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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 55 (1982)

Heft: 1-2

Artikel: Das sympatrische Vorkommen von zwei Pheromonstämmen des Maiszünslers, Ostrinia nubilalis Hbn., in der Südschweiz

Autor: Buechi, R. / Priesner, E. / Brunetti, R.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402019

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.07.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
55, 33-53, 1982

Das sympatrische Vorkommen von zwei Pheromonstämmen des Maiszünslers, Ostrinia nubilalis Hbn., in der Südschweiz

R. BUECHI[1], E. PRIESNER[2], R. BRUNETTI[3]

[1] Eidg. Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, CH-8046 Zürich
[2] Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8131 Seewiesen
[3] Servizio fitosanitario cantonale, CH-6500 Bellinzona

Sympatric occurrence of two pheromonal strains of the European corn borer, Ostrinia nubilalis HBN., *in southern Switzerland* - The distribution of different populations of *O. nubilalis* in the Canton Tessin was studied for five years by means of pheromone trapping, antennogram measurements, laboratory behavioural assays of individual males, and GC analysis of ovipositor washes of individual females. The results indicate the presence of two pheromonal strains, one producing (Z)-11 and (E)-11 tetradecenyl acetate in an approx. ratio of 97/3%, and the other, in a ratio of 3/97%. These forms evidently correspond to the (Z) strain and (E) strain as reported earlier from other parts of Europe and from areas of secondary establishment of this species in North America.

At all closely studied localities both forms were found to be present although in differing proportions. According to the present results, in a small region (approx. 15 km^2) in the plain of Magadino the (Z) strain reaches almost 40% of the population, whereas its proportion is between 5 to 20% at all other test localities. Evidently, the Tessin is an area of overlap of the «southern» (E) strain and the «northern» (Z) strain; several hypotheses are offered to explain the historical development of this pattern of sympatry.

Although various field and laboratory observations made during this study indicate strong reproductive isolation between the two forms, at some localities a few females with an apparent intermediary («hybrid») combination of the two pheromone components were found. The problem of clarifying the possible genetic exchange between the two strains, and thus their unresolved status as sibling species or as morphs of a common species, is briefly outlined.

Der weibliche Sexuallockstoff des Maiszünslers, *Ostrinia nubilalis* HBN., wurde vor etwa 10 Jahren an Tieren aus dem amerikanischen Bundesstaat Iowa als Gemisch von 97% (Z)-11-Tetradecenylacetat (Z11-14:Ac) und 3% (E)-11-Tetradecenylacetat (E11-14:Ac) beschrieben (KLUN & BRINDLEY, 1970; KLUN & ROBINSON, 1971; KLUN *et al.* 1973). Kurze Zeit später wurde aus dem Nordosten der USA eine zweite Form des Maiszünslers bekannt, deren Weibchen ein Gemisch dieser beiden Isomere im Verhältnis Z11-/E11-14:Ac von 3/97% produzieren, auf das die Männchen dieser Form spezifisch antworten (ROELOFS & COMEAU, 1971; ROELOFS *et al.*, 1972; KOCHANSKY *et al.*, 1975). Diese beiden Phänotypen, für die bisher keine morphologischen Unterscheidungsmerkmale gefunden wurden, sind nach neueren Allozym-Untersuchungen möglicherweise als Semispezies einzustufen (s. Diskussion). In der Literatur werden sie meist als «intraspezifische Pheromonrassen» oder «Pheromonstämme» (pheromone strains) geführt. Diese Bezeichnung wird auch hier übernommen: wir sprechen also nachfolgend von der «(Z)- und (E)-Rasse», vom «(Z)- und (E)-Stamm» bzw. Tieren des «(Z)- und (E)-Typs» und bezeichnen als «(Z)- und (E)-Gebiete» die geographischen Gebiete ausschliesslichen oder überwiegenden Vorkommens einer der beiden Formen.

In einer grossräumigen Untersuchung in Nordamerika und Europa ermittelten KLUN *et al.* (1975) mit Pheromon-Fallen, die mit fünf unterschiedlichen Mischungen von Z11- und E11-14:Ac bestückt waren, die Verbreitung der beiden Formen. Dabei konnten in den USA nur in Pennsylvania und New Jersey, in Europa einzig bei Chartres (Frankreich) stärkere Fänge sowohl mit der 97/3- wie der 3/97-Mischung erzielt werden, aus denen auf ein sympatrisches Auftreten beider Formen an den betreffenden Lokalitäten geschlossen wird. In allen übrigen untersuchten Gebieten war dagegen nur eine der beiden Mischungen stärker fängig. Allgemein, in Nordamerika wie in Europa, überwogen dabei offensichtlich Gebiete der «(Z)-Rasse» über solche der «(E)-Rasse».

In der Schweiz erwiesen sich die nördlichen und westlichen Landesteile in dieser Untersuchung als «(Z)-Gebiete» (s. KLUN *et al.*, 1975). Im angrenzenden Italien, bei Bologna, wurden dagegen mehrheitlich Tiere gefunden, die den Kriterien der «(E)-Rasse» entsprachen. Dies liess vermuten, dass letztere auch im südlichen Teil der Schweiz (Kt. Tessin) vorkomme.

Wir haben in den Jahren 1976–1980 die Maiszünsler-Population dieses Gebietes mit Pheromon-Fallen, elektrophysiologischen Tests, einem Verhaltenstest sowie gaschromatographischen Analysen auf das Vorhandensein der beiden Formen untersucht. Die Ergebnisse dieser Studie werden hier vorgelegt. Sie zeigen, dass im gesamten Untersuchungsgebiet beide Formen sympatrisch auftreten, wobei an allen näher untersuchten Lokalitäten die (E)-Rasse überwiegt. Über diese allgemeine Feststellung hinausgehend, ergeben sich erste Hinweise auf ein regionales Gefälle im relativen Anteil der (Z)-Form an der Gesamtpopulation. Für die Entstehung dieses heutigen Verbreitungsbilds der beiden Formen im Kanton Tessin stellen wir mehrere alternative Hypothesen zur Diskussion.

Im Zuge der vorliegenden Untersuchung gelang der Nachweis von Individuen, die nach den angewandten Kriterien als Freilandhybriden der beiden Pheromonstämme einzustufen sind. Wir nehmen diesen Befund zum Anlass, um neuere Ergebnisse zur Frage des taxonomischen Status und der reproduktiven Isolation dieser Formen näher zu diskutieren.

MATERIAL UND METHODEN

Versuchstiere

Die für die verschiedenen Tests verwendeten Maiszünsler wurden in Klimakammern bei einer Hell-/Dunkelperiode von 16/8 Stunden und einer Wechseltemperatur von 25/17 °C aufgezogen. Neben frischem Freilandmaterial wurden folgende Laborzuchten verwendet:

(Z)-Stamm: Die Tiere dieses Stammes wurden ursprünglich im nördlichen Teil der Schweiz gesammelt, wo nach Pheromon-Fallenfängen (KLUN *et al.* 1975) mit hoher Wahrscheinlichkeit die Population nur aus (Z)-Tieren bestand.

(E)-Stamm: Dieser Stamm wurde aus Tieren, die in Breganzona (Abb. 6) gesammelt wurden, gezogen. Wie die nachfolgend aufgeführten Untersuchungen zeigen, besteht diese Population überwiegend aus (E)-Tieren.

Mischzucht: Es handelt sich hier um die Nachkommen von Tieren, die in Gordola gesammelt wurden. In dieser Zucht sind sowohl (Z)- als auch (E)-Tiere vorhanden.

Vergleichsmaterial weiterer Herkunft: (Z)- und (E)-Tiere aus Labor-Reinzuchten der Biologischen Bundesanstalt Darmstadt (Dr. J. FRANZ) und der INRA-Laboratorien in Bordeaux (Dr. P. ANGLADE, Dr. J. STÖCKEL) und Brouessy (Dr. C. DESCOINS)

dienten in den elektrophysiologischen Studien als Vergleichsmaterial. Die betreffenden (Z)-Stämme sind süddeutscher und französischer Herkunft; bei den (E)-Tieren handelt es sich um Nachzuchten des Geneva-Stammes (Dr. W. L. ROELOFS).

Pheromon-Fallen

In der Regel wurden Pheromon-Fallen vom Typ Zoecon 1C verwendet. 1980 waren teilweise Pheromon-Fallen im Einsatz, wie sie für den Apfelwickler (*Laspeyresia pomonella)* gebraucht werden (BAGGIOLINI & GRANGES 1972). Die Pheromonkapseln für die Fallen stammten von verschiedenen Lieferanten: einem unbekannten Hersteller (1972); Dr. H. ARN, Eidg. Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, CH-8820 Wädenswil (1976); Dr. J. STÖCKEL, Institut de la Recherche Agronomique, F-33140 Pont-de-la-Maye (1977); sowie Zoecon Corporation, Palo Alto, USA (1979/80). Weitere Daten sind der Tab. 1 zu entnehmen.

Verhaltenstest für Männchen

Um die Männchen in (Z)- und (E)-Typen zu klassieren, entwickelten wir 1978/79 einen Verhaltenstest. Frisch geschlüpfte Männchen wurden während mindestens 3 Tagen im Dauerlicht bei 25 °C gehalten. Für die Verhaltenstests

Tab. 1: Übersicht der Pheromon-Fallenversuche der Jahre 1972–1980. Die geprüften Isomerenverhältnisse und Versuchsergebnisse sind in Tab. 2, 3 und Abb. 3–6 spezifiziert.

Jahr	Pheromonkapsel	Anz. Isomerenmischungen	Anzahl Standorte	Fangperiode	Anz. Pheromonkaps. je Fangperiode	Kontrollen
1972	unbek.	2	unbek.	1.5.-15.9.	unbekannt	täglich
1976	Gummi	11	1	13.8.-27.8.	1	alle 3 Tg.
1977	Gummi	10	2	5.8.-21.9.	1	wöchentl.
1979	Gunni	2	4	31.7.-24.9.	1	wöchentl.
1980	Gummi	2	21	29.5.-24.9.	3	wöchentl.

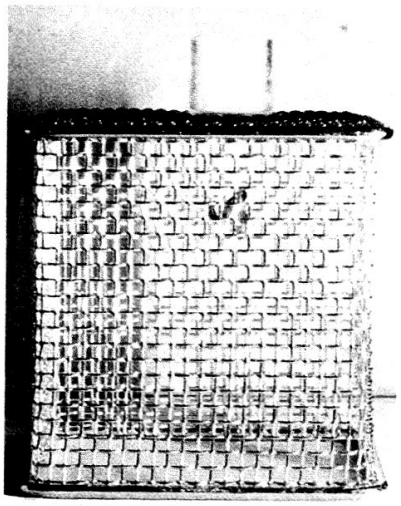

Abb. 1: Verhaltenstest für Maiszünslermännchen. Im Testkäfig (10 cm Kantenlänge) befindet sich ein einzelnes Männchen; auf dem Käfig ein Acrylglasring, auf dessen Innenseite synthetisch hergestellter Sexuallockstoff (Z11-14 : Ac und E11-14 : Ac entweder im Verhältnis 97/3% oder 3/97%; s. Material und Methoden) aufgetragen wurde.

wurden sie einzeln in einen Käfig von 10 cm Kantenlänge gebracht (Abb. 1). Die Lichtstärke betrug 10 Lux. Nach 10 min Akklimatisation an die Raumtemperatur von 17 °C wurde auf den Käfig ein Acrylglasring von 2 cm Durchmesser gestellt, dessen Innenseite mit einer Gummikapsel, wie sie für die Pheromon-Fallen verwendet werden ((Z)- und (E)-Typ von Zoecon), leicht bestrichen worden war. Die Reizwirksamkeit jedes Acrylglasringes wurde zuerst an 10 Männchen aus unserer Laborzucht getestet, von denen mindestens 7 positiv reagieren mussten. Dazu wurden die Männchen während 3 Minuten auf Verhaltensreaktionen beobachtet. Folgende Raktionen wurden notiert: 1 = Schwirrtanz, 2 = Ausstossen der Genitalklappen, 3 = Spreizen der Genitalklappen und 4 = Begattungsversuch (Abb. 2a–d). Ein Männchen wurde als positiv gewertet, wenn es mindestens 3 der 4 Verhaltensreaktionen zeigte.

Bei positiver Reaktion auf die Z11-/E11-14 : Ac-Mischung von 97/3% bezeichnen wir das betreffende Männchen im nachfolgenden als «(Z)-Typ», bei positiver Reaktion auf die reziproke Mischung als «(E)-Typ».

Aus methodischen Überlegungen wurden bisher dieselben Männchen nicht in grosser Zahl mehrmals geprüft. Werden nämlich die Männchen längere Zeit bei 17 °C belassen, sprechen sie auf Lockstoffreize weniger gut an. Auch das Zurückführen zu 25 °C und Testen der Männchen an darauffolgenden Tagen ist wegen der rasch zunehmenden Sterblichkeit problematisch. Es muss also offen bleiben, ob die nicht ansprechenden Männchen auf ein anderes Mischungsverhältnis der beiden Substanzen positiv reagiert hätten (siehe Resultate).

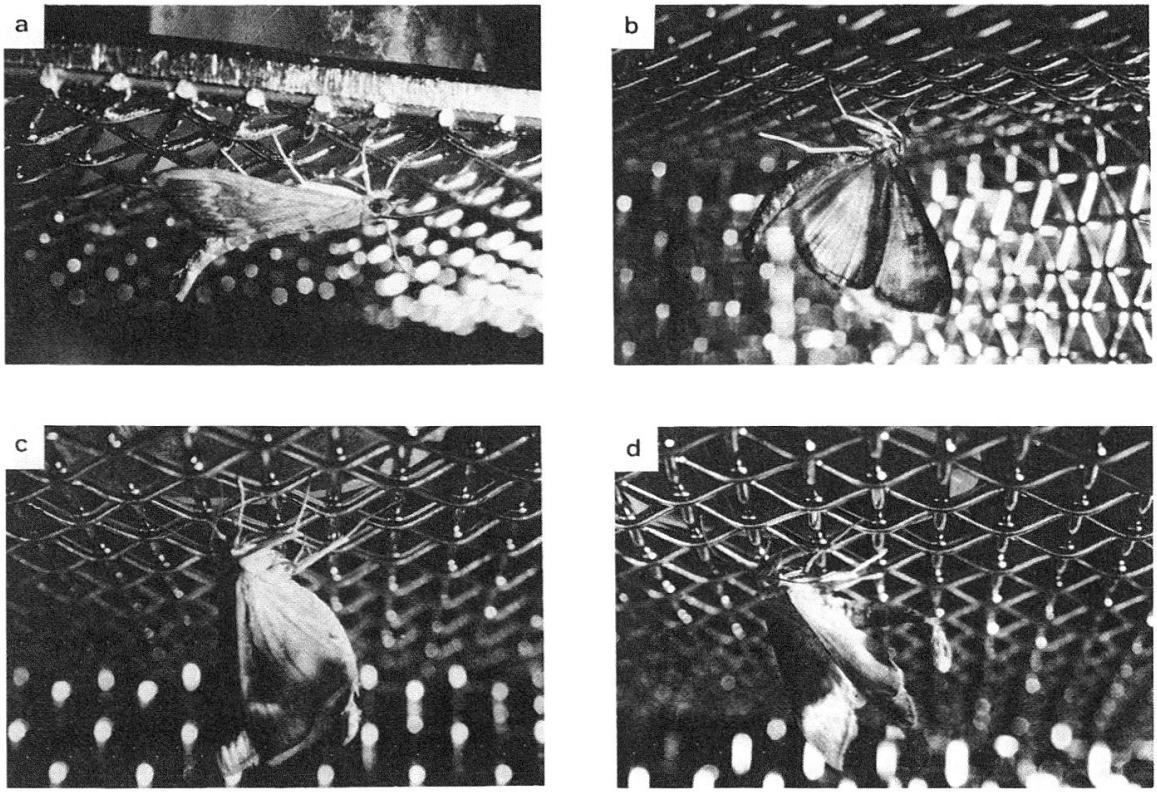

Abb. 2: Verhaltensreaktionen der Männchen. (a) Antennenbewegung direkt unter dem Acrylglasring. (b) Beginn des Schwirrtanzes. (c) Höhepunkt des Schwirrtanzes. (d) Begattungsversuch in Richtung Acrylglasring.

Antennogramm-Messungen

Ableitungen langsamer Summenpotentiale (Elektroantennogramm = EAG) erfolgten von isolierten Antennen nach Standardverfahren (SCHNEIDER *et al.*, 1967; PRIESNER *et al.* 1977). Als Reizquelle dienten mit definierten Substanzmengen beladene Filterpapiere (13 x 13 mm), die in Glashülsen (Länge 50 mm, i. D. 4,5 mm) befestigt waren. Über sie wurde zur Reizung ein Luftstrom (1 m/sec) für 1,0 sec auf das Antennenpräparat gerichtet. Zwischen den Reizen, die in Abständen von 20–30 sec geboten wurden, strömte Frischluft über das Präparat. Nur die Maximalamplitude der während der Reizsekunde ausgelösten EAG-Antwort wird hier gewertet.

Ziel der im Rahmen des vorliegenden Programms durchgeführten EAG-Messungen war es, individuelle Männchen den als «(Z)-Typ» bzw. «(E)-Typ» bezeichneten Formen zuzuordnen. Dazu wurde zunächst an Männchen aus reinen Laborzuchten der betreffenden Formen[4] das EAG-Reaktionsspektrum auf zahlreiche synthetische Testsubstanzen vergleichend bestimmt[5]. Aus diesen Daten ergab sich dann das zweckmässigste Programm zur Zuordnung neuer Testmännchen.

Hier ist festzuhalten, dass bei allen geprüften Männchen aus Reinzuchten des (Z)-Stammes ausnahmslos Z11-14 : Ac, bei allen Testmännchen des (E)-Stammes stets E11-14 : Ac unter allen geprüften Substanzen die relativ höchste EAG-Antwort auslöste. Allerdings differierte bei beiden Formen die Wirksamkeit des anderen Stereoisomeren um weniger als eine Zehnerpotenz der Reizmenge (s. Diskussion). Eine Umkehr des spezifischen Wirkungsverhältnisses der beiden Substanzen wurde auch während mehrstündiger Messungen an einem Antennenpräparat, desgl. nach starken Konditionsreizen nie beobachtet. Da auch keine der zahlreichen weiteren Testsubstanzen stärkere Unterschiede der EAG-Wirkung gegenüber Männchen der beiden Stämme zeigte, wurde das Diagnose-Programm zur Zuordnung neuer Männchen schliesslich auf die beiden Schlüsselsubstanzen Z11-14 : Ac und E11-14 : Ac beschränkt.

NAGAI *et al.* (1977) bestimmten für Tiere eines (Z)-Stammes («London strain») und (E)-Stammes («Geneva strain») von *O. nubilalis* sowie deren F_1-Hybriden vergleichend die EAG-Wirksamkeit dieser beiden Acetate anhand der Antworten auf die Standardmenge von 20 µg. Demgegenüber verwendeten wir in unseren Versuchen für beide Substanzen drei Reizmengen, 0,1 µg, 1 µg und 10 µg, die im Laufe eines Experimentes in aufsteigender Dosis eingesetzt wurden: zunächst wurde die Wirkung von 0,1 µg Z11-14 : Ac mit der von 0,1 µg E11-14 : Ac verglichen; daran schlossen sich Prüfungen von 1 µg beider Substanzen an sowie, bei einem Teil der Antennenpräparate, solche von 10 µg. Stets alternierten dabei ein oder zwei Z11-14 : Ac-Reize mit ein oder zwei E11-14 : Ac-Reizen. Kontrollreize mit leeren Glashüllen wurden in unregelmässigen Abständen eingeschaltet.

[4] E-Typ: Geneva-Stamm; Z-Typ aus Süddeutschland und Frankreich.

[5] In diese Bestimmung der EAG-Reaktionsspektren wurden einfach und doppelt ungesättigte Acetate schrittweise veränderter Kettenlänge und Doppelbindungsposition sowie eine Auswahl von Alkohol- und Aldehydanalogen einbezogen. Allgemein wird bei derartigen EAG-Reaktionsspektren für jede Testverbindung die relative Wirksamkeit durch die zur Erzielung amplitudengleicher EAG-Antworten benötigte Substanzmenge präsentiert (für andere Lepidopteren-Gruppen vgl. PRIESNER, 1979 a, b; PRIESNER *et al.*, 1977). Die detaillierte Darstellung und Diskussion der EAG-Spektren intraspezifischer Formen von *O. nubilalis,* und die Beziehung dieser Spektren zu den Antwortmustern einzelner beteiligter Sinneszelltypen, erfolgt an anderer Stelle (PRIESNER *et al.*, in Vorber.).

Gewertet wurden nur jene Abschnitte eines Versuches, in denen die synthetischen Substanzen mindestens die doppelte EAG-Amplitude wie der zeitlich nächstliegende Kontrollreiz auslösten. Ebenso wurden Präparate verworfen, an denen das Messprogramm eine Mindestanzahl von 20 Einzelvergleichen nicht erreichte. Wie die Registrierbeispiele der Abb. 3 a und b zeigen, können die Antworten eines Antennenpräparats auf denselben Reiz im Laufe eines Versuchs

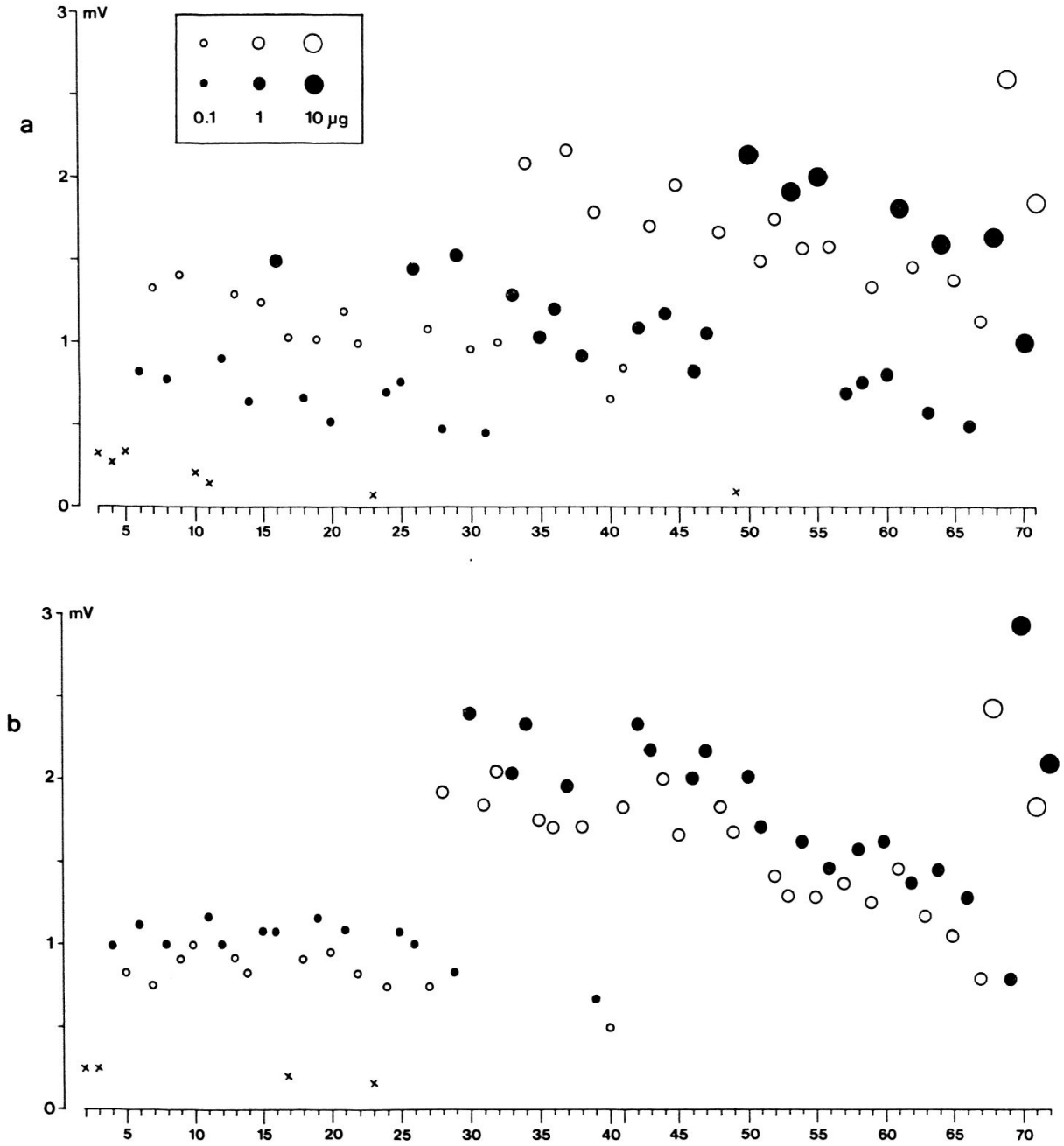

Abb. 3: Antennogramm-Antworten (mV Amplitude) eines Männchens der (Z)-Form (a) und der (E)-Form (b) von *O. nubilalis* auf drei Testdosen (0,1 µg, 1 µg, 10 µg von (Z)-11-Tetradecenylacetat, (Z11-14 : Ac, o) und (E)-11-Tetradecenylacetat (E11-14 : Ac, ●). Die 69 bzw. 71 Reize wurden in der angeführten Reihenfolge im Abstand von 20 bis 40 sec geboten. Kontrollreize ohne Lockstoff sind mit x bezeichnet.

stark adaptieren. Aus diesem Grunde wurden stets nur die zeitlich unmittelbar aufeinanderfolgenden Antworten miteinander verglichen. Als «(Z)-Reaktionstyp» werden nachstehend Tiere bezeichnet, deren Antennenpräparate in ≧90% solcher Einzelvergleiche das Z11-14 : Ac stärker beantworten als dieselbe Menge des E11-14 : Ac, und als «(E)-Reaktionstyp» alle Tiere, an denen das (E)-11-Isomere in ≧75% der Vergleiche die höhere EAG-Antwort auslöste. Durch diese hohe Vorgabe des Messprogramms (≧90% bzw. ≧75% gleichsinnige Antworten in ≧20 Einzelvergleichen) ist die Wahrscheinlichkeit für fälschliche Zuordnung eines Männchens, das den hier genannten Kriterien des anderen Typs entsprechen würde, <0,1% (X^2-Test).

Bei diesem Verfahren wird von einer Abgrenzung etwaiger weiterer (z. B. «hybrider») Reaktionstypen abgesehen; Präparate, deren Antworten den angegebenen Kriterien für die Zuordnung zum (Z)- oder (E)-Typ nicht entsprachen, bleiben also ungewertet.

Gaschromatographische Analyse von Weibchenextrakten

In den Jahren 1979 und 1980 wurden Maiszünslerraupen im Freiland gesammelt und im Labor zu Adulten aufgezogen. Nach dem Schlüpfen der Falter wurden die Weibchen für 2 Tage bei Dauerlicht und 25 °C gehalten. Anschliessend wurde einzelnen Weibchen der Ovipositor herauspräpariert, in 3,5 µl Heptan gebracht und davon 2 µl in den Gaschromatographen injiziert (ähnlich wie bei Klun & Maini, 1975). Es wurde ein Gaschromatograph Typ HP-5830 A mit FID verwendet; Säule: Carbowax 20M, 50 m, 0,31 mm innerer Durchmesser. Bewertet wurde der prozentuale Anteil von Z11-14 : Ac und E11-14 : Ac im Weibchenextrakt. Bei einem Verhältnis von Z11-/E11-14 : Ac von 75-100/25-0% wurde das betreffende Weibchen als «(Z)-Form», bei einem Verhältnis von 25-0/75-100% als «(E)-Form» eingestuft. Weibchen mit einem Z11-/E11-14 : Ac-Anteil von 25-75/75-25% wurden als «Hybriden» bezeichnet.

RESULTATE

Fangversuche

Die Ergebnisse von Fangversuchen mit verschiedenen Mischungen des (Z)-11- und (E)-11-Tetradecenylacetats (Z11-14 : Ac, E11-14 : Ac) in den Jahren 1976 und 1977 sind in den Abb. 4-5 dargestellt. Nach diesen Befunden herrscht im südlichen Teil des Kantons Tessin (Breganzona) offenbar die (E)-Rasse vor. Die Fänge in Gordola ergeben dagegen kein klares Bild; einerseits ist die Gesamtzahl der gefangenen Männchen klein, und andrerseits wurden mit allen Isomerenmischungen Männchen gefangen (Abb. 5b).

Weitere Hinweise zu dieser Frage ergaben sich im Rahmen von Verwirrungsversuchen zur Bekämpfung des Maiszünslers (Büchi *et al.*, 1981). Bei diesen Versuchen wurden 1979 und 1980 an 7 Standorten jeweils in das behandelte und das unbehandelte Feld je 1 Falle vom (Z)- und (E)-Typ gehängt. Die Resultate aus den unbehandelten Feldern (Tab. 2) zeigen an allen 7 Standorten eine Bevorzugung des (E)-Präparats.

1979 wurden unerwartet Resultate von Pheromon-Fallenfängen aus dem Jahre 1972 im Kanton Tessin gefunden. Woher die Pheromonkapseln vom (Z)-

und (E)-Typ stammten, konnte nicht mehr festgestellt werden. Die Fallenfänge (Tab. 2b) stimmen mit den Resultaten der Jahre 1976–1980 überein.

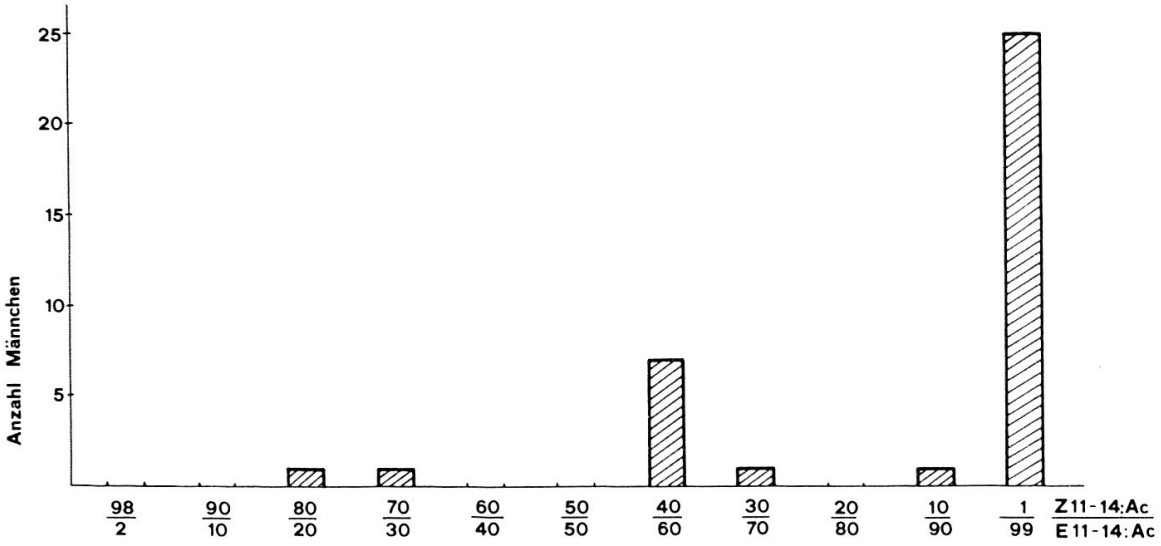

Abb. 4: Pheromon-Fallenfänge von *O. nubilalis*-Männchen an 11 Mischungen von Z11-14 : Ac/ E11-14 : Ac bei Breganzona, 1976.

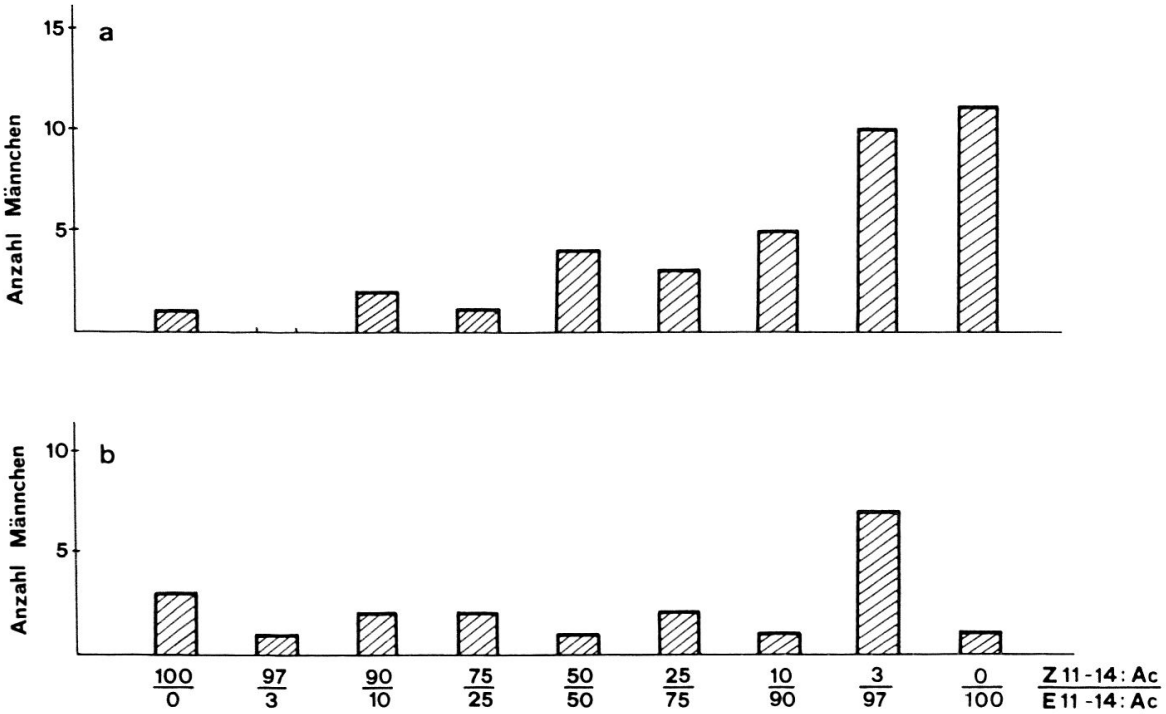

Abb. 5: Pheromon-Fallenfänge von *O. nubilalis*-Männchen an 9 Mischungen von Z11-14 : Ac/ E11-14 : Ac, 1977, (a) bei Breganzona, (b) bei Gordola.

Tab. 2: Pheromon-Fallenfänge von *O. nubilalis*-Männchen an verschiedenen Standorten im Kanton Tessin (eingezeichnet in Abb. 8). An jedem Standort befand sich je 1 Falle des (E)-Typs und des (Z)-Typs.

Ort	Jahr	Standort der Falle in Abb. 8	Anzahl Männchen in Fallen des (E)-Typs (97% E11-14:Ac + 3% E11-14:Ac)	Anzahl Männchen in Fallen des (Z)-Typs (97% Z11-14:Ac + 3% E11-14:Ac)	(Z)-Typ in %*)
a) Giubiasco	1979	1	68	5	6.8 [2.3-15.3]
Ramello 1	1979	2	21	13	38.2 [22.2-56.4]
Ramello 2	1979	3	17	8	32.0 [15.0-54.0]
Giubiasco 1	1980	4	20	5	20.0 [6.8-40.7]
Giubiasco 2	1980	5	9	0	0 [0 -33.6]
Ciossa	1980	6	22	12	35.3 [19.8-53.5]
Camorino	1980	7	22	5	18.5 [6.3-38.1]
b) Cadenazzo	1972	8	32	13	28.9 [16.4-44.3]

*) mit Angabe des 95%-Vertrauensbereichs

Im Jahre 1980 wurde an insgesamt 18 Orten im Kanton Tessin mit Pheromon-Fallen vom (Z)- und (E)-Typ die Verbreitung der beiden Rassen kontrolliert. Abb. 6 gibt eine Übersicht der Fangergebnisse. Bei den geringen Fangzahlen (insgesamt ca. 100 Tiere) können auch hier nur Trends abgelesen werden. Danach scheint im ganzen Kanton Tessin die (E)-Rasse vorzuherrschen; der Anteil der (Z)-Rasse läge ganz im Süden unter 10%, während er im Tal des Flusses Ticino auf 35% ansteigt.

Verhaltenstest

In Breganzona und Gordola wurden 1978 in Maisfeldern Larven der zweiten Generation gesammelt und im Labor in Langtagbedingungen gebracht. Da die Larven diapauseinduziert waren, erfolgte die Verpuppung nur zögernd. Wegen der kleinen Anzahl Falter, die gleichzeitig schlüpften (ca. 20), wurde eine F_1-Generation gezogen. Die Männchen dieser Generation wurden dem Verhaltenstest unterworfen. Die Resultate sind in Tab. 3 zusammengestellt.

Demnach reagierte kein Männchen aus Breganzona positiv auf die Kombination Z11-14 : Ac/E11-14 : Ac von 97/3% ((Z)-Präparat), während ein hoher Anteil auf die reziproke Kombination von 3/97% ((E)-Präparat) ansprach. Bei den Tieren aus Gordola war der Anteil der auf das (Z)-Präparat oder das (E)-Präparat positiv reagierenden Männchen etwa gleich gross.

An Männchen beider Populationen erfolgten auch orientierende Tests mit einer Z11-14 : Ac/E11-14 : Ac-Mischung von 50/50%. Von 47 geprüften Tieren aus Gordola sprachen 6 (= 12,8%), von 44 Tieren aus Breganzona 5 (= 11,4%) auf diese Mischung positiv an. Ob es sich bei diesen Individuen tatsächlich um Mischtypen («Hybriden») handelte oder ob einige Tiere der (Z)- und/oder (E)-Form auf die 50/50-Mischung positiv geantwortet hatten, muss vorläufig offen bleiben (s. Diskussion).

In ersten Tests an männlichen F_1-Hybriden eines (Z)- und (E)-Stammes wurden mehr Antworten auf die 50/50-Mischung registriert als auf die 97/3- und 3/97-(Z11-14 : Ac/E11-14 : Ac)-Mischungen. Im einzelnen wurden 6 F_1-Hybriden eines Einzelpärchens (♂E x ♀Z) zuerst auf eine Mischung 3/97 getestet, wobei 2 positiv reagierten; 10 Minuten später wurden die gleichen Tiere auf 50/50 getestet, 5 reagierten positiv; im anschliessenden Test auf 97/3 reagierte nur noch 1 Männchen positiv. Die 8 F_1-Hybriden eines anderen Pärchens (♂E x ♀Z) wurden in der Reihenfolge 50/50, 3/97 und 97/3 geprüft, mit dem Ergebnis: 5 positiv, 0 positiv und 0 positiv. Die Untersuchung derartiger F_1-Hybriden wird gegenwärtig fortgesetzt.

EAG-Analyse

Aus den beiden Zuchten, für die das Ergebnis von Verhaltenstests in Tab. 3 wiedergegeben ist, wurden Männchen auch vergleichend auf den EAG-Typ untersucht. Von den 18 eindeutig zuzuordnenden Männchen aus der Gordola-Zucht entsprachen 10 dem (Z)-Typ und 8 dem (E)-Typ, während alle 6 abschliessend geprüften Männchen der Breganzona-Zucht dem (E)-Typ angehörten. Dieser Befund stimmt mit den Ergebnissen der Verhaltensanalyse gut überein.

Während in den bisher genannten Fällen die Zusammensetzung einer Population bzw. ihrer F_1-Nachzucht geprüft wurde, erfolgte in einer weiteren Testserie eine Untersuchung der männlichen Nachkommen individueller Pärchen aus einer Labormischzucht (s. Material und Methoden). Die betreffende Zucht war 1976 mit ca. 100 Tieren aus dem Gebiet von Bellinzona (Gordola) begonnen

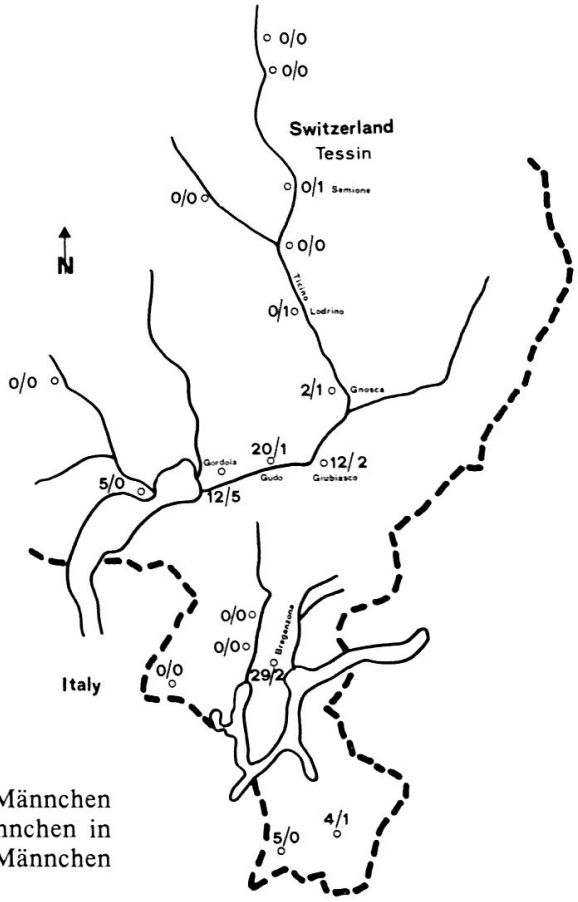

Abb. 6: Pheromon-Fallenfänge von *O. nubilalis*-Männchen 1980 im Kanton Tessin. Erste Zahl: Anzahl Männchen in Fallen mit dem (E)-Präparat; zweite Zahl: Anzahl Männchen in Fallen mit dem (Z)-Präparat.

worden. Im Frühjahr 1978 wurden die männlichen Nachkommen von 7 individuellen Pärchen aus dieser Zucht dem EAG-Test unterworfen, wobei pro Familie meist 3 F_1-Männchen abschliessend untersucht werden konnten. Bei 4 dieser Familien gehörten alle untersuchten männlichen Nachkommen ausnahmslos dem (E)-Typ, bei den 3 weiteren Familien ausnahmslos dem (Z)-Typ an. Obwohl das relativ geringe Material noch keine endgültige Aussage erlaubt, stützt es die Annahme, dass sich in Labor-Mischzuchten von *O. nubilalis* die (Z)-Tiere und die (E)-Tiere nur untereinander fortpflanzen und damit beide Stämme nach Jahren noch unvermischt erhalten sind (s. Diskussion).

Gaschromatographische Analyse von Weibchenextrakten

Abb. 7 gibt Auskunft über die Ergebnisse der gaschromatographischen Analyse von Auswaschungen von Ovipositoren einzelner Weibchen. Die zahlenmässige Zusammensetzung der Breganzona- (Abb. 7a) und Gordola-Population (Abb. 7b) bezüglich (E)- und (Z)-Typ sowie «Hybriden» ist aus Tab. 4 ersichtlich (für die Abgrenzung «(E)-Typ» - «Hybrid» - «(Z)-Typ» siehe Material und Methoden). Die Resultate zeigen für beide Standorte ein Überwiegen des (E)-Typs und bestätigen damit die Ergebnisse der Pheromon-Fallenfänge.

Tab. 3: Zuordnung von *O. nubilalis*-Männchen zu Pheromontypen anhand der positiven Reaktion auf Lockstoffpräparate des (Z)-Typs oder des (E)-Typs in einem Verhaltenstest.

Herkunft der Männchen	Test auf Isomerengemisch	Anzahl geprüft	Anzahl positiv	% positiv *)
Breganzona	97% E11-14:Ac + 3% Z11-14:Ac	51	45	88.2 [76.1-95.6]
	97% Z11-14:Ac + 3% E11-14:Ac	50	0	0
Gordola	97% E11-14:Ac + 3% Z11-14:Ac	50	23	46.0 [31.8-60.7]
	97% Z11-14:Ac + 3% E11-14:Ac	51	24	47.1 [33.7-62.6]

*) mit Angabe des 95%-Vertrauensbereichs

Tab. 4: Zuordnung von *O. nubilalis*-Weibchen zu Pheromontypen anhand gaschromatographischer Analysen von Auswaschungen von Pheromondrüsen.

Herkunft der Weibchen	Anzahl untersucht	(E)-Typ		(Z)-Typ		"Hybrid"	
		Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
Breganzona	27	20	74.1	3	11.1	4	14.8
Gordola	51	31	60.8	13	25.5	7	13.7

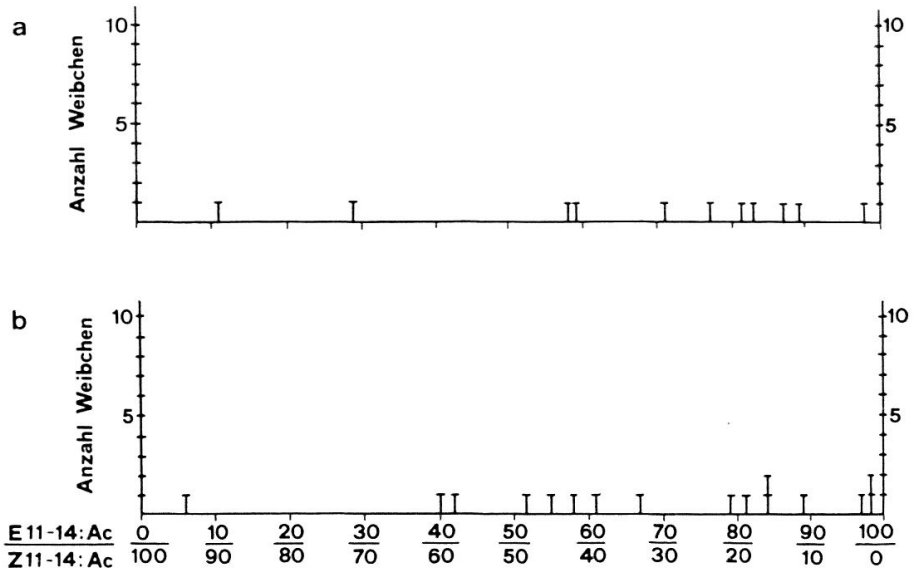

Abb. 7: Häufigkeitsverteilung unterschiedlicher Isomerenverhältnisse von Z11-14 : Ac/E11-14 : Ac in Auswaschungen von Ovipositoren einzelner Weibchen von *O. nubilalis* in Freilandproben aus (a) Breganzona (27 ♀♀) und (b) aus Gordola (51 ♀♀). Geringe Anteile des reziproken Isomeren wurden wegen der niedrigen Gesamtdosis (wenige ng Pheromon pro ♀) meist nicht mehr erfasst; das betreffende Isomerenverhältnis ist daher hier mit 100% wiedergegeben. Aufgrund dieser Daten werden die Weibchen drei Pheromontypen zugeordnet (s. Tab. 4).

DISKUSSION

Aus den dargelegten Ergebnissen geht hervor, dass in der Südschweiz, ähnlich wie in bestimmten Gebieten der USA (Pennsylvania, New Jersey; CARDÉ *et al.*, 1975; KLUN et al., 1975), mindestens zwei Formen des Maiszünslers mit unterschiedlichem weiblichem Sexualpheromon sympatrisch vorkommen. Fallenfänge, Verhaltenstests und EAG-Analysen an Männchen sowie gaschromatographische Analysen von Auswaschungen von Ovipositoren einzelner Weibchen sprechen übereinstimmend dafür, dass es sich dabei um die aus der Literatur als «(Z)-Rasse» bzw. «(E)-Rasse» bekannten Formen handelt.

Wir diskutieren zunächst die Kriterien, die wir für die experimentelle Zuordnung individueller Männchen und Weibchen zu diesen Formen verwendeten. Anschliessend sollen die Befunde in Hinblick auf das heutige Verbreitungsbild der beiden Formen im Kanton Tessin betrachtet werden, für dessen Entstehung 2 Hypothesen zur Diskussion gestellt werden. Abschliessend weisen wir auf eine Reihe noch offener Fragen hin, die in den nächsten Jahren nach Möglichkeit abgeklärt werden sollen.

Sicherheit der Zuordnung zu Pheromontypen

Pheromon-Fallenfänge

Nur Fänge mit «(Z)-Präparaten» (ca. 97% Z11-14 : Ac) und «(E)-Präparaten» (ca. 97% E11-14 : Ac) werden in dieser Arbeit näher bewertet. Fänge mit anderen (intermediären) Mischungen der beiden Acetate (Resultate Abb. 4 und 5) bleiben bei unseren Schlussfolgerungen also unberücksichtigt.

Unsere Schlussfolgerungen basieren auf der Annahme, dass mit dem (Z)-Präparat ausschliesslich Männchen des (Z)-Stammes und mit dem (E)-Präparat ausschliesslich solche des (E)-Stammes gefangen wurden. Für diese Annahme sprechen unter anderem die Befunde aus umfangreichen Untersuchungen anderer Autoren. So führen bereits KLUN *et al.* (1975) aus Nordamerika wie Europa eine Reihe von «(Z)-Gebieten» bzw. «(E)-Gebieten» auf, in denen eines der beiden Präparate stärker fängig, das andere dagegen völlig unwirksam war. Analoge Angaben finden sich bei CARDÉ *et al.* (1975, 1978), KOCHANSKY *et al.* (1975), ROELOFS *et al.* (1972) und SHOWERS *et al.* (1974). Für eine streng spezifische Wirksamkeit der beiden Präparate im Feldversuch sprechen auch die Ergebnisse unserer Labor-Verhaltenstests (s. unten).

Eine experimentelle Entscheidung im Feldversuch könnte möglicherweise mit einer Versuchsanlage erreicht werden, wie sie CARDÉ *et al.* (1976) für den Pflaumenwickler *Grapholitha molesta* anwandten. Sie beruht auf einem kombinierten Anlockungs-Markierungs-Wiederanlockungsverfahren, bei dem sich die Männchen an nicht klebenden Pheromon-Fallen mit Farbstoff markieren: auf diese Weise kann festgestellt werden, ob ein schliesslich in einer Leimfalle gefangenes Männchen vorher bereits eine andere Falle mit einer anderen Pheromonmischung besucht hatte. Auch nachträgliche Prüfungen von Maiszünslermännchen aus Fallenfängen im EAG-Test sind für die nächsten Jahre vorgesehen. Beim Lärchenwickler, *Zeiraphera diniana,* wo sich Arven- und Lärchenform im weiblichen Pheromon unterscheiden (BALTENSWEILER *et al.,* 1978), wurde dieses Verfahren in den letzten Jahren bereits in grösserem Umfang eingesetzt (E. PRIESNER und W. BALTENSWEILER, unveröff.).

Verhaltenstest

Auch hier bewerten wir nur die Ergebnisse aus Versuchen mit dem (Z)- und dem (E)-Präparat, nicht dagegen Ergebnisse mit abweichenden Substanzmischungen. Da zur Herstellung der Reizquellen dieselben Präparate wie für die Feldversuche herangezogen wurden, sollte die prozentuale Zusammensetzung der Testreize denen der Feldtests entsprechen.

KLUN & MAINI (1979) prüften an Männchen eines (Z)- und (E)-Stammes und deren F_1-Hybriden die Antworten auf drei verschiedene Z11-/E11-14 : Ac-Mischungen mittels eines Verhaltenstests, in dem Flügelschwirr- und weitere Reaktionen einer Testgruppe von jeweils 7 bis 10 Männchen bewertet wurden. Demgegenüber prüften wir in unseren Versuchen jedes Männchen einzeln; auch bewerteten wir nur eine Sequenz von mindestens drei Verhaltensschritten als positive Antwort. Während KLUN & MAINI auch bei Männchen reiner (Z)- und (E)-Stämme in 3% bzw. 9% der Fälle Antworten auch auf das Pheromon der anderen Rasse registrierten, kamen solche Fälle in unseren Tests nicht vor. Die gewählte Versuchsanordnung scheint damit vergleichsweise spezifischere Resultate zu liefern.

Die hohe Spezifität der an Tieren weitgehend reiner (Z)- und (E)-Stämme erhaltenen Verhaltensantworten (z. B. für den Breganzona-Stamm in Tab. 3) sprechen dafür, dass mit unserem Verhaltenstest die beiden Stämme gut voneinander getrennt werden können. Wir nehmen daher an, dass bei Prüfung von Feldproben, in denen die beiden Rassen gemischt vorkommen, die auf das (Z)- bzw. (E)-Präparat positiv ansprechenden Männchen den jeweiligen Pheromon-

stamm repräsentieren. Nachträgliche Bestimmungen im EAG sollen künftig diese Annahme erhärten.

Anzumerken ist, dass nach allen vorliegenden Erfahrungen beim Maiszünsler das Paarungsverhalten ausschliesslich durch das Pheromon gesteuert wird (BÜCHI, 1980). Hierfür sprechen u. a. folgende Feststellungen:

(1) Männchen, deren Antennen amputiert wurden, kopulieren nicht mehr. (2) Männchen, deren Augen mit Tusche übermalt wurden, haben eine gleich hohe Kopulationsrate wie Kontrollmännchen. (3) Mit synthetisch hergestelltem Sexuallockstoff ist das gesamte Kopulationsverhalten auslösbar (Verhaltenstest). In Kreuzungszuchten des (Z)- und (E)-Stammes erweist sich das fremde Weibchenpheromon, wie schon LIEBHERR & ROELOFS (1975) betonen, als starke Hybridisationsbarriere (s. dazu auch die Anmerkungen weiter unten).

Über die Spezifität der Verhaltensantworten männlicher F_1-Hybriden, die in derselben Versuchsanordnung in ersten Tests die «hybride» Mischung von Z11-/E11-14 : Ac von 50 : 50 bevorzugt hatten, müssen weitere Untersuchungen Aufschluss geben. Erst dann kann gesagt werden, ob sich auch derartige Hybriden mit diesem Test erkennen lassen.

EAG-Tests

Die Elektroantennogramm-(EAG-)Tests beschränkten sich auf die Zuordnung individueller Männchen zu den beiden als (Z)- und (E)-Reaktionstyp bezeichneten Formen. Diese Zuordnung beruht auf der relativen EAG-Wirksamkeit der beiden Schlüsselsubstanzen Z11-14 : Ac und E11-14 : Ac in einem Diagnosetest, in dem in einer vorgegebenen Zahl von Einzelvergleichen in $\geqq 90\%$ bzw. $\geqq 75\%$ der Vergleiche dasselbe Isomere bevorzugt werden musste. In umfangreichen Vorversuchen an Tieren reiner (Z)- bzw. reiner (E)-Stämme hatten alle (6 bzw. 8) Männchen, an denen genügend lange registriert werden konnte, diese vorgegebenen Kriterien erfüllt. Sie sind so eng gefasst, dass fälschliche Zuordnungen von Tieren des jeweils anderen Typs praktisch ausgeschlossen sind ($p < 0{,}1\%$). Andererseits wird bei diesem Verfahren eine relativ grosse Zahl von Individuen verworfen, die den Kriterien des Diagnosetests nicht voll entsprachen.

In den Versuchen von NAGAI *et al.* (1977) waren die EAG-Antworten männlicher F_1-Hybriden auf die beiden Testsubstanzen von denen von Männchen des (E)-Stammes nicht signifikant verschieden. Auch in eigenen EAG-Messungen an derartigen Hybriden konnte keine eindeutige Trennung erreicht werden (PRIESNER, unveröff.). Entsprechend wurde auch in der vorliegenden Arbeit darauf verzichtet, einen etwaigen weiteren («hybriden») Reaktionstyp abzutrennen; sollten hybride Männchen unter dem Testmaterial vorhanden gewesen sein, wären sie also entweder verworfen oder dem (E)-Typ zugeordnet worden.

Wie schon betont, zeigten die Männchen beider Stämme relativ hohe EAG-Antworten auch auf das andere Stereoisomere des Lockstoffes. Bezogen auf die zur Erzielung amplitudengleicher EAG-Antworten benötigten Reizmengen, war für die untersuchten Männchen des (Z)-Stammes das (E)-11-Isomere um knapp eine Zehnerpotenz weniger wirksam als das (Z)-11-Isomere; bei den Männchen des (E)-Stammes betrug der Unterschied der relativen Wirksamkeit der beiden Isomeren sogar nur etwa eine halbe Zehnerpotenz. Erwähnt sei hier, dass nach den Ergebnissen elektrophysiologischer Einzelzellableitungen (PRIESNER, unveröff.) die Männchen beider Formen sowohl Spezialistenzellen für Z11-14 : Ac wie auch solche für E11-14 : Ac besitzen, wobei diese Einzelzellen auf das geome-

trische Isomere erst in ca. 100fach höhere Dosis ansprechen: Ein solcher Befund zeigt, dass bei den beiden Formen beide Zelltypen, wenn auch in unterschiedlichem Grad, zur EAG-Antwort beitragen. Insgesamt fanden sich bei den untersuchten Maiszünsler-Formen fünf Typen vermutlicher Pheromon-Rezeptorzellen in einer für (Z)-Männchen, (E)-Männchen und F_1-Männchen jeweils charakteristischen Kombinationen (PRIESNER *et al.*, in Vorber.).

GC-Analysen

Pro Weibchen wurden nur wenige Nanogramm an Pheromon isoliert. Da diese Menge an der unteren Grenze des gaschromatographischen Nachweises liegt, wurden Anteile von nur 3% des jeweils reziproken Isomeren meist nicht mehr erfasst. Wie Abb. 7 zeigt, wurde anstelle der theoretisch zu erwartenden Isomerenverhältnisse von ca. 97/3% bzw. 3/97% in den untersuchten Weibchen des (Z)-Stammes somit meist nur das (Z)-Isomere, in den untersuchten (E)-Weibchen meist nur das (E)-Isomere nachgewiesen.

Nimmt man für weibliche F_1-Hybriden ein Z11-/E11-14 : Ac-Verhältnis zwischen 25/75% bis 75/25% an, so sollte es sich bei 7 der 51 untersuchten Weibchen der Gordola-Population und 4 der 27 Weibchen der Breganzona-Population um «Hybriden» handeln. Das mittlere Z11-/E11-14 : Ac-Verhältnis dieser 11 Weibchen beträgt 46/54% und liegt damit nahe dem mittleren Isomerenverhältnis, das KLUN & MAINI (1979) für F_1-Hybriden zwischen einem (Z)-Staamm aus New Jersey und einem (E)-Stamm aus Oberitalien bestimmt hatten.

Zur Verbreitung der (Z)- und (E)-Form im Kanton Tessin

Betrachtet man unter der genannten Annahme - dass also auf Köder mit ≧97% Z11-14 : Ac nur Männchen der (Z)-Rasse und auf Köder mit ≧97% E11-14 : Ac-Anteil nur Männchen der (E)-Rasse angesprochen hatten - die Pheromon-Fallenfänge an den verschiedenen Standorten des Kantons Tessin (Abb. 6 und Tab. 2), so ergibt sich folgendes Bild der Verbreitung dieser beiden Formen: In einem relativ kleinen Gebiet (ca. 15 km^2; eingerahmte Fläche in Abb. 8) umfasst die (Z)-Rasse einen Anteil von 29–38% aller gefangenen Tiere, im übrigen Kantonsgebiet dagegen nur Anteile bis zu 20%. Bei Zusammenfassung der Fangzahlen für die 5 Standorte der eingerahmten Fläche gegen die 4 östlich anschliessenden Standorte (1, 4, 5 und 7 in Abb. 8) ist der Unterschied des (Z)-Anteils hoch gesichert ($p < 0{,}001$; Grenzen des 95%-Vertrauensbereichs 25,9–44,1% gegen 6,4–17,9%).

Nicht eindeutig zuzuordnen sind die Befunde in Semione, Lodrino und Gnosca (Abb. 6); in Semione und Lodrino wurden 1980 nur je ein Männchen vom (Z)-Typ gefangen, in Gnosca 2 Männchen vom (E)-Typ und eines vom (Z)-Typ. Diese kleinen Zahlen erlauben noch keine Aussage über den Anteil der beiden Formen in diesem nördlichsten Abschnitt des Untersuchungsgebietes.

Bei dem in den Verhaltens- und EAG-Analysen an Männchen festgestellten Zahlenverhältnis der beiden Formen ist zu berücksichtigen, dass diese Tests nicht an Freilandtieren selbst, sondern an deren F_1-Nachzuchten durchgeführt wurden. Möglicherweise hat sich bei Mischzuchten (bei denen also im Ausgangsmaterial beide Formen vorhanden waren) mit Weiterzüchten der vorerst diapausierenden Tiere der Anteil der Typen etwas verschoben.

Im Gegensatz dazu wurden die GC-Analysen an Freilandtieren durchgeführt. Dies könnte möglicherweise erklären, wieso im Falle der Breganzona-Population zwar alle im Verhaltens- bzw. EAG-Test geprüften Männchen ausnahmslos dem (E)-Typ zuzuordnen waren (Tab. 4), während in den GC-Analysen und den Pheromon-Fallenfängen doch auch (Z)-Typen vorhanden waren. Ob dieser kleine Anteil von (Z)-Typen bereits in der F_1-Nachzucht erloschen war oder ob die Verhaltens- und EAG-Analysen diesen kleinen Anteil nicht erfassten, muss offen bleiben.

Für die Gordola-Nachzucht hatten Verhaltens- und EAG-Messungen an Männchen übereinstimmend ein etwa ausgeglichenes Verhältnis von (E)- und (Z)-Tieren ergeben. In den GC-Analysen von Weibchen sowie in den Freilandfängen wurden dagegen etwa doppelt so viele (E)- wie (Z)-Typen festgestellt. Möglicherweise hat sich auch in dieser Population der Anteil der Typen etwas verschoben. Nach dem vorliegenden Zahlenmaterial ist ein Überwiegen des (E)-Typs auch in der Magadino-Ebene (Abb. 8) wahrscheinlich.

Nach dem heute bekannten Verbreitungsgebiet treten die (Z)- und (E)-Form von *O. nubilalis* in Europa überwiegend grossräumig getrennt auf, was für eine allopatrische Entstehung der beiden Formen spricht. Die Gebiete sympatrischen Vorkommens wären dann als sekundäre Kontaktzonen aufzufassen.

Betrachtet man unter diesem Aspekt das Vorkommen der beiden Pheromonrassen im Kanton Tessin, so bieten sich für dessen Entstehung zwei gegensätzliche Hypothesen an:

a) Ursprünglich war im Kanton Tessin die (Z)-Rasse vorhanden; aus Italien wanderte nachträglich die (E)-Rasse ein, die jedoch die höheren Lagen des Ticino-Tales noch nicht erreichte. Für diese Hypothese würde sprechen, dass die Populationen aller untersuchten südlichen Gebiete einen sehr hohen Anteil der (E)-Form haben (die hier nach dieser Vorstellung die (Z)-Form verdrängt hätte).
b) Nach einer alternativen Hypothese wäre im Tessin, gleich wie in Italien (Klun *et al.*, 1975), ursprünglich die (E)-Rasse heimisch gewesen; die (Z)-Rasse wäre (z. B. durch Saatgut) eingeschleppt worden. Für diese Hypothese spräche das

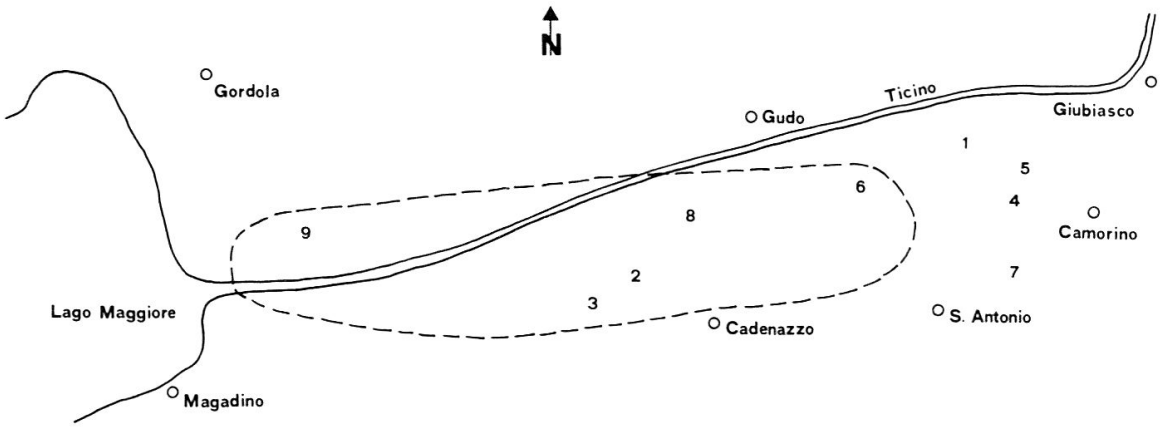

Abb. 8: Magadino-Ebene im Kanton Tessin. Im gestrichelt umrandeten Gebiet liegt der ermittelte Anteil der (Z)-Rasse an der Maiszünslerpopulation zwischen 29–38%; an den Standorten 4 und 7 liegt er bei 20%; und an den Standorten 1 und 5 unter 7%. Die Ziffern (1, 4, 5 Giubiasco; 2, 3 Ramello; 6 Ciossa; 7 Camorino; 8 Cadenazzo; 9 Gordola) bezeichnen die genauen Standorte der Pheromon-Fallen, auf die sich die Resultate in Tab. 2 beziehen.

in Abb. 8 eingezeichnete relativ kleine Gebiet, in dem die (Z)-Rasse nach den vorliegenden Untersuchungen einen Anteil von nahezu 40% an der Gesamtpopulation erreicht.

Gegen Hypothese a) spricht, dass in den USA sich die (Z)-Form in kurzer Zeit über ein viel grösseres Gebiet verbreiten konnte als die (E)-Form. Vielleicht kann in einigen Jahren durch eine neue Untersuchung im Tessin ein Vordringen einer der beiden Formen nachgewiesen werden. Aufgrund der heutigen Resultate kann nicht zugunsten einer Hypothese entschieden werden.

Durch Untersuchungen einer Reihe von Arbeitsgruppen sind für den Maiszünsler seit längerem mehrere Ökotypen bekannt, die sich unter anderem in Überlebensrate, Entwicklungsgeschwindigkeit und der Rate der Diapauseinduktion bei Kurztagbedingungen unterscheiden (ARBUTHNOT, 1944; CHIANG *et al.*, 1968; SPARKS *et al.*, 1966; SHOWERS *et al.*, 1972, 1975; BRINDLEY *et al.*, 1975; MCLEOD, 1976, 1979; REED *et al.*, 1978; LUKE & CHIANG, 1979). Über die Beziehung dieser Ökotypen zu den beiden Pheromonstämmen ist noch wenig bekannt.

MCLEOD *et al.* (1979) fanden in St. Rémi in Kanada bei Pheromon-Fallenfängen einen Stamm, welcher 2 Generationen pro Jahr vollendet und mehrheitlich zum (E)-Typ gehört, sowie einen monovoltinen Stamm, der mehrheitlich zum (Z)-Typ gehört. Auch im Tessin vollendet der Maiszünsler teilweise 2 Generationen pro Jahr. Eine Aufschlüsselung der Pheromon-Fallenfänge auf die zwei Generationen brachte aber keinen Hinweis auf einen möglichen Zusammenhang der zwei Generationen mit den zwei Pheromonstämmen. ANGLADE (1976, 1977) nimmt an, dass die (E)-Form in Europa die ursprüngliche polyphage Form der Art repräsentiert und die (Z)-Form erst mit der Intensivierung des Maisanbaus in ihrer Verbreitung zunahm. Eine solche Vorstellung spräche für die zweite der obengenannten Hypothesen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass im Gegensatz zu den meisten Gebieten in Mitteleuropa der Kanton Tessin den Maisanbau schon seit zwei- bis dreihundert Jahren pflegt. Die hier vorkommenden Maiszünsler hatten also schon seit langer Zeit Gelegenheit, sich an die Maispflanze als Wirtspflanze zu adaptieren. Über unterschiedliche ökologische Ansprüche der (Z)- und (E)-Form von *O. nubilalis* im Kanton Tessin können gegenwärtig noch keine näheren Angaben gemacht werden.

Zur reproduktiven Isolation der (Z)- und (E)-Form

Handelt es sich bei den hier als (Z)- und (E)-Stamm bezeichneten Formen von *O. nubilalis* um in Entstehung begriffene junge Arten (Semispecies, Zwillingsarten) oder repräsentieren diese Formen vielmehr Morphen ein und derselben einheitlichen Art? Mit dieser Frage haben sich in jüngster Zeit mehrere Autoren beschäftigt, ohne zu einem eindeutigen Schluss zu kommen. Wesentlich ist dabei der Grad der reproduktiven Isolation der beiden Formen bei sympatrischem Auftreten, wofür u. a. das Vorkommen oder Fehlen von Freilandhybriden ein wichtiges Kriterium bildet. Dieses «Hybriden-Problem» bei *O. nubilalis* sei hier kurz angesprochen.

Im Labor lassen sich die beiden Stämme, sofern man die starke Barriere des fremden Pheromons durch entsprechende Kunstgriffe überwindet, unschwer kreuzen. Labor-Hybriden zwischen Tieren eines neuweltlichen (Z)- und (E)-Stammes wurden erstmals von LIEBHERR & ROELOFS (1975) im Hinblick auf mehrere physiologische Merkmale untersucht. Die Autoren konnten eindeutige Heterosis-Effekte sowie, bei Weiterzucht, volle Fruchtbarkeit in beiden Geschlech-

tern nachweisen. KLUN & MAINI (1979) analysierten erstmals die Pheromonsysteme derartiger Hybriden und ihrer Folgegenerationen im Vergleich zu den Elternformen, einem (Z)-Stamm aus New Jersey und einem (E)-Stamm aus Oberitalien. Während die Weibchen dieser Ausgangsformen die beiden Isomere in dem bekannten Verhältnis von Z11-/E11-14 : Ac von 97/3% bzw. 3/97% produzierten, lag für die reziproken F_1-Hybriden das Isomerenverhältnis sämtlicher individuell untersuchten Weibchen im Bereich von 35/65%. Da die Pheromonzusammensetzung aller F_1-Hybriden somit von beiden Elternteilen eindeutig verschieden war, sollten sich hybride Weibchen auch im Freiland eindeutig erkennen lassen. Bei Weiterzucht (F_2 sowie Rückkreuzungen) folgte die Häufigkeit der drei Pheromontypen (97/3, 35/65, 3/97) bemerkenswerterweise einem rein Mendelschen Erbgang, die Isomeren-Kombination wird also offenbar von nur einem Allelpaar bestimmt. In dem von KLUN & MAINI (1979) angewandten Schwirrtest schienen die F_1-Männchen, ähnlich wie auch in unserem Verhaltenstest, die «hybride» Isomerenmischung von 35 : 65% zu bevorzugen; eine eindeutige Charakterisierung eines hybriden Reaktionstyps, dem sich individuelle Männchen zwingend zuordnen liessen, wurde jedoch auch in diesem Fall nicht erreicht. Da sich auch im EAG-Test männliche F_1-Hybriden der beiden Pheromonstämme nicht signifikant von der (E)-Form unterscheiden und auch Freilandfänge mit intermediären Isomerenmischungen keine zwingenden Aussagen erlauben, bildet die Analyse der Pheromonzusammensetzung individueller Weibchen gegenwärtig das einzig sichere Kriterium zum Erkennen des Auftretens von F_1-Hybriden der beiden Pheromonstämme von *O. nubilalis* im Freiland. Tatsächlich fanden KLUN & MAINI (1979) unter 10 bzw. 40 untersuchten Weibchen der Population aus Oberitalien bzw. New Jersey je 4 Individuen mit der typischen hybriden Kombination der beiden Isomeren im Verhältnis von ca. 35/65%. Dies darf als erster Beweis des Vorkommens von Hybriden der beiden Pheromonstämme im Freiland angesehen werden. Einen indirekten Hinweis hatte bereits früher der Befund von KLUN *et al.* (1975) geliefert, wonach die intermediäre Isomeren-Mischung von 50/50 nur in Gebieten sympatrischen Vorkommens beider Stämme relativ gut fängig war, nicht jedoch in reinen (Z)- oder (E)-Gebieten.

In unseren gaschromatographischen Analysen der Auswaschungen von Ovipositoren einzelner Weibchen fanden wir sowohl in der Breganzona- wie auch in der Gordola-Population einen Anteil offenkundiger Hybriden von ca. 14% (Tab. 4). Dies würde etwa dem Hybridenanteil in der obenerwähnten Population aus New Jersey entsprechen, während in der Population aus Oberitalien dieser Anteil nach der vorliegenden Stichprobe höher zu liegen scheint.

Inwieweit an den Pheromon-Fallen auch hybride Männchen gefangen wurden, muss auch für unsere Untersuchungen völlig offen bleiben. Immerhin fällt in den Fängen bei Breganzona 1976 (Abb. 4) ein Nebenmaximum gerade für jene Z11-/E11-14 : Ac-Mischungen von 40/60% auf, auf die hybride Männchen nach ersten Verhaltensbefunden bevorzugt reagieren sollten. Dieser Befund wird allerdings im folgenden Jahr nicht bestätigt (Abb. 5a); intermediäre Substanzmischungen wurden seither nicht mehr systematisch geprüft.

Bereits LIEBHERR & ROELOFS (1975) betonen die ausserordentlich starke reproduktive Isolation der beiden in ihren Laborkreuzungszuchten verwendeten Pheromonstämme, die aus Ontario bzw. dem Staate New York stammten. Über ähnliche Erfahrungen berichten CARDÉ *et al.* (1978). Auch in unseren Kreuzungsexperimenten im Labor konnten wir nur in etwa 10% der Fälle Kopulationen zwischen Tieren der beiden Rassen feststellen; das weibliche Pheromon, das

beim Maiszünsler sowohl Lockstoff mit Distanzwirkung als auch Auslöser des Kopulationsverhaltens ist, wirkte also auch in diesem Fall als starke Kreuzungsbarriere. Ein Hinweis auf eine mögliche mehrjährige Isolation beider Stämme innerhalb einer Labor-Mischzucht ist bereits angeführt worden. Demgegenüber erzielten KLUN & MAINI (1979) in Kreuzungszuchten zwischen Tieren eines (Z)-Stammes aus New Jersey und eines (E)-Stammes aus Oberitalien eine relativ hohe Paarungsbereitschaft. Wieweit dieser abweichende Befund methodisch bedingt oder in der geographischen Herkunft der Versuchstiere zu suchen ist, muss vorerst offen bleiben.

Aufgrund von Allozym-Vergleichen von (Z)- und (E)-Tieren im Gebiet des sympatrischen Vorkommens in Pennsylvania stufen HARRISON & VAWTER (1977) und CARDÉ *et al.* (1978) die beiden Formen als junge, noch unvollständig isolierte Arten etwa im Rang von Semispecies ein. CIANCHI *et al.* (1980) analysierten demgegenüber für allopatrische Populationen - einen (Z)-Stamm aus Iowa und einen (E)-Stamm aus New York - anhand von 30 Gen-Enzym-Systemen die genetische Distanz; der gefundene Wert entsprach hier etwa dem von geographischen Rassen einer Tierart. Die obengestellte Frage - Semispecies oder intraspezifische Morphen - kann daher auch aufgrund dieser Studien noch nicht entschieden werden. Leider liegen gerade aus dem altweltlichen, europäischen Verbreitungsgebiet der Art noch keine diesbezüglichen Untersuchungen vor.

Nachdem wir für das Vorkommen von Freilandhybriden der beiden Pheromonstämme von *O. nubilalis* im Tessin erste Hinweise liefern konnten, bedarf das Hybridenproblem insgesamt noch weiterer intensiver Studien. Vor allem wäre sehr wichtig abzuklären, ob die beiden Stämme, wie von KLUN & MAINI (1979) für bestimmte geographische Gebiete vermutet, tatsächlich über eine Hybridenbrücke in genetischem Austausch stehen.

SCHLUSSBEMERKUNG

Pheromonstudien am Maiszünsler erfolgten bis vor wenigen Jahren schwerpunktsmässig in den USA, wo auch die beiden Pheromonstämme, (Z)- und (E)-Form, entdeckt wurden. Obwohl der Maiszünsler heute über den grössten Teil der USA und das südliche Kanada verbreitet ist, sind diese neuweltlichen Populationen zweifellos sehr jungen Ursprungs. Die Art wurde in den USA erst zu Beginn dieses Jahrhunderts mit Saatgut in offenbar mehreren Schüben eingeschleppt, die vermutlich teils aus Mitteleuropa, teils aus Ungarn und Italien stammten (CAFFREY & WORTHLEY, 1927, SMITH, 1920) und somit Tiere sowohl des (Z)-Stammes wie des (E)-Stammes umfasst haben dürften. Weitaus die meisten heutigen neuweltlichen Populationen der Art gehören, soweit untersucht, dem (Z)-Typ an; für den (E)-Stamm ist bisher ein allopatrisches Vorkommen nur aus dem Gebiet von New York sicher belegt (ROELOFS *et al.*, 1972, KOCHANSKY *et al.*, 1975), ein sympatrisches Vorkommen beider Stämme ist bisher aus den Staaten Pennsylvania und New Jersey bekannt (KLUN *et al.*, 1975, CARDÉ *et al.*, 1975, 1978, KLUN & MAINI, 1979).

Demgegenüber berichten wir hier erstmals über Populationsstudien in einem Gebiet sympatrischen Vorkommens beider Formen innerhalb des altweltlichen Verbreitungsareals der Art. Verglichen mit den sehr jungen neuweltlichen Populationen, könnte das jetzt untersuchte Gebiet eine alte stabilisierte Kontaktzone an der Verbreitungsgrenze des nördlicheren (Z)-Stammes und südlicheren

(E)-Stammes darstellen. Wie CARDÉ *et al.* (1978) ausdrücklich betonen, sind für die Beurteilung des taxonomischen und genetischen Status dieser Formen gerade Studien in altweltlichen Kontaktzonen von höchstem Interesse. Es wäre wünschenswert, wenn ähnliche Studien auch in anderen Gebieten Europas aufgenommen würden, wo, wie etwa bei Madrid oder im Pariser Becken, (Z)- und (E)-Formen von *O. nubilalis* ebenfalls sympatrisch vorkommen.

LITERATUR

ANGLADE, P. 1976. *Hétérogénéité de la réponse aux phéromones de synthèse des populations d'Ostrinia nubilalis* HBN., *Lepidoptera Pyralidae.* In: C. R. de la Réunion sur les Phéromones Sexuelles des Lépidoptères, Publ. INRA, 81-82, Bordeaux 1976.

ANGLADE, P. 1977. *Variabilité des populations de la pyrale du maïs Ostrinia nubilalis* HBN. *d'après les piégeages par phéromones.* Ann. Zool. Ecol. anim. *9:* 590.

ARBUTHNOT, K. D. 1944. *Strains of the European corn borer in the United States.* USDA Tech. Bull. *869:* 1-20.

BAGGIOLINI, M & GRANGES, J. 1972. *L'emploi d'un attractif sexuel synthétique pour le contrôle du vol du carpocapse.* Rev. Suisse Vitic. Arboric. *4:* 45-49.

BALTENSWEILER, W., PRIESNER, E., ARN, H. & DELUCCHI, V. 1978. *Unterschiedliche Sexuallockstoffe bei Lärchen- und Arvenform des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana* GN., *Lep. Tortricidae).* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *51:* 133-142.

BRINDLEY, T. A., SPARKS, A. N., SHOWERS, W. B. & GUTHRIE, W. D. 1975. *Recent research advances on the European corn borer in North America.* Annu. Rev. Ent. *20:* 221-239.

BÜCHI, R. 1980. *Die Steuerung der Kopulation beim Maiszünsler, Ostrinia nubilalis* (HBN.), *durch den Sexuallockstoff.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *52:* 442.

BÜCHI, R., BRUNETTI, R., BALDINGER, J. & BLASER, S. 1981. *Versuche zur Bekämpfung des Maiszünslers, Ostrinia nubilalis* HBN., *mit der Verwirrungstechnik.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *54:* 87-91.

CAFFREY, D. L. & WORTHLEY, L. H. 1927. *A progress report on the investigations of the European corn borer.* USDA Bull. *1476:* 1-155.

CARDÉ, R. T., KOCHANSKY, J., STIMMEL, J. F., WHEELER, A. G. & ROELOFS, W. L. 1975. *Sex pheromone of the European corn borer (Ostrinia nubilalis): cis- and trans responding males in Pennsylvania.* Env. Ent. *4:* 413-414.

GARDÉ, R. T., BAKER, T. C. & ROELOFS, W. L. 1976. *Sex attractant responses of male oriental fruit moths to a range of component ratios: pheromone polymorphism?* Experientia *32:* 1406.

CARDÉ, R. T., ROELOFS, W. L., HARRISON, R. G., VAWTER, A. T., BRUSSARD, P. F., MUTUURA, A. & MUNROE, E. 1978. *European corn borer: pheromone polymorphism or sibling species?* Science *199:* 555-556.

CHIANG, H. C., KEASTER, A. J. & REED, G. L. 1968. *Differences in ecological responses of three biotypes of Ostrinia nubilalis from the north central United States.* Ann. Ent. Soc. Am. *61:* 140-146.

CIANCHI, R., MAINI, S. & BULLINI, L. 1980. *Genetic-distance between pheromone strains of the European corn borer, Ostrinia nubilalis: different contribution of variable substrate, regulatory and non regulatory enzymes.* Heredity *45:* 383-388.

HARRISON, R. G. & VAWTER, A. T. 1977. *Allozyme differentiation between pheromone strains of the European corn borer, Ostrinia nubilalis.* Ann. Ent. Soc. Am. *70:* 717-720.

KLUN, J. A. & BRINDLEY, T. A. 1970. *Cis-11-tetradecenyl acetate, a sex stimulant of the European corn borer.* J. Econ. Ent. *63:* 779-780.

KLUN, J. A., CHAPMAN, O. L., MATTES, K. C., WOJTKOWSKI, P. W., BEROZA, M. & SONNET, P. E. 1973. *Insect sex pheromones: Minor amount of opposite geometrical isomer critical to attraction.* Science (Wash., D. C.) *181:* 661-663.

KLUN, J. A. *et al.* 1975. *Insect sex pheromones: intraspecific pheromonal variability of Ostrinia nubilalis in North America and Europe.* Env. Ent. *4:* 891-894.

KLUN, J. A. & MAINI, S. 1979. *Genetic basis of an insect chemical communication system: the European corn borer.* Env. Ent. *8:* 423-426.

KOCHANSKY, J., CARDÉ, R. T., LIEBHERR, J. & ROELOFS, W. L. 1975. *Sex pheromones of the European corn borer (Ostrinia nubilalis) in New York.* J. Chem. Ecol. *1:* 225-231.

LIEBHERR, J. & ROELOFS, W. 1975. *Laboratory hybridization and mating period studies using two pheromone strains of Ostrinia nubilalis.* Ann. Ent. Soc. Am. *68:* 305-309.

LUKE, A. J. & CHIANG, H. C. 1979. *Population ecology basic to genetic control of the European corn borer.* Ann. Ent. Soc. Am. *72:* 19-23.

McLeod, D. G. R. 1976. *Geographical variation of diapause termination in the European corn borer, Ostrinia nubilalis (Lepidoptera: Pyralidae), in Southern Ontario.* Can. Ent. *108:* 1403–1408.

McLeod, D. G. R. 1979. *Occurrence of a two generation strain of the European corn borer, Ostrinia nubilalis (Lepidoptera: Pyralidae), in Quebec.* Can. Ent. *111:* 233–236.

Nagai, T., Starratt, A. N., McLeod, D. G. R. & Driscoll, G. R. 1977. *Electroantennogram responses of the European corn borer, Ostrinia nubilalis, to (Z)- and (E)-11-tetradecenyl acetates.* J. Insect Physiol. *23:* 591–597.

Priesner, E. 1979a. *Specificity studies on pheromone receptors in noctuid and tortricid Lepidoptera.* In: Chemical Ecology: Odour Communication in Animals (F. J. Ritter, ed.), p. 57–71, Elsevier, Amsterdam.

Priesner, E. 1979b. *Progress in the analysis of pheromone receptor systems.* Ann. Zool. Ecol. anim. *11:* 533–546.

Priesner, E., Bestmann. H. J., Vostrowsky, O. & Rösel, P. 1977. *Sensory efficacy of alkyl-branched pheromone analogues in noctuid and tortricid Lepidoptera.* Z. Naturforsch. *32c:* 979–991.

Reed, G. L., Showers, W. B., Guthrie, W. D. & Lynch, R. E. 1978. *Larval age and the diapause potential in northern and southern ecotypes of the European corn borer.* Ann. Ent. Soc. Am. *71:* 928–930.

Roelofs, W. L. & Comeau, A. 1971. *Sex attractants in Lepidoptera,* pp. 91–114 in Tahori A. S., ed., Chemical Releasers in Insects III. Gordon and Breach, New York, 1971.

Roelofs, W. L., Cardé, R. T., Bartell, R. J. & Tierney, P. J. 1972. *Sex attractant trapping of the European corn borer in New York.* Env. Ent. *1:* 606–608.

Schneider, D., Block, B. C., Boeckh, J. & Priesner, E. 1967. *Die Reaktion der männlichen Seidenspinner auf Bombykol und seine Isomeren: Elektroantennogramm und Verhalten.* Z. vergl. Physiol. *54:* 192–209.

Showers, W. B., Brindley, T. A. & Reed, G. L. 1972. *Survival and diapause characteristics of hybrids of three geographical races of the European corn borer.* Ann. Ent. Soc. Am. *65:* 450–457.

Showers, W. B., Reed, G. L. & Oloumi-Sadegh, H. 1974. *European corn borer: attraction of males to synthetic lure and to females of different strains.* Env. Ent. *3:* 51–58.

Showers, W. B., Chiang, H. C., Keaster, A. J., Hill, R. E., Reed, G L., Sparks, A. N. & Musick, G. J. 1975. *Ecotypes of the European corn borer in North America.* Env. Ent. *4:* 753–760.

Showers, W. B., Reed, G. L., Robinson, J. F. & Derozart, M. B. 1976. *Flight and sexual activity of the European corn borer.* Env. Ent. *5:* 1009–1104.

Smith, H. E. 1920. *Broom corn, the probable host in which Pyrausta nubilalis reached America.* J. Econ. Ent. *13:* 425–430.

Sparks, A. N., Brindley, T. A. & Penny, N.D. 1966. *Laboratory and field studies of F_1 progenies from reciprocal matings of biotypes of the European corn borer.* J. Econ. Ent. *59:* 915–921.

(erhalten am 10.9.1981)