

Zyklen und Bedeutung des Lärchenwicklers

Beat Wermelinger, Beat Forster, Daniel Nievergelt

Der Graue Lärchenwickler (*Zeiraphera griseana* [Hübner]) ist ein kleiner Nachtfalter, der durch seine regelmässigen und grossflächigen Befälle von Lärchenwäldern im Engadin (Abb. 1) und anderen inneralpinen Tälern Europas internationale Berühmtheit

erlangt hat. Während die Aufmerksamkeit der Öffentlichkeit jeweils auf die regionalen Befallsjahre beschränkt bleibt, ist dieser Kleinschmetterling in der Wissenschaft zu einem der bekanntesten Beispiele von zyklischen Populationsschwankungen geworden.



Abb. 1. Auf dem Höhepunkt des rund neunjährigen Zyklus verfärben sich die von den Lärchenwicklerraupen befallenen Lärchen rotbraun. Die Arven im Vordergrund sind nicht betroffen.

Die erste geschichtliche Erwähnung einer damals in der Schweiz noch unbekanntes «Krankheit», die grossflächig ganze Lärchenwälder gelbbraun verfärbte, stammt von 1820 aus Ardon im Wallis (COAZ 1894). Etwas später stand 1829 im Jahrbuch des Schweizer Alpen-Clubs (SAC): «Beidseitige Halden des Lötschentales verdorrt und fuchsrot». Erst 1857 konnte diese Erscheinung dem eigentlichen Urheber zugeschrieben werden, als Forstinspektor Albert Davall «die Phaläne dem forstlichen Publikum zur näheren Kenntniss brachte» (DAVALL 1857). «Phaläne» war damals die Bezeichnung für einen Nachtfalter. Davall führte die «Verheerung» der Lärchen von Sitten bis ins Oberwallis und in die Seitentäler auf die Raupen von «*Tortrix pinicolana*» zurück. Als Grund für diese Massenvermehrung wurden die tiefen Singvogelpopulationen im Wallis angesehen, die wegen der Vogeljagd im angrenzenden Italien dezimiert worden seien. Auch im Oberengadin verfärbten sich alle paar Jahre mitten im Sommer die Lärchenbestände an den Talhängen. Der erste Nachweis aus Graubünden stammt von 1855 aus dem Raum Zernez, und 1894 beschrieb der damalige schweizerische Oberforstinspektor Johann Coaz erstmals die zyklischen Gradationen (Massenvermehrungen) in den Gebieten Ober- und Unterengadin sowie im Münstertal (COAZ 1894). Auch vom Albulagebiet, von der Landschaft Davos und sogar vom Alpennordrand am Calanda bei Chur sind Befälle dokumentiert. Diese Massenvermehrungen wurden lange als ernsthafte Bedrohung der Lärchenwälder betrachtet, da in der Folge oft zahlreiche Bäume abstarben.

Mitte des 20. Jahrhunderts, als nach dem Zweiten Weltkrieg der Tourismus in der Schweiz langsam wieder in Schwung kam, war wiederum eine Gradation des Lärchenwicklers im Gange. Die Tourismusbranche des Engadins drängte auf eine Behandlung der unschön aussehenden Wälder mit dem damals neuen, als Wundermittel betrachteten Insektizid DDT, das später tatsächlich versuchsweise im Walliser Goms eingesetzt wurde. Dieses Begehren setzte 1948 eine über sechs Jahrzehnte dauernde Langzeitstudie in Gang, die vor allem von Werner Baltensweiler an der ETH Zürich geprägt wurde. Im Verlaufe der Untersuchungen ent-

standen über 130 wissenschaftliche Arbeiten, und der Lärchenwickler veränderte sich in der öffentlichen und wissenschaftlichen Wahrnehmung vom Schädling zum Lebensraumgestalter und faszinierenden Studienobjekt.

Biologie des Lärchenwicklers

Der Graue Lärchenwickler kommt in ganz Mittel- und Nordeuropa und im Osten bis nach Sibirien vor. Er ist ein klei-

ner, graubraun gefleckter Falter von zwei Zentimeter Flügelspannweite aus der Familie der Wickler (Tortricidae; Abb. 2). Seine Raupen erreichen eine Länge von anderthalb Zentimetern und sind unterschiedlich gefärbt. Die Lärchenform hat eine schwarze Kopfkapsel und ist anfänglich hell, später grauschwarz gefärbt (Abb. 4a–c), während die gelblichgraue Arvenform eine orangegelbe Kopfkapsel aufweist (s. Abb. 11). Die Biologie des Lärchenwicklers wurde im



Abb. 2. Falter des Grauen Lärchenwicklers.

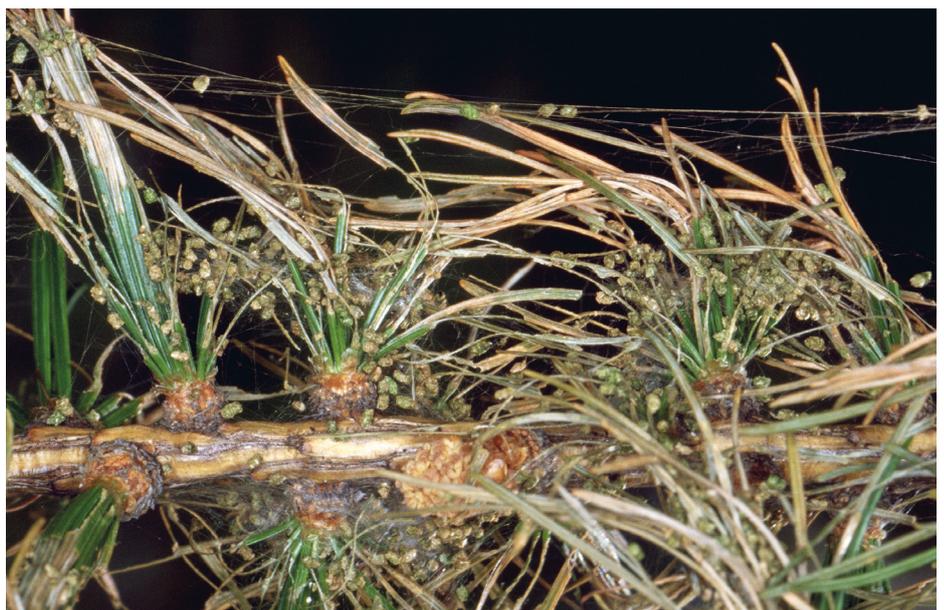


Abb. 3. Bei einer Massenvermehrung wandern die Raupen ruhelos auf den Zweigen umher und beissen viele Nadeln nur an. Dabei hinterlassen sie Kotkrümel und Spinnfäden. Die vertrocknenden Nadeln führen zu einer weithin sichtbaren Verfärbung der Krone.

Engadin detailliert untersucht (MAKSYMOW 1959). Die Eier überwintern in Diapause unter Flechten oder Zapfen- und Rindenschuppen. Mitte Mai schlüpfen die jungen Räumchen und fressen zuerst an den Kurztrieben im Innern junger Nadelbüschel (Abb. 4a). Im dritten und vierten Larvenstadium frisst die Raupe in einem oben offenen Wickel, den sie aus einem Nadelbüschel zusammenspinnt (Abb. 4b). Wenn die angefressenen Nadeln zu verdorren beginnen, wechselt die Raupe jeweils zu einem neuen Nadelbüschel. Anfangs Juli befindet sie sich im fünften und letzten Stadium. Sie frisst zuerst die Wickelspitze ab, konstruiert danach einen Gespinstkanal auf der Zweigachse und frisst von diesem aus seitlich an weiteren Nadelbüscheln (Abb. 4c). Dieses Stadium ist am destruktivsten, da die Raupe die Nadeln häufig nur anbeisst und die vertrocknenden Nadelbüschel mehrmals

wechselt (Abb. 3). Für ihre Entwicklung benötigt eine Raupe zwischen 10 und 20 Nadelbüschel, wovon jeweils nur die Hälfte der Nadelmasse verzehrt wird (sogenannter Luxusfrass). Bei einer Massenvermehrung verfärben sich die Bestände wegen der verdorrten Nadeln ab Mitte Juni rotbraun, allerdings hängt die Ausprägung der Verfärbung auch von den Niederschlagsverhältnissen ab. Finden die Raupen an einem Zweig keine Nahrung mehr, wandern sie umher oder seilen sich an Gespinstfäden auf tiefer gelegene Äste ab. Dies hinterlässt in der Krone und am Stamm der befallenen Lärche ein Gewirr von Spinnfäden. Am Ende der rund vierwöchigen Entwicklung begibt sich die Raupe an einem Faden oder freifallend zu Boden und durchläuft in der Streu eine einmonatige Puppenphase (Abb. 4d). Ab Ende Juli bis in den September hinein schlüpfen die Falter und schwärmen in der

Abenddämmerung bis Mitternacht, im späten Herbst bei kühlen Bedingungen eher am Mittag. Auf diesen Flügen findet die Paarung statt, und die Weibchen legen anschliessend während rund drei Wochen – je nach Gradationsphase – bis 300 Eier ab.

Parallel zur Lärchenform gibt es die schon erwähnte Arvenform des Lärchenwicklers. Sie kann sich nicht nur auf Lärchen, sondern auch auf Arven, Föhren und Fichten entwickeln (s. Abschnitt «Fitness verschiedener Ökotypen»). Auf der Arve und Fichte fressen die Raupen nur an den jungen Nadeln der diesjährigen, frisch gebildeten Triebe und verursachen deshalb keine auffälligen Baumverfärbungen. Aus Osteuropa sind grössere Befälle des Lärchenwicklers auch auf der Fichte bekannt (BALTENSWEILER 1966), was die Bäume stark schwächt und für Folgebefall durch Borkenkäfer anfällig macht.



Abb. 4. Entwicklung des Lärchenwicklers: Die jungen Raupen ernähren sich zuerst im Innern eines zusammengesponnenen Nadelbüschels von den jungen Nadeln (a). Später fressen sie an den Nadelbüscheln von der Spitze her (b). Im letzten Stadium bewegen sie sich im Schutz von Gespinsten entlang der Zweigachse und fressen von aussen an den Nadelbüscheln (c). Am Ende der Entwicklung lassen sich die Raupen zu Boden fallen und verpuppen sich in der Streuschicht (d).

Natürliche Feinde

Als wichtigste natürliche Feinde des Lärchenwicklers galten im 19. Jahrhundert die Vögel, speziell Meisen, und COAZ (1894) beklagte die Jagd auf Zugvögel im südlichen Nachbarland Italien. Singvögel fressen bei einer Massenvermehrung des Lärchenwicklers tatsächlich viele Raupen, ebenso wie die im Engadin häufige Schwachbeborstete Gebirgswaldameise (*Formica aquilonia*). Diese Ameisen erbeuten vorwiegend ältere Raupen ausserhalb der Nadelwickel sowie Raupen am Boden, bevor sie sich

verpuppen. Als natürliche Feinde bedeutender ist ein grosses Spektrum parasitischer Wespen und Fliegen (DELUCCHI 1982). Ausser den Falter parasitieren diese alle Stadien des Lärchenwicklers (Ei, Raupe und Puppe). Die wichtigsten Parasitoiden des Larvenstadiums sind die drei Erzwespenarten *Sympiesis punctifrons*, *Di cladocerus westwoodii* und *Elachertus fenestratus* (Eulophidae) und die Schlupfwespe *Phytodietus griseanae* (Ichneumonidae; DELUCCHI 1982). Im neun Monate dauernden Eistadium des Lärchenwicklers werden die Eier auch

von Räubern wie Raubmilben oder Weichwanzen dezimiert (DELUCCHI *et al.* 1975). Zudem treten gelegentlich Krankheiten wie Virose auf.

Die Populationszyklen

In den tieferen Lagen der Alpen und auch im Schweizer Mittelland bleiben die Populationen des Lärchenwicklers stets unauffällig niedrig, nur in höher gelegenen Tälern mit eher kontinental geprägtem Klima tritt eine mehr oder weniger regelmässige Massenvermehrung der Populationen auf.

Ab 1949 wurde die Populationsdynamik des Lärchenwicklers speziell im Oberengadin intensiv untersucht (Abb. 5). Es zeigte sich, dass die Gradationen sich durchschnittlich alle 8,5 Jahre wiederholen (BALTENSWEILER und FISCHLIN 1988). Die Populationsdichten (Abundanzen) verändern sich dabei innerhalb von vier bis fünf Generationen um einen Faktor von bis zu 30 000! Auf dem Höhepunkt (Kulmination) befinden sich auf einer Lärche über 20 000 Raupen, und man kann deren Kot zu Boden rieseln hören. Die Bäume sind dann von Gespinstfäden durchzogen von Raupen, die sich auf der Suche nach neuer Nahrung vom Wind auf andere Äste oder Bäume verwehen lassen. Wie der Aufbau erfolgt auch der Zusammenbruch einer Population innerhalb weniger Generationen. Bei diesem Zusammenbruch erreicht die Mortalität der Raupen infolge von Antagonisten, Konkurrenz und Hunger 99,98 Prozent (BALTENSWEILER und FISCHLIN 1988).

Die Verfärbung der Lärchenbestände wird erst ab einer Schwelle von rund 100 Raupen pro Kilogramm Zweige sichtbar, wenn etwa 10 Prozent der Nadeln geschädigt sind (AUER 1975b). Dieser Schwellenwert wurde bis Mitte der 1980er-Jahre meist weit übertroffen (vgl. Abschnitt «Die Lärchenwicklerzyklen im Klimawandel»).

Die regelmässigen Zyklen beschränken sich im Engadin auf die Optimumsgebiete des Lärchenwicklers zwischen 1700 und 2000 Metern über Meer und auf Bestände mit einem genügend hohen Lärchenanteil (HARTL-MEIER *et al.* 2017). Auch für das Oberwallis beschrieb DAVALL (1857), dass die Hänge jeweils nur auf einer Höhenlage von rund 1700 Metern verröteten. Diese Zyklen sind nicht nur

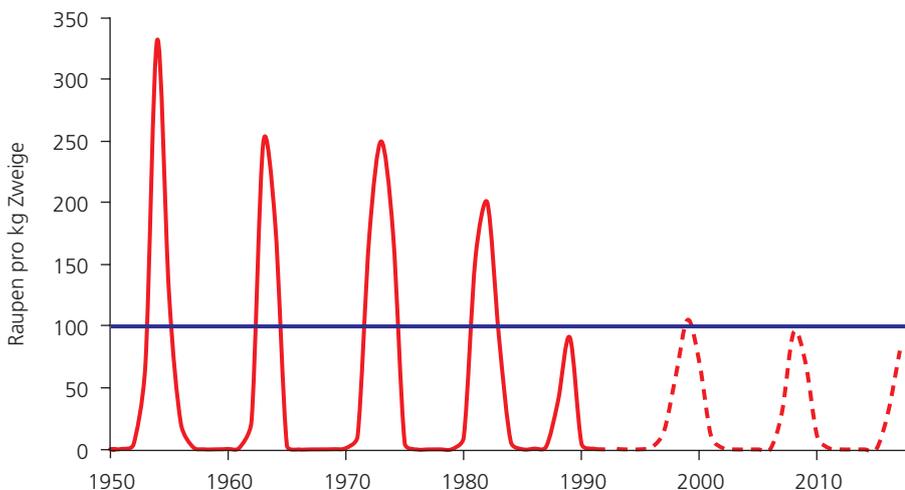


Abb. 5. Zyklische Populationsschwankungen des Lärchenwicklers im Oberengadin. Die Periodizität liegt bei durchschnittlich 8,5 Jahren, die Schwelle für eine sichtbare Verfärbung eines Lärchenbestandes bei 100 Raupen pro Kilogramm Zweige (blaue Linie). Die ausgezogene rote Kurve basiert auf Daten von BALTENSWEILER (1993a) und BALTENSWEILER und RUBLI (1999), die gestrichelte Linie auf visuellen Schätzungen im Feld.

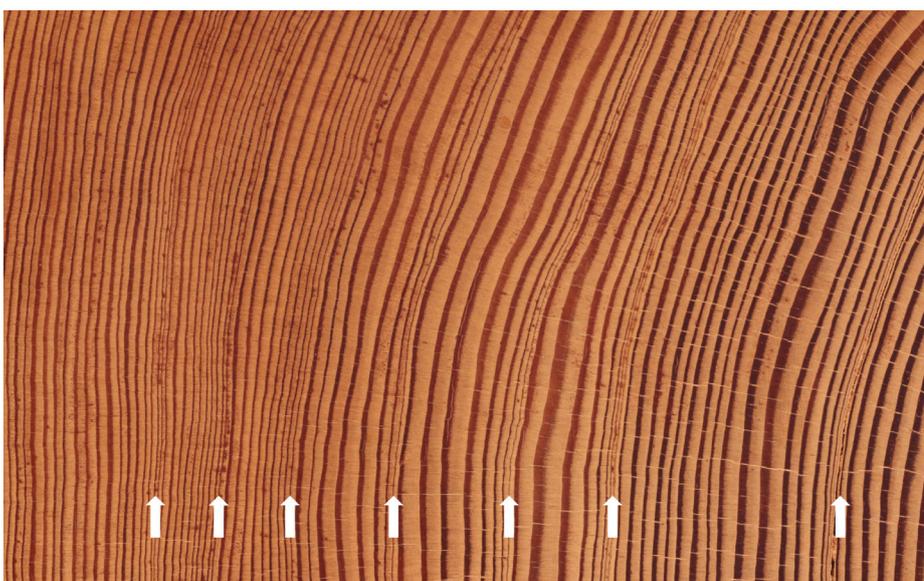


Abb. 6. An den Stirnseiten älterer Lärchenstämmen werden oft die regelmässig wiederkehrenden, schmalen Jahrringe der Lärchenwicklergradationen sichtbar.

auf das Oberengadin, das Goms und einige Walliser Seitentäler beschränkt, sondern zeigen sich auch im ganzen Alpenbogen von den französischen Seealpen bis nach Kärnten in Österreich. Gelegentlich traten Massenvermehrungen im Kanton Graubünden auch in den nach Norden geöffneten Gebieten des Albulatals, Oberhalbsteins, Avers, Domleschgs sowie in der Landschaft Davos und im Puschlav auf (AUER 1975a).

Rekonstruktion historischer Zyklen

Die Lärche vermag zwar als nadelwerfende, winterkahle Baumart den Ausfall der Nadeln zu kompensieren, indem sie nach dem Kahlfrass im Sommer mithilfe der im Holz gespeicherten Reservestoffe nochmals austreibt. Trotzdem ist ihr Wachstum in den Befallsjahren stark eingeschränkt, was sich in geringeren Jahrringbreiten im Stamm niederschlägt (WEBER 1997, BALTENSWEILER *et al.* 2008). In diesen Jahren zeigt der Jahrring eine geringere Anzahl von Frühholzzellen und im Spätholz nur ein schmales Band dünnwandiger Spätholzzellen. Lärchen-Stammscheiben aus dem Oberengadin oder Lärchenbalken alter Walliser Holzhäuser zeigen zwischen den schmalsten Jahrringen häufig einen Abstand von acht bis zehn Jahren (Abb. 6) – was dem Zyklus des Lärchenwicklers entspricht. Untersuchungen haben gezeigt, dass der Lärchenwickler in den vier Jahren nach einem Ausbruch eine Biomassereduktion von 1130 kg/ha verursachen kann (PETERS *et al.* 2017). Die Zyklen des Lärchenwicklers existieren schon sehr lange: Anhand von Holzproben lebender Lärchen und von Balken historischer Gebäude wurden in dendroökologischen Studien im Wallis die Lärchenwicklerzyklen während 1200 Jahren mit einer durchschnittlichen Frequenz von 9,3 Jahren rekonstruiert (Abb. 7; ESPER *et al.* 2007). Zwar variierte in diesem Zeitabschnitt die Intensität des Befalls, die Periodizität der Zyklen blieb aber erstaunlich konstant. Auch das wärmere Mittelalter (6.–15. Jh.) und die sogenannte Kleine Eiszeit (15.–19. Jh.) hatten darauf keinen Einfluss.

Was steuert die Zyklen?

Die verblüffende Regelmässigkeit der Zyklen wirft die Frage nach den Regula-

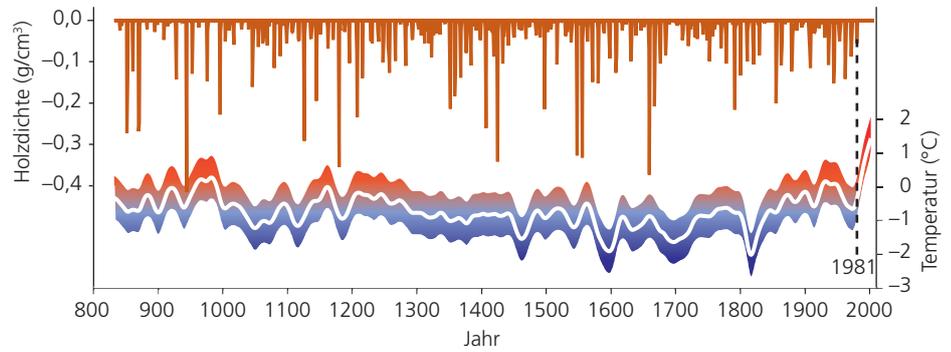


Abb. 7. Mithilfe der Jahrringdichte von Lärchen rekonstruierte Zyklen der Lärchenwicklerpopulationen im Wallis. Im oberen Teil ist der Holzdichte-Unterschied zwischen befallenen und nicht befallenen Bäumen als Mass für die Befallsstärke abgebildet, im unteren Teil die Durchschnittstemperatur als Abweichung gegenüber 1961–1990 (verändert nach ESPER *et al.* 2007).

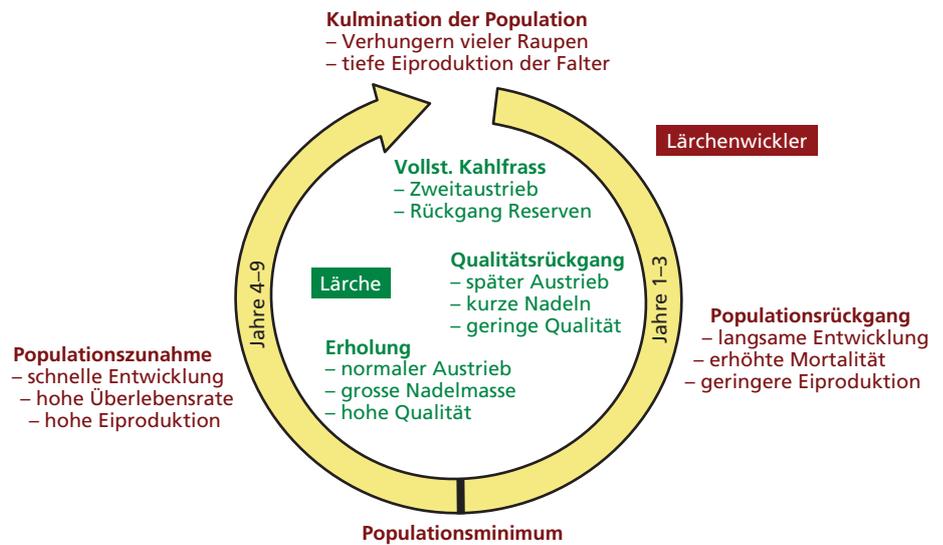


Abb. 8. Neunjähriger Modellzyklus der Wechselwirkungen zwischen dem Wirtsbaum Lärche und dem Lärchenwickler.

tionsmechanismen auf. Bei der ersten detaillierten Untersuchung einer Gradation im Engadin waren die Raupen beim Populationszusammenbruch an einem Virus erkrankt. Diese Virose galt bis zur nächsten Massenvermehrung als wichtigster treibender Faktor der Populationsdynamik. Bei den folgenden Gradationen spielte diese Virose kaum mehr eine Rolle, und man entdeckte mehrere weitere Prozesse, die während einer Massenvermehrung ablaufen und die Zyklen prägen.

Negative Rückkopplung der Nadelqualität

Die Entwicklung der Raupen steht in einer engen Beziehung mit der Nadelqualität der Lärchen (Abb. 8). Diese Wechselwirkungen wurden intensiv erforscht (BENZ 1974).

Auf dem Höhepunkt einer Gradation leiden die Lärchenwicklerraupen unter hoher Eigenkonkurrenz. Der grösste Teil der Nadelmasse wird gefressen oder die Nadeln vertrocknen, weil sie von den Raupen angebissen werden (s. Abb. 4). Dadurch erschöpft sich die Nahrungsgrundlage der Raupen, ihre Mortalität steigt und die wenigen sich entwickelnden Falter produzieren im Herbst deutlich weniger Eier.

Durch den Wegfall von grüner Nadelmasse kann die Lärche weniger Assimilate für das Wachstum und für die Reserven bilden. Fällt mehr als die Hälfte der Nadelmasse aus, treibt die Lärche ab Ende Juli nochmals aus und produziert ein zweites Nadelkleid (Abb. 9). Dies geht allerdings auf Kosten der Reserven, die durch die Fotosyntheseleistung der neuen Nadeln bis zum Herbst nicht mehr aufgefüllt werden können. Um den Ver-

lust an Reserven etwas zu kompensieren, zögert die Lärche den Abwurf der Nadeln in solchen Jahren bis in den späten Herbst hinaus. Dabei läuft sie Gefahr, durch Frühfröste die noch grünen Nadeln zu verlieren, bevor die Nährstoffe und Energieträger ins wintersichere Holz und in die Wurzeln transferiert worden sind.

Als Folge des Lärchenwicklerfrasses durchläuft auch die Qualität der Lärchennadeln einen Zyklus: Im folgenden Frühling treiben die Lärchen wegen der geringen Reserven später aus, ihre Nadeln wachsen langsamer und bleiben

um 30 bis 70 Prozent kürzer. Der Gehalt an schwer verwertbaren Rohfasern ist höher und der Protein- und Stickstoffgehalt der Nadeln tendenziell tiefer als in normalen Jahren. Wie für alle im Eistadium überwinternden, blattfressenden Raupen ist auch für den Lärchenwickler das zeitliche Zusammenfallen (Koinzidenz) des Nadelaustriebs und des Schlupfzeitpunkts der jungen Räumchen entscheidend. In den Jahren nach einem Massenaufreten verschlechtert sich diese Koinzidenz und den zum normalen, temperaturgesteuerten Zeitpunkt

schlüpfenden Räumchen fehlen die frisch ausgetriebenen, gut verdaulichen Lärchennadeln. So verhungert mindestens der früh schlüpfende Teil der neuen Lärchenwicklerpopulation. Die überlebenden Raupen finden Nadeln geringerer Qualität vor, die schwer verdaubar sind und einen tieferen Nährwert haben. Die Raupen wachsen deshalb langsamer, erreichen weniger Gewicht und erleiden eine höhere Mortalität. Die aus diesen Raupen entstehenden Falter legen bis zu 90 Prozent weniger Eier. Diese verzögerte Rückkopplung führt zu einem drastischen Rückgang der Populationsdichte.

Nach rund drei Jahren haben sich die Lärchen wieder erholt. Die Lärchenwicklerpopulation profitiert von der besseren Nahrungsqualität und nimmt wieder zu. Diese Wechselwirkungen zwischen dem Wirtsbaum und dem Lärchenwickler sind auch wichtiger Bestandteil der weiteren, nachstehend beschriebenen Steuermechanismen.



Abb. 9. Fällt mehr als die Hälfte der Nadeln aus, treibt die Lärche Ende Juli nochmals aus. Zu diesem Zeitpunkt haben sich die Raupen bereits am Boden verpuppt.



Abb. 10. Lärchenwicklerraupe mit dem Ei einer parasitischen Schlupfwespe. Parasitische Insekten sind einer der wichtigsten Faktoren bei der Steuerung der Lärchenwicklerzyklen.

Regulation durch natürliche Feinde

Wichtige natürliche Feinde sind vor allem parasitische Wespen und Fliegen (Abb. 10), von denen über 100 Arten bekannt sind (DELUCCHI 1982). Das Artenspektrum hängt von der Meereshöhe und der Gradationsphase ab. Zu Beginn einer Gradation verursachen die Parasitoiden eine Lärchenwickler-Mortalität von meist weniger als 10 Prozent, auf dem Kulminationspunkt 20 Prozent, und beim Zusammenbruch des Lärchenwicklers bis zu 80 Prozent (BALTENSWEILER 1968, DELUCCHI 1982). Die Zyklen der natürlichen Feinde hinken um etwa zwei Jahre hinter denjenigen des Lärchenwicklers nach. Neuere Modelle mit Zeitreihenanalysen zeigen, dass mit einem einfachen Wirt-Parasitoidenmodell (analog einem Räuber-Beutemodell) 90 Prozent der Wachstumsraten des Lärchenwicklers erklärt werden können (TURCHIN *et al.* 2003). Mit Einbezug der oben besprochenen Rückkopplung der Nadelqualität wird die Übereinstimmung des Modells mit den Felddaten noch etwas besser (IYENGAR *et al.* 2016, TURCHIN *et al.* 2003). Die beobachtete Phasenverschiebung ist typisch für oszillierende Räuber-Beute-Beziehungen (Lotka-Volterra-Gesetz). Dies zeigt, wie wichtig die Wirkung der Parasitoiden bei der Steuerung der Lärchenwicklerzyklen ist.

Fitness verschiedener Ökotypen

Der Lärchenwickler kennt zwei genetisch verschiedene Ökotypen (Rassen): die Lärchenform und die Arvenform (Arve = Zirbelkiefer). Die grauschwarzen Raupen der Lärchenform ernähren sich fast ausschliesslich von Lärchennadeln und erleiden auf Arven eine sehr hohe Mortalität. Ihre Eientwicklung ist deutlich schneller und die Raupenmortalität auf Lärchennadeln guter Qualität geringer als diejenige der Arvenform (DAY und BALTENSWEILER 1972). Infolge der schnelleren Eientwicklung ist die Lärchenform auch besser an den Austriebszeitpunkt der Nadeln angepasst (Koinzidenz), der bei der Lärche rund zwei Wochen früher erfolgt als bei der Arve. Zudem ist bei der Lärchenform die Eiproduktion höher als bei der Arvenform.

Die gelblichgrauen Raupen der Arvenform (Abb. 11) fressen vor allem an den neuen Trieben der Arve, kommen aber auch auf Lärchen, Föhren oder Fichten vor. Die Arvenform entwickelt sich deutlich langsamer und produziert weniger Eier als die Lärchenform, hat aber auf Lärchennadeln schlechter Qualität eine höhere Überlebensrate als die Lärchenform.

Die beiden Ökotypen besitzen somit eine unterschiedliche ökologische Fitness, und die Falter der beiden Formen reagieren sogar auf unterschiedliche Pheromone (GUERIN *et al.* 1984). Zwischen den beiden Ökotypen gibt es Intermediärformen (Übergangsformen), die sich auf Lärchen und Arven gut entwickeln können.

Die Dominanzverhältnisse der beiden Ökotypen ändern sich während einer Gradation. Zu Beginn einer Massenvermehrung herrscht zu 80 Prozent die dunkle Lärchenform vor, die sich auf den anfänglich qualitativ guten Lärchennadeln schneller entwickelt als die Arven- und die Intermediärformen. Nach einem Kahlfrass auf dem Kulminationspunkt der Gradation treiben die Lärchen ihre Nadeln später und in geringerer Qualität aus, was die später schlüpfenden und auf diesen Nadeln besser überlebenden Arven- und Intermediärformen gegenüber der Lärchenform begünstigt. Der relative Anteil der Arven- und Intermediärform steigt auf 80 Prozent. Weil aber diese beiden Formen eine geringere Reproduktionsleistung haben, nimmt die totale Lärchenwicklerdichte weiter ab. Erst nachdem sich die Nadelqualität wieder

verbessert hat, kann sich die fittere Lärchenform wieder durchsetzen, und die Reproduktionsrate der Population nimmt wieder stark zu (BALTENSWEILER 1993b).

In gewissen Gebieten der Alpen gibt es auf der Arve einen eigenen Zyklus der hellen Arvenform des Lärchenwicklers, der synchron und mit derselben Periodizität wie auf der Lärche abläuft (DORMONT *et al.* 2006). Da diese Raupen auf der Arve nur die Nadeln der neuen Triebe fressen und damit keinen Neuaustrieb auslösen, werden sie im Gegensatz zum Lärchen-Ökotyp nicht von einer negativen Rückkopplung der Nahrungsqualität beeinflusst. Dies deutet ebenfalls auf die bedeutende Rolle der Parasitoiden bei der Steuerung des Zyklus hin.

Migration und Dispersion der Falter

Die Populationen des Lärchenwicklers zeigen während einer Gradation sowohl lokale Migration als auch grossräumige Dispersion (BALTENSWEILER und RUBLI 1999). Tritt in den Optimumsgebieten ein Kahlfrass auf, weichen die Falter in den nächsten Generationen für die Eiablage in tiefere Gebiete aus, wo die Lärchen von übermässigem Raupenfrass verschont blieben. Haben sich die Bäume erholt, verschieben sich in den nächsten Jahren die abends gegen die herrschenden Talwinde aufwärts fliegenden Falter

wieder in die Optimumsgebiete der höheren Lagen mit besserer Koinzidenz. Hier treten die regelmässigen Zyklen am deutlichsten in Erscheinung.

Auf einer grösseren räumlichen Skala spielt sich die Windverfrachtung von Faltern zwischen den inneralpineren Tälern ab. Nach einer grossflächigen Entnadelung der Lärchen auf dem Höhepunkt einer Gradation verlassen Falter in Massen das Gebiet und werden vom häufig vorherrschenden Westwind in benachbarte Täler verweht. Die zyklischen Schwankungen der Lärchenwicklerpopulationen kennt man deshalb nicht nur vom Wallis und Engadin, sondern auch von vielen weiteren Tälern im europäischen Alpenbogen (Abb. 12). Die Zyklen sind allerdings zeitlich verschoben. Die ersten Gradationen sind jeweils in den Tälern der französischen Seealpen (Briançonnais) zu beobachten, danach wandern die Kulminationsjahre mit einer Geschwindigkeit von 200 bis 300 Kilometern pro Jahr (JOHNSON *et al.* 2004) rund 600 Kilometer über den Alpenbogen nach Osten: Seealpen, Aostatal, Wallis, Engadin, Veltlin, Dolomiten, Steiermark. Die zeitliche Verschiebung der Gradationen beträgt drei bis vier Jahre. Mithilfe von über den ganzen Alpenraum bis ins Mittelland verteilt aufgestellten Licht- und Pheromonfallen wurde nachgewiesen, dass



Abb. 11. Im Gegensatz zur Raupe des dunklen Lärchen-Ökotyps (siehe Abb. 4c) hat die helle Arvenform eine orangegelbe Kopfkapsel. Ausserdem ist ihr Vermehrungspotenzial geringer als das der Lärchenform.

Die Lärchenwicklerzyklen kurzgefasst

Die regelmässigen Zyklen der Populationsdichte der Lärchenwicklerraupen können auf verschiedene Faktoren zurückgeführt werden. Ein Zyklus läuft etwa folgendermassen ab:

In den Optimumsgebieten in höheren Lagen (1700–2000 m ü. M.) ist die Synchronisation (Koinzidenz) des Austriebszeitpunkts der Lärche und des Schlüpfens der jungen Lärchenwicklerraupen am besten, und die Lärchenwicklerpopulationen vermehren sich stark. Sie bestehen vorwiegend aus Raupen der dunklen Lärchenform mit hoher ökologischer Fitness. Die Regulation durch parasitische Schlupfwespen vermag zu diesem Zeitpunkt mit dem Anstieg der Lärchenwicklerdichte nicht Schritt zu halten und die Lärchenwicklerpopulationen können sich jedes Jahr mehr als zwanzigfachen. Auf dem Höhepunkt der Gradation führen die grossen Raupenmengen zu einer vollständigen Vernichtung der Nadeln und damit zum Hungertod vieler Raupen sowie zu einer tieferen Eiproduktion der überlebenden Weibchen. In den folgenden Jahren ist die Qualität der Lärchennadeln deutlich schlechter und der Nadelaustrieb erfolgt später. Dies begünstigt die ebenfalls auf der Lärche fressenden, unter diesen Bedingungen etwas fitteren Arven- und Intermediärformen des Lärchenwicklers. Die insgesamt hohe Raupenmortalität und die eingeschränkte Reproduktion der Falter führen jedoch zu einem Rückgang der Lärchenwicklerpopulationen. Zudem kommt jetzt die Wirkung der ange-

stiegenen Populationen von parasitischen Wespen voll zum Tragen, und die Mortalität der Raupen erreicht fast 100 Prozent. Viele Falter wandern in tiefer gelegene Gebiete ab, wo die Nachkommen im nächsten Jahr zwar eine schlechtere Koinzidenz mit ihrem Wirt, aber eine bessere Nahrungsqualität vorfinden. Ein grosser Teil lässt sich mit den Westwinden in die angrenzenden Alpentäler verfrachten, weshalb eine Wellenbewegung der Gradationen über die Alpen von West nach Ost entsteht. Nach drei bis vier Jahren sind die regionalen Populationen des Lärchenwicklers auf einem Tiefpunkt angelangt, und Austriebszeitpunkt und Qualität der Lärchennadeln haben sich wieder normalisiert. Die Schlupfwespenpopulationen sind aus Wirtsmangel zusammengebrochen, und die Falter wandern lokal von den tiefer gelegenen Gebieten wieder in die Optimumsgebiete ein. Die helle Arvenform der Raupen tritt in den Hintergrund und wird wieder von der vermehrungsstärkeren Lärchenform abgelöst.

Die grundlegenden Mechanismen laufen somit auf lokaler Ebene ab, vor allem basierend auf der Regulation durch natürliche Feinde und der negativen Rückkopplung durch die Nahrungsqualität der Lärchennadeln. Die grossräumige Verfrachtung der Falter über den Alpenbogen hinweg stabilisiert und synchronisiert die Lärchenwicklerzyklen. Diese Mechanismen werden im Text detaillierter erläutert.

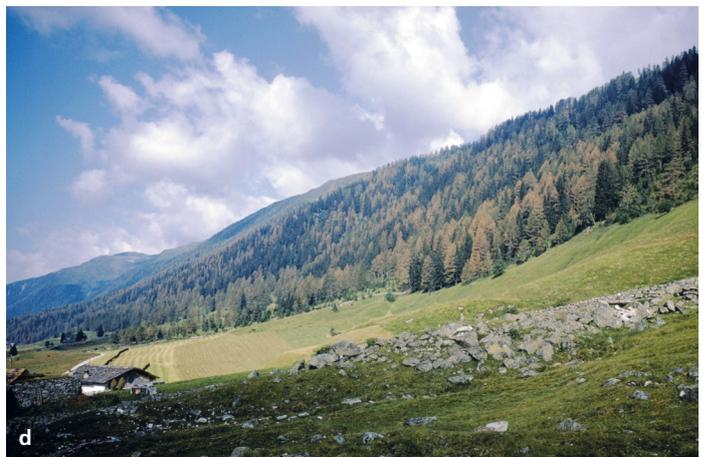


Abb. 12. Auf dem Höhepunkt einer Lärchenwickler-Gradation verfärben sich die Lärchenwälder jeweils mitten im Sommer rotbraun. Die Falter verlassen dann die betroffenen Gebiete und lassen sich ostwärts in benachbarte Täler verdriften. Dies führt zu einer Befallswelle von West nach Ost, die in den französischen Westalpen beginnt und nach rund vier Jahren im Südtirol und in Kärnten endet. Historische Bilder von 1964–1979 aus a) Val Guisane, Frankreich; b) Saastal, Wallis; c) Engadin, Graubünden; d) Valle Aurina, Italien.

während der lokalen Gradationen unzählige Falter über die Alpenpässe in die benachbarten östlichen Täler und auch ins Mittelland verfrachtet werden, wo sie die lokalen Populationen ergänzen (BALTENSWEILER und FISCHLIN 1979, BJØRNSTAD *et al.* 2002). Die Populationen der verschiedenen Alpentäler sind deshalb genetisch eng miteinander verwandt (DELAMAIRE *et al.* 2010).

Innerhalb des Alpenbogens gibt es dabei zwei «Epizentren», die eine gewisse Eigendynamik aufweisen und deren eigene Ausbreitungswellen die West-Ost-Bewegung überlagern. Die beiden Herde sind in erster Linie das Briançonnais in Frankreich (Abb. 13) sowie das Engadin/Vinschgau in den Ostalpen (BALTENSWEILER und RUBLI 1999, JOHNSON *et al.* 2004, SAULNIER *et al.* 2017). Diese Gebiete zeichnen sich durch eine hohe Vernetzung aus, das heisst durch eine räumliche Nähe von günstigen Habitaten mit wenigen ungünstigen Zwischenhabitaten (JOHNSON *et al.* 2004).

Die Lärchenwicklerzyklen im Klimawandel

Die maximalen Populationsdichten der letzten drei Zyklen (1989, 1999, 2009) erreichten im Engadin nicht einmal mehr die Hälfte der früheren Werte (s. Abb. 5), weshalb die grossflächigen Verfärbungen der Lärchenwälder an den meisten Orten ausblieben. Auch in Frankreich blieben die Maxima dieser Perioden auf viel tieferem Niveau. Ebenso wurde im Wallis in dieser Zeit nur sehr wenig Befall sichtbar, mit Ausnahme eines einzelnen, isolierten Auftretens im Mattertal. Entsprechend fehlt im Wallis ab 1981 die Reduktion der Jahrringdichte (s. Abb. 7). Hingegen änderte sich weder im Engadin noch in Frankreich etwas an der rund neunjährigen Periodizität. Die Zyklen laufen hier regelmässig weiter, aber mit viel geringerem Ausschlag. Die Gründe für die tieferen Maxima sind unklar, sie dürften jedoch mit den ansteigenden Temperaturen der letzten Jahrzehnte zusammenhängen (JOHNSON *et al.* 2010). Die wärmeren Herbste und milderen Winter führen zu einer erhöhten Atmungsaktivität der überwinterten Eier, und deren Energiereserven könnten sich damit vorzeitig erschöpfen (BALTENSWEILER 1993a). Vor allem aber könnte sich die entscheidende Synchronisation von

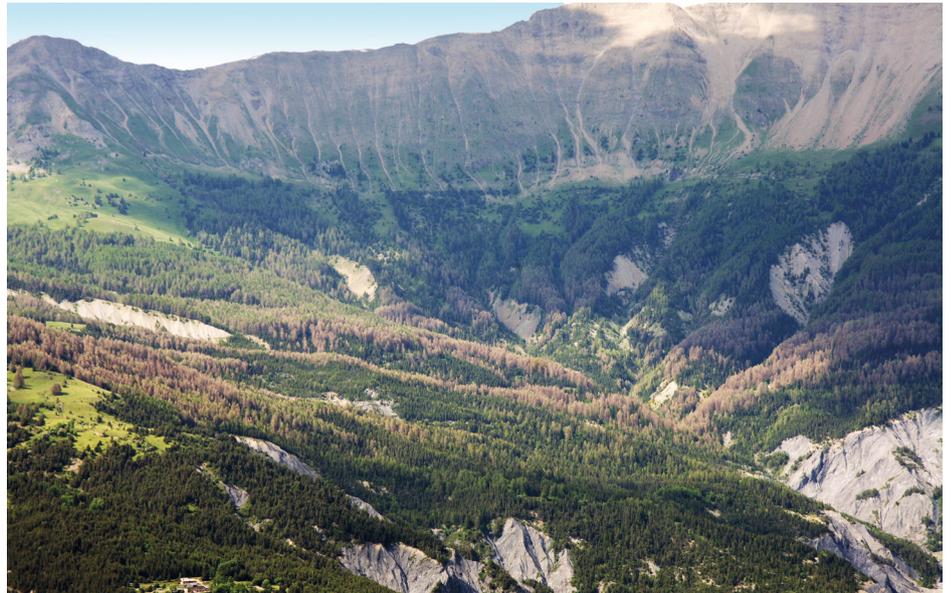


Abb. 13. Nach drei Lärchenwicklerzyklen und fast 40 Jahren ohne flächige Verfärbung der Lärchenwälder begann 2016 in den französischen Seealpen wieder eine Gradationswelle mit deutlich sichtbarem Befall (Barcelonette 2016).

Nadelaustrieb und Schlüpfen der Räumchen (Koinzidenz) im Frühling verschlechtert haben. Wenn ein Teil der Raupen vor dem Austrieb schlüpft und verhungert, wirkt sich dies stark auf die Populationsdichte aus. Die höheren Sommertemperaturen der letzten 30 Jahre dürften auch zu einer höheren Eimortalität in den folgenden Wintern geführt haben (BALTENSWEILER *et al.* 1971). Zudem zeigen Jahrringanalysen, dass sich in den vergangenen zwei Jahrhunderten im ganzen Alpenbogen das Maximum der Befallsintensität bei höheren Temperaturen jeweils in höhere Lagen verschoben hatte (JOHNSON *et al.* 2010, SAULNIER *et al.* 2017).

Bedeutung des Lärchenwicklers

Während in der älteren Literatur vom Lärchenwickler als einem «Schädling im vollsten Masse» gesprochen wird (COAZ 1894), hat sich diese Einstufung durch die intensive Forschung deutlich relativiert. Weil die Lärche nach einem starken Raupenfrass Ende Juli nochmals austreibt, kann sie die verringerte Photosyntheseleistung mindestens teilweise kompensieren. Es resultiert aber trotzdem ein Zuwachsverlust des Holzes, und in trockenen Jahren können nach einem Kahlfress Lärchen absterben (BALTENS-

WEILER *et al.* 2008). Untersuchungen im Oberengadin zeigten aber, dass die Absterberate der Lärchen normalerweise unter einem Prozent liegt und der Zuwachsverlust vernachlässigbar ist (BALTENSWEILER und RUBLI 1984). Die langen Zeitreihen der Jahrringanalysen (s. Abb. 7) belegen, dass die Lärche und der



Abb. 14. Auf dem Höhepunkt einer Gradation seilen sich die Lärchenwicklerlarven von den kahlgefressenen Lärchen ab und schädigen die jungen Arven und Fichten im Unterstand.



Abb. 15. Obwohl die befallenen Wälder für den Laien «krank» aussehen, ist dieses Jahrtausende alte Phänomen ein natürlicher Ablauf in der Walddynamik von Lärchen-/Arvenwäldern. Meistens sterben in der Folge nur wenige Bäume ab (VAL BEVER 1999).

Lärchenwickler schon seit Jahrtausenden zusammen existieren.

Mitte des 20. Jahrhunderts befürchtete man wegen der grossräumigen Verfärbungen der Lärchen in erster Linie ein Ausbleiben der Touristen (AUER 1974; Abb. 15). Es sind diesbezüglich aber keine nachteiligen Auswirkungen bekannt.

Vielerorts sind die Lärchen heute deshalb so dominant, weil sie als Pionierbaumart in früheren Zeiten von Störungen profitiert haben. Im Mittelalter wurden viele Fichten-/Arvenwälder abgeholzt, es gab Feuersbrünste in den Kriegsjahren und die Arven wurden seit jeher gezielt für Täferholz genutzt. Zudem litt die Verjüngung dieser Baumarten bis Ende des 19. Jahrhunderts durch Weidewirtschaft und Streunutzung (COAZ 1894, BALTENSWEILER und RUBLI 1984). So konnte sich die Lärche als schnellwachsende, lichtbedürftige Pionierbaumart gut etablieren. Ein alter, dichter Lärchenwald kann sich selber aber kaum mehr verjüngen, und es entsteht üblicherweise ein Wald mit schattentoleranten Baumarten wie Arve und Fichte, der bei ausbleibenden neuen Störungen als Schlusswald bestehen bleibt.

Während der wiederkehrenden Ausbrüche des Lärchenwicklers werden die im Unterwuchs wachsenden Arven und Fichten immer wieder geschädigt (Abb. 14). Da die Arvenform des Lär-

chenwicklers nur an den Nadeln der frischen Jahrestriebe frisst, wird die Arve vor allem von den Raupen der intermediären Lärchenform geschädigt, die auch ältere Nadeln befällt (BALTENSWEILER und RUBLI 1984). Diese seilen sich nach

einem Kahlfrass der Lärchen zum Boden ab und gelangen so auf die Arven im Unterstand. Während die Lärche die Entnadelung mit einem Neuaustrieb zu kompensieren vermag, kann die Arve dies nur sehr beschränkt, und die betroffenen Kronenteile sterben ab. Die stärksten Schädigungen erleiden Arven, die kleiner als fünf Meter sind (BALTENSWEILER und RUBLI 1984). Untersuchungen nach der Lärchenwickler-Massenvermehrung von 1972 zeigten, dass die Hälfte der zu mehr als 90 Prozent entnadelten Arven nach zwei Jahren tot waren, mit mutmasslich weiteren Ausfällen in den Folgejahren (BALTENSWEILER 1975). Vor allem die im Jungwuchsstadium vollständig entnadelten Pflanzen sterben sofort ab. Die älteren Arven werden geschwächt, und oft stirbt ein Teil des Gipfeltriebes ab, was zu einer Verbuschung führt. Häufig werden diese geschwächten Bäume auch von Rüsselkäfern wie dem Echten Kiefernrüßler (*Pissodes pini*) oder von Borkenkäfern und Pflanzenläusen befallen. Das Absterben der Arven begünstigt wiederum die Lärchen, die vom entstehenden Raumangebot und vermehrten Lichteinfall profitieren. Diese Prozesse schränken die Entwicklung der

Verwechslungsmöglichkeiten

Neben dem Lärchenwickler gibt es noch einige andere Faktoren, die in Gebirgslagen zu deutlichen Kronenverfärbungen führen können.

- **Spätfrost:** Tritt im Frühling ein Spätfrost auf, verfärben sich die Lärchenkronen wegen der erfrorenen Nadeln oder Nadelspitzen gelb. Betroffen sind meist nur die Nadeln der früh treibenden Kurztriebe, die sich später entwickelnden Langtriebe werden oft verschont. Die Erholung der Lärchen durch Neuaustrieb setzt deutlich früher ein als nach einem Lärchenwicklerbefall.
- **Lärchenminiermotte** (*Coleophora laricella*): Die Räumchen dieses Kleinschmetterlings höhlen die Lärchennadeln durch Minierfrass aus. Gerne werden Lärchen an sonnigen Lagen (z. B. Waldrändern) besiedelt. Oft ist die untere Kronenhälfte etwas stärker befallen. Die älteren Räumchen bauen sich aus ausgehöhlten Nadeln ein etwa 3 bis 4 mm langes, abstehendes Tönnchen als Schutz – ein charakteristisches Erkennungsmerkmal.
- **Nonne** (*Lymantria monacha*): Vor allem im Wallis kommt es gelegentlich zu einem sichtbaren Nadelfrass durch die Raupen der Nonne. Meist bleibt dieser auf wenige Hektaren beschränkt. Die bis zu 6 cm langen, grauweiss gefleckten Raupen produzieren grosse Kotpartikel, die bei einem Massenbefall den Waldboden bedecken.
- **Fichtengallenläuse** (*Adelges* spp., *Sacchiphantes* spp.): Einige Arten dieser Läuse führen einen obligatorischen Wirtswechsel zwischen Fichte und Lärche durch. *Adelges geniculatus* entwickelt sich sogar nur auf der Lärche. Durch die Saugtätigkeit der Läuse werden die Nadeln geknickt und verfärben sich an den Knickstellen gelb. Ein weiteres Merkmal sind die weissen Wachswolle-Ausscheidungen der Läuse, die vor allem dem Schutz ihrer Eigelege dienen.
- **Nadelpilze:** Vor allem die zwei Pilzkrankheiten Meria-Lärchenschütte (*Meria laricis*) und die Braunfleckigkeit der Lärche (*Mycosphaerella laricina*) können im Sommer zu verfärbten Lärchenkronen führen. Mit der Lupe erkennt man an den betroffenen Nadeln kleine Flecken und Pilzfruchtkörper. Ein deutlicher Befall manifestiert sich meist erst im Hochsommer, betroffene Lärchen treiben in der Regel nicht mehr nach.

Infos unter www.wsl.ch/diagnoseonline

Arven in den Optimumsgebieten des Lärchenwicklers ein und verzögern damit den Übergang der Lärchenwälder in Lärchen-Arven-Schlusswälder. Der Lärchenwickler hat somit für die inneralpinen Lärchenwälder auch eine grosse ökologische Bedeutung.

Der beim Gradationshöhepunkt vorübergehend vollständige Verlust der Nadeln hat natürlich auch Auswirkungen auf andere nadelfressende Insekten wie Schmetterlingsraupen oder Afterraupen von Blattwespen, die während der Lärchenwickler-Kulminationsjahre praktisch vollständig verschwinden (LOVIS 1975). Damit beeinflusst der Lärchenwickler auch wesentlich die Insektenfauna in den betroffenen Lärchenwäldern.

Massnahmen

Wie erwähnt, bleiben die negativen Auswirkungen des Lärchenwicklerfrasses auf die Lärchenwälder gering und rechtfertigen keinerlei Massnahmen. Aus wissenschaftlichen Gründen wurden aber 1963 im Goms und in Frankreich Lärchenwälder versuchsweise mit DDT und anderen Insektiziden behandelt. Deren Wirkung blieb nur auf eine Saison beschränkt und beeinflusste die Zyklen der Lärchenwickler nicht (AUER 1974), weil die umfangreichen Migrationsbewegungen der Falter die dezimierten Populationen wieder ergänzten. Heute dürfen in Schweizer Wäldern im Prinzip keine Pestizide angewendet werden.

Wichtig in Zeiten starken Befalls ist jeweils, die einheimische Bevölkerung und die Feriengäste rechtzeitig zu informieren, die Ursache für die braunen Wälder zu erklären und das Verständnis für dieses spektakuläre Phänomen zu fördern.

Literatur

- AUER, C., 1974: Ein Feldversuch zur gezielten Veränderung zyklischer Insektenpopulationsbewegungen – Quantitative Ergebnisse von Grossversuchen mit DDT und Phosphamidon gegen den grauen Lärchenwickler (*Zeiraphera diniana* Gn.) im Goms, Kanton Wallis, 1963–1972. Schweiz. Z. Forstwes. 125: 333–358.
- AUER, C., 1975a: Jährliche und langfristige Dichteänderungen bei Lärchenwicklerpopulationen (*Zeiraphera diniana* Gn.) ausserhalb des Optimumgebietes. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 47–58.
- AUER, C., 1975b: Ziel und Stand der Forschungen über den grauen Lärchenwickler (LW) 1949–1974. Bündner Wald 1: 7–32.
- BALTENSWEILER, W., 1966: Zur Erklärung der Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb. = *diniana* Gn.) I. Die Massenvermehrungen in Mitteleuropa. Schweiz. Z. Forstwes. 117: 466–491.
- BALTENSWEILER, W., 1968: Ein Modellobjekt tierökologischer Forschung: der Graue Lärchenwickler, *Zeiraphera griseana* (= *Semasia diniana*). Biol. Rundschau 6: 160–167.
- BALTENSWEILER, W.; GIESE, R.L.; AUER, C., 1971: The grey larch bud moth: its population fluctuation in optimum and suboptimum areas. Sampling and modeling biological populations and population dynamics 2: 401–420.
- BALTENSWEILER, W., 1975: Zur Bedeutung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* Gn.) für die Lebensgemeinschaft des Lärchen-Arvenwaldes. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 5–12.
- BALTENSWEILER, W.; FISCHLIN, A., 1979: The rôle of migration for the population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 52: 259–271.
- BALTENSWEILER, W.; RUBLI, D., 1984: Forstliche Aspekte der Lärchenwickler-Massenvermehrungen im Oberengadin. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Vers.wes. 60: 5–148.
- BALTENSWEILER, W.; FISCHLIN, A., 1988: The larch bud moth in the Alps. In: BERRYMAN, A.A. (Ed.), Dynamics of forest insect populations. New York, Plenum Press. 331–351.
- BALTENSWEILER, W., 1993a: Why the larch bud moth cycle collapsed in the subalpine larch-cembra pine forests in the year 1990 for the first time since 1850. Oecologia 94: 62–66.
- BALTENSWEILER, W., 1993b: A contribution to the explanation of the larch bud moth cycle, the polymorphic fitness hypothesis. Oecologia 93: 251–255.
- BALTENSWEILER, W.; RUBLI, D., 1999: Dispersal: an important driving force of the cyclic population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. For. Snow Landsc. Res. 74: 3–153.
- BALTENSWEILER, W.; WEBER, U.M.; CHERUBINI, P., 2008: Tracing the influence of larch-bud moth insect outbreaks and weather conditions on larch tree-ring growth in Engadine (Switzerland). Oikos 117: 161–172.
- BENZ, G., 1974: Negative Rückkoppelungen durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenée) (Lep., Tortricidae). Z. Ang. Entomol. 76: 196–228.
- BJØRNSTAD, O.N.; PELTONEN, M.; LIEBHOLD, A.M.; BALTENSWEILER, W., 2002: Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps. Science 298: 1020–1023.
- COAZ, J., 1894: Über das Auftreten des grauen Lärchenwicklers (*Steganoptycha pinicolana* Zell.) als Schädling in der Schweiz und den angrenzenden Staaten. Bern, Stämpfli. 21 S.
- DAVALL, A., 1857: *Tortrix pinicolana* Zeller. Nouvelle phalène du mélèze. Schweiz. Forst-Journal 8: 197–210.
- DAY, K.R.; BALTENSWEILER, W., 1972: Change in proportion of larval colourtypes of the larchform *Zeiraphera diniana* when reared on two media. Entomol. Exp. Appl. 15: 287–298.
- DELAMAIRE, S.; ESSELINK, G.D.; SAMIEL, L.; COURTIN, C.; MAGNOUX, E.; ROUSSELET, J.; SMULDERS, M.J., 2010: Isolation and characterization of six microsatellite loci in the larch budmoth *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera: Tortricidae). Eur. J. Entomol. 107: 267.
- DELUCCHI, V.; AESCHLIMANN, J.P.; GRAF, E., 1975: The regulating action of egg predators on the populations of *Zeiraphera diniana* Guénée (Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 37–45.
- DELUCCHI, V., 1982: Parasitoids and hyperparasitoids of *Zeiraphera diniana* [Lep., Tortricidae] and their role in population control in outbreak areas. Entomophaga 27: 77–92.
- DORMONT, L.; BALTENSWEILER, W.; CHOQUET, R.; ROQUES, A., 2006: Larch- and pine-feeding host races of the larch bud moth (*Zeiraphera diniana*) have cyclic and synchronous population fluctuations. Oikos 115: 299–307.
- ESPER, J.; BÜNTGEN, U.; FRANK, D.C.; NIEVERGELT, D.; LIEBHOLD, A., 2007: 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. Proc. Royal Soc. London B 274: 671–679.
- GUERIN, P.M.; BALTENSWEILER, W.; ARN, H.; BUSER, H.R., 1984: Host race pheromone polymorphism in the larch budmoth. Experientia 40: 892–894.
- HARTL-MEIER, C.; ESPER, J.; LIEBHOLD, A.; KONTER, O.; ROTHE, A.; BÜNTGEN, U., 2017: Effects of host abundance on larch budmoth outbreaks in the European Alps. Agric. For. Entomol. 19: 376–387.
- IYENGAR, S.V.; BALAKRISHNAN, J.; KURTHS, J., 2016: Impact of climate change on larch budmoth cyclic outbreaks. Scientific Reports 6: 27845.
- JOHNSON, D.M.; BJØRNSTAD, O.N.; LIEBHOLD, A.M., 2004: Landscape geometry and travelling waves in the larch budmoth. Ecol. Letters 7: 967–974.
- JOHNSON, D.M.; BÜNTGEN, U.; FRANK, D.C.; KAUSRUD, K.; HAYNES, K.J.; LIEBHOLD, A.M.; ESPER, J.; STENSETH, N.C., 2010: Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks. PNAS 107: 20576–20581.

LOVIS, C., 1975: Contribution à l'étude des tenthrèdes du mélèze (Hymenoptera: Symphyta) en relations avec l'évolution dynamique des populations de *Zeiraphera diniana* Guénéée (Lepidoptera: Tortricidae) en Haute-Engadine. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 181–192.

MAKSYMOW, J.K., 1959: Beitrag zur Biologie und Ökologie des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* (Hb.) (Lepidoptera, Tortricidae) im Engadin. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 35: 277–315.

PETERS, R.L.; KLESSE, S.; FONTI, P.; FRANK, D.C., 2017: Contribution of climate vs. larch budmoth outbreaks in regulating biomass accumulation in high-elevation forests. For. Ecol. Manage. 401: 147–158.

SAULNIER, M.; ROQUES, A.; GUIBAL, F.; ROZENBERG, P.; SARACCO, G.; CORONA, C.; EDOUARD, J.L., 2017: Spatiotemporal hetero-

geneity of larch budmoth outbreaks in the French Alps over the last 500 years. Can. J. For. Res. 47: 667–680.

TURCHIN, P.; WOOD, S.N.; ELLNER, S.P.; KENDALL, B.E.; MURDOCH, W.W.; FISCHLIN, A.; CASAS, J.; MCCAULEY, E.; BRIGGS, C.J., 2003: Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth. Ecology 84: 1207–1214.

WEBER, U.M., 1997: Dendroecological reconstruction and interpretation of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreaks in two central alpine valleys of Switzerland from 1470–1990. Trees 11: 277–290.

Dieses Merkblatt basiert auf einem Kapitel des Buchs: Insekten im Wald – Vielfalt, Funktionen und Bedeutung (2017, B. Wermelinger). Haupt, Bern, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf. 367 S.

Kontakt

Beat Wermelinger
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
beat.wermelinger@wsl.ch

Fotos

Beat Wermelinger (Abb. 1, 2, 3, 4, 6, 9, 14, 15), Beat Forster (Abb. 11,13), Beat Fecker (Abb. 10), Waldentomologie WSL (Abb.12)

Zitierung

WERMELINGER, B.; FORSTER, B.; NIEVERGELT., D., 2018: Zyklen und Bedeutung des Lärchenwicklers. Merkbl. Prax. 61. 12 S.

Merkblatt für die Praxis ISSN 1422-2876

Konzept

Im **Merkblatt für die Praxis** werden Forschungsergebnisse zu Wissenskonzentraten und Handlungsanleitungen für Praktikerinnen und Praktiker aufbereitet. Die Reihe richtet sich an Forst- und Naturschutzkreise, Behörden, Schulen und interessierte Laien.

Französische Ausgaben erscheinen in der Schriftenreihe **Notice pour le praticien** (ISSN 1012-6554). Italienische Ausgaben erscheinen in loser Folge in der Schriftenreihe **Notizie per la pratica** (ISSN 1422-2914).

Die neuesten Ausgaben (siehe www.wsl.ch/merkblatt)

- Nr. 60: Der Waldboden lebt – Vielfalt und Funktion der Bodenlebewesen. WALSER, M. *et al.* 2018. 12 S.
- Nr. 59: Der Schweizer Wald im Klimawandel: Welche Entwicklungen kommen auf uns zu? B. ALLGAIER LEUCH *et al.* 2017. 12 S.
- Nr. 58: Kupferstecher und Furchenflügeliger Fichtenborkenkäfer. B. Forster 2017. 8 S.
- Nr. 57: Das Eschentriebsterben. Biologie, Krankheitssymptome und Handlungsempfehlungen. D. RIGLING *et al.* 2016. 8 S.
- Nr. 56: Siedlungs- und Landschaftsentwicklung in agglomerationsnahen Räumen. Raumannsprüche von Mensch und Natur. S. TOBIAS *et al.* 2016. 16 S.
- Nr. 55: Die Eiche im Klimawandel. Zukunftschancen einer Baumart. P. BONFILS *et al.* 2015. 12 S.
- Nr. 54: Der Kastanienrindenkrebs. Schadsymptome, Biologie und Gegenmassnahmen. D. RIGLING *et al.* 2014. 8 S.
- Nr. 53: Lebensraumvernetzung in der Agrarlandschaft. Chancen und Risiken. D. CSENSICS *et al.* 2014. 8 S.
- Nr. 52: Totholz im Wald. Entstehung, Bedeutung und Förderung. T. LACHAT *et al.* 2013. 12 S.
- Nr. 51: Naherholung räumlich erfassen. M. BUCHECKER *et al.* 2013. 8 S.

Managing Editor

Martin Moritzi
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
martin.moritzi@wsl.ch
www.wsl.ch/merkblatt

Die WSL ist ein Forschungsinstitut des ETH-Bereichs.

Layout: Jacqueline Annen, WSL

Druck: Rüegg Media AG

