

Ursache oder Wirkung? Huhn oder Ei?

Autor(en): **Baltensweiler, W.**

Objektyp: **Article**

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

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

Heft 2-3

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-401882>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

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

Ursache oder Wirkung? Huhn oder Ei?^{1,2}

W. BALTENSWEILER

Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

Cause or effect? Chicken or egg? – Cyclic fluctuations of animal numbers attract the interests of scientists for theoretical and/or methodical reasons. The larch bud moth in the European Alps is such a model insect. The bud moth cycle is conceived as the result of directional selection for two phenotypes. During the progression phase of the cycle a dark colourmorph thrives under optimum climatic and nutritional conditions and reaches defoliation density in four generations. Defoliation causes deterioration of the nutritional environment, which selects against the dark specialized phenotype and favours the late hatching intermediate colourmorph which is also less sensitive to nutritional stress. This is the generalist and is also the predominant morphotype in the area of latent fluctuation. Massive emigration at defoliation density and natural selection for 2–3 generations lead to a drastic reduction in numbers and subsequent assortative mating among the intermediate morphotypes. However, recovery of the hostplant, i.e. fast needle growth and improved nutritional quality favours the dark morphotype again. In addition, topographically determined active moth immigration into the subalpine zone causes the decreasing populations to switch over immediately to an increasing trend. «Cause or effect thinking» or «single-factor thinking» is considered irrelevant to population dynamics.

Der Begriff «Populationsdynamik» wurde von ELTON (1933) geprägt. Er fasst sich zunächst mit demographischen Eigenschaften wie Geburtsrate, Sterberate, Geschlechtsverhältnis und Altersstruktur. Das komplexe Zusammenwirken dieser Eigenschaften äussert sich in der Veränderlichkeit der Dichte oder der Abundanzdynamik. Geburtsrate und Sterberate sind die Hauptkomponenten der Abundanzdynamik, während Einwanderung und Auswanderung, zur Dispersionsdynamik zusammengefasst, zusätzliche, fakultative Hauptkomponenten darstellen. Im weiteren Sinne aber versteht man unter Populationsdynamik die einseitigen oder wechselseitigen Beziehungen zwischen numerischen Veränderungen und Umweltseinflüssen, welche als treibende Kräfte die Bevölkerungsbewegung im Gange halten. Diese Beziehungen, seien sie wachstumshemmend oder fördernd, können in zwei funktionelle Gruppen gegliedert werden: in bevölkerungsdichteunabhängige und in dichteabhängige Prozesse. Dichteunabhängige Einflüsse, wie z.B. Witterungsereignisse determinieren die Abundanz, während dichteabhängige Rückkoppelungsprozesse die Dichte regulieren, (WILBERT, 1970). Diese Mannigfaltigkeit der Einflüsse und deren unterschiedliche Intensität in Zeit und Raum stemmeln kausalanalytische Untersuchungen zur Populationsdynamik von Insekten zu den schwierigsten und aufwendigsten Vorhaben in der biologischen Forschung. Es überrascht deshalb nicht, wenn die zyklische Fluktuation, d.h. eine regelmässige

¹ Antwort auf vorstehenden Artikel C. AUER

² Beitrag Nr. 100 der Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers. Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds für die wissenschaftliche Forschung.

Bevölkerungsbewegung, immer wieder das Interesse der Ökologen gefunden hat, denn man vermutet, dass dieser Typ der Bevölkerungsbewegung nur auf Grund eindeutig definierbarer Prozesse zustande kommen könne; überdies bietet aber die Wiederholung der Zyklen einen kaum schätzbaren Vorteil in methodischer Hinsicht.

Der Lärchenwickler ist ein derartiges Modellobjekt. Viele glückliche Umstände personeller, finanzieller und technischer Art haben dazu beigetragen, dass die Lärchenwicklerpopulationen des Oberengadins quantitativ und qualitativ während 28 Generationen studiert werden konnten. Drei Populationszyklen extremster Amplitude wurden untersucht. Die Ergebnisse sind heute in 100 wissenschaftlichen Publikationen veröffentlicht worden. Es wäre sicher ein reizvolles Unterfangen, die verschiedenen Vorstellungen über das Zustandekommen dieser Bevölkerungszyklen in wissenschafts-historischer Sicht darzustellen. Hier wollen wir uns aber darauf beschränken, das Funktionieren der zyklischen Fluktuation auf Grund der neusten Forschungsergebnisse darzustellen.

ZUR ABUNDANZDYNAMIK

Wichtigste Voraussetzung für das Studium der Populationsdynamik eines Insektes sind Schätzungen der Populationsgrösse in den verschiedenen Entwicklungsstadien. Der grossräumige Raupenzensus (AUER, 1961, 1975, 1977) und die Kartierung der Frassschäden geben zunächst Aufschluss über die Abundanzdynamik, während die Falterflugkontrollen mittels Licht- und Pheromonfallen zur Klärung der Dispersionsdynamik dienen. Diese Untersuchungen zeigten, dass im ganzen Alpenraum in den oberen Talabschnitten zwischen 1700–1900 m das rascheste und regelmässigste Populationswachstum erfolgt. Bereits nach 4 Generationen, nachdem sich die Bevölkerung um das rund 20000- bis 100000-fache vermehrt hat, ist die Tragfähigkeit des Standortes erreicht, d.h. die Lärchen werden kahlgefressen. Raum- und Nahrungsmangel lösen Raupenwanderungen aus und induzieren damit beträchtliche zusätzliche Mortalität durch Hitze und Predatoren. Infolge solcher Übervölkerungserscheinungen entstehen untergewichtige Puppen, die entweder vorzeitig absterben oder, falls weibliche Falter schlüpfen, eine stark verringerte Fekundität aufweisen (BENZ, 1974; OMLIN, 1977; VAČLENA, 1975, 1977). Die Weibchen bevorzugen zur Eiablage mindestens noch teilweise grün benadelte Lärchen. Massenemigrationen aus stark beschädigten Beständen führen zu einer gerichteten Umverteilung des Eipotentials innerhalb der Optimumareale (VAČLENA & BALTENSWEILER, 1978), aber auch zu einer mehr zufälligen Dispersion über Hunderte von Kilometern (BALTENSWEILER & VON SALIS, 1975). Diese Erscheinungen haben zur Folge, dass in einem mehr als 50% kahlgefressenen Bestand die Bevölkerung meist unmittelbar absinkt.

Die Lärche stirbt nach Kahlfrass nur in Ausnahmefällen (BALTENSWEILER *et al.*, in Vorbereitung), für gewöhnlich treibt sie im August neue Nadeln, die aber höchstens die Hälfte der normalen Länge erreichen. Auch im folgenden Jahr ist der Nadelaustrieb deutlich verändert, die Nadeln wachsen auffällig langsam und bleiben kurz und hart. Diese selbstinduzierte Veränderung des larvalen Lebensraumes und der Nahrungsqualität (GERIG, 1967; BENZ, 1974; OMLIN, 1977) führt zu einer sehr starken Mortalität der jungen Raupenstadien, die auch noch 3 Jahre nach dem ersten Frassschaden anhält (AUER, 1961). Hohe Bevölkerungsdichten mit Schadenfrass lösen somit eine ganze Reihe von Erscheinungen aus, die im Sinne einer nega-

tiven Rückkoppelung die maximale Bevölkerungsdichte innerhalb enger Grenzen regulieren (BALTENSWEILER, 1976) und die Regressionsphase einleiten. Eingehende Studien über den grossen, über 90 Arten umfassenden Parasitenkomplex (BALTENSWEILER, 1958; AESCHLIMANN, 1969; RENFER, 1975; HERREN, 1977; DELUCCHI & RENFER, 1977) haben ergeben, dass während der Schadenperiode die Vermehrungskapazität der dominanten Parasitoide ungünstig beeinflusst wird, so dass sich deren regulierende Wirkung stark vermindert (DELUCCHI, in Vorbereitung). Während der ersten Schadenperiode von 1954 reduzierte eine Virusepidemie die Population drastisch (MARTIGNONI, 1957), doch darf wegen des grundsätzlich ähnlichen Verlaufes der beiden folgenden Populationszyklen, während welcher die Viruskrankheit nur latent auftrat, eine bloss fakultative Bedeutung dieses Faktors angenommen werden. Der Populationsrückgang dauert meist ebenfalls 3–4 Jahre.

Das Klima und die Witterung in Höhenlagen über 1600 m sind im allgemeinen für das Populationswachstum förderlich. Bodenfeuchte (Schneebedeckung) und Temperatur induzieren optimal aufeinander abgestimmte Verhältnisse für gleichzeitiges Lärchennadelwachstum und Raupenentwicklung. Die Variabilität der Witterung wirkt sich dennoch recht deutlich auf das Populationswachstum aus: trockene und warme Witterung während der Monate Mai–Juli fördern es und verursachen ausgedehnte, zusammenhängende Schadenflächen, während bei kühler und regnerischer Witterung die Frassschäden nur sehr fleckig an den relativ wärmsten Orten aufscheinen (BALTENSWEILER, 1964). Trotzdem mag es erstaunen, dass der Bevölkerungsrückgang bei sehr niedriger Dichte von einer Generation zur anderen immer in ein eindeutiges Bevölkerungswachstum übergeht. Dieses Rätsels Lösung gelang uns im Rahmen der grossräumigen Falterflugkontrolle.

ZUR DISPERSIONSDYNAMIK

Wir stellen sowohl bei hoher als auch tiefer Populationsdichte im Oberengadin Falter fest, wenn die lokale Population noch im Larven- und Puppenstadium steckt. Am 24. Juli 1977 flogen von S-chanf Chapella bis Sils plötzlich überall Falter die Pheromonfallen an, gerade zum Zeitpunkt als im 30 km entfernten Unterengadin bei 1400 m der Falterflug begonnen hatte. Weil während diesen Tagen zudem eine Grosswetterlage herrschte, welche im Unterengadin einen talaufwärts gerichteten Ostwind entstehen liess, waren die Voraussetzungen für eine regionale Verfrachtung der Falter gegeben. Bereits am 8. August registrierte man dann im Oberengadin die ersten Falter auch an der Waldgrenze in 2200 m Höhe. Diese Falter dürften zunächst eher in passiver Weise vom Unterengadin ins Oberengadin gelangt sein und anschliessend aktiv, nach dem Prinzip positiver Anemotaxis, vom Talboden aus die obere Waldgrenze erreicht haben. Auch wenn es sich jeweils nur um wenige Individuen handelt, entsteht aus der wiederholten Kombination eines zufälligen Transitfluges und eines gerichteten lokalen Appetenzfluges eine räumlich gesetzmässige Anreicherung von Eipotentiale.

Diese regionale, durch die Topographie determinierte Falterwanderung dürfte somit wesentlich dazu beitragen, dass die Gradationszyklen nicht durch längere Perioden niedriger Dichte voneinander getrennt bleiben, sondern dass die Regressionsphase unverzüglich wieder in eine Progression übergeht.

Der Lärchenwickler kommt auch in Höhenlagen von weniger als 1000 m, d.h. im ganzen Schweizerischen Mittelland, vor. Es kommt hier aber nie zu Massenvermehrungen. Lebensstadienstudien in Lenzburg (GRAF, 1974) zeigten hohe Mortali-

täten während des Eistadiums durch Predatoren und im frühen Larvenstadium wegen schlechter Anpassung an die Nahrungsbedingungen. Zusätzlich hemmt eine auf die Hälfte reduzierte Verwirklichung des Eipotentials (VAN DEN BOS & BALTENSWEILER, 1976) ein stärkeres Bevölkerungswachstum. Während der Jahre 1971–1974 konnte jedoch im Schweizerischen Mittelland ein starker sog. zweiter Falterflug beobachtet werden (GRAF, 1974), der auf Massenemigration von Faltern aus den subalpinen Schadenarealen zurückgeführt werden konnte (BALTENSWEILER & VON SALIS, 1975). Diese Masseneinwanderungen erhöhten die Populationsdichte im ganzen Latenzareal beträchtlich, doch seither fiel die Dichte wieder auf ein 100-fach tieferes Niveau zurück. Die Dichteschätzungen und die Falterflugkontrollen im Jahre 1977 lassen vermuten, dass die Populationen im Aargauer und Basler Jura lokal ausgestorben sind.

GENETISCHE STRATEGIEN

Der Lärchenwickler entwickelt sich nicht nur auf der Lärche, sondern auch auf der Arve, der Föhre und Fichte (BALTENSWEILER *et al.*, 1977). Diese Wirtsformen unterscheiden sich in verschiedenen ökologischen Eigenschaften, u.a. in den Entwicklungsgeschwindigkeiten der Eier und der Raupen. In morphologischer Hinsicht lassen sie sich durch die Ausfärbung des ausgewachsenen fünften Larvenstadiums trennen: die Lärchenform zeichnet sich durch eine allgemein schwarze Färbung aus, die Arvenform erscheint rotbraun bis orange-gelb und die Fichtenform nimmt mit einer grau-rotbraunen Farbe eine mittlere Stellung ein (BOVEY & MAKSYMOW, 1959; BALTENSWEILER, 1977). Im Labor lassen sich durch Kreuzung der extremen Farbtypen alle beliebigen Übergangsformen erzielen, durch Paarung von F_1 -Individuen mit gleichartigen hellen oder schwarzen Farbkriterien kann man bereits nach zwei bis drei Generationen wiederum eine fast vollständige Aufspaltung in die extremen Farbtypen herbeiführen. Es scheint, dass der Vererbungsmodus auf einer additiven Wirkung mehrerer Gene beruht, bestimmte phänotypische Merkmale sind aber im Sinne der Gloger'schen Regel durch die Temperatur modifizierbar. Diese Tatsache erschwert die Interpretation der Morphotypenstruktur von Freilandpopulationen. Im Freiland findet man auf Lärche immer einige wenige typische Arvenformen, auf Arve dagegen praktisch nie eine extrem schwarze Lärchenform-Raupe. Hingegen kann man sowohl auf der Lärche wie auch auf der Arve intermediäre Farbmorphotypen in variabler Häufigkeit feststellen. Solche Farbmorphotypen sind mit grösster Wahrscheinlichkeit Ausdruck eines genetischen Polymorphismus (STERN & TIGERSTEDT, 1974). Im folgenden Abschnitt soll gezeigt werden, wie dieser Polymorphismus als eine genetisch adaptive Strategie verstanden werden kann.

Die intermediären Farbmorphotypen des Lärchenwicklers sind auch in bestimmten ökologischen Eigenschaften intermediär: so überleben sie nicht nur Nahrungsstress besser als die schwarzen Lärchenformtypen (DAY & BALTENSWEILER, 1972), sondern sie schlüpfen im Frühjahr auch deutlich später aus den Eiern als die Lärchenformen. Solche Eigenschaften sind aber in der nach Schadenfrass veränderten Nahrungsumwelt von entscheidendem Vorteil. Es ist deshalb nicht verwunderlich, wenn der intermediäre Farbmorphotyp dank seiner grösseren Fitness während der Regressionsphase des Populationszyklus durch natürliche Selektion proportional rasch zunimmt (BALTENSWEILER, 1971, 1977). Bezeichnet man den intermediären Farbmorphotyp als anpassungs- und widerstandsfähigen Grund-

typus des Lärchenwicklers, so ist die schwarze Lärchenform in subalpinen Umweltbedingungen als Spezialist aufzufassen. Weil nun aber die Nahrungsbasis im Höhepunkt der Massenvermehrung durch den Frass selbsttätig in stets gleicher Weise verschlechtert wird, so wird während der Regressionsphase während 2–3 Generationen mit abnehmender Intensität der intermediäre Grundtypus selektioniert. Die Normalisierung des Lärchennadelwachstums und der Nadeln als Nahrung während der folgenden Jahre selektioniert aber zusehends wieder den schwarzen Spezialistentyp, sodass zusammen mit dem Eipotential eingewanderter Falter aus mittlerer Höhenlage die Bevölkerung innert 3–4 Generationen wiederum die Schadschwelle erreicht. In diesem Sinne ist die entgegengesetzt wechselnde Zu- und Abnahme der proportionalen Häufigkeiten der beiden Fitnesstypen gleichzeitig Ursache und Wirkung der zyklischen Veränderung der absoluten Dichte. Der Gradationszyklus als ganzheitliche Erscheinung kann somit als das Ergebnis gerichteter Selektion für zwei gegensätzliche Fitnesstypen verstanden werden.

DISKUSSION

Wir sind uns bewusst, dass dieses verbale Modell zur Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers nichts Endgültiges, Abschliessendes sein kann; doch es vereint die im Laufe von 25 Jahren gesammelte Information in einer einfachen und klaren Konzeption. Diese Konzeption ist auf mehrere Weisen überprüfbar: erstens soll jede neue Information widerspruchlos im Modell integrierbar sein. Zweitens ist zu prüfen, ob theoretische Überlegungen gegen diese Konzeption sprechen und ob bei anderen Tierarten ähnliche Ergebnisse gefunden worden sind. Schliesslich soll das verbale Modell in quantitativer Weise mit Hilfe der Systemanalyse untersucht werden. Wir hoffen mit dieser Methode die einzelnen Prozesse gewichten und ihre gegenseitigen Beziehungen präzisieren zu können. Im Rahmen dieses Artikels soll nur je ein Beispiel der beiden erstgenannten Prüfmethode erwähnt werden.

Die Beobachtung, dass bei Nahrungsstress oder bei hoher Temperatur der intermediäre Farbmorphotyp begünstigt wird, wurde nicht nur unter Laborbedingungen, sondern auch an Freilandpopulationen des Oberengadins nachgewiesen. Die Tatsache, dass im Latenzareal des Schweizerischen Mittellandes stets die intermediären Morphotypen überwiegen und die schwarzen Nachkommen der aus dem Optimumareal eingewanderten Falter bereits in der zweiten Generation wieder verschwinden (BALTENSWEILER, 1971, 1977) wird als eine unabhängige Bestätigung der Modellvorstellung gewertet.

AUER (1978) lehnt die vorgelegte Konzeption der alternierenden Selektion mit dem Einwand ab, dass «die Gametenselektion bei einem Fitnessunterschied von $s = 25\%$ 14 Jahre benötigen würde, um das Gameteninventar im erwarteten Umfange zu verändern». Theoretisch mag dies richtig sein, nur gelten jedoch die dafür notwendigen Voraussetzungen, nämlich Panmixie und \pm stabile Populationen, nicht für die ökologische Situation des Lärchenwicklers. Wie die Fangergebnisse an Pheromonfallen zeigten, dürfte Panmixie nur während der eigentlichen, zwei Jahre dauernden Schadenperiode herrschen (BALTENSWEILER *et al.*, 1978); ausserdem lassen die drastischen Dichteunterschiede von einer Generation zur anderen während der übrigen sechs Jahre des Gradationszyklus eine assortative Paarung für Typen gleicher Entwicklungsgeschwindigkeit wahrscheinlich erscheinen. Es sind also nicht Zufallspaarung und die Rekombination der Gene, welche

ausschliesslich für die Verschiebung der Phänotypenanteile innert 4 Jahren verantwortlich gemacht werden müssen, sondern die viel wirkungsvollere systematische Paarung und vor allem das selektive Überleben entsprechender Phänotypen. Weil aber sowohl DOBZHANSKY (1948) für *Drosophila pseudoobscura* eine genetische Revolution im Ausmass von 30% und FORD (1964) für *Melitaea aurinia* (Lep.) eine solche im gleichen Ausmass in Zusammenhang mit einer Bevölkerungsexplosion in nur 4 Generationen nachwies, dürfte auch die analoge Erscheinung bei *Z. diniana* nichts Aussergewöhnliches sein. Somit unterscheidet sich aber die ökologische Situation des Lärchenwicklers in nichts von der Vorstellung von EHRlich & RAVEN (1969), dass ein Lebenssystem auf der Basis von zwei antagonistisch selektionierenden Strategien beruhen könne, wobei die eine Strategie stenöke Individuen, also Spezialisten, hervorbringe und die andere Strategie euryöke Individuen mit co-adaptiven Genkombinationen von hoher allgemeiner Fitness für sehr verschiedene Umwelten bereitstelle. In diesem Sinne betrachtet bedarf es keiner weiteren Worte um zu verstehen, dass die Ursache-Wirkung-Argumentation völlig überholt und für das Lärchenwicklersystem irrelevant ist.

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN, J.P. 1969. *Contribution à l'étude de trois espèces d'Eulophides (Hymenoptera: Chalcidoidea) parasites de la Tordeuse grise du Mélèze, Zeiraphera diniana Guenée (Lepidoptera: Tortricidae) en Haute-Engadine*. Entomophaga 14: 261-320.
- AUER, C. 1961. *Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegung des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana Hübner (= diniana Guenée) im Oberengadin (1949/60)*. Mitt. eidg. Anst. forstl. Vers'wes. 37: 173-263.
- AUER, C. 1975. *Jährliche und langfristige Dichteveränderungen bei Lärchenwicklerpopulationen (Zeiraphera diniana Gn.) ausserhalb des Optimumgebietes*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 47-58.
- AUER, C. 1977. *Dynamik von Lärchenwicklerpopulationen längs des Alpenbogens*. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 53: 70-105.
- AUER, C. 1978. *Ursache oder Wirkung?* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51: 255-259.
- BALTENSWEILER, W. 1958. *Zur Kenntnis der Parasiten des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner) im Oberengadin*. Mitt. eidg. Anst. forstl. Vers'wes. 34: 399-477.
- BALTENSWEILER, W. 1964. *Zeiraphera griseana Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles*. Can. Ent. 96: 792-800.
- BALTENSWEILER, W. 1971. *The relevance of changes in the composition of larch bud moth populations for the dynamics of its numbers*. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul., Oosterbeek 1970, 208-219.
- BALTENSWEILER, W. 1976. *Insect Population Dynamics*. XVI IUFRO World Congress, Proc. Division II: 381-394.
- BALTENSWEILER, W. 1977. *Colour-polymorphism and dynamics of larch bud moth populations (Zeiraphera diniana Gn., Lep. Tortricidae)*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 50: 15-23.
- BALTENSWEILER, W. & VON SALIS, G., 1975. *Zur Dispersionsdynamik der Falter des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana Gn., Tortricidae)*. Z. ang. Ent. 77: 251-257.
- BALTENSWEILER, W., BENZ, G., BOVEY, P. & DELUCCHI, V. 1977. *Dynamics of larch bud moth populations*. Ann. Rev. Entomol. 22: 79-100.
- 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.
- BALTENSWEILER, W., RUBLI, D. & RAPPO, H. 1978. *Forstliche Aspekte der Lärchenwicklergradation im Oberengadin*. In Vorbereitung.
- BENZ, G. 1974. *Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Guenée) (Lep., Tortricidae)*. Z. ang. Ent. 76: 31-49.
- BOVEY, P. & MAKSYMOW, J.K. 1959. *Le problème des races biologiques chez la Tordeuse grise du Mélèze Zeiraphera diniana (Hb.)*. Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Ges. Zürich, 104: 264-274.

- DAY, K.R. & BALTENSWEILER, W. 1972. *Change in proportion of larval colourtypes of the larchform Zeiraphera diniana when reared on two media*. Ent. exp. & appl. 15: 287-298.
- DELUCCHI, V. 1978. *The role of natural enemies on the population dynamics of the larch bud moth (Zeiraphera diniana Guenée) in the Swiss Alps*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51 (im Druck).
- DELUCCHI, V. & RENFER, A. 1977. *The level of abundance of Phytodietus griseanae Kerrich (Hym. Ichneumonidae) determined by its host Zeiraphera diniana Guenée (Lep. Tortricidae) at high altitude*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 50: 233-248.
- DOBZHANSKY, TH. 1948. *Genetics of natural populations XVIII. Experiments on chromosomes of Drosophila pseudoobscura from different geographic regions*. Genetics 33: 588-602.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. 1969. *Differentiation of populations*. Science 165: 1228-1232.
- ELTON, C.S. 1933. *The ecology of animals*. Methuen, London, 266 p.
- FORD, E.B., 1964. *Ecological Genetics*. Methuen, London, 325 p.
- GERIG, L. 1967. *Physiologische Untersuchungen am Grauen Lärchenwickler Zeiraphera diniana Gn. (= Z.diniana) während einer Periode der Massenvermehrung*. Z.ang. Ent. 59: 187-211.
- GRAF, E., 1974. *Zur Biologie und Gradologie des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae), im schweizerischen Mittelland*. Z.ang. Ent. 76: 233-251; 347-379.
- HERREN, H.R., 1977. *Le rôle des eulophides dans la gradation de la tordeuse grise du mélèze, Zeiraphera diniana Guenée (Lep., Tortricidae) en Haute-Engadine*. Dissertationsarbeit der ETH Zürich Nr. 6037.
- MARTIGNONI, M.E. 1957. *Contribuzione alla conoscenza di una granulosa di Eucosma griseana (Hübner) (Tortricidae, Lepidoptera) quale fattore limitante il pullulamento dell'insetto nella Engadina alta*. Mitt. eidg. Anst. forstl. Vers'wes. 32: 371-418.
- OMLIN, F.X.N., 1977. *Zur populationsdynamischen Wirkung der durch Raupenfrass und Düngung veränderten Nahrungsbasis auf den Grauen Lärchenwickler Zeiraphera diniana Gn. (Lep.: Tortricidae)*. Dissertationsarbeit der ETH Zürich Nr. 6054.
- RENFER, A. 1975. *Caractéristiques biologiques de Phytodietus griseanae (Hym. Ichneumonidae) parasitoïde de la tordeuse grise du mélèze Zeiraphera diniana (Lep. Tortricidae) en haute montagne*. Ann. Soc. ent. France (N.S.) 11: 425-455.
- STERN, K. & TIGERSTEDT, P.M.A., 1974. *Ökologische Genetik*. G. Fischer-Verlag, Stuttgart, 211 p.
- VAČLENA, K. 1975. *Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae)*. Dissertationsarbeit der ETH Zürich Nr. 5603.
- VAČLENA, K. 1977. *Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae): 1. Morpho- und biometrische Untersuchungen des Puppen- und Falterstadiums*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 50: 107-134.
- VAČLENA, K. & BALTENSWEILER, W. 1978. *Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae): 2. Das Flugverhalten der Falter im Freiland*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 51, 59-88.
- VAN DEN BOS, J. & BALTENSWEILER, W. 1977. *Oviposition efficiency of the larch bud moth (Zeiraphera diniana Gn.) (Lepidoptera, Tortricidae) on natural and artificial substrata and its relevance to the population dynamics of the larch bud moth*. Ent. Exp. et appl. 21: 88-97.
- WILBERT, H. 1970. *Cybernetic concepts in population dynamics*. Acta Biotheor. 19: 54-81.

