Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 117 (1966)

Heft: 7

Artikel: Zur Erklärung der Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hb. = diniana Gn.)

Autor: Baltensweiler, W.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-766343

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: 16.07.2025

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

Zur Erklärung der Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb. = *diniana* Gn.)[1]

I. Die Massenvermehrungen in Mitteleuropa

Von *W. Baltensweiler*, Zürich

Oxf. 453

Einleitung

Insektenkalamitäten bedeuten für den Forstmann immer eine große Sorge, nicht nur der zusätzlichen Bekämpfungsmaßnahmen und Zwangsnutzungen wegen, sondern ebensosehr, weil in vielen Fällen die eigentliche Ursache der plötzlichen Massenvermehrung nicht genau bekannt ist. Ohne Diagnose kann aber auch keine Therapie geplant werden. Obwohl dank den chemischen Bekämpfungsmitteln heute Insektenkalamitäten nicht mehr als unabwendbare Naturkatastrophen hingenommen werden müssen, ist damit die Frage der Entstehung dieser Situationen noch nicht beantwortet; im Gegenteil, das heutige Wissen von der Allgemeingefährlichkeit großflächiger und wiederholter Insektizidanwendungen verlangt noch gebieterischer darnach.

In dieser Arbeit wird versucht, die Ursachen einer Massenvermehrung von *Z. griseana,* die 1924 bis 1934 in den Fichtenwäldern des Erzgebirges «erstmals» auftrat, zu analysieren. Darüber hinaus wird aber versucht, diese einmalige Massenvermehrung, die sich gegenwärtig zu wiederholen scheint, nicht als isolierte Erscheinung zu betrachten, sondern in das übergeordnete System populationsdynamischer Erscheinungen einzugliedern.

Die langfristige Dynamik von Populationen irgendwelcher Tierart kann entweder direkt auf Grund von Populationszählungen oder aber indirekt anhand des von der Tierart verursachten Schadens erfaßt werden. Die zweite, einfachere Methode verzichtet auf die quantitative Erfassung der Populationsdichte jeder einzelnen Generation, sondern registriert nur hohe, über einem bestimmten Schwellenwert sich befindende Populationen. Auf diese Weise sind besonders von Forstleuten im Laufe der letzten 100 Jahre viele wertvolle Beobachtungen über Massenvermehrungen von Forstinsekten gesammelt worden. Gemäß dem Auftreten von Insektenschäden in

[1] Beitrag Nr. 26 der wissenschaftlichen Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers. Leitung: Prof. Dr. P. Bovey, Entomologisches Institut der ETH, Zürich. Diese Arbeit wurde teilweise durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht.

räumlicher und zeitlicher Hinsicht können verschiedene Typen von Populationsbewegungen unterschieden werden. In Abbildung 1 sind diese Typen schematisch dargestellt und nach der zeitlichen Erscheinung des Schadenbildes benannt (Schwerdtfeger, 1957; Baltensweiler, 1962).

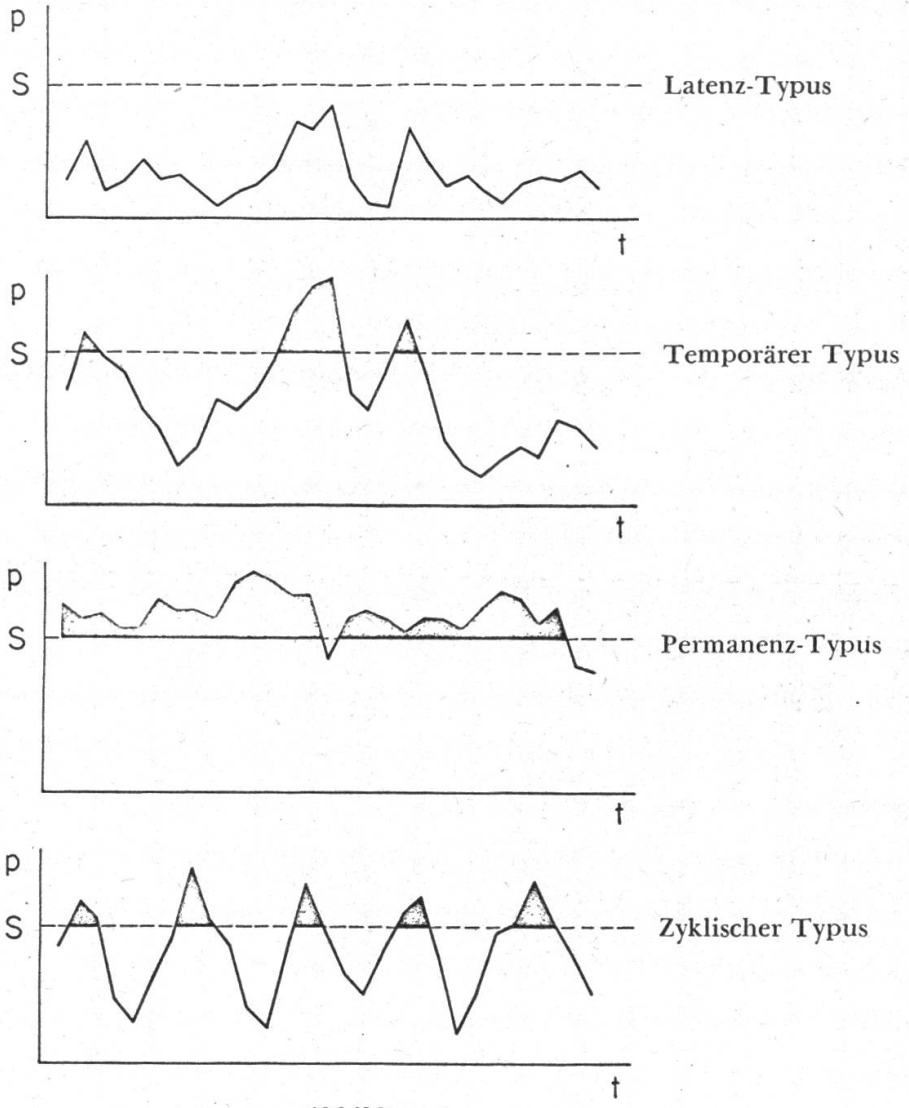


Abbildung 1
Schema von Massenwechseltypen

p: Populationsdichte (Individuenzahl)
t: Zeit
S: Schwelle sichtbaren Schadens

Im Rahmen unserer langfristigen Untersuchungen über die Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers in den Lärchenwäldern der Alpen kann auf Grund der Kombination quantitativer Populationszählungen während 16 Jahren (Auer, 1961) und den während über 100 Jahren registrierten Schadenperioden gezeigt werden, daß in diesem Gebiet *Zeiraphera griseana* eine zyklische Populationsbewegung aufweist (Baltensweiler,

1964 a). Es sind gegenwärtig Studien im Gange, diese zyklischen Populationsveränderungen mittels stochastischer Ursache-Wirkungs-Modelle möglichst wirklichkeitsentsprechend zu erfassen.

In einer ersten solchen Studie wurden die zyklischen Massenvermehrungen des Lärchenwicklers im Oberengadin als das Ergebnis biologischer Wechselwirkungen zwischen der Tierart und ihrer Nährpflanze, der Lärche (*Larix decidua* Miller), in einer konstant optimalen abiotischen Umwelt gedeutet (Baltensweiler, 1964 b). Damit wird gesagt, daß die das Populationswachstum bestimmenden Umweltsfaktoren eine unaufhörliche Zunahme der Lärchenwicklerpopulation gestatten würden, wenn nicht die Wechselwirkungen zwischen Tierart und Nährpflanze eine Regulation des populationsdynamischen Geschehens herbeiführen würden.

Diese These, als weitgehende Vereinfachung der komplexen Naturbedingungen aufgefaßt, kann nicht allein anhand der Massenvermehrungen im Daueroptimumgebiet geprüft werden, sondern muß durch populationsdynamische Untersuchungen längs einer Transversalen durch das Optimumgebiet ergänzt werden. Das Optimumgebiet, in dem die zyklischen Massenvermehrungen ablaufen, beschränkt sich in den Alpen nur auf die Zone zwischen 1700 bis 1900 m ü. M. Oberhalb und unterhalb dieser Zone erscheinen die Schadenperioden nicht mehr regelmäßig, und auf 800 m ü. M. wurde noch nie Schaden beobachtet, obschon der Lärchenwickler auch in diesen Höhenlagen autochthon vorkommt. Um dieses Phänomen kausalanalytisch zu erklären, wurden als Ergänzung zu den mathematisch-statistischen Populationszählungen längs eines Höhenprofils von 800 bis 2100 m ü. M. phänologische Untersuchungen über die Entwicklung des Lärchenwicklers vorgenommen. Auf diese Weise werden die Forschungsarbeiten längs einer Achse allmählich variierender Wahrscheinlichkeit für Massenvermehrungen angeordnet. Wir hoffen, mit einer solchen «Gradienten-Methode» (Baltensweiler, 1965) den Dualismus der Populationsdichte-unabhängigen Wirkung der Witterung, der sogenannten Determination (Wilbert, 1962), und den Populationsdichte-abhängigen Einfluß biologischer Faktoren, der Regulatoren, qualitativ und vielleicht auch quantitativ zu erfassen.

Fünfjährige ökologische Freilanduntersuchungen erlaubten, ein Modell der das Wachstum der Population entscheidend determinierenden Witterungssituationen zu entwickeln (Baltensweiler, 1965). Mit Hilfe dieses sogenannten Determinationsmodelles soll nun versucht werden, die 14 gut dokumentierten Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers im Engadin in deduktiver Weise zu erklären. Damit wäre die Möglichkeit geboten, die Hypothese über die Konstanz der optimalen abiotischen Umwelt zu überprüfen.

Die Tatsache, daß *Z. griseana* auch außerhalb der Alpenländer, in den tieferen Lagen Europas, schon unerwartete Massenvermehrungen durch-

laufen hat, läßt es reizvoll erscheinen, dieses Determinationsmodell auch an diesen Einzelfällen zu prüfen. Eine allfällige Übereinstimmung der Modellwitterung mit den tatsächlichen Verhältnissen würde umgekehrt zu einem bessern Verständnis dieser Gradationen beitragen.

Die im Sommer 1965 erkannte Gefahr einer neuen großräumigen Massenvermehrung des Lärchenwicklers auf Fichte im Erzgebirge, im Grenzgebiet zwischen der Deutschen Demokratischen Republik und der Tschechoslowakei, verleiht dieser Arbeit aus forstökonomischen Gründen ein besonderes Interesse. Weil dieser vorgesehene Erklärungsversuch jedoch als eine sehr weitgehende Extrapolation zu beurteilen ist, sollte eine wissenschaftliche Bearbeitung der beginnenden Massenvermehrung, die für die Lärchenwicklerrasse auf Fichte noch unbewiesenen Voraussetzungen des Determinationsmodelles im einzelnen analysieren. Da ein besseres Verständnis der Massenvermehrungen des Lärchenwicklers auf Fichte zurzeit besonders dringlich ist, sollen in dieser ersten Mitteilung nur die mitteleuropäischen Gradationen näher untersucht werden. Es ist jedoch vorgesehen, in weiteren Publikationen die Massenvermehrungen in England, Dänemark und den Alpen zu behandeln.

1. Das Determinationsmodell für den Grauen Lärchenwickler

Die seit 1961 auf experimenteller und beschreibender Basis durchgeführten Untersuchungen längs eines Höhenprofils durch das Optimumgebiet des Lärchenwicklers in den Alpen lassen zwei kritische Perioden für das optimale Populationswachstum erkennen.

Einerseits handelt es sich um die Koinzidenz (Thalenhorst, 1951) zwischen dem Schlüpfen der Eiraupen und dem Austreiben der Wirtspflanze im Frühling und anderseits um die Temperatureinwirkungen im Hochsommer und im Winter auf die Diapauseeier. Da die Versuchsanordnungen und die Ergebnisse in anderem Zusammenhange eingehend erörtert werden (Baltensweiler, in Vorbereitung), sollen im folgenden nur die notwendigsten biologischen Details erwähnt werden, um die optimale Wirkung der Witterung für maximales Populationswachstum zu beschreiben.

Der weibliche Falter legt seine Eier von Juli bis September ab. Das Ei entwickelt sich im Laufe von 14 Tagen bis zum segmentierten Keimstreifenstadium, in dem die vier bis fünf Monate dauernde Diapause verbracht wird (Bassand, 1965). Temperaturen über 30 °C, wie sie im August je nach Höhenlage mehr oder weniger oft auftreten können, verursachen in diesem Stadium eine hohe Eimortalität, während tiefe Wintertemperaturen einen günstigen Einfluß auf die Schlüpfrate ausüben. Nach Abschluß der Diapause beschleunigt frühe und warme Frühlingswitterung nicht nur die Eientwicklung, sondern auch das Austreiben der Nährpflanze. Während aber das Schlüpfen der Raupen in erster Linie von der unmittelbar herr-

schenden Temperatur abhängt, ist das Austreiben der Nährpflanze zusätzlich noch von der Bodenfeuchtigkeit bestimmt. Ein rasches Austreiben der Lärche und das Spreizen der Nadeln, wie es bei warmer Witterung und bei genügender Bodenfeuchte eintritt, bietet optimale Koinzidenzverhältnisse. Ein temperaturmäßig wechselnder, verzögerter Frühling bedingt Inkoinzidenz und verlängert die Postdiapauseentwicklung, wodurch die Schlüpfrate erniedrigt wird.

Auf Grund dieser Betrachtungen kann das Witterungsschema für optimales Populationswachstum folgendermaßen beschrieben werden:

a) kühler Sommer während der Zeit der jungen Eier (Juli bis September);
b) kalter Winter während der Überwinterung der Eier (Dezember bis März);
c) nicht zu trockener und vor allem gleichmäßig warmer Frühling während der Entwicklungsphase der Eier nach Abschluß der Diapause bis zum erfolgreichen Festsetzen der jungen Raupen am frischen Trieb (März bis Juni).

Die drei kritischen Witterungsperioden sollen im folgenden kurz Sommer-, Winter- und Frühlingskriterien genannt werden.

Obwohl diese Erkenntnisse in erster Linie für die Lärchenform von *Z. griseana* längs eines Höhenprofils in den Alpen gelten, soll das gleiche qualitative Witterungsmodell mit einer kleinen Abänderung auch für die Fichtenform im Erzgebirge angewendet werden. Diese Abänderung betrifft die Dauer der Postdiapauseentwicklung. Entsprechend den Verhältnissen bei Lärchen- und Arvenform (Bovey und Maksymov, 1959) dürfte auch die Fichtenform erheblich später schlüpfen als die Lärchenform. Gemäß den Beobachtungen von Pfeffer (1930) und Anonymus (1933) schlüpfen die Raupen Ende Mai, Anfang Juni. Das Kriterium «warmer Frühling» im biologisch-phänologischen Sinne gebraucht, bezieht sich deshalb nicht auf die eigentlichen Frühlingsmonate März, April, Mai, sondern auf die Monate April, Mai, Juni.

Dieses Determinationsmodell soll nun dazu dienen, die tatsächliche Witterung während der Zeitperiode 1915 bis 1965 auf ihre Konstanz bezüglich der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers zu prüfen. Häufigkeit und zeitliche Verteilung der als populationsfördernd definierten Witterungssituationen sind die zu untersuchenden Kriterien.

Erfolg und Mißerfolg einer solchen Untersuchung hängen davon ab, ob es gelingt, eine zweckmäßige und objektiv anwendbare Definition der populationsfördernden Witterungssituationen zu finden. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß die Eintrittsdaten verschiedener Lebensstadien des Lärchenwicklers (Ei, Raupe, Puppe, Falter) von Jahr zu Jahr, je nach der Witterung, um mehr als Monatsfrist variieren können (Anonymus, 1933). Mit wenigen Ausnahmen sind diese Daten für den Lärchenwickler im Erzgebirge für die einzelnen Jahre unbekannt. Es ist jedoch anzunehmen,

daß sich zum Beispiel der Schlüpfvorgang, analog wie bei der Lärchenform, während einer längern Zeitspanne vollzieht (Baltensweiler, 1965). Aus diesem Grund kann die zeitliche Zuordnung einer kritischen Witterung zu der entsprechenden Entwicklungsstufe des Lärchenwicklers nur von sehr grober qualitativer Art sein. Die Zuordnung der Sommer- und Winterwitterung bietet in diesem Sinne keine Schwierigkeiten, wohl aber die Frühlingswitterung. Der Zeitpunkt des Schlüpfens kann nur mit Hilfe von stetigen Witterungstendenzen geschätzt werden.

Gemäß diesen Überlegungen wird der Witterungsverlauf folgendermaßen charakterisiert:

1. Durch Monatsmitteltemperaturen und deren Abweichungen.

2. Die drei kritischen Witterungsperioden werden zu vier gesetzmäßig abgewandelten Witterungsschemata aneinandergereiht, um der zeitlichen Variation der Witterung und ihrer beschleunigenden oder verzögernden Wirkung Rechnung zu tragen. Allerdings kann die Größe der Temperaturabweichung vom Normalstand nicht besonders berücksichtigt werden, da für eine derartige Interpretation die notwendigen phänologischen Unterlagen fehlen. Auf der Basis der Monatsmitteltemperaturen kann jedoch beurteilt werden, daß ein früher Frühling mit Schlüpfzeitpunkt im Mai ebenso populationsfördernd wirken kann wie ein später Frühling, in dem das Schlüpfen im Juni erfolgt; vorausgesetzt, daß die Monate April und Mai kalt genug waren, um die Postdiapauseentwicklung stark zu hemmen. Auf Grund dieser Überlegungen wurde ein objektiv anwendbares Testschema entworfen, worin die populationsfördernden Witterungen durch drei Schwellenwerte in bezug auf das langfristige Stationsmittel definiert wurden (Tabelle 1):

   Damit die Monatswitterung als populationsfördernd beurteilt werden kann, muß die Mitteltemperatur entweder gleich oder kleiner ($\leqslant$); um mindestens 1 °C größer ($>$) oder kleiner ($<$) als das langfristige Stationsmittel sein. Das Zeichen (–) bedeutet, daß in diesen Fällen die Temperaturen keinen kritischen Einfluß auf das entsprechende Stadium des Lärchenwicklers ausüben.

Aus rein praktischen Gründen, nämlich wegen der Beschaffungsmöglichkeiten der Klimadaten über eine derart lange Periode hinweg, ist unsere Wahl auf die Station Fichtelberg, 1214 m, gefallen. «Obschon diese Station infolge ihrer ausgeprägten Gipfellage die denkbar ungeeignetste ist...» (Richter, in lit.), blieb uns keine andere Möglichkeit. Wir müssen uns dieses Nachteils bei der nachfolgenden Betrachtung der Witterung bewußt bleiben und werden, an gegebener Stelle, den direkten Vergleich mit Klimadaten aus dem eigentlichen Gradationsgebiet bringen. Anderseits fallen die lokalen Besonderheiten einer Wetterstation bei einem Vergleich der Temperatur-Monatsmittelwerte nur in relativer Hinsicht in Betracht.

Tabelle 1

Testschema zur Charakterisierung effektiver Witterungssituationen als populationsfördernd für den Grauen Lärchenwickler im Erzgebirge (Erklärung siehe Text)

Kriterium	*kalter Winter*				*warmer Frühling*			*kühler Sommer*				
Monate	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Situation												
1	⩽	⩽	⩽	>	>	>	–	<	⩽	⩽	–	–
2	⩽	⩽	⩽	<	>	>	⩾	<	⩽	⩽	–	–
3	⩽	⩽	⩽	⩽	<	>	⩾	–	⩽	⩽	–	–
4	⩽	⩽	⩽	⩽	⩽	<	>	–	⩽	⩽	–	–

Die Monatsmittelwerte der Temperatur wurden dem Deutschen Meteorologischen Jahrbuch (1915–1960), I. Teil, entnommen, währenddem für die Jahre 1961 bis 1965 die Monatsmittelwerte auf Grund der täglichen höchsten und tiefsten Temperaturangaben aus der Bodenwetterkarte des Deutschen Wetterdienstes berechnet sind. Die Berechnungen der zehnjährigen übergreifenden Monatsmittel basieren hingegen auf den Unterlagen von Pleiss (1961).

2. Kurze Beschreibung der Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers im östlichen Mitteleuropa

Infolge des mehr hypothetischen Charakters der Studie scheint die Prüfung der Konstanz der Witterung nach populationsdynamisch definierten Perioden als ein abgekürztes Verfahren durchaus berechtigt zu sein. Nach einer kurzen Diskussion über die Lebensformen des Lärchenwicklers auf Lärche und Fichte werden im folgenden Abschnitt die populationsdynamischen Aspekte des Lärchenwicklers während der letzten 50 Jahre dargestellt.

2.1. *Der Lärchenwickler als biologische Einheit*

Zeiraphera griseana ist eine *Tortricide* mit holarktischer Verbreitung; Bovey und Maksymov (1959) und Theile (1965) geben zusammenfassende Darstellungen der Literaturangaben. Die Art ist auf Koniferen polyphag. Fritz (1903) stellte fest, daß die ausgewachsenen Raupen des Lärchenwicklers aus einer Massenvermehrung in einer Pflanzung von *Pinus mugo* in Westjütland (Dänemark) durch ihre rotbraune Kopf- und helle Körperfarbe sich vom schwarzköpfigen Typ, wie er im Handbuch von Judeich und Nitsche (1895) beschrieben ist, unterscheiden. Thomann (1929) beobachtete in den Alpen, daß ausgewachsene Lärchenwicklerraupen, die sich

auf Föhre (*Pinus silvestris* var. *engadiniensis* Heer) oder Arve (*Pinus cembra* L.) entwickelt haben, rotbraune Köpfe und helle Körper, währenddem Raupen auf Lärchen schwarze Köpfe und dunkle Körperfarbe besitzen. Bovey und Maksymov (1959) wiesen nach, daß diese charakteristischen Unterschiede genetisch fixiert sind, so daß man von zwei biologischen, sympatrischen Rassen sprechen darf. Bis heute ist es jedoch noch nicht gelungen, weitere morphologische Unterscheidungsmerkmale zu finden, die es gestatten würden, von «sibling species» zu sprechen. Ebensowenig weiß man Näheres über eine sexuelle Isolierung der Freilandpopulationen. Hingegen zeigten Bovey und Maksymov (1959), daß sich die sogenannte «Lärchenform» gegenüber der «Arvenform» durch ein früheres Schlüpfen der Junglarven auszeichnet. Dieser ökologisch bedeutsame Rassenunterschied bleibt während der folgenden Entwicklung bis ins Falterstadium erhalten.

Im Jahre 1965 fand Baltensweiler im Oberengadin auf isoliert stehenden Fichten Lärchenwicklerraupen mit roten Köpfen und hellem Körper.

Im Gegensatz zum sympatrischen Vorkommen der drei Rassen in den Alpen berichten Bovey und Maksymov (1959), daß die Massenvermehrung in der Niederen Tatra auf Fichte (1956 bis 1960) ausschließlich von Tieren, die der «Arvenform» des Engadins gleichen, verursacht wurde; Capek (1961) meldet, daß sehr selten auch Tiere der «Lärchenform» gefunden wurden. Prell (1930) schreibt von der Gradation 1924 bis 1934 im Erzgebirge: «Unter den ausgewachsenen Raupen findet sich eine überwiegende Anzahl, bei welchen Kopf, Nackenschild und Afterschild bald teilweise braun aufgehellt, bald ganz licht rotbraun gefärbt sind.»

Aus England berichtet Macdougall (1922) über lokale Massenvermehrungen des Lärchenwicklers auf *Pinus silvestris, Picea abies, Picea sitkaensis* und *Larix decidua.* Das ausgewachsene Raupenstadium mit schwarzer Kopfkapsel, schwarzem Nackenschild und schmutzig-graugrünem Körper entspricht der alpinen «Lärchenform». Hingegen fanden Kirkland und Paramanov (1958) in einer zweiten Massenvermehrung in Mittelengland vorwiegend «Arvenformen», vereinzelt aber auch «Lärchenformen».

Da jedoch die jüngeren «Arvenform»-Entwicklungsstufen (L_1 bis L_4) auch schwarze Kopfkapseln aufweisen, müssen alle früheren Beschreibungen die nicht ausdrücklich auf die Unterschiede hinweisen, mit einer gewissen Vorsicht übernommen werden.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß die frühschlüpfende «Lärchenform» vorwiegend an die erheblich früher austreibende Lärche gebunden ist, währenddem die «Arvenform» auf die später treibenden *Picea*- und *Pinus*-Arten angewiesen ist. In erster Annäherung wäre zu vermuten, daß diese Zuordnung der Rassen zu ihren Wirtspflanzen ein reines Koinzidenzproblem sei; immerhin sprechen die Resultate der Zuchtversuche von

Maksymov (Bovey und Maksymov, 1959) dagegen, indem sich die «Arvenform» sehr leicht auf Lärche, die «Lärchenform» aber nur mit sehr hoher Mortalität auf Arve züchten läßt. Vielmehr ist anzunehmen, daß die «Arvenform» die ursprüngliche polyphage Form sei, und die «Lärchenform» eine jüngere selektionierte Rasse darstelle. Es werden spezielle Untersuchungen notwendig sein, um diese Verhältnisse zu klären, damit die gegenwärtige, eher zufällige Benennung der Rassen nach ihrer Nährpflanze durch eine allgemeingültigere Bezeichnung ersetzt werden kann.

2.2. *Die Gradation von 1924 bis 1934 im Erzgebirge*

Diese Massenvermehrung wurde von verschiedenen zeitgenössischen Autoren eingehend beschrieben (Pfeffer, 1930; Prell, 1930; Sachsse, 1933). Prell und Sachsse befassen sich vorwiegend mit dem zeitlichen und örtlichen Schadenauftreten, währenddem Pfeffer zusätzlich die biologischen Aspekte der Massenvermehrung beschreibt. In jüngster Zeit hat Theile (1965) diese Gradation auf Grund der Akten der Forstämter und der Literatur nochmals untersucht und erstmals einen umfassenden Überblick dieser Gradation gegeben.

Die ersten Anzeichen dieser Massenvermehrung stellte man im Sommer 1924 in einem Fichten-Altholzbestand in der Nähe von Vejprty (Tschechoslowakei) auf 900 m ü. M. fest. Der Schaden, charakterisiert durch eine Bräunung der Fichtengipfel, umfaßte eine Fläche von 80 bis 100 ha. Im folgenden Jahre waren im Norden und Nordosten der ursprünglichen Schadengebiete bereits 2000 ha befallen, 1927 dehnte sich der Schaden über 6000 ha aus, wobei sich auch die Intensität des Befalles verstärkte und dessen Übergreifen auf jüngere Bestände und Kulturen gemeldet wurde. Im Jahre 1928 wurde die Befallsfläche in Böhmen auf über 9000 ha geschätzt; zusätzlich werden erstmals sichere Angaben über das Auftreten des Lärchenwicklers in vier Revieren am Nordfuß des Fichtelberges gemeldet (Sachsse, 1933). Nach Pfeffer (1930) und eingehend abgeklärt durch Theile (1965) muß der Lärchenwickler schon 1925 im sächsischen Teil des Erzgebirges schädlich aufgetreten sein, wurde aber infolge des gleichzeitig starken Auftretens von *Pristiphora (=Lygaenonematus) abietina* Christ., der Kleinen Fichtenblattwespe, mit dieser im Fraßbild verwechselt.

Martin (cit. nach Prell, 1930) schätzt 1929 den Befall in Böhmen auf 14000 ha, und für Sachsen berichtet Prell (1930), daß der Lärchenwickler «über eine Gesamtfläche von schätzungsweise mindestens 1000 km² (100000 ha) verteilt vorgekommen ist und dort stellenweise sehr schweren Schaden getan hat». Für das Jahr 1930 werden keine Flächenmaße mehr angegeben. Nach Sachsse (1930) erweiterte sich das sächsische Befallsgebiet noch einmal stark bis zum Jahre 1932, wobei allerdings im Fichtelberggebiet schon 1930 eine deutliche Abschwächung der Schäden zu erkennen gewesen sei. Hingegen berichtet Anonymus (1933), «daß in einigen

Revieren, besonders an der östlichen und nördlichen Ausbreitungsgrenze des Lärchenwickler-Schadenauftretens, erst 1932 die Kulmination eintritt, und daß ebenfalls 1932 der Zusammenbruch der Gradation gleichzeitig im Fichtelberggebiet auf sächsischer Seite und im Keilberggebiet auf der böhmischen Seite des Erzgebirges erfolgt sein soll».

Da keine der zeitgenössischen Arbeiten das eigentliche Ende dieser Massenvermehrung beschrieb, muß die umfangreiche Arbeit von Theile (1965) als besonders verdienstvoll angesehen werden. Diese historische Untersuchung zeigt, daß sowohl im Jahre 1933 als auch 1934 noch aus verschiedenen Forstrevieren Schäden gemeldet wurden, hingegen keine mehr im Jahre 1935. Auf Grund der von Theile übersichtlich dargestellten Schadenmeldungen aus 87 staatlichen und 43 nichtstaatlichen Forstrevieren kann die Entwicklung der Gradation zeitlich, räumlich und mit drei Intensitätsstufen charakterisiert werden (Abbildung 2). Obschon Theile bereits auf verschiedene Unzulänglichkeiten der Schadenmeldungen und deren

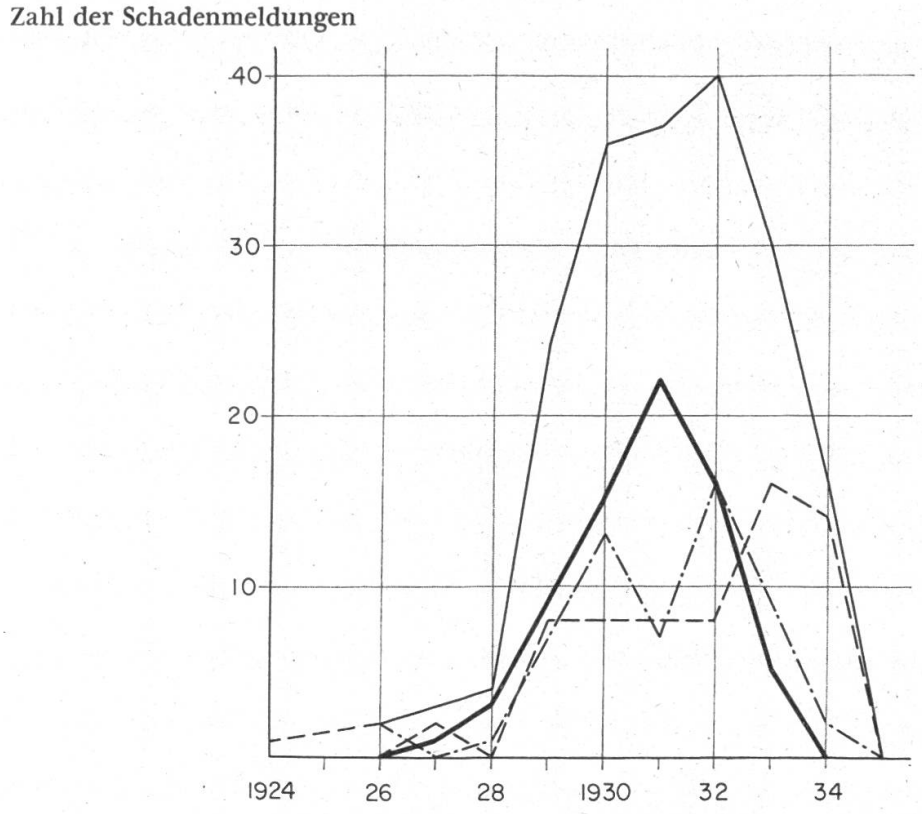


Abbildung 2

Entwicklung der Gradation 1924 bis 1934 des Grauen Lärchenwicklers im Erzgebirge (umgezeichnet nach Theile 1965)

Intensität des Schadens:

– – – – – schwach

– · – · – · mittel

——— stark

——— Summe der Meldungen

nachträgliche Interpretation aufmerksam machte, und obwohl für die Abbildung 2 alle Forstreviere unabhängig von ihrem Flächenmaß als gleichwertig betrachtet werden, dürfte die Häufigkeitsverteilung der Intensitätsstufen ein angenähertes Bild der Gradationsentwicklung vermitteln.

Zu dieser gleichen Gradation im Erzgebirge dürfte der von Kalandra und Pfeffer (1935) erwähnte lokale Kahlfraß im Riesengebirge im Jahre 1934 gezählt werden.

2.3. *Die Gradation von 1956 bis 1960 in der Niederen Tatra*

Im Jahre 1956 beobachtete Stolina (1957) im Bergmassiv von Prášivá auf kleiner Fläche einen vom Grauen Lärchenwickler verursachten leichten Schaden an Fichte. Im Jahre 1957 waren rund 2200 ha Fichtenwald verheert und im Jahre 1958, dem eigentlichen Kulminationsjahr, 6500 ha (Stolina, 1958). Bereits 1960 war die Gradation jedoch wieder zusammengebrochen. Kahlfraßschäden wurden nur in den Jahren 1957 und 1958 festgestellt, und zwar auf eine Zone zwischen 1100 und 1400 m ü. M. am Nordabhange des Bergmassivs beschränkt. Stellenweise war auch *Pinus mugo* stark befallen (Bovey und Maksymov, 1959).

2.4. *Die gegenwärtige Gradation im Erzgebirge, 1965 bis ?*

Die ersten eindeutig als Lärchenwicklerschäden diagnostizierten Befallsflächen wurden im Juli 1965 im Staatlichen Forstwirtschaftsbetrieb (StFB) Aue gefunden (Richter, 1965). Auf Grund der von der forstlichen Pflanzenschutzstelle Jena angeordneten Kontrolle sind bis zum Herbst 1965 etwa 2800 ha Fichtenbestände, Baum- und Althölzer, als befallen festgestellt worden (Richter, 1966). Das Schadenauftreten verteilt sich auf zwei Areale, nämlich auf den südlichen Teil des StFB Marienberg und auf die Gegend beiderseits der Betriebsgrenze zwischen den StFB Aue und Klingenthal. Nach der Intensität des Schadenbildes zu schließen, wird vermutet, daß die ersten Schäden schon 1963 aufgetreten seien, damals aber noch als Schaden der Kleinen Fichtenblattwespe *(Pristiphora abietina)* gemeldet worden seien (Richter, 1966). Weiter schreibt Richter (1966): «Es ist auch zu erkennen, daß diesmal die Gradation offensichtlich von andern Zentren ausgeht, denn im Bereich des StFB Annaberg, dem „klassischen" Schadenareal der letzten Gradation konnte trotz angestrengtem Suchen kein Befall entdeckt werden.» Anläßlich einer gemeinsamen Exkursion mit den Herren Prof. Pfeffer und Forstingenieur Theile am 18. September 1965 in die Gegend von Vejprty fand der Verfasser jedoch eindeutig Fraßspuren einzelner Lärchenwicklerraupen auf Jungfichten und auch einzelne Puppenhüllen.

2.5. *Ergänzende Beobachtungen*

Einen interessanten Hinweis für eine allmähliche Vermehrung der Lärchenwicklerpopulation während der Periode 1950 bis 1956 meldet Zu-

kowski (1957) aus Polen. Für drei Biotope im Nationalpark der Pieninen, die keinerlei gemeinsame biozönotische Bindung haben, stellte er Zunahmen bis ums 30fache fest. Von 1957 bis 1960 zeigt die Populationsdichte eher wieder eine abnehmende Tendenz (Zukowski, 1960). Aus dem Thüringerwald liegen Beobachtungen eines Liebhaberentomologen, Dr. H. Steuer, Bad Blankenburg, vor, die im Laufe von mehrjährigen systematischen Lichtfängen gesammelt wurden (Steuer, 1965; in lit.): «1957 bis 1962 wurden immer nur einige wenige Falter von Mitte Juli bis Mitte September gesichtet; 1963 jedoch vom 20. Juli bis Anfang September sehr häufig, an manchen Abenden über 100 Falter an der Lichtquelle. 1964 ist die Art nur einzeln zu finden, 1965 wiederum häufig, bis zu 25 Falter pro Abend, vom 15. August bis 30. September.» Über die Formenzugehörigkeit dieser Falter ist nichts Näheres bekannt, da keine Raupenzuchten vorgenommen wurden.

Die gleiche Erscheinung eines häufigeren Auftretens von *Z. griseana* seit 1961 wird durch Lichtfänge von Liebhaberentomologen aus dem schweizerischen Mittelland belegt. Anläßlich eines Lichtfanges in der Nähe eines Lärchenwaldes bei Zollikon-Zürich fingen wir im August 1963 eine große Zahl von Faltern. Durch die Aufzucht der Nachkommen konnten wir feststellen, daß es sich um Tiere der «Lärchenform» gehandelt hatte.

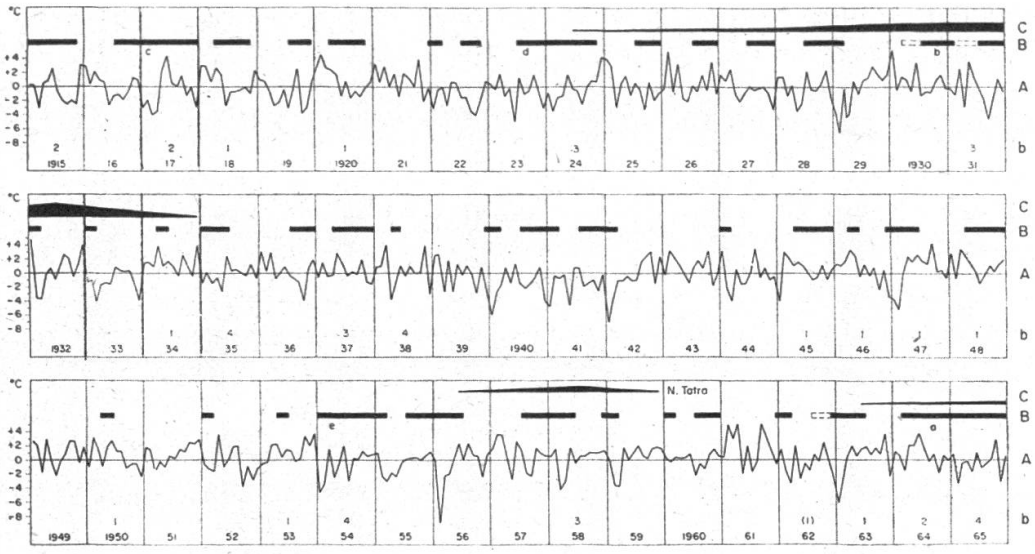
3. Die Prüfung der These der Witterungskonstanz im Erzgebirge

Gemäß vorstehendem Abschnitt können wir die Untersuchungsperiode von 1915 bis 1965 in folgende populationsdynamisch definierte Perioden einteilen:

Ausgangskriterium	Zeitspanne	Dauer Jahre	Populationsdynamische Bezeichnung
	1915 bis 1923	9	Progradationsphase (willkürlich)
sichtbare Schäden	1924 bis 1934	11	Gradationsphase
	1935 bis 1953	19	Latenzphase
	1954 bis 1962	9	Progradationsphase (analog zu 1915 bis 1923)
sichtbare Schäden	1963 bis 1965	3	Gradationsphase

Die Dauer der sogenannten Progradationsphase ist aus praktisch-methodischen Gründen willkürlich auf neun Jahre festgesetzt worden.

In Abbildung 3 sind die Abweichungen der Monatsmittelwerte vom langfristigen Stationsmittel des Fichtelberges (1891 bis 1955) für die Periode 1915 bis 1965 dargestellt, wobei die als populationsfördernd bestimmten Kriterien in Zeile *B* besonders bezeichnet sind. Zusätzlich ist in Zeile *C* die Entwicklung der Massenvermehrungen in Funktion der flächenmäßigen Ausdehnung der sichtbaren Schäden angegeben. Auf Grund dieser graphi-



Abbbildung 3

Vergleich der Witterung mit den Gradationen des Grauen Lärchenwicklers im Erzgebirge für die Jahre 1915 bis 1965 — Station Fichtelberg, 1214 m (DDR)

A: Abweichung der Monatsmitteltemperaturen °C (1891 bis 1955)
B: Andauer populationsfördernder Witterungssituationen
b: Witterungssituation nach Tabelle 1 (siehe Text)
C: Flächenmäßige Entwicklung der Gradationen

schen Synthese der Tatsachen soll nun die effektive Witterung der einzelnen Perioden im Hinblick auf Häufigkeit, Folge und Andauer der populationsfördernden Witterungssituationen untersucht werden.

3.1. *Die Häufigkeit der populationsfördernden Witterungssituationen*

Der Einfluß der Witterung auf die Populationsdynamik wird, dem hypothetischen Charakter der Untersuchung entsprechend, nur sehr grob beurteilt; nämlich entweder als populationsfördernd (+) oder als indifferent oder populationshemmend (o) anderseits. Die theoretische Häufigkeit des Auftretens dieser beiden Möglichkeiten wird für die drei Kriterien folgendermaßen beurteilt:

	populationsfördernd		indifferent oder hemmend
Winterkriterium	1	:	1
Frühlingskriterium	1	:	3
Sommerkriterium	1	:	3

Für die beiden letzten Kriterien wird mit diesen Verhältniszahlen der theoretischen Häufigkeit die Wahrscheinlichkeit, daß zwei aufeinanderfolgende Monate eine positive (Frühling) oder eine negative (Sommer) Temperaturabweichung aufweisen müssen, berücksichtigt.

Tabelle 2

Quantitativer Vergleich der populationsfördernden Witterungssituationen für *Zeiraphera griseana* im Erzgebirge für die Zeit von 1915 bis 1965

a)

Periode	*1915 bis 1923 Progradation*			*1924 bis 1934 1. Gradation*			*1935 bis 1953 Latenz*			*1954 bis 1962 Progradation*			*1963 bis 1965 2. Gradation*			*1915 bis 1965*		
Dauer Jahre	9			11			19			9			3			51		
Kriterium	+	o	Σ	+	o	Σ	+	o	Σ	+	o	Σ	+	o	Σ	+	o	Σ
Winter	3	6	9	5	6	11	7	12	19	7	2	9	2	1	3	24	27	51
Frühling	4	5	9	4	7	11	9	10	19	3	6	9	3	0	3	24	27	51
Sommer	8	1	9	7	4	11	6	13	19	5	4	9	2	1	3	28	23	51
Total																		
Σ Periode	15	12	27	16	17	33	22	35	57	15	12	27	7	2	9	76	77	153
%	56	44	100	49	51	100	39	61	100	56	44	100	78	22	100	50	50	100

Legende: + populationsfördernd
o indifferent oder hemmend
Werte inklusive der Situationen [ ] Abbildung 3

In Tabelle 2 sind die Häufigkeiten der Witterungssituationen pro Kriterium und Zeitperiode, in Tabelle 3 die entsprechenden χ^2-Tests dargestellt. Für den χ^2-Test wurden je die zwei Progradations- und Gradationsperioden zusammengefaßt, damit die Zeitspannen zum Vergleich mit der Latenzperiode ungefähr gleich lang werden.

Der χ^2-Test ergibt sowohl für die Progradationsphase wie auch für die Gradationsperiode eine gesicherte Abweichung der Häufigkeiten populationsfördernder Situationen vom Erwartungswert, nicht aber für die Latenzphase.

Betrachtet man die Tabelle 3 im Detail, so stellt man zusätzlich noch folgende Tatsachen fest:

1. Während der Progradationsphase treten die populationsfördernden Situationen für alle drei Kriterien absolut häufiger auf, als wahrscheinlichkeitstheoretisch zu erwarten wäre. Allerdings ist nur die Abweichung des Sommerkriteriums statistisch gesichert.
2. In der Gradationsperiode halten sich die absoluten Häufigkeiten der Winter- und Frühlingskriterien die Waage. Die Abweichung des Frühlingskriteriums ist schwach, jene des Sommerkriteriums hingegen stark gesichert.
3. In der Latenzphase überwiegen die indifferenten und hemmenden Witterungssituationen absolut bei allen drei Kriterien. Immerhin erscheint auch hier die Abweichung des Frühlingskriteriums im populationsfördernden Sinne als schwach gesichert.

Die Bedeutung des einzelnen Kriteriums soll hier nicht weiter beurteilt werden, weil die Häufigkeit allein noch nicht genügt, die Entstehung von Massenvermehrungen zu erklären.

Tabelle 2

b)

Kriterium	*Progradation*			*Gradation*			*Latenz*		
	+	o	Σ	+	o	Σ	+	o	Σ
Winter	10	8	18	7	7	14	7	12	19
Frühling	7	11	18	7	7	14	9	10	19
Sommer	13	5	18	9	5	14	6	13	19
Total	31	23	54	23	19	42	22	35	57
%	57	43	100	55	45	100	39	61	100

Tabelle 3

χ^2-Test für Häufigkeit populationsfördernder Witterungssituationen für *Zeiraphera griseana* im Erzgebirge

Populations-dynamische Phase	*Kriterium*	*Deter-mination*	*Häufigkeiten* e	*Häufigkeiten* b	d	χ^2	$\Sigma\ \chi^2$
Progradation 18 Jahre	Wi	+	9,0	10,0	1	0,111	0,222
		o	9,0	8,0	–1	0,111	
	Fr	+	4,5	7,0	2,5	1,389	1,852
		o	13,5	11,0	–2,5	0,463	
	So	+	4,5	13,0	8,5	16,056	21,408**
		o	13,5	5,0	–8,5	5,352	
							23,482**
Gradation 14 Jahre	Wi	+	7,0	7,0	0		
		o	7,0	7,0	0		
	Fr	+	3,5	7,0	3,5	3,500	4,667*
		o	10,5	7,0	–3,5	1,167	
	So	+	3,5	9,0	5,5	8,643	11,524**
		o	10,5	5,0	–5,5	2,881	
							16,191**
Latenz 19 Jahre	Wi	+	9,5	7,0	–2,5	0,657	1,314
		o	9,5	12,0	2,5	0,657	
	Fr	+	4,75	9,0	4,25	3,803	5,071*
		o	14,25	10,0	–4,25	1,268	
	So	+	4,75	6,0	1,25	0,329	0,439
		o	14,25	13,0	–1,25	0,110	
							6,824

e: theoretisch erwartete Häufigkeit
b: beobachtete Häufigkeit
d: b minus e

Wi: Winter
Fr: Frühling
So: Sommer
** P 0,01
* P 0,05

3.2. *Andauer und Folge der populationsfördernden Witterungssituationen*

Während der 50jährigen Zeitspanne kann nur eine einzige Periode gefunden werden, während welcher fünf Kriterien in ununterbrochener Reihenfolge als populationsfördernd beurteilt wurden (siehe Abbildung 3, Situation a); nämlich die Zeitspanne von März 1964 bis Dezember 1965. Während dieser Periode hat sich die gegenwärtige Massenvermehrung derart verstärkt, daß das Forstpersonal auf die ersten deutlichen Schäden aufmerksam wurde.

Eine andere Periode (Situation b), die mit dem Höhepunkt der historischen Gradation zusammenfällt (März 1930 bis März 1932), würde sogar sechs aufeinanderfolgende populationsfördernde Situationen umfassen, würde man die Definitionsschemata nicht peinlich genau anwenden. Gemäß dem Witterungsschema Nr. 1 (Tabelle 1) sollte der Monat Mai 1930 eine positive Temperaturabweichung von mehr als 1 °C haben, stattdessen weist er eine Abweichung von –0,6 °C auf. Zufälligerweise wissen wir auf Grund eines Berichtes (Anonymus, 1933), daß 1930 das Schlüpfen erst Ende Mai begann und zur Hauptsache mit der Juni-Schönwetterperiode übereinstimmte.

Auch die sehr stark wechselnde Witterung des Jahres 1931 läßt sich mit keinem der vier Witterungsschemata in Übereinstimmung bringen. Wiederum ermöglicht uns ein phänologischer Hinweis von Anonymus über den Verpuppungszeitpunkt, das Schlüpfen der Raupen im überdurchschnittlich warmen Mai zu fixieren. Also fällt auch in diesem Jahre das Schlüpfen mit populationsfördernder Witterung zusammen. Biologische Erfahrung hätte diese Witterungstendenzen der Jahre 1930 und 1931 von vornherein als populationsfördernd bezeichnen lassen, im Interesse größtmöglicher Objektivität dürfen sie jedoch nur dank der zusätzlichen biologischen Angaben als solche charakterisiert werden.

Zeitspannen mit vier aufeinanderfolgenden populationsfördernden Kriterien treten dreimal auf:

Situation c) Juli 1916 bis Dezember 1917
Situation d) Juli 1923 bis Dezember 1924
Situation e) Januar 1954 bis März 1955

Die Situation d) fällt mit dem ersten Auftreten der Schäden bei Vejprty im Jahre 1924 zusammen, die Situationen c) und e) treten acht bis zehn Jahre vor dem Entdecken der ersten Schäden 1924 und 1963 auf. Einen Hinweis auf die populationsvermehrende Wirkung der Situation e) finden wir in der Beobachtung Zukowskis aus Polen. Auch die kurzfristige Gradation in der Niederen Tatra von 1956 bis 1960 dürfte in direkter Beziehung zur Großwetterlage während der Jahre 1954 bis 1955 gestanden haben.

Anderseits ist die Tatsache bemerkenswert, daß während der 19 Jahre dauernden Periode von 1935 bis 1953, während welcher keinerlei Anzeichen

von Populationsvermehrungen gemeldet werden, nie mehr als zwei populationsfördernde Kriterien aufeinanderfolgen.

3.3. *Zur Analyse des Temperaturverlaufes 1891 bis 1965*

Die bisherigen Untersuchungen haben gezeigt, daß in bestimmten Perioden populationsfördernde, in andern populationshemmende Witterungssituationen gehäuft aufgetreten sind. Es soll nun noch geprüft werden, ob diese Erscheinung anhand des langfristigen Witterungsverlaufes auch in quantitativer Hinsicht nachgewiesen werden kann.

Wiederum werden die Temperaturmonatsmittel gewählt, welche zu sogenannten übergreifenden Dezennienmitteln zusammengefaßt werden. Auf diese Weise verschwinden die stark variierenden Werte des einzelnen Jahres, und der Trend des Temperaturverlaufs wird deutlich erkennbar.

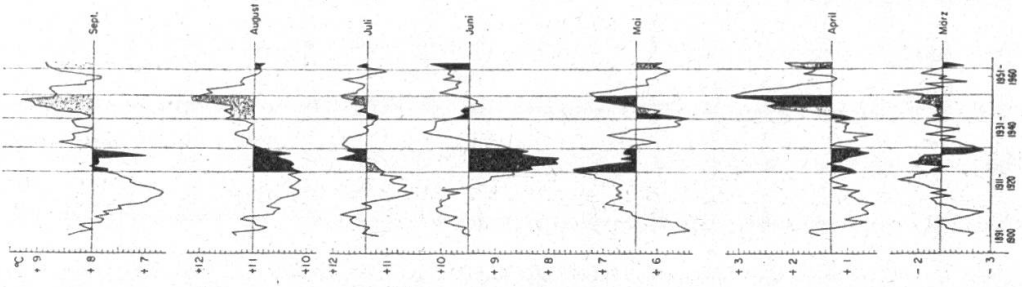


Abbildung 4

Säkularer Gang der Temperatur der Station Fichtelberg
Zehnjährige übergreifende Monatsmittel für die Monate März bis September

populationsfördernd indifferent oder hemmend (Erklärung im Text)

In Abbildung 4 ist die Kurve des übergreifenden Dezennienmittels für die Monate März bis September einzeln in absoluten Werten dargestellt. Die zwei Gradationsperioden 1915 bis 1934 und 1954 bis 1965 sowie die Latenzperiode 1935 bis 1953 sind besonders hervorgehoben. Zusätzlich sind auch diese Zeitabschnitte mittels zweier verschiedener Raster entweder als populationsfördernd oder als indifferente und hemmende Situation gekennzeichnet.

Abbildung 4 zeigt ganz deutlich, daß der monatliche Temperaturverlauf während der Untersuchungsperiode beträchtliche Veränderungen durchmachte: Auffällig sind die unternormalen Temperaturen der Monate April, Juli, August und September zu Beginn dieses Jahrhunderts. Der Monat Juni erreicht seine Tiefstwerte etwas verspätet im zweiten und dritten Dezennium. Diese kühle Phase dauert bis etwa 1930 an, sie wird dann in den vierziger Jahren durch eine ebenso übernormale Wärmeperiode abgelöst. Die Monate April, August und September weichen jetzt um mehr als 1 °C in positiver Richtung ab, und auch die Monate März, Mai und Juli sind zu warm. Bedenkt man, daß diese Erwärmung ausnahmslos die ganze Vegeta-

tionsperiode von März bis September umfaßt und zudem unmittelbar auf eine extreme Kälteperiode folgte, so daß die absoluten Differenzen nahezu 2 °C (Mai, Juli) oder sogar weit über 2 °C betrugen (April, Juni, August, September), so entspricht dies einer Verschiebung der Isothermen um rund 400 Kilometer nach Norden (etwa Wien – Berlin).

Dieses Klima-Optimum ist auf der ganzen nördlichen Hemisphäre nachgewiesen worden, es bedeutet aber keine außergewöhnliche Erscheinung und wird von Rudloff (1955/56) als eine sogenannte Klimapendelung bezeichnet. Damit ist auch bereits angedeutet, daß es sich nur um eine vorübergehende Erwärmung handeln dürfte, und tatsächlich ist ja seit Mitte der fünfziger Jahre auch wieder eine Rückkehr zum langfristigen Mittelwert angedeutet. Diese Klimapendelungen werden auf Schwankungen der atmosphärischen Zirkulation zurückgeführt, wobei für die kühleren Perioden ein Vorwiegen der Westwindtätigkeit charakteristisch ist.

Die Gradation von 1915 bis 1934 entwickelte sich gegen Ende der kühlen Periode; die Witterung der einzelnen Monate stimmt geradezu ideal mit der im Determinationsmodell geforderten Witterung überein. Vorausgesetzt, daß die Lärchenwicklerpopulation Ende Mai schlüpfte, verlangsamte die unternormale Juniwitterung die Raupenentwicklung und zögerte die Eiablage in begünstigendem Sinne sehr stark hinaus.

Die Latenzphase stimmt anderseits mit dem Klima-Optimum überein, wobei gemäß dem Determinationsmodell vor allem die Sommermonate populationshemmend auftreten. Die Frühlingsmonate sind teils als hemmend teils als fördernd anzusprechen. Das Abklingen der Wärmeperiode kündete sich vorerst im Monat April an, aber auch Mai, Juli und August kehrten wieder zu normalen, ja sogar unternormalen Temperaturen zurück. Mit dem Jahrzehnt 1951 bis 1960 sind aber auch erneut die Determinationsbedingungen für eine neue Massenvermehrung gegeben, wenn man annimmt, daß bei verzögertem Frühlingseintritt das Schlüpfen erst im Juni einsetzt. Trotzdem seither die Witterung nicht durchweg als populationsfördernd zu beurteilen ist (April, Mai, September), dürfte die Entdeckung von Schäden im Jahre 1963 die grundsätzliche Richtigkeit des Determinationsmodelles bestätigen.

Abschließend kann gefolgert werden, daß der Vergleich des Determinationsmodelles mit den tatsächlichen Veränderungen der Witterung zu einem positiven Resultat geführt hat: Das Auftreten der beiden Massenvermehrungen des Lärchenwicklers im Erzgebirge stimmt mit definierten Umweltsbedingungen eines hypothetischen Determinationsmodells überein. Damit ist auch nachgewiesen, daß die Fichtenform des Lärchenwicklers im Erzgebirge nicht in einem Optimumgebiet lebt; die Witterung übt einen deutlichen, stark wechselnden Determinationseffekt aus.

4. Resultate und Diskussion

Auf Grund der Untersuchungen darf der Schluß gezogen werden, daß die Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers in Mitteleuropa durch langfristige Klimapendelungen ausgelöst werden. Trotz der sehr groben Korrelationsmethode unterscheiden sich die Gradationsperioden und die Latenzperiode in charakteristischer Weise voneinander: Diese ist durch überdurchschnittliche warme Sommer und milde Winter, jene aber gerade umgekehrt durch kühle Sommer und strenge Winter ausgezeichnet. Damit stellt sich *Zeiraphera griseana* in direkten Gegensatz zur Liste jener in Mitteleuropa neu auftretenden Schädlinge südlich-mediterraner und südöstlich-kontinentaler Herkunft, welche Pschorn-Wacher (1954) aufführt.

Für das Entstehen einer Massenvermehrung größeren Maßstabes scheinen zwei Bedingungen notwendig zu sein:

1. eine Periode von etwa zehn Jahren, während welcher populationsfördernde Witterungssituationen überdurchschnittlich gehäuft sind (Progradationsphase);
2. mindestens vier populationsfördernde Witterungssituationen müssen unmittelbar aufeinanderfolgen (Abbildung 3, Situationen a und d), damit sich eine geringe Generationenmortalität auch in der folgenden Generation voll auswirken kann.

Die überdurchschnittliche Häufung populationsfördernder Witterungssituationen dürfte eine allmähliche Zunahme der Populationsdichte bedingen, exponentielle Populationsvermehrungen jedoch, wie sie beim Auftauchen der ersten Schäden (zum Beispiel 1924, 1963) oder im Jahre 1929 (Abbildung 1) zu vermuten sind, gehen auf eine Folge günstiger Witterungssituationen zurück.

Anderseits drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob ungünstige Witterungssituationen eine einmal angelaufene Massenvermehrung auch wieder zum Zusammenbruch bringen können. Um diese Frage zu beantworten, müßten die einzelnen Kriterien nach der Intensität ihres Einflusses beurteilt werden können. Mangels eingehender quantitativer Mortalitätsuntersuchungen sind darüber jedoch keine eindeutigen Aussagen möglich. Immerhin lassen sich aus den vorhandenen Berichten einige Mutmaßungen anstellen. Zu Beginn der Gradation 1924 bis 1934 überrascht die langsame, beharrliche Ausweitung der Schadenfläche, obschon während vier Generationen jeweils einzig das Sommerkriterium als populationsfördernd angesehen werden kann. Als aber 1928/29 das Winterkriterium populationsfördernd auftrat, wurde aus der sprunghaften Zunahme des Schadenareals im Sommer 1929 ersichtlich, daß sich die Populationsdichte auf weit größerer Fläche stetig bis knapp unter die Schadenschwelle entwickelt hatte. Demzufolge darf angenommen werden, daß dem Sommerkriterium eine beson-

ders wichtige Bedeutung beigemessen werden muß. Auch die Tatsache, daß die ersten lokalen Schadenflächen immer in Gebieten montaner Ausprägung liegen, sowohl 1924 als auch 1963 (Richter, in lit.), deutet darauf hin, daß die Sommertemperaturen bestimmte Schwellenwerte nicht überschreiten dürfen. Nun stellen wir aber fest, daß im Jahre des Kulminationspunktes, 1932, das höchste August-Monatsmittel seit 1898 (13,5 °C; Abweichung +2,4 °C) gemessen wurde. Dieses Mittel geht auf eine neuntägige Wärmeperiode vom 13. bis 21. August zurück; die Tagesmittel vom 13. bis 18. August (18,1 bis 19,5 °C) stellen tägliche Maximalwerte für die Periode 1916 bis 1955 dar; am 21. August wurde das monatliche absolute Maximum mit 25,5 °C gemessen. Berücksichtigt man, daß das Gradationsgebiet in 700 bis 900 m ü. M. um drei bis vier Grad höhere Monatsmitteltemperaturen aufweist gegenüber der Station Fichtelberg, so dürften die in der Kronenregion der Fichten der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzten Eier Temperaturen von über 30 °C auszuhalten gehabt haben. Nach Anonymus (1933) brach die Massenvermehrung im Fichtelberg- und Keilberggebiet im Jahre 1932 gleichzeitig zusammen, sie erreichte aber in einigen Revieren an der östlichen und nördlichen Ausbreitungsgrenze des Schadenauftretens im gleichen Jahre den Höhepunkt. Da die biologischen Beobachtungen zu jener Zeit vorwiegend auf das Raupenstadium beschränkt blieben, so wären diese Aussagen dahin zu interpretieren, daß im eigentlichen Ursprungsgebiet der Massenvermehrung der Zusammenbruch vor dem Auftreten der übernormalen Augusthitze vermutlich durch dichteabhängige Faktoren im Raupenstadium verursacht wurde, hingegen wäre das deutlich abgeschwächte Schadenbild des Jahres 1933 auf die den Eiern ungünstige Witterung des Augustes 1932 zurückzuführen. In ähnlicher Weise würde sich das Abflauen der lokalen Gradation in der Niederen Tatra erklären lassen, indem im Kulminationsjahr 1958 ein sehr warmer Frühling die Entwicklung von *Z. griseana* beschleunigte. Der Falterflug setzte bereits Mitte Juli ein, so daß die Eier wiederum längere Zeit hohen Sommertemperaturen ausgesetzt waren.

Im Jahre 1930 vermutete Prell, daß die plötzliche Entstehung der Lärchenwicklerkalamität durch irgendwelche Mutation der autochthonen Population und die konzentrische Vergrößerung der Schadenfläche als Ausbreitung durch Einzelüberflug zu erklären sei. Würde nicht bereits die plötzliche, unverhältnismäßig starke Vergrößerung des Schadenareals von 14 000 ha im Jahre 1928 auf rund 100 000 ha im darauffolgenden Jahre die These des Einzelüberfluges in Frage stellen, so müßten die Untersuchungen von Theile (1965) über die Entwicklung der Gradation und der Nachweis des Witterungseinflusses auf die Entstehung der Massenvermehrung diese früheren Erklärungsversuche im Sinne der Herdtheorie vollends als überholt erscheinen lassen. Vielmehr ist anzunehmen, daß die damaligen Witterungsverhältnisse als eine sogenannte «Sollwertverstellung» der Umweltsbedin-

gungen (Wilbert, 1962) eine allgemeine Zunahme der autochthonen Population auf großer Fläche gestatteten[1]. In der montan geprägten Gegend des Keilberges entwickelte sich die Population etwas rascher als in andern Regionen zu schadenstiftender Höhe. Es wäre noch zu überprüfen, ob nicht lokal auch eine starke Fichtenblüte die Eiablagemöglichkeiten für den weiblichen Falter gefördert habe. Diesbezügliche Anzeichen für eine Bevorzugung verdorrter männlicher Blütenstände zur Eiablage konnten im Herbst 1965 auf Grund einer eingehenden Analyse der Verteilung der Eier in drei Fichtenkronenabschnitten aus der Oberförsterei Eibenstock gefunden werden.

Auch gegenwärtig dürfte der Graue Lärchenwickler im ganzen Erzgebirge in einer ziemlich hohen Populationsdichte vertreten sein. Allerdings ist zu vermuten, daß infolge der weniger modellhaften Ausprägung der Witterungssituation im Vergleich zu 1924 bis 1934 (Abbildung 4) die Populationsdichte sehr viel unregelmäßiger verteilt sein dürfte. Eine Prognose der mutmaßlichen Entwicklung der Massenvermehrung ist im gegenwärtigen Zeitpunkt noch nicht am Platze. Im Hinblick auf eventuell vorzukehrende Bekämpfungsmaßnahmen gegen die gegenwärtig drohende Massenvermehrung scheint es vielmehr empfehlenswert, vorerst auf Grund einer das ganze Waldareal des Erzgebirges umfassenden Populationszählung die Orte größter Populationsdichte ausfindig zu machen. Die Anwendung von Insektiziden mittels Flugzeugen dürfte nur in solchen Fällen gerechtfertigt sein, wo es sich bei den mit Kahlfraß bedrohten Beständen um gutwüchsige, geschlossene Fichtenalthölzer handelt. Neben der Aufrechterhaltung des laufenden Zuwachses verhindert man, daß Fraß und Gespinstreste dem Falter zusätzliche Eiablagemöglichkeiten bieten und verringert damit das Beharrungsvermögen der Population in der Progressionsphase.

Noch eine Frage bleibt zu besprechen: Bei der genaueren Betrachtung des Verlaufes der übergreifenden Dezennienmittel der Temperatur (Abbildung 4) fällt auf, daß die mit dem Determinationsmodell geprüfte Progradationsperiode 1915 bis 1923 erst gegen das Ende einer im allgemeinen als populationsfördernd zu bezeichnenden Witterungsperiode liegt. Unwillkürlich drängt sich die Frage auf, weshalb denn die Massenvermehrung von 1924 nicht schon früher eingesetzt habe. Auch hier kann nur die mutmaßliche Erklärung gegeben werden, daß die Witterung der Monate Juli und August wohl für das Überleben der Eier günstig gewesen sein dürfte, wegen übernormaler Niederschläge nicht aber für das Überleben der Puppen und vor allem nicht für die Aktivität der Falter. An diesem Beispiel werden nun aber die Grenzen der angewendeten Arbeitsmethode deutlich sichtbar; solange nur wenige Faktoren und dazu erst noch in zeitlicher Auf-

[1] Wilbert entlehnte den Begriff «Sollwert» einer Populationsdichte dem Wissensgebiet der Kybernetik. Gemäß seinen Ausführungen entspricht der komplexen Wirkung der Dichte-unabhängigen Umweltsbedingungen ein ganz bestimmter Sollwert der Populationsdichte.

einanderfolge zu bewältigen sind, kann sie wertvolle Dienste leisten. Sie führt aber rasch zur reinen Spekulation, sobald die Verhältnisse komplizierter werden.

Es erscheint nun doch notwendig, darauf einzutreten, wieso die circumpolar nachweisbaren Auswirkungen der atmosphärischen Zirkulationsänderungen wohl für die «Fichtenform» des Grauen Lärchenwicklers im Erzgebirge Sollwertverstellungen der Umwelt bedeuteten, jedoch nicht für die «Lärchenform» in den Alpen. Als auffälligstes Ergebnis tatsächlicher Veränderungen der Wetterelemente in den Alpen sind die Bewegungen der Gletscher zu erwähnen (von Rudloff, 1964). Es dürften vor allem zwei Gründe anzuführen sein, weshalb der Graue Lärchenwickler im Engadin von diesen Klimapendelungen in seiner zyklischen Populationsbewegung nicht gestört wurde:

1. Infolge der Höhenlage des Optimumgebietes zwischen 1700 bis 1900 m ü. M. kommt weder dem Winter- noch dem Sommerkriterium, selbst bei extremen Temperaturabweichungen, wesentliche Mortalitätsbedeutung zu (Bever, 1712 m ü. M., Temperaturmonatsmittel 1901 bis 1940: März –4,0 °, Juli 10,9 °, August 10,2 °).
2. Infolge des hochalpinen Strahlungsklimas ist die Populationsstruktur bei allen Witterungsverhältnissen derart heterogen (Baltensweiler, 1965), daß immer nur ein Teil der Population ungünstigen Witterungseinflüssen ausgesetzt ist.

Die These von der Konstanz der Witterung für die Lärchenform in den Alpen muß also in der Weise näher umschrieben werden, daß auch säkulare Schwankungen der Witterungsverhältnisse noch keine Sollwertverstellung der Umwelt bedeuten.

5. Verdankungen

Seitdem ich 1958 mit der Grundidee dieser Arbeit erstmals an Herrn Professor Dr. A. Pfeffer, Prag, gelangt bin, half er mir stets in zuvorkommender Weise. Ich möchte ihm besonders für die gemeinsame Exkursion im Herbst 1965 in die Gegend von Vejprty danken. Herrn Prof. Dr. P. Bovey schulde ich Dank für das Wohlwollen, das er meinen außeralpinen Untersuchungen zum Lärchenwicklerproblem immer entgegengebracht hat.

Herr J. Theile, Forstingenieur, Dresden, stellte mir freundlicherweise eine Kopie seiner Diplomarbeit zu und vermittelte mir die Arbeit von Anonymus (1933). Dr. D. Richter, Leiter der Forstschutzstelle Jena, unterrichtete mich über den gegenwärtigen Stand der drohenden Massenvermehrung des Lärchenwicklers in der DDR und schrieb mir die noch unveröffentlichten Klimadaten der Station Fichtelberg für die Jahre 1960 bis 1965 heraus. Die Herren Ing. W. Kuhn und Dr. P. Primault, Eidgenös-

sische Meteorologische Zentralanstalt, Zürich, erteilten bereitwilligst Auskünfte klimatologischer Art. Herr J. C. Delmas, La Minière par Versailles, Studienaufenthalter am Ent. Institut ETH, stellte das klimatologische Zahlenmaterial der Station Fichtelberg zusammen, Dr. C. Auer beriet mich bei den statistischen Berechnungen. All diesen Herren und auch all jenen Personen, die hier nicht namentlich aufgeführt sind, aber in der einen oder andern Form an dieser Arbeit mitgewirkt haben, sei für die wertvolle Mitarbeit mein verbindlichster Dank ausgesprochen. Den Mitgliedern unserer Arbeitsgruppe danke ich für die Durchsicht des Manuskriptes.

Résumé

Causes des pullulations de la Tordeuse grise du Mélèze

(*Zieraphera griseana* Hb. = *diniana* Gn.)

Les pullulations en Europe centrale

De 1924 à 1934, la Tordeuse grise du Mélèze ravagea en Erzgebirge quelques 100 000 hectares de forêts d'Epicéas situées entre 700 et 1000 mètres d'altitude. A l'époque, cette calamité constitua une véritable énigme; en effet, on connaissait alors cet insecte comme ravageur des Mélèzes alpins croissant au-dessus de 1600 mètres. Sur la base des résultats obtenus dans les Alpes par le groupe d'étude de la dynamique des populations de la Tordeuse du Mélèze, il est maintenant possible d'avancer une hypothèse qui expliquerait la gradation observée en Erzgebirge. Cette tentative revêt aujourd'hui un intérêt tout particulier, car une nouvelle pullulation menace actuellement cette région.

La comparaison avec d'autres problèmes analogues permet de supposer que *Zeiraphera griseana* constitue sur Epicéa, Pin, Arolle et Sapin blanc la forme originale et polyphage tandis qu'une forme sélectionnée, donc plus récente, s'attaque au Mélèze. Il faut attendre le dernier stade larvaire pour découvrir des différences morphologiques entre ces deux formes; la forme polyphage à tête rouge et corps jaune-clair plus ou moins rayé de noir se distingue alors des chenilles vivant sur le Mélèze, dont le corps et la capsule céphalique présentent une coloration noire. Quant à l'écologie, les deux formes diffèrent dans la durée du développement après la diapause; la petite chenille du Mélèze éclôt plus tôt que celle de la forme polyphage.

Depuis plus de cent ans, les observations des forestiers attestent la régularité des dégâts périodiques de la Tordeuse du Mélèze. Des recherches quantitatives entreprises depuis 1949 révélèrent que les populations varient à intervalle de huit à dix générations entre rareté et surpopulation extrêmes. La périodicité des fluctuations se manifeste par des mouvements cycliques de population. Ce phénomène peut s'expliquer ainsi: les composants climatiques du milieu influencent les ravageurs de façon constamment favorable alors que la densité des populations se trouve limitée par d'autres facteurs, notamment la concurrence intraspécifique. Il s'agit donc de montrer qu'à l'inverse des ravages périodiques tels qu'ils apparaissent dans les Alpes, les pullulations occasionnelles de l'Erzgebirge dépendent de changements intervenus dans le climat.

A partir des connaissances acquises dans les Alpes, on peut montrer qu'une croissance maximale de population se produit en-dehors du territoire optimum lorsque les conditions suivantes sont réunies:

a) été frais pour les œufs déposés de juillet à septembre;

b) hiver froid au cours de la diapause des œufs (décembre à mars);

c) printemps régulièrement doux et pas trop sec pendant le développement qui suit la diapause jusqu'à l'établissement des petites chenilles dans les jeunes pousses (mars à juin).

Les conditions météorologiques caractérisées par les écarts de température moyenne mensuelle sont ramenées schématiquement à un « modèle de détermination » (tab. 1). La figure 2 montre la comparaison entre ces conditions et celles enregistrées par la station Fichtelberg (1240 mètres d'altitude) pour la période de 1915 à 1965. En termes de dynamique des populations, cette période se décompose en trois phases (progradation, gradation et latence) correspondant aux dégâts observés. Par comparaison du « modèle de détermination » avec les conditions météorologiques effectives, on parvient aux résultats suivants:

1. Au cours de la phase de progradation, le climat demeure favorable au développement des populations.
2. La phase de latence est caractérisée par des conditions météorologiques défavorables ou indifférentes.

L'accumulation de périodes stimulant le développement des populations est certes nécessaire, mais elle ne suffit pas à déclencher une pullulation. En effet, les conditions météorologiques favorables doivent se manifester pendant plus d'une génération.

Si étés froids et hivers rigoureux caractérisent les phases de gradation, celles de latence en revanche comprennent des étés extraordinairement chauds et des hivers doux. On exprime les variations de température à longue échéance par la moyenne des températures mensuelles pour dix années consécutives (fig. 4); « l'optimum du climat » pour la période allant de 1930 à 1950 recouvre alors assez bien la phase de latence. Les recherches montrent que les pullulations occasionnelles de la Tordeuse grise du Mélèze en Europe centrale reposent sur des variations climatiques.

Traduction: J. P. Aeschlimann

Literaturverzeichnis

Anonymus: Die Lärchenwicklerkalamität im erzgebirgischen Fichtenwald. Forstl. Hochschule Tharandt, 6. Mai 1933, Nr. 108 F. H. Reg.

Auer, C.: Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegung des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* Hb. (= *diniana* Gn.) im Oberengadin (1949—1960). Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. *37:* 173—263 (1961)

Baltensweiler, W.: a) Zur Regelung von Insektenpopulationen. Die Grüne (Schweizerische landwirtschaftliche Zeitschrift), S. 806—816, 1964

b) *Zeiraphera griseana* Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. Can. Ent. *96:* 792—800, 1964

c) Influence of climate and weather on population age distribution and its consequences, with special reference to the population dynamics of *Zeiraphera griseana* Hb. in the European Alps. FAO, Symposium on Integrated Pest Control, Rom, Oktober 1965 (im Druck)

Bassand, D.: Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de *Zeiraphera griseana* Hübner (= Z. diniana Guénée) (Lepidoptera: Tortricidae). Rev. suisse de Zool. *72:* 429–542, 1965

Bovey, P., und *Maksymov, J. K.:* Le problème des races biologiques chez la Tordeuse grise du Mélèze *Zeiraphera griseana* Hb. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, Jahrg. *104,* 264–274, 1959

Fritz, N.: Tortrixarter. Tidsskr. f. Skovvæsen *15,* 38–45, 1903 B

Judeich, J. F., und *Nitsche, H.:* Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. Berlin 1895, Band II

Kalandra, A., und *Pfeffer, A.:* Njedůležitější choroby a škůdci lesního stromoví v r. 1934. (Wichtige und bemerkenswerte Beschädigungen, Krankheiten und Schädlinge der Waldbäume im Jahre 1934.) Čsl. Les., *15,* 1935, S. 343–344

Kirkland, R. C., und *Paramanov, A.:* Report on Semasia Investigation at Hope Forest, 1957. Forest Research Station Alice Holt Lodge, Farnham, Surrey, unveröffentlicht

Macdougall, R. St.: Insect and arachnid pests of 1921. Trans. Highland and agricultural Soc. of Scotland Vol. *34:* 166–172, 1922

Pfeffer, Ant.: Zavíječ modřinovy — Enarmonia (Epinotia, Steganoptycha) diniana Gn. (pincolana Z.). Der Lärchenwickler — Enarmonia diniana Gn. Zvláštní otisk z časopisu «Lesnická práce» roč. *IX,* 1930, 1–24

Pleiss, H.: Wetter und Klima des Fichtelberges. Abh. Met. und Hydr. Dienst DDR *8:* Nr. 62, 1–225, 1961

Prell, H.: Der Graue Lärchenwickler *(Enarmonia diniana* Z.) als Großschädling im Sächsischen Fichtenwald. Mitt. Sächsische Forstl. Versuchsanstalt, Zoolog. Abteilung Tharandter Forstl. Jahrbuch: *81,* Heft 2, 1930, 49–92

Pschorn-Walcher, Hubert: Die «Zunahme» der Schädlingsauftreten im Lichte der rezenten Klimagestaltung. Anzeiger für Schädlingskunde *27,* 1954, 89–91

Richter, D.: Ergebnisse des Forstschädlingsmeldedienstes. Juni 1965. Informationen der Hauptstelle für Forstlichen Pflanzenschutz Jena, 10/1965, 15. Juli 1965

Richter, D.: Zum Auftreten des Grauen Lärchenwicklers im Erzgebirge. Die Sozialistische Forstwirtschaft 1966

von Rudloff, Hans: Die Klimaschwankungen in den Hochalpen seit Beginn der Instrumentenbeobachtungen. Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Bd. *13,* 3. Heft, 1964, 303–351

Sachsse, Hans: Der Graue Lärchenwickler im Erzgebirge. Sudetendeutsche Forst- und Jagdzeitung, 1933

Schwerdtfeger, F.: Waldkrankheiten, Parey, Hamburg/Berlin. 2. Aufl. 1957

Steuer, H.: Bad Blankenburg (in lit.)

Stolina, M.: a) Kalamitné prmnoženie obal' ovača. Les *13,* S. 425–427, 1957
b) Rapport entre les insectes et les fytocoenoses considéré dans les unités typologiques. Cas. československé společnosti Entomologické 1956–1959, *3,* S. 213–220, 1958

Theile, J.: Gradationen des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* Guenée, unter besonderer Berücksichtigung der die Fichten schädigenden Rasse und deren Massenvermehrung im Erzgebirge in den Jahren zwischen 1924 und 1934. Diplomarbeit 1966, Fakultät für Forstwirtschaft Tharandt, unveröffentlicht

Thalenhorst, W.: Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Z. angew. Ent. *32:* 1–48, 1951

Thomann, H.: Der Graue Lärchenwickler *(Semasia diniana* Gn.). Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden *64.* Gd., 1928/29, 1–44

Wilbert, H.: Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Morph. Ökol. Tiere *50:* 576–615, 1962

Zukowski, Roman: Zwei in Polen wenig bekannte Schädlingsarten von Faltern, *Prays curtisellus* Don. und *Semasia diniana* Guen. in der Fauna des Pieninischen Volksparkes (polnisch). Sylwan *4:* S. 25–33, 1957

Zukowski, Roman: Beobachtungen über Gradationen einiger Schmetterlinge im Gebiete des Pieninischen Nationalparkes. Sylwan *10:* 41, 1960