid-resistent andningen är i syreförbrukningens sjunkande fas (i början av värmeuppehållet) störst. Därefter sjunker den till ett minimum och repar sig inte mer. Parallellt med andningshämningens tilltagande ökar mortaliteten. Inflytandet av HCN på andningen och mortaliteten beror inte enbart på graden av reaktiveringen.

Halten av cytokrom-c-oxidas i larver i diapaus tycks efter januari—februari inte undergå några väsentliga förändringar. Vid slutet av reaktiveringen stiger halten av cytokromoxidas och fortsätter att öka tills larverna börjar vandra.