

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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 55 (1982)

Heft: 3-4

Artikel: Vergleichende Untersuchungen zur Biologie schweizerischer
Cnephasiini (Lep., Tortricidae)

Autor: Balmer, Hans

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-402047>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 02.04.2025

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

Vergleichende Untersuchungen zur Biologie schweizerischer *Cnephasiini* (Lep., Tortricidae)¹

HANS BALMER

Turnerstrasse 13, CH-4142 Münchenstein

Comparative studies on the Biology of Swiss Cnephasiini - By breeding from the egg, having reared large numbers of wild caught larvae, the biology and development of *Eana (Eana) freii* WEBER and six, both widespread and local Swiss species of the genus *Cnephasia* CURT. was studied. Of these, *C. alticolana* H.-S. was previously known only from the imago. Until now, as with many other palaeartic *Cnephasiini*, the systematics of the species under study have been based almost exclusively on the imagines only. The results of the present study, which includes bionomic data on the development of the early stages and reproduction, show that within the group of *Cnephasia* species there are apart from inter-specific differences, also many similarities that are probably of inter-generic status. All six *Cnephasia* species are univoltine and have, for Lepidoptera, an unusually long diapause as freshly hatched larvae (L₁). CHAMBON (1978) has been able to demonstrate that this amazing behaviour is due to the fact that the digestive tract, especially the mid-gut, is at first not fully formed and develops only during the diapause. The tiny larvae spend this period in silken hibernacula. In the spring they become first leaf-miners and live later in spinings of leaves or flowers, feeding polyphagous on plants of the herb layer, the moths emerging after 4-6 weeks. The larvae have 5 instars (6 for *C. chrysantheana*) and the pupal stages last 10-14 days. Under favourable conditions, the moths mate and lay eggs within the first week of emergence and after a 10-20 day period of embryonic development, the life-cycle is repeated. Contrary to the *Cnephasia* species *E. freii* has at least 2 generations per year and clearly differs in many biological (and morphological) aspects. Only in the mating behaviour is a certain similarity apparent.

Die *Cnephasia*-Gruppe gehört einerseits wegen ihrer grossen intraspezifischen Variabilität, andererseits wegen der meist geringen interspezifischen Unterschiede in der Flügelzeichnung zu den schwierigsten Tortricidengruppen der palaearktischen Region. Erst die vergleichende Untersuchung der Genitalien hat das bestehende Durcheinander lösen können. Anstelle der «äusserst variablen *Cnephasia wahlbomiana*» der älteren Autoren (z. B. SPULER, 1910) steht heute eine ganze Reihe von Arten, die allerdings nur genital-morphologisch sicher erkennbar sind. Sie bilden zusammen mit einigen verwandten Genera die Tribus *Cnephasiini* innerhalb der Tortricinae.

Die heute vorliegende Systematik der *Cnephasiini* geht hauptsächlich auf die Arbeiten von ADAMCZEWSKI (1936), REAL (1953), OBRAZTSOV (1955, 1956) und RAZOWSKI (1959, 1965) zurück. Letzterer veröffentlichte 1959 eine Zusammenfassung der Ergebnisse über sämtliche bis dahin bekannten europäischen Arten und 1965 über die palaearktischen Arten der *Cnephasiini*. HANNEMANN (1961) gibt in «Die Tierwelt von Deutschland» eine vor allem auf dieses Faunengebiet beschränkte Auswahl der europäischen Arten der Tribus.

¹ Gekürzter Teil der Dissertation «Vergleichende biologische und morphologische Untersuchungen an schweizerischen *Cnephasiini* (Lep., Tortricidae)», die unter der Leitung von Prof. Dr. W. Sauter und Prof. Dr. H. Nüesch abgefasst und der Universität Basel eingereicht wurde.

Die Diskussion über die Abgrenzung der Gattungen und Arten ist, trotz aller mit der Genitaltaxonomie erzielten Fortschritte, nicht abgeschlossen, und die Probleme sind mit dem Vergleichen der Imagines allein kaum zu lösen. Unsere geringen, z. T. überhaupt fehlenden Kenntnisse über die Biologie und die Jugendstadien der *Cnephasiini* werden deshalb zunehmend als grosser Mangel empfunden. Von vielen Arten ist die Raupe unbekannt, und bei den wenigen bisher in die larvalsystematische Literatur aufgenommenen Arten begegnet man vielen Unsicherheiten oder gar widersprüchlichen Diagnosen, so dass die aufgeführten Merkmale in den seltensten Fällen zu einer sicheren Artbestimmung führen. (BENANDER, 1929; HERING, 1957; SWATSCHEK, 1958; MACKAY, 1962). Die vorliegende Arbeit soll dazu beitragen, diese Lücken zu schliessen.

MATERIAL UND METHODEN

Aus Tortricidenraupen, die im Verlauf von 5 Jahren (1969–1972, 1975) jeweils von März bis Juli an ausschliesslich oberirdischen Pflanzenteilen der Krautschicht an weitgehend zufällig gewählten Standorten in unterschiedlichen Gegenden der Schweiz gesammelt wurden, konnten folgende Arten der *Cnephasiini* gezogen werden:

Cnephasia (Cnephasiella) incertana TREITSCHKE
Cnephasia (Cnephasia) alticolana HERRICH-SCHAEFFER
Cnephasia (Cnephasia) virgaureana TREITSCHKE
Cnephasia (Cnephasia) genitalana PIERCE & METCALFE
Cnephasia (Cnephasia) chrysantheana DUPONCHEL
Cnephasia (Anoplocnephasia) sedana CONSTANT
Eana (Eana) freii WEBER.

Abb. 1 gibt eine Übersicht über die Herkunft der untersuchten Arten. *C. incertana* kam häufig, jedoch nicht obligatorisch, zusammen mit *C. virgaureana* und *C. chrysantheana* am gleichen Ort oder im gleichen Gebiet vor, sie ist deshalb bei der Legende in Klammern gesetzt. Bei Fundstellen um 1000 m ü. M. und darüber ist die Höhe angegeben. Alle anderen Orte werden zum Flach- und Hügelland gerechnet. Nähere Angaben sind im Text zu finden.

Zucht der Jugendstadien

Um die eingangs erwähnten Unsicherheiten beim Ansprechen von Raupen aus der *Cnephasia*-Gruppe zu beseitigen, mussten die Tiere zunächst während der ganzen Larvalentwicklung durch vergleichendes Beobachten auf mögliche taxonomische Merkmale hin untersucht werden. Die Falter wurden dann mittels Genitalpräparat auf der Grundlage der gegenwärtig gültigen Imaginaltaxonomie bestimmt (RAZOWSKI, 1959), worauf rückschliessend auch über die Artzugehörigkeit der Jugendstadien entschieden werden konnte.

Zu diesem Zweck wurde jede im Freiland gesammelte Raupe einzeln auf Blättern gezüchtet, deren Stiele in ein Fläschchen mit Wasser ragten. Ein Wattepfropf klemmte das Pflanzenmaterial im Hals des Fläschchens fest und verhinderte ein Ertrinken der Raupen. Jedes Fläschchen wurde auf eine Papierunterlage gestellt und mit einem glasklaren Polystyrolbecher (handelsüblicher Joghurtbecher) zugedeckt. In dieser Anordnung bleibt das Futter mehrere Tage frisch, und die Raupen können ungestört beobachtet werden. Zudem passt das Fläschchen samt Futterpflanze unter das Binokular, so dass die Tiere, die beim vorsichtigen

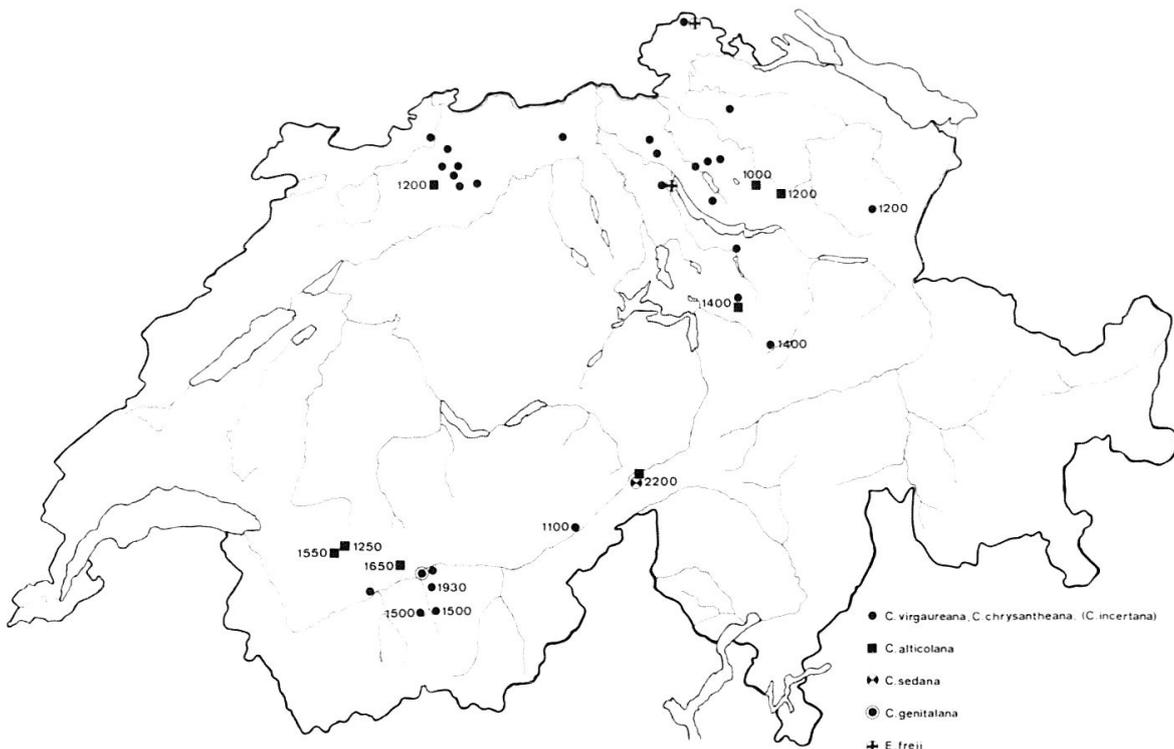


Abb. 1: Orte, an denen Raupen der untersuchten Schmetterlingsarten gesammelt wurden. Fundstellen um 1000 m ü. M. und darüber sind mit der Höhenangabe versehen.

Öffnen des Gespinnsts in der Regel am Ort bleiben, auch bei 10–40facher Vergrößerung untersucht werden können.

Nach einigen Vorversuchen stellte sich bald heraus, dass bestimmte Abschnitte des Raupenkörpers gewisse artspezifische Merkmale zeigen, die auch an lebenden Tieren gut zu beobachten sind. Um die Konstanz bzw. Variabilität dieser Merkmale für jedes Larvenstadium zu erfassen, wurden sie in einer Tabelle zusammengestellt. Für jede in Zucht genommene Raupe wurde ein mit dieser Tabelle vorgedrucktes Karteiblatt geführt.

Zur Verpuppung verliessen die Raupen in der Regel die Futterpflanze, um an einer geeigneten Stelle innerhalb der Zuchtanordnung den Puppenkokon zu spinnen. Die ausgefärbten Puppen wurden aus dem Kokon entfernt und bei Zimmertemperatur in Glastuben mit leicht aufgesetztem Korkstopfen gehalten.

Nachdem es anhand zahlreicher Protokolle gelungen war, die Artzugehörigkeit einer *Cnephasia*-Raupe zweifelsfrei zu bestimmen, wurde ein Teil der gezogenen Falter zur Weiterzucht eingesetzt. Als Zuchtkäfig dienten durchsichtige 500-ml-Vorratsdosen aus Polystyrol mit Überwurfdeckel, in die je ein Falterpaar gegeben wurde. Die verpaarten Tiere waren wenn möglich vom gleichen Schlüpfdatum. Oft lieferte die Raupenzucht jedoch über Tage hinweg nur Falter des einen Geschlechts. Solche isolierten Tiere wurden bis zur Verpaarung, höchstens aber während 6 Tagen, im Kühlschrank bei ca. 6°C gehalten.

Als Nahrung wurde den Faltern ein Gemisch aus 1 Teil Honig und 5 Teilen Wasser in einem im Dosendeckel hängend befestigten Glasröhrchen, das mit einem Wattepfropf locker verschlossen war, geboten.

Anfangs wurde diagonal in die Zuchtdosen ein Stück Pflanzenstengel gestellt, wo die Falter zwischen den auf die Dämmerung beschränkten Aktivitäts-

perioden ruhen konnten. Hier legten dann die Weibchen aller 6 untersuchten *Cnephasia*-Arten auch ihre Eier ab. Später wurden zum gleichen Zweck nur noch glatte, runde Holzstäbchen (\varnothing ca. 3 mm) verwendet, um die Nachteile frischen Pflanzenmaterials (Verwelken, Verschimmeln, Bildung von Kondenswasser) zu vermeiden. Für *C. incertana*, die im Gegensatz zu den anderen Arten eine teleskopartige Legeröhre hat, mussten die Stäbchen schuppenförmig eingeschnitten werden, damit das Weibchen die Eier in die entstandenen Ritzen hineinschieben konnte.

Eana freii kittete ihre Eier ungeachtet der Stäbchen an Deckel, Boden und Wände der Dose, was die Beobachtung der Eientwicklung und das Aufsammeln der auskriechenden Jungrauen sehr erschwerte. Ein in die Dosen gehängter Streifen aus dünnem glattem Karton wurde dann von den Faltern bevorzugt zur Eiablage benutzt. Alle Zuchtpaare wurden bei Zimmertemperatur gehalten; die Photoperiode entsprach den jahreszeitlichen Aussenverhältnissen.

Die mit Eiern besetzten Unterlagen wurden bei *E. freii* täglich, bei den anderen Arten nach dem Tod der ♀♀ aus den Zuchtdosen entfernt, in geeignete Stücke zerschnitten, bis zum Schlüpfen der Raupen in geschlossenen, durchsichtigen Polystyrol-döschen (\varnothing 40 mm) aufbewahrt und zunächst im gleichen Raum gehalten wie die Zuchtpaare. Nachdem sich gezeigt hatte, dass die Embryonalentwicklung zwar einsetzte, viele Embryonen aber in der Eihülle zu schrumpfen begannen und dann zugrunde gingen, wurden die Döschen mit den Gelegen während der Nacht jeweils ins Freie gestellt und erst am Morgen zwischen acht und neun Uhr in den Raum zurückgeholt. Bei diesen modifizierten Bedingungen traten Ausfälle im Embryonalstadium nur noch selten auf.

ERGEBNISSE

Die Jugendentwicklung der Cnephasia-Arten

Die untersuchten *Cnephasia*-Arten zeigen – neben deutlichen artspezifischen Merkmalen und Verhaltensweisen – in allen Entwicklungsstadien eine Reihe von Gemeinsamkeiten, die besonders im 1. und 2. Larvenstadium ausgeprägt sind. Dementsprechend lassen sich die Befunde zur Biologie und Entwicklung dieser beiden Stadien gemeinsam aufführen. Vom 3. Stadium an werden die Arten der besseren Übersicht wegen getrennt behandelt, obschon sich in deren Lebensweise und Ernährungsgewohnheiten auch jetzt noch viele Ähnlichkeiten zeigen.

Diapause der Jungrauen (L_1)

Aus den Eiern der *Cnephasia*-Arten entwickelte sich innerhalb von 10–20 Tagen eine neue Raupengeneration, die sich jedoch nicht weiter entwickelte. Es stellte sich heraus, dass die Tiere sofort nach dem Schlupf eine totale, obligatorische Diapause einschalten, die vom Frühsommer des einen bis zum Frühling des nächsten Jahres dauert. Dadurch wurde die Zucht aus dem Ei sehr erschwert, und das ursprüngliche Ziel, das Untersuchungsmaterial aller Entwicklungsstadien aus *Ex-ovo*-Zuchten zu gewinnen, konnte nur teilweise erreicht werden. Erst nach Abschluss der vorliegenden Untersuchungen wurde durch die Arbeit von CHAMBON (1978) bekannt, dass sich der Verdauungstrakt der *Cnephasia*-Raupen erst postembryonal, während der Diapause entwickelt. Deshalb wird auf die Darstel-

lung der eigenen, in der Dissertation enthaltenen Diapauseversuche hier verzichtet.

Die Diapause der Jungrauen kann als gemeinsames Merkmal der sechs Arten gelten. In dieser Untersuchung ist es zwar nicht gelungen, die Latenzstadien im Gelände nachzuweisen, aber die folgenden, am Zuchtmaterial gewonnenen Beobachtungen stützen die Annahme einer totalen obligatorischen Diapause im ersten Larvenstadium (L_1).

Sämtliche Jungrauen suchten sofort, nachdem sie aus dem Ei gekrochen waren, möglichst enge Schlupfwinkel auf, um sich dort innerhalb von 1–2 Tagen in kleine, dichte Kokons einzuspinnen. In diesen schützenden Hüllen, die nur wenig grösser sind als das Ei, überdauerten die Räumchen den Sommer und den Winter, ohne Nahrung oder Flüssigkeit aufgenommen zu haben. Im darauffolgenden Frühjahr gelang es in einigen Fällen, diese Tiere zur Weiterentwicklung zu bringen (bis zum Falter). Wurden die Eiräumchen gleich nach dem Auskriechen auf frische, junge Blätter von Futterpflanzen der Elterngeneration gebracht, wanderten sie ruhelos herum, bis sie in einer Blattfalte o. ä. ein zusagendes Versteck gefunden hatten, um sich einzuspinnen. Dabei bissen sie häufig aus der Epidermis der Pflanzen winzige Stücke heraus, die aber nicht verschluckt, sondern in den Kokon eingewoben wurden.

Dieses scheinbar nutzlose Abbeissen von Pflanzenmaterial gab zunächst Anlass zur Vermutung, die Tiere hätten ungeeignetes Futter erhalten. Nachdem jedoch die Raupen aus dem Kokon entfernt und nacheinander auf verschiedene andere Pflanzen bzw. Pflanzenteile (inkl. Wurzeln) gesetzt worden waren, wiederholte sich stereotyp das oben beschriebene Verhalten (Verkriechen, Einspinnen). Beim dritten oder vierten Versuch waren die Tiere jeweils nicht mehr imstande, einen neuen Kokon zu spinnen, und gingen in der Folge rasch ein.

Ausserdem liessen sich bisher auch im Gelände keinerlei Anzeichen dafür finden, dass sich die Raupen noch im gleichen Jahr weiterentwickeln würden; für keine der sechs Arten ist im Untersuchungsgebiet eine 2. Generation nachgewiesen.

Aufgrund dieser Befunde werden die sechs *Cnephasia*-Arten hier als univoltin beschrieben. Latenzstadien in den einjährigen Entwicklungszyklen sind die Jungrauen, bei denen kurz nach dem Auskriechen eine Diapause eintritt. Diese dauert rund zehn Monate und endet ungefähr zu Beginn der Vegetationsperiode des folgenden Jahres.

Die Faktoren, die zum Abbruch der Diapause führen, konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht näher untersucht werden. Aus den Beobachtungen im Gelände geht immerhin hervor, dass die Arten *C. incertana*, *C. virgaureana* und *C. alticolana* schon sehr früh in der Vegetationsperiode auftreten. Ihr Erscheinen könnte demnach unter anderem vom Temperaturverlauf im Vorfrühling abhängig sein. Ungeachtet solcher Zusammenhänge erscheint *C. chrysanthearia* jedoch regelmässig 2–4 Wochen später als die drei zuerst genannten Arten, obschon sie mit diesen sympatrisch ist und mit ihnen praktisch auch sämtliche Futterpflanzenarten gemeinsam hat.

Bei *C. sedana* und *C. genitalana* wurden zum Erscheinen der Jungrauen keine Beobachtungen gemacht, weil die Fundorte zu weit abseits lagen. Wie aus dem Verlauf der Jugendentwicklung zu schliessen ist, können jedoch die Bedingungen zum Abbruch der Diapause von denjenigen der vorher genannten Arten nicht grundsätzlich verschieden sein. Bei der alpinen Art *C. sedana*, die in unserer Region kaum unterhalb 1800 m ü. M. vorkommt (und ebenso bei den montanen

und alpinen Populationen von *C. alticolana*), kann allerdings mit dem Erscheinen der Jungraupen erst nach der Schneeschmelze im Mai/Juni gerechnet werden.

Lebensweise und Entwicklung der frühen Larvenstadien (L₁, L₂)

Nach der Latenzzeit treten die Jungraupen im Frühjahr als Minierer in jungen Blättern der Futterpflanzen in Erscheinung. Über die minierende Lebensweise der jungen Larvenstadien der hier untersuchten *Cnephasia*-Arten ist bisher nur von *C. incertana*, *C. virgaureana*, *C. chrysantheana* und *C. sedana* berichtet worden (HERING, 1957). Wie sich nun gezeigt hat, minieren auch die jungen Raupen von *C. genitalana* und *C. alticolana* in ganz ähnlicher Weise. Mit Ausnahme von *C. genitalana*, bei der die Nachzucht aus Diapauseraupen nicht gelang, konnte das Verhalten der Tiere am Zuchtmaterial beobachtet werden und liess sich im Gelände, abgesehen vom schwierig zu beobachtenden Vorgang des Einbohrens, verifizieren.

Die Raupen nagen in der Regel zunächst ein Loch in die Blattspreite, gerade so tief, dass die Epidermis auf der gegenüberliegenden Seite des Blattes unversehrt bleibt. Diese primäre Frass-Stelle, im Durchmesser ungefähr der Kopfbreite (ca. 0,2 mm) entsprechend, wird zum Ausgangspunkt der Mine. Er liegt gelegentlich an der Blattbasis, an oder in der Nähe von Hauptrippen oder der Mittelrippe, doch war weder eine deutliche Beziehung zu diesen Blattstellen noch eine Bevorzugung der Blattober- oder -unterseite festzustellen.

Beim Ausnagen des Loches stellen die Raupen auch sofort Gespinst her, so dass sie schon nach kurzer Zeit unter einem schützenden, kleinen Gespinstdach verborgen sind. Die Raupen dringen dann nach und nach in die Blattfläche ein, indem sie das Parenchym vollständig verzehren. Es entsteht ein Frassgang, bei dem die Epidermen als mehr oder weniger transparente Häutchen stehen bleiben; er wird als beidseitige Mine bezeichnet (HERING, 1957). Die zunächst sehr kleinen, gangartigen Minen der L₁ (ca. 0,3–0,5 x 1,5–2 mm) werden bald nach der ersten Häutung auf oft unregelmässige Weise erweitert. Da sich die Raupen beim Ausnagen der Frassgänge selten über eine längere Strecke in einer bestimmten Richtung bewegen, entstehen sehr variable, gang- oder platzartige, meistens aus diesen Elementen kombinierte Frassbilder, die höchstens der Artengruppe, jedoch nicht den einzelnen Arten zugeordnet werden können.

Die ausgenagten Gänge werden von Anfang an reichlich mit Gespinst ausgekleidet, wodurch die Blätter entlang der Frassgänge leicht zusammengezogen und die Minen in der Durchsicht bräunlich getrübt erscheinen.

Der Mineneingang, identisch mit der primären Frassstelle, wird nur locker versponnen, so dass die Tiere ihn, z. B. bei anhaltender Störung, als Fluchtweg benutzen können. Hier deponieren die Raupen vorerst auch den grössten Teil ihrer Exkremente in Form schwarzer Körnchen, die sie von Zeit zu Zeit mit Gespinst überziehen (Abb. 2). Das Kotdepot kann jedoch im Verlauf der Entwicklung auch an andere Stellen in der Mine verlegt werden. Manchmal sind einzelne Kotkörner auch ausserhalb und – vor allem bei *C. chrysantheana* – in der Mine zerstreut zu finden. In der Art der Kotablage können jedoch ebenso wenig verlässliche Merkmale zur Artbestimmung gefunden werden wie im übrigen Erscheinungsbild der Minen. Da sich die Raupen in diesem Entwicklungszustand auch morphologisch kaum voneinander unterscheiden, hat sich eine Artbestimmung im 1. und 2. Larvenstadium als schwierig herausgestellt (Ausnahme: *C. chrysantheana*, *C. incertana*; siehe Morphologie).

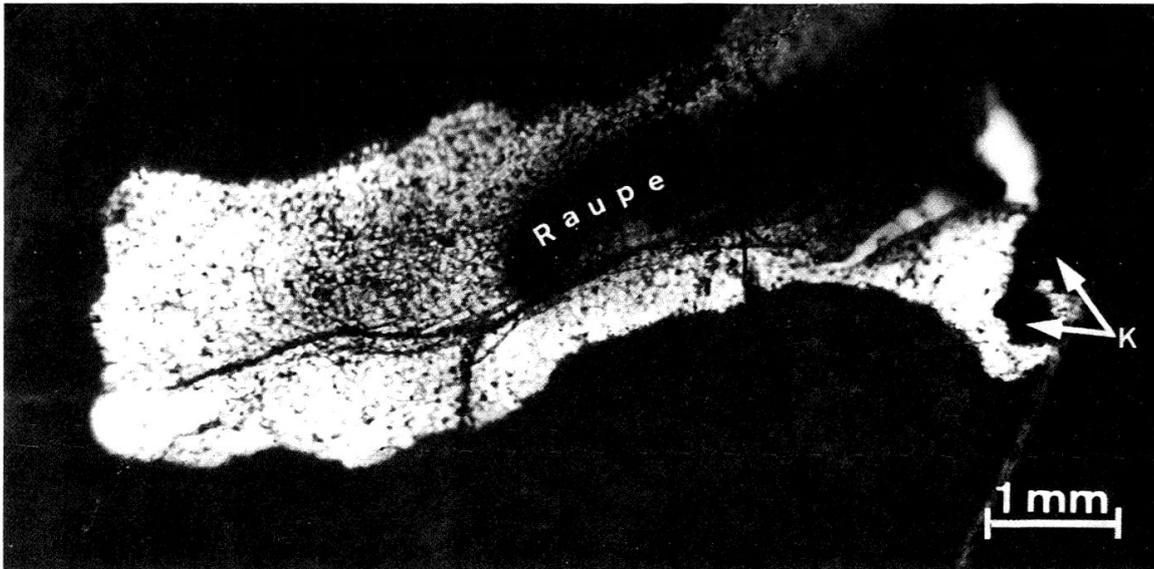


Abb. 2: Jugendmine von *C. incertana* in einem Huflattichblatt (*Tussilago farfara*); die Raupе ist eine junge L_3 . Bei K = Ablagerung der Exkremente; hier ist auch der versponnene Mineneingang.

Eine Abwandlung des oben beschriebenen Verhaltens, bei dem die Raupen von einer primären Frass-Stelle aus in die Blattfläche eindringen, zeigt sich an jungen, entlang der Rippen noch stark gefalteten Blättern (z. B. *Plantago*, *Ranunculus*, *Trifolium*). Die Tiere finden in den v-förmigen Zwischenräumen offenbar genügend Berührungsreize und verzichten darauf, in die Blattfläche einzudringen. Diese Frassgänge sind vollständig oder doch weitgehend mit Gespinst überdeckt, stellen aber keine echten Minen dar. Unter dem Gespinst verhalten sich die Raupen aber ähnlich, als ob sie minieren würden, indem sie die Blattfläche auch hier so weit benagen, dass die gegenüberliegende Epidermis unversehrt bleibt. Es kommt auch immer wieder vor, dass solche Gespinstgänge früher oder später doch noch in echte Minen münden.

Die Raupen minieren obligatorisch in der einen oder anderen Form im 1. und 2. Larvenstadium und gehen in der Regel nach der 2. Häutung zu einer anderen Lebensweise über, sei es, dass sie nun Blätter und/oder Blatteile miteinander verspinnen oder in Blüten und Blütenstände einwandern.

Die Entwicklungsdauer der L_1 , vom Moment des Auskriechens aus dem Diapausekokon bis zur 1. Häutung, musste grundsätzlich am Zuchtmaterial ermittelt werden, da bei Freilandfunden der Zeitpunkt des Diapauseabbruchs in der Regel nicht bekannt ist. Nun gelang es jedoch bei diesen erstmaligen Zuchtversuchen nicht, die Tiere auch nur annähernd unter optimalen Diapausebedingungen zu halten. Ein grosser Teil der Raupen war nach der mehrmonatigen Latenzperiode so geschwächt, dass eine Weiterentwicklung nur unter Schwierigkeiten oder gar nicht in Gang gebracht werden konnte. Der Prozentsatz der Raupen, die zwar die Diapause abbrechen und aus dem Kokon krochen, aber noch vor der 1. Häutung eingingen, war insgesamt sehr hoch (50-60%). Befunde über die Mortalität der Diapause-Raupen in freier Natur liegen keine vor. Die vollständige Entwicklung der L_1 konnte schliesslich bei 44 Individuen beobachtet werden (alle Arten ausser *genitalana*), doch sind die zur Entwicklungsdauer ermittelten Zahlen aus den oben erwähnten Gründen wahrscheinlich nicht repräsentativ für natürliche Verhältnisse. Die kürzeste Entwicklung lag bei 5, die

längste bei 12 Tagen, wobei sich 50% der Tiere im Zeitraum zwischen 5 und 6 Tagen zum ersten Mal häuteten. Bei *C. sedana* (8 Individuen) lag die Entwicklungsdauer durchwegs bei 8 Tagen und darüber; ob hier im Vergleich mit den anderen Arten eine artspezifisch längere Entwicklungsdauer der L₁ vorliegt, ist jedoch auf dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse nicht zu entscheiden.

Insgesamt dauerte die L₁- und L₂-Phase, vom Abbruch der Diapause an gerechnet, bei *C. incertana*, *C. alticolana*, *C. virgaureana* und *C. chrysantheana* mindestens 8 Tage, bei *C. sedana* 4–5 Tage länger.

Futterpflanzen

Die Raupen der untersuchten *Cnephasia*-Arten leben polyphag an Blättern, z. T. auch in Blüten und Blütenständen zahlreicher, meist krautiger Arten der verschiedensten Pflanzenfamilien. Für *C. incertana*, *C. virgaureana* und *C. chrysantheana* geben die Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa (HERING, 1957) mit gegen 170 gemeinsamen Wirtspflanzengattungen aus über 30 Familien die wohl umfassendste Liste. Die ausgeprägte Polyphagie gilt nun keineswegs allein für die minierenden Stadien, denn es zeigt sich immer wieder, dass die Raupen nach dem Verlassen der Mine auf demselben Blatt oder doch auf derselben Pflanze bleiben, dies oft bis zum Abschluss der Larvalentwicklung.

Von den nur lokal oder regional verbreiteten und deshalb nach wie vor ungenügend erforschten Arten *C. genitalana* und *C. sedana* sind bis jetzt, die eigenen Befunde eingeschlossen, nur je etwa ein Dutzend Futterpflanzen bekannt geworden. Abgesehen von einigen vermutlich standortbedingten Ausnahmen, gehören die Pflanzen jedoch alle in Gattungen, die in der Wirtspflanzenliste der drei zuerst genannten *Cnephasia*-Arten enthalten sind. Auch die in dieser Arbeit zum ersten Mal beschriebene Raupe von *C. alticolana* hat, soweit sich das heute schon beurteilen lässt, dieselben Ernährungsgewohnheiten wie die übrigen Arten.

In Tabelle 1 sind die Pflanzen, an denen im Zusammenhang mit der vorliegenden Untersuchung *Cnephasia*-Raupen gefunden wurden, zusammengestellt.

Lebensweise und Entwicklung der späteren Larvenstadien

C. incertana, *C. alticolana*, *C. virgaureana* und *C. sedana* entwickeln sich über fünf, *C. chrysantheana* dagegen in beiden Geschlechtern über sechs Larvenstadien. Bei *C. genitalana* ist zur Zeit noch ungewiss, ob sie sich über fünf oder sechs Larvenstadien entwickelt; die *Ex-ovo*-Zucht, die Antwort auf diese Frage gegeben hätte, gelang bei dieser Art nicht. Auf Einzelheiten der Larvalentwicklung von der L₃ bis zur Puppe wird anschliessend im Zusammenhang mit der biologischen Charakterisierung der Arten eingegangen.

Vom 3. Larvenstadium an zeigt sich bei den Raupen der sechs untersuchten *Cnephasia*-Arten in bezug auf die Lebensweise und das Verhalten ein differenzierteres Bild als in den frühen Entwicklungsphasen (L₁, L₂). Eine eindeutige Charakterisierung der Arten ist jedoch schon deshalb schwierig, weil sie die meisten der zahlreichen Futterpflanzen gemeinsam haben (Tab. 1). Hinzu kommt, dass zwar im Frassverhalten und/oder in der Lebensweise artspezifische Elemente mehr oder weniger ausgeprägt enthalten sein können, diese jedoch nicht in allen Fällen tatsächlich auch zu beobachten sind. Die folgenden Beschreibungen stellen deshalb gewissermassen einen Querschnitt aus zahlreichen Beobachtungen im Freiland und in der Zucht dar und sollen nur bedingt als Bestimmungsmerkmale,

Tab. 1: Futterpflanzen der *Cnephasia*-Arten. *C. incertana* = i, *C. alticolana* = a, *C. virgaureana* = v, *C. chrysantheana* = c, *C. genitalana* = g, *C. sedana* = s.

Futterpflanzen	Raupen ernähren sich von		Futterpflanzen	Raupen ernähren sich von	
	Blättern	Blüten		Blättern	Blüten
<i>Botrychium lunaria</i>	s		<i>Heracleum sphondylium</i>	i v c	
<i>Salix reticulata</i>	a		<i>Daucus carota</i>	i v c	
<i>Urtica dioecia</i> , <i>U. urens</i>	i a v c		<i>Primula veris</i> , <i>P. elatior</i>	i v	a v
<i>Rumex spec.</i>	i a v c		<i>Myosotis arvensis</i>	v c	
<i>Atriplex spec.</i>	v		<i>Ajuga genevensis</i> ,		
<i>Trollius europeaeus</i>		v	<i>A. reptans</i>	i a v c	
<i>Anemone nemorosa</i>	v		<i>Glechoma hederacea</i>	i v	
<i>Pulsatilla spec.</i>	v c		<i>Prunella vulgaris</i>	v	
<i>Ranunculus ficaria</i>	i v		<i>Stachys sylvatica</i>	v c	
<i>Ranunculus bulbosus</i> ,			<i>Salvia pratensis</i>	v c	
<i>R. repens</i> , <i>R. acris</i>	i v c	i v g	<i>Origanum vulgare</i>	v	
<i>Aquilegia vulgaris</i>	v c		<i>Verbascum spec.</i>	i c	
<i>Papaver rhoeas</i>	v c		<i>Veronica spec.</i>	i v	
<i>Alliaria petiolata</i>	i v c		<i>Rhinanthus major</i> ,		
<i>Brassica napus</i>	c	v	<i>R. serotinus</i>	i v c	v
<i>Sinapis arvensis</i>	i v	v	<i>Plantago major</i> , <i>P. media</i> ,		
<i>Sempervivum montanum</i>	s		<i>P. lanceolata</i>	i a v c	
<i>Sedum telephium</i>	v c		<i>Plantago alpina</i>	a	
<i>Alchemilla spec.</i>	a v c		<i>Knautia arvensis</i>	i c	v
<i>Rubus idaeus</i>	v		<i>Bellis perennis</i>	i a v c	i v
<i>Geum urbanum</i>	i v c		<i>Bellidastrum michelii</i>	a v	v s
<i>Vicia sepium</i> , <i>V. cracca</i>	i v c		<i>Achillea millefolium</i>	i v c	
<i>Latyrus spec.</i>	i v c		<i>Chrysanthemum leuc-</i>		
<i>Melilotus albus</i>	c		<i>anthemum</i>	i v c	i v g
<i>Medicago lupulina</i> ,			<i>Tussilago farfara</i>	i v c	v
<i>M. sativa</i>	i v c g	g	<i>Carlina acaulis</i>	s	
<i>Trifolium spec.</i>	i a v c g	g	<i>Cirsium oleraceum</i> ,		
<i>Trifolium alpinum</i>	s		<i>C. vulgare</i> , <i>C. arvense</i>	i v c	
<i>Lotus spec.</i>	i v c g		<i>Cirsium spinosissimum</i>	s	
<i>Anthyllis vulneraria</i>	c g s	g	<i>Centaurea scabiosa</i> ,		
<i>Coronilla varia</i>	g	g	<i>C. jacea</i>	i v c	g
<i>Hippocrepis comosa</i>	i v		<i>Tragopogon pratensis</i>	c v g	g
<i>Onobrychis viciifolia</i>	c	g	<i>Taraxacum officinale</i>	i a v c	v
<i>Geranium pratense</i>	v c		<i>Prenanthes purpurea</i>	v	v
<i>Euphorbia cyparissias</i>		v	<i>Crepis spec.</i>	i a v c	v g
<i>Helianthemum num-</i>			<i>Hieracium spec.</i>	i a v c	v g
<i>mularium</i>	g	g	<i>Colchicum autumnale</i>	i v c	i (Samen-
<i>Anthriscus sylvestris</i>	i v c	v			kapsel)
<i>Carum carvi</i>		g	<i>Zea mais</i>	v	
<i>Angelica sylvestris</i>	i v c		<i>Dactylorhiza maculata</i>	a v	

sondern vielmehr als Beitrag zur besseren allgemeinen Kenntnis der Arten – unter Umständen auch der Gattung – aufgefasst werden. Für die sichere Bestimmung einer im Freiland gefundenen Raupe ist es in jedem Fall nötig, die morphologischen Merkmale herbeizuziehen.

a) *Cnephasia (Cnephasiella) incertana*

In grossen und relativ dicken, fleischigen Blättern, wie z. B. in jenen von *Tussilago*, *Plantago*, *Cirsium*, *Colchicum*, lebt *C. incertana* oft noch als L₃, gelegentlich sogar bis zum Abschluss der Larvalentwicklung in echten Minen. Diese grossen und entsprechend auffallenden Frassgänge (Abb. 2) sind nicht etwa von älteren Raupen neu angelegt worden; es handelt sich um nach und nach erweiterte Jugendminen, wie die in den Frassgängen zu findenden Häutungsreste, vor allem die meistens unversehrten, bis auf die L₁ zurückgehenden Kopfkapseln, zeigen.

Im anderen Fall durchbrechen die Raupen zu Beginn oder im Verlauf des 3. Larvenstadiums die Jugendmine und benützen entweder den nun offenen Frassgang weiterhin als Schlupfwinkel, von dem aus sie die unmittelbare Umge-

bung verspinnen, oder sie verlassen die Mine endgültig und sind dann an oder zwischen versponnenen Blättern zu finden.

Die Frassbilder sind sehr variabel und verändern sich meistens auch mit fortschreitender Entwicklung der Raupen. Bei Kräutern mit dichtbelaubten Sprossen sind fast immer mehrere Blätter zusammengesponnen, besonders auch dann, wenn sich die Tiere, was häufig vorkommt, in der Knospungsregion der Sprossenden aufhalten. Bei verhältnismässig grossen, einzeln stehenden Blättern (*Plantago*, *Rumex*, *Taraxacum*, *Tussilago*, *Ranunculus*, viele *Trifolium*arten) wird entweder der Blattrand auf die Spreite umgebogen und mit dieser fest versponnen, oder die Blatt- bzw. Fiederhälften werden von der Mittel- oder einer Hauptrippe aus zusammengesponnen, so dass die Blätter oder Teile davon tütenförmig zusammengefaltet erscheinen.

Zwischen den zusammengesponnenen Blättern benagen die Raupen die Blattflächen so, dass an den Frass-Stellen, die je nach Ergiebigkeit des Futters mehr oder weniger ausgedehnt sind, die abgewandte Epidermis stets als dünnes Häutchen stehen bleibt (Fensterfrass). Die Wohnröhren sind im allgemeinen kotfrei; wie manche andere Tortriciden schieben die Raupen von Zeit zu Zeit das Abdomenende nach aussen und schleudern die Exkremente mit Hilfe des Analkamms weg.

Nach SWATSCHEK (1958) soll *C. incertana* auch Blüten- bzw. Blütenstände befallen. Dieser Sachverhalt konnte mit der vorliegenden Untersuchung zwar bestätigt werden, doch war in den abgesuchten Gebieten ein Blütenbefall durch *C. incertana* äusserst selten. Von insgesamt 198 in Blüten und Blütenständen gefundenen *Cnephasia*-Raupen gehörten nur vier zu *C. incertana*; zwei davon lebten in Blütenköpfen von *Bellis perennis*, eine im Blütenkopf von *Chrysanthemum leucanthemum* und die vierte in einer Blüte von *Ranunculus acris*. Da andererseits *C. incertana* in allen Larvenstadien recht häufig an den Blättern der genannten Pflanzen zu finden ist, ist der Blütenbefall anscheinend (noch?) kein konstantes Verhaltensmerkmal dieser Art. Im Experiment dagegen war *C. incertana* problemlos auf Blüten und Blütenständen zu ziehen; sie verhielt sich dabei sehr ähnlich wie *C. virgaureana* und *C. genitalana*, die beide im Freiland sehr häufig in den generativen Organen der Futterpflanzen anzutreffen sind (vgl. Tab. 1 und folgende Abschnitte c und d).

Die Entwicklung der L₃ und L₄ dauerte je zwischen 3 und 5 Tagen, jene der L₅ bis zur Verpuppung 5-8, meistens 6-7 Tage. Die Altraupen stellten die Nahrungsaufnahme mit grosser Regelmässigkeit rund 2 Tage vor der Verpuppung ein, um mit dem Spinnen des Puppenkokons zu beginnen, den sie etwa einen Tag später vollendet hatten; nach einem weiteren Tag folgte dann jeweils die Puppenhäutung.

Der Puppenkokon wurde in der Zuchtvorrichtung meistens am Boden, im Winkel zwischen Unterlage und Becherwand bzw. Fläschchenboden angelegt (ca. 44%), gelegentlich auch am ehemaligen Frassort, zwischen versponnenen Pflanzenteilen (ca. 28%), im Wattepfropf des Fläschchens (ca. 15%) oder am oberen Becherrand (ca. 13%).

Im Freiland ist offenbar das Abwandern von der Futterpflanze und die Verpuppung in der Bodenstreu die Regel, denn von den wenigen an Pflanzen gefundenen Puppen von *C. incertana* waren die meisten entweder letal oder von Hymenopteren parasitiert.

Die Larvalentwicklung von *C. incertana* wurde an insgesamt 70 Freilandraupen beobachtet; das Material setzte sich zusammen aus 11 L₂, 34 L₃, 16 L₄ und 9

L₅. Für die gesamte Larvalentwicklung von der L₁ (nach Abbruch der Diapause) bis zur Puppe konnte am *Ex-ovo*-Material eine Dauer von 23–28 Tagen ermittelt werden.

b) *Cnephasia (Cnephasia) alticolana*

Die bisher unbekannte Raupe dieser Art wurde am 24.5.1970 im Zürcher Oberland entdeckt, als im Zusammenhang mit der vorliegenden Untersuchung zum ersten Mal Gebiete um 1000 m ü. M. nach *Cnephasia*-Raupen abgesucht wurden. Der erste Fundort lag auf einer Alpweide zwischen Ferenwaltsberg und «Chli Bäretswil» ZH, auf ca. 920 m ü. M., ein zweiter auf der Alp Scheidegg (Gemeinde Fischenthal ZH), auf ca. 1200 m ü. M., ebenfalls auf Weideland. In der Folge konnte die Art an vielen Stellen montaner und alpiner Gebiete der Schweiz, jedoch nie unterhalb ca. 900 m ü. M. gefunden werden (vgl. Abb. 1). Der bisher höchstgelegene Fundort, ca. 2000 m ü. M., ist am Tälligrat bei Oberwald im Goms VS; hier wurden am 14.7.1972 mehrere Altraupen (L₅) zwischen zusammengesponnenen Blättern an bodennahen Zweigen von *Salix reticulata* gefunden.

In bezug auf die Lebensweise und Entwicklung zeigt *alticolana* im 1. und 2. Larvenstadium weitgehende Übereinstimmung mit den übrigen untersuchten *Cnephasia*-Arten. Bei den späteren, nicht mehr minierenden Stadien (L₃–L₅) sind dagegen einige für *alticolana* typische Verhaltensweisen zu beobachten.

Auffallend ist zunächst, dass die Raupen oder ihre Frassbilder, im Gegensatz zu jenen der übrigen Arten, beim blossen Begehen des Geländes kaum zu entdecken sind. Wie sich herausstellte, lebt *C. alticolana* fast ausschliesslich in bodennahen Bereichen der Krautschicht. Man findet sie hier hauptsächlich zwischen aufeinanderliegenden oder unter dem Boden direkt aufliegenden Blättern von Rosetten (*Plantago*, *Primula*, viele Compositae und Labiatae) oder «eingewickelt» in mehr oder weniger freistehenden, grundständigen Blättern, die oft auch zu Rosetten gehören.

Im ersten Fall legen die Raupen zwischen den Blättern (oder zwischen einem Blatt und dem Boden) einen engen, relativ kurzen (15–20 mm), sehr dicht gesponnenen Gespinstgang an, dem entlang sie das Parenchym des unteren und/oder oberen Blattes bis zur aussenliegenden Epidermis verzehren (Fensterfrass). Die in Form und Ausdehnung sehr variablen Frass-Spuren können als bräunliche bis bräunlich-rote, durch Gespinst mehr oder weniger zusammengezogene Flecken auf den Blattflächen erscheinen. Da jedoch ähnliche Gebilde oft auch anderen Ursprungs sind, sind diese Flecken noch kein sicheres Indiz für Frass-Spuren für *C. alticolana*.

Im zweiten Fall verspinnen die Raupen die Ränder eines freistehenden Blattes meistens so miteinander, dass entlang der Mittelrippe (oder einer kräftigen Seitenrippe) ein einseitig offenes Blattröllchen entsteht. Dieses beansprucht bei kleinen Blättern (bis ca. 20 mm Länge) die ganze Spreite, bei grösseren entweder nur die Blattspitze oder – und dies häufiger – nur die Blattbasis. An jungen Blättern von *Taraxacum* zum Beispiel, an denen die Art häufig zu finden ist, trifft man die Raupen oft im untersten Abschnitt des Blattstiels, dort, wo sich die Spreite zu verbreitern beginnt. In anderen Fällen, etwa bei den grossflächigen Blättern von *Rumex*, *Primula*, *Plantago* und *Taraxacum*, kommt das Röllchen oft auch am Blattrand zustande, der auf einer Länge von 10–20 mm auf die Spreite umgebogen und mit dieser fest versponnen ist.

Die anderen untersuchten *Cnephasia*-Arten können zwar auf ähnliche Weise Blätter oder Teile davon zusammenrollen, doch hat aufgrund der bisherigen

Beobachtungen nur *C. alticolana* die ausgeprägte Tendenz, dies unabhängig von Grösse und Beschaffenheit des Blattes auf engstem Raum, gewissermassen platzsparend, zu tun. Das für die anderen Arten doch recht charakteristische, knäuelige Verspinnen von Sprossenden konnte bei *C. alticolana* nur ein einziges Mal, an einem jungen, nur wenige Zentimeter hohen Trieb von *Urtica dioecia* beobachtet werden.

Die Blattröllchen von *C. alticolana* sind so eng, dass die Raupen sich darin nicht umwenden können, und in der Regel auch nur um wenige Millimeter länger als die Raupe. Auch hier erzeugen die Tiere von innen her Fensterfrass, doch sind die Frass-Spuren eher noch unauffälliger als im zuerst geschilderten Fall. Um die Raupen zu finden, ist es in jedem Fall nötig, die Krautschicht sehr sorgfältig abzusuchen.

Ein einziges Mal wurde *C. alticolana* auch in einer Blüte (*Primula elatior*) gefunden. Da es sich bei dieser Raupe allerdings um eine späte L₅ handelte, die sich tags darauf zur Verpuppung einspann, und die Blüte nur sehr geringe Frass-Spuren aufwies, ist nicht sicher nachgewiesen, dass die Art auch Blüten befällt.

Gespinnste und Blattröllchen sind in der Regel kotfrei; ähnlich wie die anderen untersuchten *Cnephasia*-Arten (Ausnahme: *C. chrysanthearia*) schiebt auch *C. alticolana* von Zeit zu Zeit das Abdomenende zum Abgeben von Kot zur «Behausung» hinaus und schleudert die Exkremente mit Hilfe des Analkamms weg.

Bei der Raupenzucht traten insofern Schwierigkeiten auf, als viele der insgesamt 192 im Freiland gesammelten Raupen von ekto- und endoparasitären Hymenopteren befallen waren (ca. 27%) und ausserdem fast ein Viertel der in Zucht genommenen Tiere an einer Krankheit zugrunde ging. Die vollständige Larvalentwicklung konnte schliesslich an 59 Freilandraupen und vier Individuen der *Ex-ovo*-Zucht beobachtet werden. Das Freilandmaterial setzte sich zusammen aus 1 L₁, 6 L₂, 1 L₃, 13 L₄ und 38 L₅.

Die Entwicklung der L₃ und L₄ dauerte je zwischen 3 und 5 Tagen, jene der L₅ bis zur Puppenhäutung zwischen 6 und 8 Tagen. Rund zwei Tage vor der Verpuppung stellten die Altraupen die Nahrungsaufnahme ein, verliessen in der Regel die Futterpflanze, um nach oft längerem, ruhelosem Herumwandern den Puppenkokon zu spinnen. Die Puppenhäutung folgte mit grosser Regelmässigkeit wiederum einen Tag später.

Der Puppenkokon wurde in der Zuchtvorrichtung meistens im Wattepfropf des Fläschchens angelegt (ca. 54%), gelegentlich auch am Boden, im Winkel zwischen Becherrand und Unterlage (ca. 38%) oder zwischen versponnenen Pflanzenteilen am ehemaligen Frassort (ca. 8%).

Im Gelände wurde nie eine Puppe gefunden, hingegen häufig die Gespinste und Blattröllchen, aus denen die Raupen bereits abgewandert waren. Aus dem Verhalten der Raupen in der Zucht ist zu schliessen, dass sie sich in der Bodestreue bzw. im Bodenfilz verpuppen.

Die Larvalentwicklung von der L₁ (nach Diapause) bis zur Puppe dauerte beim *Ex-ovo*-Material (4 Individuen) 20–26 Tage, wobei vor allem die Entwicklung der L₁ stark streute.

c) *Cnephasia (Cnephasia) virgaureana*

Ebenso wie *C. incertana*, wenn auch weniger häufig, kann *C. virgaureana* in den späteren Larvenstadien (L₃–L₅) an Blättern von *Tussilago*, *Cirsium*, *Plantago*,

Colchicum u. a. in echten Minen angetroffen werden. Überhaupt sind sich die beiden Arten in der Lebensweise so ähnlich, dass alles, was über das Frass- und Spinnverhalten von *C. incertana* gesagt wurde, hier zu wiederholen wäre; man lese deshalb die betreffenden Abschnitte oben, unter a). Wie dort schon kurz erwähnt, lebt nun *C. virgaureana* allerdings nicht nur an den Blättern, sondern häufig auch in den Blüten und Blütenständen der Futterpflanzen; darauf wird später im einzelnen eingegangen. Zur Blattnahrung muss noch ergänzt werden, dass nach HERING (1957) *C. virgaureana* (sowie die Arten *C. incertana* und *C. chrysantheana*) auch an *Gramineen* als Blattminierer und -wickler auftreten soll, wobei namentlich die Gramineengattungen *Dactylis*, *Festuca*, *Milium* und *Poa* genannt sind. In der vorliegenden Untersuchung wurde ein einziges Exemplar von *C. virgaureana* (L₅) auf einer sehr jungen Pflanze von *Zea mais* gefunden; im übrigen blieb das Absuchen von Gräsern nach *Cnephasia*-Raupen ergebnislos. Zwar konnte verschiedentlich beobachtet werden, dass die Raupen mit den Blättern ihrer Wirtspflanzen auch solche von Gräsern verspannen, diese wiesen jedoch nie Frassspuren auf. Fütterungsversuche mit Gräsern der genannten und anderer Gattungen verliefen negativ. Wohl versuchten die Raupen, bei Mangel anderer Nahrung an den Grasblättern zu fressen, wanderten aber meistens bald von diesen ab, um zunächst unruhig umherzukriechen und sich später irgendwo in der Zuchtvorrichtung in ein lockeres Gespinnst einzuspinnen. Bei Wahlversuchen wurden andere Pflanzen den Gräsern ausnahmslos vorgezogen. Die Frage, ob Gramineen zu den Futterpflanzen von *C. virgaureana* gehören, ist insofern nicht abschliessend zu beantworten, als nur Raupen aus der Schweiz und hier auch nur aus wenigen, eng begrenzten, wenn auch weit verstreuten Geländeauschnitten untersucht wurden und es immerhin möglich wäre, dass in anderen Gebieten Populationen mit abweichenden Ernährungsgewohnheiten existierten. Hierhin gehört z. B. auch, dass *C. virgaureana* in jüngerer Zeit wiederholt als Schädling an österreichischen Flechtweidenkulturen (*Salix americana*, *S. viminalis*) beobachtet wurde (KURIR 1972, 1975), was darauf hindeutet, dass die Art nicht ausschliesslich in der Krautschicht lebt. Die Berichte verlieren allerdings an Aussagekraft, wenn man vernimmt, dass es «... praktisch unmöglich ist, in den Wickeln der Frasspflanzen die lebenden Raupen von *C. virgaureana* von jenen der *C. wahlbomiana* zu trennen und man gezwungen (ist), den ganzen Komplex, bestehend aus *Cnephasia wahlbomiana* LINNAEUS, *C. wahlbomiana* var. *virgaureana* und *C. virgaureana* TREITSCHKE, gemeinsam zu behandeln» (KURIR 1975, S. 111). Dass jedoch eine Art *C. wahlbomiana* L. im Sinne moderner taxonomischer Gesichtspunkte nicht existiert, hat schon ADAMCZEWSKI (1936) überzeugend nachgewiesen, und schon früher gab auch BENANDER (1929) für die Raupen von mindestens vier guten Arten der sogenannten Wahlbomiana-Gruppe, darunter auch für *C. virgaureana* TR., Unterscheidungsmerkmale an. Es bleibt deshalb offen, ob die an den genannten Flechtweidenkulturen verursachten Frass-Schäden ausschliesslich auf *C. virgaureana* TR. zurückzuführen sind und ob die von KURIR (l. c.) publizierten bionomischen Daten allein diese Art betreffen.

Für *C. virgaureana* charakteristisch ist dagegen der Blütenbefall, ein Verhalten, das schon BENANDER (1929) erwähnt, ohne allerdings auf Einzelheiten einzugehen. In neuerer Zeit wiesen auch SWATSCHKE (1958), RAZOWSKI (1959), HANNE-MANN (1961) und MACKAY (1962) auf diesen Blütenbefall hin, doch sind auch diese Angaben immer sehr allgemein gehalten. In der vorliegenden Untersuchung wurde *C. virgaureana* in Blüten und Blütenständen von 16 verschiedenen Pflanzen gefunden (Tab. 1), an denen die Art mit wenigen Ausnahmen auch als Blattwick-

ler auftrat. Die Anthophagie (Blütenfrass) stellt sich als sehr ausgeprägt heraus: von 279 untersuchten Raupen von *C. virgaureana* lebten 133 (ca. 48%) anthophag, davon allein 66 (ca. 50%) auf *Bellis perennis*. Die Raupen wandern meistens als L₃ in die Blüten und Blütenstände ein, doch kann ein Befall, wie die in den Gespinsten gefundenen Häutungsreste zeigen, auch schon früher erfolgen.

Die Frassbilder zeigen – ähnlich wie bei der Blattnahrung – auch bei der Blütennahrung grosse Variabilität; ein Befall ist jedoch meistens gut festzustellen.

In den Blütenköpfen von Compositen, die in Rand- und Scheibenblüten gegliedert sind, spinnen die Raupen einen Teil, meistens aber sämtliche randständigen Zungenblüten über der Scheibe so zusammen, dass ein kegelförmiges, knospenähnliches Gebilde entsteht, oder sie ziehen die Randblüten mit Spinnfäden direkt auf die Scheibe hinunter, um sie mit dieser fest zu verspinnen. Ähnliches ist auch bei grösseren Einzelblüten, z. B. *Ranunculus* zu beobachten. In anderen Fällen sind die Blüten eines Köpfchens (oder eines anders gestalteten Blütenstandes) ziemlich regellos zu einem Knäuel versponnen (häufig bei Umbelliferen), oder das Frassbild kann schliesslich – wie etwa bei *Primula*, *Rhinanthus* und *Trollius* – auch sehr unauffällig sein, so dass ein Befall nur bei genauer Untersuchung der Pflanze festzustellen ist. In der Regel wurden die Raupen in den offenen Blüten und Blütenständen gefunden, wobei das von BENANDER (l. c.) erwähnte Eindringen in Knospen gelegentlich bei *Chrysanthemum leucanthemum* zu beobachten war.

Ein ähnlich starker Blütenbefall war nur noch bei *C. genitalana* festzustellen, die praktisch auch die gleichen Frassbilder erzeugt. Es scheint übrigens, dass sich die beiden Arten dort, wo sie gemeinsam vorkommen, konkurrenzieren. Jedenfalls gehörten am Fundort von *C. genitalana* sämtliche anthophag auf Kräutern lebenden Raupen zu dieser Art, während *C. virgaureana* nur sporadisch und ausschliesslich als Blattwickler auftrat. Gleichzeitig waren in diesem Biotop die Arten *C. incertana* und *C. chrysantheana*, die während der ganzen Untersuchungszeit nur sehr selten an Blüten getroffen wurden, als Blattwickler recht häufig. Im Gegensatz dazu waren von den insgesamt 143 an allen übrigen Fundorten in Blüten und Blütenständen gesammelten Raupen 133 (93%) *C. virgaureana*.

Der grösste Teil der anthophagen Raupen von *C. virgaureana* wurde bis zum Abschluss der Entwicklung auf diesem Futter weitergezogen, andere aber auch auf Blattnahrung gesetzt. Umgekehrt erhielten an Blättern gefundene Raupen auch Blüten zur Nahrung. Solche Versuche verliefen stets positiv und zeigten unter anderem, dass die Art des Futters keinen nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklungsdauer der Jugendstadien hat. Ein zunächst vermuteter Zusammenhang zwischen dem Futter der Raupe und dem Habitus des Falters konnte im übrigen auch nicht bestätigt werden.

Die Entwicklung von der L₃ bis zur Puppe verlief bei *C. virgaureana* sehr ähnlich wie bei den beiden vorhergehenden Arten: je 3–5 Tage für die L₃ und L₄ und 5–8 Tage für die L₅, wobei auch hier die beiden letzten Tage auf die Vorpuppenphase fielen. Der Puppenkokon, den die Tiere am ersten Tag dieser Phase spannen, wurde (ähnlich wie von *C. alticolana*) meistens im Wattepfropf des Fläschchens angelegt (ca. 43%), aber auch am Boden, im Winkel zwischen Becherwand und Unterlage oder auf der Unterlage (Papier) selbst (ca. 35%), am Frassort (ca. 19%) oder an anderen Stellen (ca. 3%).

Im Freiland wurden die Puppen nur sehr selten, die leeren Blattwickel, aus denen die Altraupen bereits abgewandert waren, jedoch häufig gefunden. Aus dem Verhalten in der Zucht ist zu schliessen, dass *C. virgaureana* in der Regel am

Ende der Larvenzeit zum Boden abwandert, um sich in der Streuschicht oder im Bodenfilz zu verpuppen.

Die Entwicklung wurde an 157 Individuen aus dem Freiland beobachtet, davon waren 18 L₂, 34 L₃, 38 L₄ und 67 L₅. An 4 *Ex-ovo*-Tieren wurde für die gesamte Larvalentwicklung – nach Abbruch der Diapause bis zur Puppenhäutung – eine Dauer von 20–25 Tagen ermittelt.

d) *Cnephasia (Cnephasia) genitalana*

In den Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa (HERING, 1957) wird die Art nicht geführt, und über Falterfunde aus der Schweiz haben wir – ausser generellen Hinweisen, z. B. «Rhaetia» (RAZOWSKI, 1959) – keine Angaben. Andererseits soll nach SCHMIDLIN (1965) die Art in der Schweiz nicht nachgewiesen sein.

Im Verlauf der vorliegenden Untersuchung wurde *C. genitalana* nur an einem einzigen der zahlreichen abgesuchten Orte gefunden: auf einem als Heuwiese genutzten Areal des Landwirtschaftsbetriebs «Milliere» im Pfinwald (560 m ü. M.), Gemeinde Salgesch VS. Das Vorkommen wurde zunächst anhand des Falters nachgewiesen, nachdem Ende Juli 1969 (neben vielen anderen Kleinschmetterlingsarten) einige Exemplare von *C. genitalana* am Licht gefangen worden waren, was sich allerdings erst später, bei der genital-morphologischen Untersuchung des Materials, herausstellte.

Bei einer Begehung des Geländes am 12. Mai 1971 war auf der in voller Blüte stehenden Wiese das von BENANDER (1929) beschriebene Frassbild an Blütenständen von Compositen recht häufig anzutreffen; die Raupen kamen aber nur noch vereinzelt, und wie die Weiterzucht zeigte, alle im letzten Stadium vor. Am 30. April und 1. Mai des folgenden Jahres wurde der Ort erneut und mit mehr Erfolg abgesucht. Es liessen sich nun auch jüngere, z. T. noch minierende Stadien finden. Die nähere Untersuchung der Krautschicht zeigte, dass *C. genitalana* neben Blütenständen von Compositen auch Infloreszenzen anderer Kräuter befällt und dass sie, teils in Übereinstimmung mit Angaben in der Literatur, an diesen Kräutern auch als Blattwickler auftritt. Die Art wurde an insgesamt 14 verschiedenen Pflanzenarten aus vier Familien gefunden (Tab. 1), die aber sicher nicht das ganze Spektrum ihrer Futterpflanzen darstellen. Diesem Problem konnte aber wegen der Abgelegenheit des Fundortes nicht gründlicher nachgegangen werden.

Das Verhalten der Raupen ist bei Blütennahrung sehr ähnlich demjenigen von *C. virgaureana*. Auch bei Blattnahrung verspinnen die jüngeren Raupen von *C. genitalana* die Pflanzenteile ähnlich wie *C. virgaureana* oder *C. incertana* und erzeugen wie diese an den Blättern zunächst Fensterfrass. Im letzten oder auch schon gegen Ende des vorletzten Larvenstadiums geht *C. genitalana* dann dazu über, das Blattgewebe vollständig zu verzehren, indem sie Löcher oder vom Blattrand her Buchten in die Spreite nagt (Schartenfrass), wobei auch diese Frassstellen stets mit lockerem Gespinst überzogen werden. Dieses Frassverhalten war vor allem in der Zucht regelmässig zu beobachten. Ein ähnliches Verhalten zeigte beim Zuchtmaterial nur noch *E. freii*, die allerdings in der Natur bisher nicht als Blattwickler, sondern nur anthophag nachgewiesen ist.

Da die Raupe von *C. genitalana* einen Analkamm besitzt, ist an ihrem Frassort wenig oder kein Kot zu finden; das oben, z. B. für *C. incertana*, beschrie-

bene Verhalten beim Auswerfen der Exkremente trifft auch hier in allen Einzelheiten zu.

Da die *Ex-ovo*-Zucht dieser Art an den Diapauseproblemen scheiterte, konnte kein lückenloser Entwicklungszyklus beobachtet werden. Beim Freilandmaterial war nicht sicher zu entscheiden, in welchem Entwicklungszustand sich die jüngsten, noch minierenden Stadien befanden. Die Frage nach der Zahl der Larvenstadien ist noch offen.

Die Entwicklung der drei letzten Larvenstadien dauerte je 3–5 bzw. 6–8 Tage für die Altraupe. Das Verhalten beim Abschluss der Larvalentwicklung war sehr ähnlich demjenigen von *C. virgaureana*; auch hier wurde der Puppenkokon bevorzugt im Wattepfropf des Fläschchens gesponnen.

e) *Cnephasia (Cnephasia) chrysantheana*

Die Art lebt im Stadium der L_3 teils noch als echter Minierer in den mehr oder weniger stark erweiterten, ursprünglich von der Jungraupe angelegten Frassgängen, teils auch schon als Wickler, wobei sie oft von der nun offenen und weiterhin als Schlupfwinkel dienenden Jugendmine aus benachbartes Blattwerk verspinnt. *C. chrysantheana* verhält sich dabei sehr ähnlich wie die fast immer mit ihr gemeinsam vorkommenden Arten *C. virgaureana* und *C. incertana*. Die Frassbilder der drei Arten sind äusserlich zunächst auch kaum zu unterscheiden. Weil jedoch die Raupe von *C. chrysantheana* keinen Analkamm besitzt und dementsprechend ihre Exkremente nicht zur Frass-Stelle hinauswirft, sondern an Ort und Stelle innerhalb des Gespinnsts deponiert, kann eine Ansammlung schwarzer, sehr feuchter Kothäufchen in Blattwickeln krautiger Pflanzen als recht brauchbares Indiz für *C. chrysantheana* bezeichnet werden. Hinzu kommt, dass die späteren Stadien (L_4 – L_6) oft ein typisches, unverwechselbares Frassbild erzeugen, das hauptsächlich bei Pflanzen mit langgestreckten oder grossflächigen Blättern anzutreffen ist, z. B. *Colchicum*, *Taraxacum*, *Crepis*, *Hieracium*, *Plantago lanceolata* und *P. major*, *Cirsium lanceolatum* und *C. oleraceum*, *Rumex*, *Tussilago* und *Heraclium*, um nur einige der häufigsten zu nennen.

An solchen Blättern spinnen die Raupen – meistens bei der Blattspitze beginnend – die Ränder aneinander, so dass entlang der Mittelrippe oder einer kräftigen Seitenrippe eine Blattrolle oder -tüte entsteht. Diese Blattrolle kommt manchmal auch so zustande, dass der Rand der einen Blatthälfte mit Spinnfäden zur Mittelrippe (Seitenrippe) hingezogen und dann fest mit der Spreite versponnen wird oder dass die Raupen eine bereits vorhandene Blattfalte so verspinnen, dass deren Ränder sich schliesslich berühren. Der entstandene Hohlraum ist im Verhältnis zur Grösse der Raupe immer sehr geräumig. Die Tiere benagen von innen her die Blattfläche so, dass die aussenliegende Epidermis unversehrt bleibt (Fensterfrass).

Charakteristisch ist nun, dass die Raupen sehr bald – oft gleichzeitig mit dem Anfertigen der Blattrolle – damit beginnen, in deren oberem Drittel ringsherum eine Rille auszunagen, wiederum ohne die aussenliegende Epidermis zu beschädigen. Die Rille bildet eine Schwachstelle und hat zur Folge, dass die Spitze des zusammengerollten Blattes durch die fortgesetzte Spinntätigkeit der Raupe handschuhfingerartig eingestülpt und allmählich in den unteren Teil der Blattrolle hineingezogen wird (Abb. 3). Die Raupen nagen dann vor allem an diesem eingezogenen Blattmaterial, wobei sie auch hier das Parenchym nur bis zur abgewandten Epidermis herausbeissen. Die Exkremente sammeln sich im basalen Teil der

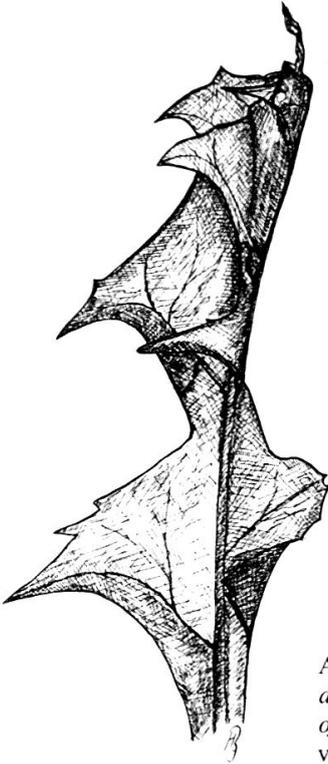


Abb. 3: *C. chrysantheana*; charakteristisches Frassbild der älteren Larvenstadien (L₄-L₆) an langgestreckten Blättern (hier Löwenzahn, *Taraxacum officinale*). Die Blattspitze ist in den Wickel hineingezogen und teilweise verdorrt.

Blattrolle und werden von Zeit zu Zeit von der Raupe mit Gespinst überzogen; dies kann bei grossen, mehrere Zentimeter langen Blattrollen allerdings auch unterbleiben.

Bei schmalen Blättern (z. B. *Plantago lanceolata*), deren Ränder von der Blattmittelachse aus im Bereich der Körperlänge der Raupe liegen, kann diese die primären Spinnfäden (von Blattrand zu Blattrand) auch unterhalb der Blattspitze ziehen. Hier ist dann häufig zu beobachten, dass der obere Teil des Blattes entlang der ausgenagten Knickrille umgeklappt und wie ein Deckel auf die oben sonst offene Blattrolle gesponnen ist; dieser «Deckel» wird ebenfalls flächig benagt und mit der Zeit ins Innere gezogen.

Dieses Frassbild, das BENANDER (1929) übrigens schon vor 50 Jahren für schwedische Populationen von *chrysantheana* beschrieben hat, fällt im Gelände meistens sofort auf und ist ein ausgezeichnetes Merkmal für diese Art. Jedenfalls wurden im Verlauf der vorliegenden Untersuchung nie andere Tortricidenraupen in der Krautschicht angetroffen, die in bezug auf das eben geschilderte Verhalten Anlass zu Verwechslungen gegeben hätten.

Weniger eindeutig sind die Verhältnisse, wenn *C. chrysantheana* an Pflanzen mit kleinen oder stark zerteilten Blättern lebt (*Ranunculus*, *Pulsatilla*, *Medicago*, *Melilotus*, *Tragopogon*, *Chrysanthemum*, *Daucus*, *Anthriscus* usw.). In diesem Fall verspinnen die Raupen mehrere Blätter, Blattfieder oder Blattzipfel zu einem länglichen, unregelmässigen Knäuel, der im Innern – ähnlich wie bei den Blattrollen – zu einem geräumigen, mit Gespinst ausgekleideten «Rohr» ausgestaltet ist. Solche Blattwickel entsprechen dann nicht oder nur andeutungsweise dem oben entworfenen Frassbild und können auf den ersten Blick mit solchen von *C. incertana* oder *C. virgaureana* verwechselt werden. Sie sind aber von *C. chrysantheana* in der Regel wesentlich grosszügiger angelegt und enthalten zudem immer viel Kot, Merkmale, die im Feld doch brauchbare Kriterien zur Unterscheidung darstellen.

Die Entwicklung der L₃, L₄ und L₅ dauerte je 3–5 Tage, diejenige der L₆ 6–8 Tage, wovon die letzten zwei – wie bei den übrigen Arten – auf die Vorpuppenphase fielen. Am Ende der Larvenzeit verliessen die Raupen zum grössten Teil (ca. 76%) die Futterpflanze, um am Boden der Zuchtvorrichtung den Puppenkokon zu spinnen; die übrigen Tiere legten diesen am Frassort zwischen den versponnenen Pflanzenteilen an. Dieses zuletzt genannte Verhalten konnte auch im Freiland öfter beobachtet werden; an den Pflanzen zur Verpuppung eingesponnene Raupen gehörten meistens zu *C. chrysantheana*. Auffallend ist zudem, dass *C. chrysantheana*, ganz im Gegensatz etwa zu *C. virgaureana*, in der Zucht den Puppenkokon nie im Wattepfropf des Wasserfläschchens anlegte.

Entwicklung und Lebensweise wurden an 97 Individuen aus dem Freiland beobachtet; davon waren 5 L₁, 4 L₂, 10 L₃, 8 L₄, 28 L₅ und 42 L₆, Vorpuppen und Puppen. In der *Ex-ovo*-Zucht (19 Individuen) dauerte die gesamte Larvalentwicklung von der L₁ (nach Diapause) bis zur Verpuppung durchschnittlich 28,5 Tage (min. 26, max. 35 Tage).

f) *Cnephasia (Anoplocnephasia) sedana*

Auf der Suche nach den Raupen dieser als alpin beschriebenen Art wurden mehrere erfolglose Exkursionen im Wallis unternommen (Simplongebiet, Saastal, Val d'Anniviers), bis schliesslich am 12. Juli 1972 am Tälligrat (ca. 2200 m ü. M.) bei Oberwald im Goms VS einige Exemplare gefunden werden konnten. Von den 19 an dieser Fundstelle gesammelten Raupen waren 3 im Stadium der L₄, die übrigen im Stadium der L₅ (Altraupen). Wie sich dann herausstellte, waren die L₄ von endoparasitären Hymenopteren befallen.

Die Raupen lebten (sehr ähnlich wie *C. virgaureana* oder *C. incertana* zwischen versponnenen Blättern von *Botrychium lunaria**, *Anthyllis vulneraria* var. *alpestris**, *Cirsium spinosissimum**, *Trifolium alpinum** und *Sempervivum montanum* (die mit * bezeichneten Pflanzen sind bisher in der Literatur als Wirtspflanzen von *C. sedana* nicht erwähnt worden). Am 24. Juli 1977 konnte auf der Crap Alv am Albulapass GR (ca. 2000 m ü. M.) im versponnenen Blütenkopf von *Bellidastrum michelii* eine weitere L₅ von *C. sedana* gefunden werden. Das Frassbild war von jenem einer anthophagen *C. virgaureana* nicht zu unterscheiden.

Da nur Altraupen eingetragen wurden, liessen sich am Freilandmaterial, ausser zur Dauer der Puppenruhe, keine Lebensdaten zur Entwicklung der Jugendstadien gewinnen. Hingegen gelang es, aus der Nachkommenschaft eines Pärchens 7 Individuen *ex-ovo* zu züchten, wovon sich allerdings nur 5 bis zum Falter entwickelten; 2 gingen nach der Häutung zur L₅ aus unbekannter Ursache ein.

Obschon *C. sedana* nicht zu *Cnephasia s. str.* gehört, sondern, wie in einer späteren Arbeit noch zu zeigen sein wird, aufgrund morphologischer Merkmale berechtigterweise in eine eigene Untergattung (*Anoplocnephasia*) gestellt wird, zeigt sie in ihrer Biologie doch weitgehende Übereinstimmung mit den anderen untersuchten, einen Analkamm tragenden Arten.

Über Biologie und Entwicklung der frühen Larvenstadien (L₁, L₂) wurde oben berichtet.

Die späteren Larvenstadien (L₃–L₅) verhielten sich in der Zucht an den Futterpflanzen sehr ähnlich wie *C. incertana* oder *C. virgaureana*. Eine der Raupen erzeugte allerdings im letzten Larvenstadium nicht nur Fensterfrass, sondern –

ähnlich wie *C. genitalana* – auch Loch- und Schartenfrass. Ob und wie regelmässig dieses Verhalten bei *C. sedana* auch in der Natur auftritt, konnte bisher nicht untersucht werden.

Zur Entwicklungsdauer der Larvenstadien L₃-L₅ wurden an den 7 bzw. 5) Individuen der *Ex-ovo*-Zucht folgende Zahlen ermittelt: L₃ 3-7 Tage ($\bar{x} = 5,6$), L₄ 4-11 Tage ($\bar{x} = 6,3$), L₅ 5-13 Tage ($\bar{x} = 8,6$). Die grosse Streuung ist vor allem darauf zurückzuführen, dass im Februar 1973, als die L₁ die Diapause abbrachen, viel Schnee lag und deshalb die Futterbeschaffung problematisch war; es mussten oft mehrere Pflanzenarten ausprobiert werden, bevor die Raupen eine davon als Futter annahmen. Die Zahlen können nicht mehr sein als erste Anhaltspunkte. An den niedrigsten Werten lässt sich immerhin abschätzen, dass unter günstigen Bedingungen, wie sie im Juli/August auch im Gebirge gegeben sind, die Dauer der Larvalentwicklung von *C. sedana* nicht wesentlich verschieden ist von derjenigen der anderen untersuchten *Cnephasia*-Arten.

Das Puppenstadium

Die Dauer des Puppenstadiums bei Zimmertemperatur wurde durch Zählen der Tage zwischen dem Datum der Puppenhäutung und jenem der Imaginalhäutung ermittelt, ohne die Uhrzeit der Ereignisse zu berücksichtigen (z. B. Puppe 2.5.; Falter 12.5.; Puppenruhe = 10 Tage). Die Ergebnisse sind für ♂♂ und ♀♀ getrennt in Tab. 2 zusammengefasst. Zum Vergleich sind auch die Werte von *E.*

Tab. 2: Puppenruhe; bei Zimmertemperatur

Tage	incertana		alticolana		virgaureana		genitalana		chrysantheana		sedana		frei	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
7	1	3			1	1								
8	12	12	5	8	10	16			1	—				
9	21	4	6	14	33	38	3	1	14	27	2	3		
10	—	1	8	12	32	21	5	4	14	16	1	1		
11			—	1	5	—	3	2	14	11	2	—	10	3
12					1	—	1	—	1	2	4	1	18	11
13													2	13
14													1	6
n	34	20	19	35	82	76	12	7	44	56	9	5	31	33
\bar{x}	8,6	8,15	9,16	9,17	9,4	9,03	10,2	10,1	10,0	9,79	10,9	9,8	11,8	12,7
sd	±0,6	±0,8	±0,8	±0,8	±0,9	±0,7	±0,9	±0,7	±0,9	±0,8	±1,2	±1,3	±0,7	±0,5
p	♂ ≠ ♀ 0,009 < p < 0,01		n.s.		♂ ≠ ♀ p = 0,008		n.s.		n.s.		n.s.		♂ ≠ ♀ p < 10 ⁻⁴	

freii wiedergegeben, ohne sie jedoch hier näher zu kommentieren, da die Jugendentwicklung dieser Art gesondert behandelt wird.

Die Daten der *Cnephasia*-Arten zeigen, dass beim grössten Teil der 399 erfassten Individuen die Puppenruhe 8–10 Tage dauerte (ca. 87%). Die Signifikanz von Unterschieden zwischen den Arten wird später näher erläutert. Zunächst zu den Unterschieden zwischen ♂♂ und ♀♀ innerhalb der Arten: geprüft wurde die Nullhypothese mit dem nichtparametrischen U-Test, wobei als Prüfgrösse der für Bindungen korrigierte z-Wert verwendet wurde (SIEGEL, 1956, S. 124).

Für *C. incertana* ergibt sich bei den ♀♀ eine durchschnittlich kürzere Puppenruhe als bei den ♂♂; der Unterschied (in der zentralen Tendenz und/oder in der Form der Verteilungen) ist signifikant ($0,009 < p < 0,01$). Dasselbe trifft – mit anderen Mittelwerten – auch für *C. virgaureana* zu ($p = 0,008$). Dagegen unterscheiden sich die ♂♂ der Arten *C. alticolana*, *C. genitalana*, *C. chrysantheana* und *C. sedana* in bezug auf die Dauer des Puppenstadiums nicht statistisch signifikant von den ♀♀.

Die Frage nach den zwischenartlichen Unterschieden beim Merkmal Puppenruhe wurde für alle Arten unter Einbezug der Werte von *E. freii*, für ♂♂ und ♀♀ getrennt, mit dem «K-Sample Slippage Test» (CONOVER, 1968) untersucht. Mit diesem nichtparametrischen Signifikanztest wurde hier geprüft, ob z. B. die Stichprobenwerte aller ♀♀ sämtlicher Arten aus einer einzigen, gemeinsamen Grundgesamtheit entnommen sein könnten.

Die Arten wurden aufgrund ihrer maximalen Messwerte (d. h. der höchsten beobachteten Dauer des Puppenstadiums bei dem betreffenden Geschlecht einer bestimmten Art) in eine Rangfolge gebracht. Dies ermöglichte nun, nicht nur die Nullhypothese generell abzulehnen, sondern einzelne signifikante Trennungen innerhalb der Rangfolge der Arten aufzudecken; Arten mit identischen Extremwerten mussten allerdings als Arten-Gruppe in ein und demselben Rang zusammengefasst werden; für die Gesamtheit der ♂♂ ergaben sich so 4 Ränge ($K = 4$): 1. *freii*, 2. *sedana*, *chrysantheana*, *genitalana* und *virgaureana*, 3. *alticolana* und 4. *incertana*. Bei einem Signifikanzniveau von $\alpha^* = 0,05$ für die generelle Nullhypothese und $K = 4$ Rängen lag für die einzelne Rangtrennung das Signifikanzniveau bei $\alpha = \alpha^*/(K - 1) = 0,0167$.

Aufgrund des erwähnten Tests ergab sich eine signifikante Trennung zwischen den Rängen 4 (*incertana*) und 3 (*alticolana*) mit $p = 2,8 \cdot 10^{-4}$, und ebenso zwischen Rang 3 (*alticolana*) und Rang 2 (*sedana*, *chrysantheana*, *genitalana* und *virgaureana*) mit $p = 1,25 \cdot 10^{-4}$; eine Trennung zwischen Rang 2 (*sedana*, *chrysantheana*, *genitalana* und *virgaureana*) und Rang 1 (*freii*) ist zu vermuten, doch wurde hier nur gerade die Signifikanzschwelle erreicht ($p = 0,0169$; $\alpha = 0,0167$).

Für die Gesamtheit der ♀♀ ergaben sich ebenfalls 4 Ränge ($K = 4$) mit 1. *freii*, 2. *sedana* und *chrysantheana*, 3. *genitalana* und *alticolana*, 4. *virgaureana* und *incertana*. Das Signifikanzniveau war wiederum $\alpha^*/(K - 1) = 0,0167$. Eine signifikante Trennung ergab sich hier nur zwischen Rang 1 (*freii*) und Rang 2 (*sedana* und *chrysantheana*), d. h.: im untersuchten Material sind die ♀♀ der *Cnephasia*-Arten *sedana*, *chrysantheana*, *genitalana*, *alticolana*, *virgaureana* und *incertana* in bezug auf die Dauer des Puppenstadiums statistisch nicht signifikant verschieden; die ♀♀ von *E. freii* dagegen unterscheiden sich von jenen der *Cnephasia*-Gruppe statistisch hochsignifikant durch eine relativ lange Puppenruhe ($\bar{X} = 12,7$ Tage). Die Befunde der Test-Statistik zum Merkmal Puppenruhe sind in Abb. 4 mit den ermittelten geschlechts- und artbedingten Unterschieden als Übersicht grafisch dargestellt.

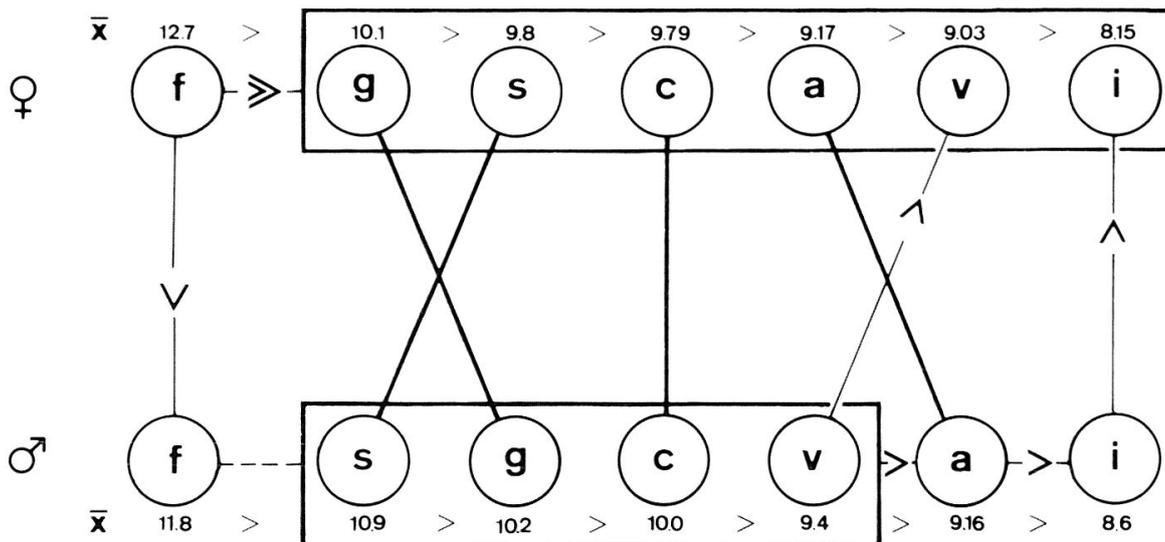


Abb. 4: Veranschaulichung der art- und geschlechtsbedingten Unterschiede in der Dauer des Puppenstadiums. f = *freii*, g = *genitalana*, s = *sedana*, c = *chrysantheana*, a = *alticolana*, v = *virgaureana*, i = *incertana*. Die Kreise symbolisieren die Stichproben; darüber bzw. darunter die Mittelwerte (\bar{x}) der Puppenruhe in Tagen (vgl. Tab. 2). Arten von links nach rechts nach abnehmenden Mittelwerten geordnet; obere Reihe ♀♀, untere Reihe ♂♂. Arten, die sich im Merkmal Puppenruhe nicht signifikant unterscheiden, sind in einem Kasten zusammengefasst (= interspezifischer Vergleich). Im intraspezifischen Vergleich sind ♂♂ und ♀♀ einer Art, die sich nicht signifikant unterscheiden, durch eine dicke Linie verbunden. In allen übrigen Fällen (dünne Linien mit Ungleichheitszeichen) wurde in bezug auf die Puppenruhe ein signifikanter Unterschied festgestellt. Nähere Angaben s. Text.

Zusammenfassung und Übersicht über die Jugendentwicklung der *Cnephasia*-Arten

In Tab. 3 sind die in den vorausgegangenen Abschnitten genannten Zahlen zur Jugendentwicklung der *Cnephasia*-Arten zur besseren Übersicht zusammengefasst.

Die 6 behandelten *Cnephasia*-Arten sind im Untersuchungsgebiet univoltin. Die Nachkommen der Faltergeneration überdauern den Sommer und Winter als

Tab. 3: Dauer der Jugendentwicklung (L_1 -Imago) in Tagen

	L_1 ¹⁾	L_2	L_3	L_4	L_5	L_6	P	ΣL_1 -Imago		ϕ
								min.	max.	
<i>incertana</i>	5–6	3–5	3–5	3–5	5–8	—	7–10	26	39	32,5
<i>alticolana</i>	6–10	3–5	3–5	3–5	6–8	—	8–11	29	41	35
<i>virgaureana</i>	5–8	3–5	3–5	3–5	5–8	—	7–12	26	43	34,5
<i>genitalana</i>	?	?	3–5	3–5	6–8	(?)	9–12	?	?	—
<i>chrysantheana</i>	5–12	3–5	3–5	3–5	3–5	6–8	8–12	31	52	41,5
<i>sedana</i> ²⁾	8–12	4–7	3–7	4–8	5–13	—	9–12	33	59	46

¹⁾ ermittelt an Diapause-raupen aus Ex-ovo-Zucht (vergl. 3.1.1.1)

²⁾ alle Werte der Larvalentwicklung von Raupen der Ex-ovo-Zucht (vergl. 3.1.1.4f.)

L₁ in Diapause. Im Flach- und Hügelland und in der montanen Stufe bis ca. 1200 m ü. M. erscheinen die Jungrauen der Arten *incertana*, *alticolana* und *virgaureana* bei günstigen Witterungsbedingungen schon Anfang März, in der Regel jedoch gegen Ende März/Anfang April an den Futterpflanzen. Die Arten entwickeln sich dann relativ rasch, in 4–6 Wochen, zur neuen Faltergeneration, die in günstigen Jahren schon Mitte April, gewöhnlich aber von der zweiten Hälfte Mai an erscheint. Junge Larvenstadien (bis und mit L₃) sind im Gelände zu diesem Zeitpunkt nur noch selten und von Anfang Juni an praktisch nicht mehr anzutreffen. Es mag allerdings vorkommen, dass bei lokal oder regional ungünstigem Temperaturverlauf im Frühling schon der Diapauseabbruch und dann auch die weitere Entwicklung verzögert wird, so dass der Schlüpftermin dieser sich allgemein früh entwickelnden Arten bis in den Juni hinein verschoben ist.

Bei *chrysantheana*, die praktisch immer zusammen mit *virgaureana* und/oder *incertana* vorkommt und die auch im Verbreitungsgebiet von *alticolana* nicht selten ist, erscheinen die Jungrauen im Vergleich zu diesen Arten regelmässig 2–4 Wochen später. Da die Larvalentwicklung wegen des zusätzlichen 6. Larvenstadiums bei *chrysantheana* ohnehin länger dauert, sind die Raupen dieser Art auch im Juni noch häufig anzutreffen. Tiere, die gegen Ende des Monats gefunden werden, sind jedoch meistens mehr oder weniger weit entwickelte Altraupen. Die Faltergeneration von *chrysantheana* erscheint in der Regel frühestens Anfang Juni und dann bis in den Juli hinein.

Bei *genitalana* und *sedana* konnten im Gelände wegen der Abgelegenheit der Fundorte keine Untersuchungen zum Erscheinen der Jungrauen und zur zeitlichen Dauer der Jugendentwicklung gemacht werden.

Die Jugendentwicklung von Eana (Eana) freii

Die Raupe dieser Art wurde bisher ausschliesslich in den Blütenständen des Bärlauchs (*Allium ursinum*) gefunden (SAUTER, 1961). Im Zusammenhang mit der vorliegenden Untersuchung konnte sie am Entlisberg bei Zürich-Leimbach auch an der Türkenbundlilie (*Lilium martagon*) gesammelt werden, die dort zusammen mit Bärlauch in relativ dichten Beständen vorkommt.

Beim Bärlauch befallen die Raupen die eben austreibenden, noch von der häutigen Hülle umgebenen Blüten. Diese werden nach und nach miteinander versponnen und im Verlauf der Larvalentwicklung vollständig zerstört. Erste äusserlich sichtbare Zeichen des Befalls sind schwarzbraune, durch verschimmelnden Raupenkot verursachte Flecken im oberen Drittel der Blütenstandshülle; manchmal weist diese auch ein kleines Loch auf. Später sind befallene Pflanzen deutlich daran zu erkennen, dass ihre Blütenstände sich nicht oder nur unvollständig öffnen.

Beim Türkenbund verzehrt *E. freii* die jungen, noch fest verschlossenen, kugeligen Blütenknospen und gelegentlich auch knospennahe Stengelblätter, die dann immer mit der primären Frass-Stelle (Blütenknospen) versponnen sind. Frühe Anzeichen eines Befalls sind bei dieser Pflanze nur bei sorgfältiger Untersuchung zu finden. Die Raupen stellen zwar reichlich Gespinst her und deponieren darin auch die Exkreme (braune Kügelchen), doch ist beides zwischen den Blütenknospen, die am Anfang noch dicht beieinander stehen und oft von filzigem Gewebe überzogen sind, nur schwer zu entdecken.

An der oben genannten Fundstelle wurden 1972 und 1975 insgesamt 124 Raupen von *E. freii* am Bärlauch und 16 am Türkenbund gesammelt. Während die

Raupen am Bärlauch in beiden Jahren schätzungsweise etwa gleich häufig anzutreffen waren, zeigte sich im zweiten Jahr am Türkenbund nur ein sehr geringer Befall: an mehreren Dutzend am 11. und 13. Mai abgesuchten Pflanzen konnten nur 3 Raupen gefunden werden.

Im Versuch gelang es, *E. freii* ohne weiteres mit einer oder abwechslungsweise auch mit mehreren der folgenden Pflanzen aufzuziehen (B = Blätter, B1 = Blüten): *Lilium martagon* B, *Melilotus albus* B, *Medicago lupulina* B, *Crataegus monogyna* B/B1, *Ranunculus spec.* B, *Plantago lanceolata* B, *Papaver rhoeas* B, *Daucus carota* B, *Brassica napus* B1, *Chrysanthemum leucanthemum* B1, *Bellis perennis* B1.

Im Gegensatz zu den meisten hier untersuchten *Cnephasia*-Arten erzeugt *E. freii* an Blättern ausschliesslich Schartenfrass. Auch Blüten und Blütenstände werden von ihr – je nach Ergiebigkeit des Futters – vollständig verzehrt. Zum Frassbild gehört im weiteren ein ziemlich ausgedehntes, lockeres Gespinst, das im mehr oder weniger zentral gelegenen Bereich oft röhrenförmig gestaltet ist. Bei Störung ziehen sich die Raupen in diese Gespinsthöhle zurück und verlassen, wenn die Störung anhält, auf diesem Fluchtweg rückwärts kriechend die Frass-Stelle. Am hinteren Ende der Gespinsthöhle werden in der Regel auch die Exkremente deponiert. Die Raupen nehmen oft auch einzelne Kotkugeln mit den Mandibeln auf, tragen sie irgendwohin ins Gespinst und weben sie dort ein.

Die oben beschriebenen Anzeichen für einen Befall fanden sich an den Pflanzen (vor allem am Bärlauch) frühestens Anfang Mai. Zu diesem Zeitpunkt waren die Raupen jedoch schon verhältnismässig gross und mindestens im dritten von insgesamt fünf Larvenstadien. Wiederholtes Absuchen der Pflanzen in der zweiten Aprilhälfte blieb ergebnislos, jüngere Larvenstadien konnten keine eingetragen werden. Dass *E. freii* nicht erst im Stadium der L₃ an die Futterpflanzen wandert, geht jedoch daraus hervor, dass am Frassort fast immer die Exuvien der L₂ und der L₁, vor allem deren Kopfkapseln zu finden sind. Wo die Jungraupen herkommen, wie und wann sie in die dicht geschlossenen Blütenstände des Bärlauchs oder an die Blütenknospen des Türkenbunds gelangen, ist nach wie vor unbekannt.

Die jüngsten, in der Zeit vom 1.-10. Mai gesammelten Raupen waren wie gesagt im 3. Larvenstadium. Sie häuteten sich nach spätestens 3 Tagen zur L₄ und nach weiteren 3-4 Tagen zur L₅. Um die Monatsmitte (Mai) waren im Zuchtmaterial die meisten Tiere im 4. oder 5. (= letzten) Larvenstadium. Dasselbe Bild zeigten Stichproben aus dem Freiland, wo die L₃ zu diesem Zeitpunkt nur noch sporadisch anzutreffen war.

Die Altraupen (L₅) stellten nach 4-6 Tagen die Nahrungsaufnahme ein (Beginn der Vorpuppenphase) und begannen nach oft stundenlangem Herumwandern den Puppenkokon zu spinnen. Er wurde in den Zuchten meistens im Winkel zwischen Becherwand und Boden (Papierunterlage) angelegt. Beim Herumwandern gelangten die Raupen gelegentlich an die vorher verlassene Frass-Stelle zurück und spannen sich dort zur Verpuppung ein. Der Verpuppungsort im Freiland ist nicht bekannt. Das zuerst genannte Verhalten könnte darauf hinweisen, dass die Raupen zur Verpuppung an die bodennahe Vegetation oder in die Streuschicht abwandern.

Zum Spinnen des dichten, länglich-spindelförmigen Puppenkokons brauchten die Tiere ungefähr einen Tag. Nach weiteren 24-36 Stunden folgte jeweils die Puppenhäutung und nach einer Puppenruhe von 11-14 Tagen die Imaginalhäutung (Tab. 4).

Tage	1972		1975		1972+1975	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
11	3	10	—	—	3	10
12	8	7	3	11	11	18
13	7	1	6	1	13	2
14	2	—	4	1	6	1
n	20	18	13	13	33	31
\bar{x}	12,4	11,5	13,1	12,2	12,7	11,8
sd	±0,9	±0,6	±0,8	±0,6	±0,5	±0,7

Tab. 4: Dauer der Puppenruhe von *Eana freii*; bei Zimmertemperatur

¹ ermittelt aus dem Datum der Verpuppung und dem Datum des Schlüpfens, unabhängig von der Uhrzeit.

Es fällt auf, dass bei den Individuen mit kurzer Puppenruhe in beiden Untersuchungsperioden die ♂♂ stärker vertreten sind als die ♀♀. Im Durchschnitt beider Jahre dauerte das Puppenstadium der ♂♂ 11,8 Tage, dasjenige der ♀♀ 12,7 Tage. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern (in der zentralen Tendenz der Verteilung und/oder der Verteilungsform) ist in beiden Jahren signifikant (Wilcoxon-Test: $0,002 < p < 0,02$; zweiseitig).

Die aus dem Freilandmaterial gezogenen Falter schlüpfen, beide Untersuchungsperioden zusammengenommen, vom 26. Mai bis 18. Juni.

Das Diagramm in Abb. 5 zeigt, dass der grösste Teil der Falter (ca. 81%) in der 1. Hälfte Juni schlüpfte. Dieser Befund stimmt gut überein mit früheren Beobachtungen von SAUTER (1961), der ebenfalls darauf hinweist, dass um den 25. Mai die meisten Raupen schon zur Verpuppung aus den Blütenständen des Bärlauchs abgewandert waren. Rechnet man mit 11-14tägiger Puppenruhe, wäre das Schlüpfen jener Tiere auch in die 1. Junihälfte gefallen.

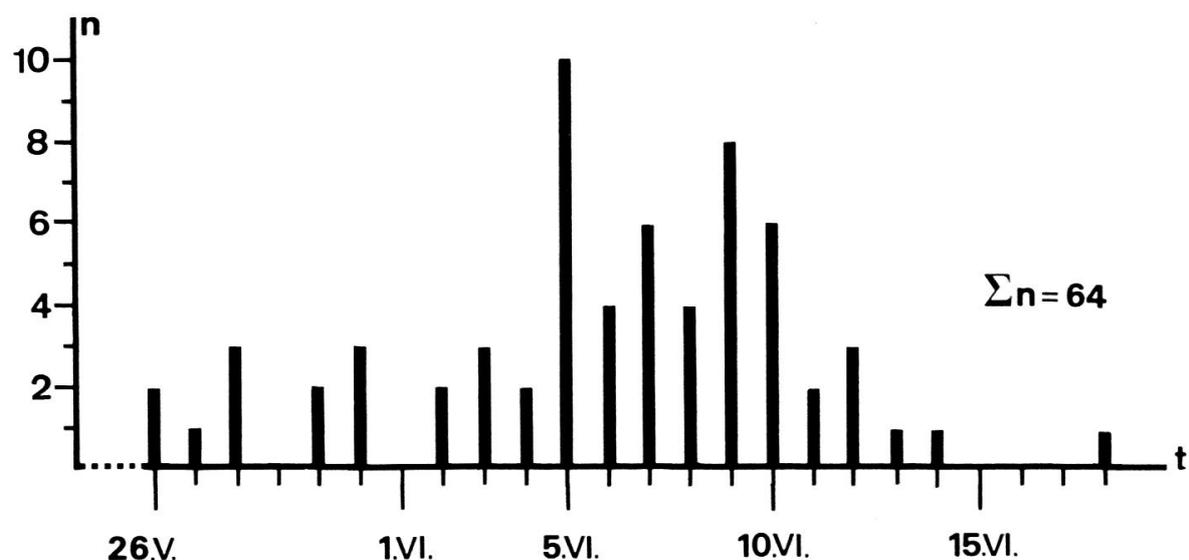


Abb. 5: *E. freii*; tägliche Schlüpfraten. Abszisse = Kalendertage, Ordinate = Zahl der geschlüpften Falter/Tag. Total der Beobachtungen aus zwei Untersuchungsperioden (1972, 1975) = 64.

Vor der Imaginalhäutung schieben sich die Puppen mit drehenden Abdomenbewegungen zum Puppenkokon hinaus, worauf die Falter dann in der Regel innerhalb der nächsten halben Stunde erscheinen. Zum Schlüpfen wird keine bestimmte Tageszeit bevorzugt.

Zusammenfassung der Jugendentwicklung von *E. frei*

L ₁	3- 4 (?) Tage	Ende April
L ₂	3- 4 Tage	bis Anfang Mai
L ₃	3- 4 Tage	
L ₄	3- 4 Tage	Anfang bis Ende Mai
L ₅ und Vorpuppe	6- 9 Tage	
Puppe	11-14 Tage	Ende Mai bis Mitte Juni

Die Entwicklungsdauer der L₁ ist hypothetisch, denn auch die *Ex-ovo*-Zucht brachte in dieser Beziehung keine Klarheit, da die Entwicklung der L₁ nur mit Mühe in Gang zu bringen war.

E. frei galt bisher, wie eingangs erwähnt, als monophag an Blütenständen des Bärlauchs. Obschon sie im Versuch dem Futter gegenüber nicht wählerisch war, konnte sie im Gelände, wie oben beschrieben, nur noch an der Türkenbundlilie gefunden werden. Auch neue Fundorte sind nicht bekannt geworden; die in Abb. 1 bezeichneten Stellen sind schon von SAUTER (1961) genannt worden. Die Art ist anscheinend nur lokal und jedenfalls nicht mit der Futterpflanze verbreitet, denn das Absuchen von Bärlauchbeständen ausserhalb der bekannten Vorkommen blieb stets erfolglos. Falls aber *E. frei* WEBER identisch ist mit *E. incanana* STEPHENS, wie vermutet wird (SAUTER, 1961), stellt sich das Problem, weshalb die Art in gewissen Regionen den Bärlauch meidet, in anderen dagegen eher bevorzugt. Diesen Fragen konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht nachgegangen werden.

FORTPFLANZUNGSBIOLOGIE

Die Fortpflanzung der untersuchten *Cnephasiini* fiel unter den Versuchsbedingungen hauptsächlich in die erste Woche nach dem Schlüpfen. Die Befunde sind in Abb. 6 grafisch dargestellt. Es sind nur jene Fälle berücksichtigt, bei denen ein ♀ innerhalb der ersten 48 h nach dem Schlüpfen mit einem ♂ verpaart wurde, die Gelegenheit zur Kopulation also spätestens vom 3. Tag an gegeben war. Diese Zeittoleranz hatte wahrscheinlich keinen grossen Einfluss auf den Beginn der Eiablage, da sie ohnehin (Ausnahme: *C. chrysantheana*) nicht vor dem 4. Alterstag einsetzte, auch dann nicht, wenn die Falter, wie in den meisten Fällen, bereits wenige Stunden nach dem Schlüpfen verpaart wurden.

Von insgesamt 58 beobachteten Falterpaaren pflanzten sich 55 (ca. 95%) innerhalb der ersten 7 Tage fort. Die Mehrzahl der ♀♀ (ca. 81%) begannen mit der Eiablage im Alter zwischen 4 und 6 Tagen.

Betrachtet man nun nicht allein diese, den Arten gemeinsame Tendenz, sondern auch die einzelnen Verteilungen (Abb. 6), dann stellt sich die Frage nach artspezifischen Unterschieden. Auffallend ist zunächst, dass bei *C. chrysantheana* die Eiablage schon im Alter von 3 Tagen einsetzen kann, während *C. incertana* unter Umständen bis zu zwei Wochen alt wird, bevor sie ihre Eier ablegt. Um vielleicht vorhandene, aber weniger augenfällige Unterschiede zwischen den Arten feststellen zu können, wurde das Datenmaterial mit dem «K-Sample Slip-

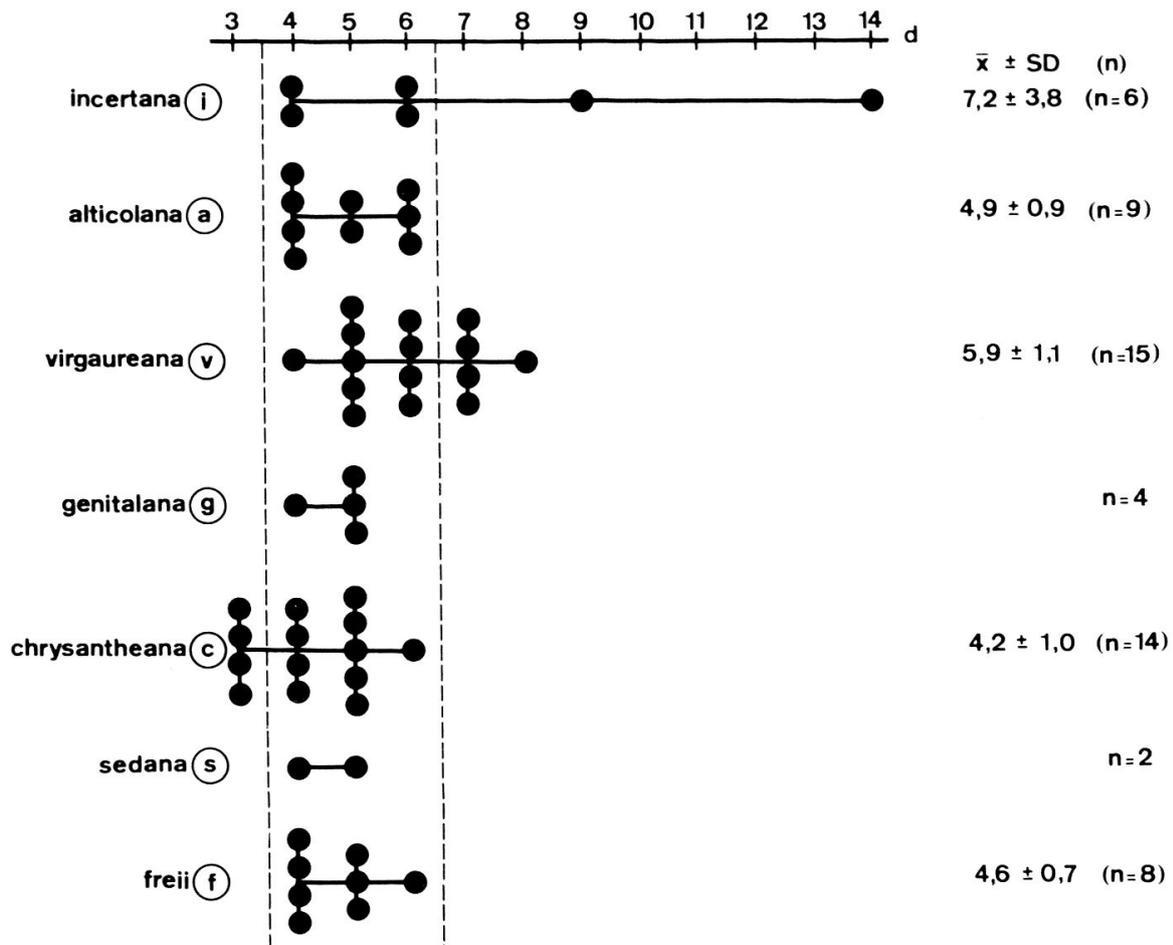


Abb. 6: Alter der ♀♀ beim Beginn der Eiablage nach Arten getrennt. Jedes beim Ablegen der ersten Eier angetroffene ♀ ist bei der betreffenden Altersmarke mit einem ● dargestellt. \bar{x} = Altersmittelwert, SD = Standardabweichung, n = Zahl beobachteter Individuen.

page Test» (CONOVER, 1968) statistisch geprüft. Die Arten wurden nach den minimalen Messwerten (d. h. nach dem niedrigsten Alter der ♀♀ beim Beginn der Eiablage) in eine Rangfolge gebracht, und es ergaben sich so vier Ränge (K = 4) mit 1. *chrysantheana*, 2. *alticolana* und *freii*; 3. *virgaureana*; 4. *incertana* (*sedana* und *genitalana* wurden mit nur 2 bzw. 4 Beobachtungen nicht in den Test einbezogen). Bei einem Signifikanzniveau von $\alpha^* = 0,05$ für die generelle Nullhypothese und K = 4 Rängen liegt das Signifikanzniveau für die einzelne Rangtrennung bei $\alpha = \alpha^*/(K-1) = 0,017$. Der Test ergibt eine signifikante Trennung (mit $p = 0,008$) nur zwischen den Rängen 1 und 2, d. h. *C. chrysantheana* ist in bezug auf das (frühe) Alter beim Beginn der Eiablage statistisch signifikant von den übrigen 5 Arten verschieden, während andererseits zwischen diesen kein statistisch signifikanter Unterschied vorhanden ist. Das kann bedeuten, dass bei *C. chrysantheana* die ♀♀ oder die ♂♂ oder beide früher geschlechtsreif sind als bei den übrigen Arten. Es müssten jedoch eingehendere Versuche geplant werden, um das Phänomen, das hier erst im nachhinein erkannt wurde, zu klären.

Ausser bei *C. virgaureana* konnte die Kopula bei den insgesamt 66 beobachteten Falterpaaren (einschliesslich derjenigen, die nicht innerhalb der eingangs erwähnten Zeitspanne von 48 h nach dem Schlüpfen verpaart wurden) nur selten, bei *C. genitalana* und *E. freii* überhaupt nicht festgestellt werden (Abb. 7). Die

Tiere waren während der Nacht und in den frühen Morgenstunden in der Regel nicht unter Kontrolle.

Beim Verhalten von *C. virgaureana* fällt auf, dass mehr als die Hälfte der Paare in der Zeit zwischen 06.00 Uhr und 12.00 Uhr kopulierten; das Ereignis konnte deshalb beobachtet und protokolliert werden. Die übrigen Arten kopulierten offenbar hauptsächlich in der Nacht oder in den frühen Morgenstunden. Bei der in Abb. 7 angegebenen Gesamtzahl der beobachteten Paare/Art sind nur jene berücksichtigt, bei denen das ♀ später auch befruchtete Eier ablegte, eine Kopulation, auch wenn sie nicht bemerkt wurde, also vorausgegangen sein musste.

C. alticolana, *C. virgaureana*, *C. chrysantheana* und *C. sedana* zeigen ein ähnliches Paarungsverhalten, wie es für den Apfelwickler (*Laspeyresia pomonella* L.) beschrieben wurde (FLURI *et al.*, 1974). Paarungsbereite ♀♀ nehmen eine sog. «Rufstellung» ein: die Falter heben das Abdomen an und stülpen den Ovipositor aus, so dass die Labia deutlich sichtbar werden. Dieses Verhalten konnte (auch bei *C. genitalana* und *E. frei*) dadurch provoziert werden, dass die mehrere Tage alten ♀♀ für einige Stunden im Kühlschrank (ca. 8–10 °C) im Dunkeln gehalten wurden. Wenige Minuten, nachdem die Tiere wieder der Aussentemperatur ausgesetzt waren, nahmen sie regelmässig die «Rufstellung» ein. Bei *C. incertana* dagegen wurde dieses oder ein ähnliches Verhalten nie beobachtet.

Die verschiedenen Verhaltenweisen sind mit dem Bau des Ovipositors korreliert. Die ♀♀ der U'gattung *Cnephasia* (*Cnephasia s. str.*), der U'gattung *Anoplocnephasia* und der Gattung *Eana* zeichnen sich durch das gemeinsame Merkmal des «floricomous ovipositor» (PIERCE & METCALFE, 1915) aus, d. h. am Genital sind die Analpapillen zu stark behaarten, membranösen Lappen, den Labia ausgezogen, die an der Basis mit charakteristischen, löffelförmigen Borsten besetzt sind. Das Merkmal tritt in mehr oder weniger abgewandelter Form auch bei sechs weiteren Gattungen der Tribus auf. Bei *C. incertana* dagegen ist der Ovipositor ein einfaches, teleskopartig ausstülpbares Rohr, das distal kurze, sehr schmale und nur spärlich behaarte Labia aufweist; löffelförmige Borsten sind keine vorhanden.

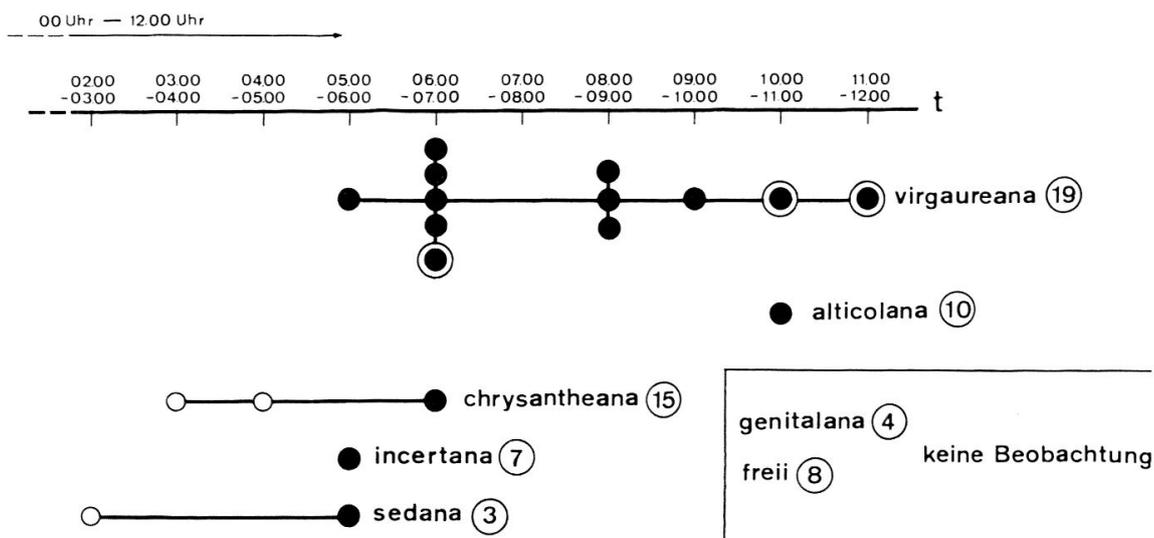


Abb. 7: Beobachtete Kopulationen. Die Marken auf der Zeitachse sind Stundenintervalle. Jedes im betreffenden Intervall beobachtete Falterpaar «in kopula» ist mit einem ● dargestellt; im Kreis neben dem Artnamen = Zahl der ♀♀, die befruchtete Eier ablegten. ● = rein zufällige Beobachtung.

Mit der unterschiedlichen Gestalt des Ovipositors hängt auch ein unterschiedliches Verhalten bei der Eiablage und schliesslich eine andere Eiform zusammen.

Eiablage

C. incertana deponiert ihre Eier in Ritzen, Spalten und andere geeignete Hohlräume. Die Eier sind bei der Ablage leicht klebrig, werden jedoch nicht festgekittet, sondern in den Verstecken «verkeilt». Der Eivorrat wird in mehreren Schüben abgelegt, was sich im Versuch über 3–6 Tage hinzog. Aus der Zahl der auskriechenden Raupen war indirekt auf die ungefähre Grösse der Gelege zu schliessen, was in 4 Fällen folgende Zahlen ergab: 19, 22, 124, 288. Die Gründe für diese auffallend grosse Streuung sind nicht bekannt.

Die anderen *Cnephasia*-Arten verhielten sich untereinander sehr ähnlich, aber grundsätzlich anders als *C. incertana*. Legebereite ♀♀ flogen an den in der Zuchtdose stehenden Pflanzenstengel (bzw. das Holzstäbchen) und liefen hier während einigen Minuten mit nach unten gekrümmter, der Oberfläche entlangleitender Abdomenspitze auf und ab. Meistens legten sie die ersten Eier im Anschluss an diese Suchbewegungen auf dem Substrat ab; einige Individuen begannen damit aber auch erst einige Stunden später.

Regelmässig wurden die ersten Eier einzeln und über die ganze Unterlage verteilt oder in kleinen Gruppen zu 3–10 Stück gehäuft, manchmal in Reihen abgelegt. Beim nächsten Legeschub krochen die Falter, wiederum mit der Abdomenspitze tastend, dem Stengel entlang, um die neuen Eier unmittelbar in der Nähe bereits vorhandener abzulegen. Dies wiederholte sich, bis der ganze Eivorrat deponiert war und führte zu Gelegen, die sich aus grösseren und kleineren Komplexen eng benachbarter Eigruppen, sog. Eiplatten, zusammensetzten (Abb. 8).

Die Gelegegrösse, die auch hier nur indirekt aus der Anzahl auskriechender Raupen ermittelt werden konnte, schwankte stark, sowohl innerhalb als auch zwischen den Arten (Abb. 9).

Den Zahlen für die durchschnittliche Gelegegrösse kommt vorläufig nur informative Bedeutung zu, obwohl gewisse Tendenzen, die als artspezifisch gedeutet werden könnten, ersichtlich sind. Die verschiedenen Aussenfaktoren, die die Eiproduktion beeinflussen können, wie Temperatur, Qualität und Quantität der Raupennahrung, Ernährungszustand der Falter, wurden im Rahmen dieser erstmaligen Zuchtversuche weder in engen Grenzen konstant gehalten noch planmässig variiert.

E. freii zeigte trotz der grossen Ähnlichkeit im Bau des Ovipositors ein anderes Verhalten bei der Eiablage als die zweifellos nahe verwandte Gattung *Cnephasia*. Zum einen legte *E. freii* die Eier unter Zuchtbedingungen nicht auf stengel- oder zweigförmige Unterlagen, sondern auf ebene, glatte Flächen; zum andern zeigte sie keinerlei Tendenz, einmal abgelegte Eier wieder aufzusuchen, um an einer bestimmten Stelle das Gelege zu vergrössern. Der Eivorrat wurde vielmehr in grösseren und kleineren Gruppen auf verschiedenen Plätzen verteilt. Ähnlich wie bei *Cnephasia s. str.* besteht aber auch bei *E. freii* das Gelege aus Eiplatten (Abb. 10).

Eine Eiplatte bestand gewöhnlich aus 10–20 Eiern, wobei am Anfang und gegen Ende der Eiablage die Eier in ganz kleinen Gruppen (3–6) oder einzeln und weit verstreut abgelegt wurden.

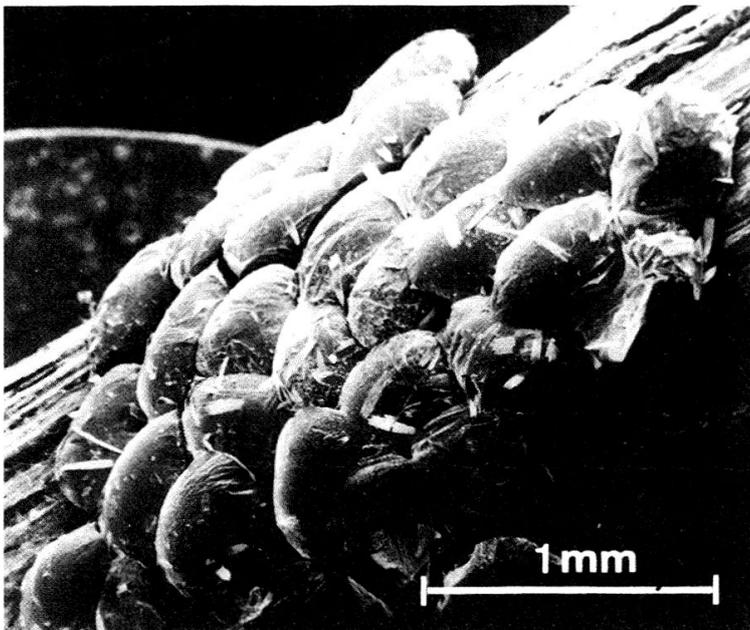


Abb. 8: Ausschnitt aus einem Gelege von *C. chrysantheana* (Eiplatte). Der Falter kittete die Eier auf ein Holzstäbchen.

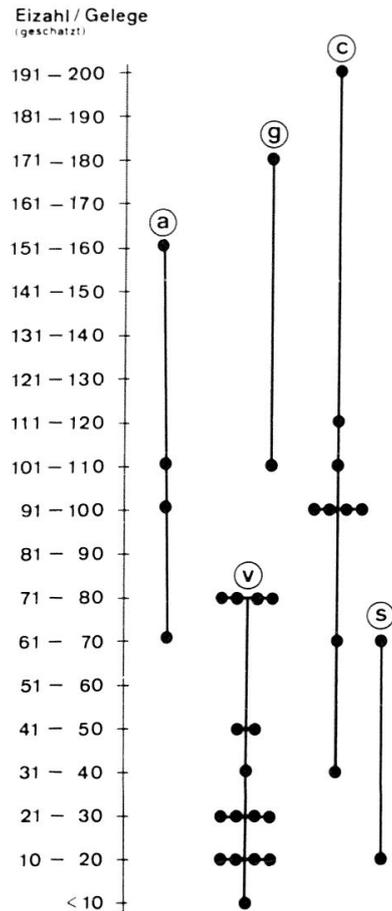


Abb. 9: Durchschnittliche Eizahl/Gelege bei den Arten *alticolana* = a, *virgaureana* = v, *genitalana* = g, *chrysantheana* = c und *sedana* = s. Jeder Punkt stellt ein Gelege dar, dessen Eizahl (in einem Intervall von 10 Stück) gleichgesetzt wurde mit der Anzahl auskriechender Raupen.

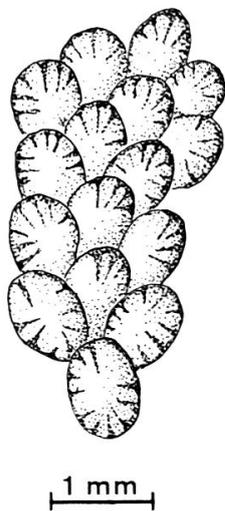


Abb. 10: *E. freii*; Eiplatte aus 16 Eiern (auf Kartonstreifen abgelegt).

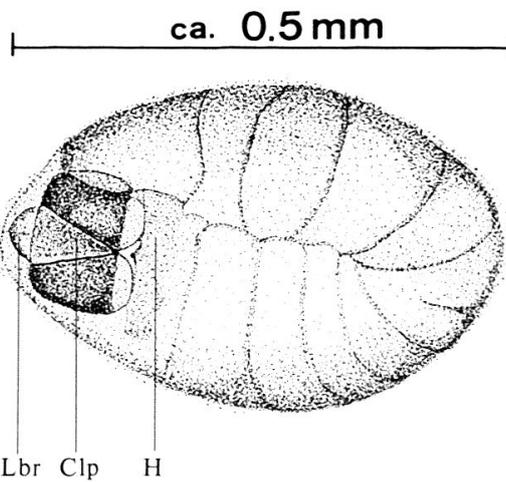


Abb. 11: Eiraupe von *C. virgaureana*, ca. 1 Tag vor dem Auskriechen. Clp = Clypeus, H = Halsschild, Lbr = Labrum.

Die Falter konnten weder bei der Kopulation noch bei der Eiablage beobachtet werden. Bei der mehrmals täglich durchgeführten Kontrolle ergab sich jeweils, dass die Tiere entweder während der Nacht oder der Dämmerung wieder Eier deponiert hatten.

Die Legetätigkeit erstreckte sich über 4–7 Tage, und die Eiproduktion lag zwischen ungefähr 30–80 Stück. In den übersichtlichen Gelegen konnten die Eier meistens genau ausgezählt werden, was nach Grösse geordnet folgende Zahlen ergab: 81, 80, zweimal ca. 50, 46 und 30. Ob diese Gelegegrößen für *E. freii* typisch sind, kann nicht entschieden werden, weil auch hier Erfahrungen über optimale Zuchtbedingungen fehlen.

Embryonalentwicklung und Generationenfolge

Die ersten äusserlich sichtbaren Anzeichen der Keimesentwicklung zeigen sich an den Eiern 2–3 Tage nach der Ablage. Der weissliche bis blass-graue Ei-Inhalt verfärbt sich allmählich über verschiedene Abstufungen von Gelb in die Körperfarbe der künftigen Jungraupe; die Ausfärbung dauert ungefähr eine Woche. Die endgültige Eifarbe und damit die Körperfarbe der Jungraupe ist bei *C. incertana* ein leuchtendes Gelb-Orange, bei den Arten von *Cnephasia s. str.* (einschliesslich *C. sedana*) ein kräftiges Rot-Orange und bei *E. freii* ein stumpfes Rot-Braun. Mit Ausnahme von *C. genitalana*, deren Eier etwas heller erscheinen, sind die Eifarben von *Cnephasia s. str.* und *C. sedana* kaum voneinander zu unterscheiden.

Etwa 6–9 Tage nach der Ablage erscheint am einen Eipol, nahe der Längsachse, ein schwärzlicher Pigmentpunkt, ein zweiter ungefähr einen Tag später dicht daneben oder darunter. Das Erscheinen dieser Pigmentpunkte fällt etwa in die Hälfte der Embryonalentwicklungsdauer, die im Versuch sowohl inter- als auch intraspezifisch stark schwankte (vgl. Abb. 1). Die Pigmentpunkte wandern im weiteren Verlauf der Entwicklung seitlich auseinander; sie sind offenbar die Anlagen der Mandibeln, denn 2–4 Tage später zeigt der nun in seinen Umrissen sichtbare Raupenkopf ausser in der Ocellarregion nur in den Mandibeln dunkel pigmentierte Stellen. Von diesem Entwicklungszustand an gerechnet (Erscheinen von Einzelheiten der Kopfkapsel), sind die Embryonen nach weiteren 3–5 Tagen äusserlich fertig ausgebildet (Abb. 11). Der Körper ist deutlich segmentiert und die Kopfkapsel bis auf die nicht immer sichtbaren, schwärzlichen Ocellarflecken homogen schwarz-braun pigmentiert; der Halsschild erscheint als bräunlich-graue, machmal gelblich-graue Platte, während der Analschild noch weitgehend transparent und deshalb kaum sichtbar ist.

Die in Abb. 11 dargestellten Verhältnisse treffen mit geringen proportionalen Unterschieden für alle 7 untersuchten Arten zu. In diesem Entwicklungszustand stehen die Raupen kurz vor dem Auskriechen. Sie bewegen die Mandibeln, und über den Körper laufen ab und zu Kontraktionswellen. Sobald sich diese Bewegungen zeigten, konnte meistens damit gerechnet werden, dass die Jungraupen am nächsten Tag die Eischalen aufnagten und ausschlüpfen. Bei *C. incertana*, den Arten von *Cnephasia s. str.* und *C. sedana* schlüpfen die Jungraupen bevorzugt in den Vormittagsstunden und nur selten nach 12.00 Uhr aus dem Ei; *E. freii* dagegen schlüpfte den ganzen Tag über, seltener auch während der Nacht aus.

Die Dauer der Embryonalentwicklung wurde bei den *Cnephasia*-Arten je an den zuerst auskriechenden Raupen eines Geleges ermittelt, da jeweils auch nur die zuerst abgelegten Eier genau zu datieren waren. Die Schar der Erstlingsraupen eines Geleges wurde dabei als eine Stichprobe (mit einer nicht näher bezeichneten Anzahl Individuen) aufgefasst, deren Entwicklungsdauer sich aus dem Datum der Eiablage und jenem des Auskriechens ergab. Falls in dieser Erstlingschar auch Tiere aus später abgelegten Eiern erschienen (d. h. solche mit kürzerer

Entwicklungsdauer), blieb die Aussage über die Dauer der Embryonalentwicklung der Erstlinge davon unbeeinflusst. Für die *Cnephasia*-Arten ist die Zahl der Stichproben in Abb. 12 gleich der Anzahl beobachteter Gelege.

Dagegen waren die auf Kartonstreifen abgelegten Eier von *E. frei* sehr einfach zu datieren und zu beobachten, so dass nicht nur die Erstlinge eines Geleges, sondern auch die Raupen aus später abgelegten Eigruppen erfasst werden konnten, was für die Gelege von 5 Individuen die zwanzig in Abb. 12 wiedergegebenen Stichproben ergab.

Den Zahlen zur Dauer der Embryonalentwicklung kommt vorläufig nur informative Bedeutung zu, denn es kann nicht vorausgesetzt werden, dass die Stichproben aus den wenigen beobachteten Gelegen repräsentativ sind. Auf eine statistische Auswertung der Daten wird deshalb verzichtet.

In der *Ex-ovo*-Zucht, die immer sofort nach dem Schlüpfen der ersten Falter aus der Freiland-Raupenzucht angesetzt wurde, fiel die Fortpflanzungsperiode (Eiablage, Auskriechen der Jungraupen) zur Hauptsache in den Juni. Die Befunde sind in Abb. 13 für 5 Fortpflanzungsperioden zusammengestellt; *C. sedana* ist hier nicht berücksichtigt, weil sie als alpine Art im Versuch unter inadäquaten ökologischen Bedingungen gehalten wurde.

Dass die 2. Generation der 6 untersuchten *Cnephasia*-Arten sich vorerst nicht weiterentwickelt, sondern im Zustand der eben aus dem Ei gekrochenen Jungraupe eine totale, obligatorische Diapause einschaltet, wurde im Kapitel «Diapause der Jungraupen» erörtert.

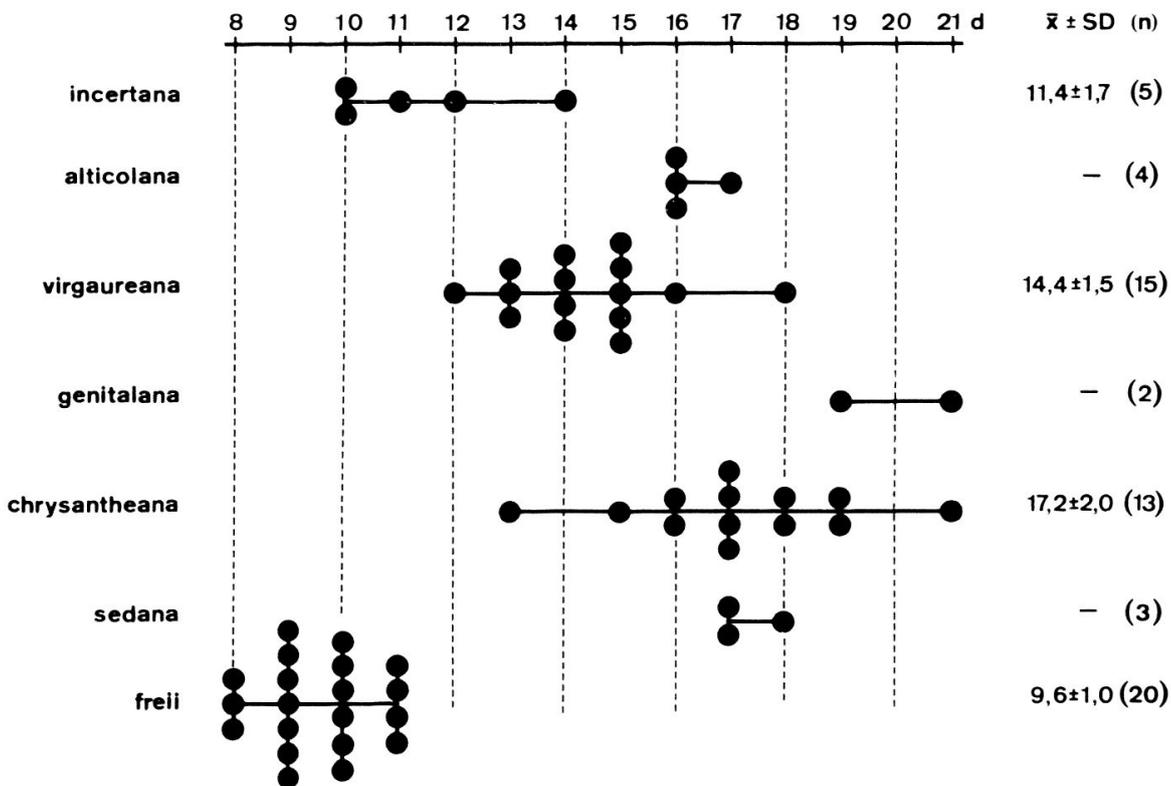


Abb. 12: Dauer der Embryonalentwicklung in Tagen (d). Jeder Punkt stellt ein Gelege dar (bei *frei* auch mehrere isolierte Eigruppen desselben Geleges, s. Text). Die Zeitachse markiert das Auskriechen der ersten Raupen (Erstlinge) aus dem Gelege, von der Eiablage an gerechnet. \bar{x} = Mittelwert, SD = Standardabweichung, n = Zahl beobachteter Gelege (bei *frei* Gelege und Einzelgruppen, s. Text).

	M A I			J U N I			J U L I		
	1. - 10.	11. - 20.	21. - 31.	1. - 10.	11. - 20.	21. - 30.	1. - 10.	11. - 20.	21. - 31.
1969				Ⓧ	Ⓧ Ⓧ		Ⓢ Ⓢ	Ⓢ Ⓢ Ⓢ	Ⓢ
1970				Ⓧ	Ⓧ Ⓧ Ⓧ Ⓧ Ⓧ Ⓧ	Ⓢ Ⓢ		Ⓢ Ⓢ	Ⓢ
1971				Ⓧ Ⓧ Ⓧ Ⓧ	Ⓧ Ⓧ Ⓧ	Ⓢ Ⓢ Ⓢ Ⓢ Ⓢ Ⓧ Ⓢ Ⓢ Ⓧ	Ⓢ Ⓢ Ⓢ		
1972	Ⓧ	Ⓧ Ⓧ Ⓧ Ⓢ			Ⓧ Ⓧ Ⓧ				
1975					Ⓧ Ⓧ Ⓧ				

Abb. 13: Auskriechen der Erstlingsraupen in 5 Beobachtungsperioden. Jeder Kreis stellt ein Gelege der betreffenden Art dar. i = *incertana*, a = *alticolana*, v = *virgaureana*, g = *genitalana*, c = *chrysantheana*, f = *freii*.

Bei *E. freii* treten offenbar bei den Nachkommen der 1. Faltergeneration keine Latenzstadien auf, mindestens nicht bei den Jungraupen. Diese zeigten keinerlei Verhalten, das wie bei der *Cnephasia*-Gruppe auf eine beginnende Diapause hingewiesen hätte. Die Tiere liefen vielmehr bis zur totalen Erschöpfung ruhelos herum, auch wenn ihnen in Form von Erde, Sand, Bodenstreu, Papierschnitzeln u. a. verschiedene Substrate zum Verkriechen geboten wurden. Es war offensichtlich, dass sie Nahrung suchten. Da aber zur Fortpflanzungszeit von *E. freii* (Mitte bis Ende Juni) die Futterpflanze (*Allium ursinum*), in deren Blütenständen die Art ja hauptsächlich gesammelt wurde, längstens verblüht ist, galt es, Futterpflanzen dieser zweiten Generation ausfindig zu machen. Dies schien zunächst kein besonderes Problem zu sein, da sich ja die im Freiland gesammelten Raupen der 1. Generation in der Zucht als ziemlich polyphag erwiesen haben. Anscheinend stellen aber die Jungraupen der 2. Generation doch ganz spezifische Ansprüche an die Nahrung. Obwohl den Tieren Blätter, Blüten und Wurzeln verschiedener mono- und dicotyler Pflanzen (auch der Gattung *Allium*) zur Auswahl geboten wurden, kann hier keine Pflanze bezeichnet werden, mit der die Jungraupen mit Sicherheit zur Weiterentwicklung gebracht werden könnten. Dass sich bei einem der Versuche 3 Exemplare auf dem Blütenstand von *Chrysanthemum leucanthemum* (bis zum Falter) entwickelten, muss eher als Zufall gewertet werden. Über die Generationenfolge von *E. freii*, die Lebensweise der 2. Generation (Wirtspflanzenwechsel?), den Entwicklungszustand bei der Hibernation usw. gibt es nach wie vor zahlreiche offene Fragen.

DISKUSSION

Die systematische Gliederung der Tribus Cnephasiini mit ihrer grossen intraspezifischen und geringen interspezifischen Variabilität der Flügelzeichnung ist zwar aufgrund genitalmorphologischer, d. h. rein imaginaler Merkmale gelungen, doch fehlten bisher weitgehend Kenntnisse über die Jugendstadien und deren Biologie. Dank der Zuchten *ex ovo*, die bei 6 der 7 untersuchten Arten gelang, ergänzt durch Beobachtungen im Freiland, sind nun die Zahl der Larven-

stadien sowie deren Biologie und morphologische Merkmale für alle untersuchten Arten bekannt. Vollständig neu sind dabei die Beobachtungen an *Cnephasia alticolana*, die bisher nur im Adultstadium bekannt war. Die morphologischen Merkmale der Jugendstadien, die in einer späteren Arbeit dargelegt werden sollen, erlauben es nun auch, die Larven den beiden Gattungen und sieben Arten zuzuordnen, besonders wenn die morphologischen durch die hier beschriebenen biologischen Merkmale ergänzt werden.

Das wichtigste Resultat der vergleichenden Untersuchungen über die Biologie von sieben schweizerischen Cnephasiini liegt aber wohl darin, dass die biologischen Befunde die aufgrund adult-morphologischer Merkmale aufgestellte systematische Gliederung der Gruppe weitestgehend bestätigen. So setzt sich *Eana freii* selbst aufgrund der larvalbiologischen Merkmale deutlich von den sechs untersuchten *Cnephasia*-Arten ab. Während sich die Larven von *E. freii* nach dem Schlupf aus dem Ei ohne Dormanzstadium weiterentwickeln, in der Natur stenophag leben (auch wenn sie sich in den Laborversuchen als potentiell polyphag erwiesen) und Scharfenfrass verursachen, konnte eindeutig gezeigt werden, dass alle untersuchten *Cnephasia*-Arten nicht nur ohne Nahrungsaufnahme als frischgeschlüpfte erste Larvenstadien in Diapause verfallen und so überwintern, sondern im folgenden Frühling auch während der ersten beiden Larvenstadien als Minierer auf den verschiedensten Pflanzenarten und -familien echt polyphag leben. Wegen der fehlenden Dormanz im 1. Larvenstadium ist *E. freii* zumindest bivoltin, während die *Cnephasia*-Arten strikt monovoltin sind.

Auch bezüglich des Eiablageverhaltens setzt sich *E. freii* deutlich von den *Cnephasia*-Arten ab. Erstere legt ihre Eier auf ebenen und glatten Flächen ab, während die letzteren ihre Eier an Pflanzenstengeln (oder ähnlich geformten Objekten) deponieren.

Das Fortpflanzungs- und Eiablageverhalten setzt auch *Cnephasia incertana* deutlich von den übrigen *Cnephasia*-Arten ab. Während kopulationsbereite Weibchen von *C. incertana* keine sogenannte «Rufstellung» zur Anlockung des Männchens einnehmen und die Eier in Ritzen und andere enge Hohlräume deponieren, locken alle übrigen *Cnephasia*-Weibchen die Männchen dadurch an, dass sie das Abdomen heben und den Ovipositor so weit ausstülpen, bis die Labia deutlich sichtbar werden, und sie legen ihre Eier auf der Oberfläche von Pflanzenstengeln und ähnlich geformten Objekten ab. Die Einordnung von *C. incertana* in die Untergattung *Cnephasiella* und die dadurch dokumentierte Trennung von der Untergattung *Cnephasia s. str.* ist somit auch durch biologische Unterschiede gesichert. Demgegenüber konnte für die aufgrund morphologischer Merkmale zweifellos berechnete Abtrennung der Untergattung *Anoplocnephasia* bei der Art *C. sedana* kein biologisches Merkmal gefunden werden, das auf eine separate Stellung der Art deuten würde.

Von besonderem Interesse im Zusammenhang mit dem Eiablageverhalten ist die Tatsache zu werten, dass die Cnephasiini zumindest in Gefangenschaft Eigelege erstellen. Für *E. freii* ist die Form der Eiplatte offenbar typisch, da sie solche Gelege in einem Schub deponiert. Es ist deshalb zu erwarten, dass derartige Gelege auch in der Natur erstellt werden. Dies widerspricht den Angaben von POWELL (1964), wonach sowohl die Cnephasiini wie auch die Tortricini ihre Eier einzeln ablegen sollen, wobei dieses Merkmal als primitiv gegenüber dem abgeleiteten Merkmal der Eigelege höherer Tortricinae angesehen wird.

Mit Ausnahme von *C. incertana* erstellen auch die *Cnephasia*-Arten zumindest in Gefangenschaft Eiplatten. Die ersten Eier werden aber einzeln über die

Stengel verteilt und nur selten in kleinen Gruppen abgelegt. Da die grösseren Eiplatten aber nur dadurch zustandekommen, dass die Weibchen beim nächsten Legeschub die Eier bevorzugt in unmittelbarer Nähe bereits vorhandener Eier deponieren (thigmotaktische Reaktion des Ovipositors?) und sich dieser Vorgang in der Gefangenschaft wiederholt, bis alle Eier deponiert sind, könnte es sich hier um ein Gefangenschaftsartefakt handeln. In der Natur fliegen die Weibchen nach der Ablage der ersten, an einem Pflanzenstengel einzeln abgelegten Eier möglicherweise grössere Distanzen, bevor sie bei einem nächsten Ablageschub wiederum einzelne Eier ablegen. Da aber in Gefangenschaft manchmal schon früh Gruppen von 3–10 Eiern deponiert wurden, scheint die Tendenz zur Gelegebildung jedenfalls auch bei der Gattung *Cnephasia* vorhanden zu sein.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMCZEWSKI, ST. 1936. *Etude sur la morphologie des espèces du genre Cnephasia (Curt.) (Lep. Tortricidae) et sur leur distribution géographique en Pologne*. Ann. Mus. Zool. Pol. XI. 14: 263–294.
- BENANDER, P. 1929. *Über die Raupen von vier Arten der Cnephasia wahlbomiana-Gruppe*. Z. wiss. Ins. biol. Berlin 24: 164–167.
- CHAMBON, J. P. 1978. *Biologie comparée et systématique de tordeuses nuisibles du genre Cnephasia*. Thèse, Paris.
- CONOVER, W. J. 1968. *Two K-Sample Slippage Tests*. J. Am. Statist. Ass. 2: 614–626.
- FLURI, P., MANI, E., WILDBOLZ, T. & ARN, H. 1974. *Untersuchungen über das Paarungsverhalten des Apfelwicklers (Laspeyresia pomonella L.) und über den Einfluss von künstlichem Sexuallockstoff auf die Kopulationshäufigkeit*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 47: 253–259.
- HANNEMANN, H. J. 1961. *Kleinschmetterlinge od. Microlepidoptera*. «Die Tierwelt Deutschlands», VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- HERING, E. M. 1957. *«Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa»*, Dr. W. Junk, 's-Gravenhage, 3 Bände.
- KURIR, A. 1972. *Ein neuer Schädling an Weidenhegerkulturen, Cnephasia virgaureana TREITSCHKE*. Z. ang. Ent. 71: 184–201.
- KURIR, A. 1975. *Zur Polyphagie und zum natürlichen Verteilgerkomplex von C. virgaureana Tr. (Lepid., Tortricidae)*. Z. ang. Ent. 79: 110–112.
- MACKAY, M. R. 1962. *Larvae of the North American Tortricinae*. Can. Ent., Suppl. 28.
- OBRAZTSOV, N. 1955. *Die Gattungen der palaearktischen Tortricidae. 1. Allgemeine Aufteilung der Familien und die Unterfamilien Tortricinae und Sparganothinae. 1. Fortsetzung*. Tijdsch. Entomol. 98: 147–228.
- OBRAZTSOV, N. 1956. *2. Fortsetzung*. Tijdsch. Entomol. 99: 107–154.
- PIERCE, F. N. & METCALFE, J. W. 1915. *An easy method of identifying the species of the genus Cnephasia-Sciaphila (Tortricidae)*. Entomol. Record, London 27, Nr. 5.
- POWELL, J. A. 1964. *Biological and taxonomic studies on tortricine moths, with reference to the species in California*. University of California Press, Publications in Entomology, Vol. 32, 317 pp.
- RAZOWSKI, J. 1959. *European Species of Cnephasiini (Lepidoptera, Tortricidae)*. Acta Zool. Cracov. 4: 179–423.
- RAZOWSKI, J. 1965. *The palaeartic Cnephasiini (Lepidoptera, Tortricidae)*. Acta Zool. Cracov. 10: 199–343.
- REAL, P. 1953. *Catalogue des espèces françaises du genre Cnephasia CURT.* Bull. Mens. Soc. Linn, Lyon 22: 51–62.
- SAUTER, W. 1961. *Über einige von J. C. De la Harpe, J. Müller und P. Weber aus der Schweiz beschriebene Kleinschmetterlinge*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 23: 272–273.
- SCHMIDLIN, A. 1965. *Cnephasia chrysantheana DUP. Berichtigung und Ergänzung: Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung der Arten der Wicklergattung Cnephasia CURTIS in der Schweiz*. Mitt. Ent. Ges. Basel, N. F. 15: 53–54.
- SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. Mc Graw-Hill Book Company, New York, Toronto, London.
- SPULER, A. 1910. *Die Schmetterlinge Europas*, Band 2. Schweizerbart, Stuttgart.
- SWATSCHKE, B. 1958. *Die Larvalsystematik der Wickler (Tortricidae und Carposinidae)*. Akademie-Verlag, Berlin.

(erhalten am 3. September 1982)