Die Verpuppungsorte der Sackträger-Arten *Psyche casta PALLAS* und *Proutia betulina ZELLER* (*Lepidoptera: Psychidae*) mit besonderer Berücksichtigung von Mikroklima, Höhe und Oberflächenstruktur.

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades
DOKTOR der NATURWISSENSCHAFTEN

eingereicht von
Mag. rer. nat. **ERWIN HAUSER**
im Juni 1991

Ausgeführt am Institut für Zoologie
Abteilung Terrestrische Ökologie
bei Doz. Dr. K. Sänger

Universität Wien

The pupation-sites of the psychids *Psyche casta PALLAS* and *Proutia betulina ZELLER* (Lepidoptera: Psychidae) with regard to microclimate, elevation and surface-structure.

Erwin HAUSER, Juni 1991

Pupation-site, Microclimate, Psychidae, Lepidoptera, Ecology

Caterpillars of two psychid moths, Psyche casta PALLAS and Proutia betulina ZELLER, living in bags, attach the anterior end of the bag to a substrate (e.g. tree-trunk) before pupation. Pupae, sessile females and eggs ("sessile stages") are located at this site. This study is dealing with the selection of the pupation-site relating to its structure of surface, microclimate, elevation and weather. Laboratory experiments, field investigations and "field experiments under controlled conditions" have been conducted. Caterpillars of *P. betulina* prefer sun-exposed pupation-sites, in this connection *P. casta* is mesophile. The interspecific differences in the microclimate of the pupation-site in the time of attaching the bag (temperature, RH, solar radiation) are shown in a discriminant analysis. The female larvae attach their bags higher than male ones. By that means the first-stage larvae, which hatch out of the maternal bag, are disseminated widely by the wind. This improves the spreading-abilities of the species. Caterpillars of both species prefer more structured substrates. Structures in the range of a few centimeters likely prevent too low temperatures in periods of bad weather and desiccation in times of direct insolation. In addition rough surfaces are suited for a better fixing of the bag and are therefore preferred. The larvae select a period of fair-weather to find a suitable pupation-site, because they are able to detect the upper extremes of the microclimate-parameters then. At first the larvae settle at the sun-exposed side of a tree-trunk. If the insolation is too strong, the move into shaded areas, but only so far, that insolation is still tolerable. By that means too cold and too moist sites related to the sessile stages are simultaneously avoided. The selected site can be left again if necessary, but only when the caterpillar has not turned round for pupation ("potential mobile phase"). The fixed bags of both species are analysed by means of the REM, the behaviour in attaching the larval bag on the substrate is described.

Die Verpuppungsorte der Sackträger-Arten *Psyche casta PALLAS* und *Proutia betulina ZELLER* (Lepidoptera: Psychidae) mit besonderer Berücksichtigung von Mikroklima, Höhe und Oberflächenstruktur.

Erwin HAUSER, Juni 1991

Verpuppungsort, Mikroklima, Psychidae, Lepidoptera, Ökologie

Die Raupen der beiden untersuchten Psychidenarten, *Psyche casta PALLAS* und *Proutia betulina ZELLER*, leben in Gehäusen, die zur Verpuppung mit dem Vorderende an ein Substrat (z.B. Baumstamm) angesponnen werden. An diesem Ort befinden sich neben den Puppen außerdem die sessilen Weibchen und die Eier ("sessile Stadien"). Gegenstand der Untersuchung ist die Wahl des Verpuppungsortes in Abhängigkeit von dessen Oberflächenstruktur, Mikroklima und Entfernung von der Bodenoberfläche sowie dem aktuellen Wettergeschehen. Es wurden Laborversuche, Freilanderhebungen sowie "Freilandversuche unter kontrollierten Bedingungen" durchgeführt. Raupen von *P. betulina* wählen sonnenexponierte Orte zur Verpuppung aus, *P. casta* ist in diesem Zusammenhang mesophil. Die interspezifischen Unterschiede im Mikroklima (Temperatur, RF, Einstrahlung) des Ortes zur Zeit des Anspinnens werden mit einer Diskriminanzanalyse herausgearbeitet. Weiblich determinierte Raupen befestigen die Gehäuse höher als männliche. Dadurch werden die aus den Muttergehäusen schlüpfenden Erstlarven anemochor weiter verdriftet, was der Artausbreitung dient. Die Raupen beider Arten bevorzugen stärker strukturierte Substrate. Strukturen im cm-Bereich verhindern wahrscheinlich eine Unterkühlung in Schlechtwetter-Perioden und Austrocknung bei direkter Sonneneinstrahlung. Rauhe Oberflächen eignen sich zusätzlich besser zur Befestigung des Gehäuses und werden bevorzugt. Die Raupen spinnen sich bei Schönwetter an, hier treten am Substrat obere Mikroklima-Extremwerte auf. Zunächst setzen sich die Raupen auf der Südseite der Stämme fest. Ist die Besonnung zu stark, dann weichen sie soweit in schattigere Zonen aus, daß die Sonnenbestrahlung noch tolerabel ist. Damit werden gleichzeitig für die sessilen Stadien zu kühle und feuchte Orte gemieden. Der gewählte Verpuppungsort kann bis zum Zeitpunkt der Drehung der Raupe im Gehäuse wenn nötig wieder verlassen werden ("potentiell mobile Phase"). Im REM werden die angesponnenen Gehäuse beider Arten analysiert, der Befestigungsvorgang wird beschrieben.

Die Arbeit wurde von der Hochschul-Jubiläumsstiftung der Stadt Wien unterstützt (Projekt Doz. Dr. K. Sänger).

F Ü R A G N E S

INHALT

1.	**EINLEITUNG**	**1**
1.1.	Allgemeines	1
1.2.	Verpuppungsorte bei Psychiden	2
1.3.	Zur Biologie von Psyche casta PALL. und Proutia betulina Z.	17
1.4.	Fragestellungen	26
2.	**METHODIK**	**28**
2.1.	Herkunft der Raupen und Zucht	28
2.2.	Versuchsanordnung "Modellbaum" (Freiland versuche unter kontrollierten Bedingungen)	30
2.2.1.	Beschreibung der Versuchsanordnung	30
2.2.2.	Die Meßtechnik	33
2.2.3.	Das Mikroklima am Modellbaum	35
2.2.4.	Durchführung der Messungen und Beobachtungen	38
2.2.5.	Unterschiede zu Baumstämmen im Freiland	39
2.2.6.	Das Mikroklima einzelner Verpuppungsorte zur Zeit des Anspinnens	40
2.3.	Freilanderhebungen	45
2.4.	Laborversuche	46
2.5.	Versuche zur Windverfrachtung der Eiraupen	47
2.6.	Untersuchung zur Art der Befestigung und zum Inneren des Gehäuses	48
2.7.	Statistische Methoden	49
3.	**ERGEBNISSE**	**50**
3.1.	Das Verhalten von der Substratwahl bis zur Verpuppung	50
3.1.1.	Substratsuche, Lokomotionsverhalten und Aktionsradius am Modellbaum	50
3.1.2.	Räumliche Verteilung der Gehäuse am Modellbaum	55
3.1.3.	Präferenz für bestimmte Baumborken	57
3.1.3.1.	Anspinnverhalten am Modellstamm	57
3.1.3.2.	Anspinnverhalten im Labor	59
3.1.4.	Zeitliche Aspekte bei der Wahl des Verpuppungsortes am Modellbaum	60
3.1.5.	Das Mikroklima am Verpuppungsort zur Zeit des Anspinnens (Modellbaum)	63
3.1.5.1.	Art- und geschlechtstypisches Anspinnverhalten	63
3.1.5.2.	Unterschiede zwischen den Arten und Interpretation	64
3.1.5.3.	Diskriminanzanalyse	65

3.1.6.	Das Verhalten nach dem Befestigen des Gehäuses	67
3.1.6.1.	Laborbefunde zur Dauer der potentiell mobilen Phase	67
3.1.6.2.	Dauer der potentiell mobilen Phase am Modellstamm in Relation zum Wetter	69
3.1.6.3.	Mikroklima-Extremwerte in der potentiell mobilen Phase	73
3.1.6.4.	Vergleich der vorübergehend und endgültig gewählten Orte am Modellbaum anhand ihrer räumlichen Verteilungen	74
3.2.	Ergebnisse der Freilanderhebungen	76
3.2.1.	Die Habitate im Waldesinneren	76
3.2.2.	Der sonnenexponierte Waldrand	79
3.3.	Die Struktur des Gehäuses vor und nach dem Anspinnen	81
3.4.	Mortalität der Puppen im Labor	83
3.5.	Untersuchungen zur Windverfrachtung der Erstraupen	85
3.5.1.	Versuche in den Klimakammern	85
3.5.2.	Beobachtungen am Modellbaum	88
4.	**DISKUSSION**	**90**
4.1.	Lokomotorische Aktivität vor der Verpuppung	90
4.2.	Die Höhenverteilung der Verpuppungsorte	93
4.3.	Horizontale Verteilung der Puppen am Substrat in Relation zum Mikroklima	98
4.3.1.	Das Mikroklima an den Verpuppungssubstraten	98
4.3.2.	Wahl des Verpuppungsortes im Hinblick auf die sessilen Stadien	99
4.3.3.	Auswirkungen des Mikroklimas auf die sessilen Stadien	101
4.4.	Zur Wahl von bestimmten Oberflächenstrukturen	106
4.5.	Umbildungen von Psychiden-Gehäusen vor der Verpuppung	107
5.	**ZUSAMMENFASSUNG**	**110**
6.	**DANK**	**115**
7.	**LITERATUR**	**115**

1. EINLEITUNG

1.1. ALLGEMEINES

Psychidae (Sackträger) sind eine weltweit verbreitete ditryse Schmetterlingsfamilie (SEITZ, 1913), die Arten sind in den verschiedensten Habitaten zu finden. Es werden Wälder und Wiesen von der Tieflandstufe bis ins Hochgebirge, Kryptogamengesellschaften auf Baumstämmen und Felsen, Moore, nasse Wiesen und Trockengebiete, humide und aride Klimazonen besiedelt. Die einzelnen Arten sind im Raupenstadium meist polyphag, bezüglich der mikroklimatischen Verhältnisse Großteils aber stenök. In vielen Fällen sind die Arten wärme- und trockenheitsliebend (HAUSER, 1989 b) und sind dann inselartig - mit oft hohen lokalen Bestandsdichten - verbreitet.

Morphologisch ist für die Psychiden besonders der Bau der Raupen charakteristisch (GERASIMOV, 1937). Innerhalb der Familie gibt es bei Weibchen hinsichtlich der Lokomotionsorgane (Beine, Flügel) eine Reduktionsreihe, von geflügelten bis hin zu walzenförmigen Weibchen, die zu keiner Lokomotion fähig sind und zeitlebens in der Puppenhülle verbleiben (DIERL, 1973). Die Imagines leben durchschnittlich nur wenige Tage und nehmen in keinem Fall mehr Nahrung zu sich. Alle Psychiden-Raupen fertigen ein Gehäuse an, in dem sie sich permanent aufhalten. Dieses Gehäuse besteht aus einer vorne und hinten offenen Seidenröhre (= Sack), die mit verschiedenen Materialien (Pflanzenteilen, Sandkörnchen, etc.) belegt ist (Definition nach MATTHES, 1946). Das Gehäuse ist oft art-, teilweise sogar geschlechtstypisch. Die Gestalts- und Funktionsvielfalt der Gehäuse ist bei HÄTTENSCHWILER (1970) und HAUSER (1989 a) beschrieben.

In dieser Arbeit wurde die Nomenklatur nach SAUTER & HÄTTENSCHWILER (1991) verwendet.

1.2. VERPUPPUNGSORTE BEI PSYCHIDEN

Die Raupen einheimischer Psychidenarten leben Großteils in der bodennahen Krautschichte von Wäldern oder in Wiesen. Bei Populationen von *Proutia betulina Z.*, die im Wald leben, ist bekannt, daß die Raupen einige Wochen vor der Verpuppung in den Kronenbereich der Bäume steigen und dort offenbar Nahrung zu sich nehmen (siehe weiter unten). Nur bei wenigen Arten besteht in Bezug auf das Futter eine deutliche Bevorzugung für terrestrische Algen und Flechten. Diese Raupen (*Bacotia claustrella BRD., Narycia spp.*) sind ständig an Baumstämmen bzw. Felsen zu finden.

Zur Verpuppung klettert die Raupe bei vielen Arten an einem Substrat (Baumstamm, Zaunpfahl, Grasblatt, Felsen, etc.) hoch. Dort befestigt sie das Gehäuse mit dessen Vorderende und vollführt danach eine Drehung, sodaß der Kopf zur hinteren Gehäuseöffnung gewandt ist. Dann häutet sich das Tier zur Puppe, die ebenfalls mit dem Vorderende zur Hinteröffnung gerichtet ist. Dies ist für das Schlüpfen der Imago von essentieller Bedeutung.

Selten werden die Gehäuse vor der Verpuppung an der Bodenoberfläche (an niederen Pflanzen, an oder unter Steinen, etc.) befestigt. Wenige Arten (*Oiketicoides febretta BOYER*, manche *"Dissocteninae"*, *Melasina ciliaris O.*, Männchenraupen von *Rebelia- Psychidea* und *Acentra*-Arten) graben sogar den Vorderteil des Gehäuses ein.

Für die Wahl des Ortes, an dem das Gehäuse zur Verpuppung festgesponnen wird, gibt es in der Literatur zahlreiche Angaben. Dabei werden im folgenden nur solche Zitate berücksichtigt, die sich ausdrücklich auf verpuppte Tiere beziehen und außerdem genauere Angaben bezüglich Höhe und Exposition am Verpuppungssubstrat beinhalten. Auch eigene Beobachtungen

werden miteinbezogen (M bedeutet Männchengehäuse, W Weibchengehäuse).

SEITZ (1913) schreibt über die Psychidenfundorte (außer *Taleporiinae* und *Narycinae*): "Die weiblichen Säcke sitzen meist höher, exponierter und dem suchenden Männchen zugänglicher, der männliche Sack mehr in der Vegetation versteckt und darum oft näher an der Erde." SCHÄTZ (1966) ergänzt dazu: "Die beste Ausbeute ergeben Bäume, welche je nach Dichte des Waldes 5-10 m innerhalb des Waldrandes stehen. Es scheint mir, daß die Tiere eine bestimmte Lichtintensität beanspruchen. So wird man auch an Bäumen, die näher am Waldrande stehen, Säcke finden, aber dann nur an der dem Licht abgekehrten Seite. Je weiter man beim Sammeln in den Wald hinein kommt, umso mehr werden die Anspinnstellen der Säcke über die Ost- oder Westseite der Stämme herum der dem Licht zugewandten Seite zuwandern. An Felsen verhält es sich ähnlich. Hier findet man die Säcke ziemlich frei an Stellen, welche der Mittagssonne nicht direkt ausgesetzt sind, während sie sich an Südlagen mehr in Ritzen oder Überhängen verstecken. Die Säcke sitzen auch nicht gerne an glatten Flächen, sondern suchen sich nach Möglichkeit Unebenheiten in der Rinde oder am Felsen, sodaß sie gegen die Witterung, aber auch optisch gut geschützt sind.

Für Arten aus verschiedenen Triben der heutigen Unterfamilie *Oiketicinae* berichtet HOFMANN (1860) (sub *"Psyche H.-S."*): "Die männliche Raupe sucht sich nämlich in der Regel einen freien, niedrigen Ort zur Verpuppung aus, wo ihr einerseits die Feuchtigkeit des Thaues, andererseits die Sonnenstrahlen zu statten kommen, während die weibliche Raupe nur bemüht ist, sich einen erhabenen Ort zum Anspinnen ihres Sakkes auszuwählen, was vielleicht auch von Nutzen bei der später erfolgenden Befruchtung des Weibes ist. (..) und zwar läßt sich überall der oben berührte Unterschied in der Wahl des Ortes bei männlichen und weiblichen Raupen erkennen, mit

Ausnahme von *Ps. muscella*[1], bei welcher Art sowohl männliche als weibliche Säcke im Grase tief unten an den Wurzeln der Halme angesponnen zu finden sind."

Pachythelia villosella O.:

BERGMANN (1953): W etwa 1 m hoch an Baumstämmen, Felsen etc., M meist auf der Erde oder an abgefallenen Ästen.

RETZLAFF (1975): W auf Baumstämmen; M an Heidekraut oder am Erdboden.

Acanthopsyche atra L.:

BERGMANN (1953): auf Süd- und Südostseite von Baumstämmen und Steinen, M niedriger als W.

FOLTIN (1953): W bis 2 m Höhe; M am Boden oder Baumbasen, manchmal bis 1 m Höhe; an Stämmen, Straßengeländer, Randsteinen ohne Kalkanstrich. Fast stets an der sonnigen Seite angesponnen.

RETZLAFF (1975): W: bis 2 m hoch an Baumstämmen, Zaunpfählen, Grasbüscheln, Heidekraut. M: fast nur auf dem Erdboden angesponnen.

URBAHN (1962): W meist an der Sonnenseite von Straßenbäumen und Telegraphenpfählen, M tief in der Bodenvegetation verborgen.

TUTT (1900): (sub *opacella H.-S.*): immer an der Südseite (BANG-HAAS); W an Eichenstämmen in 30 bis 120 cm Höhe, M in Bodennähe (SPEYER).

KUSDAS & REICHL (1974): Puppengehäuse an Straßengrenzsteinen, Masten, Zäune, Holzplanken, Baumstämmen etc. LÖBERBAUER: M an Material, daß auf dem Boden liegt, angesponnen (kleine Äste, Lärchenzapfen, stärkere Grashalme u. dgl., mit Vorliebe auch an der Oberfläche und dem Rand alter Lärchenstrünke).

---

1 *Ptilocephala muscella DENIS & SCHIFF.*

Eigene Erhebungen (HAUSER, 1989 b) auf einem teilweise verbuschten montanen Trockenrasen verdeutlichen, daß die befestigten Männchen- und Weibchengehäuse an verschiedenen Substraten und in verschiedenen Höhen anzutreffen sind (**Abb. 1**). Außerdem befinden sich beide stets an der Sonnenseite der Substrate (auf der Abbildung nicht zu sehen).

Megalophanes viciella DENIS & SCHIFF.:

SCHÄTZ (1955): W bis zu 60 cm an Grashalmen, Himbeerzweigen etc.; M in Bodennähe.

KUSDAS & REICHL (1974): FOLTIN: Säcke an Schilf, Sumpfgräser etc. angesponnen, die weiblichen Säcke höher als die männlichen.

DIERL (1968): M: inmitten von Halmen und Graswurzeln; W: etwa 1m hoch an Stämmen oder starken Halmen. Erklärung: "Das im Sack verbleibende Weibchen muß durch Duftstoffe das Männchen anlocken. das gelingt an erhöhter, exponierter Stelle leichter als am Boden inmitten dichter Vegetation. Das Männchen dagegen verläßt nach dem Schlüpfen das Gehäuse, klettert irgendwo hoch und fliegt bald ab. Sein Gehäuse muß nicht an erhöhter Stelle befestigt werden, es ist vielmehr am Boden im dichten Bewuchs besser geschützt."

Phalacropteryx praecellens STGR.:

PINKER (1965): (in der Macchia bei Triest): M am Boden angesponnen, W in 10-20 cm Höhe in der Vegetation.

Canephora unicolor HUFN.:

BERGMANN (1953): M bis 60 cm hoch an starken Grashalmen oder an Stämmchen, W bis 2 m hoch an Baumstämmen.

Ptilocephala muscella DENIS & SCHIFF.:

BERGMANN (1953): meist am Boden angesponnen, seltener an Steinen oder Felsen.

Oiketicoides febretta BOYER:

MATTHES (1948): Raupen graben vor der Verpuppung die Gehäuse zu zwei Drittel in die Erde ein.

Sterrhopterix fusca HAW.:

BERGMANN (1953): M am Fuße von Stämmen und Sträuchern, W 1-2 m hoch an Blättern und Stämmen von diversen Bäumen und Sträuchern.

RETZLAFF (1975): W in 0,5-2,5 m, M in 0,10-1,10 m Höhe, an der Sonnenseite von Baumstämmen, Masten, Steinen.

REICHHOLF-RIEM (1983): Männliche Raupen verwandeln sich in Bodennähe, W stets in etwa 2 m Höhe. Hier wird auch eine Interpretation versucht: die Weibchen können mit den Duftstoffen aus größerer Höhe wirkungsvoller Männchen anlokken, die Männchengehäuse sind am Boden besser geschützt.

STANDFUSS (1879): M an flechtenreichen Baumstämmen in 1-5 Fuss Höhe, seltener an niedrigem Gestrüpp. W auf Blättern oder Zweigenden niederer und höherer Sträucher, ja selbst von Bäumen.

Apterona helicoidella f. paludella DHL.:

SEITZ (1933, p. 218): Festspinnen zur Verpuppung an Erlenblättern: M an Oberseite, W an Unterseite der Blätter.

Apterona helicoidella VALLOT:

SEITZ (1933): parthenogenetische Form: ziemlich nahe am Boden, nicht über Mannshöhe angesponnen. Bisexuelle Form (*f. crenulella BRD.*): steigen hoch in die Wipfeln der Büsche und Bäume, v. a.. die Männchen.

Ptilocephala sp.:

MATTHES (1947 a): Strukturpräferenzen: Männchengehäuse an unverputzten Steinwänden: "sie bevorzugten an solchen Mauern ausgesprochen die senkrechten Fugen zwischen den Steinen

der obersten Lage, wo sie vor Wind geschützt waren und doch, wenigstens einige Stunden täglich, Sonne erhielten."

Thyridopteryx ephemeraeformis HAW., Nordamerika:
COX & POTTER (1988): Die Verteilung verpuppter Tiere im Baumkronenbereich ist abhängig vom Geschlecht und vom Grad der Entlaubung des Baumes durch die Art.

Eumeta crameri WESTW., Bangladesh:
AMEEN & SULTANA (1977): die Gehäuse hängen an einem Faden von den Zweigen der Futterpflanze, der bei den Männchen länger als bei den Weibchen ist.

Psyche casta PALL.:
Verpuppungsorte sind Baumstämme (besonders Nadelhölzer), Telegrafenmasten, Zaunpföcke, Steinmauern, Hausmauern, Felsen, an der Vegetation (Sträucher, Grashalme, Blätter): BERGMANN (1953), FARQUHAR (1934), FORD (1945), RETZLAFF (1975), TUTT (1900). Diese Angaben können nach eigenen Erfahrungen bestätigt werden, an Grashalmen oder -blättern konnten bis jetzt nur weibliche Puppen entdeckt werden. Weitere Hinweise, daß sich männlich und weiblich determinierte Raupen an einem unterschiedlichen Ort anspinnen, gibt es bei FARQUHAR (1934). Dieser stellt große Unterschiede im Geschlechterverhältnis von Aufsammlungen fest und führt diese einerseits auf das unterschiedliche Anspinndatum (Männchen früher) und andererseits auf mögliche Unterschiede in der Ortswahl der Raupen zurück. BANG-HAAS (in TUTT, 1900) beobachtete ähnliches und vermutet ebenfalls geschlechtsspezifische Unterschiede. Dieser Problemkreis wird im Kapitel 1.3. genauer erläutert werden. Nach FOLTIN (1953) geht die Raupe nach der Blütezeit der Obstbäume auf diesen hoch, und zwar nur bis zu 1,50 m. RETZLAFF (1975) fand die Gehäuse an Hausmauern bis zu 10 m

Höhe, LICHTENBERGER (1983) fand 1978 hunderte Gehäuse an Straßenleitplanken. FARQUHAR (1934) gibt für die vertikale Verteilung eine Höhe von wenigen cm bis zu etwa 6 m Höhe an, selten allerdings über 1,8 m. VERDCOURT (1987) beschreibt als Verpuppungsort im Schatten liegende, nach NW gerichtete schwarze Garagentore. Die von ihm gefundenen Gehäuse befanden sich fast ausschließlich in 2 m Höhe. Rundherum waren bis auf ein Gehäuse auf einem Taubnesselblatt keine weiteren zu finden. Die in der bodennahen Krautschichte lebenden Raupen steigen zu Häutungen oder zur Verpuppung hoch und befestigen die Gehäuse an den genannten Substraten: FARQUHAR (1934), HÄTTENSCHWILER (persönliche Mitteilung 1989), HAMM (in TUTT, 1900).

Proutia betulina Z.:

Nach BERGMANN (1953) wird das Gehäuse an Baumstämmen angesponnen, LICHTENBERGER (1987) sammelte verpuppte Tiere von Straßenleitschienen. HÄTTENSCHWILER (persönliche Mitteilung 1989) berichtet, daß die Raupen im Frühjahr an den Bäumen bis 2 oder 3 m hochgehen. Laut FOLTIN (1953), SIEDER (1972), WEIDLICH (1983) und KUSDAS & REICHL (1974) klettern die Raupen im zeitigen Frühjahr (vor der Laubentfaltung) in die Kronenregion von Bäumen und Sträuchern, wo sie sich noch einige Wochen bis zur Verpuppung aufhalten. Das Abwandern der Raupen auf die Sträucher und in die Baumkronen konnte ich selbst in Wäldern beobachten. In welcher Höhe die Gehäuse zur Verpuppung angesponnen werden, hängt möglicherweise vom Habitat (im Waldesinneren klettern die Raupen höher) und sicherlich vom Substratangebot ab (Gehäuse mit Puppen werden auf niedrigeren Substraten eher gefunden, weil sie sich in Höhe des Beobachters befinden).

Bruandia comitella BRD.:

Nach BETTAG (1983) sind die Gehäuse außer an der Nordseite rund um die Stämme verteilt, mit Vorliebe an der Süd- und Südwestseite. Sie steigen bis 2 m hoch, in der Regel jedoch etwa 0,5 bis 1 m. Die sonnenexponierten Randbäume werden dabei aber gemieden und die im Halbschatten stehenden Stämme im sehr lichten Wald vorgezogen.

Eigenen Beobachtungen zufolge sind die Gehäuse in einem Rotbuchenwald bei Steyr (HAUSER, 1989 b) vor allem an den Ost- und Südostseiten befestigt (**Tabelle 1**). Die Funde in der Tabelle beziehen sich auf eine einzige alte Fichte (Umfang in Brusthöhe 1,85 m), auf deren Stamm allein 25 von 26 Gehäusen des gesamten Habitats gefunden wurden. Besonders auffällig war, daß die Gehäuse an den Himmelsrichtungen S, SW und W selten befestigt wurden und die Borke dort außerordentlich stark veralgt war (Kronentraufe?). Die Gehäuse in den stark veralgten Zonen befanden sich vorzugsweise auf Borkenschuppen mit geringerer Veralgung. Die Höhenverteilung am selben Stamm ist im **Tabelle 2** dargestellt.

Tab. 1. Verpuppungsorte von *Bruandia comitella BRD.* an einer Fichte bezüglich der Exposition. Es bedeuten: * angesponnenes Gehäuse ohne Geschlechtsangabe, M angesponnenes Männchengehäuse, W angesponnenes Weibchengehäuse. Absolute Häufigkeiten.

Himmelsrichtung	Anzahl
Nord:	0
Nordost:	3 MM*
Ost:	10 MMMW******
Südost:	7 MM*****
Süd:	1 *
Südwest:	3 ***
West:	0
Nordwest:	1 *

Tab. 2. Verpuppungsorte von *Bruandia comitella BRD.* bezüglich der Höhe an einem bis 4 m hoch abgesuchten Fichtenstamm. Zeichenerklärung wie bei Tab. 1. Absolute Häufigkeiten.

Höhe	Anzahl
0-0,5 m:	2 **
0,5-1 m:	5 *****
1-1,5 m:	7 MMMM***
1,5-2 m:	4 MW**
2-2,5 m:	1 *
2,5-3 m:	1 *
3-3,5 m:	2 M*
3,5-4 m:	3 W**

Bacotia claustrella BRD.:

An einem sonnenexponierten Waldrand bei Steyr (HAUSER, 1989 b) sind angesponnene Gehäuse vor allem an den Schattenseiten der Stämme gefunden worden (**Tabelle 3**).

Tab. 3. Verteilung angesponnener Gehäuse von *Bacotia claustrella BRD.* bezüglich der Himmelsrichtungen an sonnenexponierten Baumstämmen. Zeichen wie in Tab. 1. Absolute Häufigkeiten.

Himmelsrichtung	Anzahl
Nord:	2 **
Nordost:	2 **
Ost:	0
Südost:	0
Süd:	0
Südwest:	0
West:	1 *
Nordwest:	4 ****

Peloponnesia glaphyrella RBL., Griechenland:

LÖBERBAUER (1961): Gehäuse fast ausschließlich auf senkrechten Westwänden (Felsen), selten auf Nordwänden.

Epichnopterix plumella DENIS & SCHIFF.:

BERGMANN (1953): auf Stämmen, Steinen, etc. Auf Schlagflächen sind Gehäuse oft besonders häufig an Holzstößen angesponnen. W auch an Halmen.

Bijugis bombycella DENIS & SCHIFF.:

BERGMANN (1953): tief an Gräsern oder an Baumwurzeln, immer nahe der Erde an der Nordseite der Stämme.

Rebelia HEYL., Psychidea RAMB. & Acentra BURR.:

LOEBEL (1941): *A. subvestalis WRLI.*: an Grashalmen und niederen Stengeln von Thymus, keine Unterschiede zwischen W und M. Andere Arten: W über der Erde an Grashalmen, Telegraphensäulen, Bäumen, Pfählen und dergl.; die männlich determinierte Raupe versenkt das Gehäuse in die Erde und spinnt es dort an. W oft frei am Boden liegend.

Arten des Tribus *Dahlicini END.* : siehe unter *Dahlica lichenella L.* (für Rheinisch-Westfalen)

Dahlica lichenella L.:

ARNSCHEID et al. (1976): "Je tiefer man auf der Suche nach Solenobiensäcken in den Wald eindringt, beobachtet man recht deutlich, wie sich die Raupen vom Waldrand her, wo natürlich der Lichteinfluß am stärksten ist, von der Nordseite über die West- oder Ostseite schließlich der Südseite zuwenden. (..) Dies kann als sicheres Zeichen dafür gewertet werden, daß die Raupen eine bestimmte, stets gleichbleibende Licht- und Wärmeintensität zu ihrer Entwicklung benötigen. Diese Feststellung trifft auf alle Arten in dieser Publikation zu (*Dahlica sauteri HSCHW.*[2], *Dahlica lichenella f. fumosella HEIN.*[3], *Siederia pineti Z.*, parthenogenetische Form von *Dahlica triquetrella HBN.*)." Die Funde betreffen das nördliche Mitteleuropa (Rheinisch-Westfalen); die Tiere werden dort v. a. in wärmebegünstigten Wiesen gefunden, im Wald werden nur die Ränder besiedelt. In Österreich sind diese Arten meist in Wäldern zu finden (HAUSER, 1989 b).

---

2 Sub *Solenobia nickerlii HEIN.*, vergl. FREINA & WITT (1985).

3 Sub *Solenobia charlottae MEIER*, vergl. FREINA & WITT (1985).

FOLTIN (1955): (parthenogenetische und bisexuelle Form) Die Gehäuse werden vom Boden aufwärts bis zu einer Höhe von 2 m an allen Stammseiten angetroffen. Es sind vorzugsweise solche Buchenstämme, die an der Randzone, also licht und sonnig stehen.

MEIER (1955): bei Graz (bisexuelle Form): der prallen Sonne ausgesetzte Kalkfelsen werden gemieden, darunter kommen im lichten Buchenwald die Gehäuse aber an Felsblöcken, Steinen und Baumstämmen vor.

RETZLAFF (1969): (Ostwestfalen-Lippe) Im offenen Wiesengelände sind die Säcke an Pfählen fast nur an der Nord- und Nordostseite angesponnen.

RETZLAFF (1975): (parthenogenetische Form) Zur Verpuppung spinnt die Raupe ihren Sack häufig in Ritzen und Vertiefungen verborgen, selten mehr als 70 cm über dem Erdboden so an, daß sie nicht dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt ist. *D. lichenella f. fumosella HEIN.* (= bisexuelle Form): bis ca 2,5 m Höhe an Baumstämmen an deren Sonnenseite. Im gleichen Habitat nutzen beide Formen der Art wie oben beschrieben unterschiedliche Orte.

Eigene Untersuchungen lieferten für einen Fichtenforst bei Steyr (Hauser, 1989 b) an Baumstämmen folgende in den **Tabellen 4 und 5** zusammengestellte Verteilungen:

Tab. 4. Verteilung angesponnener Gehäuse der parthenogenetischen Form von *Dahlica lichenella L.* in einem Fichtenforst bezüglich der Exposition an Baumstämmen. Zeichenerklärung wie bei Tab. 1. Absolute Häufigkeiten.

Himmelsrichtung	Anzahl
Nord:	6 ******
Nordost:	3 ***
Ost:	5 *****
Südost:	5 *****
Süd:	8 ********
Südwest:	5 *****
West:	4 ****
Nordwest:	3 ***

Tab. 5. Verteilung angesponnener Gehäuse der parthenogenetischen Form von *Dahlica lichenella L.* in einem Fichtenforst bezüglich der Höhe auf Baumstämmen (bis 2 m). Zeichenerklärung wie bei Tab. 1. Absolute Häufigkeiten.

Höhe	Anzahl
0–0,5 m:	5 *****
0,5–1 m:	16 **********
1–1,5 m:	14 **********
1,5–2 m:	5 *****

D. triquetrella HBN., D. lichenella L., D. goppensteinensis SAUT.:

SEILER & PUCHTA (1956): D. triquetrella spinnt sich bei der Zucht zur Verpuppung fast ausschließlich am Deckel des Kulturglases an, D. lichenella und D. goppensteinensis fast nur an Rindenstücken oder an der Glaswand.

Dahlica triquetrella HBN., bisexuelle Form:

SEILER (1961): Linz / Donau: M an Buchenstämmen (Verhältnis M:W=20:1), Verpuppungsort der Weibchen ist unbekannt (vermutlich in Bodennähe). In Nürnberg ist die Situation ähnlich. Für beide Orte wird ein primäres Geschlechterverhältnis von 1:1 angegeben.

Nach eigenen Erfahrungen kann diese Feststellungen für Linz bestätigen werden.

Dahlica sauteri HSCHW.:

RETZLAFF (1969): (sub *Solenobia nickerlii HEIN.*, vergl. FREINA & WITT, 1985) in Ostwestfalen-Lippe: 0,2–2 m Höhe in lichten Buchenwäldern angesponnen an den Ost-, Süd- und Westseiten. Nie an der Nordseite.

Nach eigenen Untersuchungen ergeben sich für diese Art in einem lichten Rotbuchenwald (Ostrand) (HAUSER, 1989 b) an Baumstämmen folgende Verteilungen (**Tabellen 6 und 7**):

Tab. 6. Verteilung angesponnener Gehäuse ~~der parthenogenetischen Form~~ von *Dahlica sauteri HSCHW.* in einem Rotbuchenwald bezüglich der Exposition an Baumstämmen. Zeichenerklärung wie bei Tab. 1. Absolute Häufigkeiten.

Himmelsrichtung	Anzahl
N:	2 **
NO:	2 **
O:	5 *****
SO:	7 *******
S:	13 *************
SW:	4 ****
W:	1 *
NW:	1 *

Tab. 7. Verteilung angesponnener Gehäuse ~~der parthenogenetischen Form~~ von *Dahlica sauteri HSCHW.* bezüglich der Höhe auf Baumstämmen (bis 2 m). Zeichenerklärung wie bei Tab. 1. Absolute Häufigkeiten.

Höhe	Anzahl
0-0,5m:	7 *******
0,5-1m:	7 *******
1-1,5m:	10 **********
1,5-2m:	11 **********

Dahlica charlottae MEIER:

MEIER (1957): (Originalbeschreibung). Gehäuse fast stets an Baumstämmen, besonders an Lärche; in südseitig gelegenen Wäldern besonders an der N- und NO-Seite.

Eosolenobia manni Z.:

MALICKY (1968): Gehäuse an Baumstämmen bis zu 2 m Höhe ergeben fast ausschließlich M. An Felsen in Bodennähe ist Weibchenanteil größer.

Dahlica klimeschi SIED.:

LICHTENBERGER (persönliche Mitteilung 1989) fand am Schneeberg, Niederösterreich, die Gehäuse nur unter flachen,

ziemlich waagrecht liegenden Steinen von etwa Handteller- bis Kopfgröße; senkrechte Felsen fehlen im Habitat. An der Seemauer (Leopoldsteinersee) bei Eisenerz (800 bis 1000 m.ü.M.) und am Eisenerzer Reichenstein (1800 m.ü.M.) sammelte er die Gehäuse nur von sonnenexponierten Felsen, waagrecht liegende Steine gibt es dort kaum. Offensichtlich werden am Schneeberg sonnenexponierte Verpuppungsorte gemieden, ansonsten jedoch bevorzugt. Ob es sich bei den Populationen um verschiedene ökotypen handelt, oder ob diese Unterschiede durch mikroklimtische Verhältnisse an den verschiedenen Substraten bzw. durch das jeweilige Ökoklima (entscheidend könnte sich eine starke Windexposition auswirken) hervorgerufen werden, ist unbekannt.

Dahlica larella CHRÉT.:

ARNSCHEID (1985): Puppengehäuse unter großen und kleinen Steinen. 2400 m.ü.M., Spanien.

Praesolenobia clathrella F.-R.:

Nach eigenen Erfahrungen werden die M dieser in pannonischen Trockenrasen vorkommenden Art im Vorfrühling an dürren Grasblättern im dichten Grasbestand in Bodennähe (bis maximal 15 cm) befestigt, die W bevorzugt an vorjährigen Grashalmen und Umbelliferenstengeln bis in etwa 50 cm Höhe.

Siederia alpicolella RBL.:

SIEDER (1955 sub *Solenobia meieri n.sp.*; 1956) Säcke an allen Seiten von Baumstämmen mit Bevorzugung der West- und Nordseite.

"Dissocteninae":

REBEL (1934): allgemein: zur Verpuppung wird der Sack zur Hälfte eingegraben.

Melasina ciliaris O.:
REBEL (1934): zur Verpuppung wird der Sack zur Hälfte eingegraben.

Aus der Auflistung geht eindeutig hervor, daß Psychidenraupen ganz bestimmte Ansprüche an den Verpuppungsort stellen. Die Verteilung von Gehäusen mit Puppen ist innerhalb des Habitats oft auf sehr kleine Zonen beschränkt (z.B. *Acanthopsyche atra L.*, HAUSER, 1989 b; SCHÄTZ, 1966), die sich möglicherweise mit den bevorzugten Lebensstätten der Raupen dekken.

Präferenzen sind weiters bei der Wahl der Substrate selbst zu beobachten, diese sind oft geschlechtsspezifisch ausgeprägt (v. a. Oiketicinae). Gekoppelt ist eine solche geschlechtsabhängige Präferenz immer mit einer unterschiedlichen Höhenverteilung, die Männchen in Bodennähe, die Weibchen weiter oben. Ob hier eine Substrat- oder eine Höhenpräferenz vorliegt, kann anhand der Beobachtungen nicht entschieden werden, weil mit der Höhe auch das Angebot an Substraten differiert. Eine große, wahrscheinlich entscheidende Rolle spielen sicherlich die Mikroklimafaktoren.

Auf größeren Substraten (Baumstämme, Felsblöcke) wird von den Raupen ein ganz bestimmter Ort bezüglich des Mikroklimas (Sonnenexposition, Oberflächenfeuchtigkeit, etc.), der Entfernung vom Erdboden, der Oberflächenstruktur und möglicherweise des biotischen Umfeldes (z.B. Erreichbarkeit für Praedatoren, Parasiten, Parasitoide; Reproduktionsbiologie vor allem in Hinblick des Sexualdimorphismus, etc.) ausgewählt. Denkbar wäre auch eine chemische Beeinflussung der Raupe durch das Substrat (u. a. Anlockung oder Abstoßung durch Baumharze).

Für die Raupen anderer Schmetterlingsfamilien sind ebenfalls die Verpuppungsorte mehr oder weniger weit vom Ort der Raupenentwicklung entfernt: im Boden, unter Steinen oder

Laub, in Fels- oder Rindenritzen. Bei einer *Heterogynidae*-Art wird vermutet, daß diese Ortswahl geschlechtsspezifisch ist; interessanterweise weisen Heterogyniden ähnlich wie die Psychiden einen starken Geschechtsdimorphismus der Imagines auf (FREINA & WITT, 1990). Andere Schmetterlinge verpuppen sich ohne Ortswechsel zwischen Blättern, in Astgabeln, Fraßgängen (z.B. *Sesiidae, Cossidae,* manche *Pyralidae*), Gallen (manche *Tortricidae*) oder in den Raupennestern (*Eucheira socialis WESTW.*, siehe GEIGER et al., 1989). Neben frei hängenden Gürtel- und Stürzpuppen beim Großteil der Tagfalter werden bei den meisten anderen Arten zur Verpuppung - bei vielen Saturniiden sehr komplizierte - Kokons oder lockere Gespinste von den Raupen angelegt. Diese Seidengespinste sind oft durch erhärtete Sekrete und/oder Pflanzenteile (Holzteilchen, Blätter), Erdkörner und sogar Raupenhaare verstärkt und geschützt. Jene Raupen, die in mobilen Gehäusen leben (*Psychidae, Coleophoridae, Adelidae*; manche *Tineidae, Incurvariidae,* die Wasserzünsler der Gattung *Nymphula*) verwandeln sich darin zur Puppe. DIERL (1968), FORSTER & WOHLFAHRT (1977), JACOBS & RENNER (1988), KALTENBACH & KÜPPERS (1987), SBORDONI & FORESTIERO (1985).

1.3. ZUR BIOLOGIE VON *PSYCHE CASTA PALL.* UND *PROUTIA BETULINA Z.*

Bevor die Fragestellung der Arbeit formuliert wird, sind einige Bemerkungen zur Physiologie und Ökologie der beiden Arten, an denen die Untersuchungen durchgeführt worden sind, notwendig.

Beide Arten kommen in Österreich vor, *Psyche casta PALLAS* ist in ganz Europa, Kleinasien und Algerien nachgewiesen, *Proutia betulina ZELLER* kommt von Süd- und Mittelfrankreich sowie England durch Mitteleuropa bis Westrußland und Rumänien, nordwärts bis Schweden vor, sie wurde für den

mediterranen Bereich nicht festgestellt (FRANZ, 1985; WEIDLICH, 1983). *P. casta* wurde außerdem in Nordamerika eingeschleppt (FARQUHAR, 1934; JONES & FARQUHAR, 1934).

Die Arten findet man oft syntop. Im allgemeinen ist *P. casta* eurytop in Wäldern und auf Wiesen verbreitet, *P. betulina* ist auf wärmebegünstigte Wälder und Waldränder beschränkt und dort oft in hoher Individuendichte vertreten. Die vertikale Verbreitung ist gering, in den Alpen steigt *P. casta* bis etwa 950 m.ü.M., *P. betulina* wird nur in den Tallagen gefunden. Genauere Angaben zu den Habitaten finden sich bei HAUSER (1989 b).

Die beiden Psychidenarten sind polyphag. *P. casta*-Raupen ernähren sich von: Gräsern, verwelkten Blättern, Sedum, Knöterich, Huflattich, Blaubeere, Rauschbeere, Himbeere, Heidekraut; Blätter von Eiche, Haseln, Birke, Buche, Eberesche, Faulbaum, Ahorn, Linde, Erle, Weißdorn, Pappel, Rose, Schlehe, Ulme, Weide; Moose, Flechten, Insekten (z. B. Fliegen; in Zuchten bei Nahrungsmangel auch lebende Larven und Weibchen der eigenen Art) (HOFMANN, 1860; TUTT, 1900; FARQUHAR, 1934; BERGMANN, 1953; KUSDAS & REICHL, 1974; RETZLAFF, 1975; HÄTTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989;). Nach SCHRUFT (1972) tritt die Art selten als Schädling an Weinreben auf. *P. betulina* ernährt sich nach HÄTTENSCHWILER (persönliche Mitteilung 1989) mehr als *P. casta* von terrestrischen Flechten und Algen. Weiters ist als Futter von *P. betulina* nachgewiesen: Moose, Blätter von Eiche, Birke, Hainbuche, Salweide, Traubenkirsche, Berberitze, Wollweide, öhrchenweide , Weißdorn, Weißdorn, Schlehe, Heidekraut, Rauschbeere, Früchte von Johannisbeersträuchern, Kätzchen von Weiden und Birken (letztere bevorzugt), bei Zucht auch verwelkte bzw. verwesende Blätter und trockene Schmetterlinge (HOFMANN, 1860; TUTT, 1900; FORD, 1945; BERGMANN, 1953; RETZLAFF, 1975; WEIDLICH, 1983; HÄTTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989). Allgemeines zur Psychidenzucht ist bei

FRIEDRICH (1975) angeführt. Nach eigenen Zuchterfahrungen fressen die hier untersuchten Arten Blätter von Brombeersträuchern, Efeu, Hain- und Rotbuchen und im Frühjahr am Boden liegende Vogelbeerfrüchte. Die *P. betulina*-Raupen scheinen dabei zartere oder welke Blätter und Knospen zu bevorzugen, am Modellbaum (Kapitel 2.2.) haben sie nachweislich an Weibchen von Psyche casta PALLAS gefressen. Nie konnte jedoch Fraß an Raupen der einen oder anderen Art beobachtet werden. BARROWS (1974) gibt für die - als polyphag bekannte - nordamerikanische Art *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* an, daß die Weibchen steril sind, wenn sich die Raupen von Blättern einer bestimmten Ahorn-Art ernährt hatten. Über ähnliche Wirkungen der Futterpflanzen liegen für die hier betrachteten Arten keine Untersuchungen vor.

P. casta und *P. betulina* sind univoltin. Ausnahmsweise überwintern die Raupen von *P. casta* noch ein zweites mal (DIERL, 1964; eigene Zuchterfahrungen). Die Imagines schlüpfen bei *P. casta* je nach Witterung, Lage des Habitats und Meereshöhe etwa im Mai bis Juni, bei *P. betulina* einen Monat später. Dabei schiebt sich die männliche Puppe vor dem Schlüpfen halb aus der Hinteröffnung des Gehäuses, die weibliche bleibt ausnahmslos im Sack. Die Männchen sind zarte, fast schwarze Falter mit bräunlichem Erzglanz und ohne Zeichnung der Flügel (**Tafel 35**). Ihre Flügelspannweite beträgt im Durchschnitt 12 bis 13 mm. Völlig ungeflügelt sind hingegen die Weibchen (**Abbildung 2**). Sie kommen beim Schlüpfen aus dem Gehäuse und bleiben dann in einer typischen Stellung darauf sitzen, wobei sich der Ovipositor im Inneren der leeren Puppenexuvie befindet. Eine Lokomotion ist nicht möglich, da Flügel fehlen und die Beine als reine Klammerbeine ausgebildet sind. Durch die Eimasse ist das Abdomen stark vergrößert. Die Imagines sind nur sehr kurz lebensfähig, da sie keine Nahrung aufnehmen. MATTHES (1950) wies für die nahe verwandte Art *Psyche crassiorella BRD.* nach, daß die Lebensdauer von

Weibchen durch die Eiablage auf wenige Stunden verkürzt wird. Ohne Ablage der Eier leben die Weibchen etwa 5 Tage. Die Lebenszeit der Männchen beträgt im Labor etwa 2 Tage. Dasselbe gilt für die beiden hier behandelten Arten. Die Reproduktionsbiologie ist vor allem für *P. casta* bei HAUSER (1990, 1991) genau beschrieben. Nach erfolgter Begattung legen die Weibchen alle Eier (bei *P. casta* zwischen 30 und 115 Stück) in die Puppenhülle und damit in das Gehäuse ab, wo die Embryonalentwicklung stattfindet.

Nach etwa 4 Wochen schlüpfen alle Eiraupen (L_1) gleichzeitig, fertigen aus den Bedeckungsmaterial des Muttergehäuses ein eigenes Primärgehäuse an und wandern dann in die bodennahe Vegetation ab oder lassen sich - bei *P. casta* - an einem in der Luft schwebenden Seidenfaden fallen (FARQUHAR, 1934). Als Lebensräume der Raupen beider Arten gelten nach HÄTTENSCHWILER (persönliche Mitteilung 1989) die bodennahe Krautschicht und veralgte Substrate (z.B. Baumstämme). Ihm ist eine Population von *P. betulina* bekannt, die auf einem Holzpfosten mit starkem Algenbewuchs lebt und dort den gesamten Lebenszyklus durchmacht. Der Pfosten steht im Wasser, besitzt daher keinen Bodenkontakt. In der Literatur wird für diese Art nur erwähnt, daß sie im zeitigen Frühjahr (April) offenbar aus den Überwinterungsstellen in Bodennähe auf die Sträucher bzw. in die Baumkronen abwandert (Foltin, 1953; SIEDER, 1972; WEIDLICH, 1983). Das kann aus eigener Erfahrung bestätigt werden: in Linz/Donau klettern an warmen Vorfrühlingstagen in den lichten Laubwäldern außerordentlich viele Raupen an den Baumstämmen nach oben, wenige Wochen später findet man dort nur sehr selten besetzte Gehäuse. Für *P. casta* wird als Lebensort in der Literatur die bodennahe Vegetation genannt, sowohl vor als auch nach der Überwinterung. Ein jahreszeitlich frühes Abwandern der Raupen in höhere Schichten wie bei *P. betulina* ist nicht bekannt (HAMM in TUTT, 1900; FARQUHAR, 1934). Beide Arten überwintern als Rau-

pen in Bodennähe, in der Regel am Fuß von Bäumen etc. (HÄTTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989). FOWLER (in TUTT, 1900) fand im Winter kleine Säcke von *P. casta* unter Moos an Eichen. Ob bei der Überwinterung wie bei *Psyche crassiorella BRD.* eine echte Diapause (MATTHES, 1953 b) oder eine Quieszenz (bei *Dahlica lichenella L.*, vergl. ARNSCHEID et al., 1976, und SEILER & PUCHTA, 1956, p. 118) stattfindet, ist nicht genau bekannt (vergl. WEBER & WEIDNER, 1974). Nach eigenen Beobachtungen (Zucht) dürfte ersteres der Fall sein (siehe Methodik-Kapitel).

Die Gehäuse werden mit dem Wachstum der Raupen ständig vergrößert. *P. casta* baut das Gehäuse ähnlich wie *Eumeta crameri WESTW.* (Erweiterung in Querrichtung, siehe HÄTTENSCHWILER, 1980 c), *P. betulina* erweitert in Längsrichtung und quer kombiniert (HÄTTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989). Die Seidensäcke sind etwa 8 mm lang und 2 mm breit, jene der Weibchen wenig größer als die der Männchen. *P. casta* belegt den Sack der Länge nach vor allem mit trockenen Grashalmstükken und Coniferen-Nadeln, die über das Sackhinterende ragen. *P. betulina* montiert kleine Teile trockenen Laubes, seltener auch längsgerichtete Teile von Grasblättern und -halmen am Sack (*Tafel 35*). Vor allem im Bereich des Vorderendes werden wenige Zehntelmillimeter große, schuppenförmige Pflanzenteilchen in großer Dichte befestigt, ähnlich einem Schuppenpanzer. Am Rand der öffnung, die - bei *P. betulina* weiter als bei *P. casta* - immer etwas ventrad verschoben ist, befinden sich in einer Reihe wenig längere Teilchen ("Fransen"), welche wimpernartig nach außen gerichtet sind (**Abbildung 35**). Aus dieser Anordnung resultiert neben einer ausgeprägten Festigkeit auch eine gute Beweglichkeit. Beides dient dazu, bei Gefahr den Rand der relativ großen Vorderöffnung gegen den Untergrund zu pressen und dessen Unebenheiten auszugleichen. Die "Fransen" stehen dabei schräg nach außen weg. Auch wird nach eigenen Beobachtungen dieser Rand, wenn die Raupe frei am Boden liegt, mit den Vorderbeinen allein oder in Kombina-

tion mit dem mittleren Beinpaar ventrolateral knapp hinter den Fransen erfaßt und nach innen gezogen. Die Mandibeln werden dabei zwar auf- und zubewegt, greifen aber nicht in das Sackgewebe (für die Beobachtung wurden manche Gehäuse am Vorderende geöffnet). Der Rand krümmt sich dadurch auch am dorsalen Teil nach innen, bis die öffnung zu einem Längsspalt verengt ist. Über diesen Spalt kommen nun die Fransen zu liegen, sodaß es zumindest optisch nicht möglich ist, die Raupe im Inneren wahrzunehmen; außerdem wird damit sicherlich ein Eindringen kleinerer Insekten (z. B. Ameisen) verhindert. Die Hinteröffnung der Gehäuse ist sehr viel kleiner als die vordere und genau am hinteren Pol gelegen. Der Sack ist hier allerdings in etwa 5 Lappen der Länge nach unterteilt, welche nur durch ein dünnes Fadenwerk untereinander verbunden sind. Dadurch ist eine Dehnung der öffnung beim Schlüpfen der Imagines möglich. Daß nur bei *P. betulina*, wie BERGMANN (1953) zitiert, "der Sackhinterrand geteilt ist, wodurch sie sich leicht von anderen Arten unterscheiden läßt", kann nicht bestätigt werden.

Nach der Überwinterung werden die Raupen wieder aktiv und nehmen Nahrung zu sich, *P. casta* in der bodennahen Krautschicht und *P. betulina* zum Teil auf Sträuchern und in Baumkronen (s. oben und Kapitel 1.2.). Im Frühjahr erfolgen bei *P. casta* 2 bis 4 der insgesamt 6 bis 7 Häutungen (DIERL, 1964). NÜESCH (1947) gibt für diese Art nach Messung der Kopfkapselbreite 6 Raupenstadien an, die Raupen überwintern meist im 5., manchmal auch im 4. oder 6. Stadium. Für *P. betulina* fehlen derartige Angaben. Zur Verpuppung steigen die Raupen - sofern bei betulina nicht schon früher geschehen - an verschiedenen Substraten hoch und befestigen darauf die Gehäuse mit dem Vorderende, die vordere öffnung wird dadurch verschlossen. Genaue Angaben zum Verpuppungsort finden sich in Kapitel 1.2. Auch zu den übrigen Raupenhäutungen befestigen die Raupen ihre Gehäuse an höheren Stellen

(HÄTTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989), was eigene Zuchterfahrungen bestätigen.

In manchen Aufsammlungen von Gehäusen mit Puppen wird ein stark abweichendes Geschlechterverhältnis - mehr Männchen oder Weibchen - festgestellt (für *P. casta*: BANG-HAAS in TUTT, 1900; FARQUHAR, 1934; HAUSER, 1989 a; für *P. betulina*: keine Angaben in der Literatur, nach eigenen Beobachtungen im Jahr 1988 konnten in sonnenexponierten Waldrändern auf Baumstämmen bis in 2 m Höhe 4 Männchenpuppen und eine Weibchenpuppe gefunden werden). Als Interpretationen werden einerseits unterschiedliche Anspinnzeiten (Männchen früher) und andererseits mögliche Unterschiede in der Ortswahl der Geschlechter in diesen Arbeiten genannt. Es gibt jedoch mehr Faktoren, die im folgenden zusammengefaßt werden, wobei den Punkten 1 und 2 methodische Fehler zugrunde liegen, 3 und 4 echte Verhältnisdifferenzen sind. Welche nun für den einzelnen Fall vorliegen, kann ohne genauere Analyse am Fundort selbst oder bessere Kenntnis des Verhaltens der Tiere nicht sicher gesagt werden.

1. Die Gehäuse werden gesammelt, wenn die weiblich determinierten Raupen noch nicht zur Verpuppung angesponnen sind.
2. Die Verpuppungsorte sind für den Beobachter unterschiedlich gut erreichbar (Höhe, Art des Substrates, Exposition) (siehe z.B. COX & POTTER, 1988).
3. Das primäre Geschlechterverhältnis (= Geschlechtsverhältnis der Eiraupen) ist nicht ausgewogen (z. B. durch hohe oder niedrige Temperaturen, vergl. SEILER, 1920).
4. Im Laufe der Larvalentwicklung ist die Mortalität des einen Geschlechts größer als die des anderen. Bei *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* erreichen deutlich mehr Weibchenraupen das Imaginalstadium als männlich determinierte (BARROWS, 1974). Für *Amicta quadrangularis CHRIST.* ist nach-

gewiesen, daß im Puppenstadium die Mortalität der Männchen größer ist als die der Weibchen (KRAEMER, 1949).

Nach dem Anheften dreht sich die Raupe um, sodaß ihr Kopf nun in Richtung der hinteren Gehäuseöffnung zu liegen kommt. Diese Drehung ist bei *Psyche crassiorella BRD.* eine autonome, von äußeren Einflüssen unabhängige Instinkthandlung. Bei einer Art der Gattung *Oreopsyche* sind möglicherweise geotaktische Reize von Bedeutung (MATTHES, 1953 a). KAUFMANN (1968) untersuchte Raupen von *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* und wies nach, daß die Drehung lichtgesteuert ist: wenn die Vorderöffnung künstlich geöffnet wird, dann unterbleibt die Drehung (andere Faktoren als Licht im Experiment ausgeschaltet). NÜESCH (1947) berichtet für *P. casta*, daß sich etwa 2 Tage nach dem Festheften die Raupe im Sack umdreht und nach weiteren 2 Tagen die Verpuppung erfolgt.

Genauer diskutiert werden muß der Begriff der "Vorpuppe". Nach FLORIN (1945), der die Art *Dahlica triquetrella HBN.* bearbeitet, ist die Vorpuppe ein Zustand des letzten Larvenstadiums, in dem die Raupe bereits gedreht, in Längsrichtung kontrahiert, durch beginnende Ablösung der Kutikula von der Hypodermis verfärbt und außerdem bewegungslos ist. NÜESCH (1947) definiert den Begriff als Stadium zwischen Drehung im Gehäuse und Verpuppung, sein Artikel bezieht sich auf *P. casta*. Er schreibt ausdrücklich, daß die Definition nach FLORIN einen kürzeren Zeitbereich umfaßt als seine eigene. Eine weitere Begriffsbestimmung gibt MATTHES (1955 b): die Zeit vom Festsetzen des Gehäuses bis zur Verpuppung. Er übt aber selbst Kritik an dieser Definition und meint weiter, man sollte eigentlich nur ein morphologisch abgegrenztes und zwischen 2 Häutungen liegendes Stadium als Vorpuppe bezeichnen. Ein solches Stadium gibt es allerdings weder bei *Dahlica* noch bei *Psyche*, ist aber für die meisten Arten der *Oiketicinae* nachgewiesen. Es tritt nur im männlichen Geschlecht auf

und wird als "weiße Raupe" bezeichnet. Sie nimmt keine Nahrung mehr auf (MATTHES, 1948; HATTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989). In dieser Arbeit wird die Definition nach NÜESCH (1947) für den Begriff der "physiologischen Vorpuppe" verwendet und von der "morphologischen Vorpuppe" der meisten *Oiketicinae*-Männchen unterschieden.

Männlich determinierte Raupen wählen den Verpuppungsort etwa 2 Wochen früher als die weiblichen, sie verpuppen sich auch um diese Zeitspanne früher. Diese Vorgabe ist nötig, denn das Puppenstadium dauert bei Männchen etwa 4 Wochen, bei Weibchen die Hälfte (DIERL, 1964, für *P. casta*). Dadurch wird ein gleichzeitiges Schlüpfen gewährleistet. Genaue Beobachtungen zu diesem Thema liegen von *Psyche crassiorella BRD.* vor (MATTHES, 1955 a und b). NÜESCH (1947) gibt als Dauer des Puppenstadiums bei Männchen 15-17 Tage, beim Weibchen 9-10 Tage an (*P. casta*). Nach eigenen Untersuchungen ist diese Zeitspanne sehr stark von der Temperatur abhängig (Kapitel 3.4.2.), die Werte für das Freiland liegen sicher näher den DIERL'schen Angaben als jenen von NÜESCH. Mit *P. betulina* verhält es sich ähnlich.

In **Abbildung 3** ist der Lebenszyklus der Arten dargestellt. Daraus ist ersichtlich, daß die Raupe prospektiv für die Puppe einen geeigneten Ort finden muß. Im Falle der weiblich determinierten Raupe befindet sich an diesem Ort später auch noch die nicht zur Fortbewegung befähigte Imago und die gesamte Anzahl an Eiern. Die Eigenschaften des Verpuppungsortes sind daher vor großer Bedeutung für die Puppen, Weibchen und Eier, die im weiteren als "sessile Stadien" bezeichnet werden.

1.4. FRAGESTELLUNGEN

Die Untersuchungen werden an zwei Psychiden-Arten (*Psyche casta PALLAS* und *Proutia betulina ZELLER*, vergl. Kapitel 1.3.) durchgeführt.

1. Die Verpuppungsorte werden in Hinblick auf Exposition (mittelbar über die Mikroklimaparameter Temperatur, Einstrahlung, relative Luftfeuchte, Wind), Art des Substrates (v. a.. Struktur) und Entfernung von Erdboden (Höhe) untersucht. Es werden nicht nur die beiden Arten miteinander verglichen, sondern auch geschlechtsspezifische Unterschiede herausgearbeitet. Dabei sollen ausdrücklich jene Festsetzungsorte berücksichtigt werden, an denen tatsächlich eine Verpuppung stattfindet, sozusagen "günstige" Orte. Durchgeführt wurden Freilanderhebungen in verschieden sonnenexponierten Habitaten, Freilandversuche unter kontrollierten Bedingungen (siehe Methodik-Kapitel) und teilweise auch Laboruntersuchungen (Klimakammern).

2. Die Zeitspanne, die den verpuppungsreifen Raupen für die Suche eines geeigneten Ortes zur Verfügung steht, ist zu bestimmen. Das Verhalten am Substrat (lokomotorische Aktivität und Aktionsradius) ist ebenfalls Gegenstand der Untersuchungen. Außerdem wird erhoben, in wieweit es für die verpuppungsreifen Raupen möglich ist, einen einmal gewählten Ort bei ungünstigen Bedingungen wieder zu verlassen und in welchen Stadien (ungedrehte Raupe, Vorpuppe) bzw. innerhalb welcher Zeitspanne sie dazu fähig sind. Als Methodik kommt der Modellbaum (Freilandversuch unter kontrollierten Bedingungen) in Frage.

3. Wie befestigt die Raupe das Gehäuse am Substrat? Gibt es substrat- und artspezifische Unterschiede? Die Morphologie des Gehäuses vor und nach der Verpuppung wird im REM

untersucht und eventuelle Umbildungen (Puppenwiegen etc.) dokumentiert.

4. Welche Auswirkungen haben die Eigenschaften des von der Raupe ausgewählten Ortes für die sessilen Stadien, gibt es geschlechtsspezifische Unterschiede (zur Autökologie siehe Kapitel 1.3.)? Beachtung sollen aber nicht nur autökologische, sondern auch synökologische Phänomene (Prädatoren, Parasitoide, Parasiten, Konkurrenz etc.) finden. Die Fragen des Themenkreises werden teilweise experimentell bearbeitet (Klimakammern, Beobachtungen am Modellbaum), in anderen Fällen lediglich diskutiert.

5. Nimmt der Verpuppungsort Einfluß auf die Reproduktionsbiologie und auf die Ausbreitungsfähigkeit der Arten (Verbreitung der Erstraupen)? Zu letzterem werden eigene Beobachtungen im Labor und Freiland verglichen.

Die Wichtigkeit der einzelnen Punkte für die Wahl des Verpuppungsortes wird in einer Zusammenschau diskutiert.

2. METHODIK

2.1. HERKUNFT DER RAUPEN UND ZUCHT

P. casta stammt aus einer Population am Wiener Wilhelminenberg (380 m.ü.M., Hirschgehege des Instituts für Wildtierkunde, Veterinärmedizin). Weiblich determinierte Raupen wurden 1988 in der Hirschweide gefunden, die geschlüpften Weibchen am Ort mit anfliegenden Männchen verpaart (HAUSER, 1990). Die Raupen aus der folgenden ex ovo-Zucht (F_1) konnten für die Versuche im Jahr 1989 verwendet werden, für 1990 ist die nächste Generation (F_2) herangezogen worden. Als Zuchtbehälter dienten drei Glasterrarien (je 15 l Volumen) mit einem gut schließenden Deckel aus Texilgewebe und Styroporrahmen. Im Inneren befand sich ein schräg eingeklebtes Marmeladenglas, in welchem die Zweige der Futterpflanzen eingewässert waren (der Rest der öffnung wurde mit einem zusammengeknüllten Tuch verstopft). Trockene Grashalme und ähnliche Materialien (z.B. *Fallopia*-Stengeln, trockenes Laub) sind für den Bau der Gehäuse beigegeben worden. Als Futterpflanzen fanden vor allem Brombeerranken (Arten mit zarteren Blättern) Verwendung, die nur selten ausgetauscht werden müssen (alle 2 bis 3 Wochen) und auch im Winter verfügbar sind. Für die ersten beiden Larvenstadien wurden Salat und *Heracleum*-Blätter bereitgestellt. Die Zucht wurde in luftigen Räumen durchgeführt, direktes Sonnenlicht vermieden. Einmal wöchentlich war mit Wasser kräftig zu sprühen und danach gut zu lüften. Die Überwinterung erfolgte ab Mitte Oktober in frostfreien Räumen bei natürlichen Photoperioden. Die Raupen verharren unter diesen Bedingungen scheinbar in einer Diapause, weil sie von Oktober bis etwa Mitte Februar auch bei kurzzeitigen Temperaturerhöhungen nur äußerst selten, danach auch bei relativ tiefer Temperatur aktiv sind (gilt auch für *P. betulina*).

Während der Ruhezeit wurde selten gesprüht, die Brombeerranken nur einmal ausgewechselt. Daran angesponnene Gehäuse konnten mit einem Stück des alten Zweiges an den neuen geheftet werden. Nach dieser Zeit wurden die bereits aktiven Raupen in etwa 25 °C-warmen Wasser einige Minuten lang gebadet. Die Vorteile dieser Zuchtmethode liegen vor allem im geringen Fütterungsaufwand, der leichten Reinigung und Handhabung der Behälter (keine Ritzen, kein Erdsubstrat für die Futterpflanzen) und der guten Transportmöglichkeiten. Ein Nachteil ist die schlechte Entlüftung und der damit verbundenen größeren Feuchte, was sich vor allem bei der Überwinterung in höherer Mortalität auswirkt. Waren Ende August 1988 ca. 255 lebende Tiere vorhanden, so überlebten davon bis Ende März 1989 ca. 185. Ein Jahr später ging bei der Überwinterung etwas mehr als ein Drittel der Raupen von *P. casta* ein. Schon DIERL (1964) beschreibt als kritische Perioden in der Zucht die ersten Raupenstadien sowie die Überwinterung. Die gezüchteten Raupen waren um ca. 3 Wochen früher verpuppungsreif als Freilandraupen. Das ist sicherlich auf die wärmere Überwinterung zurückzuführen.

Überwinterte Raupen von *P. betulina* wurden zur Gänze einer Population in Linz/Donau entnommen. Das Habitat ist ein Laubmischwald auf einem Südhang, der der Johannes-Kepler-Universität (Linz / Auhof) nördlich angrenzt. Da die Zucht dieser Art mit der oben angeführten Methode (in von *P. casta* getrennten Behältern) fehlschlug, fanden ausschließlich Ende März gesammelte Freilandtiere für die Versuche Verwendung. Die Raupen wurden darauf noch wenige Wochen in Glaskästen (s. oben, getrennt von *P. casta*) mit Hainbuchenknospen und -blätter gefüttert. Als Konsequenz war ein Teil der Raupen im Gegensatz zu *P. casta* parasitiert. Für die mißglückte Zucht ist sicher eine große Empfindlichkeit dieser Art gegenüber der feuchten Überwinterung (schlechte Entlüftung der Glasbehälter) verantwortlich. Die Gehäuse verschimmelten zum Großteil

während der Ruheperiode. Von 115 Raupen (Ende August 1988) überlebten nur 23 den Winter (Stand Ende März 1989). Die Raupen fressen nach den Zuchtbeobachtungen mit Vorliebe junge oder weiche Blätter, darum wurden bald statt Brombeerblätter Hainbuchenblätter verfüttert.

2.2. VERSUCHSANORDNUNG "MODELLBAUM" (FREILANDVERSUCHE UNTER KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN)

2.2.1. Beschreibung der Versuchsanordnung

In beiden Untersuchungsjahren (1989, 1990) wurden Beobachtungen an einem "Modellbaum" durchgeführt. Es handelt sich um einen Baumstamm, der in einem begrünten Hof des Biozentrum (165 m.ü.M.), Wien, aufgestellt wurde (**Abbildungen 4 und 8**). 1990 konnten Mikroklima-Messungen mit einer computergestützten Meßstation durchgeführt werden[1].

Der etwa 20 cm tief eingegrabene Modellbaum besitzt folgende Eigenschaften:

- Höhe von der Erdoberfläche bis zur Oberkante: 376 cm.
- Der Modellbaum besteht aus Stämmen zweier Baumarten: einer Rotbuche und einer Fichte. Letztere weist trotz des geringen Umfanges ein relativ hohes Alter und damit eine gut ausgeprägte Schuppenborke auf. Mehr oder weniger glatt ist hingegen die Oberfläche der Rotbuche, ohne Lentizellen, besonders in der Umgebung von Ästchenbasen etwas runzelig (**Abbildung 5**). Die frisch gefällten Stämme wurden im größten Durchmesser halbiert und in ca. einen Meter lange Scheite zerlegt. Von Torbandschrauben zusammengehalten ergaben diese einen Modellstamm, dessen eine Hälfte aus der Rotbuche, die

1 Die Finanzierung dieser Meßstation ("BM5", Wolfgang Schloffer) erfolgte aus den Mitteln der Hochschul-Jubiläumsstiftung der Stadt Wien (Projekt Doz. K. Sänger).

andere aus der Fichte bestand. Etwaige schmale Fugen am Stoß wurden mit transparentem Silikon ausgefüllt (**Abbildung 5**).

- Gesamtdurchmesser: etwa 15 cm; Umfang und Durchmesser variieren in geringem Maße aufgrund etwas unterschiedlicher Stärke der verwendeten Scheite (**Abbildung 6**).

Der Umfang des Modellstammes wird begrifflich in Sektoren eingeteilt, welche den Haupt- und Nebenhimmelsrichtungen zugeordnet sind (**Abbildung 7**). Prinzipiell kann er nach der Sonnenexposition in eine Süd-(Sonnen-) und eine Nord-(Schatten-) Hälfte unterteilt werden. Bezüglich der Borke gibt es eine Fichten- und eine Rotbuchen-Hälfte. Durch die doppelte Einteilung in Hälften ist eine mikroklimatisch-strukturelle Vierteilung erreicht.

Der Modellbaum ist in einem dafür angefertigten Kasten aufgestellt, der an der Fassade des Hauses befestigt wurde (**Abbildung 8**). Über eine Holzlatte in 340 cm Höhe ist der Stamm mittels Drähten am Haus angespreizt. Um zu verhindern, daß Raupen auf die Befestigungsteile klettern, wurden diese in Stammnähe mit einem Ring aus Vaseline (Sanacid) umgeben. Auf die gleiche Weise wurde der Borkenrand an der oberen Schnittfläche des Baumstammes behandelt.

Der am Boden festgepflockte Kasten besteht aus einem Aluminiumrahmen, dessen Seitenkanten parallel bzw. senkrecht zur Hausfassade ausgerichtet sind. Auf zwei Seiten- (West und Ost) und der oberen Deckfläche ist ein lichtgrünes Plastiknetz (Maschenweite ca. 2 x 2 mm) geklebt. Die Südseite ist mit einem abnehmbaren weitmaschigen Drahtnetz ("Kaninchengitter") versehen, damit wird ein Eindringen von Vögeln (Meisen) verhindert. Die nördliche und östliche Seitenfläche sind mit einem teilweise wegziehbaren dunkelgrünen Beschattungsnetz (60% Lichtverminderung) verhängt. Zugangsmöglichkeiten zum Stamm befinden sich auf der Nord- bzw. Südseite. Die Netze dienen im allgemeinen einer Kontrolle der

Sonneneinstrahlung und der Reduktion der Windgeschwindigkeit, was weiter unten diskutiert wird. Im unteren Bereich des Kastens sind 50 cm hohe Plexiglasplatten montiert, die einerseits technisch von Vorteil sind (gute Beobachtungsmöglichkeit; trittfest), andererseits das Mikroklima beeinflussen (Kap. 2.2.3.). Bei einer Höhe von 450 cm messen die Kanten der Grundfläche 70 cm im Quadrat.

Der Boden innerhalb des Kastens besteht oberflächlich aus dunklem Torf und ist in Nähe des Stammes ca. 5 cm hoch mit Efeustämmchen bepflanzt. In 350 cm Höhe wurden in die Drahtschleifen rund um den Stamm als Futter junge Efeublätter gehängt und beim Welken erneuert. Die Entfernung vom Baumstamm bis zur Hauswand beträgt etwa einen Meter. Die Hausfassade aus Aluminiumplatten erwärmt sich bei direktem Sonnenlicht stark. Um eine Wärmeabstrahlung auf die Versuchsanordnung zu vermeiden, wurden daran hellgrüne Styrodurplatten (= entgastes Styropor) befestigt und zur Minderung der Reflexion mit dunkelgrünen Beschattungsnetzen (wie am Kasten) verhängt.

Wie aus der **Abbildung 5** hervorgeht, verläuft die horizontale Achse des Modellstammes - gegeben durch die Schnittebene zwischen Rotbuche und Fichte - von SSW nach NNO. Diese geringe Abweichung von der N/S-Achse wird in der weiteren Darstellung vernachlässigt.

Zur Drehung des Stammes um 180° im zweiten Versuchsjahr siehe Kapitel 2.2.5.

Die Raupen wurden im Frühjahr in den Efeuzweigen am Boden gleichmäßig um den Modellstamm verteilt, *P. betulina* etwas später als *P. casta*.

2.2.2. Die Meßtechnik

Messungen sind durch den Beobachter selbst ("Handmeßmethoden") oder automatisch (computergesteuerte Mikroklimastation "BM5") durchgeführt worden. Alle Fühler mit Ausnahme der Anemometer sind - meist mit weiß lackierten Kunststoffplättchen - beschattet worden. Durch die geringe Größe der Meßfühler konnte auch die beschattete Fläche und der daraus entstehende Fehler gering gehalten werden. Die Meßpunkte für die Handmessung waren markiert. Alle Geräte sind vor dem Gebrauch neu justiert und z.T. untereinander abgestimmt worden. Grundsätzliches zu den einzelnen Techniken findet man bei ROSENBERG (1974) und WEICHERT et al. (1978), UNWIN (1980) und MÜHLENBERG (1989).

Temperaturmessung (Handmethode): verwendet wurden 4 Stück Pt_{100}-Fühler in Metallhülsen (3 cm Länge), die etwa 5 Minuten lang an der Borke anliegend postiert waren und dann gleichzeitig abgelesen werden konnten (simultane Messung).

Inframetrisches Thermometer (Typ: Bolometer): (vergl. WEICHERT et al., 1978) Die Messung erfolgte bei einem Emissionsgrad von 0.95 mit einem Bolometer KT 24 der Firma HEIMANN (Wiesbaden, Dotzheim)(spektraler Empfindlichkeitsbereich 835 μm). Zur (sukzessiven) Messung maximaler Unterschiede in der Oberflächentemperatur zwischen Rotbuchen- und Fichtenborke (Südseite) verwendet.

Relative Feuchte (Handmessung): Zur Verfügung stand ein tragbares Gerät der Fa. VAISELA, Typ HMI 11, mit freiliegendem kapazitiven und rasch ansprechenden Fühlerchip (Fläche 4 x 5 mm). Die Meßpunkte wurden sukzessiv vermessen. Die Expositionszeit betrug 15 Sekunden, die Entfernung von der Stammoberfläche etwa 510 mm.

Einstrahlung (Handmethode): Zum Einsatz kam ein freilandtaugliches Lux-Meter vom Typ "Pan Lux" der Firma GOSSEN. Die Fläche des Fühlers wurde bei allen Messungen parallel zur

Stammoberfläche ausgerichtet. Die Messungen erfolgten sukzessiv.

Wind (Handmethode): Die Windgeschwindigkeitmessung erfolgte mittels Flügelrad-Anemometer (Integrationszeit: 60 Sekunden), welches sukzessive in verschiedenen Höhen innerhalb des Kastens nach dem Wind ausgerichtet worden ist. Die Windrichtung wurde geschätzt.

Computergestützte Meßstation "BM5" (W. SCHLOFFER, Wien): Für eine kontinuierliche Messung von Temperatur, relative Feuchte und Wind konnten folgende Fühler gleichzeitig verwendet werden: 12 Temperaturfühler (Pt_{100}), 4 Feuchtefühler, ein Schaufelrad-Anemometer. Die Pt_{100}-Fühlerchips (Fläche 8 x 2 mm)sind frei an der Borke montiert und zusätzlich zu den Beschattungsplättchen (s. oben) in weißen Lack getunkt worden. Die kapazitiven Feuchtefühler (Gold-Kondensatoren) sind in 12 x 5 cm großen, weißen Plastikzylindern senkrecht zur Stammoberfläche befestigt worden und aus diesem Grund für Vergleiche von bodennahen und -fernen Luftschichten in der Versuchseinrichtung zu verwenden. Das Anemometer befand sich in 100 cm Höhe innerhalb des Kastens. Das System speichert jede Sekunde pro Fühler einen Wert, alle 5 Minuten wird daraus ein Mittelwert und die beiden Extremwerte errechnet. Diese 3 Daten stehen für die weitere Auswertung zur Verfügung und können in variabel eingebbaren Zeitintervallen (δT) nochmals gerafft werden. Die Auswertung erfolgte mit einem Grafik- und Tabellenprogramm ("BIOSTAT", W. SCHLOFFER, Wien).

Als Ergänzung zu den eigenen Mikroklimamessungen sind diejenigen der Meteorologischen Station "Hohe Warte", Wien, herangezogen worden (Beobachtungen an der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Wien, Hohe Warte (207,5 m): März bis Juli 1989 sowie 1990). Der sich aufgrund der Meereshöhen-Differenz ergebende konstante Fehler von +5 hpa ist vernachlässigbar.

2.2.3. Das Mikroklima am Modellbaum

Das Mikroklima der Versuchsanordnung ist vom aktuellen Wetter, der Form des Hofes und dessen Bepflanzung geprägt (**Abbildung 4**, Kap. 2.2.1.). Einstrahlungskorrekturen sind durch Beschattungsnetze gegeben, sodaß von einem "Freilandversuch unter kontrollierten Bedingungen" gesprochen werden kann. Direktes Sonnenlicht ist nur zwischen etwa 10 und 12 Uhr (ME Normalzeit) möglich, sonst ist die Einstrahlung diffus.

Einstrahlung: Durch die relativ kurze direkte Einstrahlung ist die Südhälfte stark besonnt, die Nordseite beschattet. Übergangszonen befinden sich als schmale Flächen exakt bei Ost und West, sie weisen im Vergleich etwa gleiche Werte auf (**Tafeln 1 und 2**). Zu Unregelmäßigkeiten kommt es lediglich kurz vor und kurz nach der Besonnung des Stammes in Folge von Lichtflecken (**Abbildung 9**). Bei diffusem Licht sind die Nord- und Südhälfte des Stammes nicht so scharf voneinander abgegrenzt wie bei direkter Einstrahlung, die Übergangszonen sind daher breiter (vergl. **Tafeln 3 und 4**). Außerdem sind bodenferne Zonen vor allem an unbewölkten Vormittagen stärker dem Licht ausgesetzt (**Tafeln 1 bis 4**).

Temperatur: Große Temperaturdifferenzen treten im Vergleich von Süd- und Nordhälfte auf, sie erreichen an wolkenlosen Tagen etwa 10°C, bei diffusem Licht und kühler Witterung gibt es keine Unterschiede (**Tafeln 5 bis 9**). Die BM5-Messungen bestätigen, daß sich die Borke der Fichten an wolkenlosen Vormittagen etwas stärker erwärmt, gleichzeitig aber am Nachmittag rascher abkühlt als die der Rotbuche. Die Unterschiede sind aber sehr gering und sind auf die Borkenstruktur und/oder einer spezifischen Wärmespeicherung des Holzes zurückzuführen. Mit Hilfe des Bolometers wurden zu-

sätzliche Daten bezüglich der Oberflächentemperatur an Fichte und Rotbuche erhoben (**Tabelle 8**).

Tab. 8. Temperaturmessungen mit dem Bolometer an einem wolkenlosen Vormittag an der Südseite des Modellstammes für je 30 Meßstellen pro Borkenart (paarweise Messung in verschiedenen Höhen; 22.6.1990, 11-11^{20} Uhr ME Normalzeit).

Borke	Mittel °C	STD	Max. °C	Min. °C	Diff. °C	Anzahl
Rotbuche:	30,82	0,760	32	29	3	30
Fichte:	32,08	1,197	34,5	30	4,5	30

Der Unterschied zwischen den beiden Stichproben beträgt im Mittel 1,26°C und ist höchst signifikant (t-Test nach STUDENT: $t=4,894$, $\alpha<0,001$). Er wird nur an wolkenlosen Tagen spätvormittags an der sonnenexponierten Stammseite erreicht, stellt daher den oberen Extremwert dar. Eine Abhängigkeit der Temperatur von der Höhe ist ebenfalls festgestellt worden: Der obere Stammteil ist bei fehlender Bewölkung wärmer als der mittlere. Durch den dunklen Untergrund und die Plexiglaseinfassung sind auch die bodennahen Bereiche wärmer (**Tafeln 5 bis 9**).

Relative Luftfeuchte: Für die relative Feuchte ist eine starker Gradient innerhalb der bodennahen 15 cm nachgewiesen (**Tafeln 10 und 11**). Mit größerer Höhe nehmen die Werte kaum mehr ab. Zwischen Ost und West gibt es keine Unterschiede (Handmeßmethode: Daten vom 17.5. bis 1.6.1990, für 200 cm Höhe gelten für West sowie Ost: Mittelwert 40 %rF ± 13 %rF Standardabweichung, für 15 cm Höhe: 43 ± 13, n=26 pro Stichprobe). Im Vergleich von Nord zu Süd ergeben sich unterschiedliche Werte nur bei direkter Sonneneinstrahlung von etwa 5 %rF (Handmeßmethode). Der Baumstamm wurde nur bei sehr starken Niederschlägen direkt angeregnet, dann trocknete die Borke innerhalb weniger Stunden auf. Die oberste Fläche des

Stammes war mit Silikon versiegelt und ein Topf zum Auffangen des Regenwassers darauf befestigt. Anders als der Baumstamm wurde der Boden innerhalb des Kastens bei Regen regelmäßig naß und erhöhte daher auch die Feuchtigkeit der untersten Luftschichten.

Kontinuierliche Meßreihen für Temperatur und relative Feuchte ("BM5"-Methode) sind für eine frühjährliche Schönwetterperiode (5 Tage) in den **Tafeln 12 bis 14** zusammengestellt.

Windgeschwindigkeit und -richtung: Die Form des Hofes, seiner Bepflanzung und die Netze am Kasten beeinflussen die Luftbewegungen in der Versuchseinrichtung. Innerhalb des Kastens ist unabhängig von der Entfernung zum Erdboden eine meist sehr geringe Windgeschwindigkeit gegeben, die Windrichtung ist meist Süd bzw. Südost, seltener Nord (**Tabelle 9**).

Tab. 9. Windrichtung in der Versuchsanordnung "Modellbaum": Handmeßmethode (Anzahl festgestellter Richtungen), Daten vom 21.5. bis 25.6.1990.

Windrichtung	Anzahl der Angaben in folgender Höhe: 1 m	2 m	3 m
Nord	7	2	5
NO			
Ost			
SO	23	27	23
Süd	24	28	24
SW			
West			
NW			

Daten vom 22.3. bis 20.5.1990 ergeben mit der selben Methode eine ähnliche Verteilung (Höhe: 1,5 m): Nord 39, Südost 84 und Süd 101 Angaben. Luftbewegungen sind vor allem in den Mittagsstunden nachzuweisen (**Tafel 15**). Aufgrund der sehr geringen Windgeschwindigkeiten in der Versuchsanordnung konnten die Luftströmungen an der Stammoberflächen vernachlässigt

werden. Für die Windgeschwindigkeiten in verschiedenen Höhen ergeben sich bei weitem keine signifikanten Unterschiede (H-Test nach KRUSKAL & WALLIS: n=32 pro Höhe, H=0,0902, α=0,9559; Handmessungen vom 21.5. bis 25.6.1990 in 1, 2 und 3 m Höhe an der südlichen, hausnahen Seitenkante im Kasten).

Zusammenfassend sind die mikroklimatischen Bedingungen am Modellstamm in **Tafel 16** dargestellt. Zwischen den vorrangig diskutierten extremen Verhältnissen sind alle Übergänge in Folge wechselnder Bewölkung und sonstiger Einflüsse möglich und sogar häufiger. Einstrahlung, Temperatur und relative Feuchte sind jedoch stark miteinander korreliert, besonders in Hinblick auf die geringe Ausprägung des Windfaktors (vergl. ROSENBERG, 1974). Die hier gegebenen Darstellungen sind daher als allgemeingültige Trends zu verstehen. Auf wetterbedingte Schwankungen des Mikroklimas in der Versuchsanordnung wird im Kapitel 3 genauer eingegangen.

2.2.4. Durchführung der Messungen und Beobachtungen

Die Handmessungen am Stamm erfolgten routinemäßig dreimal täglich: um 8, 12 und 16 Uhr ME Normalzeit. Die Mittagsmessung sowie die zugeordnete Raupenbeobachtung sind stets in der Zeit durchgeführt worden, in der die Sonne noch über dem Hof stand (ab ca. 12^{45} Uhr war die Versuchsanordnung beschattet). Dabei wurden folgende Daten aufgenommen: Einstrahlung (100 und 200 cm Höhe, in den 4 Haupthimmelsrichtungen), Temperatur (in 100 cm Höhe, 4 Haupthimmelsrichtungen, gleichzeitig gemessen), relative Feuchte (in 1, 15 und 200 cm Höhe, Nord und Süd), Windrichtung und -geschwindigkeit (in etwa 1,5 m Höhe im Kasten). Weiters sind Angaben zur Bewölkung, Regen etc. notiert worden. Aufgrund der geringen Anzahl von noch nicht verpuppten Raupen wurde im Juni nur die Mittagsbeobachtung und -messung durchgeführt.

Die Beobachtungen der Raupen erfolgte anschließend an die Messungen, im Jahr 1989 wurde nach der 8 Uhr-Mikroklima-messung keine zugehörige Beobachtung durchgeführt. Neben den Notizen über das allgemeine Verhalten der Tiere (Form des Kletterns, Anspinnverhalten etc.) stand die Kennzeichnung des Festsetzungsortes und die Beobachtung der individuell markierten Raupen (nur 1990) im Vordergrund.

Da an den Tieren selbst nicht wahrgenommen werden kann, ob sie sich zur Verpuppung oder aus einem anderen Anlaß festsetzen, sind wurden bei jeder Beobachtung alle stationären Raupen gekennzeichnet. Dies geschieht durch Einstecken einer etikettierten Nadel in die Borke nahe dem Gehäuse. Das etwa 5 x 10 mm große Etikett aus tranparenter Kunststoff-Folie ist mit einem Code versehen, der Angaben über Raupenart, Datum und Tageszeit beinhaltet. Wurde der Ort von der Raupe wieder verlassen, so ist auch die Markierung wieder entfernt und im Jahr 1989 auch deren Code samt dem Abnahmedatum notiert worden.

Zur Bestimmung des Aktionsradius der Raupen wurden 18 Raupen jeder Art mit Farbpunkten auf die Gehäuse gekennzeichnet. Verwendung fanden Kunstharz- und Nagellacke.

Ein Störeffekt konnte weder bei der Nadeletikettierung noch bei der Individualmarkierung beobachtet werden.

2.2.5. Unterschiede zu Baumstämmen im Freiland

Die West- und Ostseiten von sonnenexponierten Freilandstämmen weisen ein unterschiedliches Mikroklima auf, wobei die Westseite an wolkenlosen Tagen wärmer und trockener ist (GEIGER, 1960). Die Borke ist meist einheitlich strukturiert, manche Zonen sind mit Epiphyten bewachsen. An Stellen, die

für den Stamm charakteristisch sind, läuft bei starken Regenfällen Wasser ab. Die Lage der Abflußrinnen wird neben der Stamm-Morphologie auch durch die Gestalt der Baumkrone mitbestimmt (LÜDI & ZOLLER, 1952).

West- und Osthälfte des Modellstammes sind durch die Beschattungsnetze einem weitestgehend gleichen Klimaregime unterworfen, Regenwasser läuft nicht über den Stamm ab. Die Oberflächenstrukturen sind am Modellbaum unterschiedlich (Fichte, Rotbuche), eine Präferenz der Raupen bezüglich der Ost- oder Westseite ist daher als Strukturbevorzugung zu werten. Zusätzlich ist der Stamm vor dem zweiten Versuchsjahr um 180° gedreht worden. Damit wurde die Überlagerung einer Strukturpräferenz mit einer Reaktion auf unterschiedliche Silhouetten (Hauswand, Bäume, verschieden dichte Netze, etc.) verhindert. Die im Jahr 1989 der Hausfassade zugekehrte Fichtenhälfte war auf diese Weise 1990 zum Hof gerichtet.

2.2.6. Das Mikroklima einzelner Verpuppungsorte zur Zeit des Anspinnens

Aus den Daten der Saison 1990 kann für jede Raupe aus den drei mal täglich durchgeführten Beobachtungen der Zeitraum des Anspinnens festgestellt werden (Vormittag, Nachmittag, Nacht inklusive Dämmerung; vergl. Kap. 2.2.4.). Zur Charakterisierung des Mikroklimas in diesen Zeitspannen werden für jeden Parameter (Temperatur, relative Feuchte und Einstrahlung) die beiden Extremwerte sowie ein dazwischenliegender repräsentativer Mittelwert beschrieben (= drei "Kennwerte" pro Parameter). Der Wind wird wegen seiner geringen Bedeutung vernachlässigt. Gleiche Kennwerte werden zusammengefaßt und für die resultierenden Gruppen (*Casta*-Männchen, *Casta*-Weibchen, *Betulina*-Weibchen, *Betulina*-Männchen) in BOX-WHISKER-Plots dargestellt (**Tafel 28**). Bei einem zweiten Auswertungsschritt kommen die 4 Gruppen innerhalb aller Kenn-

werte zur statistischen Überprüfung. Gruppen, zwischen denen geringe oder nicht signifikante Unterschiede auftreten, werden in einem dritten Schritt zusammengefaßt (BOX-WHISKER-Plots in der **Tafel 29**), die Differenzen mit einer Diskriminanzanalyse beschrieben. Zur Veranschaulichung der Schritte soll die **Abbildung 24** dienen, die Ergebnisse befinden sich im Kapitel 3.1.5.

Erhebung der "Kennwerte":

Als Minimum (Min) wird der kleinere, als Maximum (Max) der größere Wert aus den beiden Messungen (zu Beginn und am Ende des Zeitraumes) bezeichnet. Davon wird der repräsentative Mittelwert (Mitt) abgeleitet, der entweder als arithmetisches Mittel der beiden Extremwerte (bei linearem Kurvenverlauf im Intervall) oder als ein entsprechend gewichtetes Mittel (nicht linearer Verlauf) berechnet wird. Zu den Kennwerten des Intervalls "über Nacht" (= Nacht inklusive Dämmerung) siehe weiter unten.

Die Mikroklimawerte der über den gesamten Stamm verteilten Befestigungsorte werden aus jenen der Meßpunkte rekonstruiert (BM5, Handmeßmethode, Tagesgänge). Aufgrund des ähnlichen Mikroklimas wurde folgende Zusammenfassung der in **Abbildung 7** (Kapitel 2.2.1.) definierten Sektoren des Stammumfanges durchgeführt: NO, N und NW zu "Nord", SO, S und SW zu "Süd" sowie O und W zu "Übergang". Die Meßwerte werden den Anspinnorten sektorenweise zugeordnet und bei unterschiedlicher Höhe zusätzlich einer Korrektur unterzogen. Die sehr geringen Unterschiede zwischen Buchen- und Fichtenborke (Kapitel 2.2.3.) sind vernachlässigt.

Temperatur: bodennahe Luftschichten (bis 40 cm Höhe) weisen bei 0 % Bewölkung bei der Mittagsmessung höhere Werte auf als bodenferne. Die **Tabelle 10** enthält die verwendeten Umrechnungsfaktoren (gemessene Temp. bei 1m Höhe mal Faktor

= Temp. in bodennahen Schichten), die Abnahme der Temperaturdifferenz mit zunehmender Bewölkung wird als linear angenommen.

Tab. 10. Umrechnungsfaktoren für die Temperaturen von bodennahen und bodenfernen Bereichen am Modellbaum. Erklärung im Text.

Bewölkung (%)	Süd	Nord	Übergang
00-10	1,12	1,06	1,09
20-30	1,10	1,04	1,07
40-50	1,07	1,03	1,05
60-70	1,05	1,02	1,04
80-100	1	1	1

Repräsentative Mittelwerte: Vormittags (bei jedem Bewölkungsgrad) und nachmittags (wenn kein Temperaturunterschied zwischen Nord und Süd in der Mittagsmessung gegeben ist): Mittelwert= (Anfangswert + Endwert)/2. Nachmittags, wenn in der Mittagsmessung ein Temperaturunterschied zwischen Nord und Süd nachgewiesen ist (rasche Temperaturabnahme am Nachmittag): Mittelwert= (Mittagswert + 2(Nachmittagswert))/3.
Extremwerte über Nacht: als unterer Extremwert (Minimum) wird die minimale Nachttemperatur genommen (Veröffentlichungen der Klimastation "Hohe Warte"), als Maximalwert die höhere Temperatur der beiden Meßserien (16 Uhr des Vortages bzw. 8 Uhr) am Modellbaum.
Repräsentative Mittelwerte über Nacht: Mittelwert= (Maximalwert + Minimalwert)/2

Relative Luftfeuchte: Die Nordwerte gelten für die gesamte nördliche Stammhälfte, die Südwerte für die südliche. Dadurch werden Ost und West auf die beiden Halbumfänge aufgeteilt, was aufgrund der geringen Feuchtedifferenzierung zwischen Nord- und Südseite vertretbar ist. Der größte

Teil des Stammes ist auf die Meßwerte in 200 cm Höhe bezogen, unter 15 cm ist die Berechnung nach der Formel (Wert in 15 cm Höhe + Wert an der Bodenoberfläche)/2 durchgeführt worden.

Repräsentative Mittelwerte (vormittags, nachmittags, über Nacht): (Anfangswert + Endwert)/2.

Extremwerte über Nacht: Als Minimum wird die kleinste r.F. der beiden Meßserien bezeichnet, das Maximum ergibt sich aus dem arithmetischen Mittel des höheren Wertes der beiden Meßserien und 100 % (Sättigung).

Einstrahlung: Die Werte sind im obersten Stammbereich (angenommen ab 3,2 m Höhe) wesentlich größer. Zur Berechnung aus den Werten bei 2 m Höhe siehe **Tabellen 11 und 12** (die Lichtwerte werden zur späteren statistischen Behandlung bereits jetzt dakadisch logarithmiert, die Umrechnungsfaktoren sind auf diese logarithmierten Werte zu beziehen).

Tab. 11. Umrechnungsfaktoren für die logarithmierten lux-Werte (Einstrahlung) am Modellbaum bei 0 % Bewölkung (Faktor mal log. Wert bei 2 m Höhe = log. Wert bei >3.2 m Höhe).

Uhrzeit	Süd	Nord	Übergang
08:00	1,146	1,194	1,189
12:00	1,002	1,032	1,170
16:00	1,098	1,188	1,169

Tab. 12. Umrechnungsfaktoren für die logarithmierten lux-Werte (Einstrahlung) am Modellbaum bei 100 % Bewölkung (analoge Berechnung wie in Tab. 11).

Uhrzeit	Süd	Nord	Übergang
08:00	1,089	1,093	1,126
12:00	1,082	1,142	1,152
16:00	1,106	1,122	1,124

Die Kennwerte sind als dekadisch-logarithmierte lux-Werte ausgeführt; sie werden auf der Basis der lux-Werte berechnet und dann erst logarithmiert. Bei der späteren statistischen Behandlung (Kapitel 3.1.4.) sind ausschließlich logarithmierte Daten verwendet worden.

Repräsentative Mittelwerte vormittags: Mittelwert= (Frühwert + Mittagswert)/2.

Kennwerte des Intervalls "über Nacht": Unterer Extremwert = 10 lux (log10=1; dieser Wert ist aus Gründen der grafischen Darstellung ausgewählt worden und beeinflußt die Kennwerte unwesentlich). Als Maximum wird der höhere Lichtwert von beiden Meßreihen bezeichnet. Mittelwert: konstant als 20 lux (Dämmerung) angenommen (log20=1,30).

Kennwerte des Zeitintervalls "nachmittags": Für die Extrema werden die Werte der 12 Uhr und 16 Uhr-Messungen herangezogen. Zur Berechnung des Mittelwertes ist der 12 Uhr-Wert nicht zu gebrauchen, da die Lichtstärke schon kurz danach schlagartig abnimmt. Aus diesem Grunde wird ein "erster Nachmittagswert" (äquivalent zu einem 13 Uhr-Wert) berechnet (Umrechnungsfaktoren siehe **Tabellen 13 und 14**). Mittelwert= (errechneter 13 Uhr-Wert + 16 Uhr-Wert)/2. Bei dazwischenliegenden Bewölkungsstufen wurden entsprechend gewichtete Mittelwerte aus den Faktoren genommen.

Tab. 13. Umrechnungsfaktoren für die logarithmierten lux-Werte (Einstrahlung) bei 0 % Bewölkung am Modellbaum (Faktor mal 12:00-Wert = 13:00Wert).

Höhe	Süd	Nord	Übergang
0-3.2 m	0,777	0,824	0,801
>3.2 m	0,824	0,898	0,753

Tab. 14. Umrechnungsfaktoren für die logarithmierten lux-Werte (Einstrahlung) bei 100 % Bewölkung am Modellbaum (Faktor mal 12:00-Wert = 13:00Wert).

Höhe	Süd	Nord	Übergang
0-3.2 m	0,988	0,982	0,979
>3.2 m	0,974	0,933	0,947

2.3. FREILANDERHEBUNGEN

In zwei bezüglich des Mikroklimas unterschiedlichen Habitat-Typen wurden 1989 und 1990 Gehäuse von Baumstämmen abgenommen und der Verpuppungsort notiert (Höhe, Himmelsrichtung). Die Stämme wurden bis 1,5 m Höhe abgesucht.

Als Angabe für die Exposition am jeweiligen Baumstamm sind Sektoren verwendet worden, die den vier Haupthimmelsrichtungen zugeordnet werden. Auf die Bestimmung der Nebenhimmelsrichtungen wie am Modellstamm (Kap. 2.2.1.) wurde verzichtet (**Abbildung 10**).

Die Abnahme der Gehäuse erfolgte in beiden Jahren im Mai und im Juni. Damit wurde eine Verfälschung der Ergebnisse durch das geschlechtsspezifische Anspinnen der Raupen vermieden (vergl. Kapitel 1.3.).

Das Mikroklima ist bei den Tagesgängen im Jahr 1990 mittels der Handmeßmethode stündlich an ausgewählten Baumstämmen gemessen worden (Geräte siehe Kapitel 2.2.2., Fühler ebenfalls beschattet, Lichtfühler parallel zur Stammoberfläche). Siehe auch Kapitel 2.2.5.

2.4. LABORVERSUCHE

Zwei Klimakammern standen im Jahr 1990 zur Verfügung. Diese wurden auf konstanten Temperaturen von 15 bzw. 25 °C gehalten, die Bestrahlung mit Licht betrug 2000 lux von der Decke der Kammer (L/D = 11/13 h, r.F. = 50 %).

In jeder Klimakammer ist ein Glasterrarium mit Gaze-Deckel aufgestellt worden, an deren Schmalseiten Baumborken angebracht waren (**Abbildung 11**). Die Borken stammten von bereits abgestorbenen Bäumen: einer Rotbuche und einer Fichte. Die Fichtenborke war stark strukturiert, diejenige der Rotbuche durch zahlreiche Lentizellen aufgerauht, dazwischen jedoch glatt (**Abbildung 12**). Im Vergleich dazu besitzt die Buchenhälfte des Modellstammes (Kap. 2.2.) keine Lentizellen. An den Rändern der Borken-Tafeln und im unteren Teil der längeren Glaswände wurden die Raupen durch ein geschlossenes Band von Vaseline (Sanacid) am Überklettern des Behälterrandes gehindert. Es konnte - außer die erwünschte Wirkung - kein Einfluß der Vaseline auf die Raupen festgestellt werden. Am Glasboden der Behälter wurden die Raupen mit Salatblättern gefüttert und mit Baumaterial für die Gehäuse versorgt. Etwa 1 mal pro Woche wurden die sich darauf befindenden Tiere herausgenommen und gebadet.

20 Raupen von *P. casta* für jeden Behälter (Summe: 40) und 26 von *P. betulina* (Summe: 56) wurden vom Boden neben dem Modellbaum aufgesammelt, in die Klimakammern gebracht und in den Behältern gemischt betreut. Versuchsbeginn war bei *P. casta* der 27.3.1990, bei *P. betulina* der 17.4.1990. Die Markierung der Verpuppungsorte erfolgte auf die gleiche Weise wie am Modellstamm mit etikettierten Stecknadeln.

Die Vorgänge nach dem Festspinnen finden im Inneren des Gehäuses statt. Das physiologische Stadium der angesponnenen Raupen ist daher im Labor über die hintere Gehäuseöffnung täglich kontrolliert worden. Diese wurde mit einer spitzen

Pinzette gedehnt oder durch einen kurzen Schnitt erweitert, danach wieder zusammengedrückt.

Folgende Fragestellungen wurden untersucht:

1. Klärung von Präferenzen bezüglich der Borkenstruktur,
2. Dauer der ontogenetischen Stadien nach dem Anheften des Gehäuses (nicht gedrehte Raupe, Vorpuppe, Puppe),
3. Zeitspanne, innerhalb der die Raupe den gewählten Verpuppungsort eventuell wieder verlassen kann,
4. Mortalität der Stadien bei unterschiedlichen Temperaturen.

2.5. VERSUCHE ZUR WINDVERFRACHTUNG DER EIRAUPEN

Die Beobachtungen sind 1990 in der Klimakammer mit der konstanten Temperatur von 25°C tagsüber durchgeführt worden (siehe voriges Kapitel).

Für *P. betulina* fanden zwei Weibchengehäuse mit über Nacht geschlüpften L_1 Verwendung (Anzahl der Eiraupen: n_1=24, n_2=31). Die Raupen wurden in die Versuchsanordnung (**Abbildung 13**) gebracht und bei 3 Windgeschwindigkeiten (etwa 0.3 m/s; 1.5 m/s; 3 m/s) beobachtet. Die Expositionsdauer betrug je 15 Minuten. Die Raupen auf Gehäuse Nr. 1 (n=24) wurden der niedrigsten und dann der höchsten Windgeschwindigkeit ausgesetzt (abgefallene oder abgewanderte Tiere sind für die zweite Exposition wieder auf den Muttersack zurückgesetzt worden), in der Auswertung sind die beiden resultierenden Datenmengen trotzdem als unabhängig betrachtet worden, da die Windgeschwindigkeit im ersten Versuch nahe Null liegt und die Wirkung des Windes im zweiten Versuch sicher nicht beein-

flußt. Die Eiraupen am Gehäuse Nr. 2 wurden einer Windgeschwindigkeit von 3 m/s ausgesetzt. Bei *P. casta* sind die Versuche ähnlich durchgeführt worden, für jede Windgeschwindigkeit kamen die Eiraupen nur einmal zum Einsatz (n_1=37; n_2=29; n_3=24).

Die Muttergehäuse beider Arten wurden gleich vorbehandelt (Lagerung). Die Raupen schlüpften über Nacht, die Versuche fanden anschließend nachmittags statt.

Das Gewicht von Erstraupen samt Primärgehäuse wurde mit einer METTLER-Waage (Typ H 35 AR, Genauigkeit 0,0001 g) bestimmt.

Als Ergänzung zum Labor sind Beobachtungen am Modellbaum durchgeführt worden. Diese Eiraupen verbrachten ihre gesamte Embryonalentwicklung am Verpuppungsort des Muttertieres.

2.6. UNTERSUCHUNGEN ZUR ART DER BEFESTIGUNG UND ZUM INNEREN DES GEHÄUSES

Zu den Fragen, ob die Raupe nach dem Festsetzen das Innere des Gehäuses umbildet und wie die Befestigung vor sich geht, sind neben Beobachtungen am Modellbaum rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen gemacht und interpretiert worden. Durchgeführt wurden diese Arbeiten in der Abteilung für Feinstruktur des Instituts für Zoologie, Wien. Die von den Raupen beim Klettern an das Substrat gelegten Seidenfäden sind im "Binokular" (Präpariermikroskop) bei Streiflicht und im REM analysiert worden.

2.7. STATISTISCHE METHODEN

Die statistische Auswertung erfolgte nach ZÖFEL (1988) und TIMISCHL (1990), in speziellen Fällen auch nach SACHS (1984) und LINDNER & BERCHTOLD (1979). Die multivariate Statistik (Diskriminanzanalyse) folgt FLURY & RIEDWYL (1983).

Diskriminanzanalyse (Kapitel 3.1.5.3.). Die Analyse wird nach dem Modell der linearen multiplen Regression mit Fisher'schen Gruppencodes durchgeführt (FLURY & RIEDWYL, 1983). Der Globaltest erfolgt (Signifikanzprüfung der Diskriminanzanalyse) mit dem Test nach FLURY & RIEDWYL (1983) (p. 91 ff., partielle Diskriminanzanalyse), da die multivariate Normalverteilung nicht gegeben ist. Die sich daraus ergebenden partiellen Diskriminanzvariablen werden mittels eines parameterfreien U-Tests nach MANN & WHITNEY auf Unterschiede überprüft. Aus dem selben Grund (fehlende multivariate Normalverteilung) sind die partiellen F-Werte (der Gesamtanalyse) nur deskriptiv als Maß für den Beitrag zur Gruppentrennung zu betrachten. Wegen der Heterogenität der Maßeinheiten wurden die Werte standardisiert. Der Stichprobenumfang ist vertretbar (siehe FLURY & RIEDWYL, 1983, p. 9).

3. ERGEBNISSE

3.1. DAS VERHALTEN VON DER SUBSTRATWAHL BIS ZUR VERPUPPUNG

Im Frühjahr beginnt die Raupe ein geeignetes Substrat für die Verpuppung zu finden, z.B. einen Baumstamm (vergl. **Abbildung 14**). Sie klettert daran hoch und sucht - im Fall von *P. casta* - einen geeigneten Ort, an dem das Gehäuse befestigt wird. Bei *P. betulina*-Populationen im Waldesinneren liegt zwischen Substrat- und Ortwahl ein größerer Zeitbereich, in dem noch Nahrung aufgenommen wird. Das Hochklettern erfolgt daher bei *P. betulina* in einem früheren ontogenetischen Stadium als bei *P. casta*. Aus diesem Grunde konnten im März 1990 über 200 Raupen dieser Art innerhalb weniger Stunden von Baumstämmen gesammelt und für die vorliegenden Versuche verwendet werden (Linz / Auhof).

3.1.1. Substratsuche, Lokomotionsverhalten und Aktionsradius am Modellbaum

Im Jahr 1990 sind 145 Raupen von *P. casta* in die Versuchsanordnung Modellbaum eingesetzt worden, davon waren 149 aktiv und 36 im Zuchtbehälter befestigt. 82 Raupen wählten den Baumstamm als Substrat, der Rest setzt sich aus in Bodennähe abgestorbenen, anderswo im Kasten angesponnenen und abgewanderten Tieren zusammen. Die Zuteilung zu diesen drei Gruppen ist nicht genau feststellbar. Drei Männchengehäuse waren an gepflanzten Efeustämmchen bzw. -blatt innerhalb des Kastens angesponnen. Einige Raupen sind sicherlich bereits tot in die Versuchsanordnung gesetzt worden oder dort abgestorben. Ein anderer Teil ist wahrscheinlich abgewandert. Raupen, die sich vom Stamm wegbewegten, sind wieder in Stammnähe gebracht worden. Insgesamt wurden auf diese Weise

131 mal Raupen zurückgesetzt (Mehrfachzählung pro Raupe möglich), trotzdem dürfte vielen die Abwanderung gelungen sein.

Von *P. betulina* sind 1990 etwa 100 Raupen in die Versuchsanordnung gebracht worden und 81 angesponnene Gehäuse konnten am Baumstamm gezählt werden. 45 Raupen hatten sich vom Stamm wegbewegt und wurden wie oben zurückgesetzt. Die Rate der wieder zum Stamm gesetzten Tiere (Abwanderungsrate) ist bei *P. casta* wesentlich höher als bei *P. betulina*, möglicherweise ist das in Anbetracht der Stenotopie letzterer Art auch im natürlichen Habitat der Fall. Jedenfalls tritt eine erhöhte Lokomotion der Raupen vor der Verpuppung bei Psychiden generell auf (HÄTTENSCHWILER, 1980 c), man beobachtet dieses Verhalten auch bei vielen anderen Schmetterlingen.

Beim Klettern wird bei beiden Arten ein Faden an den Untergrund geheftet, der von den Labialdrüsen (Spinndrüsen) erzeugt wird. Im Zuchtbehälter wird er dazu benützt, an den senkrechten Glaswänden emporzukriechen. Weil die Raupen einen fortlaufenden Seidenfaden erzeugen, sind bevorzugte - dem Licht zugewandte - Seiten des Behälters bald mit einem feinen weißen Filz überzogen. Je nach der Oberflächenbeschaffenheit wird der Faden entweder in gerader Linie gezogen (rauhe Oberfläche), bei spiegelglattem Untergrund - wie die Glaswände der Zuchtbehälter - werden sogenannte "Treppen" (MATTHES, 1946 und 1947 a; GROMYSZ, 1960 a) erzeugt (**Abbildung 16**). Sogar überhängende Glasflächen werden von den Raupen ohne Schwierigkeiten überwunden, ähnliches wurde auch bei den Raupen gewisser Vorratsschädlinge nachgewiesen (CLINE, 1978). Das Kletterverhalten und die Bildung des Seidenfadens ist auf Oberflächen verschiedener Art und Neigung (Alufolie, Glas, Zellstoff und Baumborken; senkrecht und waagrecht) im Präpariermikroskop (Streiflicht) und im REM studiert worden, das Verhalten wurde am Modellbaum untersucht. Dabei zeigte sich, daß der Faden dauernd - auch in der Waagrechten - produziert,

meist aber nicht benutzt wird. Am Modellstamm konnte beobachtet werden, daß der Faden geradlinig und ohne Treppen gezogen wird, die Beine benutzen nur die Borkenoberfläche zum Anhalten (Fichte, Rotbuche). Zieht man das Tier während des Kletterns am Gehäuse etwas vom Stamm weg, so wird der Faden sofort umklammert. Er ist daher für die Klettersicherheit (z.B. bei Windböen) von Vorteil und schafft Ausgleich dafür, daß zum Laufen nur drei Beinpaare einsatzfähig sind (die Bauchfüße dienen zur Verankerung und Bewegung im Gehäuse).

Der Bewegungsablauf beim senkrechten Klettern an verschieden strukturierten Oberflächen ist untersucht worden (vergl. **Abbildung 16**), die Beine eines Beinpaares werden auf senkrechter wie waagrechter Oberfläche ausnahmslos synchron bewegt. Im Habitat von *P. betulina* (Linz / Auhof) konnte im März 1989 eine Raupe beobachtet werden, die in nur 110 Minuten eine Strecke von 3,7 m an einem Hainbuchenstamm nach oben kletterte (direktes Sonnenlicht, etwa 20 °C Lufttemperatur). Die Klettergeschwindigkeit ist ansonsten kleiner und hängt stark von der Oberfläche und der Umgebungstemperatur ab. Wesentliche Unterschiede zwischen Rotbuchen- und Fichtenborke konnten nicht festgestellt werden. Bei der spiegelglatten Fläche finden die Beine in den Fäden der "Treppen" Halt.

Die Seidenfäden werden in regelmäßigen Abständen an den Untergrund geheftet (**Abbildung 15**), zwischen diesen Punkten sind sie knapp über der Oberfläche ausgespannt oder liegen ihr lose an. Der Faden selbst besteht aus zwei verschmolzenen und drehrunden Einzelsträngen von meist 1 µm Gesamtdurchmesser. Manchmal ist er spindelförmig bis 7 µm erweitert, wobei er die Doppelstruktur verliert, was wahrscheinlich auf ein kurzzeitig rascheres Auspressen des Sekretes zurückzuführen ist. Eine Raupe müßte etwa 300 m weit laufen, um bei einer Fadenstärke von 1 µm einen mm^3 erhärtetes Sekret zu verbrau-

chen. In der Relation mit der großen Reißfestigkeit des Fadens ist der Verbrauch an Sekret enorm gering.

Die Raupen sind am Stamm vor allem durch Klettern zu einer Ortsveränderung fähig. Die Tiere laufen prinzipiell nach vorne (vergl. **Abbildung 16**), bei einem Richtungswechsel wenden sie sich daher um. Wenn die Raupe schräg nach oben oder unten klettert, wird das Gehäuse etwas aus der Lotrechten gedreht. Bei der relativ seltenen Bewegung senkrecht nach unten kommt es manchmal zum "Überschlag" des Gehäuses, der Körper der Raupe ist dann hufeisenförmig zurückgekrümmt. Allein bei *P. betulina* kann oft ein seitliches oder ein abwärts gerichtetes Laufen beobachtet werden, bei dem das Gehäuse - wohl aufgrund seines geringeren Gewichtes im Vergleich zu *P. casta* - nicht nach unten hängt (**Abbildung 17**).

Neben dem Abwärtsklettern ist es der Raupe auch möglich, sich an einem Seidenfaden "abzuseilen". Das geschieht fast immer von einer etwas vorragenden Stelle, z.B. von einer Markierungsnadel am Modellstamm oder einem Ästchenstumpf, und wurde vor allem bei *P. betulina* beobachtet. Die Geschwindigkeit beträgt kurzzeitig bis zu 1,5 cm in der Sekunde, der Vorgang erfolgt allerdings mehr oder minder ruckweise, sodaß für eine Strecke von einem halben Meter etwa 2 Minuten benötigt werden. Das Tier bleibt dabei fast zur Gänze im Gehäuse verborgen, nur der Kopf und die Extremitäten sind außerhalb sichtbar. Auf diese Weise abgeseilte Raupen erreichten am Modellbaum nach maximal einem Meter entweder der Boden oder erneut den Stamm. Dieses Verhalten wird auch bei einer starken Störung angewandt. Wenn die Beine den Seidenfaden nicht mehr rechtzeitig ergreifen können und außerdem die Raupe ohne Kontakt zum Substrat in der Luft hängt, beginnt sie sich zuerst wenige Zentimeter abzuseilen. Hält die Störung an, so läßt sie sich meist fallen, ohne den Faden weiter zu spinnen. Wird die Störung aber beendet, dann klettert die Raupe auf dem Faden langsam nach oben, an dem sie gleichzeitig Seidenknötchen

befestigt, die sie wie beim gewöhnlichen Klettern auf glatten Oberflächen mit den Beinen ergreift und sich daran hochzieht. Bei diesem Klettervorgang kommt die Raupe oft weit aus dem Gehäuse hervor und dreht sich um die eigene Längsachse. Das dritte Beinpaar zieht beim Aufwärtsklettern automatisch den zurückgelassenen Faden ein, sodaß sich - wenn die Raupe wieder ans Substrat gelangt - dort ein Fadenknäuel gebildet hat. Was mit dem Knäuel später geschieht, konnte nicht beobachtet werden.

In seltenen Fällen (insgesamt zwei Beobachtungen bei *P. betulina*) läßt sich die Raupe auch ohne ersichtliche Störung ohne Seidenfaden vom Stamm auf den Boden fallen.

Die Aktionsradien der individuell gekennzeichneten Raupen am Modellbaum sind arts- und geschlechtstypisch (vergl. **Tafeln 17 bis 19**). Mit wenigen Ausnahmen blieben die Raupen von *P. casta* und männlich determinierte Raupen von *P. betulina* im basalen Bereich. Die drei markierten Weibchen von *P. betulina* waren am gesamten Stamm aktiv, außerdem gibt es bei dieser Art mehrere sehr vagile, später jedoch verschollene Individuen. Ob dieses Verhalten durch Parasitoide hervorgerufen wurde (Freilandtiere!), kann nicht beantwortet werden. Möglicherweise waren es auch Dauerraupen oder sie verpuppten sich schließlich außerhalb der Versuchsanlage. Bei *P. betulina* kommt es häufig vor, daß die Raupen den Stamm für einige Zeit ganz verlassen und später wieder daran hochsteigen. Die Raupen dieser Art können außerdem viel öfter am Futter (Efeublätter in 3,5 m Höhe) beobachtet werden, als dies bei *P. casta* der Fall ist.

P. casta wird allgemein erst unmittelbar vor der Wahl des Verpuppungsortes auf dem Substrat angetroffen, ähnlich verhalten sich die Männchenraupen von *P. betulina*. Die Weibchenraupen (und einige Raupen unbekannten Status) letztgenannter Art sind lange Zeit vor dem Verpuppen am Modellbaum aktiv, wandern zeitweise von diesem ab und sind oft in größe-

rer Höhe am Futter zu finden. Die Ausbildung des Aktionsradius ist von den Standortbedingungen abhängig (siehe Freiland-Ergebnisse).

3.1.2. Räumliche Verteilung der Gehäuse am Modellbaum

Die Verteilung der endgültig zur Verpuppung angesponnenen Gehäuse am Modellstamm ist für jede der beiden Arten charakteristisch (**Abbildungen 18 und 19**).

Beide Arten bevorzugen deutlich die Fichtenborke, und zwar in beiden Jahren. Das bedeutet im Zusammenhang mit der Drehung des Stammes im zweiten Versuchsjahr, daß Silhouetten von Gegenständen in der Umgebung die Wahl des Verpuppungsortes am Stamm nicht beeinflussen (vergl. Kapitel 2.2.5.). Die Raupen einer jeden Art verhalten sich in den Untersuchungsjahren gleich, es gibt zwischen den Verteilungen von 1989 und 1990 keine signifikanten Unterschiede (Chi^2-Tests bezüglich der Borkenpräferenz: *P. casta*: $Chi^2=0,013$; *P. betulina*: $Chi^2=3,549$). Aus diesem Grund ist eine Zusammenfassung der Daten gerechtfertigt (**Abbildung 20**).

Dasselbe gilt für die Höhe (Gehäusezahl ober- und unterhalb von 2 m; *P. casta*: $Chi^2=0,274$; *P. betulina*: $Chi^2=3,15$) und die Sonnenexposition (Nord- und Südhälfte; *P. casta*: $Chi^2=0,174$; *P. betulina*: $Chi^2=0,0007$) gerechnet worden. Die Unterschiede sind nicht signifikant, deswegen können auch bei der Höhe und der Exposition die Daten der beiden Jahre zusammengefaßt werden (**Abbildungen 21 und 22**) (Für alle 6 angeführten Chi^2-Tests gilt: *P. casta*: $n_{1989}=72$, $n_{1990}=75$; *P. betulina*: $n_{1989}=52$, $n_{1990}=71$; $df=1$; $\alpha>0,05$).

Die Wahl einer bestimmten Exposition am Stamm (Nord- bzw. Südhälfte) hängt nicht von der Art der Borke (Fichte, Rotbuche) ab (Chi^2-Vierfeldertest: 1989 und 1990 zusammengefaßt, $df=1$, $\alpha>0,05$ (nicht signifikant); *P. casta*: $n_{\Sigma}=146$, $Chi^2=0,207$; *P. betulina*: $n_{\Sigma}=123$, $Chi^2=1,648$).

Mit der Zusammenfassung der Daten von 1989 und 1990 wird auch bestätigt, daß die mikroklimatischen Zonen am Modellstamm (**Tafel 16**) in den beiden Untersuchungsjahren vergleichbar sind. Bei beiden Arten ist eine deutliche Bevorzugung der Fichtenborke gegeben, die bei den Männchen stärker ausgeprägt ist (**Abbildung 20**). In Bezug auf die Exposition verhalten sich die Arten entgegengesetzt (**Abbildung 22**), *P. casta* ist meist auf der Nord- und *P. betulina* auf der Südhälfte zu finden. Die Verpuppungsorte sind bei *P. casta* besonders im basalen Bereich der Fichte konzentriert, und zwar im nördlichen Teil des Übergangsbereiches (**Abbildung 18**).

P. casta ist unterhalb von 20 cm ausgesprochen häufig angesponnen, oberhalb von 300 cm gibt es ein zweites Häufigkeitsmaximum. Hingegen ist *P. betulina* bei weitem gleichmäßiger verteilt (**Abbildung 21**). Besonders auffällig ist die geschlechtstypische Bevorzugung bestimmter Höhen. Bei *P. casta* überwiegen im basalen Stammbereich die Männchen, während in größerer Höhe fast ausschließlich Weibchen vorkommen. Ähnlich verhält sich *P. betulina*, die Unterschiede sind jedoch weniger deutlich.

Die Verteilung der Gehäuse am Modellstamm deckt sich mit bestimmten Mikroklimazonen (**Tafel 16**). Männlich determinierte Raupen von *P. casta* besiedeln zur Verpuppung feuchte und wärmebegünstigte Stammzonen (Stammbasis), die großteils im Schatten liegen. Die Weibchen sind etwa zur Hälfte im selben Bereich zu finden. Die zweite Hälfte befindet sich im obersten, lichtbegünstigten Stammabschnitt, meist vor direkter Sonneneinstrahlung geschützt. Für die Bevorzugung größerer Höhen durch die Weibchenraupen spielt jedoch das Mikroklima eine untergeordnete Rolle (vergleiche Diskussion). Ein Hinweis dafür ist, daß sich die Tiere unterhalb von 200 cm Höhe wie die Männchenraupen verhalten. Im Gegensatz dazu bevorzugt *P. betulina* die sonnenexponierte und damit wärmebegünstigte Hälfte des Stammes oberhalb der Stammbasis (vergl. **Abbildun-**

gen 18 und 19). Auf die Präferenz der Weibchenraupen für größere Höhen wird im Diskussions-Teil eingegangen.

3.1.3. Präferenz für bestimmte Baumborken

Die Raupen verhalten sich in Bezug auf die Borken am Modellbaum und im Labor sehr unterschiedlich. Eine Erklärung folgt im Diskussions-Kapitel.

3.1.3.1. Anspinnverhalten am Modellstamm

Beide Arten bevorzugen am Modellstamm deutlich die Fichtenborke (**Abbildung 20**). Die Ursachen dieser Präferenz wurden analysiert:

1. Grauwert und Farbe der Rotbuchen- und Fichtenborke sind einander ähnlich, der Einfluß auf die Raupen ist vernachlässigbar. (**Abbildung 5**).

2. Die Bedeutung von Silhouetten in der Umgebung des Modellbaumes ist nicht nachzuweisen (vergl. Kapitel 2.2.5.)

3. Fichtenharze könnten für die Bevorzugung verantwortlich sein, wenn sie für die Raupen attraktiv sind. Dann müßte auch eine Präferenz für Schnittstellen an der Fichte vorliegen (z.B. an Aststellen und an nicht durch das Silikon versiegelten Stößen zwischen Buche und Fichte bzw. den Fichtenscheiten), was nicht der Fall ist. Außerdem wären die Verteilungen am frischen Stamm (1989) stärker gewichtet als am abgelagerten (1990), was ebenfalls nicht zutrifft (vergleiche die Statistiken in Kapitel 3.1.2.).

4. Das Mikroklima zwischen der Ost- und Westseite ist aufgrund der Meßdaten vergleichbar (Kap. 2.2.3.). Außerdem

bekräftigt das Verhalten der Raupen nach der Drehung des Stammes, daß ein ähnliches Mikroklimaregime vorliegt (Kap. 2.2.5.).

5. Als Erklärung für die Borkenpräferenz am Modellbaum bleibt somit nur die Oberflächenstruktur. Im Zehntelmillimeter-Bereich ist aufgrund von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen kein wesentlichen Unterschied erkennbar. Die Präferenzen sind daher auf Strukturen im Millimeter- bis Zentimeter-Bereich zurückzuführen: die Fichtenborke ist schuppig, die der Rotbuche glatt (**Abbildung 5**). Damit stimmt auch überein, daß die Gehäuse auf der Rotbuche vor allem an runzeligen Stellen und an Ästchenbasen (Reste) befestigt sind.

Die zur Verpuppung auf der Fichtenborke angesponnen Gehäuse sind vor allem zwischen den randlich schüsselförmig aufgeworfenen Schuppen zu finden (**Abbildung 23, Tabelle 15**). Die Bevorzugung der Raupen bestimmter Strukturen der Fichtenborke ist außerdem unabhängig von der Sonnenexposition (**Tabelle 15**).

Tab. 15. Verteilungen der endgültig angesponnen Gehäuse von *P. casta* und *P. betulina* an bestimmten Strukturen der Fichtenborke (Abkürzungen und Definitionen siehe Legende zu **Abb. 23**). Absolute und relative (%) Häufigkeiten. Indices: Σ=alle Gehäuse, süd=Gehäuse vom Südsektor.

	$CASTA_{\Sigma}$	$\%_{\Sigma}$	$CASTA_{süd}$	$BETULINA_{\Sigma}$	$\%_{\Sigma}$	$BETULINA_{süd}$
SF	4	12	3	13	23	11
SRo	6	18	3	12	22	7
m	2	6	1	4	7	3
u	0	0	0	0	0	0
ZS	18	55	1	27	48	16
HU	2	6	0	0	0	0
*	0	0	0	0	0	0
HO	0	0	0	0	0	0
*	0	0	0	0	0	0
V	1	3	0	0	0	0
*	0	0	0	0	0	0
Summe	33	100	18	56	100	37

3.1.3.2. Anspinnverhalten im Labor

Die Versuchsanordnung zur Wahl bestimmter Strukturen ist in Kapitel 2.4. besprochen. Anders als am Modellbaum treten mit Ausnahme der *P. casta*-Raupen in der 15 °C-Klimakammer keine Bevorzugungen auf (**Tabellen 16 und 17**). Der Unterschied zur Verteilung der *P. casta*-Raupen bei 25 °C ist signifikant (Chi²-Vierfeldertest mit YATES-Korrektur für kleine Häufigkeiten: $Chi^2_E=4,164$; $\alpha<0,05$).

Tab. 16. Präferenzen zur Borkenstruktur im Labor für *P. casta* Absolute Häufigkeiten.

	Rotbuche	Fichte
15 °C	13	3
25 °C	8	9
Summe	21	12

Tab. 17. Präferenzen zur Borkenstruktur im Labor für *P. betulina* Absolute Häufigkeiten.

	Rotbuche	Fichte
15 °C	7	6
25 °C	7	9
Summe	14	15

In den Laborversuchen treten bei der Rotbuche im Gegensatz zum Modellbaum auch Strukturen im Zehntel-Millimeter-Bereich auf (Lentizellen, vergl. **Abbildung 12**), die Oberfläche ist punktuell aufgerauht. Die Gehäuse sind vorwiegend auf den Lentizellen befestigt, eine rauhe Oberfläche wird also einer glatten vorgezogen (**Tabelle 18**).

Tab. 18. Präferenzen bezüglich Strukturen auf der Rotbuchenborke im Labor. Absolute Häufigkeiten.

	P. casta	*P. betulina*
auf Lentizellen	19	12
zwischen Lentizellen	2	2

Auf der Fichtenborke sind die Gehäuse mit Vorliebe am oberen Schuppenrand zu finden, zwischen den Schuppen hingegen selten (**Tabelle 19**).

Tab. 19. Präferenzen bezüglich Strukturen auf der Fichtenborke im Labor. Absolute Häufigkeiten. Abkürzungen siehe Abb. 23.

	P. casta	*P. betulina*
SF	0	0
SRo	7 *******	7 *******
m	2 **	4 ****
u	1 *	1 *
ZS	2 **	2 **
HU	0	0
*	0	0
HO	0	1 *
*	0	0
V	0	0
*	0	0
Summe	12	15

3.1.4. Zeitliche Aspekte bei der Wahl des Verpuppungsortes am Modellbaum

Der Termin, an dem der Verpuppungsort ausgewählt wird, ist nicht nur von Art zu Art verschieden, sondern auch geschlechtstypisch (**Tafel 20**). *P. casta* verpuppt sich etwa 4 Wochen früher als *P. betulina*, dasselbe ist auch im Freiland zu beobachten. *P. betulina* wählt damit gleichzeitig eine etwas wärmere Jahreszeit aus. Männchenraupen verpuppen wegen der Synchronisation des Imaginalschlupfes (Kapitel 1.3.) frü-

her als Weibchenraupen. Diese Angaben gelten als Mittel für die etwa drei Wochen andauernde Verpuppungsperioden, die sich in unterschiedlichem Maß überlappen (**Tafel 20**). Jahreszeitlich vergleichbar sind die Perioden für weiblich determinierte Raupen von *P. casta* und Männchenraupen von *P. betulina*.

Wird den Anspinnzeiten das aktuelle Mikroklima zugeordnet, so ergeben sich Zusammenhänge zwischen Schönwetterperioden und der Aktivität zur endgültigen Befestigung der Gehäuse (**Tafeln 21 bis 24**). Die Häufigkeit von angesponnenen Gehäusen nimmt deutlich mit Abnahme der Bewölkung sowie mit der Zunahme der Lufttemperatur (TMITT) zu. Gleichzeitig ist sie mit einer Erhöhung der Extremwerte von Temperatur und Einstrahlung am Stamm (Differenzen zwischen Nord- und Südseite: TDIFF, LDIFF) verbunden. Daß eine Erhöhung der Lufttemperatur trotz starker Bewölkung genügt, um wenigstens die Raupen von *P. casta* zum Befestigen der Gehäuse zu veranlassen, zeigen die Daten vom 25. bis 27. April 1989. Diese Wetterlage ist jedoch wegen des Standorts des Modellbaumes selten, ähnliche Verhältnisse sind in schattigen Freilandhabitaten gegeben (Waldinneres, Nordhang).

Das Festheften der Gehäuse in Schönwetterperioden hat eine entscheidende Bedeutung für die Wahl eines günstigen Verpuppungsortes. Nur zu dieser Zeit treten bestimmte Mikroklima-Extremwerte am Ort auf, die später den sessilen Stadien schaden könnten (z.B. Austrocknung).

Aussagen über die Tageszeiten, an denen das Anspinnen stattfindet, werden aus den Daten des Jahres 1990 abgeleitet (drei Beobachtungen pro Tag, Kap. 2.2.4.). Die Raupen spinnen die Gehäuse vor allem tagsüber an (**Tafeln 25 und 26**). Ob der Rest zur Nachtzeit und/oder den Dämmerungsstunden zugeordnet werden soll, ist weiter unten diskutiert. *P. betulina* und die Männchenraupen von *P. casta* befestigen die Gehäuse vor allem

bei geringer Bewölkung, für die Weibchenraupen letzterer Art sind keine deutlichen Präferenzen (**Tafel 25**).

Bei geringer Bewölkung treten am späten Vormittag starke Differenzen zwischen der Nord- und Südhälfte des Baumstammes auf. Nachmittags sind vergleichbare Unterschiede nur mehr bei der Temperatur festzustellen, die relativ langsam absinkt. Die Auswahl der Verpuppungsorte wird daher vormittags durch Extremwerte direkter Einstrahlung, Temperatur und Feuchte beeinflußt, nachmittags durch anfänglich noch hohe Temperaturen und niedrigere Feuchtewerte (Kap. 2.2.3.). Die Gehäuse werden vorzugsweise an Nachmittagen angesponnen, die auf extreme Mittagswerte folgen (**Tafel 26**). Das gilt im Besonderen für männlich determinierte Raupen von *P. casta*. *P. betulina*-Raupen befestigen die Gehäuse meist bei geringer Bewölkung und bevorzugen ebenfalls den Nachmittag. Für die Weibchenraupen von *P. casta* fallen keine Präferenzen auf, bei dieser Art gibt es daher geschlechtsspezifische Unterschiede.

Ein geringer Teil der Raupen (etwa 15 %) setzt sich zur Verpuppung in den Nacht- und/oder Dämmerungsstunden fest ("Rest" in **Tafeln 25 und 26**). Die Zeitspanne beträgt 16 Stunden. Im Vergleich zum Vormittag und Nachmittag (je 4 Stunden) ist die stündliche Rate an angesponnenen Raupen sehr gering. Der überwiegende Teil dieser Raupen dürfte sich am frühen Morgen bzw. Abend festgesetzt haben, die Tiere wären dann insgesamt tagaktiv. Darauf deutet die Beobachtung hin, daß die Raupen im Zuchtbehälter nachts kaum aktiv waren (Lokomotion und Nahrungsaufnahme). Weiters sind die konkreten Nachttemperaturen am Modellstamm für ein Anspinnen wahrscheinlich zu niedrig gewesen (**Tafel 27**).

3.1.5. Das Mikroklima am Verpuppungsort zur Zeit des Anspinnens (Modellbaum)

3.1.5.1. Art- und geschlechtstypisches Anspinnverhalten

Die Mikroklimadaten des Verpuppungsortes zur Zeit des Anspinnens ("Kennwerte", vergl. Kap. 2.2.6.) werden pro Parameter nach Art und Geschlecht der Tiere zu 4 Gruppen[1] zusammengefaßt (**Tafel 28**). Die Mikroklima-Parameter hängen von der Wetterlage ab, das Anspinnen erfolgt meist nachmittags bei Schönwetter (s. voriges Kapitel). Zweitens beeinflußt die Jahreszeit die Temperatur der Orte: *P. casta* setzt sich früher als *P. betulina* und Männchen- früher als Weibchenraupen fest. Die Anspinnperioden decken sich jahreszeitlich bei Weibchenraupen von *P. casta* und Männchenraupen von *P. betulina*. Den größten Einfluß auf die Mikroklima-Werte haben jedoch - besonders bei geringer Bewölkung - Exposition und Höhe am Stamm (Kapitel 2.2.3.).

Einstrahlung. Männchenraupen von *P. casta* befestigen im Vergleich zu den drei übrigen Gruppen ihre Gehäuse höchst signifikant an weniger besonnten Orten (**Tafel 28**, alle drei Kennwerte). Die Unterschiede zwischen den übrigen Gruppen sind meist unbedeutend, bei *P. betulina* treten generell höhere Maximalwerte auf als bei *P. casta*.

Temperatur. Bedeutende Differenzen treten nur zwischen den Arten auf. Bei *P. betulina* liegen die Mittel- und Maximaltemperaturen an den Anspinnorten signifikant höher als bei *P. casta*. Beim Minimum-Kennwert konnten hingegen keine Artunterschiede nachgewiesen werden (**Tafel 28**).

---

1 Die 4 Gruppen der einzelnen Kennwerte werden als unabhängige Stichproben behandelt und sind auf Normalverteilung (Chi^2-Anpassungstest, Nullklassentest) und Varianzenhomogenität (BARLETT-Test) überprüft worden (vergl. ZÖFEL, 1988). Dem zufolge wurden parameterfreie Testmethoden ausgewählt.

Die Unterschiede innerhalb der Arten sind im Allgemeinen gering. Die Weite des Temperaturbereiches ist bei männlich determinierten Raupen größer als bei Weibchenraupen. Als Erklärung kommt dafür entweder eine geschlechtstypische Toleranz oder - vor allem bei *P. betulina* - unterschiedliche Stichprobenumfänge in Frage.

Relative Luftfeuchte. Die größten Abweichungen treten beim Minimum-Kennwert auf, sie verfehlen aber knapp die Signifikanzgrenze (α=0,056). Ansonsten sind die Unterschiede sehr gering.

3.1.5.2. Unterschiede zwischen den Arten und Interpretation

Die Ergebnisse des vorigen Kapitels rechtfertigen eine Zusammenfassung zu zwei Gruppen (Arten). Die Sonneneinstrahlung an den Anspinnorten ist bei *P. casta* jedoch geschlechtstypisch, was im weiteren berücksichtigt wird (**Tafel 29**).

Einstrahlung. Männchenraupen von *P. casta* setzen sich größtenteils von 400 bis 1000 lux, die Weibchenraupen zwischen 600 und 5500 lux fest. Für *P. betulina* reichen die Werte von 400 bis 5500 lux (**Tafel 29**, Quartilabstand von MITT). Werte über 10000 lux kommen durch direkte Sonneneinstrahlung zustande, sie treten besonders häufig an den Anspinnorten von *P. betulina* auf.

Die Differenzen zwischen *P. casta* und *P. betulina* lassen sich zum Großteil auf die Expositionspräferenzen (Kap. 3.1.2.) zurückführen, zusätzlich befestigen die Raupen der letzteren Art ihre Gehäuse besonders häufig bei Schönwetter (Kap. 3.1.4.).

Die Trennung innerhalb von *P. casta* ist durch die geschlechtsspezifischen Höhenverteilungen erklärbar, da die

oberen Stammregionen lichtbegünstigt sind. Die Differenzen zwischen den Geschlechtern sind für den Maximalwert am geringsten, weil die Lichtunterschiede zwischen bodennahen und -fernen Zonen bei direkter Einstrahlung wenig voneinander abweichen (**Tafel 16 und 29**).

Temperatur. Im Mittel spinnen sich die Raupen von *P. casta* bei einer Temperatur von 12 bis 23 °C an, bei *P. betulina* liegen die Werte höher (17 bis 25 °C, **Tafel 29**). Die oberen Extremwerte divergieren im Mittel um 8 °C, was durch die unterschiedliche Sonnenexposition der Orte zustande kommt. Werte unter 10 °C sind selten und meist Nachttemperaturen (vergl. Kap. 3.1.4.).

Die allgemein wesentlich höheren Temperaturen bei *P. betulina* liegen vor allem in der Sonnenexposition der Verpuppungsorte begründet. Der Einfluß der Jahreszeit ist offensichtlich gering. Das kann aus den großen Temperaturunterschieden an den Orten der *P. casta*-Weibchen und der *P. betulina*-Männchen geschlossen werden, die sich etwa zur gleichen Zeit festsetzen (**Tafel 20 und 28**).

Relative Luftfeuchte. An den Anspinnorten liegt die relative Luftfeuchte bei beiden Arten meist zwischen 35 und 50 % (Quartilabstände von MITT, **Tafel 29**) und sind daher für Schönwetterperioden charakteristisch. Die oberen Werte des Maximal-Kennwertes betreffen die Nachtstunden (vergl. Kap. 3.1.4.).

3.1.5.3. Diskriminanzanalyse

Die Unterschiede zwischen *P. casta* und *P. betulina* gegenüber Mikroklima-Parametern werden einander in der Diskriminanzanalyse gegenübergestellt (vergl. Kap. 2.7.).

Die Analyse erfolgt mit folgenden Mikroklima-Kennwerten als Variablen: Temperatur (MIN, MITT, MAX), Licht (MITT, MAX) und Feuchte (MIN). Damit werden nur Kennwerte verwendet, für die Unterschiede zwischen den Arten nachgewiesen sind. Geschlechtstypische Kennwerte sind nicht berücksichtigt.

Das Ergebnis der Diskriminanzanalyse ist definitionsgemäß eine mathematische Funktion, durch die unter Verwendung aller einbezogenen Variablen (hier die 6 Kennwerte der Mikroklima-Parameter) maximale Unterschiede zwischen den beiden Gruppen (*P. casta* und *P. betulina*) dargestellt werden (**Tabelle 20**). Diese sind im vorliegenden Fall hoch signifikant ($\alpha<0,001$; vergl. Kap. 2.7.).

Zur Interpretation der Funktion werden die partiellen F-Werte der einzelnen Variablen herangezogen. Je größer ihr Wert, umso bedeutender ist die entsprechende Variable für die Unterscheidung der beiden Psychiden-Arten. Die Mikroklima-Kennwerte werden auf diese Weise hierarchisch geordnet. Das Bestimmtheitsmaß R^2 gibt die Güte der Gruppen-Trennung an: bei $R^2=1$ können die beiden Arten mit Hilfe der verwendeten Variablen völlig voneinander unterschieden werden, bei $R^2=0$ ist keine Trennung möglich.

Tab. 20. Diskriminanzfunktion für die Arten *P. casta* und *P. betulina*.

Variable	Koeffizient	Standardabweichung des Koeffizienten	partieller F-Wert
Konstante	-0,00001	0,03914	
Temp MIN	-0,04235	0,13489	0,0985
Temp MITT	0,22038	0,22723	0,9407
Temp MAX	-0,35508	0,14794	5,7614
Licht MITT	0,14754	0,06271	5,5361
Licht MAX	-0,17996	0,07427	5,8714
rF MIN	-0,02043	0,04620	0,1956
R^2=0,30			

Die Orte, an denen sich die beiden Arten festsetzen, unterscheiden sich zur Zeit des Anspinnens vor allem in der Belichtung und der maximalen Temperatur (**Tabelle 20**). Da die Raupen zur Ortswahl den ausgeglicheneren Nachmittag bevorzugen, überlappen sich die Mikroklimawerte in weiten Bereichen (R^{2}=0,3; vergl. **Abbildung 25**).

3.1.6. Das Verhalten nach dem Befestigen des Gehäuses

Im vorigen Kapitel sind die Befestigungsorte für Gehäuse untersucht worden, an denen tatsächlich die Verpuppung stattgefunden hat, und zwar zur Zeit des Befestigens selbst (kurzer Balken in **Abbildung 26**). In diesem Kapitel wird der Zeitraum zwischen dem Anspinnen und der Verpuppung abgehandelt (langer Balken in **Abbildung 26**).

Im untersuchten Zeitbereich durchläuft die Raupe verschiedene, unscharf voneinander abgegrenzte physiologische Stadien (**Abbildung 26**). Nach dem Anspinnen des Gehäuses, das etwa einen Tag dauert, ist sie darin in ihrer gewöhnlichen Lage mit dem Kopf zur nun verschlossenen Vorderöffnung orientiert. Später dreht sie sich um und wird zur "physiologische Vorpuppe" (Kapitel 1.3.), dieses Stadium endet mit der Verpuppung. Untersucht wurde, wie häufig und in welchem physiologischen Stadium ein Abwandern vom gewählten Ort geschieht, auf welche Weise es mit dem Wettergeschehen korreliert ist und nach wie vielen Tagen die Raupe den Ort noch verlassen kann ("potentiell mobile Phase"). Außerdem soll die räumliche Verteilung der temporären mit der der endgültig gewählten Orte am Modellstamm verglichen werden.

3.1.6.1. Laborbefunde zur Dauer der potentiell mobilen Phase

Zur Charakterisierung der potentiell mobilen Phase wird erstens ihre Dauer und deren Abhängigkeit vom Mikroklima

herangezogen. Zweitens wird das physiologische Stadium der Raupe beschrieben, in dem die Abwanderung erfolgt (vergl. Kap. 2.4.). Eine "mobile Raupe" ist per Definitionem nie gedreht, weil das Abwandern ohne Ausnahme in normaler Lage nach dem Abmontieren des Gehäuses stattfindet. Damit ist jedoch nicht ausgesagt, daß sich eine gedrehte Raupe (Vorpuppe) nicht wieder rückdrehen und mobil werden könnte.

Die Erhebungen sind bei zwei konstanten Temperaturen durchgeführt worden (Kapitel 2.4.). Es existieren keine Differenzen zwischen den Geschlechtern, deshalb sind die Daten auf dem Artniveau zusammengefaßt. Die Dauer der physiologischen Stadien ist stark temperaturabhängig und ist bei 25 °C höchst signifikant kürzer als bei 15 °C (**Tabellen 21 und 22**). Bei *P. betulina* dauern die Stadien im Vergleich zu *P. casta* in allen Fällen etwas länger, die Unterschiede sind jedoch nicht signifikant.

Tab. 21. Dauer der physiologischen Stadien zwischen Anspinnen und Verpuppung. x_m=arithmetisches Mittel, s=Standardabweichung, r=Datenspannweite, n=Stichprobenumfang.

	Anspinnen bis Drehung (Tage)	Drehung bis Verpuppung (Tage)
15°C CASTA	x_m=5,00 n=9 s =2,06 r = 2 - 9	x_m=5,64 n=11 s =1,86 r = 3 - 8
15°C BETULINA	x_m=6,50 n=4 s nicht berechnet r = 5 - 8	x_m=6,25 n=4 s nicht berechnet r = 4 - 8
25°C CASTA	x_m=2,27 n=11 s =0,79 r = 1 - 4	x_m=2,00 n=11 s =0,45 r = 1 - 3
25°C BETULINA	x_m=2,50 n=14 s =0,50 r = 2 - 3	x_m=2,17 n=12 s =0,39 r = 2 - 3

Tab. 22. T-Tests nach STUDENT zur Signifikanzprüfung der Unterschiede aus Tabelle 21. ns nicht signifikant ($\alpha>0,05$), *** höchst signifikant ($\alpha<0,001$).

Stadium	verglichene Gruppen	berechneter t-Wert	Signifikanz-niveau
ungedreht	cas 15°C - cas 25°C	4,06	***
ungedreht	bet 15°C - bet 25°C	9,68	***
gedreht	cas 15°C - cas 25°C	6,31	***
gedreht	bet 15°C - bet 25°C	8,20	***
ungedreht	cas 15°C - bet 15°C	-1,33	ns
ungedreht	cas 25°C - bet 25°C	-0,87	ns
gedreht	cas 15°C - bet 15°C	-0,58	ns
gedreht	cas 25°C - bet 25°C	-0,96	ns

Die Verwandlung der Raupe in die physiologische Vorpuppe ist meist ein irreversibler Vorgang. Rückdrehungen sind ausnahmsweise bei *P. casta* in der 15 °C-Klimakammer festgestellt worden (6 Rückdrehungen, Mehrfachzählung pro Raupe möglich). Eine Abwanderung nach dem Anspinnen kommt daher fast ausschließlich bei Raupen vor, die sich noch nie gedreht haben. Die Raupe kann den gewählten Ort - bei ungünstigen Extremwerten des Mikroklimas - meist 2,27 bis 5 Tage bei *P. casta* und 2,5 bis 6,5 Tage bei *P. betulina* nach dem Anspinnen verlassen (**Tabelle 21**).

3.1.6.2. Dauer der potentiell mobilen Phase am Modellstamm in Relation zum Wetter

Nicht nur das endgültige, sondern auch das vorübergehende Anspinnen sowie das Abwandern erfolgt besonders häufig in Schönwetterperioden (**Tafeln 30 und 31**, Daten aus dem Jahr 1989). Die Passivphasen zwischen Anspinnen und Abwandern dauern meist einen bis zwei Tage, selten aber auch wesentlich länger (**Tafeln 30 und 31**). Folgende Interpretationen bieten sich an:

- Die Passivphasen sind mit dem potentiell mobilen Stadium der verpuppungsreifen Raupen gleichzusetzen.
- Es handelt sich um Häutungsperioden zwischen zwei Raupenstadien, in denen sich die Raupen ebenfalls festspinnen (Kap. 1.3.). Gegen diese Annahme spricht, daß die Raupen kurz vor der Verpuppung in die Versuchsanordnung gesetzt wurden und die Anzahl der Dauerraupen gering ist.

Zur Erklärung der außerordentlich langen Passiv-Perioden (**Tafeln 30 und 31**) gibt es ebenfalls mehrere Möglichkeiten (ein Entfernen von Gehäusen durch Vögel und Ameisen wird ausgeschlossen):

- Es handelt sich um Dauerraupen, die im Labor oft mehrere Wochen ohne zu fressen in der potentiell mobilen Phase verbrachten. Wahrscheinlich trifft diese Interpretation auf die besonders langen Perioden in der zweiten Maihälfte und im Juni zu.
- Es sind verpuppungsreife Raupen, die am gewählten Ort eine längere Schlechtwetterperiode überdauern. Das könnte zusätzlich für die Perioden im April und Anfang Mai der Fall sein. Die niedrigen Temperaturen verlängern dadurch die potentiell mobile Phase (siehe voriges Kapitel).

Untersuchungen mit individuell markierten Raupen.

Exakte Ergebnisse liegen für individuell gekennzeichnete Raupen am Modellbaum vor. Aufgrund der Dauer der potentiell mobilen Phase im Labor (bei 15 °C konstanter Temperatur) wird als geeigneter Beobachtungszeitraum die letzte Woche vor dem endgültigen Anspinnen herangezogen. Auf diese Weise kann das Verhalten der Raupen als Vorbereitung zur Verpuppung gedeutet werden. Die interspezifischen Unterschiede sind vernachlässigbar.

Folgende drei Ergebnisse sind wesentlich:

1. Die Raupen verbringen meist (ein bis) zwei Tage am Ort, bevor sie diesen wieder verlassen (**Tabelle 23**). 14 % der Raupen (6 von 42) setzen sich nur ein einziges Mal fest, sie finden damit auf Anhieb einen günstigen Verpuppungsort.

Tab. 23. Dauer der Passivphasen in der letzten Woche vor dem endgültigen Anspinnen (individuell markierte Raupen). 0 bedeutet, daß in dieser Zeit keine Passivphasen direkt beobachtet werden konnten.

Dauer der Phase in Tagen	Anzahl der festgestellten Passivphasen (n=42)
0	6 ******
1	9 *********
2	20 *********************
3	1 *
4	3 ***
5	2 **
6	0
7	1 **

2. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt man bei der Analyse der letzten Passivphase vor dem endgültigen Anspinnen (**Tabelle 24**).

Tab. 24. Dauer der letzten Passivphasen vor dem Verpuppen (individuell markierte Raupen). 0 bedeutet: keine Passivphase in der letzten Woche vor dem Anspinnen.

Dauer der letzten Phase in Tagen	Anzahl der festgestellten Passivphasen (n=21)
0	6 ******
1	.2 **
2	11 **********
4	1 *
7	1 *

3. Die Zahl der Versuche, die eine Raupe zur Wahl des Verpuppungsortes unternimmt, ist sehr selten größer als 4 (**Tabelle 25**). Häufig werden nur ein bis zwei Anläufe unternommen.

Tab. 25. Anzahl der Raupen, die in der letzten Woche vor dem Anspinnen eine bestimmte Zahl von Versuchen (Passivphasen) unternommen haben, einen günstigen Ort auszuwählen (individuell markierte Tiere).

Anzahl der Anläufe (letzte Woche)	Anzahl der Raupen (n=21)
1	6 ******
2	5 *****
3	4 ****
4	3 ***
5	0
6	2 **
7	0
8	1 *

Die 1989 am Modellstamm festgestellten längeren Ruheperioden (**Tafeln 30 und 31**) haben nach der Untersuchung der markierten Raupen höchstwahrscheinlich nichts mit der Wahl des Verpuppungsortes zu tun. Diese Phasen sind wahrscheinlich auf Dauerraupen zurückzuführen, mehrere sich nicht überlappende Phasen können außerdem zur selben Raupe gehören (keine Individualmarkierung).

Die Aufenthaltsdauer während der Passivphasen am Modellbaum ist geringer als die Dauer der potentiell mobilen Phase im Labor, weil am Stamm oft ungünstige Mikroklima-Extrema auftreten. Diese bringen die Raupen am Stamm zum Abwandern. Es ist der Raupe aber möglich, nicht nur einen einzigen, sondern im Normalfall bis zu drei Orte auf ihre Eignung als Verpuppungsstelle zu testen (**Tabelle 25**).

3.1.6.3. Mikroklima-Extremwerte in der potentiell mobilen Phase

Am Anspinnort sind mikroklimatische Extremsituationen im Hinblick auf die sessilen Stadien entscheidend. Von großer Bedeutung zur Wahrnehmung solcher Situationen durch die Raupe ist das Befestigen des Gehäuses während einer wolkenlosen Periode (Kapitel 3.1.4.). Zur Zeit des Anspinnens (kurzer Balken in **Abbildung 26**) treten jedoch vor allem bei *P. casta* häufig keine Extremwerte auf. Für Freilandbedingungen beträgt die Dauer der potentiell mobilen Phase etwa eine Woche (Kapitel 3.1.6.2.). Weiters bleiben die Raupen am Modellbaum meist nicht länger als 3 Tage an der gewählten Stelle (langer Balken in **Abbildung 26**) und können danach wenn nötig noch weitere Orte aufsuchen.

Die Wahrscheinlichkeit, daß die Raupen an den ersten drei Tagen nach der Ortwahl die dort zu erwartenden Extremwerte wahrnehmen können, ist sehr hoch (**Tabelle 25**, **Abbildung 27**). Die Daten beziehen sich auf endgültig befestigte Gehäuse, daher waren die Werte in diesem Fall für die Raupen akzeptabel. Nahezu an allen Anspinnorten von *P. betulina* (97 %) können in den drei Tagen Mikroklima-Extrema nachgewiesen werden, was die Stenözie dieser Art unterstreicht. Bei *P. casta* liegt der Anteil bei 86 %.

Tab. 24. Daten zu Abbildung 29. Erklärung im Text. Die unterschiedlichen Anzahlen (n) pro Art ergeben sich aufgrund fehlender Meßwerte. Kriterien für das Vorhandensein von Mikroklima-Extremwerten: 1.) Bewölkung von weniger als 3 Zehntel, oder 2.) Bewölkung zwischen 3 und 7 Zehntel bei gleichzeitigem steilen Anstieg bzw. Vorhandensein eines Gipfelplateaus in der Kurve von TMITT und einem Intervall für TDIFF von wenigstens 2 °C (Handmessung). Zur Definition der Meßgrößen TDIFF und TMITT siehe Tafeln 21 bis 24.

Art	Befestigungstag	2.Tag	3.Tag
P. casta PALL.	62% (n=143)	81% (n=128)	86% (n=135)
P. betulina Z.	86% (n=111)	93% (n=112)	97% (n=103)

3.1.6.4. Vergleich der vorübergehend und endgültig gewählten Orte am Modellbaum anhand ihrer räumlichen Verteilungen

In diesem Kapitel werden die Verpuppungsorte mit denjenigen Anspinnorten verglichen, von denen die Raupen - offenbar nach dem Feststellen ungünstiger Bedingungen - wieder abgewandert sind.

Sonnenexposition. Von den Raupen beider Arten wird zur vorläufigen Ortswahl die sonnenexponierte Südhälfte bevorzugt (**Tabelle 26, Abbildungen 28 und 29**). Diese Präferenz ist bei *P. betulina* noch ausgeprägter als bei der endgültigen Wahl. Die temporär und endgültig angesponnenen Gehäuse von *P. casta* sind bezüglich der Sonnenexposition sogar entgegengesetzt verteilt, da die Verpuppungsorte meist in der Schattenzone liegen. Die Differenzen sind höchst signifikant und lassen sich vor allem auf die Verteilungsunterschiede in der Südhälfte zurückführen (vergl. **Tabellen 27 und 28**).

Tab. 26. Vergleich von endgültig und vorübergehend am Modellbaum angesponnenen Gehäusen. Absolute Häufigkeiten.

Himmelsrichtung	*P. casta*		*P. betulina*	
	endgültig	temporär	endgültig	temporär
N	28	8	9	7
NO+NW	41	8	23	8
O+W	47	15	30	20
SO+SW	19	22	41	44
S	12	14	19	40
Summe	147	67	122	119

Tab. 27. Chi^2-Mehrfeldertest für *P. casta*: Chi^2-Werte der Einzelfelder, Chi^2-Summe und Signifikanzniveaus. Daten aus Tab. 26. Chi^2_R=25,5 bei df=4; α<0,001; gesamt: ***; Zellenwerte >3,8: *.

	N	NO+NW	O+W	SO+SW	S
endgültig	0,46	1,67	0,50	2,92	2,51
temporär	1,00	3,62	1,08	**6,31**	**5,43**

Tab. 28. Chi^2-Mehrfeldertest für *P. betulina*: Chi^2-Werte der Einzelfelder, Chi^2-Summe und Signifikanzniveaus. Daten aus Tab. 25. Chi^2_R=17,36 bei df=4; α<0,001; gesamt: ***; Zellenwerte >3,8: *.

	N	NO+NW	O+W	SO+SW	S
endgültig	0,10	3,41	0,87	0,10	**3,96**
temporär	0,10	3,49	0,89	0,38	**4,06**

Diese Unterschiede können folgendermaßen interpretiert werden: Bei den ersten Versuchen bevorzugen die Raupen beider Arten sonnenexponierte Stellen am Stamm. Offenbar sind dort die mikroklimatischen Verhältnisse zu extrem, daher wandern sie teilweise in weniger sonnenexponierte Zonen ab und verpuppen sich an diesen Stellen. Die beiden Arten ziehen sich unterschiedlich weit zurück. Daraus kann geschlossen werden, daß hier eine Maximierung eines für die späteren sessilen Stadien günstigen Wärmeangebotes vorliegt. Damit werden gleichzeitig nicht akzeptable untere Extremwerte (zu kalt und feucht) vermieden.

Borkenpräferenz. Hinsichtlich der Borkenpräferenzen gibt es nur geringe Unterschiede zu den Verpuppungsstellen (**Tabelle 29**). Die Fichte ist ebenfalls deutlich bevorzugt.

Tab. 29. Borkenpräferenz für vorübergehend angesponnene Gehäuse am Modellbaum. Relative Häufigkeiten bezüglich der Arten.

	Rotbuche	Fichte	Anzahl
P. casta	14%	86%	66
P. betulina	32%	68%	119

3.2. ERGEBNISSE DER FREILANDERHEBUNGEN

Die Befestigungstermine der Freilandgehäuse sind nicht bekannt, deswegen werden ihre Verteilungen den mikroklimatischen Zonen an den Stämmen zugeordnet (vergl. Modellbaum: Kapitel 3.1.2.). In der Folge finden nur Daten Verwendung, die sich auf endgültig an Baumstämmen angesponnene Gehäuse beziehen (Kapitel 2.3.).

P. casta wurde am Wilheminenberg untersucht, die Erbmerkmale der Tiere stimmen daher mit den Raupen in den übrigen Versuchen (Modellbaum, Labor) überein. Die sonnenexponierten Waldrandbiotope in Oberösterreich sind von Populationen beider Arten besiedelt, deren Verhalten aber keinen Zweifel über gleichwertige Reaktionsnormen gegenüber den in den Versuchen verwendeten Tieren zuläßt.

Zwei Habitat-Typen sind untersucht worden: ein mikroklimatisch ausgeglichener Standort im Waldesinneren und ein sonnenexponierter Waldrand. Die Eigenschaften der Modellbaum-Versuchsanordnung liegen zwischen diesen beiden Situationen.

3.2.1. Die Habitate im Waldesinneren

Das Habitat in Linz-Auhof ist auf Puppengehäuse von *P. betulina* untersucht worden. Im Vorfrühling steigen hier die Raupen in großer Zahl an den Baumstämmen hoch. Später im

Jahr sind keine Gehäuse mehr zu finden, deshalb entfällt für *P. betulina* eine Vergleichsdarstellung der Gehäuseverteilung im Waldesinneren. Zur Feststellung der Gehäuse wurde die Kronenregion abgesucht (Sommer 1989 und 1990). Der Erfolg war aber gering; immerhin sind zwei leere Gehäuse ausgewachsener Raupen an den Knospenbasen eines trockenen Ästchens in etwa 6 m Höhe gefunden worden. Dieses Ergebnis ist jedoch wegen der schlechten Erreichbarkeit und der enormen abzusuchenden Fläche nicht überraschend.

Alle folgenden Angaben beziehen sich daher auf *P. casta* im Habitat Wilheminenberg. Der Standort ist im Waldesinneren gelegen und befindet sich auf der Kuppel des Wilheminenberges (380 m.ü.M.). Der alte Eichenwald (*Quercus cerris L.* und *Qu. petraea (MATTUSCHKA) LIEBL.*) ist innerhalb des Hirschgeheges des Instituts für Wildtierkunde der Universität Wien (Veterinärmed.) gelegen[2]. Die Strauchschicht fehlt dort, in der Krautschicht sind *Agrostis tenuis SIBTH., Stellaria holostea L., Galium odoratum (L.) SCOP.* und *Brachypodium sylvaticum (HUDS.) PB.* besonders häufig (det. nach ROTHMALER et al., 1982, 1987). Hier kommt neben anderen Psychidenarten *P. casta* häufig vor; auch *P. betulina* konnte vereinzelt festgestellt werden, ihre Zahl ist aber für zusammenfassende Betrachtungen zu gering.

Mikroklima. An drei Baumstämmen sind Messungen des Mikroklimas während eines wolkenlosen Tages durchgeführt worden, zur Darstellung kommen die Daten eines repräsentativen Stammes (**Tafeln 32 bis 34**). Es sind starke Fluktuationen der Lichtstärke gegeben, die durch die Baumkrone hervorgerufen werden. Trotzdem erreichen die südgerichteten Sektoren die

2 Dem Vorstand Herrn Dr. K. ONDERSCHEKA danke ich für die Benützungsmöglichkeit des Geheges während meiner Erhebungen.

höchsten Werte. Regelmäßiger sind die Verhältnisse bei der Temperatur: Die Stammseiten unterscheiden sich nur wenig und die Werte erreichen kaum 25 °C. Die relative Luftfeuchte liegt im Vergleich zu Schönwetterverhältnissen am Modellbaum hoch.

Anspinnverhalten. Im Gegensatz zum Verhalten am Modellbaum bevorzugen die *P. casta*-Raupen vor allem die südseitigen Zonen, im nördlichen Sektor treten die geringsten Häufigkeiten auf (**Tabelle 30**, **Abbildung 30**). Die Raupen wandern - im Sinne der am Modellbaum erarbeiteten Interpretation - aufgrund des ausgeglichenen Mikroklimas nicht in die Schattenzonen ab. Meist befinden sich die Puppengehäuse oberhalb von 1 m Höhe, gleichzeitig ist das Geschlechterverhältnis zu Gunsten der Männchen verschoben (**Tabelle 31**). Die generelle Erhöhung der Befestigungsstellen gegenüber dem Modellbaum ist demnach auf die höhere relative Feuchtigkeit zurückzuführen, die hier nicht limitierend wirkt. Der geringe Anteil an Weibchengehäusen ist wahrscheinlich auf ein Anspinnen oberhalb des abgesuchten Stamm-Bereiches zurückzuführen.

Tab. 30. Aufteilung der angesponnenen Gehäuse von *P. casta* auf die Stämme bezüglich der Himmelsrichtungen. Absolute und relative Häufigkeiten.

	Anzahl	Anteil
Nord	5	8%
Ost	14	22%
Süd	28	45%
West	15	24%
Summe	62	100%

Tab. 31. Aufteilung der angesponnenen Gehäuse von *P. casta* auf die Stämme bezüglich der Höhe (bis 1,5 m). Absolute Häufigkeiten.

Höhenklasse	Gesamt	Männchen	Weibchen
0 bis 0,5m	12	6	2
0,5 bis 1m	15	6	2
1 bis 1,5m	35	10	3
Summe	62	22	7

3.2.2. Der sonnenexponierte Waldrand

Es handelt sich um den sonnenexponierten Rand eines alten Fichtenforstes im Wolfenerwald (400 m.ü.M.) bei Steyr, O.Ö., der an eine Schlagfläche grenzt. Der Boden ist frisch und ist dicht mit Brom- und Himbeerstauden bewachsen. In der Pflanzendecke ähnelt das Habitat dem bei HAUSER (1989 b) beschriebenen Standort im Wolfenerwald (Habitat Nr. 5). Im hier untersuchten Waldrand sind Gehäuse sowohl von *P. casta* als auch von *P. betulina* in geeigneter Menge festgestellt worden.

Mikroklima. Das Mikroklima wurde an einem repräsentativen Baumstamm bei wolkenlosem Himmel gemessen (**Tafeln 32 bis 34**). Es treten im Gegensatz zum Waldesinneren sehr großen Differenzen zwischen den Stammseiten und hohe obere Extremwerte bezüglich Einstrahlung und Temperatur auf. Bodennahe Zonen sind besonders wärmebegünstigt. Die relative Feuchte erreicht tagsüber sehr geringe Werte.

Anspinnverhalten. Die Lage der Verpuppungsorte bezüglich der Sonnenexposition ist im Vergleich zum Waldesinneren und dem Modellbaum konträr (**Tabelle 32** und **Abbildung 31**). Wegen der extremen mikroklimatischen Verhältnissen meiden sowohl *P. casta* als auch - in geringerem Maße - *P. betulina* die sonnenexponierten Stammseiten. Gehäuse von *P. betulina* sind im

Allgemeinen in größerer Höhe als bei *P. casta* befestigt (**Tabellen 33 und 34**), letztere sind besonders häufig im Bereich von 0,5 bis 1 m angesponnen. Die Geschlechterverhältnisse sind ähnlich wie im Waldesinneren (siehe voriges Kapitel), die Weibchen dürften auch hier die oberen Stammzonen aufsuchen.

Tab. 32. Aufteilung der angesponnenen Gehäuse von *P. casta* (cas) und *P. betulina* (bet) auf die Stämme bezüglich der Himmelsrichtungen. Absolute und relative Häufigkeiten.

	Anzahl cas	Anzahl bet	Anteil cas	Anteil bet
Nord	13	6	62%	30%
Ost	5	6	23%	30%
Süd	1	1	5%	5%
West	2	7	10%	35%
Summe	21	20	100%	100%

Tab. 33. Aufteilung der angesponnenen Gehäuse von *P. casta* auf die Stämme bezüglich der Höhe (bis 1,5 m). Absolute Häufigkeiten.

Höhenklasse	gesamt	Männchen	Weibchen
0 bis 0,5m	5	3	0
0,5 bis 1m	10	3	2
1 bis 1,5m	6	2	1
Σ_{casta}	21	8	3

Tab. 34. Aufteilung der angesponnenen Gehäuse von *P. betulina* auf die Stämme bezüglich der Höhe (bis 1,5 m). Absolute Häufigkeiten.

Höhenklasse	gesamt	Männchen	Weibchen
0 bis 0,5m	6	4	0
0,5 bis 1m	4	1	0
1 bis 1,5m	10	4	1
$\Sigma_{betulina}$	20	9	1

3.3. DIE STRUKTUR DES GEHÄUSES VOR UND NACH DEM ANSPINNEN

Der Anspinnvorgang wurde aufgrund von Sagittalschnitten durch das Gehäuse (REM-Aufnahmen) und durch direkte Beobachtung der Raupen analysiert. Es dauert einen bis eineinhalb Tage, bis das Vorderende am Substrat festgesponnen ist (3 Daten von *P. casta* am Modellbaum). Zunächst wird der Unterrand der Vorderöffnung mit Seidenfäden an das Substrat befestigt (**Abbildung 32**). Umso dichter dieses untere Gespinst wird, desto mehr werden gleichzeitig auch die Seitenränder angesponnen. Bei *P. casta* ist das Gehäuse bald nach dem Beginn des Anspinnens zwischen zwei seitlichen Seidenbänder aufgehängt, die deutlich stärker als das untere Gespinst sind (**Tafel 35, Abbildung 33**). Die Bänder sind auf glatten Flächen immer gut ausgebildet und bei vollständig angesponnenen Gehäusen etwa 0,5 bis 1 mm lang, auf rauhen können sie auch fehlen; bei *P. betulina* wurden sie nie nachgewiesen.

Die Raupen bearbeiten auch die Substratoberfläche, was bei Baumborken schwer nachzuweisen ist. An Gehäusen, welche an Grashalmen befestigt sind, zeigt sich jedoch, daß in die dünne Blattscheide ein rundes Loch gebissen und das Gehäuse in der Hauptsache am darunterliegenden eigentlichen Halm befestigt ist. Nach diesen Schritten wird die Fläche innerhalb des nun halbringförmigen Gespinstes mit Fäden überzogen und zuletzt der Oberrand des Gehäuses befestigt (**Abbildung 32**). Hierbei wird dessen Hinterende bei *P. casta* vom Substrat abgehoben, das Gehäuse von *P. betulina* bleibt wegen der weiter ventrad verschobenen Vorderöffnung meist dem Substrat anliegend.

Beim Vergleich der Gehäuse von ausgewachsenen Raupen und von Puppen zeigten sich minimale Unterschiede. Puppenwiegen oder ähnliche Strukturen fehlen. Lediglich an der Kontaktstelle zum Substrat wird ein 5 bis 30 µm - meist um 15 µm - starkes Diaphragma aus Seidengespinst angebracht, welches von

der Sackinnenwand ausgeht und die mechanisch belastbare Verbindung darstellt. Nicht zur Verpuppung angesponnene Gehäuse (Häutung, Ruhephase) sind von Hand aus weitaus leichter von der Unterlage abzulösen, höchstwahrscheinlich fehlt in solchen Fällen ein Diaphragma. Diese Querwand ist meist ein-, selten jedoch mehrschichtig.

An der Innenseite eines angesponnenen Gehäuses sind in Längsrichtung drei Zonen zu erkennen: das oben beschriebene Diaphragma, die "mittlere Gespinstzone" und der Endteil; alle Übergänge sind fließend (**Abbildung 34 bis 43**). Die Wand des Seidensackes ist konstant 20 bis 30 µm stark (in den Abbildungen artifiziell bis 50 µm).

Der Vorderrand (incl. "Fransen", siehe 1.3.) ist flach an der Unterlage befestigt. Zwischen der Substratoberfläche und dem dichten schüsselförmigen Diaphragma ist meistens ein lockeres Gespinst ausgebildet. Es enthält als mechanisch in alle Richtungen belastbare Komponente sternförmige räumliche Fadenknoten. Die Längsfäden des Diaphragmas divergieren von vorne nach hinten (**Abbildung 38**), die Fadenknoten sind hier flach. In dem Bereich des Gehäuses, an dessen Innenseite das Diaphragma befestigt ist, kann vor allem bei *P. casta* außen oft eine sekundäre ringförmige Verengung festgestellt werden.

Die "mittlere Gespinstzone" besteht aus einem dichten einschichtigen Fadenwerk, die Seidenfäden verlaufen meist horizontal in allen Richtungen (**Abbildung 40**). Sternförmige, flache Knoten, an denen jeweils mehrere Fäden miteinander verklebt sind, liegen ähnlich wie beim Diaphragma parallel zur Oberfläche des Seidensackes. An manchen Stellen sind größere Stücke von Pflanzenmaterial eingearbeitet worden, dort besitzt der Sack eine geringere Dichte (**Abbildungen 39 und 40**). Das Material wird dabei mit vielen Einzelfäden an den Sack geklebt (**Abbildung 41**; zur Bauweise der Gehäuse siehe 1.3.).

Der Endteil (hintere 2 mm) zeichnet sich dadurch aus, daß einerseits Fadenknoten selten auftreten und andererseits die Fäden mehr in der Längsrichtung verlaufen (**Abbildung 43**). Die Dehnfähigkeit wird dadurch auf Kosten der Reißfestigkeit in Querrichtung erhöht. Außerdem ist das Hinterende besonders bei *P. betulina* deutlich gelappt. Die etwa 5 länglichen Lappen (**Abbildung 42**) sind außen mit Material belegt und durch ein dichtes sowie dehnungsfähiges Gespinst untereinander verbunden, was vor allem beim späteren Schlüpfen der Imago von Bedeutung ist (Erweiterung der engen Hinteröffnung zum Durchtritt der Imago bzw. Puppe; Halt für die Männchenpuppe).

Die Exuvie des letzten Raupenstadiums liegt im vordersten Teil des Gehäuses, die Puppe befindet sich dahinter (**Abbildung 36**). Es stellt sich die Frage, ob die Kopfkapsel der Raupenhülle für die große Formstabilität des Gehäuse-Vorderendes (Winkel zum Substrat, Verwindbarkeit) bedeutsam ist. Nach dem Entfernen ist die Stabilität jedoch gleich, sodaß diese allein durch das Diaphragma und durch das Festspinnen des öffnungsrandes zustande kommt.

3.4. MORTALITÄT DER PUPPEN IM LABOR

Im Labor ergeben Raupen von *P. betulina* wesentlich weniger Imagines als bei *P. casta* (**Tabelle 35**, **Abbildung 44**). Das ist möglicherweise auf Krankheiten oder Parasitoide zurückzuführen, die von Freiland eingeschleppt wurden. Zwischen den Arten sind daher nur relative Vergleiche zulässig. Bei *P. betulina* verpuppen sich deutlich weniger Raupen bei niederer Temperatur (15 °C) als bei höherer (25 °C). Im Gegensatz zu *P. betulina* liegen die Puppen von *P. casta* dicht an der Hinteröffnung des Gehäuses.

Tab. 35. Absolute Häufigkeiten der von den eingesetzten Raupen (R) erreichten Stadien. Raupen, die sich bis zum 2.8.1991 (Versuchsende) nicht gedreht hatten, werden als Dauerraupen bezeichnet. Klimakammer-Versuche bei 15 und 25 °C.

	R	Dauer- raupen	Puppen	Imagines
CASTA 15°C	20	2	16	16
CASTA 25°C	19	0	17	12
BETULINA 15°C	26	1	7	2
BETULINA 25°C	26	0	16	11

Puppenmortalität. Besonderes Augenmerk soll auf die Mortalität der Puppen gelegt werden. Alle Puppen von *P. casta* ergeben bei 15 °C Imagines, bei 25 °C nur 75 % der Puppen (Daten aus **Tabelle 35**). Diese Unterschiede sind signifikant (α=0,026; Chi²-Vierfeldertest für geringe Häufigkeiten (= "exakter Test" nach FISHER & YATES)). Bei *P. betulina* sterben bei 15 °C 71 % der Puppen ab, bei 25 °C sind es nur 31 %. Die Unterschiede sind nicht signifikant (α=0,091; der Stichprobenumfang bei 15 °C ist durch die hohe Raupensterblichkeit aber sehr gering).

Trendmäßig besteht daher bei *P. casta* eine höhere Puppenmortalität bei der höheren Temperatur, bei *P. betulina* dürfte es umgekehrt sein. Letzteres wäre durch eine größere Anzahl von Puppen noch weiter zu untermauern.

Dauer des Puppenstadiums. Die Werte für *P. betulina* liegen in allen Fällen etwas höher als jene von *P. casta* (**Tabelle 36**). Männchen-Puppen benötigen ungefähr die doppelte Zeit zur Entwicklung wie die der Weibchen. Besonders niedrig ist die Dauer der Puppenruhe bei Weibchenpuppen in der 25 °C-Kammer: sie beträgt weniger als eine Woche.

Tab. 36. Dauer des Puppenstadiums bei *P. casta* und *P. betulina* im Labor (Konstant-Temperaturen).

	Männchen (Tage)	Weibchen (Tage)
15°C CASTA	x_m=40,1 n=4 r = 39 - 41	x_m=21,5 n=6 r = 18 - 24
15°C BETULINA	x_m=44 n=1 r = 44	x_m=26 n=2 r = 26
25°C CASTA	x_m=10,8 n=3 r = 9 - 12	x_m=5,6 n=10 r = 5 - 6
25°C BETULINA	x_m=11,5 n=8 r = 11 - 12	x_m=5.8 n=3 r = 4,5 - 6,5

3.5. UNTERSUCHUNGEN ZUR WINDVERFRACHTUNG DER ERSTRAUPEN

Im Zusammenhang mit der Höhe des Verpuppungsortes steht auch die Möglichkeit einer Windverfrachtung der Erstraupen (L_1). Diese weisen ein sehr geringes Gewicht auf und sind dadurch für die anemochore Verbreitung gut geeignet. Von *P. betulina* sind 20 Raupen samt Primärgehäuse gemeinsam gewogen worden, daraus ergibt sich pro Raupe ein Gewicht von 0,65 mg. Eine Eiraupe von *P. casta* wiegt samt Gehäuse 0,53 mg (Durchschnitt aus 40 Raupen).

3.5.1. Versuche in den Klimakammern

Zur Versuchszeit waren 45 L_1 von *P. betulina* mit vollständigen und 10 ohne oder mit unvollständigen Primärgehäusen vorhanden, bei *P. casta* war das Verhältnis 83 (vollständig) zu 7. Allgemein bauen die Raupen beider Arten aus dem Belegmaterial des Muttersackes ein Primärgehäuse, bevor sie diesen verlassen. Selten wurden Raupen mit unfertigem oder ohne Ge-

häuse durch den Wind verfrachtet, nie konnte bei solchen Tieren eine Abwanderung zu Fuß beobachtet werden.

Bei den Versuchen wurde die lokomotorische Aktivität der Tiere am Muttergehäuse notiert. Außerdem ist auf die Bildung eines "Schwebfadens (flottierender Faden)" geachtet worden, mit dessen Hilfe sie sich abseilen bzw. mit dem Wind vertragen lassen.

Verhalten der Raupen. Erstraupen von *P. casta* verlassen das Muttergehäuse, indem sie sich fallenlassen. Abwandernde Tiere wurden nicht beobachtet (**Tabelle 37** und **Abbildung 45**). Der Anteil an abgefallenen in Relation zu den gebliebenen L_1 verändert sich unbedeutend mit der Windgeschwindigkeit (α=0,921; Chi^2_E=0,164 mit 2 df; Chi^2-Vierfeldertest). Eine Schwebfadenbildung ist selten zu beobachten. Nicht abgefallene Tiere sind bei jeder Windgeschwindigkeit lokomotorisch aktiv oder mit dem Sackbau beschäftigt.

Bei *P. betulina* bleiben die meisten Erstraupen während des Versuches auf dem Muttergehäuse (**Tabelle 38** und **Abbildung 46**). Signifikant weniger Raupen verlassen dieses bei der höchsten Windgeschwindigkeit (3 m/s) (α=0,028; Chi^2_E=7,130 mit 2 df; Chi^2-Test; zum Erreichen der Testbedingungen (ZÖFEL, 1988) werden die Klassen "gewandert" und "abgefallen" zu "Ort verändert" zusammengefaßt, vergl. **Tabelle 39**).

Für *P. betulina* wurden zusätzlich folgende Beobachtungen gemacht. Bei einem Luftströmung von 0,3 m/s sind die Tiere lokomotorisch aktiv oder mit dem Bau des Gehäuses beschäftigt. Zwei Tiere seilen sich an Fäden bis zum Kontakt mit dem Netz ab (Fadenlängen: 30 und 50cm!). Bei 1,5 m/s spinnen alle abgefallene Raupen einen Schwebfaden, der mit einer Länge von 10 bis 15 cm vom Substrat abreißt. Die übrigen Tiere klettern am Muttergehäuse (aktiv). 3 m/s: Zwei Raupen fallen zusammen ohne Faden ab, eine davon war zuvor auf die andere geklet-

tert. Die übrigen Erstraupen zeigen keinerlei Aktivitäten und ziehen sich in ihre Primärgehäuse zurück.

Tab. 37. Abhängigkeit der Ortsveränderung von *P. casta*-Eiraupen von der Windgeschwindigkeit. Absolute Häufigkeiten. Gewandert: Raupe klettert vom Muttergehäuse auf Befestigungsvorrichtung, meist das Styropor. Abgefallen: mit oder ohne Fadenspinnen. Geblieben: auf Muttergehäuse, lokomotorisch aktiv oder passiv.

Wind V	gewandert	abgefallen	geblieben
0,3 m/s	0	18	10
1,5	0	22	15
3,0	0	15	9

Tab. 38. Abhängigkeit der Ortsveränderung von *P. betulina*-Eiraupen von der Windgeschwindigkeit. Absolute Häufigkeiten. Siehe Tabelle 37.

Wind V	gewandert	abgefallen	geblieben
0,3 m/s	8	2	14
1,5	3	7	21
3,0	0	2	22

Tab. 39. Chi^2-Zellenwerte zum Test des Einflusses unterschiedlicher Windgeschwindigkeiten auf das Verhalten von *P. betulina*-Erstraupen. Für die Gesamtsignifikanz ist vor allem die linke untere Zelle verantwortlich.

Wind V	Ort ver.	geblieben
0,3 m/s	1.646	0.635
1,5	0.217	0.084
3,0	**3.282**	1.267

Vergleiche zwischen den Arten. Vergleiche erfolgen für jede Windgeschwindigkeit bezüglich der Zahl von Raupen mit und ohne Ortsveränderung (die Klassen "gewandert" und "abgefallen" werden zu "Ort verändert" zusammengefaßt). Die

Unterschiede sind bei 0,3 m/s sind nicht signifikant (Chi^2_E=1,828 mit 1 df; α=0,176), bei 1,5 m/s signifikant (Chi^2_E=3,977 mit 1 df; α=0,046; Zellenwerte siehe **Tabelle 40**) und bei 3 m/s höchst signifikant (Chi^2_E=13.116 mit 1 df; α=0.0003; Zellenwerte siehe **Tabelle 41**). Das dann mit einer stetigen Abnahme gewanderter und abgefallener Betulina-Raupen bei Erhöhung der Windgeschwindigkeit interpretiert werden.

Tab. 40. Chi^2-Zellenwerte bei 1,5 m/s für den Vergleich zwischen den Arten.

Art	Ort ver.	geblieben
P. casta	1.209	1.075
P. betulina	1.443	1.283

Tab. 41. Chi^2-Zellenwerte bei 3,0 m/s für den Vergleich zwischen den Arten.

Art	Ort ver.	geblieben
P. casta	4.971	2.726
P. betulina	4.971	2.726

3.5.2. Beobachtungen am Modellbaum

An Erstraupen von *P. casta* konnten im Jahr 1990 auch Beobachtungen im Freien durchgeführt werden. Die Raupen verbrachten ihre Embryonalentwicklung am Modellbaum und schlüpften auch dort.

Muttergehäuse:

1.Gehäuse: Weibchenschlupf (und wohl auch Eiablage; vergl. HAUSER, 1990) am 14.5.90: Nordsektor, Fichte, Höhe=375 cm.

2.Gehäuse: Weibchenschlupf (Bem. siehe oben) am 2.5.90: Südwest, Buche, Höhe=295 cm. Mit Individualmarkierung.

3.Gehäuse: Weibchenschlupf (Bem. siehe oben) am 3.5.90;
Ost, Fichte, Höhe=96 cm.

Mikroklima-Meßdaten zu den Beobachtungen (Mittagsmessung, Handmethode):

11.6.: 100% bewölkt, Wind in 3m Höhe: 0.2 m/s (13 m/min)
1.Gehäuse: 16.8°C, 610 lux
2.Gehäuse: 16.8°C, 1800 lux
rFeuchte etwa 65 %

12.6.: 0% bewölkt, Wind in 3m Höhe: 0.3 m/s (15 m/min)
2.Gehäuse: 26.6°C, 34000 lux
rFeuchte etwa 40 %

13.6.: 100% bewölkt, Wind in 2m Höhe: 0.1 m/s (5 m/min)
3.Gehäuse: 16.6°C, 1300 lux
rFeuchte etwa 90 % (nach Regen).

Verhalten der Eiraupen:

11.6.: die L_1 sitzen entweder mit fertigem Primärgehäuse auf den Muttersäcken (Nr.1 und 2), kriechen am Baumstamm oder hängen an 5 bis 10 cm langen Fäden. Die Fäden gehen von vorspringenden Strukturen aus (z.B.. Köpfe der Markierungsnadeln, Gehäuseende). Nur wenige fressen von den Efeublättern am Stamm (350 cm Höhe).

12.6.: Erstes Gehäuse bereits ohne L_1, am zweiten befinden sich noch etwa 5 Tiere, ebensoviele hängen an Fäden vom Gehäuse.

13.6.: Zweites Gehäuse von den Raupen verlassen. Auf und neben dem dritten klettern Jungraupen, andere hängen an Fäden.

Die Freilandbeobachtungen bei *P. casta* unterscheiden sich von den Laborbefunden dadurch, daß häufig ein flottierender Faden gesponnen wird und die Raupen auch zu Fuß abwandern. Diese beiden Verhaltensmodi variieren offensichtlich stark mit den umgebenden Bedingungen und sind nicht windstärkenspezifisch.

4. DISKUSSION

4.1. LOKOMOTORISCHE AKTIVITÄT VOR DER VERPUPPUNG

Baumstämme werden von Arthropoden auf unterschiedlichste Weise genutzt (FUNKE, 1979, 1980, 1984, 1990). Für Schmetterlingsraupen sind die Stämme meist als Durchgangszone von Bedeutung, ihr Entwicklungsschwerpunkt liegt im Bereich der Baumkrone. Durch Wind und Regen fallen jedoch die Raupen in großer Anzahl zu Boden und klettern über die Stämme wieder hoch. Sie orientieren sich dabei durch Stammsilhouetten, bevorzugt werden dunkle Stämme.

Diese allgemeine Darstellung gilt nur in Ausnahmefällen für die einheimischen Psychiden, deren Raupen meist in der bodennahen Krautschicht leben. Bei Waldpopulationen von *P. betulina* hat z. B. die Stammregion im Frühjahr die Funktion einer Durchgangszone, wenn die Raupen von ihren Überwinterungsorten in die Kronenregion abwandern. Es gibt auch Arten (*Bacotia claustrella BRD.* und *Narycia spp.*, z. T. auch *P. betulina*), die ihre gesamte Entwicklung am Stamm (oder auf Felsen) durchmachen und die sich von Algen und Flechten ernähren. Ansonsten dient der Stamm nur als Verpuppungsort, so bei *P. casta*.

Wanderverhalten vor der Verpuppung. Die Zahl der ausgewachsenen Raupen von *P. casta* und *P. betulina*, die von der Versuchsanordnung Modellbaum abgewandert sind, ist erheblich. *P. casta* wandert offensichtlich horizontal am Boden. *P. betulina* klettert - nach Beobachtungen am Modellbaum und im Waldesinneren - vor allem in vertikaler Richtung, die Baumstämme werden oft wieder verlassen. Es gibt bei beiden Arten auch geschlechtstypisch unterschiedliche Aktivitäten am

Stamm: die Weibchen wählen häufig einen höheren Verpuppungsort als die Männchen und sind längere Zeit vor der Verpuppung am Stamm aktiv. Daraus kann jedoch nicht abgeleitet werden, daß die Weibchenraupen insgesamt aktiver sind. Im Fall bestimmter Noctuiden ist die Lokomotion allerdings von der Geschlechtsdetermination der Raupe abhängig (LEPPLA et al., 1979).

Das Wanderverhalten vor der Verpuppung tritt generell bei Psychiden auf und dient der Ausbreitung (HÄTTENSCHWILER, 1980 c). Ähnliches gibt es bei anderen Schmetterlingsfamilien. Raupen des Schwammspinners, *Lymantria dispar L.*, wandern tagsüber und orientieren sich nach dem polarisierten Licht. Außerdem kriechen sie auf senkrechte Strukturen (z.B. Baumstämme) zu, wenn sich diese in ihrer unmittelbaren Umgebung befinden (DOANE & LEONARD, 1975). Auch für die Weinmotte, *Phalaenoides glycine LEWIN*, ist eine Orientierung zu senkrechten Objekten nachgewiesen. Die Raupen verpuppen sich zum Teil in Spalten von Zäunen und Weinstöcken. Eine maximale Ausbreitung durch die wandernde Raupe wird bei dieser Art auf etwa einen Kilometer geschätzt (CORDINGLEY, 1980).

Tageszeitliche Aktivität. Die Raupen beider untersuchten Arten sind bezüglich der Nahrungsaufnahme und der Lokomotion überwiegend tagaktiv. Auch die Verpuppungsorte werden v. a. tagsüber ausgewählt, dabei wird am Modellstamm der Nachmittag bevorzugt. Die Raupen sind wegen der starken Einstrahlung vorher offensichtlich lokomotorisch passiv und vermeiden dadurch Hitze- und Austrocknungsstreß (vergl. EDNEY, 1977). Einen Aktivitätsknick während der Mittagszeit gibt es auch bei Raupen anderer Schmetterlingsarten, wie z. B. *Lymantria dispar L.* (DOANE & LEONARD, 1975). Bei *P. casta* sind bezüglich der Tageszeit im Anspinnverhalten geschlechtsspezifischen Unterschiede nachgewiesen, sie liegen in der Wahl der Wettersituation begründet (vergl. Kap. 4.3., Mikroklima). Die

Weibchen spinnen sich am Modellstamm auch bei stärkerer Bewölkung an, sind somit häufig am Vormittag aktiv.

Räumliche Konkurrenz am Modellstamm. Beide Arten sind am Modellstamm mit einer relativ hohen Raupendichte vertreten. Es kann aber eine räumliche Konkurrenz ausgeschlossen werden: Unter Zuchtbedingungen befestigen die Raupen ihre Gehäuse in großer Dichte meistens am Deckel des Behälters, dabei kommt es zu keinen Interferenzen. Manche Raupen spinnen das Gehäuse sogar an einem anderen fest, ohne daß dieses beschädigt wird. Am Modellbaum konnten in keinem Fall intra- oder interspezifische Interferenzen zwischen Raupen beobachtet werden. Eine große Zahl von Puppengehäusen auf kleinstem Raum kommt auch im Freiland vor (vergl. Tafel II bei FARQUHAR, 1934).

Dauerraupen. Bei Zuchten wurden für *P. casta* sogenannte Dauerraupen beobachtet, die noch ein zweites Mal überwinterten und erst im darauffolgenden Jahr Falter ergaben. Auch am Modellbaum und im Labor ist ein kleiner Anteil wahrscheinlich beider Arten als Dauerraupen anzusprechen. Sie verbringen oft Wochen passiv in einem angesponnenen Gehäuse und wandern danach wieder ab. Ihre weitere Entwicklung wurde nicht untersucht. Zur Genese hat MATTHES (1955 a) nachgewiesen, daß ein frühzeitiges Beendigen der Winterruhe durch Temperaturerhöhung den Anteil der Dauerraupen bei *Psyche crassiorella BRD.* erhöht. Bei der Wachsmotte *Galleria mellonella* führt im Gegensatz dazu eine Temperaturverminderung bei ausgewachsenen Raupen zu überzähligen Stadien (CYMBOROWSLI & MIECZYSLAVA, 1976), ähnliches ist bei einer Noctuide festgestellt worden (ARCHER et al., 1980). Die Ursachen für die Verzögerung der Metamorphose bei manchen Raupen von *P. casta* und *P. betulina* ist nicht bekannt, sie sind möglicherweise heterogen.

4.2. DIE HÖHENVERTEILUNG DER VERPUPPUNGSORTE

Die Höhe, in der sich die Verpuppungsorte befinden, ist geschlechts- und artspezifisch. Treten bei einer Psychidenart geschlechtsabhängige Unterschiede auf, dann liegen die Verpuppungsorte der Weibchenraupen ohne Ausnahme höher als die der Männchen (Kap. 1.2.). Diese Tatsache ist auf verschiedene Weise interpretiert worden.

GROSS & FRITZ (1982, ex COX & POTTER, 1988) untersuchten an der nordamerikanischen Art *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* folgende Möglichkeiten:

- Vermeidung von Futter-Konkurrenz mit Männchen. Die genannte Art bewohnt während der gesamten Entwicklung die relativ kleine Krone einer *Thuja*-Art, die Weibchenraupen wählen ab dem dritten Stadium und zur Verpuppung den oberen Kronenbereich. Für *P. casta* und *P. betulina* ist diese Deutung nicht stichhaltig.
- Vermeidung von Parasitismus. Nach neueren Untersuchungen an dieser Art ist der Parasitierungsgrad nicht höhenabhängig (COX & POTTER, 1988).
- Bessere Verbreitung der Pheromone des Weibchens.
- Effektivere Ausbreitungsmöglichkeit durch die Erstlarven.

Einfluß von Freßfeinden. Als Prädatoren kommen vor allem Ameisen in Frage, die Raupen und Puppen sind durch das Gehäuse aber gut geschützt. Am Modellbaum waren Ameisen in oft großer Zahl aktiv, eine Störung der Raupen wurde nie beobachtet. STÄGER (1923) berichtet, daß *Ptilocephala plumifera f. valesiella MILL.*-Raupen mit Gehäuse von den Ameisen geschont, ohne demselben jedoch gefressen werden. Sessile Weibchen, die aus dem Gehäuse schlüpfen, können durch Ameisen verschleppt werden. Das betrifft nach Beobachtungen am Modellbaum oft jene, die ihren Eivorrat noch nicht abgelegt ha-

ben. SZÖCS (1969) konnte an Psychiden, die in Wiesen vorkommen, feststellen, daß Weibchen von Ameisen weggetragen wurden. Außerdem unterbrachen sie bei Arten mit pupicolen Weibchen einige Kopulationen durch Wegzerren der Männchen. Offensichtlich sind große Ameisenvölker imstande, Psychidenpopulationen auf diese Weise stark zu dezimieren. HÄTTENSCHWILER (persönliche Mitteilung 1989) konnte nämlich in Wäldern oder an Waldrändern mit großen Völkern von Waldameisen nie Psychiden finden.

Die Bedeutung anderer Prädatoren für Psychiden ist gering und bei *P. casta* und *P. betulina* nicht nachgewiesen. Dazu zählen Faltenwespen, Raubwanzen, Fliegenlarven und Vögel (BERISFORD & TSAO, 1975; HORN & SHEPPARD, 1979). Auch Spinnen kommen als Freßfeinde in Frage (STAUDER, 1914; HÄTTENSCHWILER, persönliche Mitteilung 1989).

Die Rolle der Freßfeinde bezüglich der Höhe des Verpuppungsortes ist unklar. Wenn die Dichte der Prädatoren mit der Höhe am Stamm abnimmt, dann wäre ein höherer Verpuppungsort der Weibchen im Hinblick auf die Reproduktion (Mortalität der Weibchen, Kopulation) ein Selektionsvorteil. Zu diesem Thema müßten Untersuchungen durchgeführt werden.

Einfluß auf die Paarung. Eine Beeinflussung der Pheromonwirkung durch die Höhe des Lockortes ist bereits in der älteren Literatur angenommen worden (SEITZ, 1913; siehe auch REICHHOLF-RIEM, 1983). Einen experimentellen Nachweis gibt es dafür jedoch nicht (vergl. McNEIL, 1991). Möglicherweise sind Mikroklima (Luftströmungen) und Strukturen um das Weibchen für die Anlockung des Männchens von Bedeutung (HAUSER, 1990).

Für gewisse Schmetterlinge, deren Raupen an Bäumen leben, ist belegt, daß sich die Männchen im Pheromonfeld optisch an Baumsilhouetten orientieren (WITZGALL & PRIESNER, 1984). Zum Beispiel ist dieses Verhalten für baumbewohnende Arten von Glasflüglern (*Sesiidae*) nachgewiesen. Bei *Penniseta hylaeiformis LASP.* fehlt wahrscheinlich eine optische Kompo-

nente, die Eier werden auf Himbeer-Sträuchern abgelegt (PRIESNER et al., 1986). Die Kopulation findet bei *P. casta* und *P. betulina* am Verpuppungsort des Weibchens statt. Es wäre daher möglich, daß sich die Männchen während des Paarungsfluges zusätzlich optisch orientieren und sich zu senkrechten Strukturen (z. B. Baumstämmen) hinbewegen. Ein Einfluß der Höhe am Substrat ist aber kaum denkbar. Im Freilandexperiment kamen bei *P. casta* Kopulationen nahe am Boden ohne weiteres zustande (HAUSER, 1990).

Mikroklima. Der Grund, daß die Raupen mancher Psychidenarten die Krautschicht, in denen sie sich entwickeln, zur Verpuppung verlassen, liegt wahrscheinlich in der Empfindlichkeit der Puppen gegen hohe Luftfeuchte bei geringer Temperatur. Die Ausfallsquote durch Pathogene (v. a. Pilze) ist bei *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* in feuchten Jahren sehr groß, in trockenen dagegen gering (BERISFORD & TSAO, 1975). Psychiden sind bezüglich ihrer Habitatansprüche in vielen Fällen wärme- und trockenheitsliebend (HAUSER, 1989 b).

Alle Insekten weisen hygrothermale Präferenda auf, die sich mit dem Stadium, in dem sich das Tier befindet, und dem physiologischen Zustand ändern können (Gehalt an Körperwasser, Aktivitätszustand, Alter) (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1962; WILLMER, 1982). Möglicherweise wechseln diese Präferenzen bei *P. casta* und *P. betulina* innerhalb des letzten Raupenstadiums mit der Verpuppungsreife. Von größerer Bedeutung für die Auslösung des Hochkletterns vor der Verpuppung ist aber ein geändertes geo- bzw. phototaktisches Verhalten.

Die Höhe der Verpuppungsorte variiert bei *P. casta* und *P. betulina* mit der Sonnenexposition des Habitats. Am Modellstamm und am südseitigen Waldrand befinden sie sich in deutlich geringerer Höhe als im Waldesinneren. Die mesophile *P. casta* bevorzugt an stark besonnten Stämmen feuchte, bodennahe Bereiche, die an größere Trockenheit angepaßte

P. betulina wird an höheren Stellen gefunden. Männchenraupen von *P. casta* spinnen das Gehäuse vor allem bei Schönwetter an und meiden wegen der dann besonders geringen Luftfeuchte an sonnigen Standorten höhere Stammbereiche. Die Weibchenraupen der Art wählen hingegen keine bestimmte Wettersituation. Ihre Verteilung am besonnten Baumstamm ist zweigipfelig. Einerseits deckt sich ihr Verpuppungsbereich mit jenen der Männchen, diese Raupen spinnen sich wahrscheinlich bei Schönwetter an. Andererseits kommen sie erneut häufig an weitaus höheren Stellen vor, was nur beim Anspinnen bei stärkerer Bewölkung möglich ist. Im Waldesinneren wandern aufgrund des stets gemäßigten Mikroklimas die weitaus meisten Weibchenraupen in die Kronenregion. Daraus folgt, daß die geschlechtstypische Höhenverteilung am Substrat vom Ökoklima des Standortes (Besonnung) und von der Wahl der Wettersituation beeinflußt wird. Für die gegenüber der Trockenheit sensible *P. casta* ist die Austrocknungsgefahr bei Weibchenpuppen in höheren Bereichen besonnter Stämme größer als bei Männchenpuppen. Das wird sicher durch die wesentlich kürzere Dauer des weiblichen Puppenstadiums ausgeglichen.

Anemochore Verbreitung der Erstlarven. Durch die Reduktion des Lokomotionssystems der Weibchen ist eine Dispersion (vergl. SCHNEIDER, 1962) durch aktives Fliegen unmöglich. Diese Ausbreitungsweise ist für Schmetterlinge jedoch von Bedeutung. Auch die Windverdriftung geflügelter Imagines, die bei Kleinschmetterlingen eine besonders große Rolle spielt, ist bei den meisten *Psychidae*-Weibchen nicht möglich (SHREEVE 1990). Als Ausgleich findet erstens eine Wandertätigkeit der ausgewachsenen Larven statt (Kap. 4.2.). Außerdem werden die L_1 an einem Seidenfaden durch den Wind verbreitet ("Ballooning"). Das ist außer für *P. betulina* und *P. casta* (vergl. auch FARQUHAR, 1934) noch bei anderen Psychiden nachgewiesen: *Hylarcta huebneri WESTW.* (HEATHER, 1976) und *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* (COX & POTTER, 1986 & 1988)

nachgewiesen, möglicherweise auch bei *Dahlica lichenella L.* (BLAND, 1979) und *Oiketicus kirbyi* (DIERL, 1968).

Für *P. betulina* wurde im Labor eine starke Hemmung bei höheren Windgeschwindigkeiten nachgewiesen. Möglicherweise ist dieses Verhalten als Absicherung gegen ein Verfrachten zu großer Anteile der Nachkommenschaft aus der Population zu deuten. Die Anspinnorte weiblicher Gehäuse befinden sich nämlich im Vergleich zur *P. casta* durchschnittlich in deutlich größerer Höhe und die Wahrscheinlichkeit, in ein besiedelbares Habitat verbreitet zu werden, ist bei der warm-stenotopen *P. betulina* geringer als bei der eurytopen *P. casta*.

Bei *T. ephemeraeformis* findet das Ballooning zum Großteil nach dem Bau des Primärgehäuses statt. Solche Eiraupen überleben ungünstige Bedingungen am Landeplatz länger als Raupen ohne Gehäuse, gleichzeitig wird durch das größere Gewicht die Flugstrecke vermindert. Auch die L_1 von *P. casta* und *P. betulina* fertigen meist vor dem Abflug das Primärgehäuse an. Die zurückgelegte Strecke hängt außerdem von der Länge des Seidenfadens, der Windstärke und der Höhe des Startplatzes ab. Die resultierenden Verbreitungsstrecken betragen bei *T. ephemeraeformis* maximal etwa 75 m, für die Erstraupen von *Orgyia pseudotsugata McD.* (*Lymantriidae*) im Höchstfall 200-500 m (MITCHELL, 1979; COX & POTTER, 1986). Im Hinblick auf die Dispersion ist es daher von Vorteil, daß die Weibchenraupen einen höheren Ort zur Verpuppung auswählen, von dem später die Erstlarven anemochor verbreitet werden.

Windverbreitung ist auch bei einer Reihe anderer Arthropoden nachgewiesen, so bei Spinnen (EBERHARD, 1987; HEIMER, 1988), Larven von Schildläusen (WAINHOUSE, 1979) und Milben (JOHNSON & CROFT, 1976) und bei einer ganzen Reihe von Schmetterlingsarten unterschiedlicher Familien (Zusammenstellung für L_1 in COX & POTTER, 1986).

Als Verbreitungsmechanismen für Psychiden, die die gesamte Entwicklung am Boden verbringen, wurden Adhäsion an Tieren und Passieren des Darmkanals von Pflanzenfressern vor-

geschlagen (JOHNSON 1978). Diese Möglichkeiten sind aber reine Spekulationen. Anthropogene Verbreitung ist für *P. casta* (nach Nordamerika, FARQUHAR, 1934; JOHNSON & FARQUHAR, 1934) nachgewiesen und akzidentell auch für andere Psychidenarten angenommen worden (*Bruandia comitella BRD.*: BETTAG, 1983). Auch durch das Wasser werden die Gehäuse verbreitet, sie können wasserdicht abgeschlossen werden. Damit wird das Vorkommen der Psychiden selbst auf isolierten Inseln erklärt. Zusätzlich wurden Gehäuse an Vogelbeinen gefunden (SEITZ, 1913; HÄTTENSCHWILER, 1980 a).

4.3. HORIZONTALE VERTEILUNG DER PUPPEN AM SUBSTRAT IN RELATION ZUM MIKLROKLIMA

4.3.1. Das Mikroklima an den Verpuppungssubstraten.

Mit der Wahl eines erhöhten Verpuppungsortes setzt sich die Raupe in sonnenexponierten Habitaten einem besonders südseitig stark fluktuierenden Mikroklima aus. An Baumstämmen sowie an Mauern und Felsen ist ein Mosaik aus verschiedenartigen Nischen bezüglich des Punktklimas gegeben (siehe auch LÜDI & ZOLLER, 1953; GEIGER, 1960 und JOGER, 1988).

Stellen mit direkter Sonneneinstrahlung sind durch starke tageszeitliche Veränderungen der Mikroklima-Parameter gekennzeichnet, die Situation von Spalten in Mauern ist jedoch auch an Südseiten ausgeglichen (um bis zu 20 °C kühler als die Außenfläche, r.F. kaum unter 50 %). Maximale Temperaturgegensätze zwischen Nord- und Südseite eines besonnten Baumstammes sind an dessen Fuß nachzuweisen, gleichzeitig ist dieser Bereich - ähnlich wie bei Mauern und Felsen - im Vergleich zu höheren Zonen am feuchtesten. Die Westhälfte eines Baumstammes ist bei wolkenlosem Himmel wärmebegünstigter als

die Ostseite, es treten dort auch weitaus höhere Maximaltemperaturen auf (GEIGER, 1960).

Einfluß auf das Mikroklima nimmt an Regentagen auch der Wasserabfluß über den Stamm, er erfolgt für jeden Stamm an einer bestimmten Seite. Zusätzlich verändert der Aufwuchs von höheren Pflanzen (z. B. Efeu) und Kryptogamen Mikroklima und Struktur von bestimmten Substratzonen (vergl. BUTIN, 1954; JOGER, 1988).

In Wäldern ist das Mikroklima ausgeglichen, der obere Kronenbereich ist lichtbegünstigt und wärmer (SCHULZE, 1970).

4.3.2. Wahl des Verpuppungsortes im Hinblick auf die sessilen Stadien.

Vorrangige Mikroklima-Parameter für Insekten sind Temperatur und Feuchte; diese werden im Freiland durch Einstrahlung, langwellige Abstrahlung und Wind modifiziert. Wegen der geringen Größe der Insekten machen diese die Mikroklima-Schwankungen der Umgebung mit, von seltenen Erscheinungen wie Endothermie oder evaporativer Kühlung abgesehen. Um die Temperatur und gleichzeitig den Wassergehalt des Körpers in einem physiologisch günstigen Bereich zu halten, suchen Insekten geeignete Orte auf (BURSELL, 1974 a, b; EDNEY, 1977; MAY, 1979; WILLMER, 1982). Diese Orte können von mobilen Tieren bei Bedarf gewechselt werden, bei unbeweglichen ist das nicht möglich.

Im Fall der Psychiden wählt die Raupe den Ort aus, der später den Ansprüchen der sessilen Stadien gerecht werden muß. Die Raupen der hier untersuchten Arten können einen ursprünglich ausgewählten Ort wieder verlassen. Das ist im Hinblick auf das Vermeiden von ungünstigen Mikroklimaverhältnissen von großer Wichtigkeit. Der Verpuppungsort wird mit Vorliebe in einer Schönwetterperiode ausgewählt, in der Extrembedingungen am Substrat wahrgenommen und eventuell gemieden werden können (Ausnahme: Weibchenraupen von *P. casta*, siehe

voriges Kapitel). Der Anteil von Raupen, die diesen Zeitpunkt verfehlen, ist trotzdem - vor allem bei *P. casta* - nicht unerheblich. Außerdem ist im Freiland die Besonnung wegen teilweiser Bewölkung oft unvollständig, sodaß die Intensität der Parameter bei weitem unter der maximal auftretenden liegen kann. Unter diesen Gesichtspunkten ist es zur Beurteilung des Ortes vorteilhaft, daß sich die Raupe nicht sofort verpuppt. Damit ist es ihr möglich, die Mikroklima-Extrema des Ortes mit einer größeren Wahrscheinlichkeit wahrzunehmen und beim Auftreten ungünstiger Bedingungen abzuwandern.

Die Zeit, in der die Raupe zu einer Abwanderung fähig ist (Spanne zwischen Anspinnen und Drehung bei einmaligem Festsetzen) beträgt für die beiden untersuchten Arten unter Freilandbedingungen durchschnittlich 5 bis 6 Tage. Für *Psyche crassiorella BRD.* liegt dieser Wert wahrscheinlich bei 3-4 Tagen (vergl. MATTHES, 1953 a). Die schnellere Entwicklung dieser Art ist wahrscheinlich auf eine höhere Umgebungstemperatur während der Beobachtung (Coimbra, Portugal) zurückzuführen. Im Vorpuppenstadium ist keine Ortsveränderung mehr möglich. Es dauert bei *P. casta* und *P. betulina* im Durchschnitt 5 bis 6 Tage, bei *P. crassiorella* ist hingegen die Dauer vom Geschlecht abhängig (Männchenraupe etwa 8, Weibchenraupe etwa 4,5 Tage, MATTHES, 1955 b).

Die Raupen befestigen bei den ersten Wahlversuchen die Gehäuse vor allem an der sonnenexponierten Seite des Substrates und wandern danach nur so weit in die Schattenzone ab, daß die Sonnenbestrahlung noch tolerabel ist. Damit werden gleichzeitig auch für die sessilen Stadien zu kühle und zu feuchte Orte gemieden. Differenzen bezüglich der Exposition treten zwischen den beiden Arten, nicht aber zwischen den Geschlechtern auf. Große Unterschiede gibt es außerdem aus einsichtigen Gründen zwischen sonnenexponierten Standorten, an denen die Raupen bis in die Schattenseiten abwandern, und solchen im Waldesinneren, wo sie auf der Südseite der Stämme bleiben (*P. casta*). Die Verhältnisse am Modell-

stamm liegen etwa zwischen den beiden Standort-Typen, was sich auf die Verteilungen entsprechend auswirkt. *P. betulina* bevorzugt Orte mit wesentlich höheren Einstrahlungswerten als *P. casta*. Eine Zusammenfassung der Verhaltens-Abläufe geben die **Abbildungen 26 und 47**.

4.3.3. Auswirkungen des Mikroklimas auf die sessilen Stadien.

Die Präferenzen der verpuppungsreifen Raupen haben eine artspezifische Verteilung am Substrat zur Folge: *P. casta* bevorzugt im Vergleich zu *P. betulina* langfristig feuchtere und kühlere Verpuppungsorte. Zu den am Modellbaum erarbeiteten Unterschieden im Mikroklima zur Zeit des Anspinnens ist zu ergänzen, daß die Parameter (T, rF, L) stark voneinander abhängig und daher nur in einer gemeinsamen Darstellung sinnvoll sind. Beispielsweise ist die physiologische Wirkung eines bestimmten Wertes für die relative Luftfeuchte bei verschiedenen Temperaturen nicht gleichzusetzen, da bei höherer Temperatur das Sättigungsdruckdefizit des Wasserdampfes größer ist (BURSELL, 1974 b; EDNEY, 1977). Damit ist am Modellbaum bei gleicher relativer Feuchte der Anspinnorte beider Arten die Austrocknungsgefahr wegen der geringeren Temperatur bei *P. casta* kleiner als bei *P. betulina*. Dasselbe gilt für die Daten aus den Freilanderhebungen.

Die Mortalität der Puppen und Eier wird durch die Wahl eines günstigen Ortes niedrig gehalten. Ähnliches ist für Borkenkäfer nachgewiesen. Auf sonnenexponierten Seiten gefällter Baumstämme findet keine Eiablage statt, die Temperaturen erreichen hier bis 50 °C. Auf teilweise beschatteten Stellen werden fallweise Eier abgelegt, die aber Großteils austrocknen. Ein Optimum liegt in völlig beschatteten Bereichen, an der Stammunterseite ist jedoch die Mortalität wegen zu großer Feuchtigkeit hoch (SCHIMITSCHEK aus CLOUDSLEY-

THOMPSON, 1962). Bestimmte Augenfalter (*Satyridae*) legen die Eier artspezifisch an trockene oder feuchte Stellen ab. Die Mortalität der Eier ist im Labor nur bei solchen Feuchtewerten gering, die denen im natürlichen Mikrohabitat gleichen (KARLSSON & WIKLUND, 1985).

Wesentlich ist die ökologische Valenz der sessilen Stadien gegenüber den Mikroklima-Faktoren. Für die Puppen von *P. casta* ist im Labor eine Zunahme der Puppen-Mortalität mit steigender Temperatur nachgewiesen, bei *P. betulina* überleben mit sinkender Temperatur möglicherweise weniger Puppen. Das ist mit den Mikroklima-Präferenzen der Raupen an den Verpuppungsorten korreliert, was sich in der artspezifischen Verteilung bezüglich der Stammseiten sowohl im Freiland als auch am Modellbaum äußert. Im folgenden werden wichtige Gesichtspunkte dazu erörtert.

Temperatur. Unter Freilandbedingungen treten an den Verpuppungsorten große Temperaturunterschiede auf. Die obere Lethaltemperatur liegt bei poikilothermen Tieren relativ knapp über dem Temperaturoptimum (MAY, 1979). Aus diesem Grund ist es günstig, wenn das Thermopräferendum der verpuppungsreifen Raupe etwas unter dem Entwicklungsoptimum desjenigen sessilen Stadiums liegt, die die geringste obere Letaltemperatur aufweist. Weiters sind Fluktuationen besonders in suboptimale Bereiche einer Beschleunigung der Entwicklung förderlich (RATTE, 1985). Das gilt für Insekten im allgemeinen und ist besonders für die sessilen Stadien von Psychiden bedeutsam, da in einer kürzeren Zeitspanne auch letale Mikroklima-Situationen weniger wahrscheinlich auftreten. Zusätzlich wurde bei Insekten nachgewiesen, daß Temperaturschwankungen nach unten die Reproduktion positiv beeinflussen können. Zum Beispiel steigt dadurch meist deutlich die Eizahl. Im Gegensatz dazu führen relativ geringe Temperaturschwankungen nach oben bereits zu einer Senkung der Eizahlen (BURSELL, 1974 a, RATTE, 1985) oder zu einer Sterilisation der Männchen

(1 Tag / 34 °C bei der Stubenfliege, BURSELL, 1974 a). Eine negative Beeinflussung durch kurzzeitig erhöhte Temperaturen ist auch für Eier und Puppen von Schmetterlingen festgestellt worden, wobei aus einer zusätzlichen Verminderung der Luftfeuchte eine besonders hohe Mortalität resultierte (ARBOGAST, 1981; QAYYUM & ZALUCKI, 1987). Daraus kann geschlossen werden, daß die Einnischung bezüglich des oberen Temperaturlimits besonders sorgfältig erfolgen muß. Dem trägt das Verhalten von *P. casta*- und *P. betulina*-Raupen Rechnung, indem das Anspinnen bei Schönwetter erfolgt und bestimmte Stammseiten bevorzugt werden. Zur Vermeidung zu geringer Wärmemengen und einer damit verbundenen längeren Entwicklungsdauer sowie einer erhöhten Mortalität (v. a. *P. betulina*) siehe die Kapiteln 4.3.2. und 4.4.

Wasserhaushalt. Temperatur und Feuchte sind stark miteinander gekoppelt, beide sind durch die Sonneneinstrahlung beeinflußt. Das bei *P. casta* und *P. betulina* nachgewiesene Vermeiden zu langer Sonneneinstrahlung (Modellbaum, Freiland) ist als Schutz vor Austrocknung zu deuten. Bei den sessilen Stadien kann der Wasserverlust durch Respiration (Stigmen, Mikropylen) und über das Integument nicht durch die Aufnahme von Wasser kompensiert werden. Eine Ausnahme stellen möglicherweise die Eier dar, die sich aber - vor dem Kontakt mit flüssigem Wasser geschützt - in der weiblichen Puppenhülle befinden. Die Gewinnung von metabolischem Wasser ist in ihrer Bedeutung umstritten (BURSELL, 1974 b; EDNEY, 1977; WILLMER, 1982). Deshalb ist es notwendig, durch ethologische (Ortswahl) und morphologische Anpassungen den Wasserverlust zu minimieren. Die Lebensdauer der sessilen Weibchen von meist wenigen Stunden ist höchstwahrscheinlich zu gering, als daß eine ernsthafte Austrocknungsgefahr bestehen würde. Die Kutikula von Insekten-Puppen und -Eiern besitzt meist eine besonders geringe Wasserpermeabilität (BURSELL, 1974 b). Im Gegensatz dazu ist das Chorion von *P. casta* sehr dünn, aller-

dings verhindert eine Lipidschicht unter dem Chorion und die Ablage der Eier in die Puppenhülle des Weibchens größere Wasserverluste (CHAUVIN & BARBIER, 1974). Dasselbe dürfte auch bei den Eiern von *P. betulina* der Fall sein. Interspezifische Unterschiede in der Wasserpermeabilität sind z. B. für Puparien verschiedener *Glossina*-Arten nachgewiesen (bis 7-fach, BURSELL, 1974 b) und könnten auch eine Erklärung für die unterschiedlichen Verteilungen der Verpuppungsorte von *P. casta* und *P. betulina* sein.

Einfluß des Gehäuses auf Temperatur und Feuchte. Das Gehäuse von Psychiden besitzt mannigfaltige Funktionen für alle Stadien und sogar für das Paarungsverhalten (Liste bei HAUSER, 1989 a). Hier soll die Modifikation des Mikroklimas zur Sprache kommen. Für Psychiden-Weibchen, die das Gehäuse nicht verlassen, hat DIERL (1973) im Experiment nachgewiesen, daß diese ohne Gehäuse wesentlich kürzer leben. Das führte er auf einen Wasserverlust zurück. Auch die Säcke der Pelzmotte, *Tinea pellionella L.*, schaffen um das Tier bei Trockenheit ein feuchteres Mikroklima (CHAUVIN et al., 1979). Diese Eigenschaften sind bei den Gehäusen von *P. casta* und *P. betulina* sicher dazu geeignet, am Verpuppungssubstrat durch die Einstrahlung auftretende Minimalwerte in der Luftfeuchte abzupuffern und verhindern damit einen stärkeren Wasserverlust bei Puppen und Eiern.

Auch die Temperatur wird vom Gehäuse beeinflußt. Bei *Thyridopteryx ephemeraeformis HAW.* ist sie tagsüber vor allem bei direkter Sonneneinstrahlung höher als in der Umgebung. Der Unterschied beträgt bis zu 6 °C. Die Aufheizung wird auf die dunkle Farbe zurückgeführt, ein Beitrag metabolischer Wärme durch die Raupe konnte ausgeschlossen werden (BARBOSA et al., 1983; COX & POTTER, 1986). Die Erwärmung dürfte jedoch in den meisten Fällen eine negative Beeinflussung sein, da sie gleichzeitig mit Temperaturspitzen auftritt und diese noch verstärkt. In diesem Sinn kann das Verhalten der Puppen

mancher Psychiden-Arten interpretiert werden, die sich bei direkter Sonneneinstrahlung oft weit aus dem Gehäuse herausdrehen und sich bei Beschattung wieder in dieses zurückziehen. Es handelt sich dabei um *Acanthopsyche atra L., Pachythelia villosella O., Megalophanes stetinensis HER., M. s. viadrina STAUD., Phalacropterix graslinella BOISD.*, und um eine *Ptilocephala sp.*, von denen das Verhalten nur für die beweglichen Männchenpuppen nachgewiesen ist (die Weibchenpuppen sind völlig immobil) (STANDFUSS, 1879; TUTT, 1900; MATTHES, 1947 a). Alle diese Arten besitzen große Gehäuse, die sich darum besonders stark erwärmen können. Die Temperaturbeeinflussung in kleinen Gehäusen wie bei den untersuchten Arten ist zweifellos wesentlich geringer. Trotzdem konnten an einem wolkenlosen Vormittag am Modellbaum zwei Raupen von *P. casta* beobachtet werden, die aus der Hinteröffnung des südseitig angesponnenen Gehäuses mit dem Kopf voran bis zur Abdomenmitte herausragten. Bei *Choristoneura conflictana* (*Tortricidae*) wurde darüberhinaus festgestellt, daß die von Raupen bewohnten, oben und unten offenen Blattrollen senkrecht gestellt sind, was einer übermäßigen Erwärmung des Innenraumes bei Besonnung entgegenwirkt ("Kamin-Effekt", MAY, 1979).

Das Gehäuse bietet außerdem für die empfindliche frisch gehäutete Puppe einen Schutz vor Austrocknung und vor Prädatoren. Diese Häutung findet aber möglicherweise zu mikroklimatisch gemäßigten Tageszeiten (Dämmerung) statt, was für den Zünsler *Diatraea grandiosella* belegt ist (TAKEDA, 1983).

Damit sich alle an den Verpuppungsort gebundenen Stadien entwickeln können, müssen diese in der Größenordnung ähnliche Ansprüche an das Mikroklima stellen. Eine gewisse Verschiebung ergibt sich durch die jahreszeitliche Beeinflussung des Ortes, die Embryonalentwicklung fällt in einen wärmeren Zeitabschnitt. Durch die Sonnenexposition des Ortes ist trotzdem ein ähnliches Mikroklima-Regime gegeben. Die geforderte Über-

einstimmung kann durch morphologische, physiologische und ethologische Mechanismen gewährleistet werden. Untersuchungen gibt es darüber allerdings nicht. Möglicherweise ist das Ablegen der dünnschaligen Eier in die Puppenhülle des Weibchens ein solcher Mechanismus, wahrscheinlich spielt auch Akklimatisation (vergl. BURSELL, 1974 a) eine Rolle.

4.4. ZUR WAHL VON BESTIMMTEN OBERFLÄCHENSTRUKTUREN

Nach ROSENBERG (1974) sind an Oberflächen, die von Luft umströmt sind, Grenzschichten ausgebildet. Sie zeichnen sich im Vergleich zur Umgebung durch stark reduzierte Windgeschwindigkeiten und laminare Strömungsmuster aus. Die Grenzschicht ist umso dicker, je strukturierter die Oberfläche ist.

Im Freiland sind die Tiere fast immer mit Luftströmungen konfrontiert, auch wenn sie am Modellbaum relativ gering sind. Diese können bei niederen Temperaturen und eventuell regennassen Gehäusen bewirken, daß die Puppen - oder allgemein die sessilen Stadien - für längere Zeit unterkühlt werden. Im Hinblick auf die frühe Jahreszeit, in der das Anspinnen erfolgt, sind besonders geringe Temperaturen möglich. Davon wäre besonders die wärmeliebende *P. betulina* betroffen. Die Bevorzugung einer strömungsarmen Grenzschicht verhindert einen exzessiven Wärmeverlust durch Advektion und ist in dieser Hinsicht für das Überleben der sessilen Stadien von Vorteil. Auf der anderen Seite kann bei hoher Temperatur und geringer Luftfeuchte ein Tier leicht austrocknen, das zusätzlich dem Wind ausgesetzt ist (HARRELL et al., 1979).

Mit beiden Argumenten steht im Einklang, daß sich die Raupen am Modellbaum v. a. zwischen den Schuppen der Fichtenborke befinden. Zusätzlich ist beobachtet worden, daß die Gehäuse von *P. betulina* mit der Ventralseite immer dem Substrat anliegen und so die Grenzschichte optimal ausnutzen, während sie bei der kältetoleranteren *P. casta* meistens in einem Win-

kel von etwa 45° von der Oberfläche abstehen. Weiters ist die Lage der Puppen im Gehäuse nach Laborbefunden je nach Art unterschiedlich: bei *P. casta* liegen sie knapper an der Hinteröffnung als bei *P. betulina*.

Eine Grenzschichte ist unter den Laborbedingungen durch den völlig fehlenden Wind nicht vorhanden. Dadurch sind hier die Puppen meist gleichmäßig auf der Rotbuchen- bzw. der Fichtenborke zu finden.

Aufgrund der Laborergebnisse gibt es auch deutliche Präferenzen für Oberflächenstrukturen im Zehntelmillimeter-Bereich. Die Ursache liegt höchstwahrscheinlich in einer effektiveren Möglichkeit zur Befestigung des Gehäuses.

Es werden nicht Baumstämme mit einer bestimmten Borkenstruktur bevorzugt, was der geteilte Stamm im Modellbaum-Versuch suggerieren könnte. Eine Wahrnehmung der Oberflächenstruktur wäre den Raupen durch die Orientierung aus der Ferne mittels Stammsilhouetten nicht möglich. Vielmehr werden an den aufgesuchten Stämmen stärker strukturierte Orte gewählt, bei einer relativ glattrindigen Buche sind das z. B. Astbasen und Risse.

4.5. UMBILDUNGEN VON PSYCHIDEN-GEHÄUSEN VOR DER VERPUPPUNG

Gespinste aus Serofibroin-Fäden mit Doppelstruktur kommen außer bei Schmetterlingen auch bei Köcherfliegen und Blattwespen vor (SCHEDL & KLIMA, 1980; WICHARD, 1988). NAUMANN (1977) teilt die Kokons der Schmetterlinge nach ihren Bestandteilen ein, Psychidengehäuse können demnach zum Lymantriiden-Typus gezählt werden. Dieser besitzt zwar Fremdeinschlüsse in der Seidenwand, es fehlen jedoch Exkretkristalle.

Die Raupen von *P. casta* und *P. betulina* befestigen zur Verpuppung die Gehäuse in arttypischer Weise am Substrat.

MATTHES (1955 b) hat bei der nahe verwandten *Psyche crassiorella BRD.* eine weitere Form des Anspinnens beschrieben: "Dazu wird zunächst ein Ring gesponnen, dessen Durchmesser etwa dem der vorderen öffnung des Hauses entspricht, dann wird durch überwiegend radiär gezogene Spinnfäden der Ring zu einer Scheibe vervollständigt, die zugleich die Vorderöffnung des Hauses verschließen hilft, häufig unter Einschaltung eines kurzen, stielförmigen Verbindungsstückes." Die verpuppungsreife Raupe von *Megalophanes viciella DENIS & SCHIFF.* spinnt um einen Grashalm einen Ring, an dem das Gehäuse befestigt wird. Wenn sie sich an einem Baumstamm festsetzt, dann wird vorher auf der Borke ein Gespinstpolster angelegt und das Gehäuse in der Folge daran festgesponnen (SCHÄTZ, 1955). Die Raupen von *Eumeta crameri WESTW.* hängen das Gehäuse an einem Gespinstfaden an die Zweige der Futterpflanze, der bei den Männchen länger als bei den Weibchen ist (AMEEN & SULTANA, 1977).

Weitaus die meisten Psychidengehäuse werden zur Verpuppung ausschließlich mit dem Vorderende festgesponnen, so auch bei den zwei hier untersuchten Arten. Eine Ausnahme ist z. B. *Praesolenobia clathrella F.-R.*, bei der die weiblich determinierte Raupe das Gehäuse mit dem Vorderende nach unten an einem Halm ausrichtet und es mit dem Vorderende, meist aber zusätzlich am Hinterende festspinnt. Zwei Befestigungspunkte sind auch bei *Oreopsyche vorbrodtella WRLI.* festgestellt worden (LICHTENBERGER, persönl. Mitteilung 1991). Das Gehäuse dieser Art wird dabei am vorderen Ende und nach dem ersten Drittel außerordentlich fest angesponnen.

Bei manchen Psychiden wird das Gehäuse vor der Verpuppung umgebaut. Bei *Amicta quadrangularis CHRIST.* wird im Inneren eine Puppenwiege angelegt, die hintere Gehäuseöffnung zusätzlich mit einer Gespinstmembran verschlossen. Diese Strukturen werden als Austrocknungsschutz gedeutet. Außerdem entfernen aus unbekanntem Grund Männchenraupen vor der Ver-

puppung den hintersten Teil ihres Gehäuses (KRAEMER, 1949). Vor allem Weibchenraupen von *Acanthopsyche atra L.* sollen nach COWL (in TUTT, 1900) im Inneren ein Seidengespinst anlegen, das die hintere Öffnung verschließt und damit Freßfeinden und Parasiten den Eingang verwehren soll. Das ist nach eigenen Beobachtungen aber nicht der Fall. Wahrscheinlich wurden irrtümlich die Kokons großer Ichneumoniden als Puppenwiegen der Weibchen angesehen. Männchenraupen vieler Arten der *Oiketicinae* spinnen an das Hinterende des Gehäuses ein nacktes Seidenrohr, in dem sich vermutlich die Puppe beim Imaginalschlupf in der richtigen Position verankern kann (MATTHES, 1947 a; FORSTER & WOHLFAHRT, 1960; SCHÄTZ, 1966; HÄTTENSCHWILER, 1970). Die Weibchenraupe von *Megalophanes viciella DENIS & SCHIFF.* stülpt vor der Verpuppung das Hinterende des Gehäuses etwas ein und spinnt es an der Sackinnenwand fest. Bei der männlich determinierten Raupe tritt dieses Verhalten nicht auf (GROMYSZ, 1960 a). Männchenraupen einer nicht näher bestimmten *Ptilocephala*-Art umgeben das gesamte befestigte Gehäuse mit einem dichten Seidengespinst, im Inneren wird eine Puppenwiege gebildet (MATTHES, 1947 a). Manche Psychidenarten graben sich zur Verpuppung teilweise ein, bei *Oiketicoides febretta BOYER* wird das Vorderende mit einem unterirdischen Gespinst ("Erdkappe") verschlossen (MATTHES, 1948).

Derartige Bildungen fehlen bei Psychiden mit kleinen Gehäusen, so auch bei *P. casta* und *P. betulina*. Die Puppen der *Oiketicinae* sind im männlichen Geschlecht sehr mobil (vergl. Kap. 4.3.3.). Sie besitzen eine spezielle Rücken-Bedornung, mit deren Hilfe sie sich im Gehäuse vor und zurück bewegen können. Aus dieser Sicht sind die Gespinste für die Mobilität im Gehäuse von Bedeutung. Außerhalb der *Oiketicinae* gibt es keine derartig deutliche Differenzierung der Rückendornen (HÄTTENSCHWILER, 1977), möglicherweise ist das Fehlen von Gespinsten im Inneren damit zu erklären.

5. Zusammenfassung

Gegenstand der Untersuchungen ist das Verhalten in Abhängigkeit von unterschiedlichen ökologischen Parametern an den Verpuppungsorten der Schmetterlingsarten *Psyche casta PALLAS* und *Proutia betulina Z.* (*Psychidae*), die im Raupenstadium Gehäuse bewohnen. An diesem Ort befinden sich neben den Puppen außerdem die sessilen Weibchen und die Eier ("sessile Stadien"). Abiotische und biotische Einflüsse auf die sessilen Stadien werden behandelt, ebenso die Auswirkung der Ortslage auf die Windverbreitung der Erstlarven (L_1). Drei verschiedene Methoden wurden für die Untersuchungen herangezogen: Freilandbeobachtungen am natürlichen Standort, Freilanduntersuchungen unter kontrollierten Bedingungen ("Modellbaum") und Klimakammerversuche (Labor). Der kronenlose Modellbaum ist aus einer Rotbuchen- und einer Fichtenhälfte künstlich zusammengesetzt und besitzt deshalb große Unterschiede in der Borkenstruktur. Er ist im Freiland aufgestellt und vormittags der Sonne ausgesetzt. Zusätzlich wird die Morphologie des Gehäuses untersucht. Aus den Untersuchungen resultieren die folgenden Ergebnisse.

Vor der Verpuppung wandern die Raupen vor allem in der Krautschicht (*P. casta*) oder nach oben in die Kronenregion (*P. betulina*). Eine größere vertikale Komponente ist bei den Weibchenraupen beider Arten festzustellen. Das Wanderverhalten dient der Artausbreitung.

Beim Laufen und Klettern wird ständig ein Seidenfaden (Doppelstruktur) erzeugt, der als Absturz-Sicherung dient und zur Überwindung spiegelglatter Oberflächen geeignet ist. Zur Fixierung wird der Faden in Abständen an die Unterlage geklebt. An rauhen Flächen ist der Fadenverlauf geradlinig, bei glatter Unterlage werden Querfäden gezogen. Die Raupen können sich am senkrechten Substrat in

allen Richtungen bewegen, das Lokomotionsverhalten wird im Detail dargestellt.

Zur Verpuppung heften die Raupen ihre Gehäuse an Substrate, z. B. an Baumstämme. Für die Präferenz bestimmter Stammseiten ist vor allem die Besonnung ausschlaggebend: In Wäldern bevorzugen die Raupen südseitige Orte, an sonnenexponierten Waldrändern schattigere Bereiche. *P. betulina* spinnt sich auch in letzterem Habitat-Typ häufig an West und Ostseiten an, während *P. casta* hier besonders auf der Nordseite häufig ist. Diese Unterschiede decken sich mit den mikroklimatischen Ansprüchen an das Habitat: *P. betulina* ist stenotop (warm-stenotherm), *P. casta* eurytop.

Bei der Höhenverteilung treten geschlechtstypische Unterschiede auf: Weibchenpuppen sind in deutlich größerer Höhe zu finden als Männchenpuppen. Diese Differenzen sind außerdem artspezifisch (*P. betulina* höher als *P. casta*) und vom Mikroklima abhängig. Bei sonnenexponierten Stämmen befinden sich die Männchen- und ein Teil der Weibchenpuppen von *P. casta* am feuchteren Stammfuß, der Rest in größerer Höhe. In Wäldern sind nahezu alle Weibchen in der Kronenregion, die Männchen vor allem in den ersten Metern über dem Boden angesponnen.

P. casta verpuppt sich etwa 4 Wochen früher als *P. betulina*. Die männlich determinierten Raupen häuten sich im Freiland etwa um ungefähr 2 Wochen früher zur Puppe als Weibchenraupen. Durch unterschiedliche Entwicklungsdauer wird aber ein gleichzeitiges Schlüpfen der Imagines erreicht.

Das Anspinnen des Gehäuses zur Verpuppung findet meist bei Schönwetter statt, damit können die oberen Mikroklima-Extrema am Stamm wahrgenommen und gegebenenfalls gemieden werden. Das Anspinnen beginnt am Modellstamm tageszeitlich meist nach einer Periode mit direkter Einstrahlung. Es sind dann noch Unterschiede im Mikroklima zwischen den Stammseiten erkennbar, die Raupe ist jedoch während des

Anspinnens keinem Hitze- und Trockenheitsstreß durch direkte Besonnung ausgesetzt. Im allgemeinen sind die Raupen tagaktiv.

Am Modellbaum ist für Weibchenraupen von *P. casta* keine Bevorzugung einer bestimmten Tageszeit und nur eine geringe Präferenz bezüglich des Bewölkungsgrades festzustellen. Raupen, welche den Verpuppungsort bei stärkerer Bewölkung wählen, spinnen das Gehäuse in größerer Höhe fest, weil dann ihre lokomotorische Aktivität nicht durch die geringen Luftfeuchten oberhalb des Stammfußes begrenzt wird.

Die Orte, an denen sich die beiden Arten zur Verpuppung festsetzen, unterscheiden sich zur Zeit des Anspinnens vor allem in der Einstrahlung und der maximalen Temperatur. Da die Raupen zur Ortswahl den ausgeglicheneren Nachmittag bevorzugen, überlappen sich die Mikroklimawerte in weiten Bereichen. Die Raupen von *P. casta* spinnen sich bei einer mittleren Temperatur von 12 bis 23 °C an, bei *P. betulina* liegen die Werte bei 17 bis 25 °C; die Temperatur-Extrema sind bei *P. betulina* aber deutlich höher (Präferenz für die Südseite). Ähnliche Trends bestehen auch bei der Einstrahlung. Es gibt hier allerdings bei *P. casta* geschlechtstypische Unterschiede: Die Lichtwerte an den Verpuppungsorten sind bei den Weibchen aufgrund der höheren Position größer. Für die relative Feuchte (%) sind keine Unterschiede signifikant, sie liegt etwa zwischen 35 und 50 %. Durch die gleichzeitig höhere Temperatur an den Anspinnorten von *P. betulina* ist dort jedoch auch die austrocknende Wirkung größer.

Die Raupen können mehrere Tage lang unverpuppt am Anspinnort verweilen und beim eventuellen Auftreten ungünstiger Mikroklima-Extrema abwandern. Nachdem sich die Raupe im Gehäuse gedreht hat, ist sie als "physiologische Vorpuppe" anzusprechen und in fast allen Fällen nicht mehr zu einer Abwanderung fähig. In der Zeitdauer zwischen Anspinnen und Drehung ist die Raupe in der "potentiell mobilen Phase". Die Dauer dieser Phase ist temperaturabhängig,

sie beträgt bei 15 °C im Labor für *P. casta* im Mittel 5, bei *P. betulina* 6,5 Tage. Ähnliche Werte können für das Freiland gelten. Die Zeitangaben gelten auch in etwa für die Dauer des Vorpuppenstadiums.

Raupen beider Arten können den Ort nach dem Anspinnen mehrmals wechseln. Sie bleiben meist bis zwei Tage lang am gewählten Ort, können daher während der "potentiell mobilen Phase" von etwa einer Woche ungefähr drei verschiedene Orte bezüglich des Mikroklimas beurteilen. Das entscheidende Kriterium, ob die Raupen den Ort wieder verlassen oder nicht, sind die Mikroklima-Extrema. Die Ortswahl erfolgt in Schönwetterperioden.

Die Möglichkeit, mehrere Tage abwanderungsbereit am Ort zu verbringen, erhöht auch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Mikroklimaspitzen, deren Ausprägung als Kriterium für die Ortswahl dient. Auf diese Weise können auch diejenigen Weibchenraupen von *P. casta* den Ort beurteilen, die sich zum Teil bei größerer Wolkenbedeckung anspinnen.

Zunächst setzen sich die Raupen auf der Südseite der Stämme fest. Ist die Besonnung zu groß, dann weichen sie in schattigere Zonen aus. Sie ziehen sich dabei nur soweit zurück, daß die Sonnenbestrahlung noch tolerabel ist. Damit werden gleichzeitig auch für die sessilen Stadien zu kühle und zu feuchte Orte gemieden. Das Ergebnis sind die arttypischen Verteilungen vor allem bezüglich der Stammseiten.

Am Modellbaum bevorzugen beide Arten deutlich die Fichtenhälfte und hier vor allem die Zwischenräume der Borkenschuppen. Auf der Buchenborke liegen die Orte häufig an stärker strukturierten Stellen. Damit erreichen die Raupen, daß die Gehäuse in einer windberuhigten Grenzschichte angesponnen werden, was in Schlechtwetterperioden eine Unterkühlung und bei direkter Sonneneinstrahlung ein Austrocknen verhindert. Artliche Unterschiede

betreffen den Winkel, den die Gehäuse mit der Substratoberfläche einschließen. Damit wird die Grenzschicht unterschiedlich gut ausgenutzt. Im Labor sind die Verpuppungsorte meist gleich auf die gebotenen Fichten- und Buchenborken verteilt, da hier eine Grenzschichte fehlt.

Strukturpräferenzen im Zehntelmillimeter-Bereich sind deutlich ausgebildet: Raupen beider Arten spinnen die Gehäuse vor allem an rauhen Oberflächen fest, wenn nötig aber sogar an spiegelglatten.

Die Puppenmortalität im Labor ist für *P. casta* bei 15 °C größer als bei 25 °C. Bei *P. betulina* dürfte es umgekehrt sein. Die Wirkung des ortstypischen Mikroklimas auf die sessilen Stadien wird diskutiert. Das Gehäuse dürfte das Mikroklima im Inneren günstig (Wasserhaushalt), aber auch ungünstig (Hitzestreß) beeinflussen.

Für das Anspinnen der Raupen an erhöhten Orten ist wahrscheinlich eine Empfindlichkeit der sessilen Stadien gegenüber geringer Temperatur bei gleichzeitig hoher Feuchtigkeit verantwortlich. Die besonders große Höhe der Verpuppungsorte von Weibchenraupen ist als günstiger Startplatz für die L_1 zu deuten. Das Verhalten bei der anemochoren Verbreitung wird beschrieben und diskutiert.

Das Anspinnen des Gehäuses wird im Detail ausgeführt, es ergeben sich geringe Artunterschiede. In der Hauptsache wird das Vorderende mit einem flachen Gespinst ("Diaphragma") an das Substrat geheftet. Am oder im Gehäuse werden bei den beiden Arten keine Umbildungen vor der Verpuppung durchgeführt. Die Gehäusemorphologie wird mit Berücksichtigung der Feinstruktur des Seidensackes dargestellt.

6. Dank

Herrn Univ.-Doz. Dr. Karl Sänger danke ich herzlich für die engagierte und sorgfältige Betreuung meiner Dissertation. Für die Möglichkeit zur Arbeit am Elektronen-Mikroskop bin ich Frau Univ.-Prof. Waltraud Klepal sehr verbunden, ebenso für wichtige fachliche Hinweise.

Besonderen Dank schulde ich meinem Freund Wolfgang Schloffer, Wien, für Entwurf und Bau der computergestützten Mikroklima-Meßstation "BM5".

Den Herren Peter Hättenschwiler, Uster (Schweiz), und Franz Lichtenberger, Waidhofen a.d. Ybbs, danke ich für den regen Briefwechsel und wertvollen Informationen über Psychiden.

Besondere Anerkennung gebührt meinen Eltern Anna Maria und Hans, die mir in jeder Hinsicht beste Studienbedingungen ermöglichten.

Abschließend möchte ich vielen ungenannten Kollegen für Hilfestellungen beim Bau des Modellstammes und für Diskussionen meinen Dank aussprechen.

7. Literatur

AMEEN, M.-U. & SULTANA, P., 1977. Biology of the bagworm moth Eumeta crameri (Lep., Psychidae) from Dacca, Bangladesh. J. Nat. Hist. 11(1): 17-24.

ARCHER, T. L., MUSICK, G. L. & MURRAY, R. L., 1980. Influence of Tmtemperature and moisture on black cutworm (Lep.; Noctuidae) development and reproduction. Can. Ent. 112(7): 665-673.

ARBOGAST, R. T., 1981. Mortality and Reproduction of Ephestia cautella and Plodia interpunctella Exposed as Pupae to High Temperatures. Environ. Entomol. 10: 708-711.

ARNSCHEID, W., 1985. Ein Beitrag zur Systematik der europäischen Arten der Gattung Solenobia DUP. Nachr. Ent. Ver. Apollo, Frankfurt, Suppl. 4: 1-56.

ARNSCHEID, W., ROOS, P., & SIMON, S., 1976. Die Verbreitung und Ökologie der Gattungen Solenobia DUP. und Siederia MEIER im rheinisch-westfälischen Raum. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, naturwiss. Mitt. 9: 13-18.

BARBOSA, P., WALDVOGEL, M. G. & BREISCH, N. L., 1983. Temperature modification by bags of the bagworm Thyridopteryx ephemeraeformis (Lep.: Psychidae). Can. Ent. 115(7): 855-858.

BARROWS, E.M., 1974. Some Factors Affecting Population Size of the Bagworm, Thyridopteryx ephemeraeformis (lepidoptera: Psychidae). Environm. Entomol. 3(6): 929-932.

BERISFORD, Y. C., & TSAO, C. H., 1975. Parasitism, Predation, and Disease in the bagworm Thyridopteryx ephemeraeformis (Lep., Psychidae). Environ. Entomol. 4(4): 549-554.

BERGMANN, A., 1953. Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Band 3, Spinner und Schwärmer. Jena.

BETTAG, E., 1983. Bruandia comitella BRUAND (Lep., Psychidae), Lebensraum und Verbreitung in der Pfalz. Mainzer Naturw. Arch. 21: 17-24.

BLAND, K. P., 1979. Solenobia lichenella (Lep., Psychidae) - Dispersal by Wind? Ent. Rec. J. Var. 91(10-11): 327.

BURSELL, E., 1974 a. Environmental Aspects - Temperature. In: The Physiology of Insecta, 2. Auflage. Band 2, ed. Morris Rockstein. New York & London: Academic Press.

BURSELL, E., 1974 b. Environmental Aspects - Humidity. In: The Physiology of Insecta, 2. Auflage. Band 2, ed. Morris Rockstein. New York & London: Academic Press.

BUTIN, H., 1954. Physiologisch-Okologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten. Biol. Zentralbl.73(9/10): 459-502.

CHAUVIN, G. & BARBIER, R., 1977. Ultrastructure des oeufs parthenogenetiques de Luffia ferchaultella STEPH. et de Fumea casta PALLAS (Lep. Psychidae). Bull. Biol. Fr. Belg. 108(3): 245-252.

CHAUVIN, G., VANNIER, G. & GUEGUEN, A., 1979. Larval case and water balance in Tinea pellionella. J. Insect Physiol. 25: 615-619.

CLINE, L. D., 1978. Clinging and Climbing Ability of Larvae of Eleven Species of Stored-Product Insects on Nine Flexible Packaging Materials and Glass. J. Econ. Entomol. 71: 689-691.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L., 1962. Microclimates and the Distribution of Terrestrial Arthropods. Annu. Rev. Ent. 7: 199-222.

CORDINGLEY, C. L., 1980. Biology of the Grape Vine Moth, Phalaenoides glycine LEWIN (Lep., Agaristidae). J. Aust. ent. Soc. 19: 181-187.

COX, D.L. & POTTER, D.A., 1986. Aerial dispersal behavior of larval bagworms, Thyridopteryx ephemeraeformis (Lep., Psychidae). Can. Ent. 118: 525-536.

COX, D.L. & POTTER, D.A., 1988. Within-crown distributions of male and female bagworm pupae (Lep., Psychidae) on juniper as affected by host defoliation. Can. Ent. 120: 559-567.

CYMBOROWSLI, B. & MIECZYSLAVA, J. B., 1976. Juvenilizing effect of cooling on Galleria mellonella. J. Insect. Physiol. 22: 669-672.

DIERL, W., 1964. Cytologie, Morphologie und Anatomie der Sackspinner Fumea casta (PALLAS) und crassiorella (BRUAND) sowie Bruandia comitella (BRUAND)(Lepidoptera, Psychidae) mit Kreuzungsversuchen zur Klärung der Artspezifität. Zool. Jb. Syst. 91: 201-270.

DIERL, W., 1968. Schmetterlinge, Band II Nachtfalter. Das vierfache Leben der Falter (ed. O. DANESCH). Stuttgart: Chr. Belser.

DIERL, 1973. Hypodermale Drüsenfelder in Thorax und Abdomen apterer Psychidae-Weibchen (Lep.). Opusc. Zool. 127: 1-8.

DOANE, C. C., & LEONARD, D. E., 1975. Orientation and Dispersal of Late-Stage Larvae of Porthetria dispar (Lep., Lymantriidae). Can. Ent. 107: 1333-1338.

EBERHARD, W. G., 1987. How Spiders Initiate Airborne Lines. J. Arachnol. 15: 1-9.

EDNEY, E. B., 1977. Water Balance in Land Arthropods. Zoophysiology and Ecology 9, 282 pp. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

FARQUHAR, D.W., 1934. Notes on a psychid new to North America (Fumea casta PALLAS). Psyche J. Ent. 41(1): 19-29.

FLORIN, J., 1945. Beobachtungen über die pöstembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane des

Schmetterlings Solenobia triquetrella F.R. Arch. Jul. Klaus. Stift. 20(1/2): 363-420.

FLURY, B., & RIEDWYL, H., 1983. Angewandte multivariate Statistik. Computergestützte Analyse mehrdimensionaler Daten. Stuttgart, New York: Gustav Fischer.

FOLTIN, H., 1953. Etwas über das Aufsuchen der Psychiden-Säcke. Z. Wien. Ent. Ges. 38: 7-12.

FOLTIN, H., 1955. Solenobia lichenella L. aus Oberösterreich. Die parthenogenetische und bisexuelle Form. Z. Wien. Ent. Ges. 3: 15-16.

FORD, L.T., 1945. The Psychidae. Proc. Trans. S. L. E. S., London (1945-46): 103-110.

FORSTER, W., & WOHLFAHRT, T.A., 1960. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Band 2: Spinner und Schwärmer. Stuttgart: Franckh.

FORSTER, W., & WOHLFAHRT, T.A., 1977. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Band 1: Biologie der Schmetterlinge. 2. Auflage. Stuttgart: Franckh.

FRANZ, H., 1985. Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Band 5, Lepidoptera, II. Teil. Innsbruck: Universitätsverlag Wagner.

FREINA, J.J.de, & WITT, T.J., 1985. Taxonomische Veränderungen bei den Bombyces und Sphinges Europas und Nordwestafrikas: Über Taleporiinae TUTT. Ent. Z. (1985):84-90.

FREINA, J. de & WITT, T. J., 1990. Exzeptionelle und partielle Parthenogenese bei Heterogyniden. Beschreibung der ersten Larvalstände und des Weibchens von Heterogynis andalusica thomas ZILLI, 1987 (Lep., Heterogynidae). Nota lepid. 13 (2-3): 129-132.

FRIEDRICH, E., 1975. Handbuch der Schmetterlingszucht. Europäische Arten. Stuttgart: Franckh.

FUNKE, W., 1979. Wälder, Objekte der ökosystemforschung. Die Stammregion - Lebensraum und Durchgangszone von Arthropoden. Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 32: 45-50.

FUNKE, W, 1980. Stammauflauf und Stammanflug von Gliederfüßern in Laubwäldern (Arthropoda). Ent. Gen. 6(2/4): 159-168.

FUNKE, W., 1984. Zur Orientierung von Arthropoden der Bodenoberfläche nach Stammsilhouetten im Wald. Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 37: 8-13.

FUNKE, W., 1990. Struktur und Funktion von Tiergesellschaften in Waldökosystemen - Bodentiere als Indikatoren von Umwelteinflüssen. Ver. Zool.-Bot. Ges. österreich 127: 1-49.

GEIGER, H.J., SHAPIRO, A.M., LLORENTE, J., 1989. Eucheira socialis WESTWOOD (Pieridae) - Loss of genetic variation as a consequence of the population biology and anthropogenetic range extension. Nota lepid. Supplement 1: 32.

GEIGER, R., 1960. Das Klima der bodennahen Luftschichte. Ein Lehrbuch der Mikroklimatologie. 4. Aufl. Braunschweig: F. Viehweg & Sohn.

GERASIMOV, A. M., 1937. Beitrag zur Systematik der Psychiden auf Grund der Erforschung der Raupen (Lep.). Zool. Anz. 120: 7-17.

GROMYSZ, K., 1960 a.Experimental Investigations on Innate Behaviour, when Building its Bag, of the Caterpillar Psyche viciella Schiff. in its Ontogenetic Development. Folia biologica, Kraków 8(3): 199-268.

HARRELL, E. A., PERKINS, W. D. & MULLINIX, B. G., 1979. Effects of Temperature, Relative Humidity, and Air Velocities on Development of Heliothis zea. Ann. Entomol. Soc. Am. 72: 222-223.

HÄTTENSCHWILER, P., 1970. Die Säcke der schweizerischen Psychiden-Arten. Mitt. Ent. Ges. Basel 20: 1-15.

HÄTTENSCHWILER, P., 1977. Neue Merkmale als Bestimmungshilfe bei Psychiden und Beschreibung von drei neuen Solenobia DUP. Arten (Psychidae, Lep.). Mitt. Ent. Ges. Basel 27(2): 33-60.

HÄTTENSCHWILER, P., 1980 a. Einige Angaben zum Sammeln von Psychiden. Mitt. Ent. Ges. Basel 30(2): 70-72.

HÄTTENSCHWILER, P., 1980 c. Sackbau bei Psychiden-Raupen (Lep. Psychidae). Mitt. Ent. Ges. Basel 30: 133-139.

HAUSER, E., 1989 a. Beiträge zur Ökologie in Wäldern lebender Psychiden (Lepidoptera) im Raum um Steyr (Oberösterreich). Diplomarbeit, Wien.

HAUSER, E., 1989 b. Ökologische Untersuchungen an waldbewohnenden Psychiden (Lep.) im Bezirk Steyr,

Oberösterreich. Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 126: 97-125.

HAUSER, E., 1990. Die Sexualbiologie von Psyche (Fumea) casta PALLAS und ihre Folgen auf die Ausbreitungsfähigkeit der Art (Psychidae, Lepidoptera). Steyrer Entomologenrunde 24: 48-61, 3 Tafeln.

HAUSER, E., 1991. Vergleichende Analyse eines neuen systematischen Merkmals im Verhalten kopulierender Psychiden (Lepidoptera): die Flügelstellung des Männchens. Nota lepid. 14 (im Druck).

HEATHER, N. W., 1976. An Outbreak of the leaf bagworm Hylarcta huebneri (WESTWOOD) (Lep.: Psychidae) in forest platations of Pinus radiata in Queensland. Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences 33(1): 145-154.

HEIMER, S., 1988. Wunderbare Welt der Spinnen. Jena, Berlin, Leipzig: Urania.

HOFMANN, O., 1860. Ueber die Naturgeschichte der Psychiden. Ent. Z., Berlin, 4: 1-53.

HORN, D. J., & SHEPPARD, R. F., 1979. Sex Ratio, Pupal Parasitism, and Predation in Two Declining Populations of the Bagworm, Thyridopteryx ephemeraeformis (HAWORTH) (Lep., Psychidae). Ecol. Entomol. 4: 259-265.

JACOBS, W., & RENNER, M., 1988. Biologie und Ökologie der Insekten. 2. Auflage. Stuttgart, New York: Gustav Fischer.

JOGER, H. G., 1988. Untersuchungen über die Tierwelt einer Stadtmauer. Zool. Jb. Syst. 115: 69-91.

JOHNSON, J., 1978. Dissemination in the Psychidae. Ent. Rec. Var. 90: 187.

JOHNSON, D. T. & CROFT, B. A., 1976. Laboratory Study of the Dispersal Behavior of Amblyseius fallacis (Acarina: Phytoseiidae). Ann. Ent. Soc. Am. 69(6): 1019-1023.

JONES, F. M. & FARQUHAR, D. W., 1934. The Identity of an Introduced Psychid, Fumea casta PALLAS (Lepidoptera, Psychidae). Psyche J. Ent. 41: 30-35.

KALTENBACH, T., & KÜPPERS, V., 1987. Kleinschmetterlinge: beobachten, bestimmen. Melsungen: Neumann-Neudamm.

KARLSSON, B. & WIKLUND, C., 1985. Egg weight variation in relation to egg mortality and starvation endurance of

newly hatched larvae in some satyrid butterflies. Ecol. Entomol. 10: 205-211.

KAUFMANN, T., 1968. Observations on the Biology and Behaviour of the Evergreen Bagworm Moth, Thyridopteryx ephemeraeformis (Lepidoptera: Psychidae). Ann. Ent. Soc. Amer. 61(1): 38-44.

KRAEMER, G. D., 1949. Beitrag zur Biologie von Amicta quadrangularis HEYL. (Lep., Psychidae). Z. Wien. Ent. Ges. 34: 160-164.

KUSDAS, K., & REICHL, 1974. Die Schmetterlinge Oberösterreichs. Teil 2: Schwärmer, Spinner. Linz.

LEPPLA, N. C., HAMILTON, E. W., GUY, R. H. & LEE, F. L., 1979. Circadian Rhythms of Locomotion in Six Noctuid Species. Ann. Entomol. Soc. Am. 72: 209-215.

LICHTENBERGER, F., 1983. Über Psychiden in Niederösterreich. Steyrer Entomologenrunde (1983): 23-29.

LICHTENBERGER, F., 1987. Auf Psychidensuche in der Wachau. Steyrer Entomologenrunde 21: 51-52.

LINDNER, A., & BERCHTOLD, W., 1979. Elementare statistische Methoden. UTB, 796. Basel, Boston, Stuttgart: Birkhäuser.

LOEBEL, F., 1941. Die Rebelien Mitteleuropas. Z. Wien. Ent.-Ver. 26: 271-282.

LÖBERBAUER, R., 1961. Einiges zur Biologie von Peloponnesia megaspiliella SIEDER. Z. Wien. Ent. Ges. 46: 4-6.

LÜDI, W., & ZOLLER, H., 1953. Mikroklimatische Untersuchungen an einem Birnbaum. Bericht über das geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich: 103-128.

MALICKY, H., 1968. Untersuchungen über die Tendenz zur parthenogenetischen Fortpflanzung bei Solenobia manni Z. (Lepidoptera, Psychidae). Rev. Suisse Zool. 75(50): 999-1004.

MATTHES, E., 1946. Zur Biologie einer Psychidenraupe. Mems. Mus. Zool. Univ. Coimbra 171: 1-20.

MATTHES, E., 1947 a. Weitere Beobachtungen zur Biologie der Psychiden. Mems. Mus. Zool. Univ. Coimbra 176: 1-47.

MATTHES, E., 1948. Amicta febretta. Ein Beitrag zur Morphologie und Biologie der Psychiden (Lepid.). Mems. Mus. Zool. Univ. Coimbra 184: 1-80.

MATTHES, E., 1950. Der Einfluß der Fortpflanzung auf die Lebensdauer eines Schmetterlings (Fumea crassiorella). Z. vergl. Physiol. 33: 1-13.

MATTHES, E., 1953 a. Die bei Fumea crassiorella (Lepid., Psychidae) vor der Metamorphose stattfindende Drehung als Beispiel einer autonomen Instinkthandlung. Z. Tierpsychol. 10(1): 12-24.

MATTHES, E., 1953 b. Diapause, Bivoltinismus und zweimalige Überwinterung bei Fumea crassiorella (Lepid., Psychidae). Mems. Mus. Zool. Univ. Coimbra 220: 1-16.

MATTHES, E., 1955 a. Beobachtungen und Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Lage der Schlüpfperiode bei Fumea crassiorella. Mems. Mus. Zool. Univ. Coimbra 227: 1-15.

MATTHES, E., 1955 b. Metamorphosedauer und Synchronie des Schlüpfens bei Fumea crassiorella (Lepidopt., Psychidae). Mems. Mus. Zool. Univ. Coimbra 232: 1-28.

MAY, M. L., 1979. Insect Thermoregulation. Ann. Rev. Entomol. 24: 313-349.

NAUMANN, C. M., 1977. Rasterelektronenoptische Untersuchungen zur Feinstruktur von Lepidopteren-Gespinsten. Mitt. Münch. Ent. Ges. 67: 27-37.

McNEIL, J. N., 1991. Behavioral Ecology of Pheromone-Mediated Communication in Moths and Its Importance in the Use of Pheromone Traps. Annu. Rev. Entomol. 36: 407-430.

MEIER, H.G., 1955. Die steirischen Solenobia-Arten (Lepidoptera). Ein Beitrag zu ihrer Erforschung. Mitt. Zool. Bot. Joanneum, Graz, 4: 3-34.

MEIER, H.G., 1957. Ein neues Subgenus und neue Arten aus der Gattung Solenobia DUP. (Lep., Psychidae). Nachrbl. bayer. Ent. 6: 55-61.

MITCHELL, R. G., 1979. Dispersal of Early Instars of the Douglas-fir Tussock Moth. Ann. Entomol. Soc. Am. 72: 291-297.

MÜHLENBERG, M., 1989. Freilandökologie. 2. Auflage. UTB, kleine Reihe Nr. 595. Heidelberg, Wiesbaden: Quelle u. Meyer.

NÜESCH, H., 1947. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Flügelreduktion bei Fumea casta und Solenobia triquetrella und Deutung der Solenobia-Intersexen. Arch. Jul. Klaus. Stift. 22: 221-293.

PINKER, R., 1965. Erinnerung an eine Frühjahrsfahrt nach Istrien. Z. Wien. Ent. Ges. 50: 222-225.

PRIESNER, E., WITZGALL, P. & VOERMAN, S., 1986. Field attraction response of raspberry clearwing moths, Penniseta hylaeiformis Lasp. (Lep., Sesiidae) to candidate pheromone chemicals. J. Appl. Ent. 102: 195-210.

QAYYUM, A. & ZALUCKI, M. P., 1987. Effects of high temperature on survival of eggs of Heliothis armigera (HÜBNER) and H. punctigera WALLENGREN (Lep.: Noctuidae). J. Aust. ent. Soc. 26: 295-296.

RATTE, H. T., 1985. Temperature and Insect Development. Environmental Physiology and Biochemistry of Insects, ed. K. H. Hoffmann, pp. 33-66. Berlin, Heidelberg, New York, Tokio: Springer.

REBEL, H., 1934. Revision der Dissocterinae und Beschreibung einer neuen Gattung und Art der Fumeinae. Dt. Ent. Z. Iris, Dresden, 48: 145-161.

REICHHOLF-RIEM, H., 1983. Schmetterlinge. Die farbigen Naturführer (ed. Steinbach, E.). Mosaik-Verlag, München.

RETZLAFF, H., 1969. Zur Verbreitung und Ökologie der Solenobia nickerlii HEIN. in Ostwestfalen-Lippe (Lep., Psychidae). Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld 19: 163-170.

RETZLAFF, H., 1975. Die Schmetterlinge von Ostwestfalen-Lippe und einigen angrenzenden Gebieten Hessens und Niedersachsens: Psychidae. Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld 22: 311-327.

ROSENBERG, N.J., 1974. Microclimate: The Biologicas Environment. New York, London, Toronto, Sydney: J. Wiley & Sons.

ROTHMALER, W., et al., 1982. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD, Band 4 (kritischer Band), 5. Aufl. Berlin: Volk und Wissen.

ROTHMALER, W., et al., 1987. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD, Band 3, 6. Aufl. Berlin: Volk und Wissen.

SAUTER, W. & HÄTTENSCHWILER, P., 1991. Zum System der palaearktischen Psychiden (Lep. Psychidae). Nota lepid. 14(1): in Druck.

SBORDONI, V., & Forestiero, S., 1985. Weltenzyklopädie der Schmetterlinge. Arten, Verhalten, Lebensräume. München: Südwest.

SCHÄTZ, W., 1955. Beobachtungen an Psyche viciella SCHIFF. (Lep., Psych.). Nachrbl. Bayer. Ent. 4: 102-104, 107-109, 118-119.

SCHÄTZ, W., 1966. Das Psychidenjahr. Nachrbl. Bayer. Ent. 15: 29-39, 46-52, 61-63.

SCHEDL, W. & KLIMA, J., 1980. Rasterelektronenoptische Untersuchungen zur Feinstruktur von Blattwespen-Kokons (Hymenoptera: Symphyta). Z. angew. Ent. 89: 34-42.

SCHNEIDER, F., 1962. Dispersal and Migration. Annu. Rev. Ent. 7: 223-242.

SCHRUFT, G., 1972. Sackträgerraupen - seltene Schädlinge an Reben. Weinwissenschaft 27(1/2): 316-319.

SCHULZE, E.-D., 1970. Der CO_2-Gaswechsel der Buche (Fagus silvatica L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora 159: 177-232.

SEILER, J., 1920. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Taleporia tubulosa RETZ. Arch. Zellforsch. 15(3): 249-268.

SEILER, J., 1961. Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F.R., III. Mitteilung. Z. Vererb.-lehre 92: 261-316.

SEILER, J., & PUCHTA, O., 1956. Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien, Verhalten bei Artkreuzungen und F_1-Resultate. Roux Arch. Entwicklungsmech. 149: 115-246.

SEITZ, A. (ed.), 1913. Die Gross-Schmetterlinge der Erde. I. Palaearctische Fauna, 2. Spinner und Schwärmer. Verlag Kernen, Stuttgart.

SEITZ, A. (ed.), 1933. Supplement zu SEITZ, 1913. Verlag Kernen, Stuttgart.

SHREEVE, T. G., 1990. The movements of butterflies. In: Butterflies Of Europe, Vol. 2: Introduction to Lepidopterology. Ed. O. Kudrna. Wiesbaden: Aula.

SIEDER, L., 1955. Dritte Vorarbeit zu einer Monographie über die Gattung Solenobia (Lep., Psychidae). Z. Wien. Ent. Ges. 66: 4-9.

SIEDER, L., 1956. Vierte Vorarbeit über die Gattung Solenobia (Lep., Psychidae). Z. Wien. Ent. Ges. 41: 192-204, 218-225.

STÄGER, R., 1923. Gibt es Insekten, die von Ameisen nicht verzehrt werden? Societas Entomol. 38(9): 33-35.

STANDFUSS, M., 1879. Beobachtungen an den schlesischen Arten des Genus Psyche. Inaug. Dissertation, Breslau.

STAUDER, H., 1914. Bemerkungen über Euchloe falloui Allard und Amicta ecksteini Led. Dt. Ent. Z. Iris 28: 229-236.

TAKEDA, M., 1983. Ontogeny of the circadian system governing ecdysial rhythms in a holometabolous insect, Diatraea grandiosella (Pyralidae). Physiol. Ent. 8: 321-331.

TIMISCHL, W., 1990. Biostatistik. Eine Einführung für Biologen. Wien, New York: Springer.

TUTT, J. W., 1900: A Natural History of the British Lepidoptera, Their World-wide Variation and Geographical Distribution. Volume 2: 102-434, Psychides. London: Sonnenschein; Berlin: Friedländer & Sohn..

UNWIN, D., 1980. Microclimate measurement for ecologists. (Biological techniques series). London: Academic Press Inc.

URBAHN, E. 1962. Zur Lebensweise von Acanthopsyche atra L. (Lep.). Nachrbl. bayer. Ent. 11(10): 100-103.

VERDCOURT, B., 1987. Psyche casta - A predilection for Garage Doors? Ent. Rec. J. Var. 99: 257.

WAINHOUSE, D., 1979. Dispersal of the beech scale (Cryptococcus fagi Bear.) in relation to the development of beech bark disease. Mitt. schweiz. Ent. Ges. 52: 181-183.

WEBER, H., & WEIDNER, H., 1974. Grundriß der Insektenkunde. 5. Auflage. Stuttgart: Gustav Fischer.

WEICHERT, L., et al., 1978. Temperaturmessung in der Technik - Grundlagen und Praxis. Kontakt & Studium, Band 9, 2. Aufl., Grafenau: Lexika.

WEIDLICH, M., 1983. Zur Biologie und Verbreitung von Proutia betulina (ZELLER, 1839) in der DDR und Europa (Lep., Psychidae). Ent. Nachr. Ber., Leipzig 27(5): 211-212.

WICHARD, W., 1988. Die Köcherfliegen. Die neue Brehm-Bücherei 512. Wittenberg, Lutherstadt: A. Ziemsen.

WILLMER, P. G., 1982. Microclimate and the Environmental Physiology of Insects. Advances in Insect Physiology 16: 1-57.

WITZGALL, P. & PRISNER, E., 1984. Behavioural responses of Coleophora laricella male moths to synthetic sex-attractant, (Z)-5-decenol, in the field. Z. ang. Ent. 98: 15-33.

ZÖFEL, P., 1988. Statistik in der Praxis. 2. Aufl. UTB, 1293. Stuttgart: Gustav Fischer.

A B B I L D U N G E N

U N D

T A F E L N

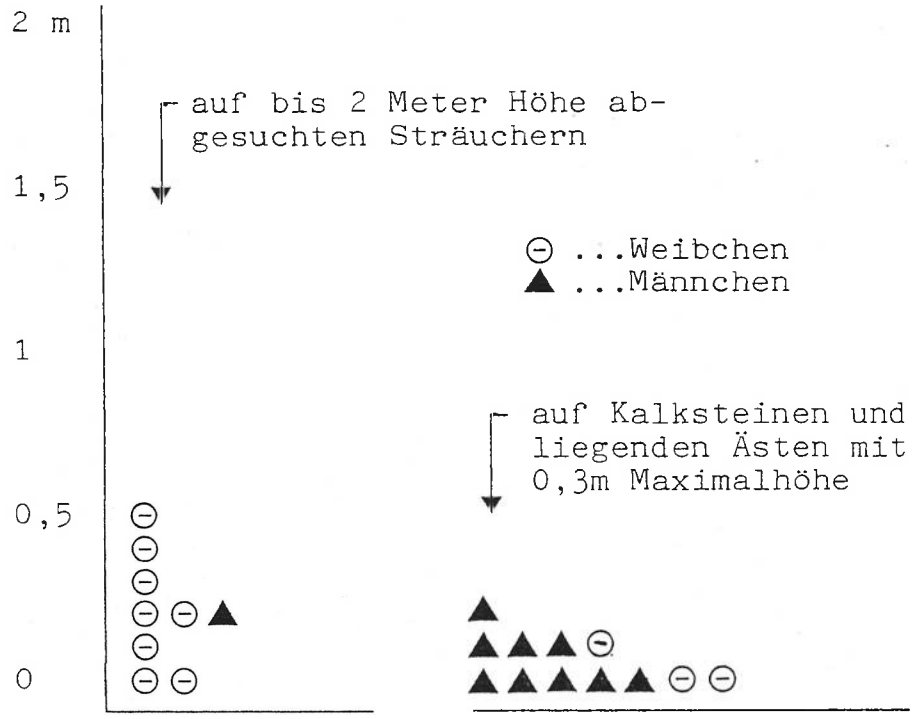


Abb. 1. Verpuppungsorte von *Acanthopsyche atra L.* in einem montanen Trockenrasen (Schieferstein, Oberösterreich). Funde von Adultgehäusen.

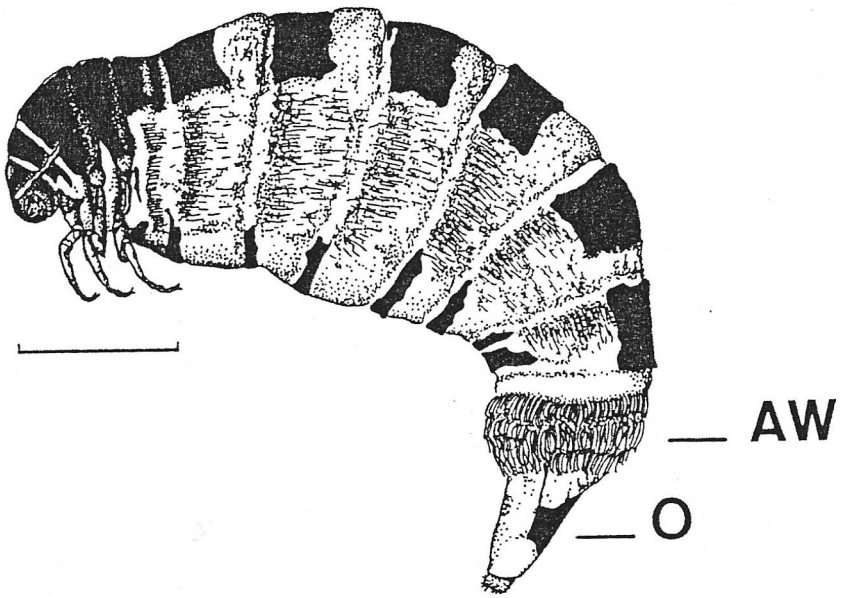


Abb. 2. Weibchen von *P. casta* mit eingezogenem Ovipositor (O) und ringförmigem Afterwollareal (AW), umgezeichnet nach DIERL (1964). Maßbalken: 1 mm.

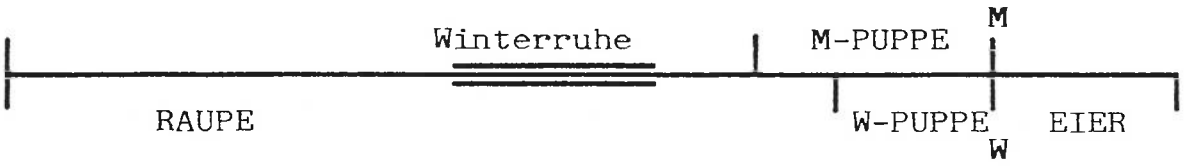


Abb. 3. Zeitschema des Lebenszyklus (univoltine Generationsfolge) der beiden untersuchten Arten. W=Weibchen, M=Männchen.

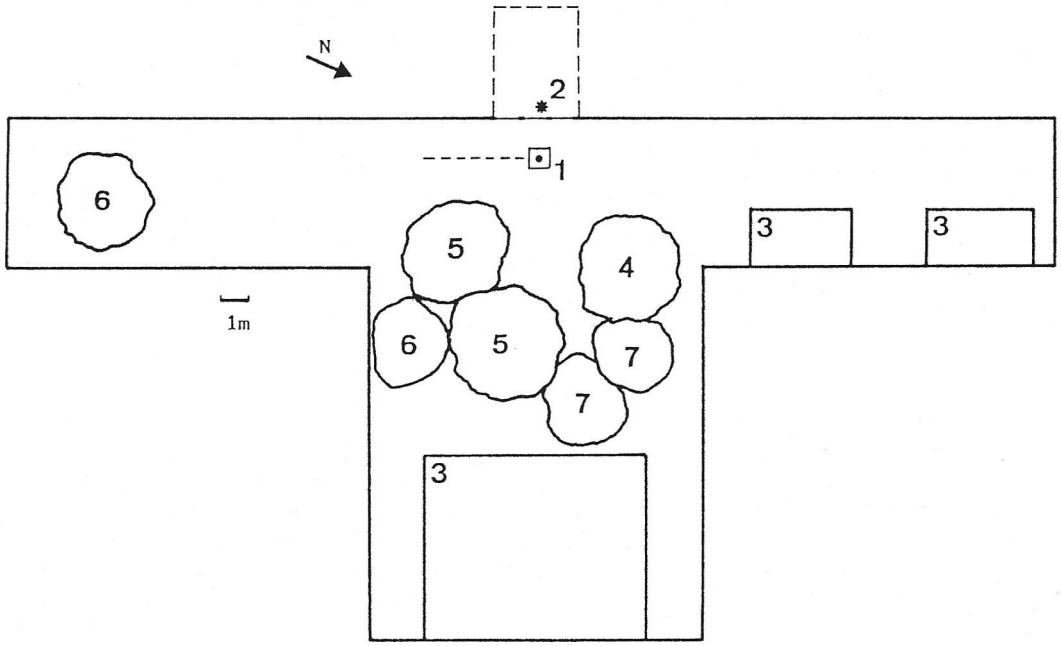


Abb. 4. Grundriß des Hofes in Biozentrum mit Position des Modellbaumes (1). 2: Standort der computergesteuerten Meßanlage BM5 (im Zimmer). 3: eingeschoßige Gebäudeteile (2 Tierkäfige, Seeaquarium). 4: Götterbäume. 5: Eberesche. 6: Weide. 7: Eschenahorn. Die angeführten Bäume sind etwa 6 m hoch, der Hof ist außerdem mit niedrigen Sträuchern bepflanzt. Bei (1) ist als strichlierte Linie die Nord-Süd-Achse des Modellbaumes eingezeichnet (vergl. Text 2.2.1.).

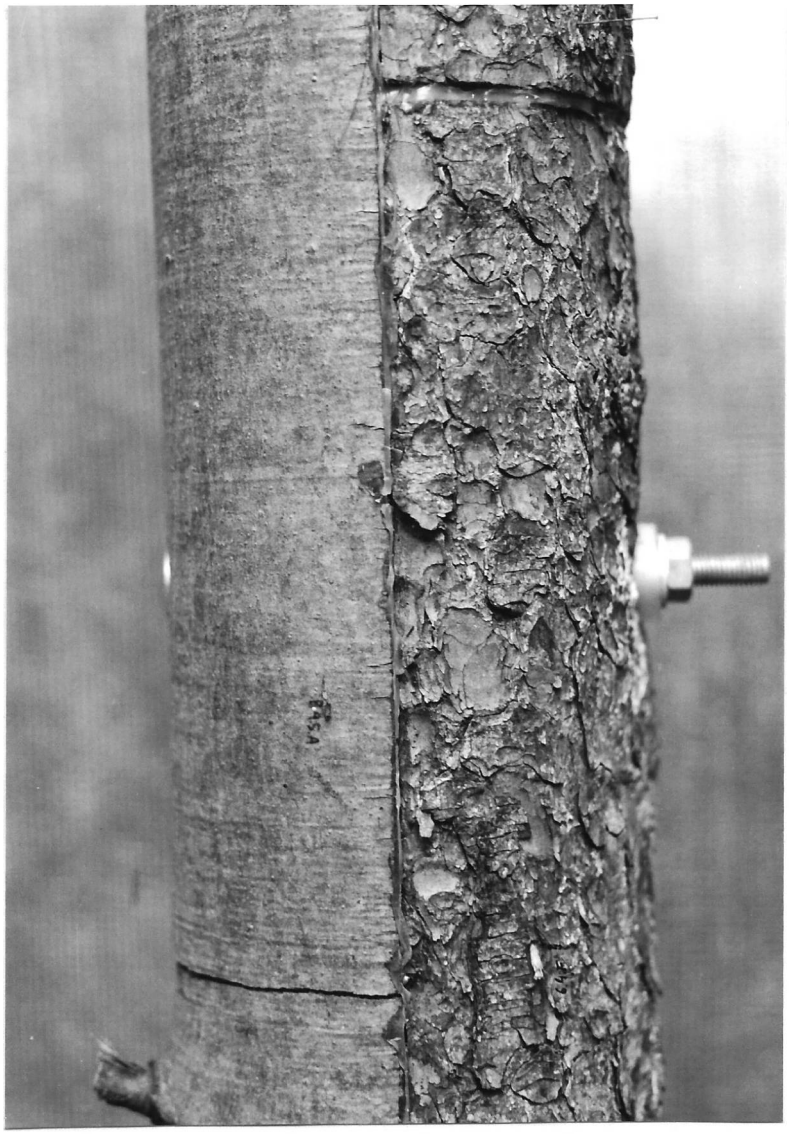


Abb. 5. Borkenstrukturen am Modellstamm: Fichte und Rotbuche.

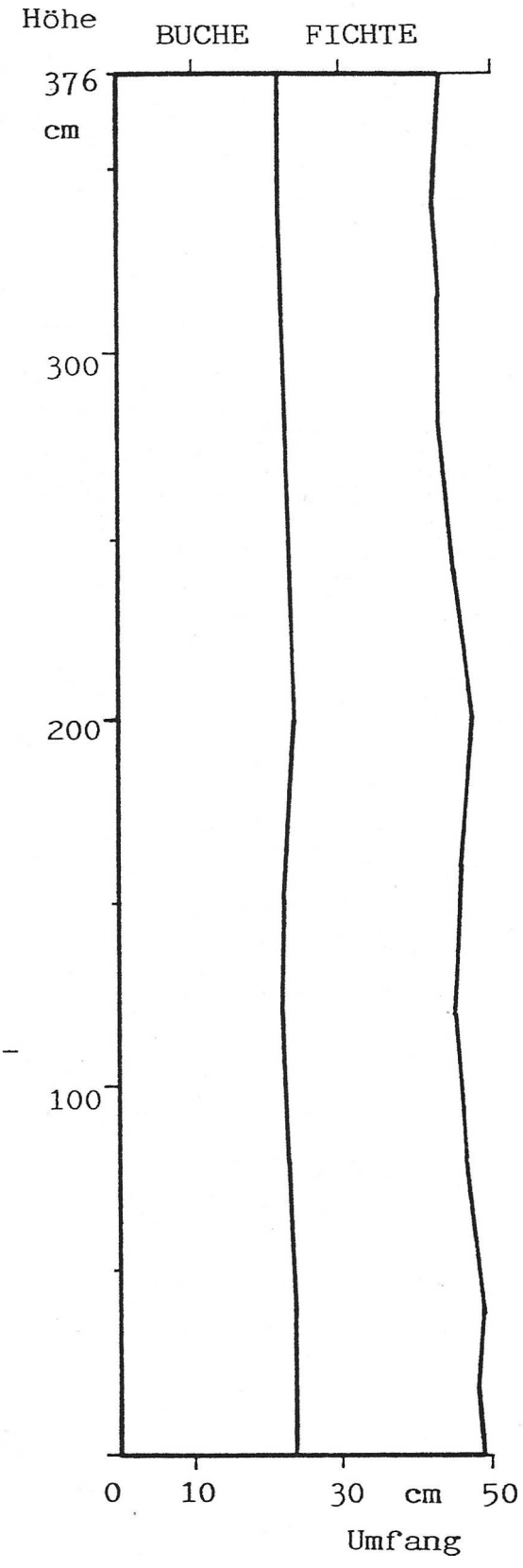


Abb. 6. Skizze des Stammumfanges. Höhe und Umfang sind im Verhältnis 1:2 abgebildet.

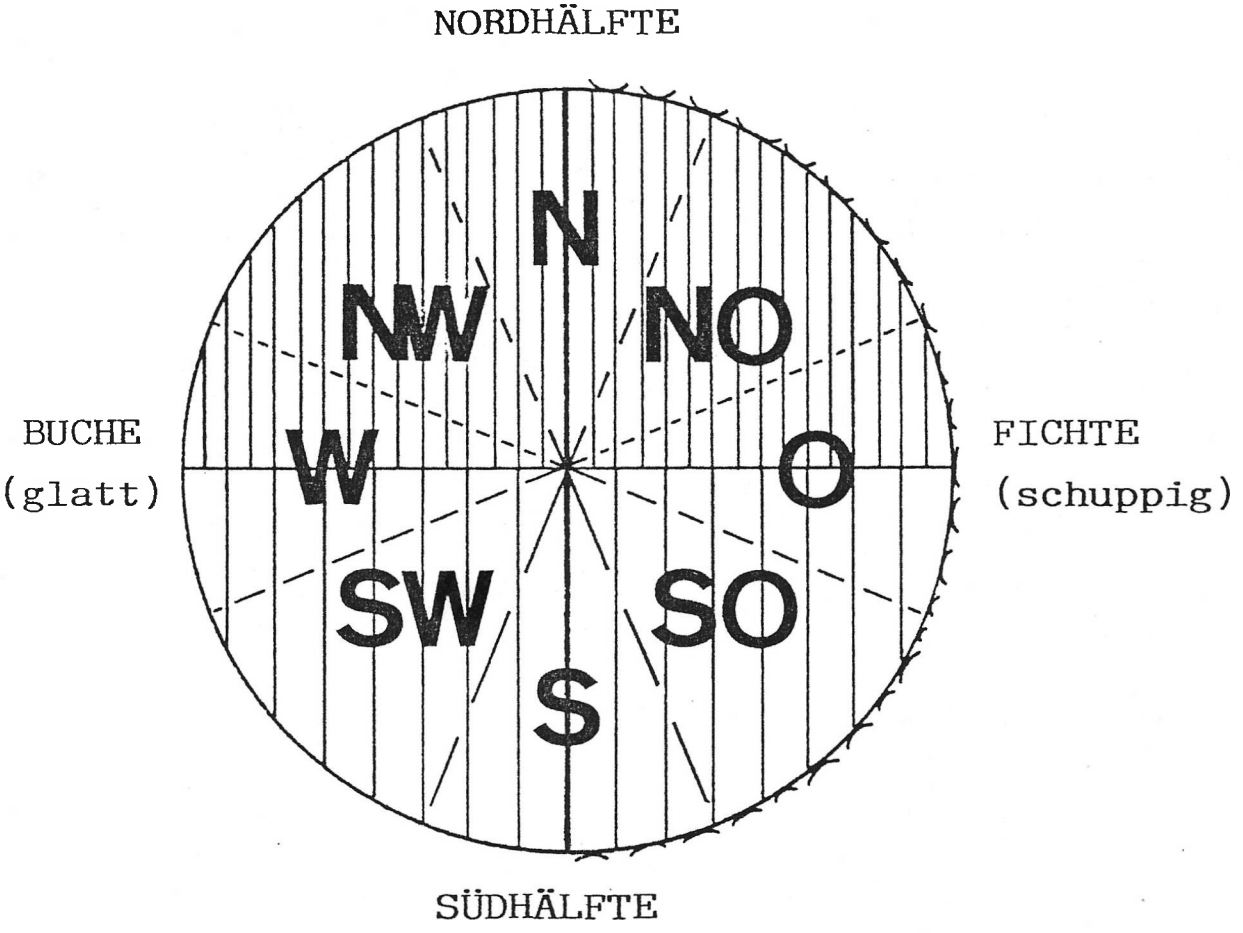
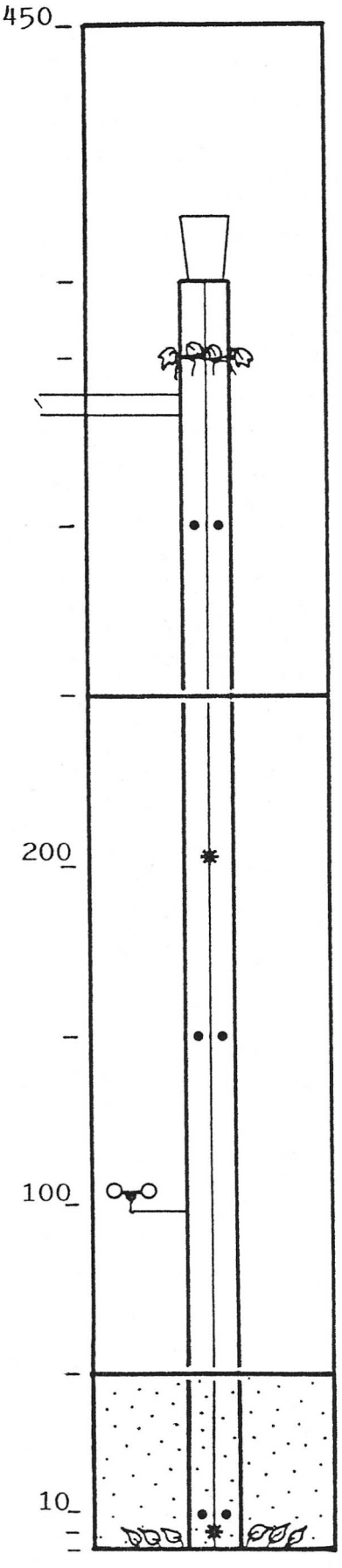


Abb. 7. Querschnitt durch den Modellstamm, Lage der Borken bezüglich der Himmelsrichtungen entspricht er des Jahres 1990. Definition der Haupt- und Neben-Himmelsrichtungen als Stammsektoren.



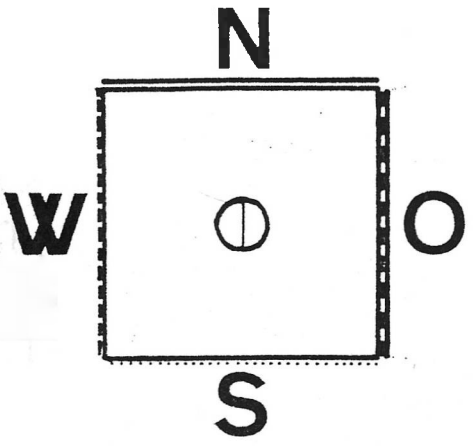


Abb. 8. Skizze und Foto der Versuchsanordnung Modellbaum. Links: Südansicht (Maßangabe: Höhe in cm. In einen Meter Höhe befindet sich das Schaufelrad-Anemometer. Weitere Meßpunkte der BM5: Sternchen = relative Luftfeuchte, Punkte = Temperatur). Rechts oben: Grundriß (Netze um den als Quadrat gezeichneten Kasten: punktiert = Drahtgitter, strichliert = dünnes hellgrünes Plastiknetz, durchgezogen = dunkelgrünes Beschattungsnetz). Foto: Südansicht.

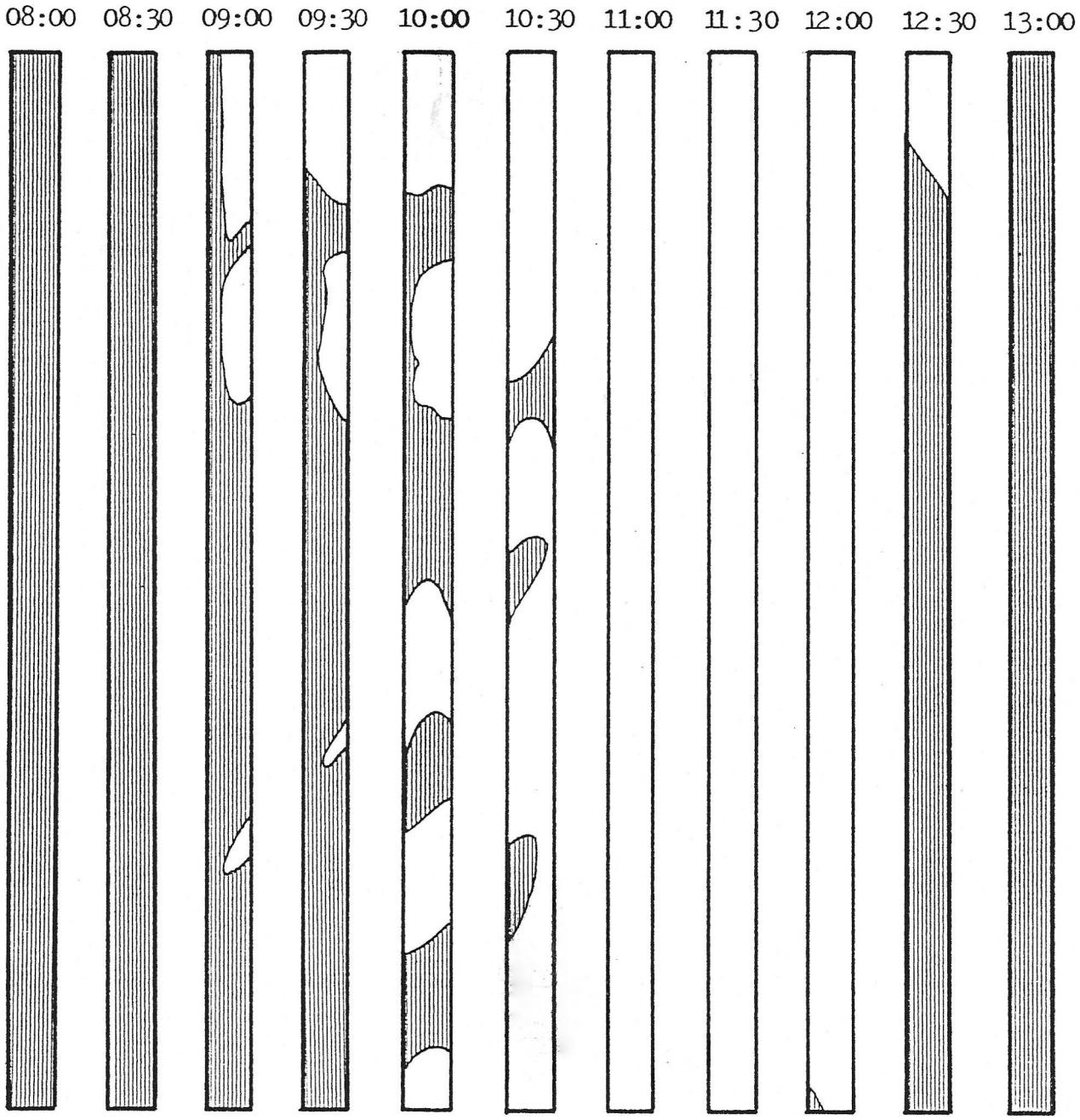


Abb. 9. Ausbildung der Lichtflecke auf der Südseite des Modellstammes an einem unbewölkten Vormittag (29.5.1990). Borkenstruktur unberücksichtigt. Angaben in ME Normalzeit. Die Abbildungen des Stammes sind proportionsgetreu.

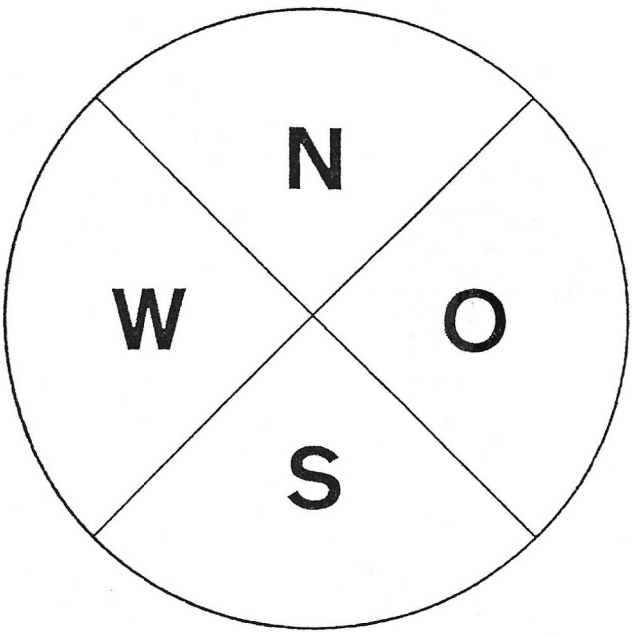


Abb. 10. Definition der Himmelsrichtungen bezüglich der Gehäusefunde an Freiland-Baumstämmen.

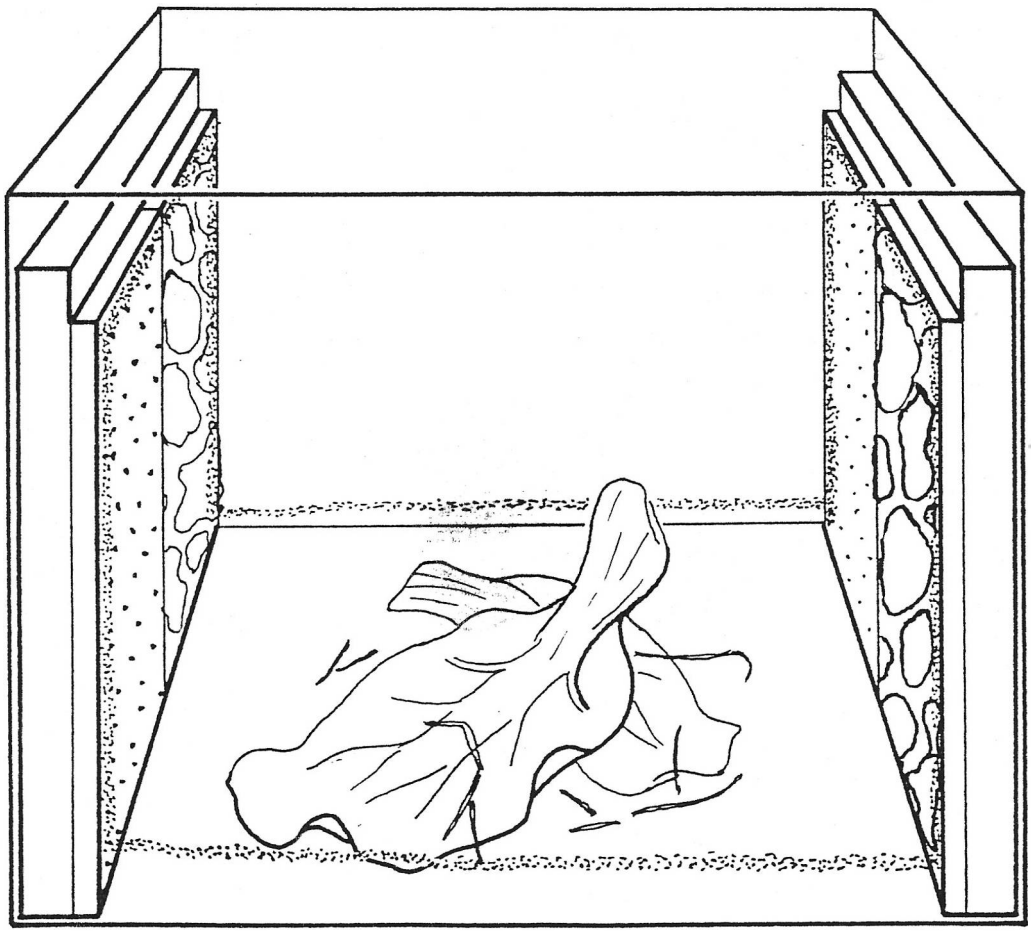


Abb. 11. Skizze der Glasbehälter, in denen die Raupen in den Klimakammern gehalten worden sind (Größe 25 x 16 x 18 cm). Das fein punktierte geschlossenen Band stellt den Vaseline-Streifen (Sanacid) dar. Der Deckel (gazebespannter Holzrahmen) ist entfernt.

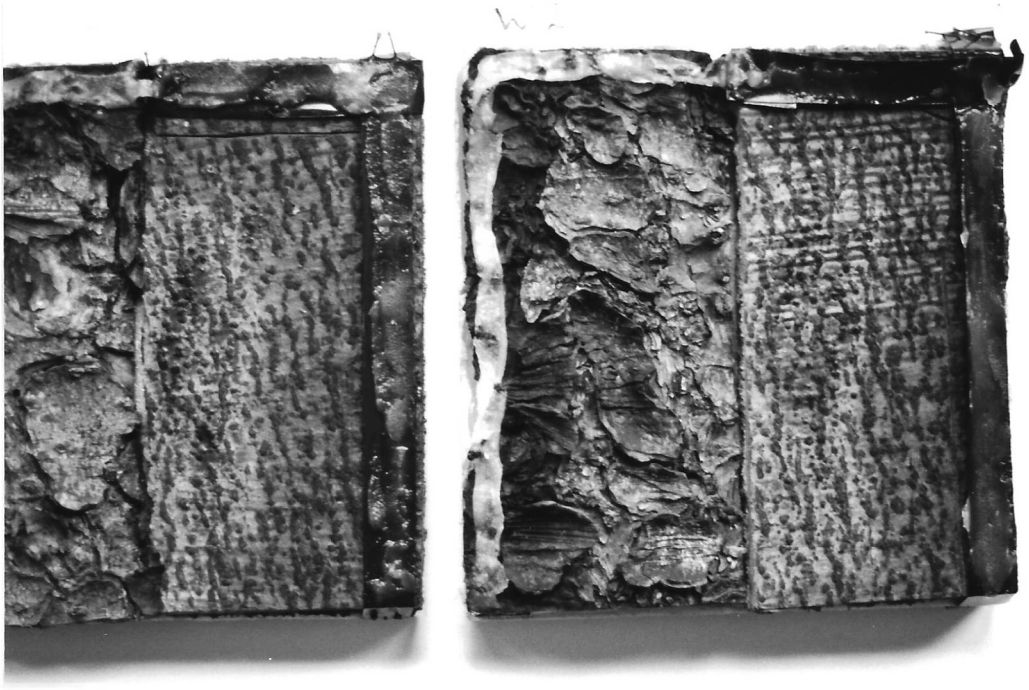


Abb. 12. Borkenstrukturen in den Laborversuchen: Fichte und Rotbuche. Die Buchenborke ist durch Lentizellen punktuell aufgerauht.

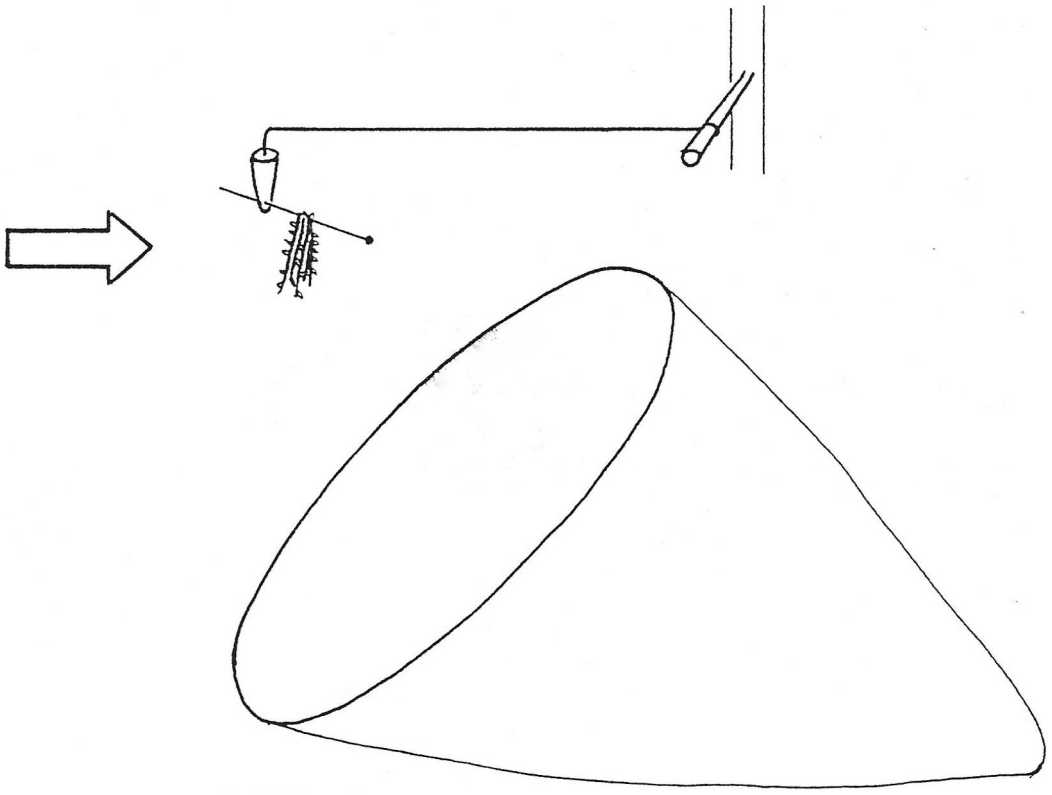


Abb. 13. Skizze zu den Wind-Versuchen in der 25 °C-Klimakammer. Der erzeugte Wind (Pfeil) trifft auf das mit Jungraupen besetzte Gehäuse. Die abfallenden Raupen werden in einem Japannetz aufgefangen.

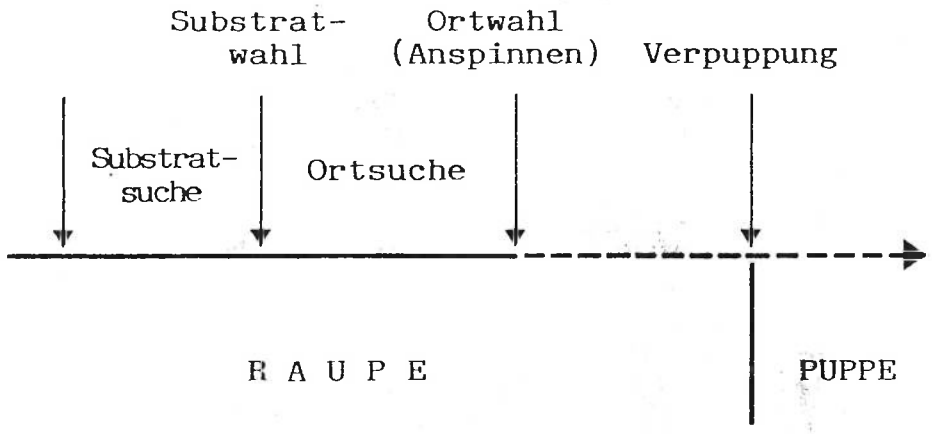
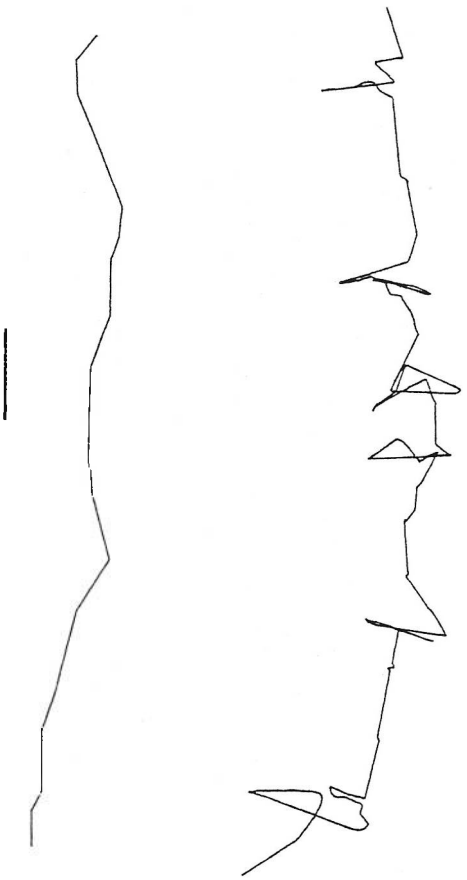


Abb. 14. Situation vor der Verpuppung. Erklärung im Text (3.1.).

Abb. 15. Verlauf des Seidenfadens beim senkrecht nach oben Klettern auf verschiedenen Substraten. Maßbalken: 1 mm, gibt gleichzeitig die Lotrechte an. Links: *P. betulina* auf Zellstoffstreifen, Ausschnitt (der Faden wurde 9 cm lang verfolgt). Ähnlich bei *P. casta* und bei waagrechtem Laufen. Rechts: *P. betulina* auf Glasplättchen. Auffällig sind die Querfäden ("Treppen", siehe Text 3.1. 1.). Ähnlich bei *P. casta*.



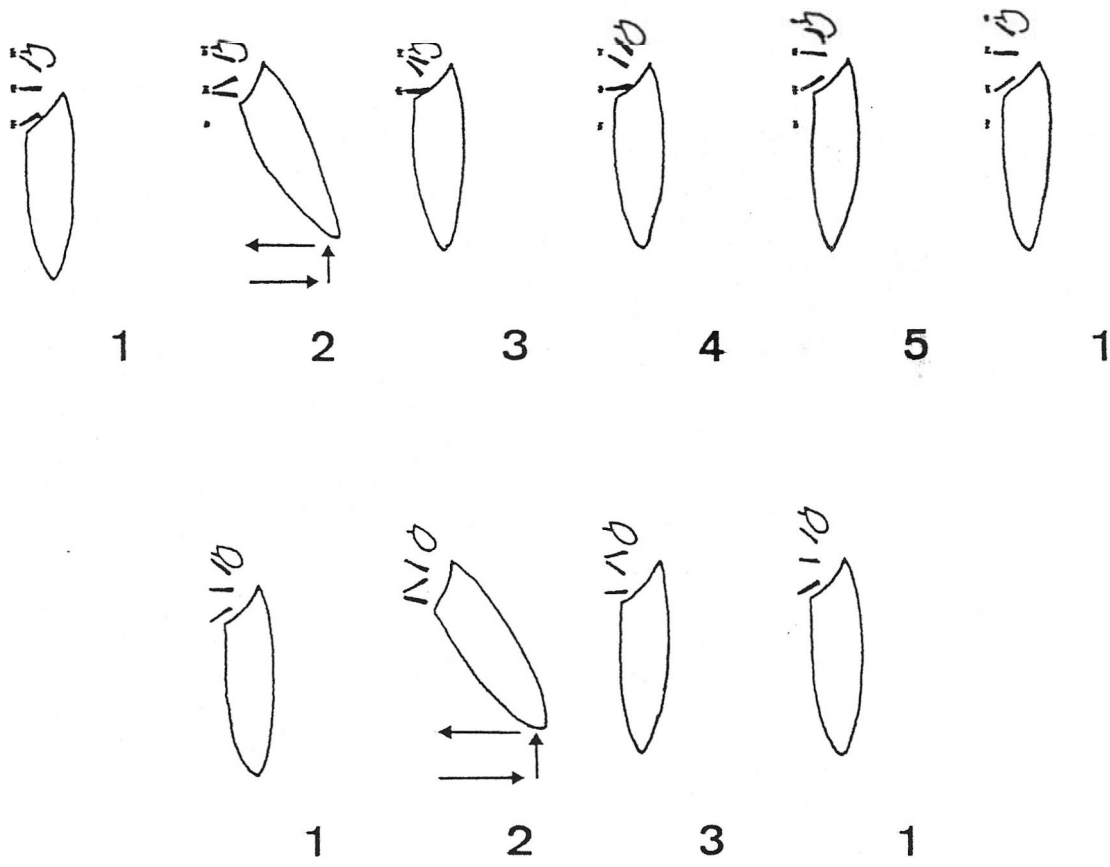


Abb. 16. Bewegungsstudien zum senkrecht nach oben Klettern bei *P. casta* und *P. betulina*. Die Beine eines Paares bewegen sich stets synchron. Das Substrat ist nicht dargestellt. **Obere Reihe**: Klettern auf glatter Glasfläche (Der Kopf und die Vorderbeine sind während der Vorwärtsbewegung gekoppelt. 1 und 5: Raupe fertigt relativ langsam eine "Treppe" (= kurze Striche), bei 5 führen die Vorderbeine zunächst Tastbewegungen aus. Bei 2 ruckartige Bewegung durch Kontraktion des Thorax und Nachziehen des Gehäuses, welches dabei einmal auf- und abbewegt wird. Abfolgen 2 bis 4 folgen fließend aufeinander.). **Untere Reihe**: rasches Klettern auf Baumborke, ohne "Treppe" (Kopf und Vorderbeine in Phase 2 entkoppelt. Von 3 zu 1 und bei 2 wird der Kopf vorgeschoben und etwas angehoben.). Ohne Abbildung: langsames Klettern auf Borke, dabei ist der Thorax meist vom Vorderrand des Gehäuses verdeckt, weil die Raupe kontrahiert ist. Der Seidenfaden wird auf der Borke zwar erzeugt, aber nicht benutzt.

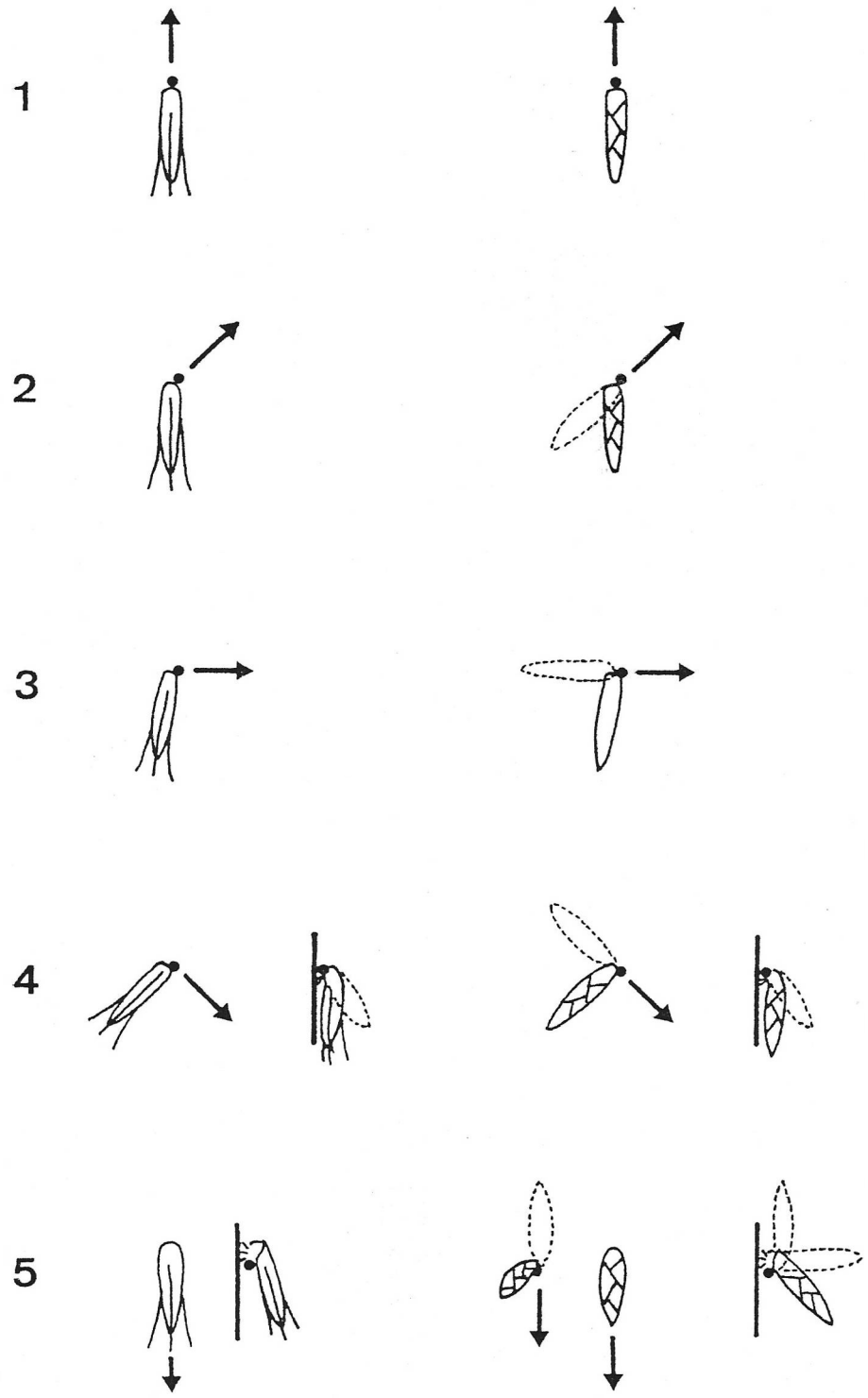


Abb. 17. Verhalten von *P. casta* (links) und *P. betulina* (rechts) beim Klettern in diverse Richtungen, Aufsicht (am Modellbaum). Strichlierte Gehäuseumrisse sind selten vorkommende Lagen. Die Pfeile bedeuten die Bewegungsrichtungen. Bei 4 und 5 sind links von den Figuren die dazugehörigen Seitenansichten dargestellt. Die Raupen klettern meist nicht auf die in Reihe 5 gezeigte Weise senkrecht nach unten, sondern schräg mit mehreren Richtungswechseln (4), wobei sie an den Kehrpunkten das nach unten hängende Gehäuse über den Kopf drehen.

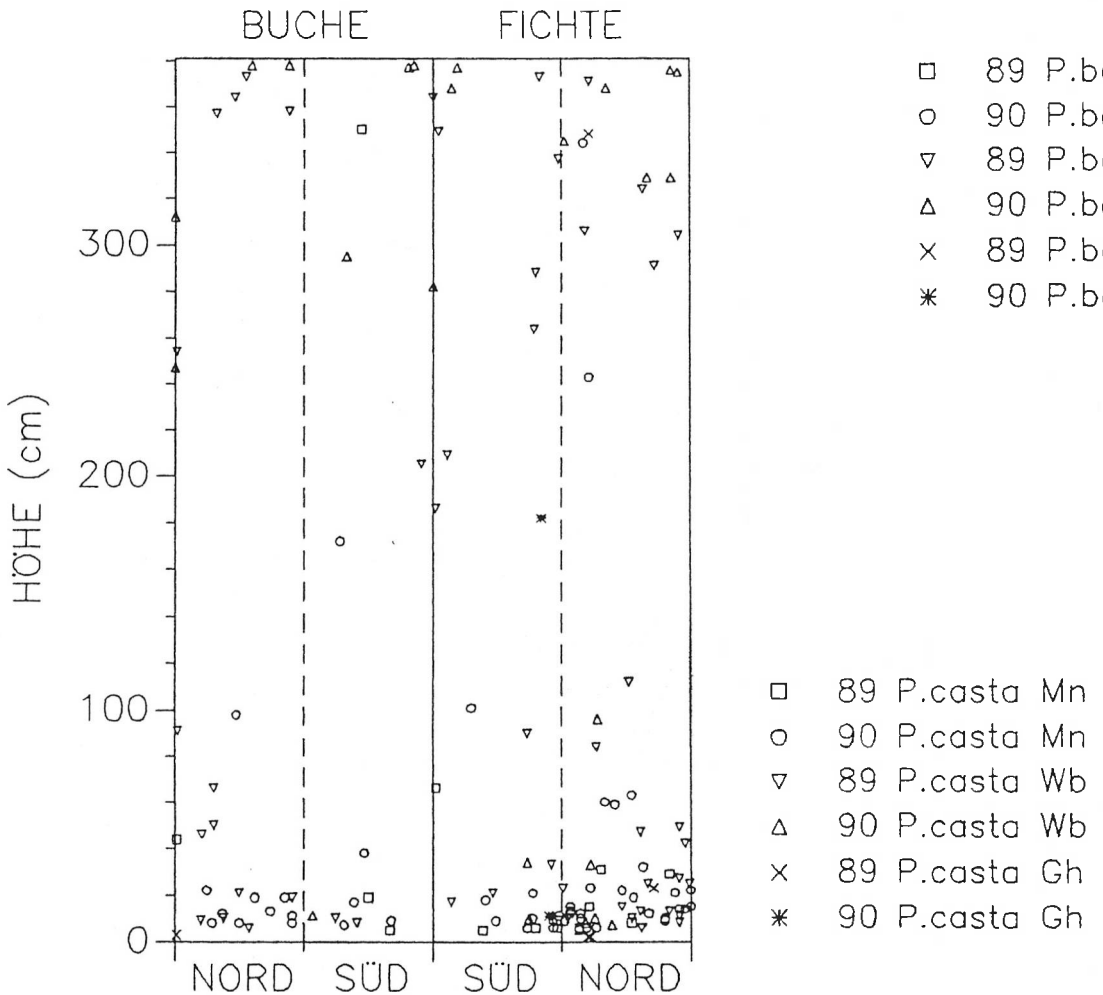


Abb. 18. Verteilung der endgültig zur Verpuppung angesponnenen Gehäuse von *P. casta* am Modellstamm. Die Befestigungspunkte von 1989 sind wegen der Stammdrehung um 180° auf die Verhältnisse von 1990 expositions- und höhengetreu umgelegt (vergl. Kap. 2.2.5.). Mn =Männchen, Wb =Weibchen, Gh =Adultgehäuse unbekannten Geschlechts.

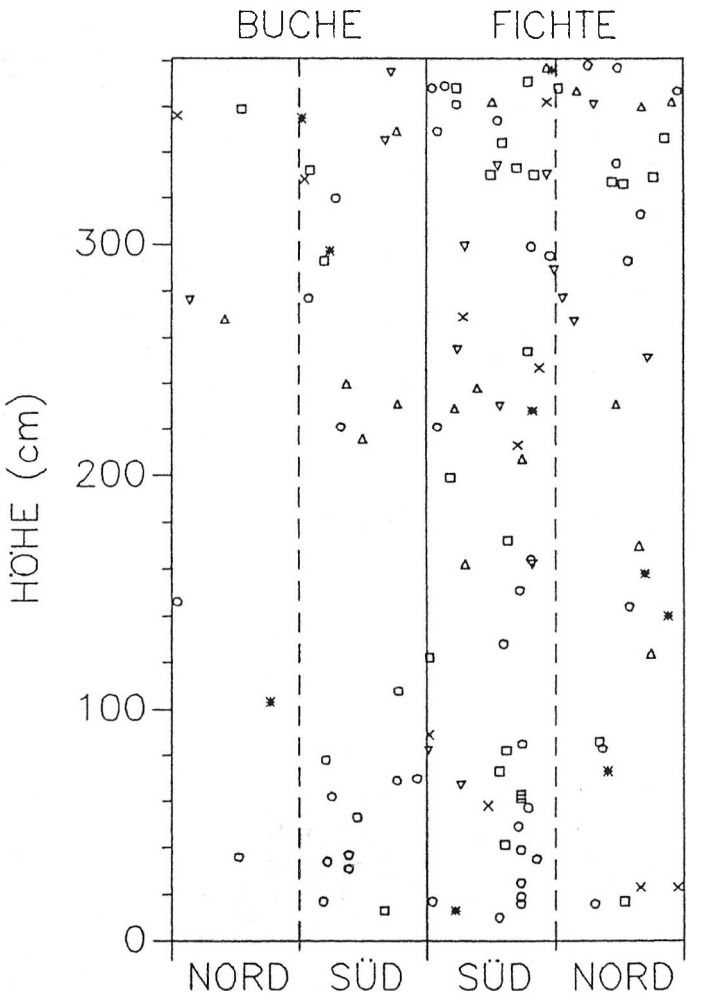


Abb. 19. Verteilung der Gehäuse von *P. betulina* am Modellstamm, siehe Abb. 18.

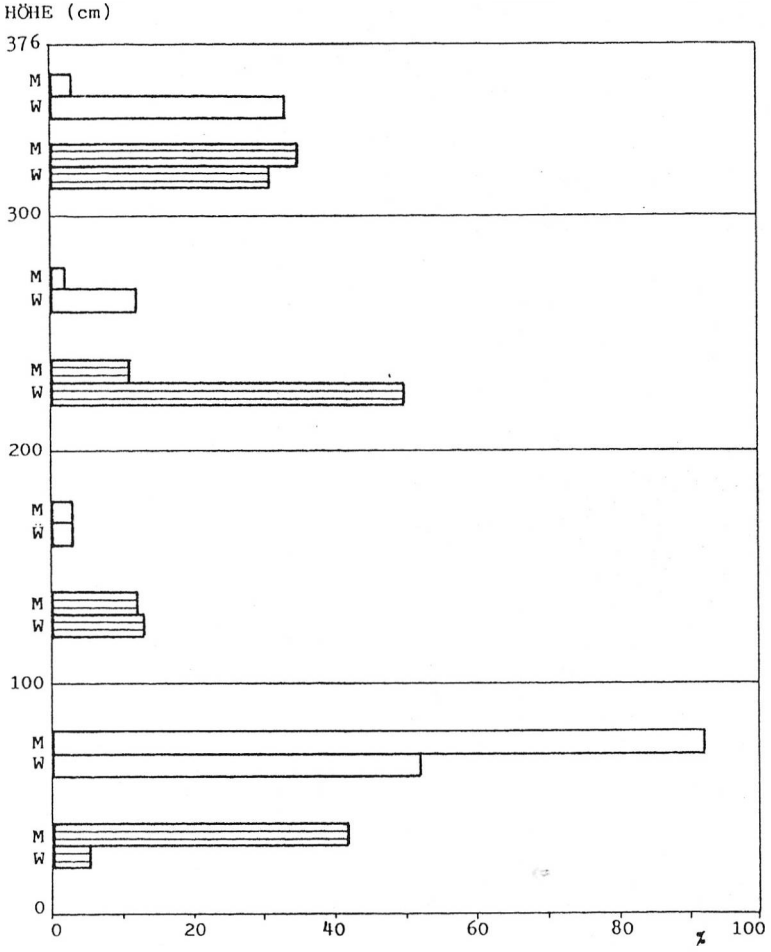


Abb. 20. Präferenzen bezüglich der Baumborken (Modellbaum) als Verpuppungssubstrat von *P. casta* (CAS) und *P. betulina* (BET). W =Weibchen, M =Männchen. Fichte: leere Anteile, Rotbuche: liniert. Relative Häufigkeiten.

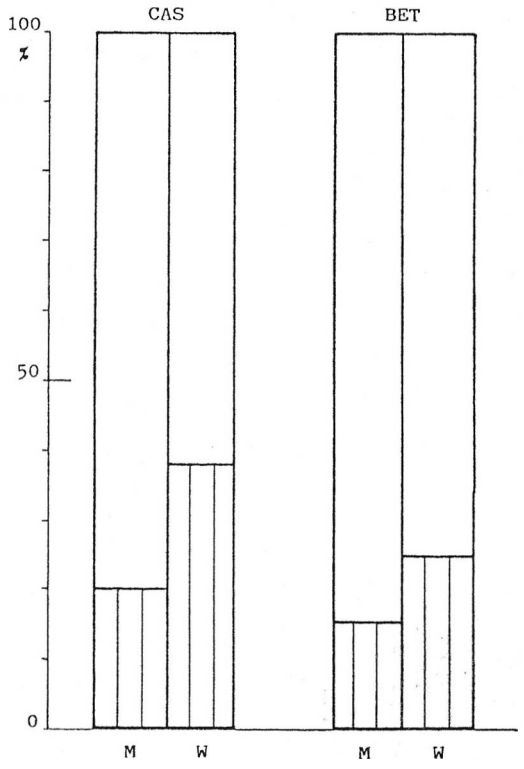


Abb. 21. Präferenzen bezüglich der Höhe am Modellbaum. Leere Säulen =P. casta, linierte Säulen =*P. betulina*. W =Weibchen, M =Männchen. Relative Häufigkeiten.

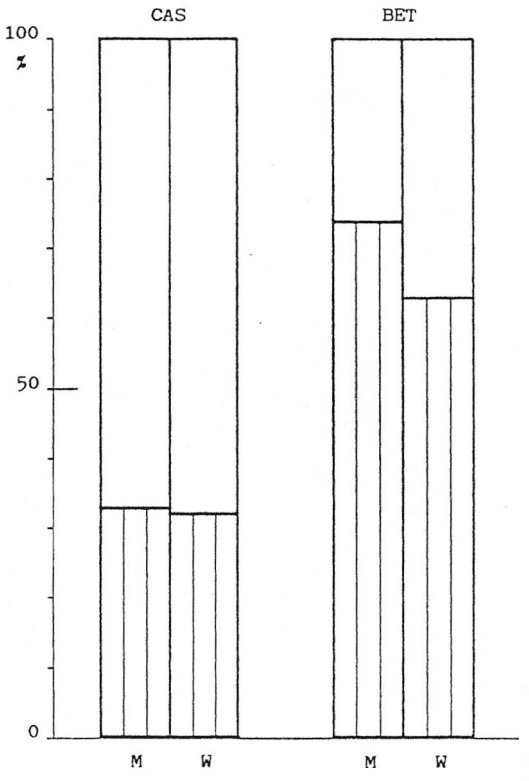


Abb. 22. Präferenzen bezüglich der Sonnenexposition am Baumstamm. Linierte Säulen =südliche Stammhälfte, leere Säulen =nördliche Hälfte. Zeichenerklärung siehe Abb. 20. Relative Häufigkeiten.

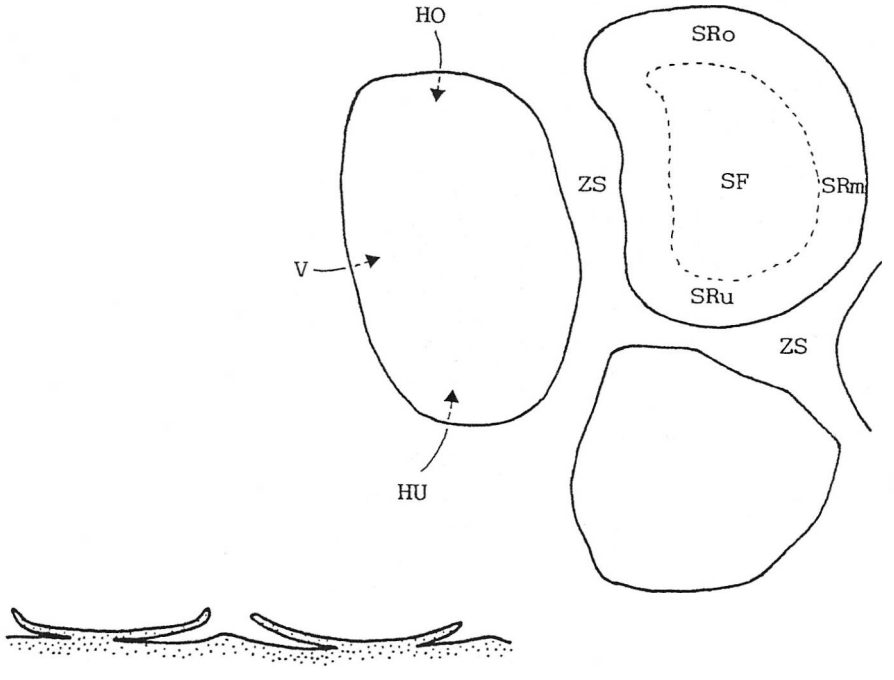


Abb. 23. Strukturen auf der Fichtenborke des Modellbaumes: Schuppen. Oben Aufsicht, unten im Schnitt. SF =Schuppenfläche. SR =Schuppenrand (5mm breit; SRo =oben, SRm =Mitte, SRu =unten). ZS =Bereich zwischen den Schuppen. HO =Gehäuse unter dem oberen horizontalen Rand. HU =Gehäuse unter dem unteren horizontalen Rand. V =Gehäuse unter dem vertikalen Rand (Bei Tab. 15: HU, HO und V mit Zusatz * bedeutet, daß das Gehäuse zu mehr als einem Drittel von der Schuppe bedeckt ist).

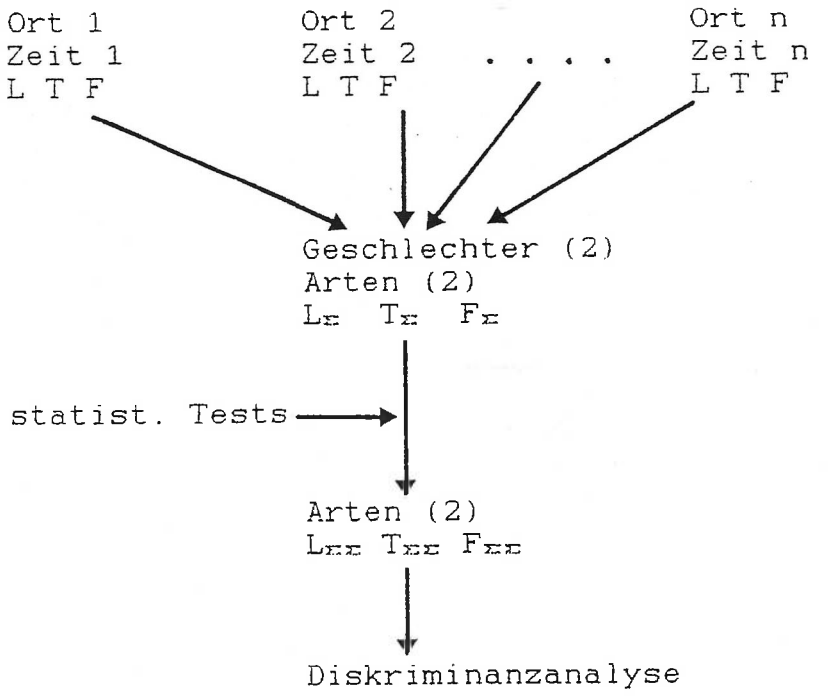


Abb. 24. Mikroklima zur Zeit des Anspinnens: Schema zur Vorgangsweise in der Auswertung. Siehe Text (3.1.5.).

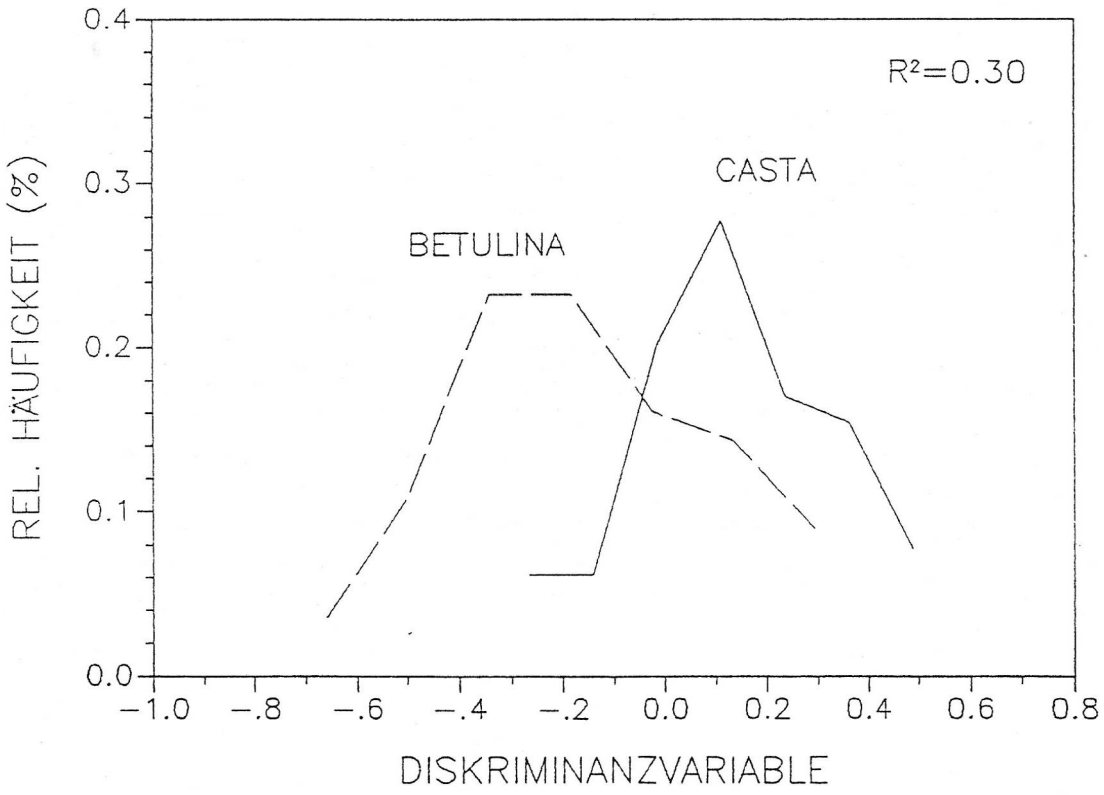


Abb. 25. Relative Häufigkeit der Diskriminanzvariablen (D), auf die einzelnen Gehäuse der beiden Arten *P. casta* und *P. betulina* angewandt. Die Klassenbreiten wurden nach TIMISCHL (1990) ermittelt.

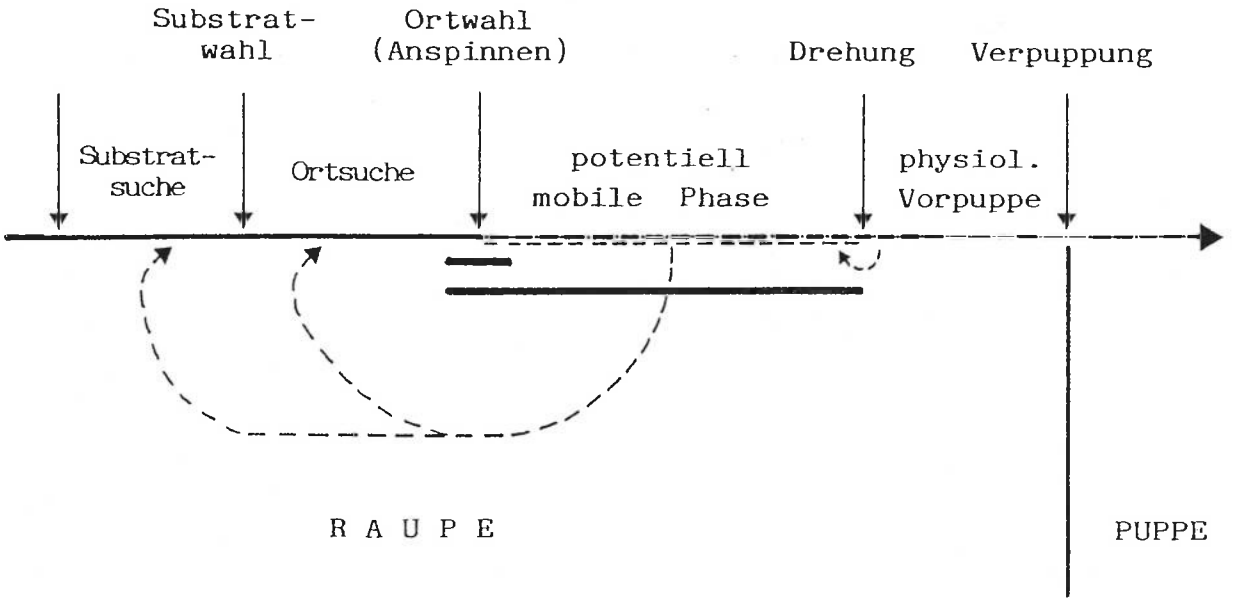


Abb. 26. Physiologische Raupenstadien und deren Verhalten vor der Verpuppung. Erklärung im Text (3.1.6., 3.1.6.2.).

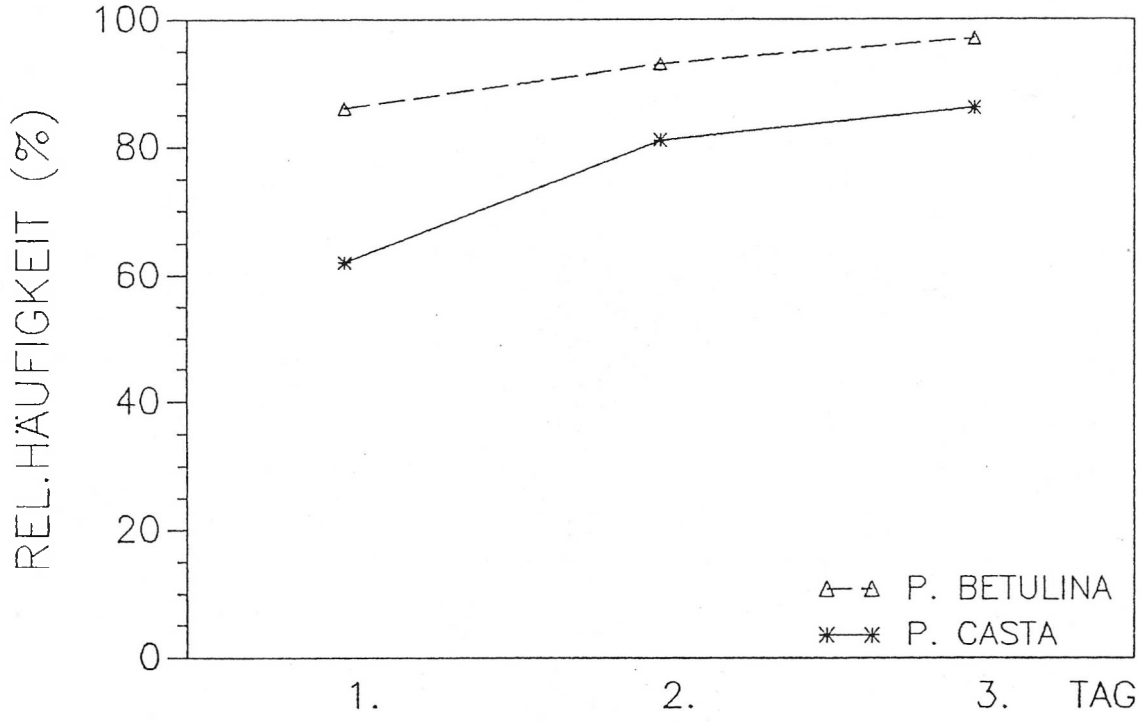


Abb. 27. Anteil der Raupen, die Mikroklima-Extremwerte in den ersten drei Tagen nach dem Festsetzen wahrnehmen konnten (1. Tag =Anspinntag). Siehe Tabelle 24.

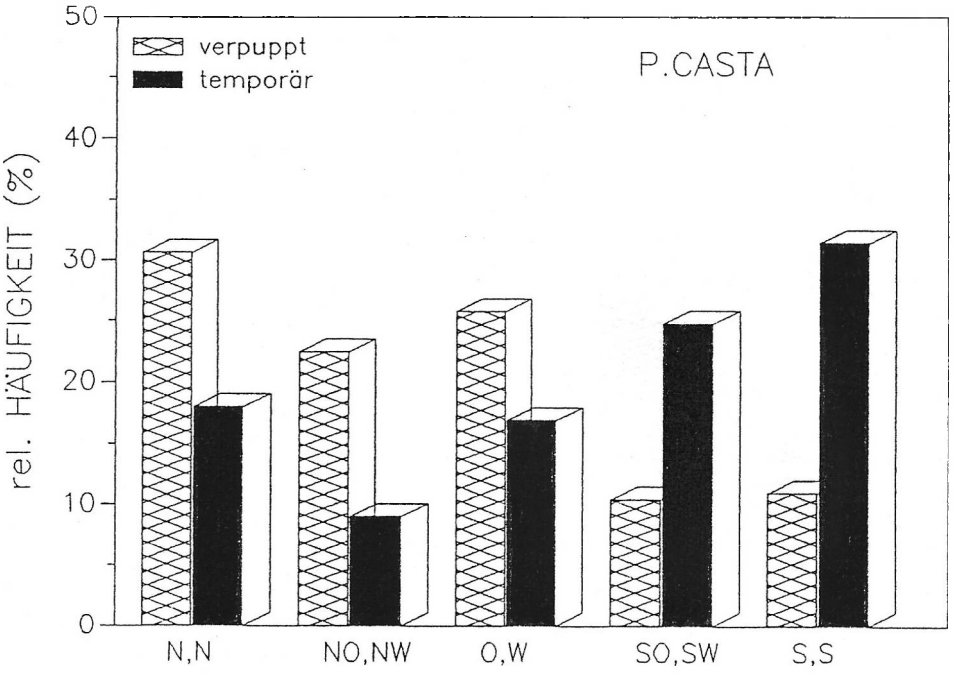


Abb. 28. Vergleich der Verteilungen endgültig und vorübergehend angesponnener Gehäuse am Modellbaum für *P. casta*. Die Anzahlen des Süd- und jene des Nordsektors sind je doppelt genommen, weil sie im Vergleich zu den übrigen Sektoren nur die halbe Fläche aufweisen (ursprüngliche Anzahlen: $n_{endg.}$=173 und $n_{vg.}$=75).

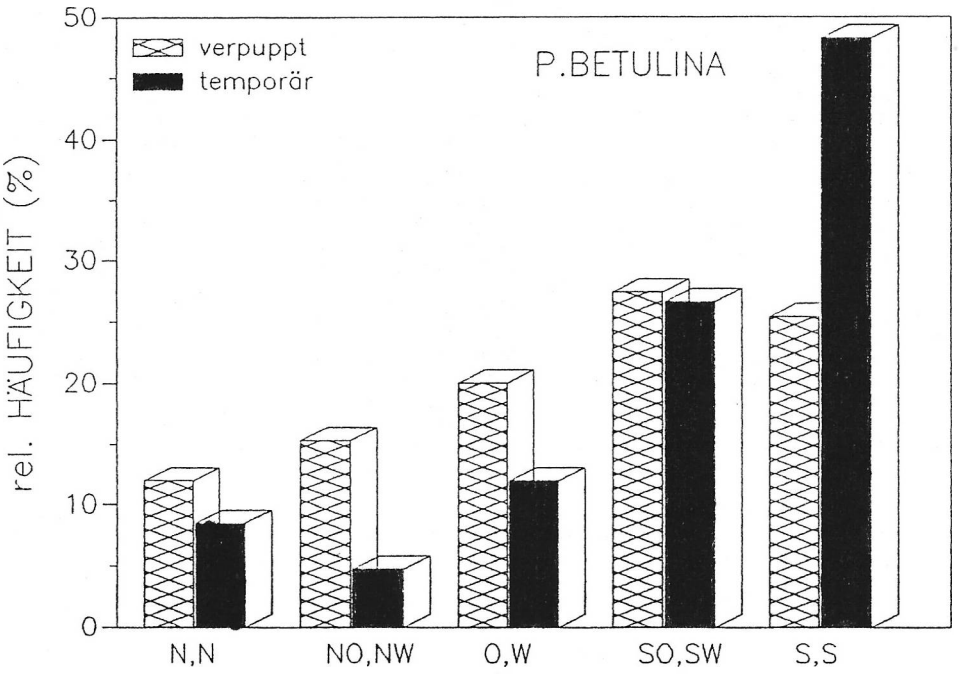


Abb. 29. Vergleich der Verteilungen endgültig und vorübergehend angesponnener Gehäuse am Modellbaum für *P. betulina* ($n_{endg.}$=131, $n_{vg.}$=126). Vergleiche Abb. 28.

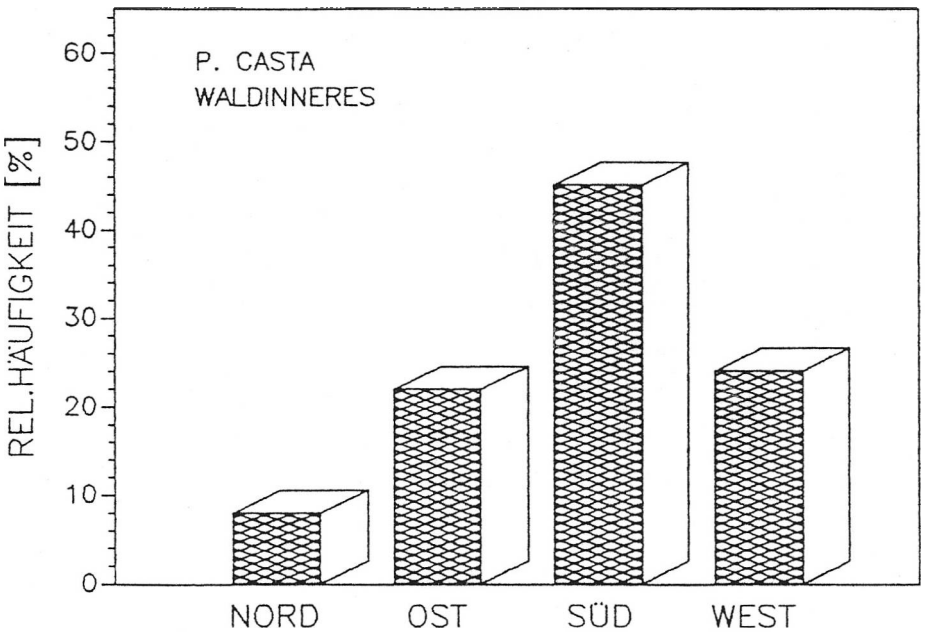


Abb. 30. Verteilung der auf Baumstämmen angesponnenen Gehäuse im Habitat Wilheminenberg bezüglich der Himmelsrichtungen. *P. casta*. Relative Häufigkeiten (n=62).

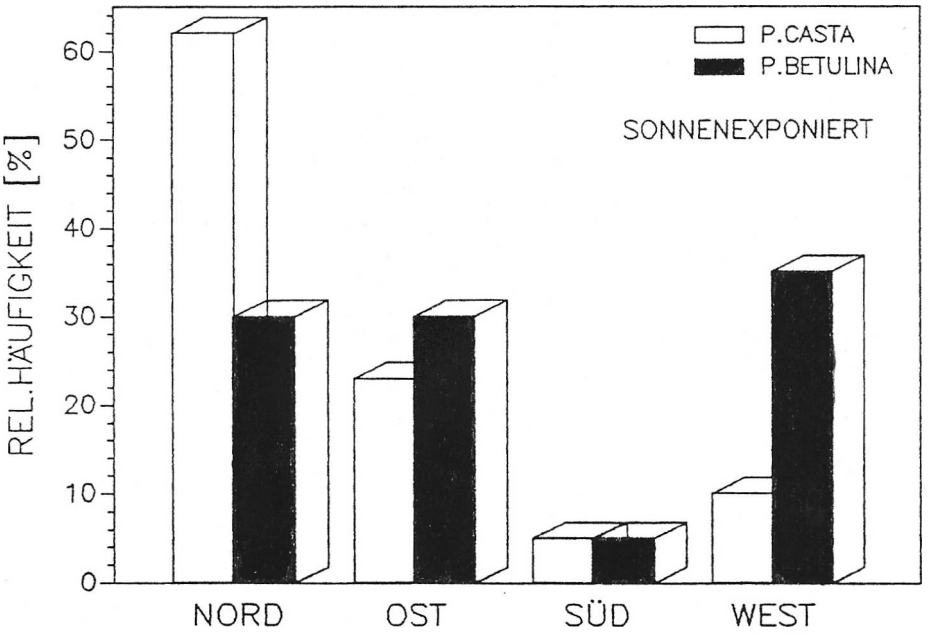


Abb. 31. Verteilung der auf Baumstämmen angesponnenen Gehäuse im Habitat Wolfenerwald (O.Ö.) bezüglich der Himmelsrichtungen. *P. casta* und *P. betulina* Relative Häufigkeiten (n_{cas}=21, n_{bet}=20).

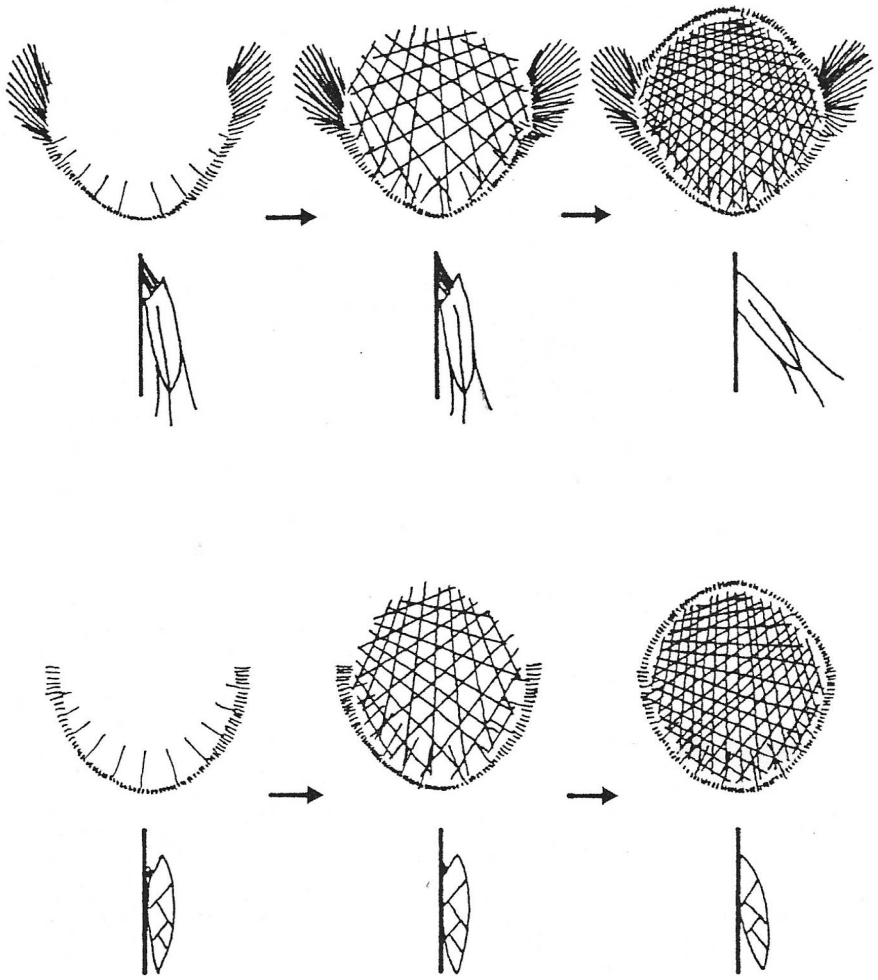


Abb. 32. Entstehung des Seidengespinstes zur Gehäusebefestigung vor der Verpuppung: *P. casta* (obere Reihe) und *P. betulina* (untere Reihe). Erklärung im Text.

Abb. 33. Seitliches Seidenband an einem bereits vollständig angesponnenen Gehäuse (linke Seite, Weibchengehäuse von *P. casta* auf Rotbuchenborke).

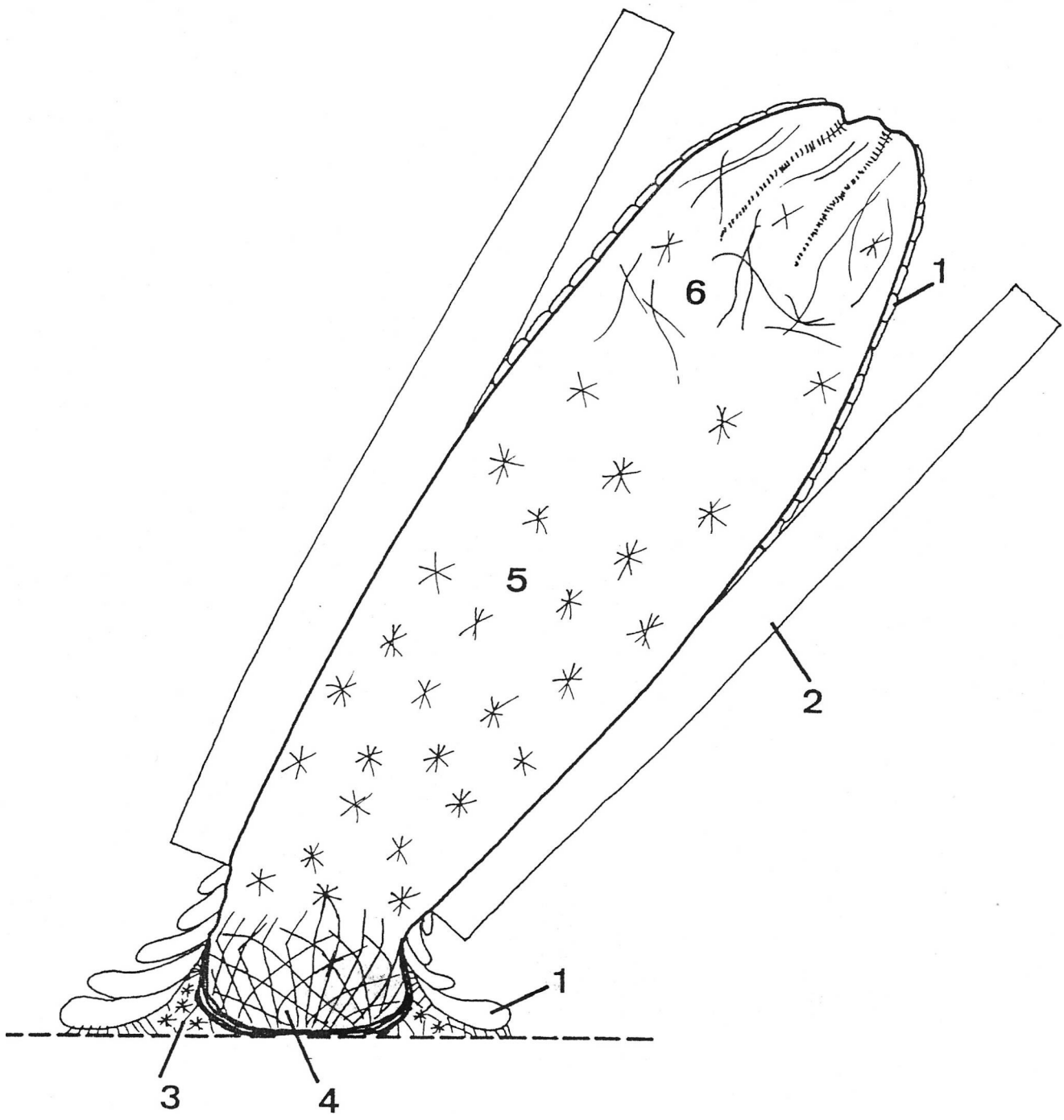


Abb. 34. Schema eines zur Verpuppung angesponnenen Gehäuses von *P. casta*. 1 =schuppenförmige Sackbedeckung aus Pflanzenteilen (die erste Reihe an der Sackvorderöffnung: "Fransen"). 2 =Grashalme. 3 =lockeres Gespinst. 4 =Diaphragma. 5 =mittlere Gespinstzone mit vielen Fadenknoten. 6 =Endteil mit drei Lappen und wenigen Fadenknoten. Hintere Gehäuseöffnung von den Spitzen der Lappen umgrenzt. Vergl. Tafel 35 und die Abbildungen 35 bis 43.

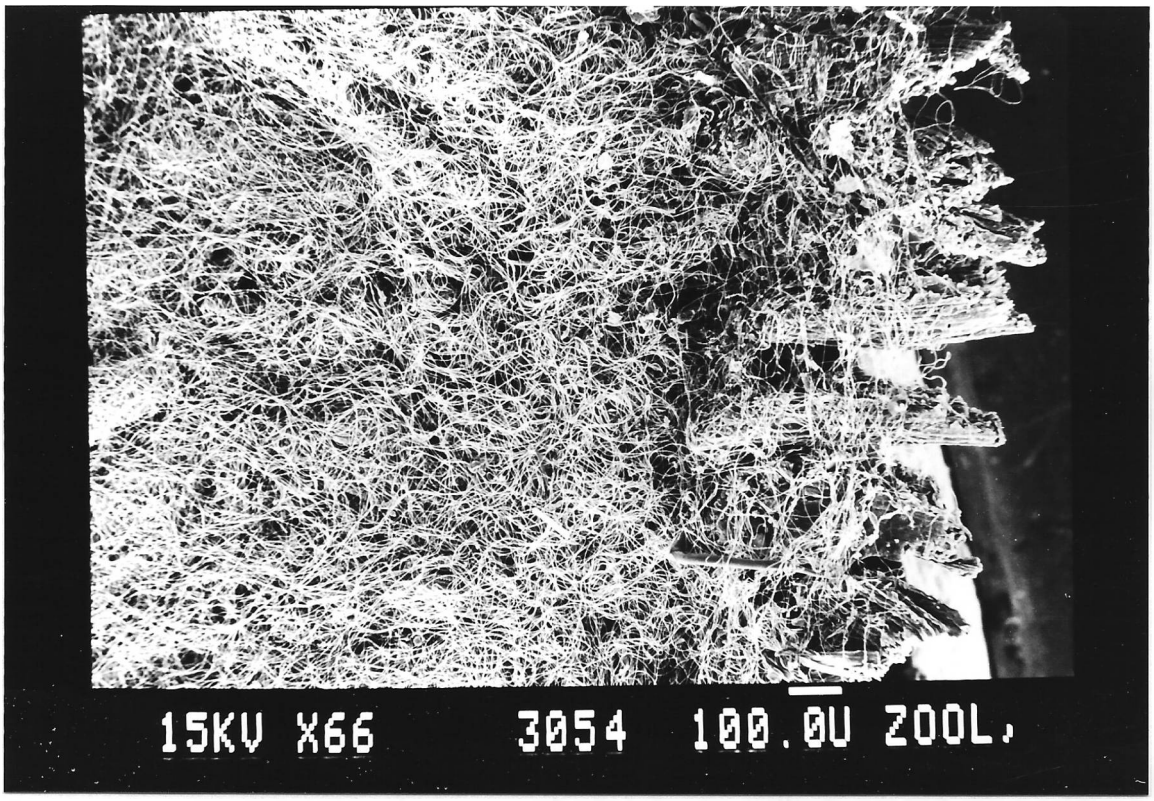


Abb. 35. Vordere Reihe der Schuppen aus Pflanzenmaterial ("Fransen") an einem nicht angesponnenen Gehäuse von *P. casta*, Innenansicht. Der helle Rand darunter ist ein Artefakt. REM-Aufnahme.

Abb. 36. Medio-sagittaler Schnitt durch ein an Fichtenborke angesponnenes Gehäuse von *P. casta* (linke Hälfte). Das Diaphragma ist extrem stark ausgebildet. An der Basis ist die Exuvie des letzten Raupenstadiums zu erkennen (Rumpf und Kopf), dahinter die Abdomenspitze der Puppe. Die Kopfkapsel der Raupenhülle ist meist noch weiter an der Gehäusebasis zu finden. REM-Aufnahme.

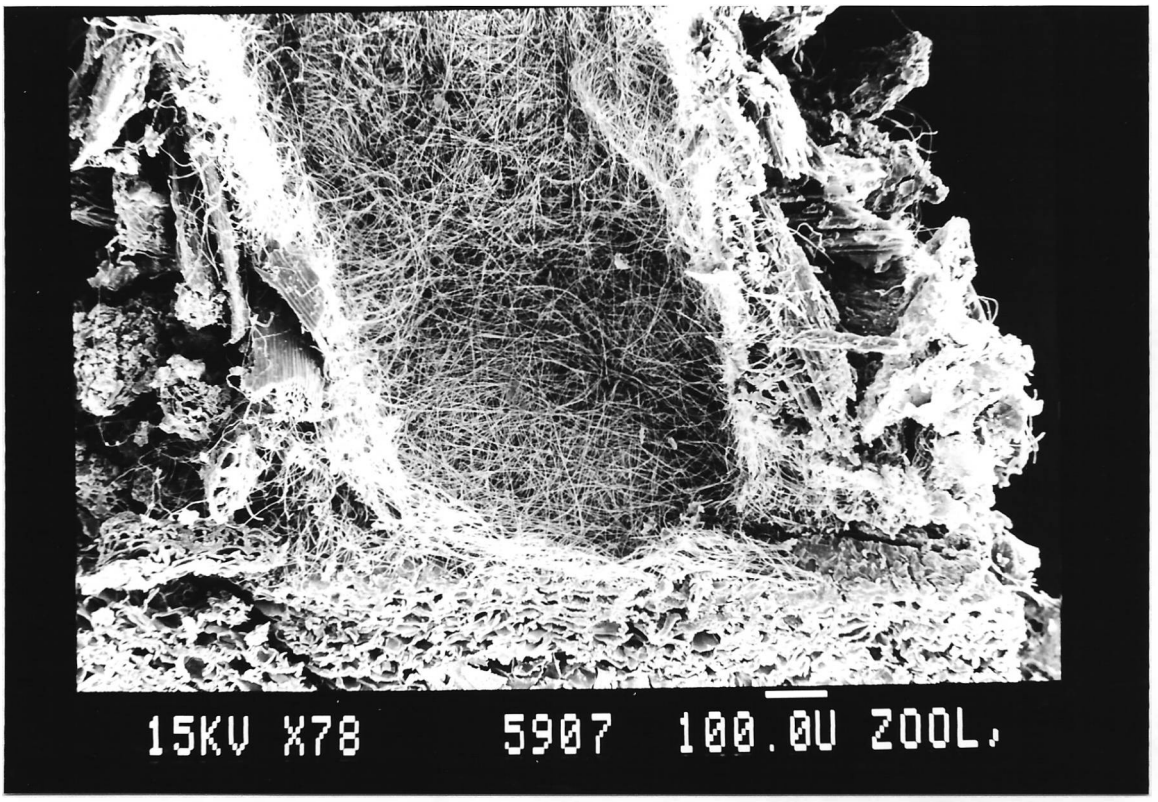


Abb. 37. Medio-lateraler Schnitt durch das Vorderteil eines angesponnenen Gehäuses (linke Seite, *P. casta*), die Exuvien wurden entfernt. Das Diaphragma ist normal ausgebildet, zu dessen deutlicheren Ansicht ist das Objekt etwas gekippt. REM-Aufnahme.

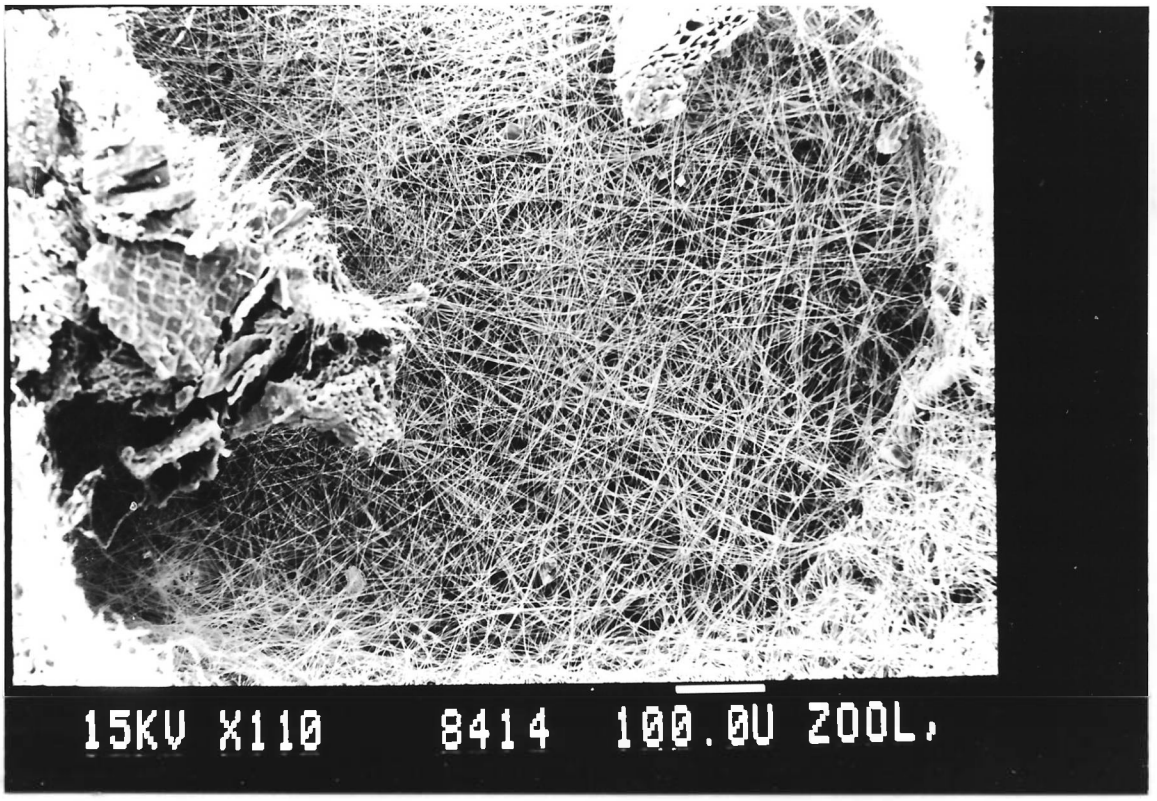


Abb. 38. Aufsicht auf ein Diaphragma von *P. betulina*, die große keilförmige Struktur am Bildrand gehört zum Außenteil des Gehäuses und ist nicht am Diaphragma befestigt. Der dem Keil gegenüber liegende Rand ist der hintere (untere) Teil des Vorderöffnungs-Saumes, die Längsfäden am Diaphragma divergieren daher nach hinten. REM-Aufnahme.

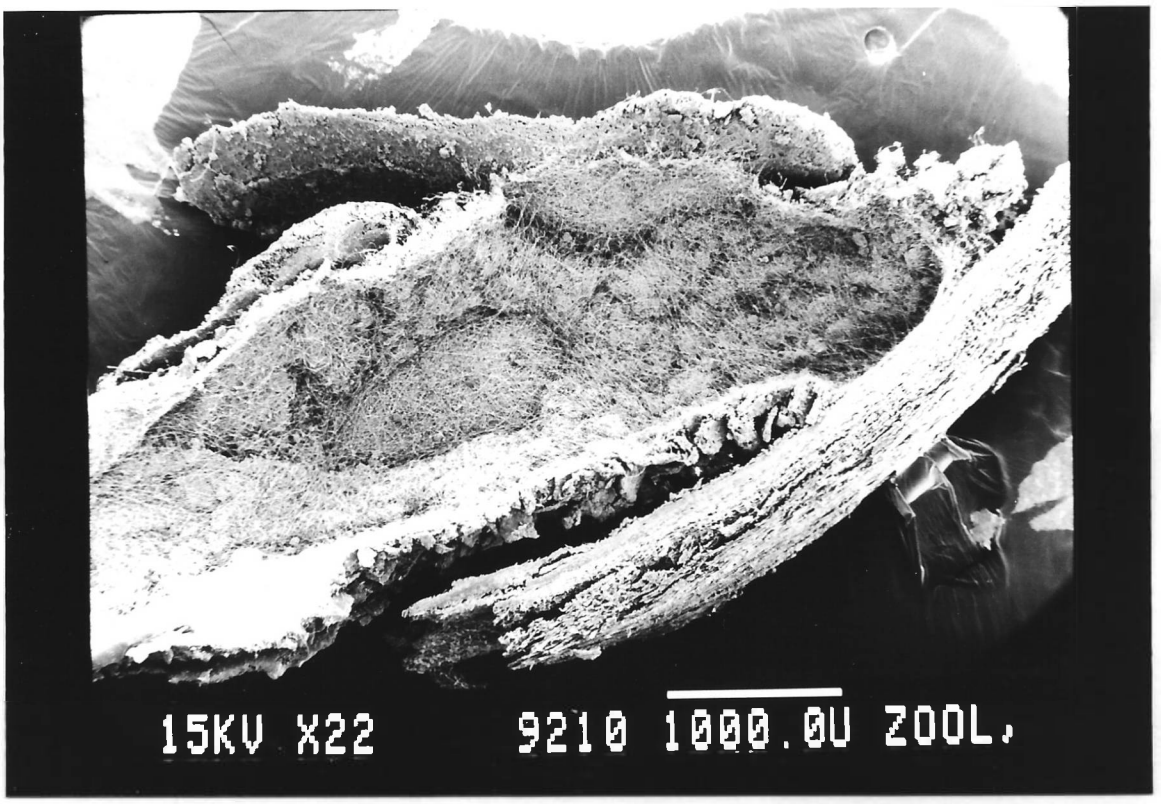


Abb. 39. Medio-sagittaler Schnitt durch ein angesponnenes Gehäuse von *P. betulina*, die Exuvien wurden entfernt. Die Innenseiten am Sack befestigter Pflanzenteile sind deutlich sichtbar. REM-Aufnahme.

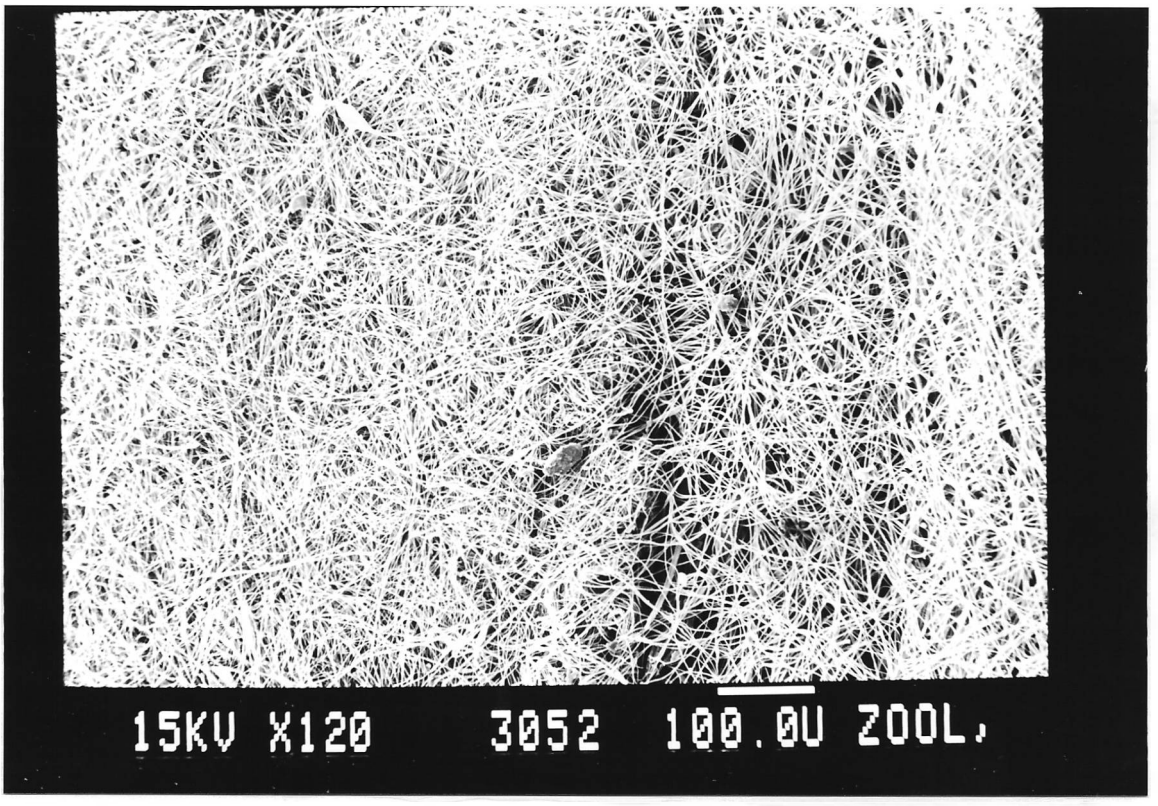


Abb. 40. Mittlere Gespinstzone an einem Sack von *P. casta* (innen). Der längliche dunklere Bereich ist die Befestigungsstelle eines Grashalmes, der obere Bildrand weist in Richtung des Vorderendes. REM-Aufnahme.

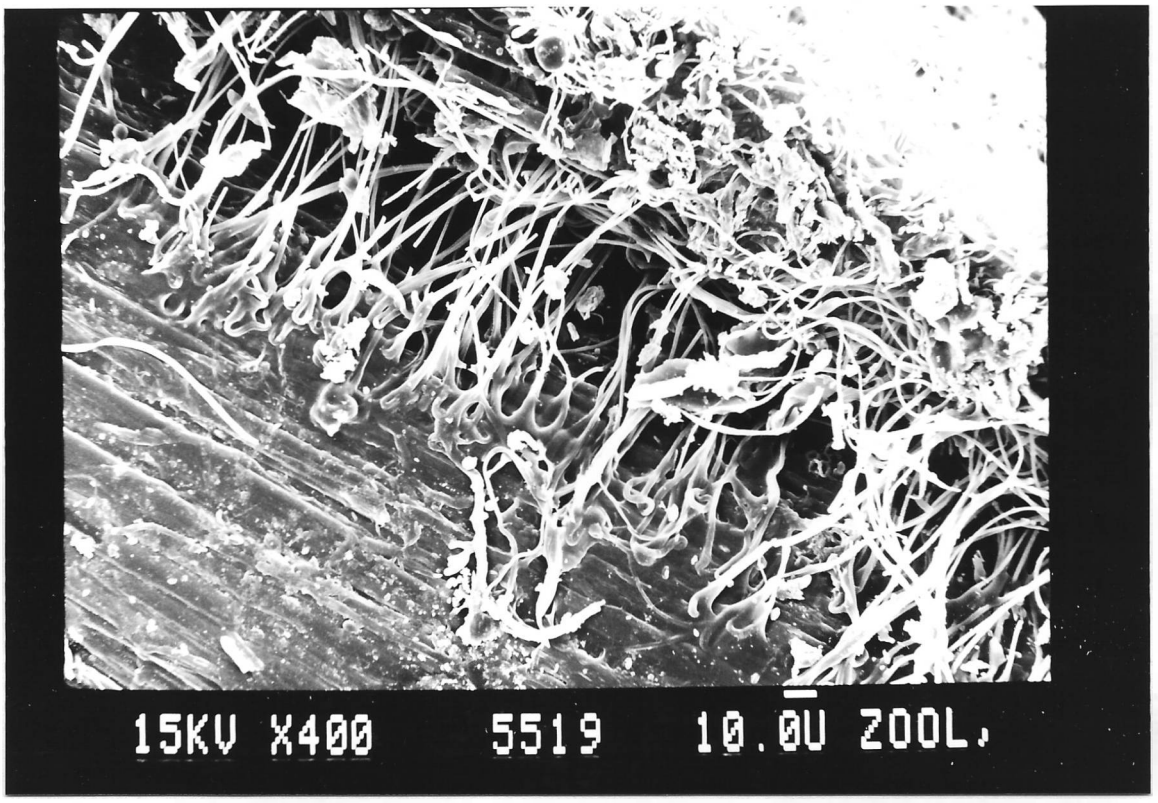


Abb. 41. Befestigung eines Grashalmes (linke untere Fläche) mit Seidenfäden am Sack (rechts oben) von *P. casta*. REM-Aufnahme.

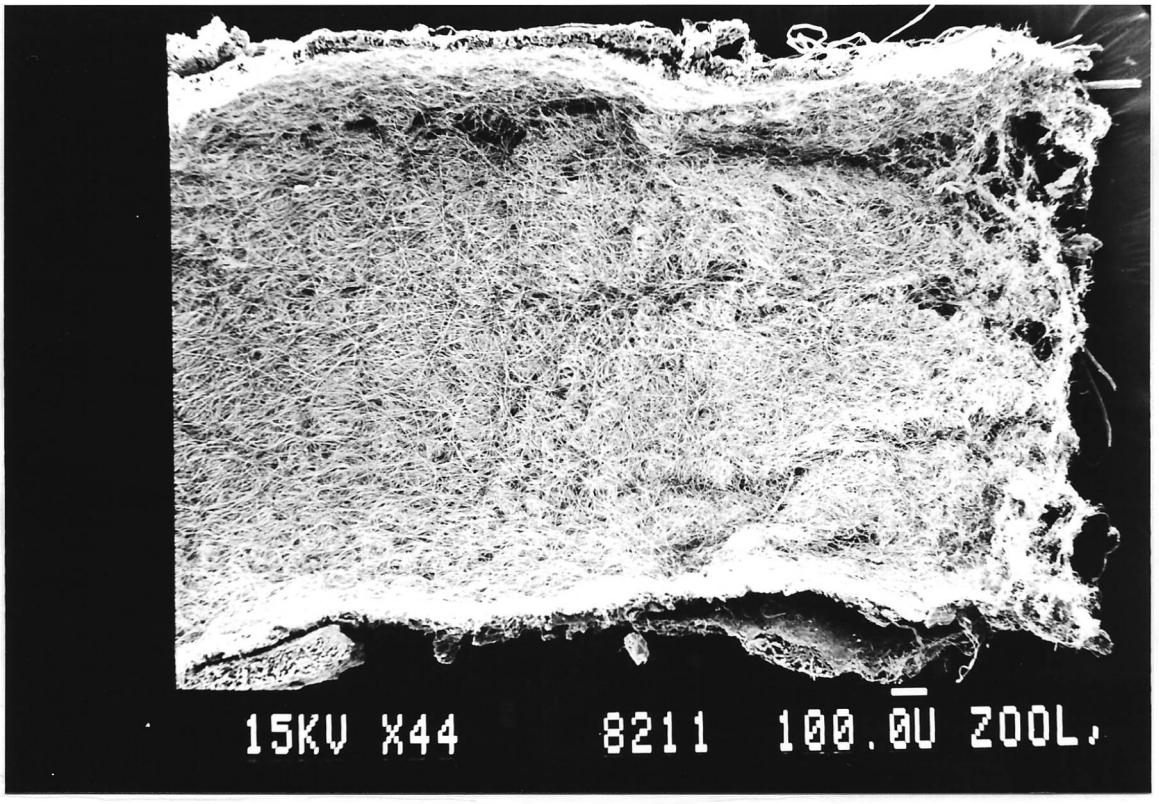


Abb. 42. Hinterer Gehäuseteil mit Endlappen von *P. betulina*, Innenansicht eines sagittalen Schnittes. REM-Aufnahme.

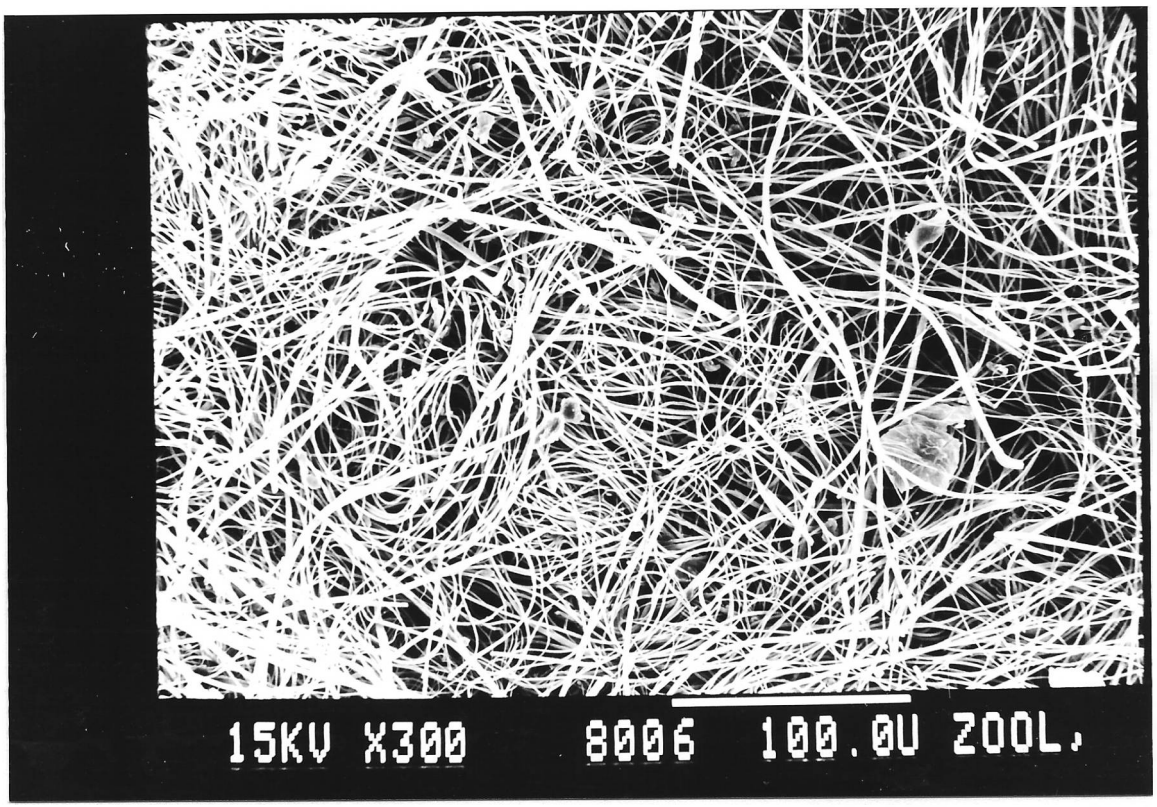


Abb. 43. Innenansicht der Endzone eines *P. betulina*-Gehäuses. Die Seidenfäden verlaufen meist in der Längsrichtung, aufgelagert sind haarformige Schuppen der "Afterwolle" des Weibchens (helle und stärkere Fadenstrukturen). REM-Aufnahme.

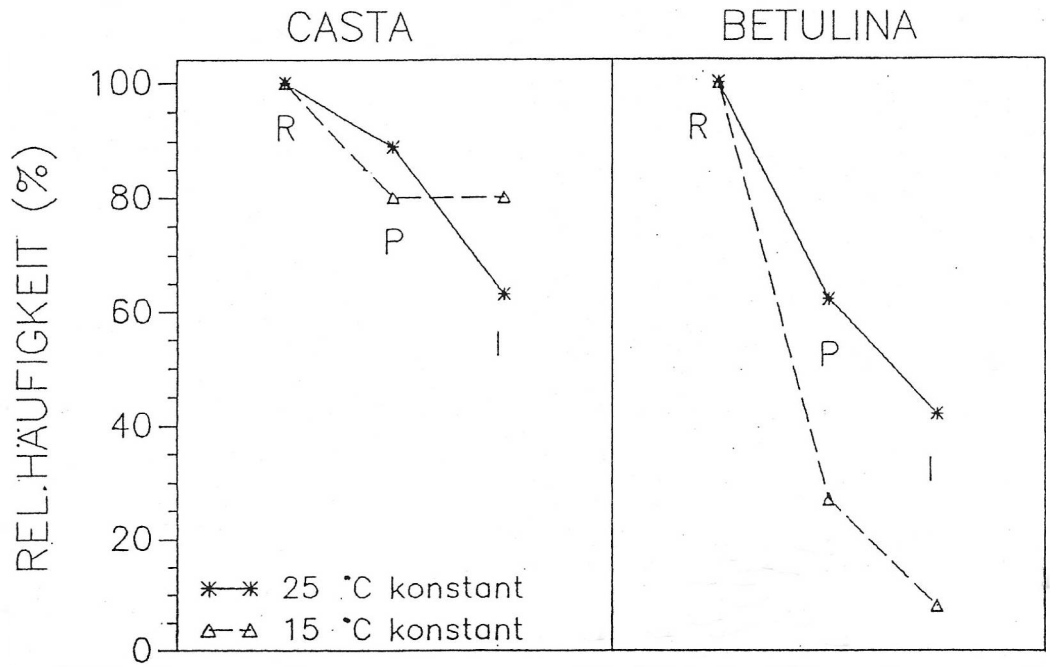


Abb. 44. Anteil der sich zu Puppen (P) und Imagines (I) weiterentwickelnden Raupen (R, Anfangswert =100 %) bei zwei Temperaturen im Labor. Siehe Kap. 3.4.

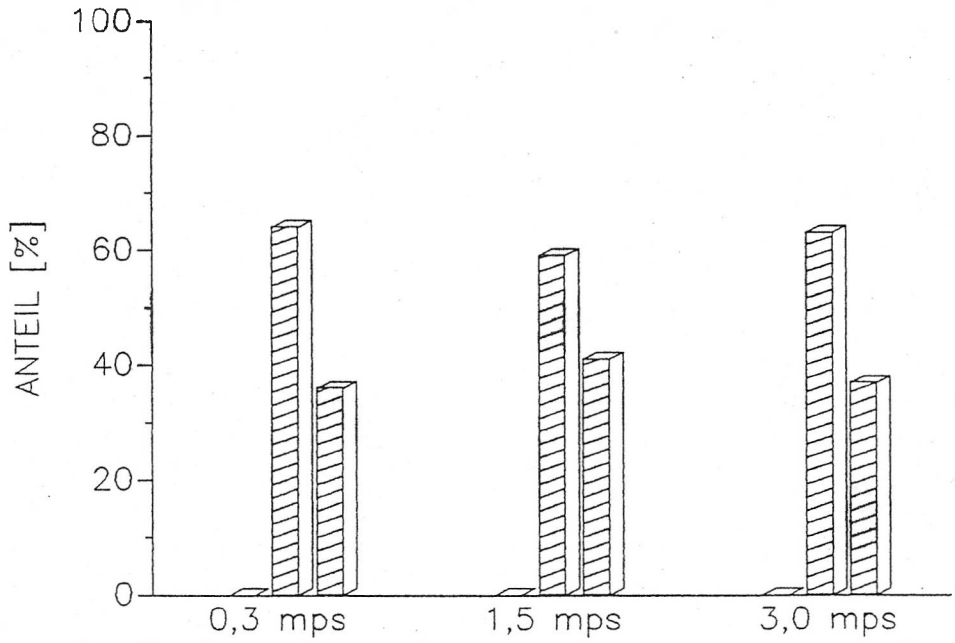


Abb. 45. Verhalten der L_1 von *P. casta* bei unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten (in m/s) unter Laborbedingungen. Erste Säule für jede Windgeschwindigkeit ="gewandert" zweite Säule ="abgefallen", dritte Säule ="geblieben".

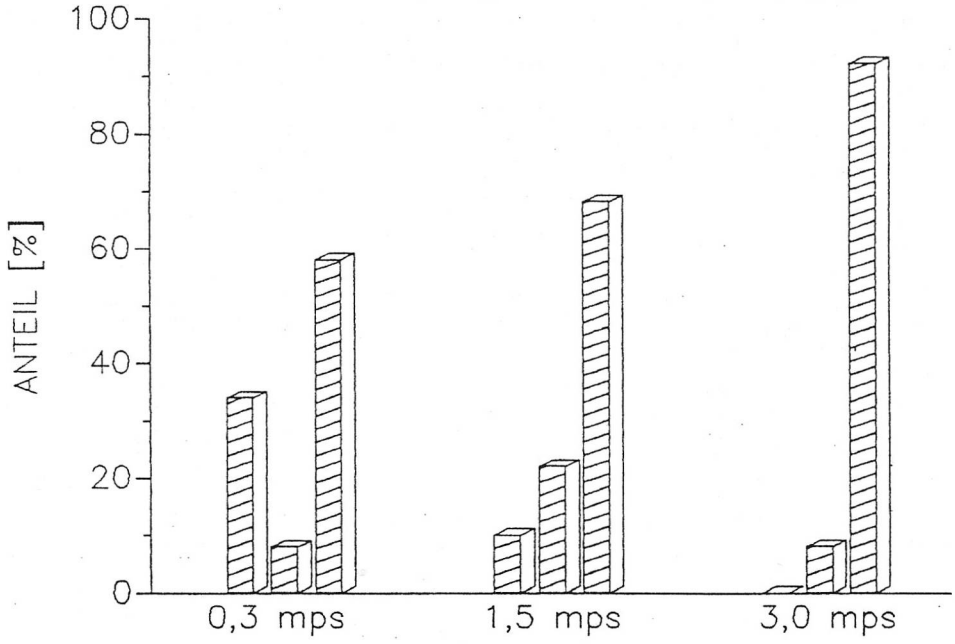


Abb. 46. Verhalten der L_1 von *P. betulina* bei unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten (in m/s) unter Laborbedingungen. Vergleiche Abb. 45.

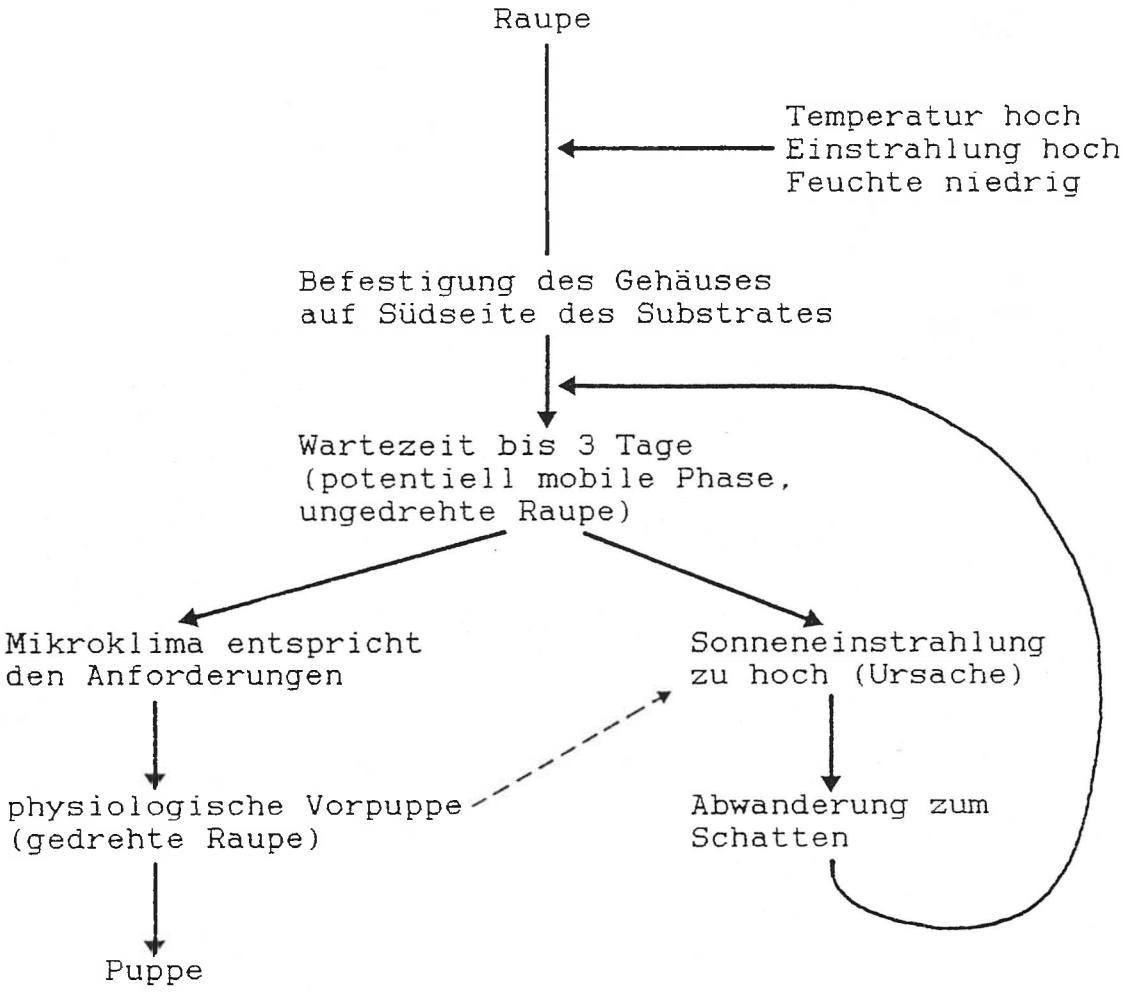
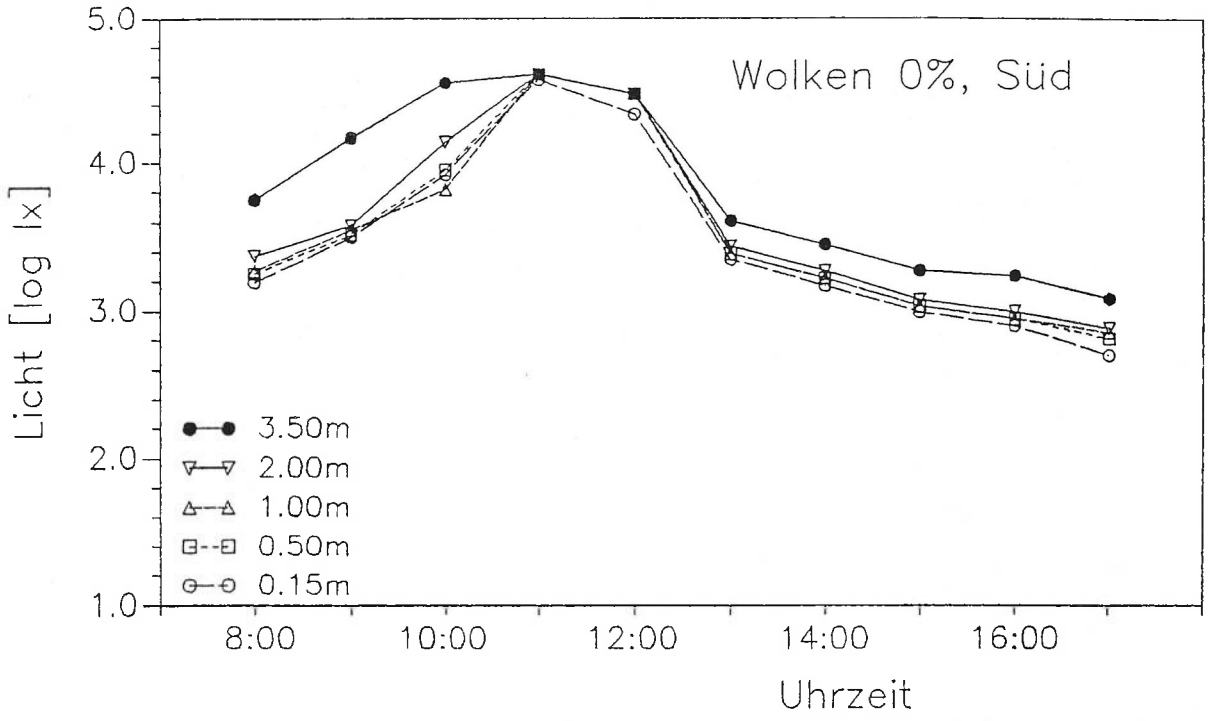
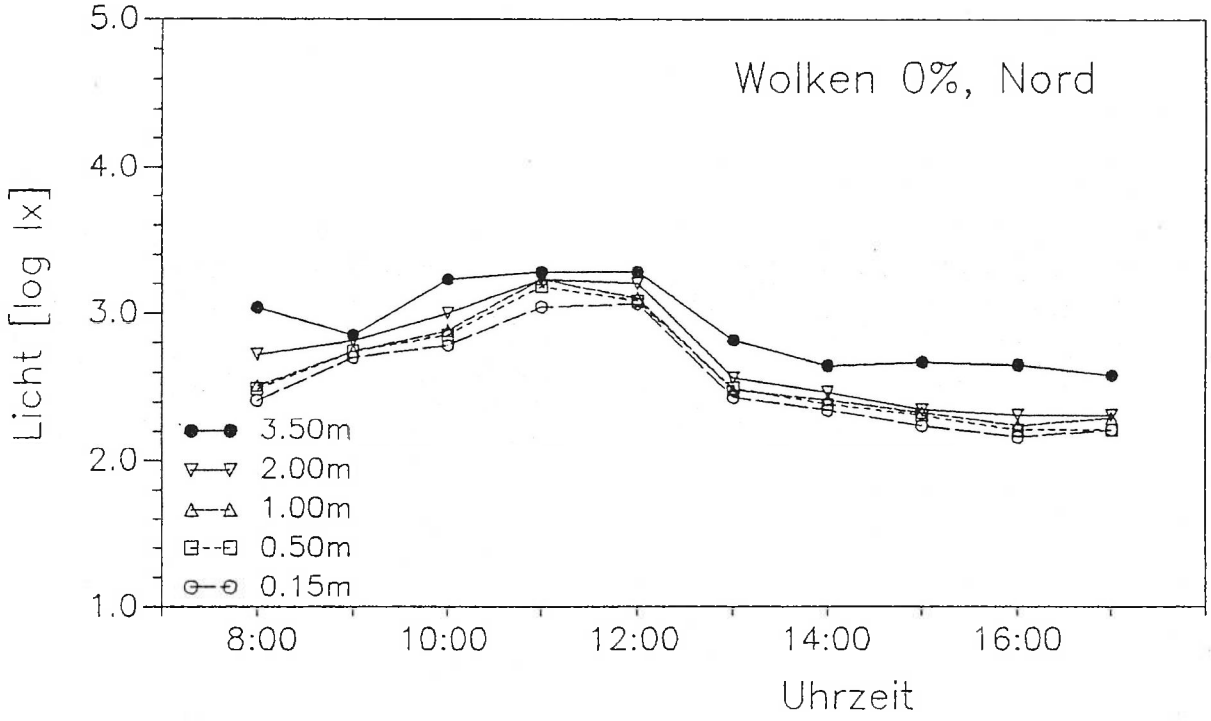
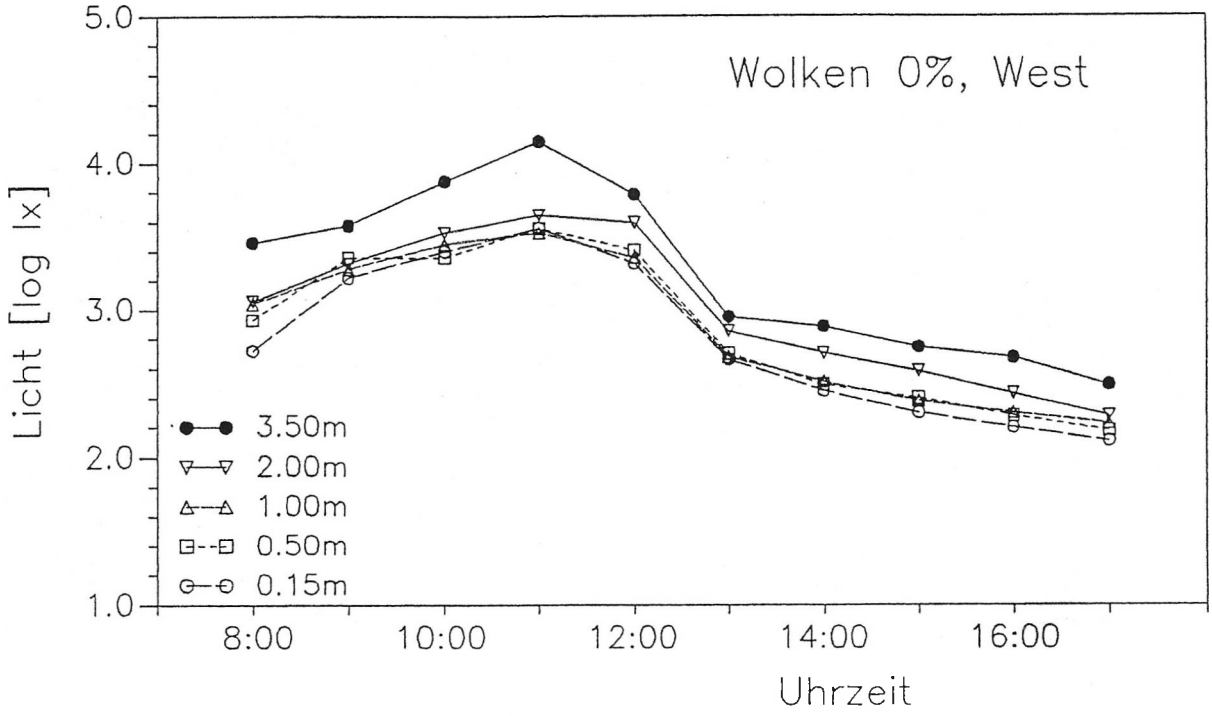


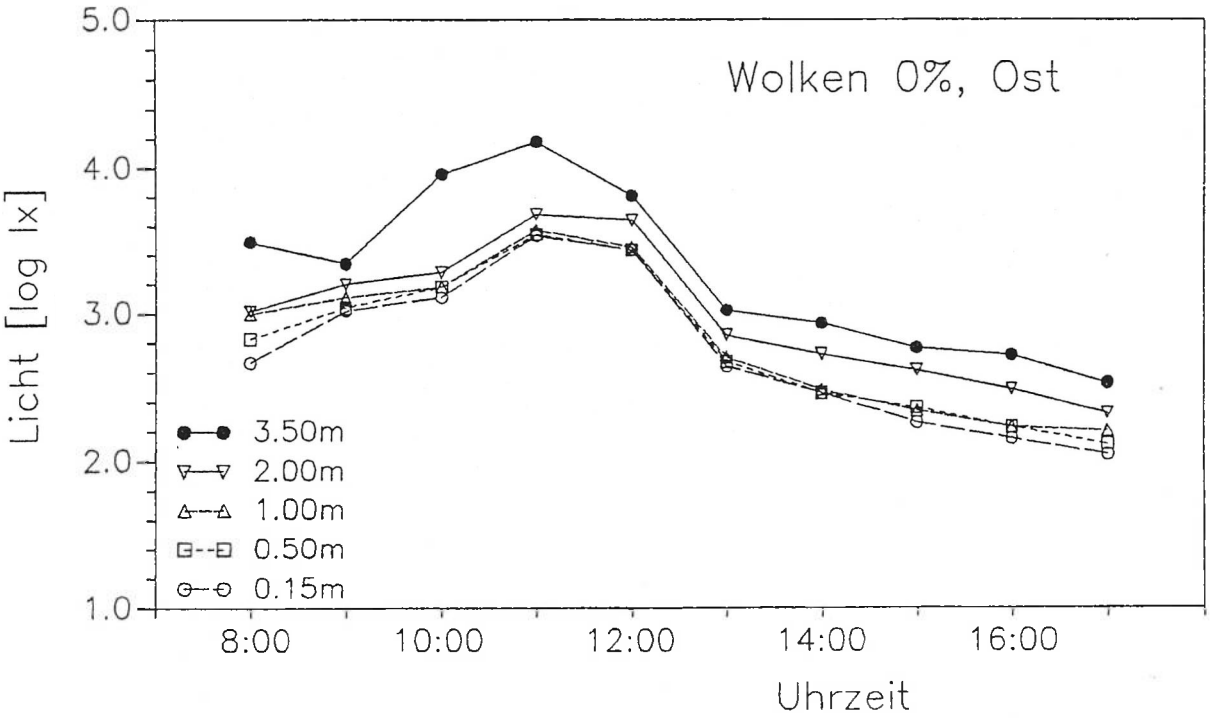
Abb. 47. Verhaltensabläufe bei der Wahl eines Verpuppungsortes. Erklärung im Text.



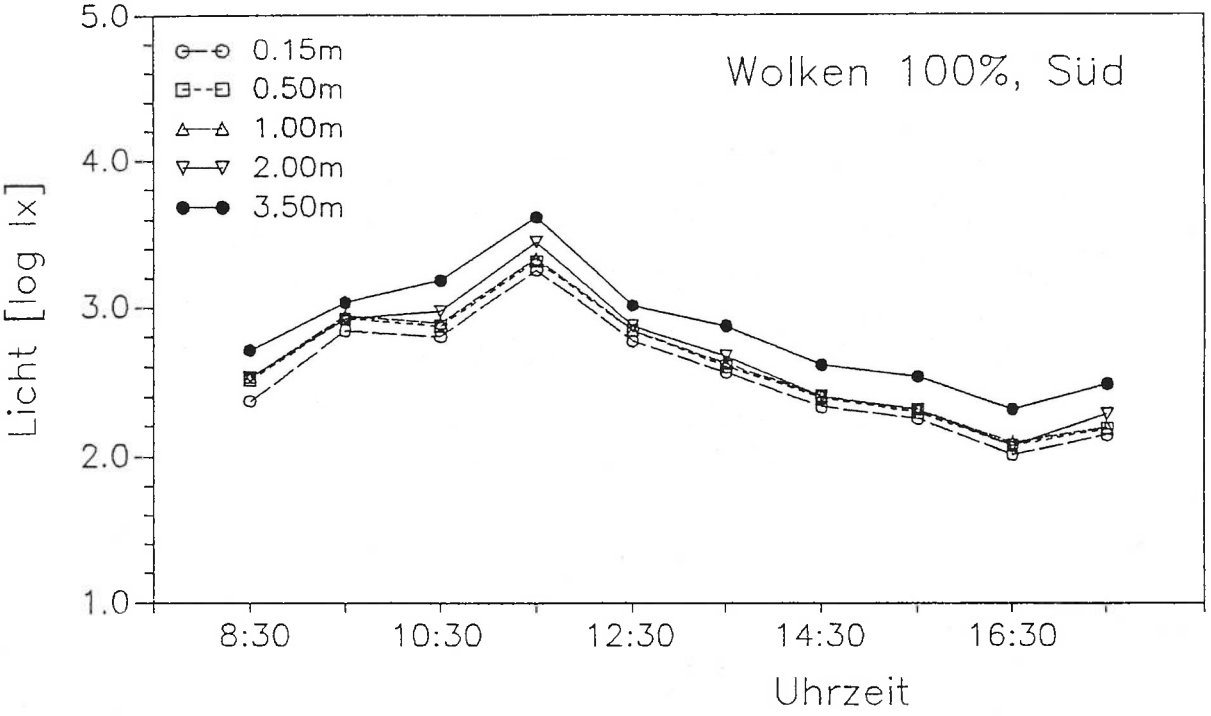


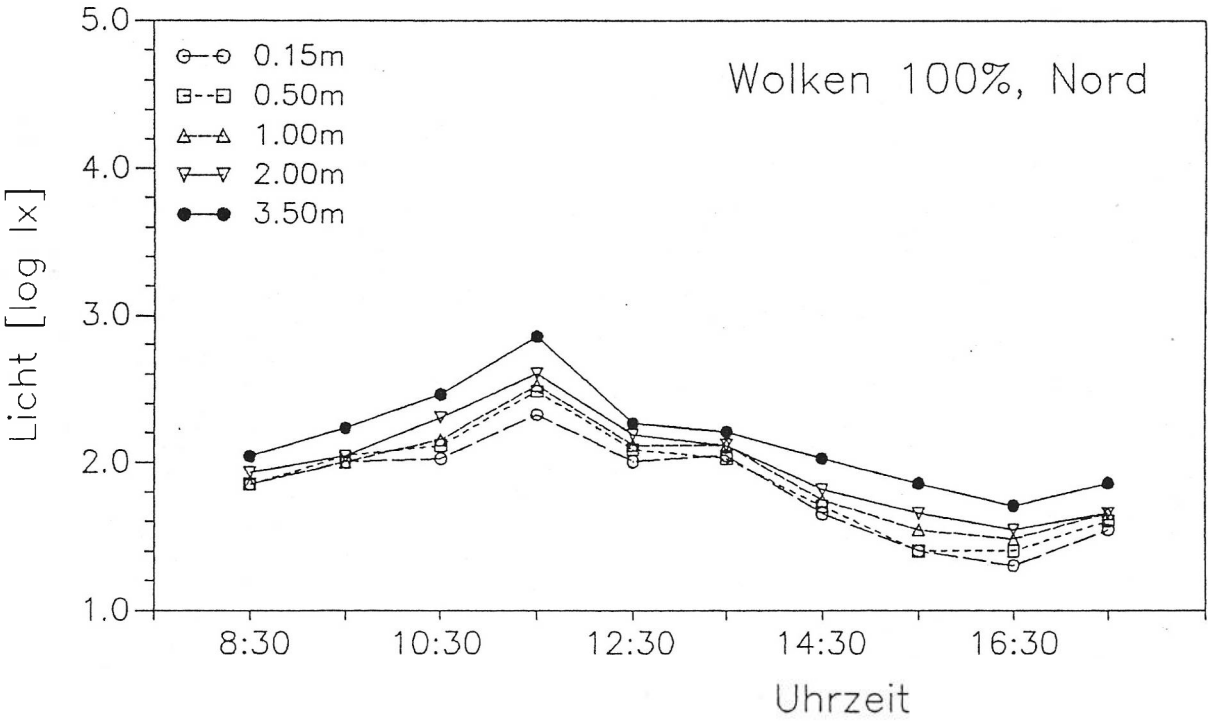
Tafel 1. Tagesgang Einstrahlung am Modellbaum (Handmessung, vergl. Kap. 2.2.2.). 0 % Bewölkung, 20.6.1990. Süd und Nord. ME Normalzeit.



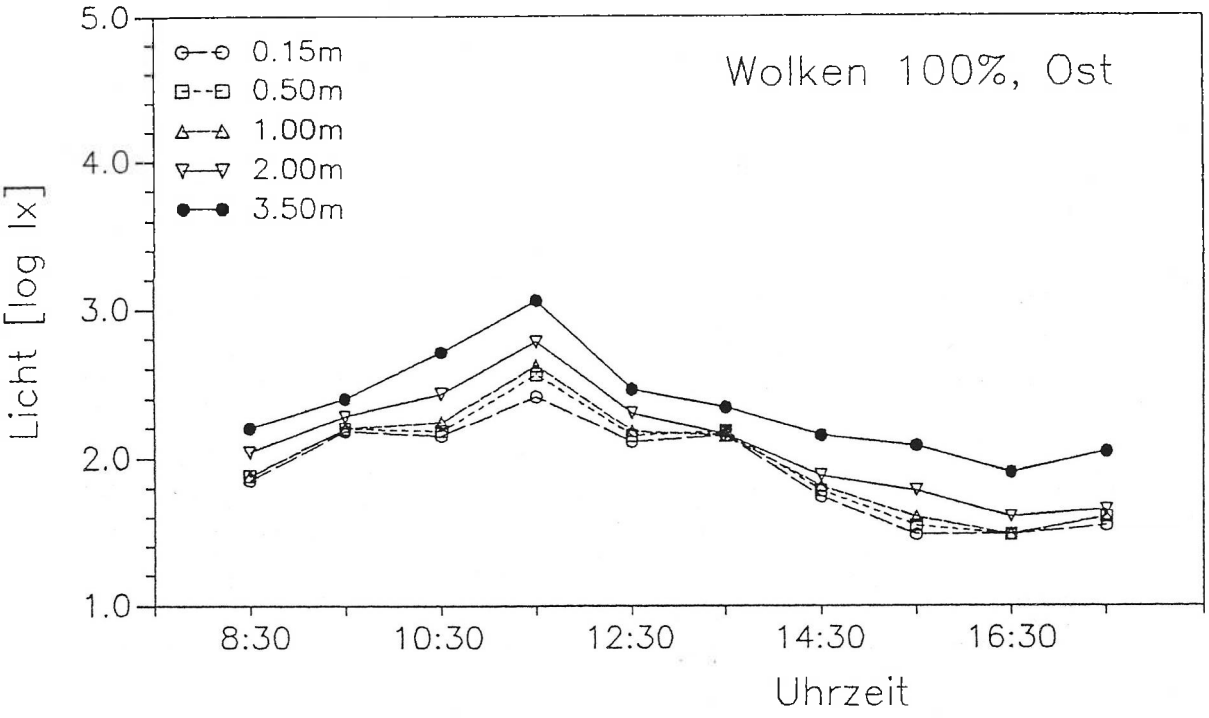


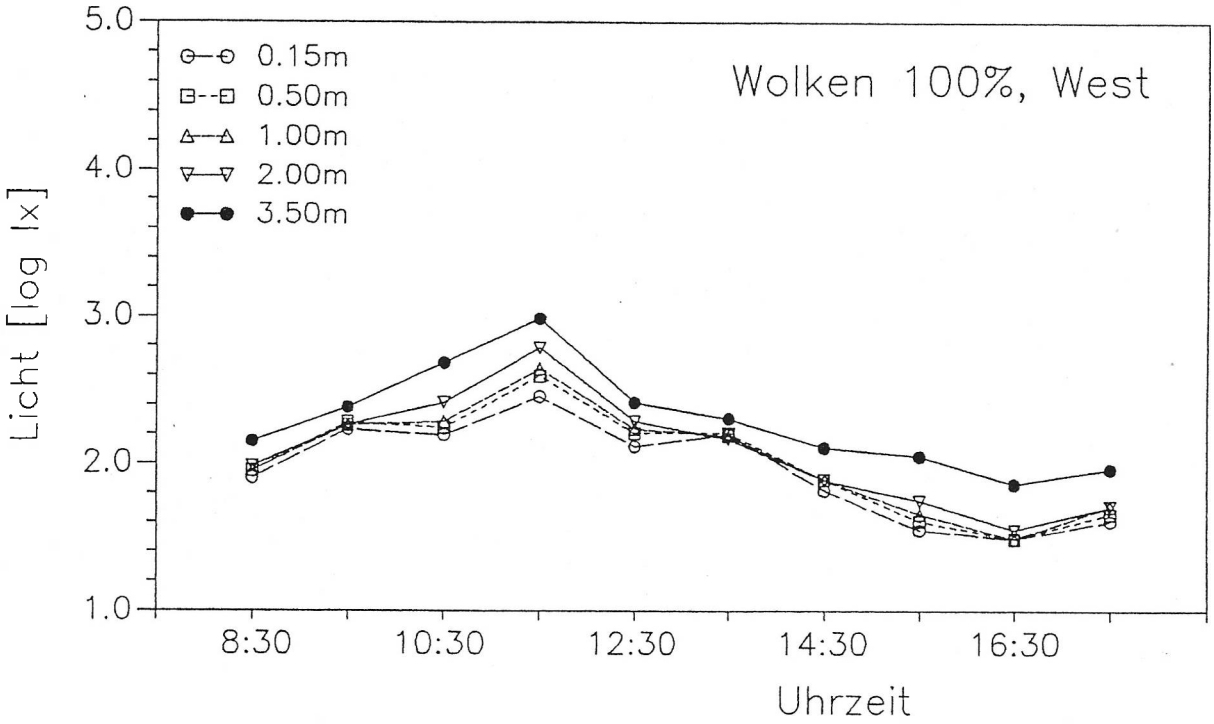
Tafel 2. Tagesgang Einstrahlung am Modellbaum (Handmessung, vergl. Kap. 2.2.2.). 0 % Bewölkung, 20.6.1990. Ost und West. ME Normalzeit.



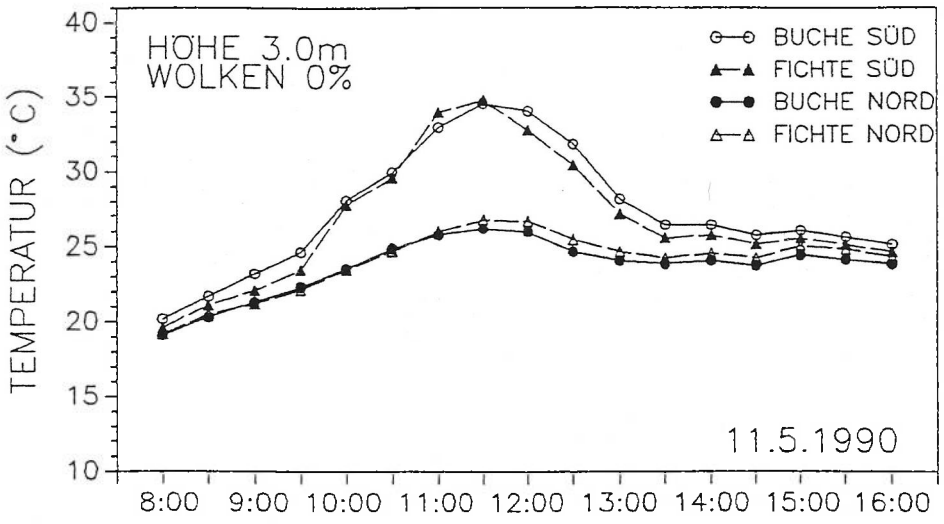


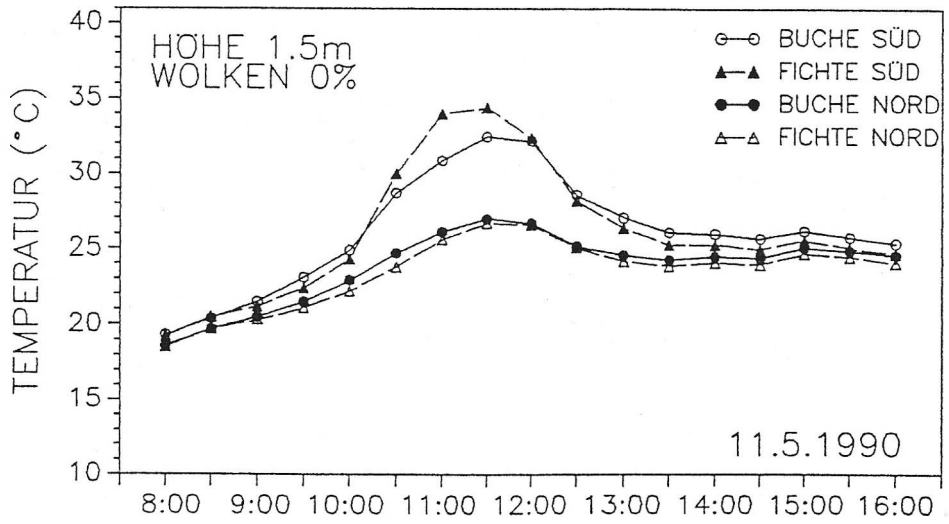
Tafel 3. Tagesgang Einstrahlung am Modellbaum (Handmessung, vergl. Kap. 2.2.2.). 100 % Bewölkung, 25.5.1990. Süd und Nord. ME Normalzeit.

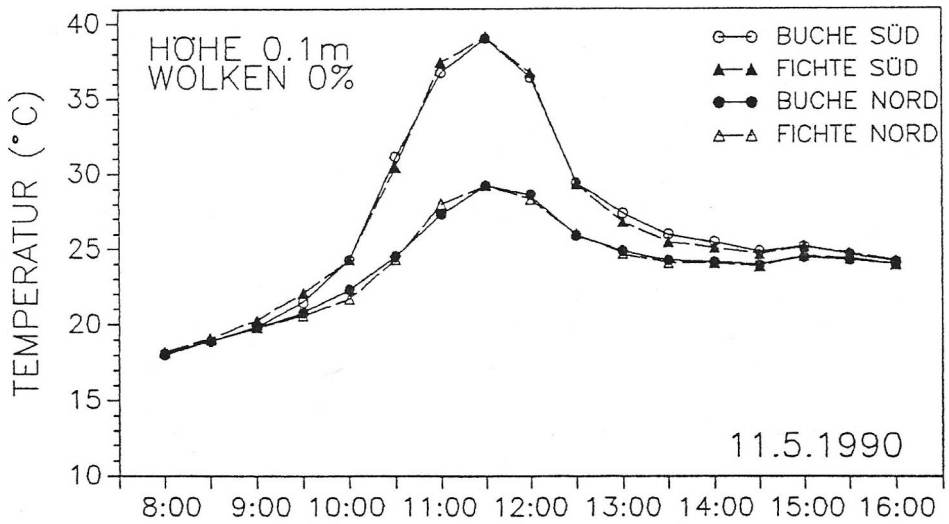




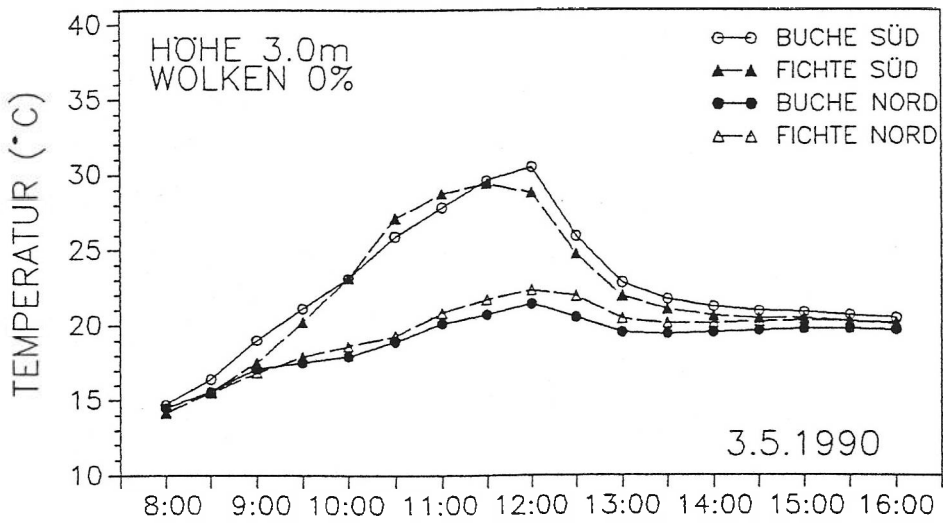
Tafel 4. Tagesgang Einstrahlung am Modellbaum (Handmessung, vergl. Kap. 2.2.2.). 100 % Bewölkung, 25.5.1990. Ost und West. ME Normalzeit.

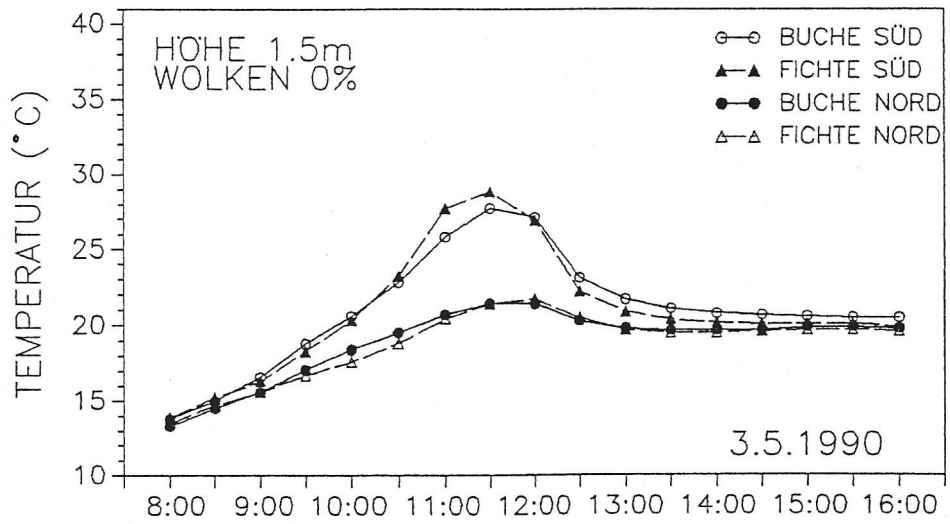


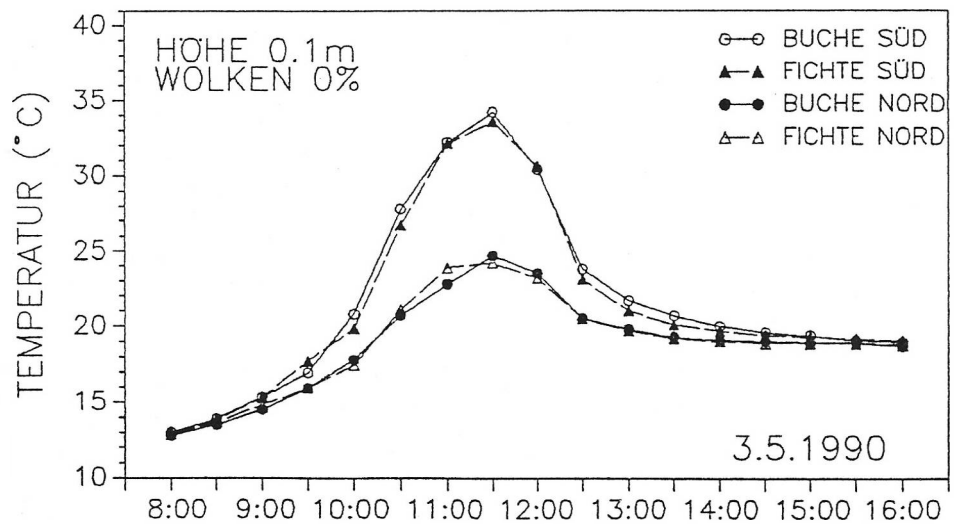




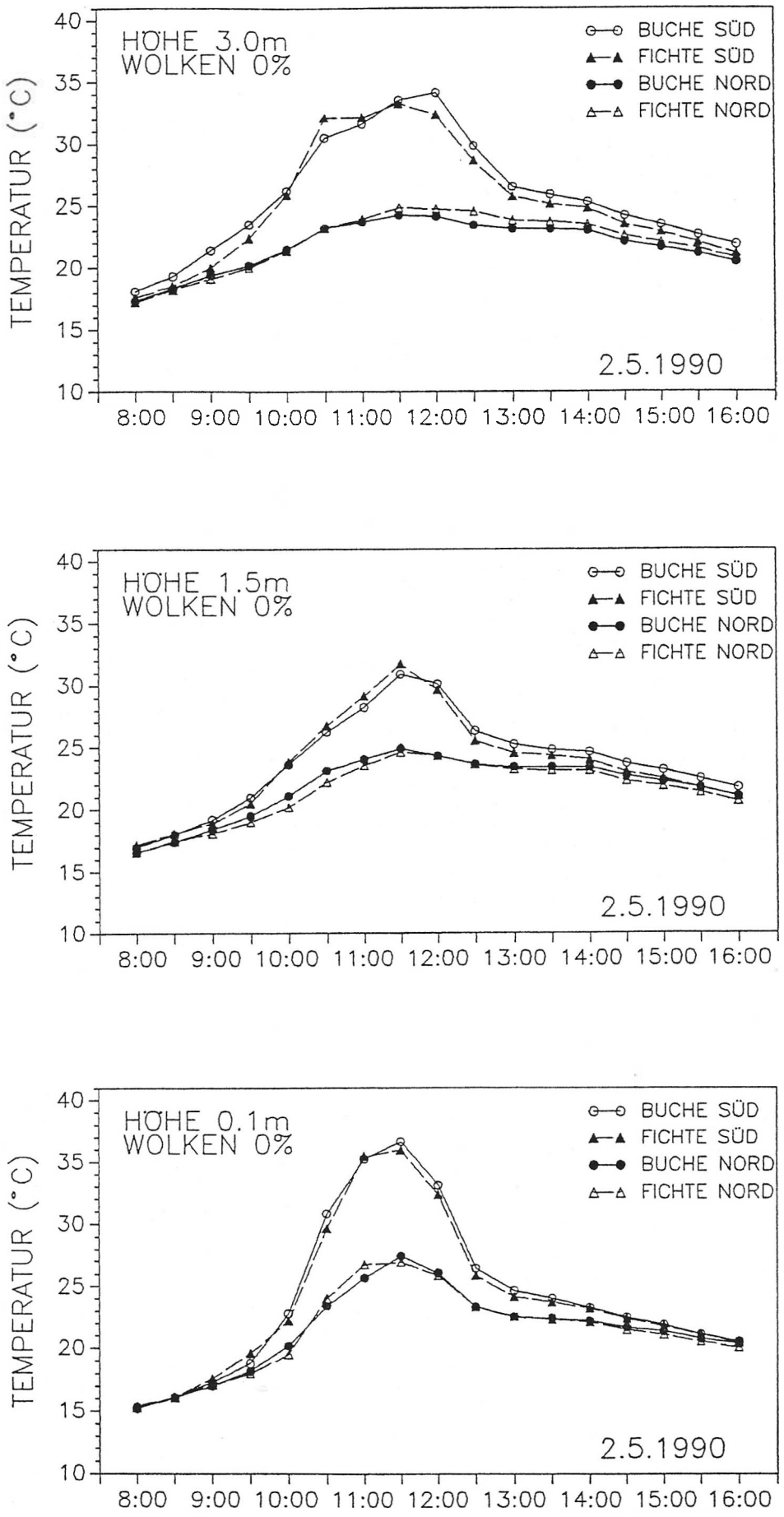
Tafel 5. Tagesgang Temperatur am Modellbaum (BM5-Messung: δT=60 min., vergl. Kap. 2.2.2.). 0 % Bewölkung, 11.5.1990. ME Normalzeit.



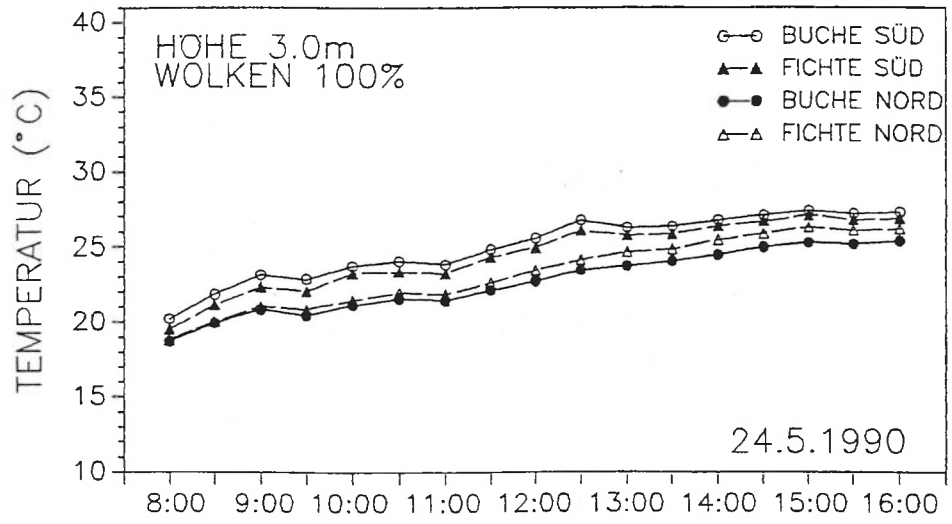


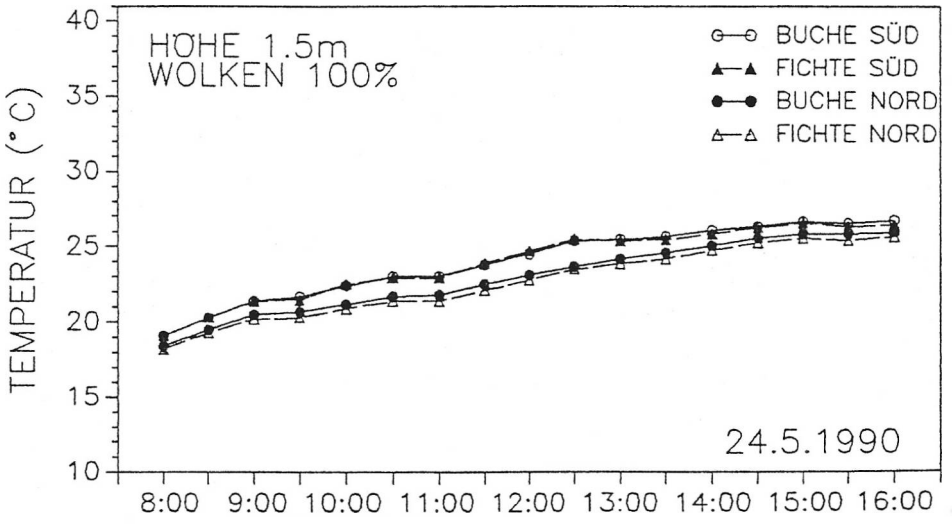


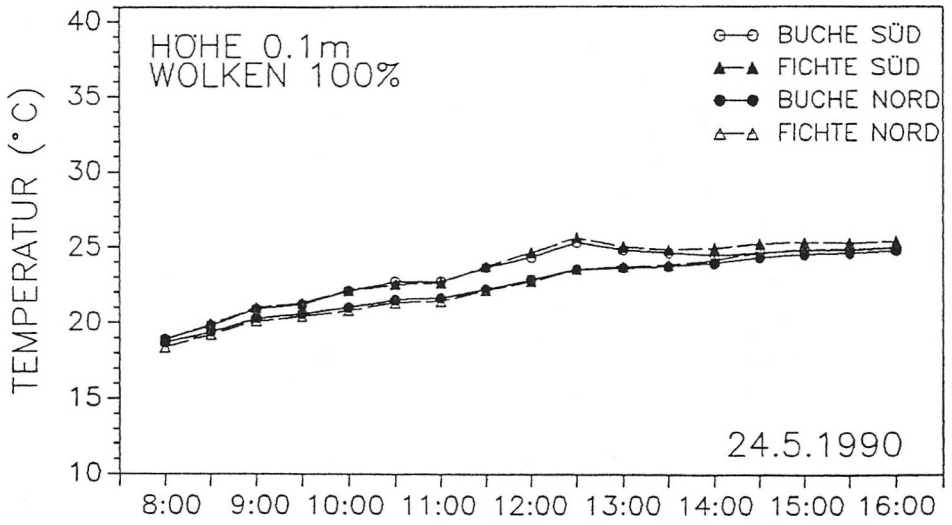
Tafel 6. Tagesgang Temperatur am Modellbaum (BM5-Messung: δT=60 min., vergl. Kap. 2.2.2.). 0 % Bewölkung, 3.5.1990. ME Normalzeit.



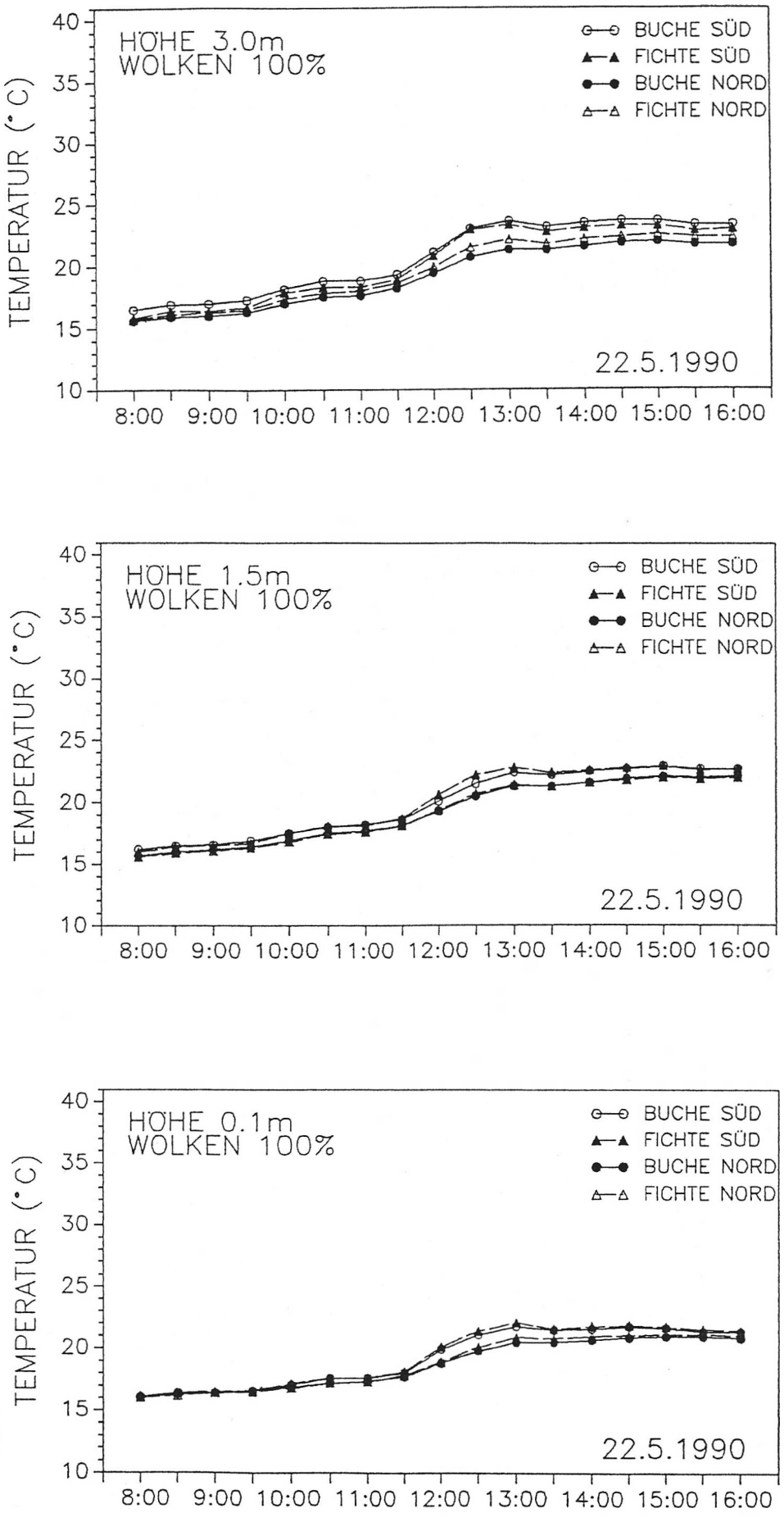
Tafel 7. Tagesgang Temperatur am Modellbaum (BM5-Messung: δT=60 min., vergl. Kap. 2.2.2.). 0 % Bewölkung, 2.5.1990. ME Normalzeit.



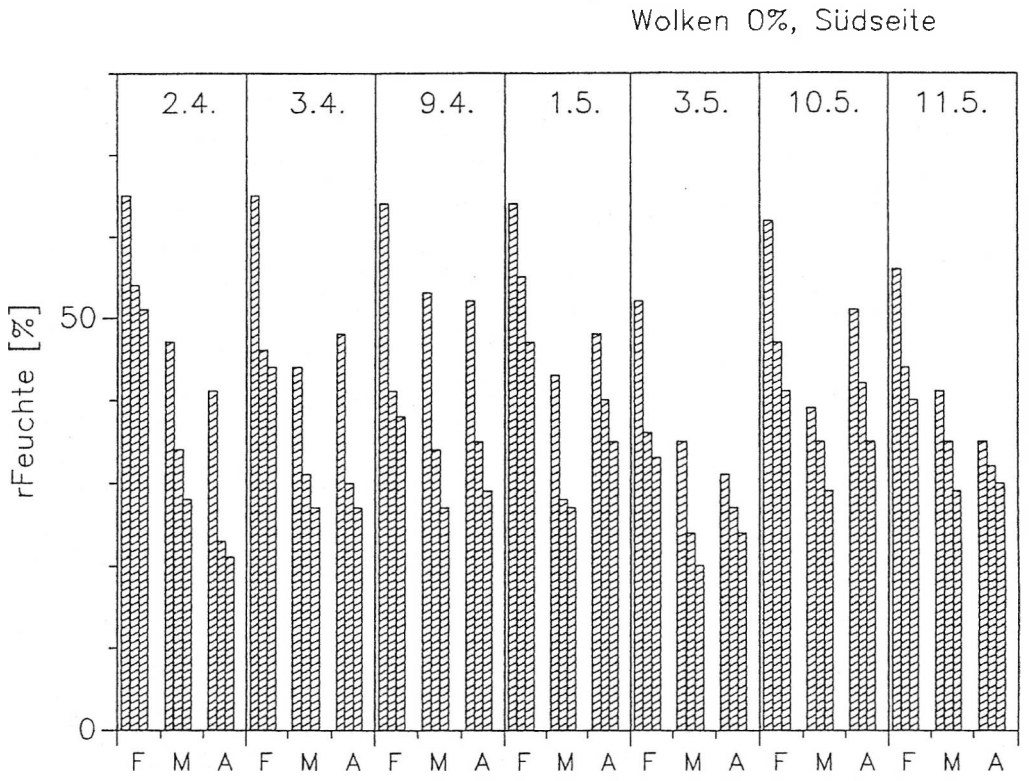


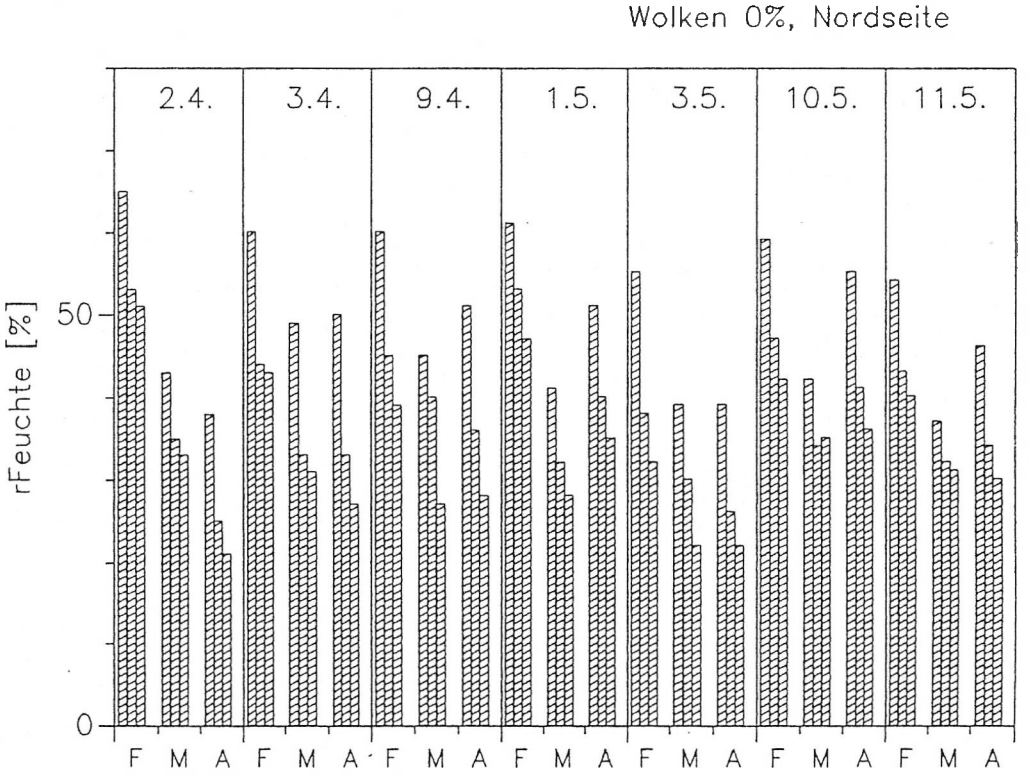


Tafel 8. Tagesgang Temperatur am Modellbaum (BM5-Messung: δT=60 min., vergl. Kap. 2.2.2.). 100 % Bewölkung (geringe Dichte), 24.5.1990. ME Normalzeit.

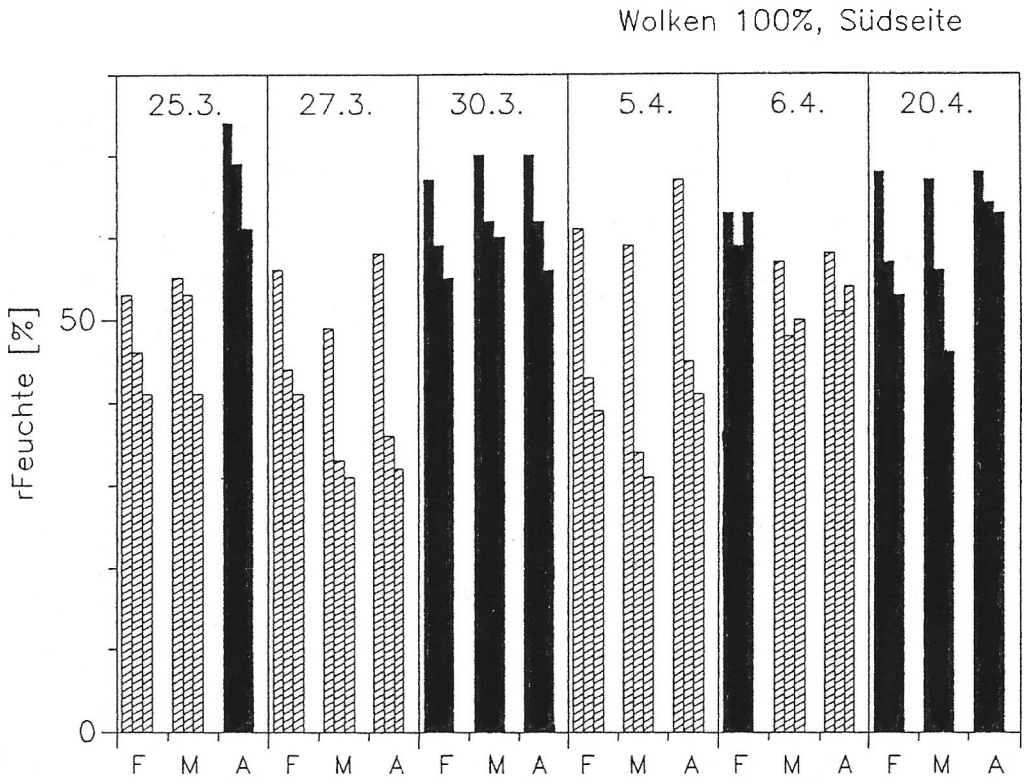


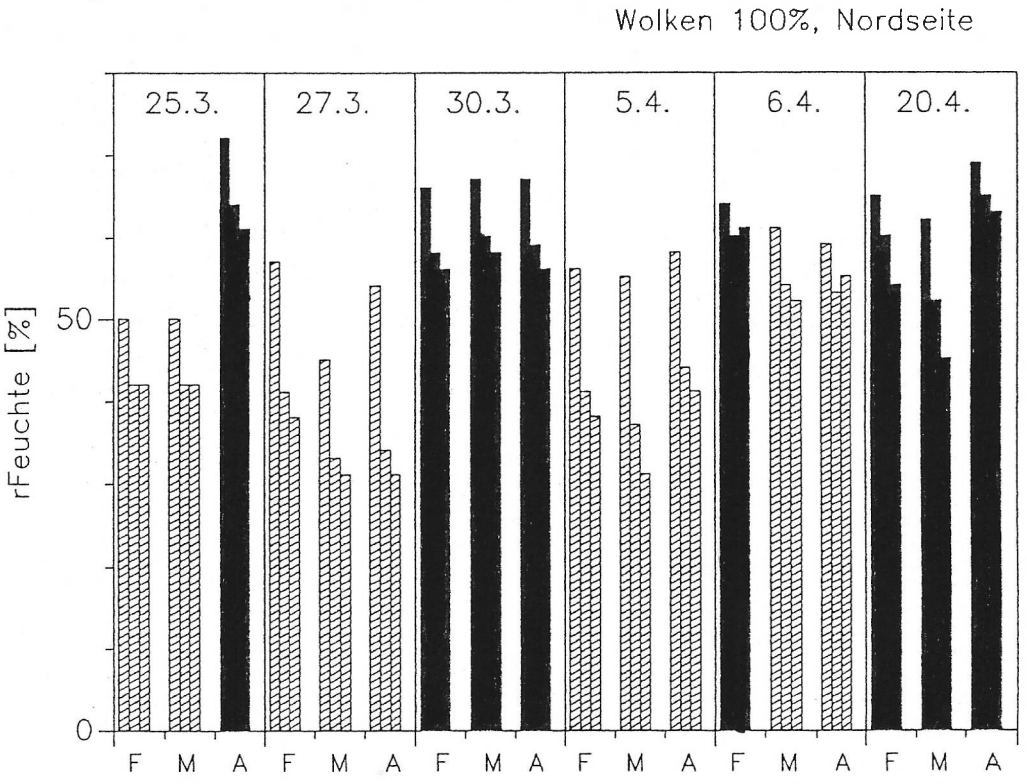
Tafel 9. Tagesgang Temperatur am Modellbaum (BM5-Messung: δT=60 min., vergl. Kap. 2.2.2.). 100 % dichte Bewölkung, 22.5.1990. ME Normalzeit.



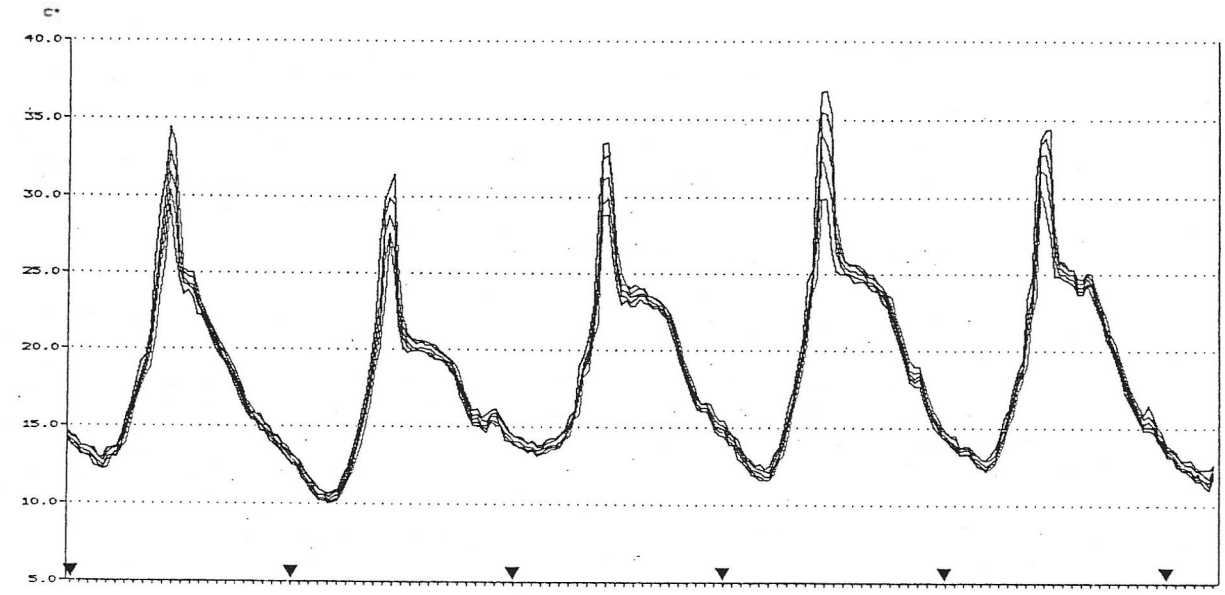


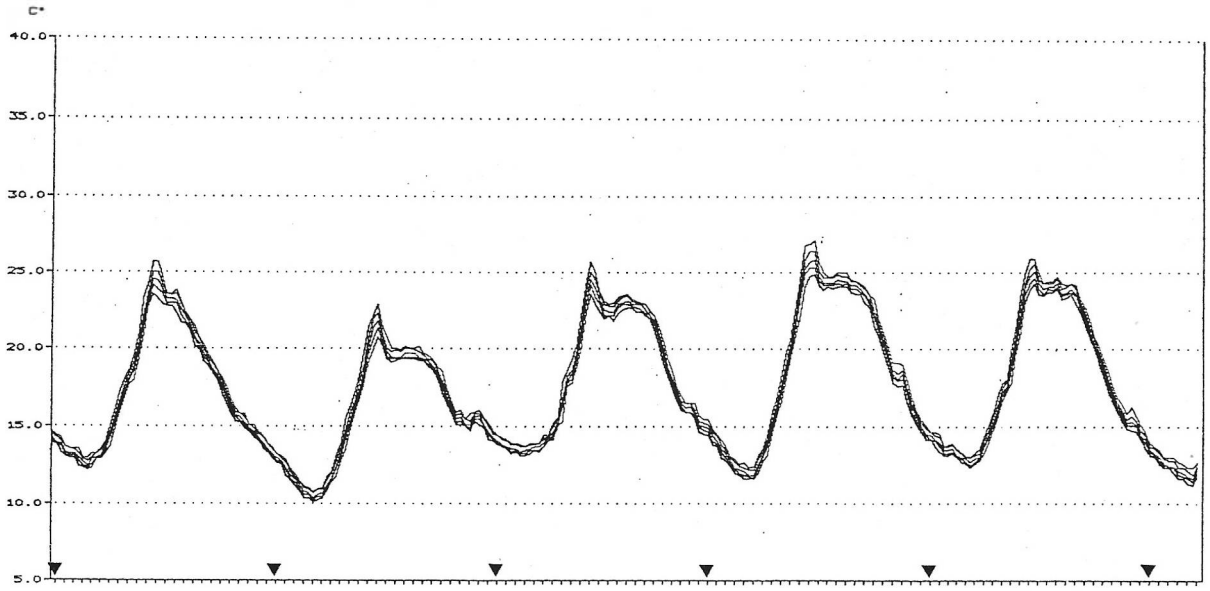
Tafel 10. Relative Luftfeuchte am Modellbaum (Handmessung, vergl. Kap. 2.2.2.). 0 % Bewölkung, 1990. F =Morgenmessung, M =Mittagsmessung, A =Abendmessung. Jeweils 1. Säule: an der Bodenoberfläche beim Stamm; 2. Säule: in 15 cm Höhe am Stamm; 3. Säule: in 200 cm Höhe am Stamm. Süd- und Nordseite. ME Normalzeit.



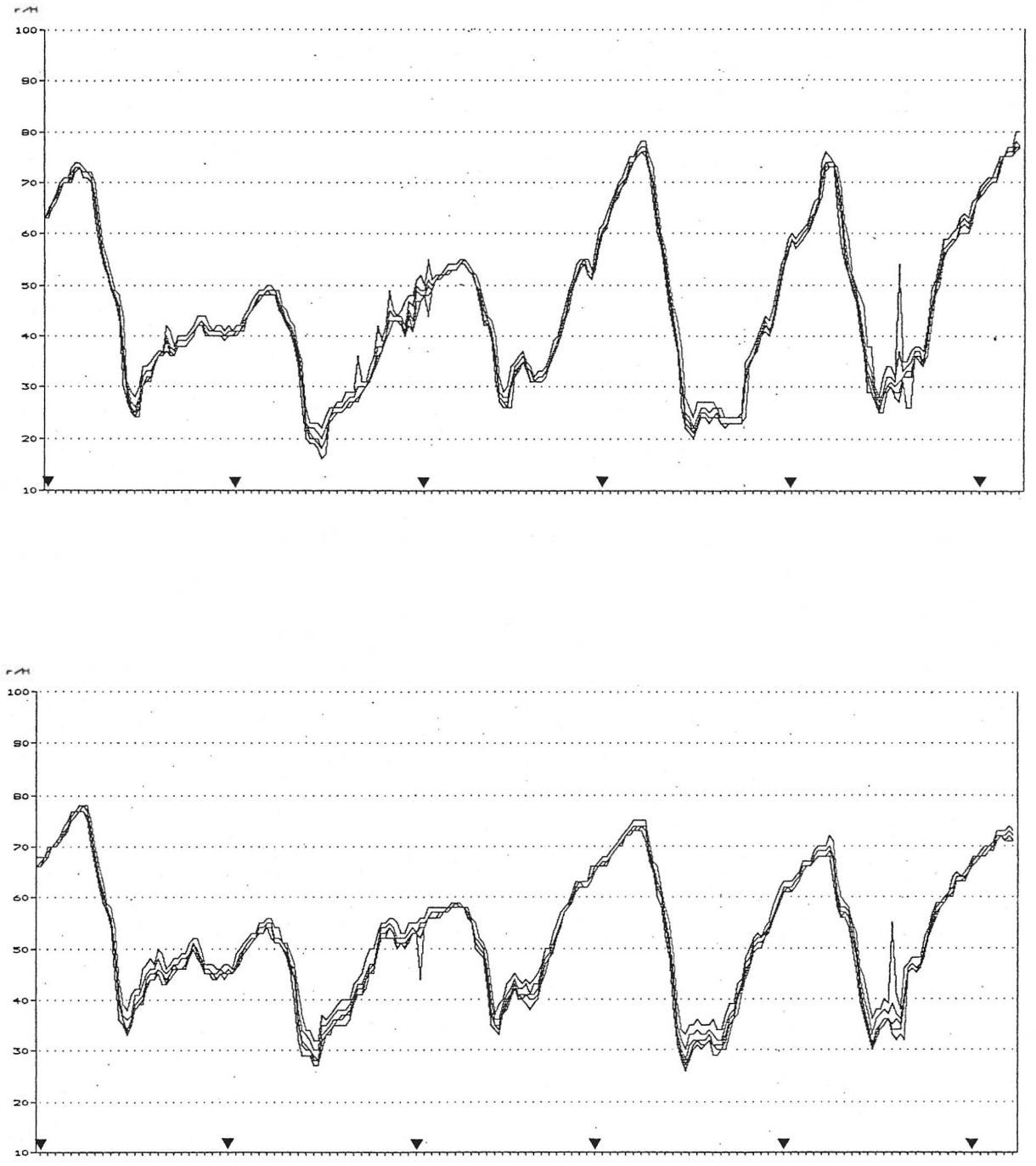


Tafel 11. Relative Luftfeuchte am Modellbaum (Handmessung, vergl. Kap. 2.2.2.). 100 % Bewölkung, 1990. Zeichenerklärung wie in Tafel 10. Schwarze Säulen bedeuten, daß die Messungen entweder nach einer längeren Regenperiode (30.3., 20.4.) oder während bzw. unmittelbar nach einem Regen (25.3.A, 6.4.F, 20.4.F) durchgeführt wurden. ME Normalzeit.

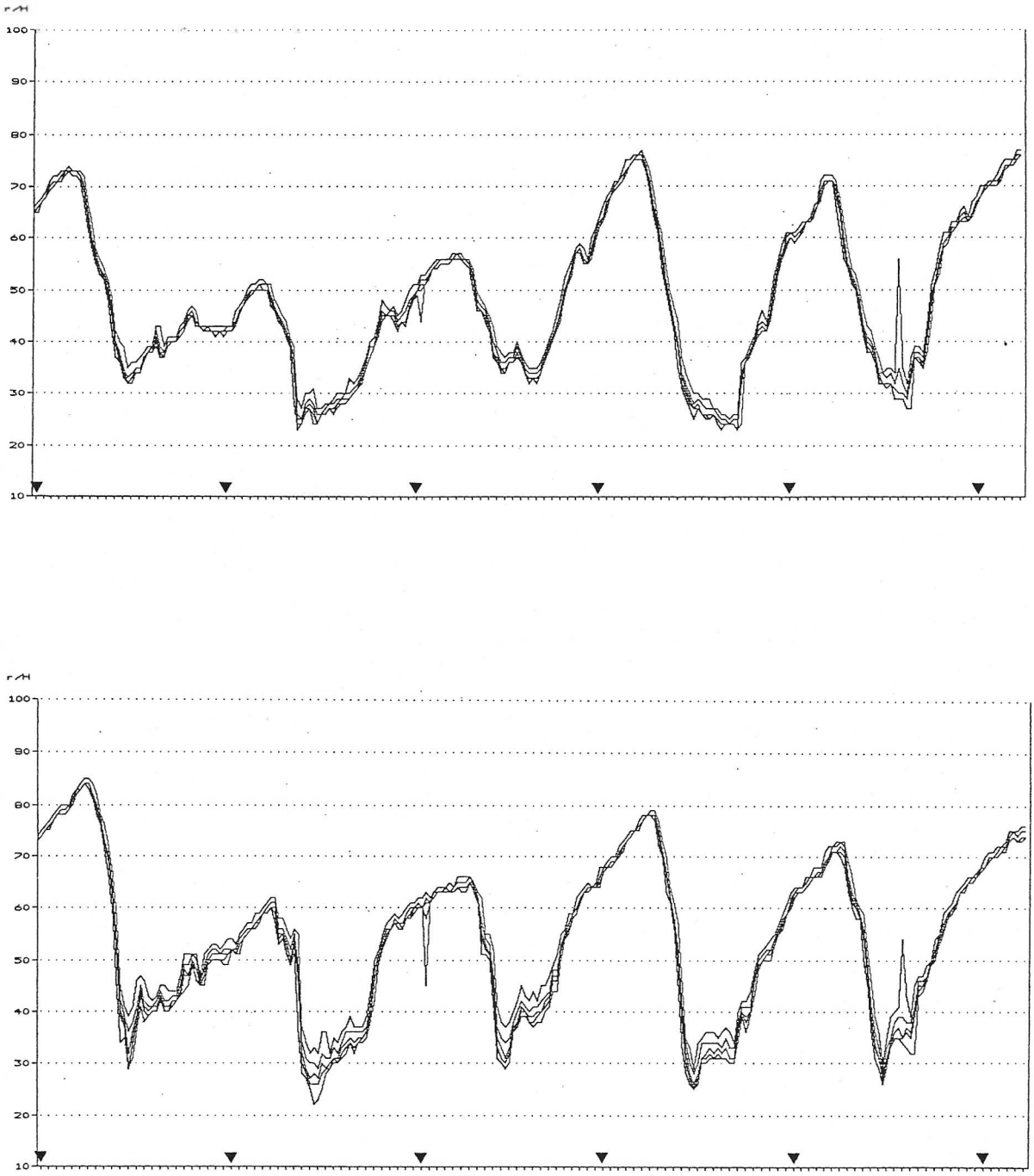




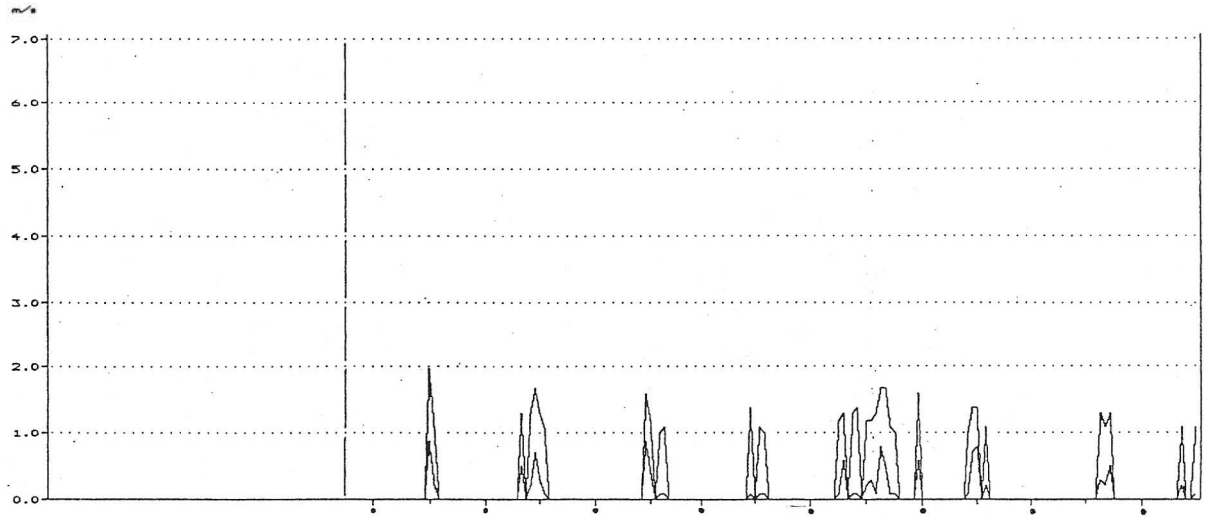
Tafel 12. Temperaturen am Modellstamm während einer Schönwetterperiode (5 Tage vom 2.5. bis zum 6.5.1990, BM5-Messung, vergl. Kap. 2.2.2.). Jeder Teilstrich auf der Abszisse entspricht einer Stunde (=δT), beim 4.5. fehlt die Stunde zwischen 8 und 9 Uhr (ME Normalzeit). 5 Kurven: unterer Extremwert, Mittel der unteren Extremwerte der Speicherperiode (5 min.), Mittel, Mittel der oberen Extremwerte der Speicherperiode, oberer Extremwert. Die schwarzen Dreiecke kennzeichnen Mitternacht. Obere Grafik: Süd, Fichte, 2 m Höhe. Untere Grafik: Nord, Fichte, 2 m Höhe.

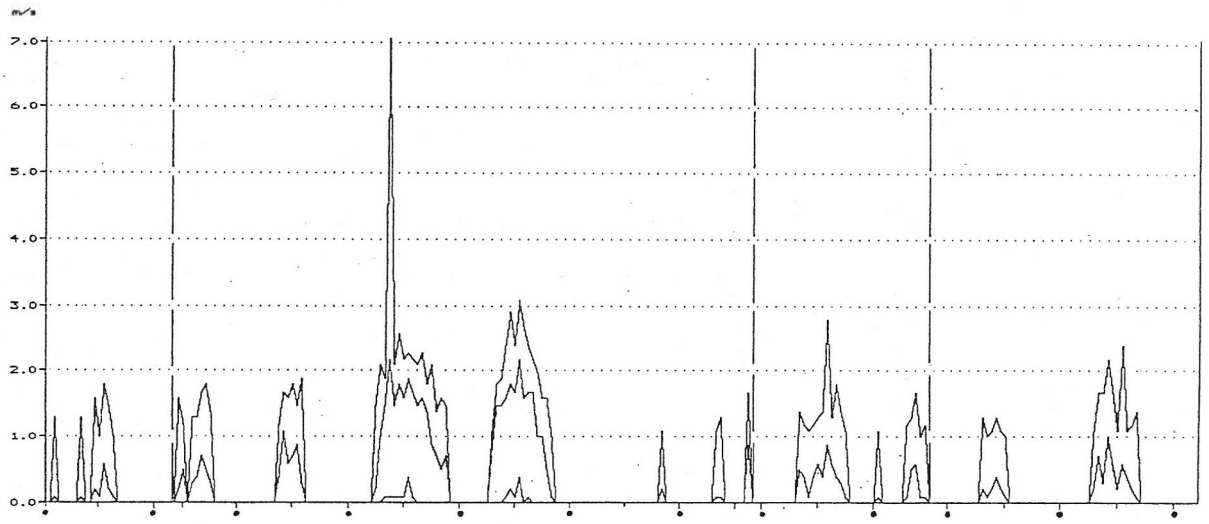


Tafel 13. Relative Luftfeuchte beim Modellstamm während einer Schönwetterperiode (Zeichen siehe Tafel 12). Oben: Süd, 2m Höhe. Unten: Süd, 5 cm Höhe.

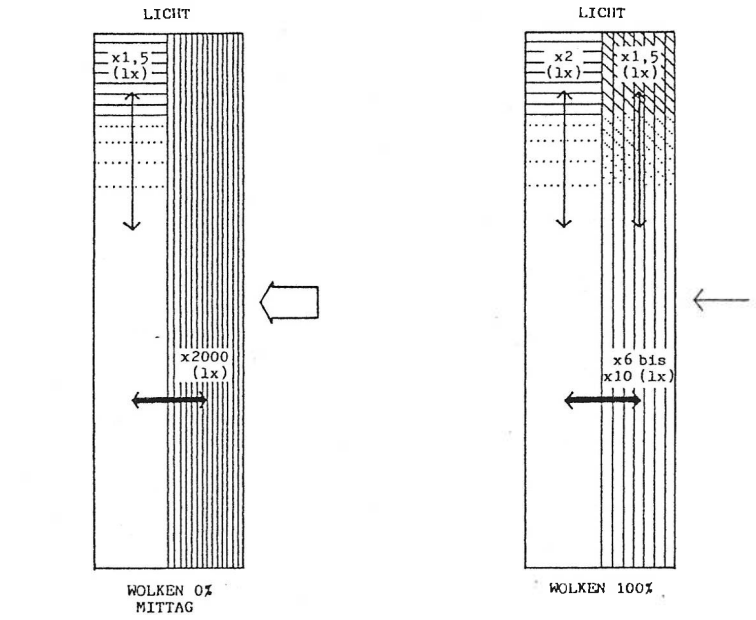


Tafel 14. Relative Luftfeuchte beim Modellstamm während einer Schönwetterperiode (Zeichen siehe Tafel 12). Oben: Nord, 2 m Höhe. Unten: Nord, 5 cm Höhe.

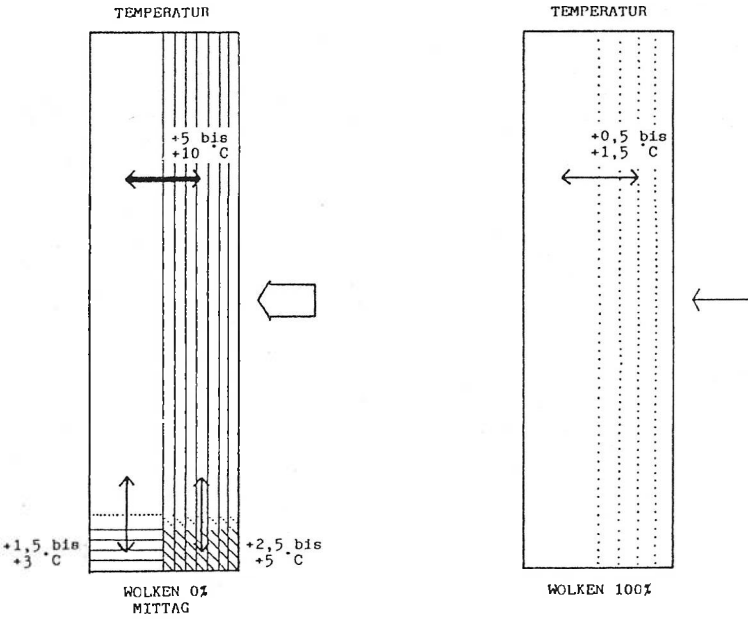


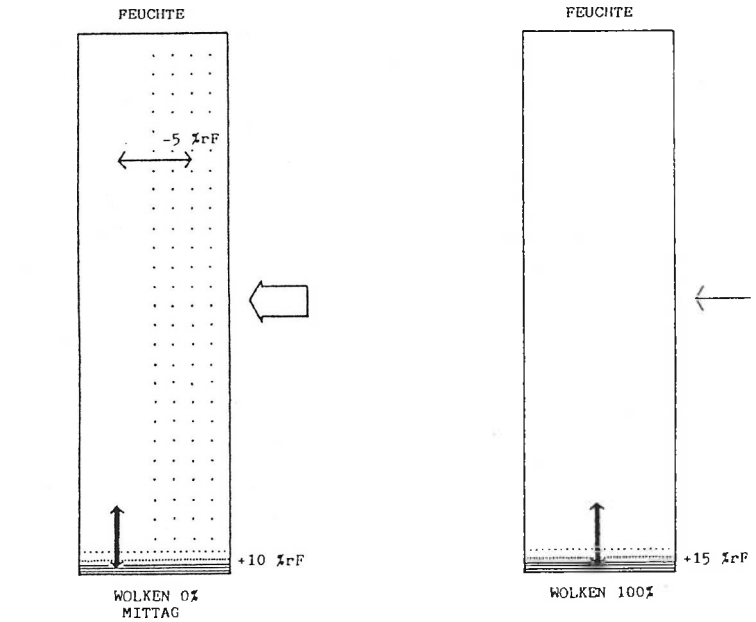


Tafel 15. Windgeschwindigkeiten am Modellbaum (BM5-Messung, δT=2 Stunden, vergl. Kap. 2.2.2.). Strichpunkte an der Abszisse markieren die Mitternacht, Striche den Mittag. Unterbrochene Linien in der Grafik bedeuten eine Unterbrechung der Messung. Zu den Kurven vergleiche Tafel 12. Obere Grafik: erster vollständiger Tag ist der 7.5.1990, letzter vollst. der 13.5.1990. Untere Grafik: 17.5. bis 27.5. 1990.



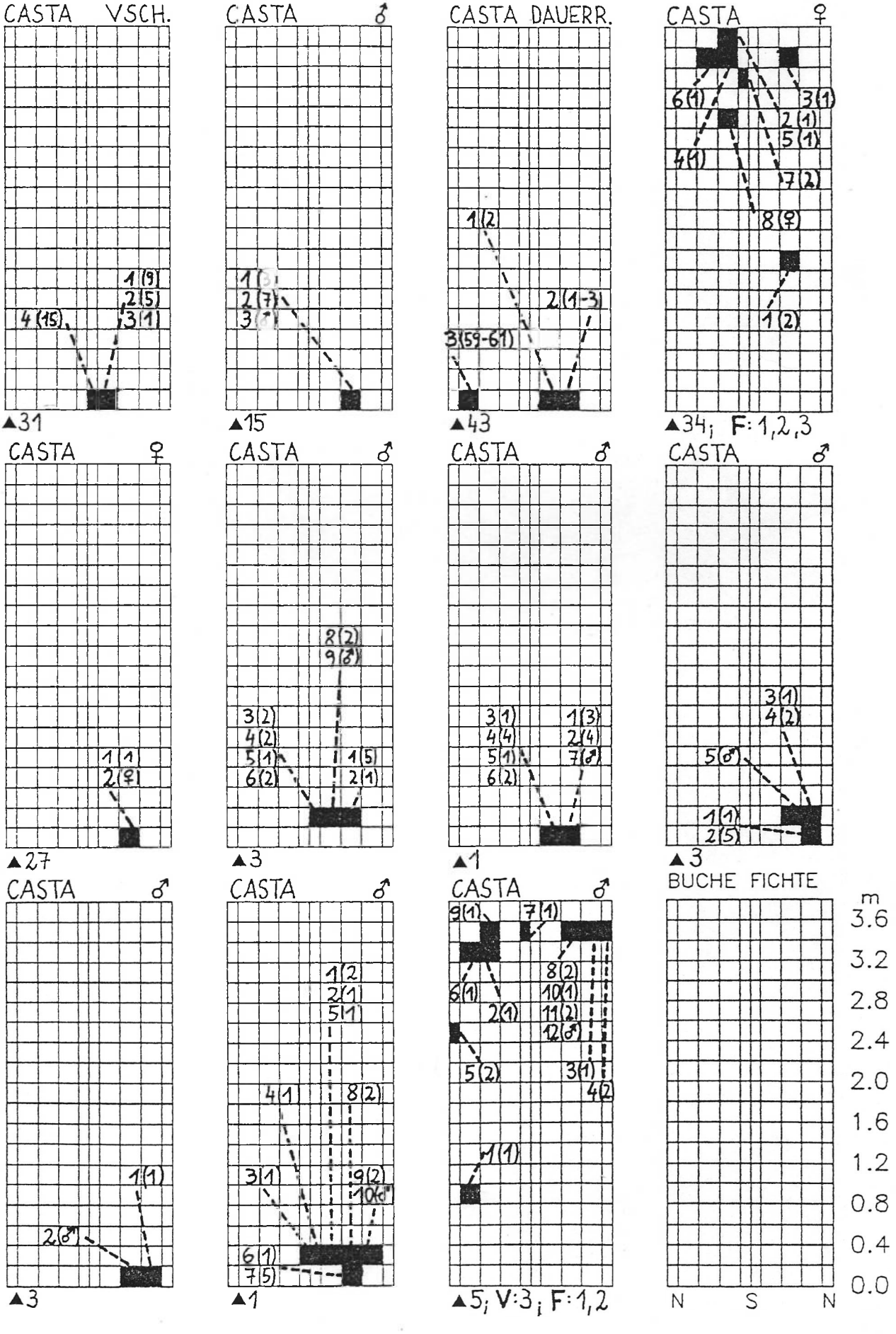
Tafel 16. Mikroklima-Zonen am Modellstamm bei 0 % und 100 % Bewölkung. Die Südhälfte befindet sich jeweils rechts, die Pfeile außerhalb des Stammes geben die Intensität der Einstrahlung wieder. Pfeile innerhalb weisen auf Unterschiede in der Konzentration des Parameters hin. Die Kommentare sind additiv, subtraktiv oder multiplikativ (Licht) zu werten.

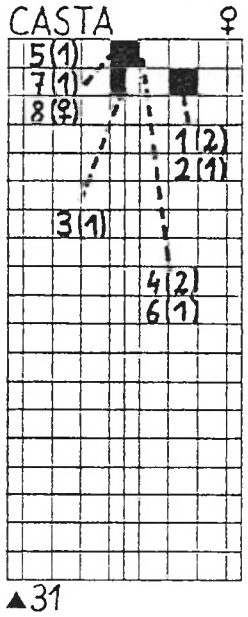




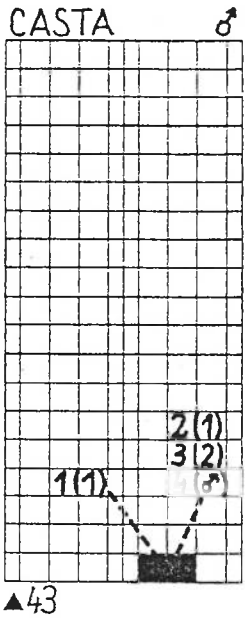
Tafeln 17, 18 und 19. Aktionsradius der 1990 individuell markierten Raupen. Der Raster stellt den Mantel des Modellbaumes dar, an den ausgefüllten Quadraten sind die Raupen wenigstens einmal beobachtet worden. Die zugehörigen Zahlenkombinationen: die ersten Zahlen ordnen die Beobachtungen in der zeitlichen Reihenfolge (V und F nicht gezählt, s. unten); die danach in Klammern stehenden Ziffern sind die Anzahl der Tage, an dem die Raupe an dem Ort wenigstens an einer Beobachtung anzutreffen war. Sind mehrere solcher Zahlenkombinationen pro Quadrat angeführt, dann hat entweder die Raupe innerhalb des Quadrates den Ort gewechselt, oder das Tier ist später (nach wenigstens einem Ortswechsel) wieder zurückgekehrt. Für jede Raupe ist ein Status angegeben: Tot bedeutet, daß die Raupe am Stamm gestorben ist und gefunden wurde. Als verschollen gelten Tiere, die nicht mehr am Stamm angetroffen worden sind. Dauerraupen sind am 3.7.1990 vom Stamm lebend abgenommen worden. Zeichen an der Basiszeile jeder Grafik: Die Zahl nach dem schwarzen Dreieck gibt an, am wievielten Tag vom Ausbringen der Raupen auf die Versuchsanordnung Modellbaum (Aussetztag =1.Tag) das Tier erstmals am Stamm anzutreffen war. V heißt, daß das Tier kurzzeitig den Stamm verlassen hat und später darauf wieder festgestellt wurde (Ziffern: Dauer in Tagen; Anzahl der Ziffern =Anzahl der Abgängigkeitsphasen).
F heißt, daß das Tier am Futter in 3,5m Höhe zu beobachten war (analog codiert wie V).

Tafel 17.

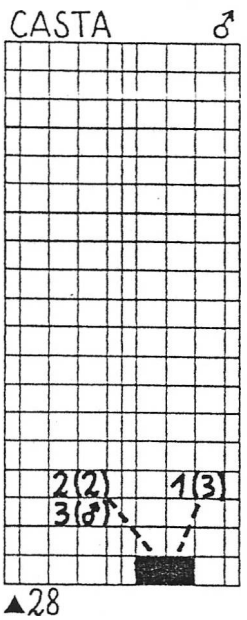

CASTA VSCH.
1 (9)
2 (5)
4 (15)
3 (1)
▲31
CASTA ♂
1 (3)
2 (7)
3 (?)
▲15
CASTA DAUERR.
1 (2)
2 (1-3)
3 (59-61)
▲43
CASTA ♀
6 (1)
3 (1)
2 (1)
5 (1)
4 (1)
7 (2)
8 (?)
1 (2)
▲34; F: 1,2,3
CASTA ♀
1 (1)
2 (♀)
▲27
CASTA ♂
8 (2)
9 (♂)
3 (2)
4 (2)
5 (1)
1 (5)
6 (2)
2 (1)
▲3
CASTA ♂
3 (1)
1 (3)
4 (4)
2 (4)
5 (1)
7 (♂)
6 (2)
▲1
CASTA ♂
3 (1)
4 (2)
5 (♂)
1 (1)
2 (5)
▲3
CASTA ♂
1 (1)
2 (♂)
▲3
CASTA ♂
1 (2)
2 (1)
5 (1)
4 (1)
8 (2)
3 (1)
9 (2)
10 (♂)
6 (1)
7 (5)
▲1
CASTA ♂
9 (1)
7 (1)
8 (2)
6 (1)
10 (1)
2 (1)
11 (2)
12 (♂)
5 (2)
3 (1)
4 (2)
1 (1)
▲5; V: 3; F: 1,2
BUCHE FICHTE
m
3.6
3.2
2.8
2.4
2.0
1.6
1.2
0.8
0.4
0.0
N
S
N



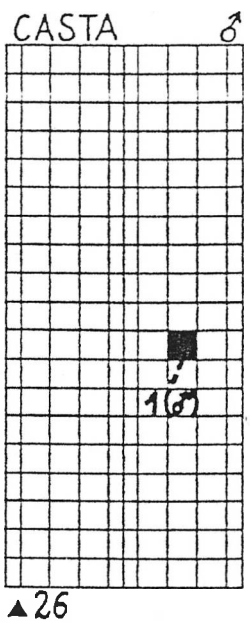
▲31



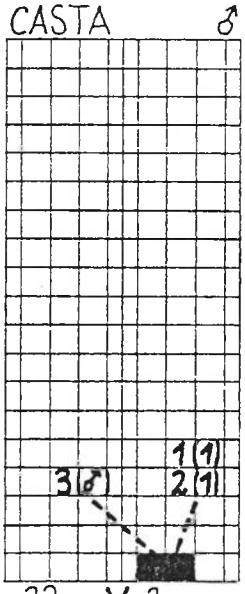
▲43



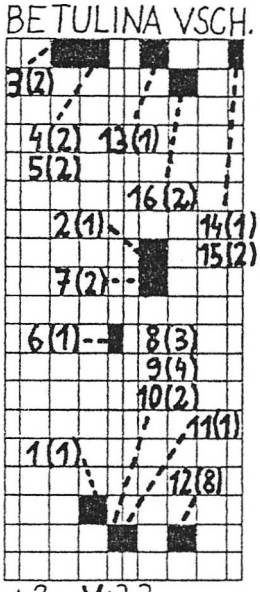
▲28



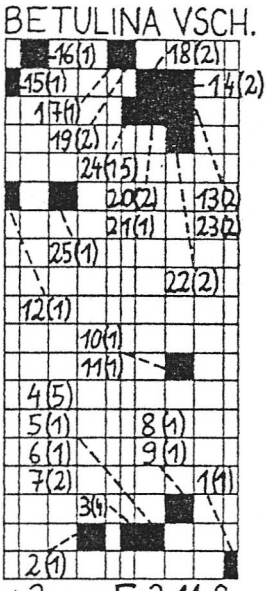
▲26



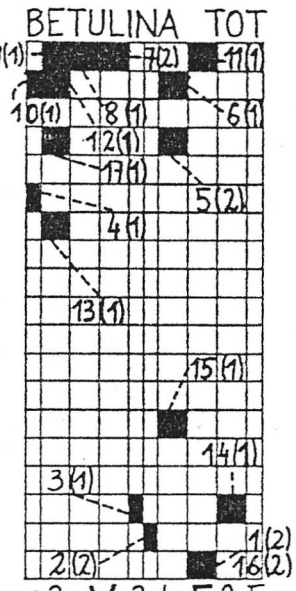
▲22; V:2



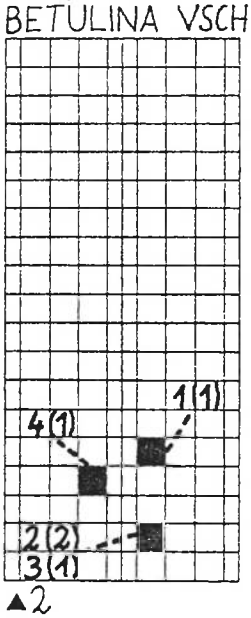
▲2; V:3,3



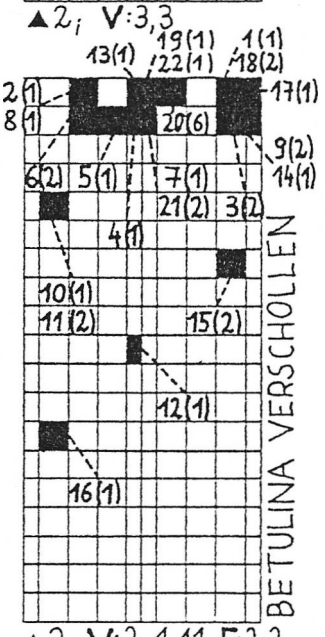
▲2; F:2,11,9



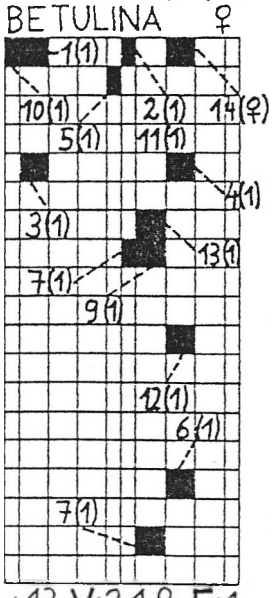
▲2; V:2,4; F:2,5



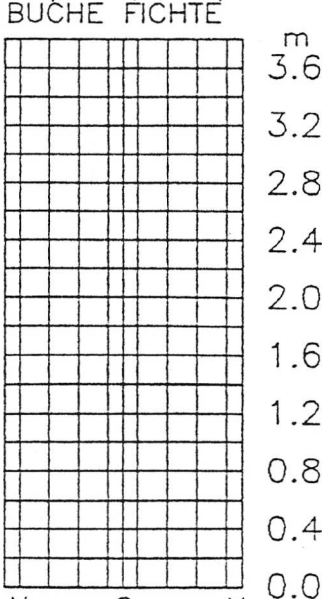
▲2

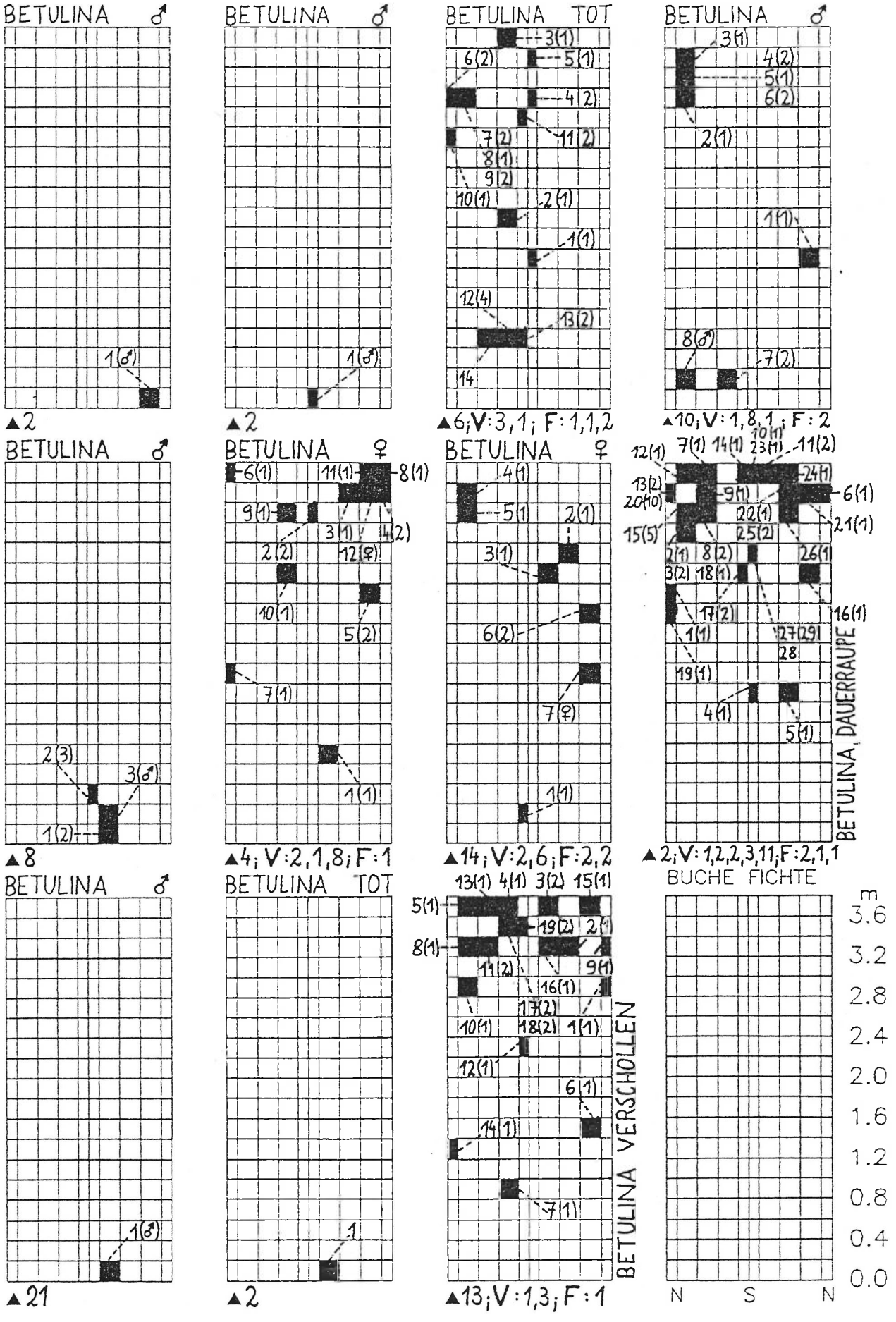


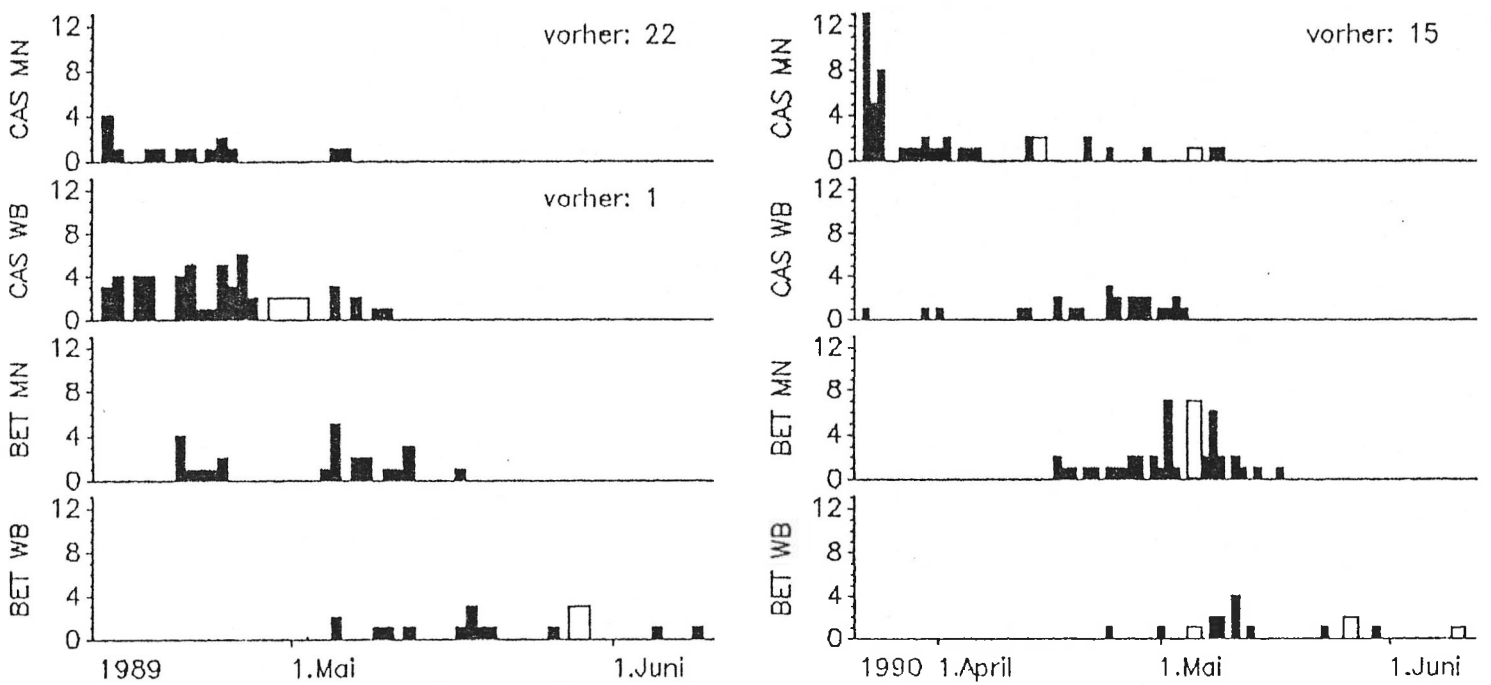
▲2; V:2,1,11; F:2,2



▲13; V:2,1,8; F:1

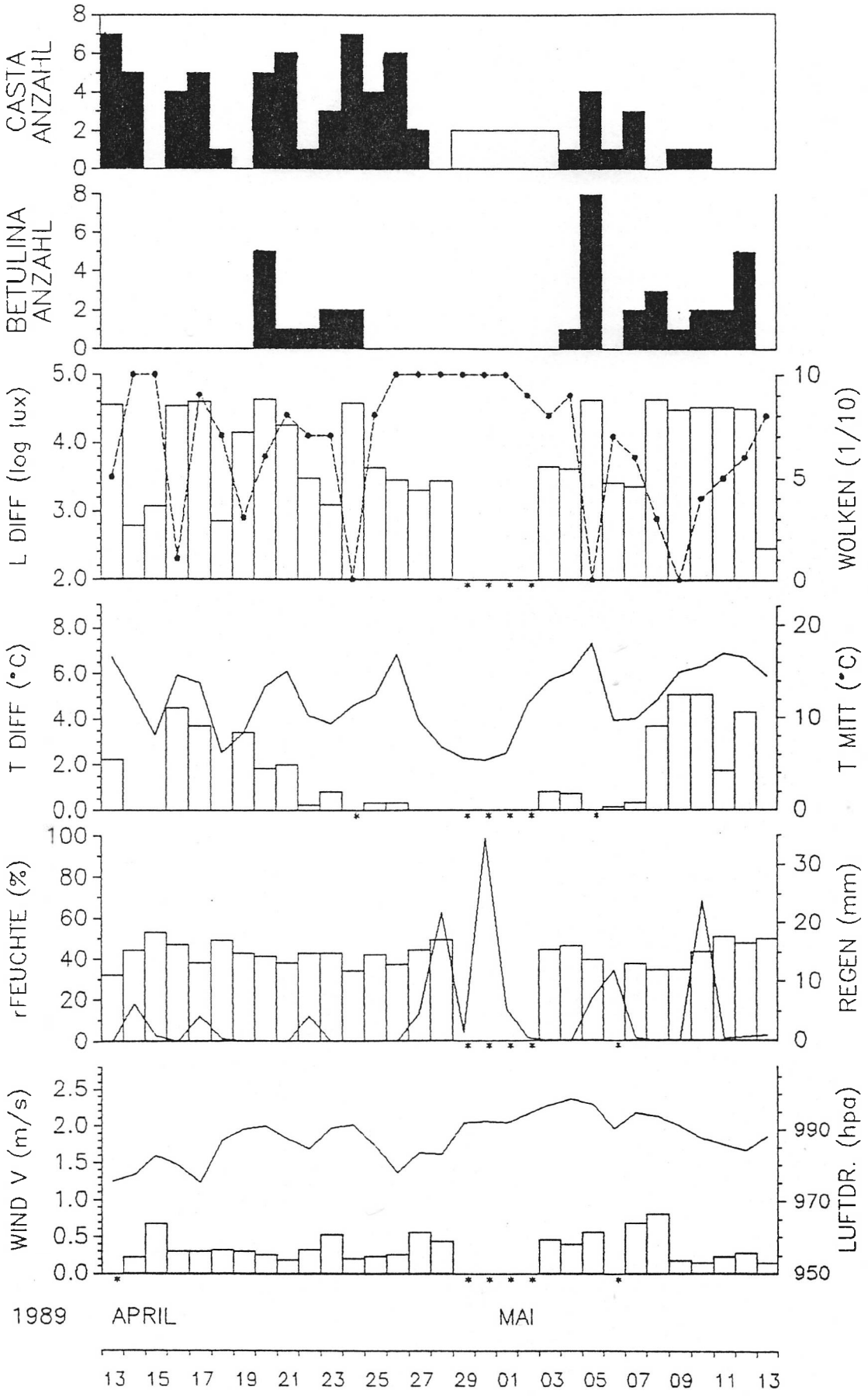


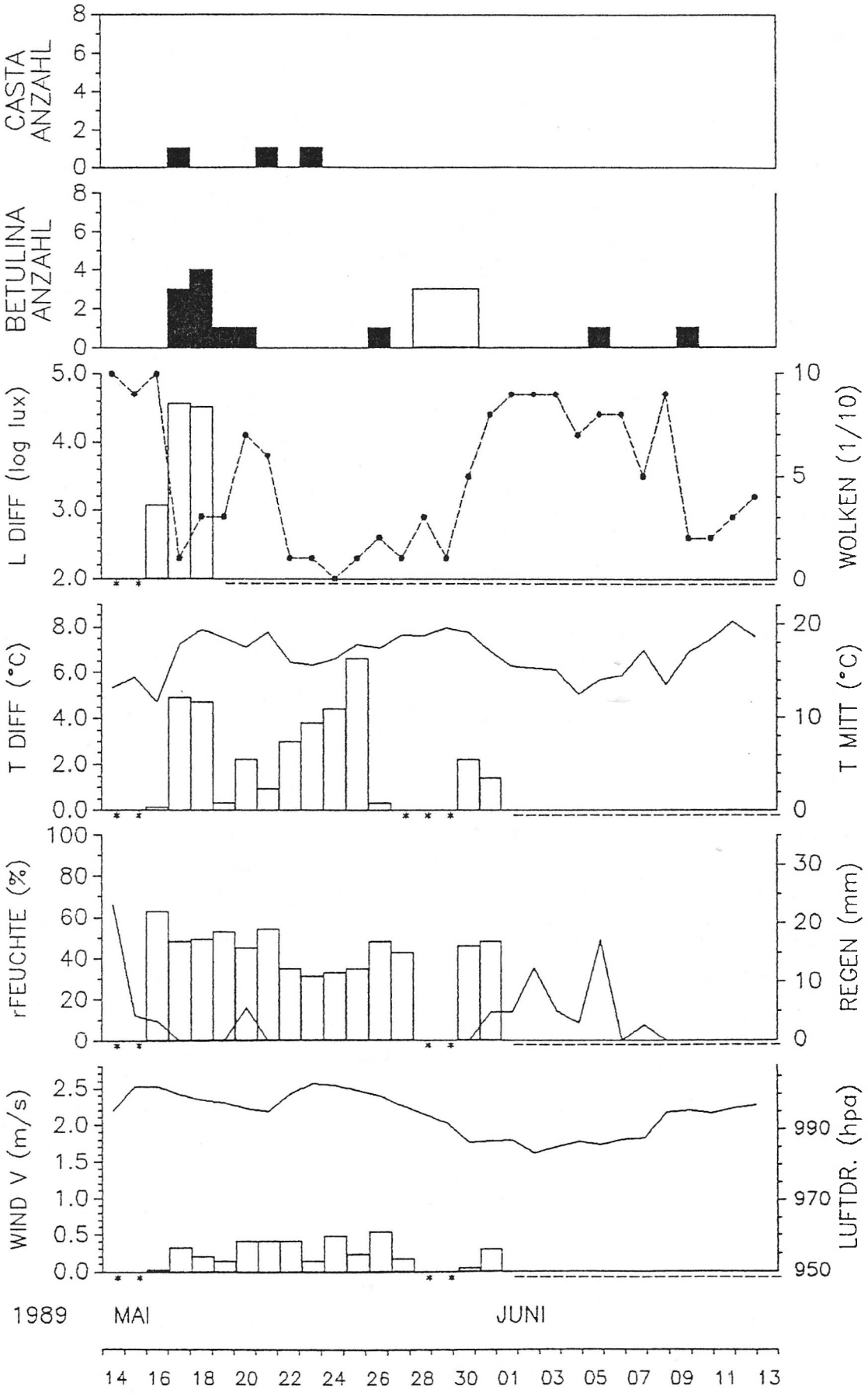

BETULINA ♂
1(♂)
▲2
BETULINA ♂
1(♂)
▲2
BETULINA TOT
3(1)
6(2)
5(1)
4(2)
7(2)
11(2)
8(1)
9(2)
10(1)
2(1)
1(1)
12(4)
13(2)
14
▲6; V: 3,1; F: 1,1,2
BETULINA ♂
3(1)
4(2)
5(1)
6(2)
2(1)
1(1)
8(♂)
7(2)
▲10; V: 1,8,1; F: 2
BETULINA ♂
2(3)
3(♂)
1(2)
▲8
BETULINA ♀
6(1)
11(1)
8(1)
9(1)
3(1)
4(2)
2(2)
12(♀)
10(1)
5(2)
7(1)
1(1)
▲4; V: 2,1,8; F: 1
BETULINA ♀
4(1)
5(1)
2(1)
3(1)
6(2)
7(♀)
1(1)
▲14; V: 2,6; F: 2,2
12(1)
7(1)
14(1)
10(1)
23(1)
11(2)
13(2)
24(1)
20(10)
9(1)
6(1)
22(1)
21(1)
15(5)
25(2)
2(1)
8(2)
26(1)
3(2)
18(1)
16(1)
17(2)
1(1)
27(29)
28
19(1)
4(1)
5(1)
BETULINA, DAUERRAUPE
▲2; V: 1,2,2,3,11; F: 2,1,1
BUCHE FICHTE
BETULINA ♂
1(♂)
▲21
BETULINA TOT
1
▲2
13(1) 4(1) 3(2) 15(1)
5(1)
19(2) 2(1)
8(1)
11(2)
9(1)
16(1)
17(2)
10(1)
18(2) 1(1)
12(1)
6(1)
14(1)
7(1)
BETULINA VERSCHOLLEN
▲13; V: 1,3; F: 1
m
3.6
3.2
2.8
2.4
2.0
1.6
1.2
0.8
0.4
0.0
N S N



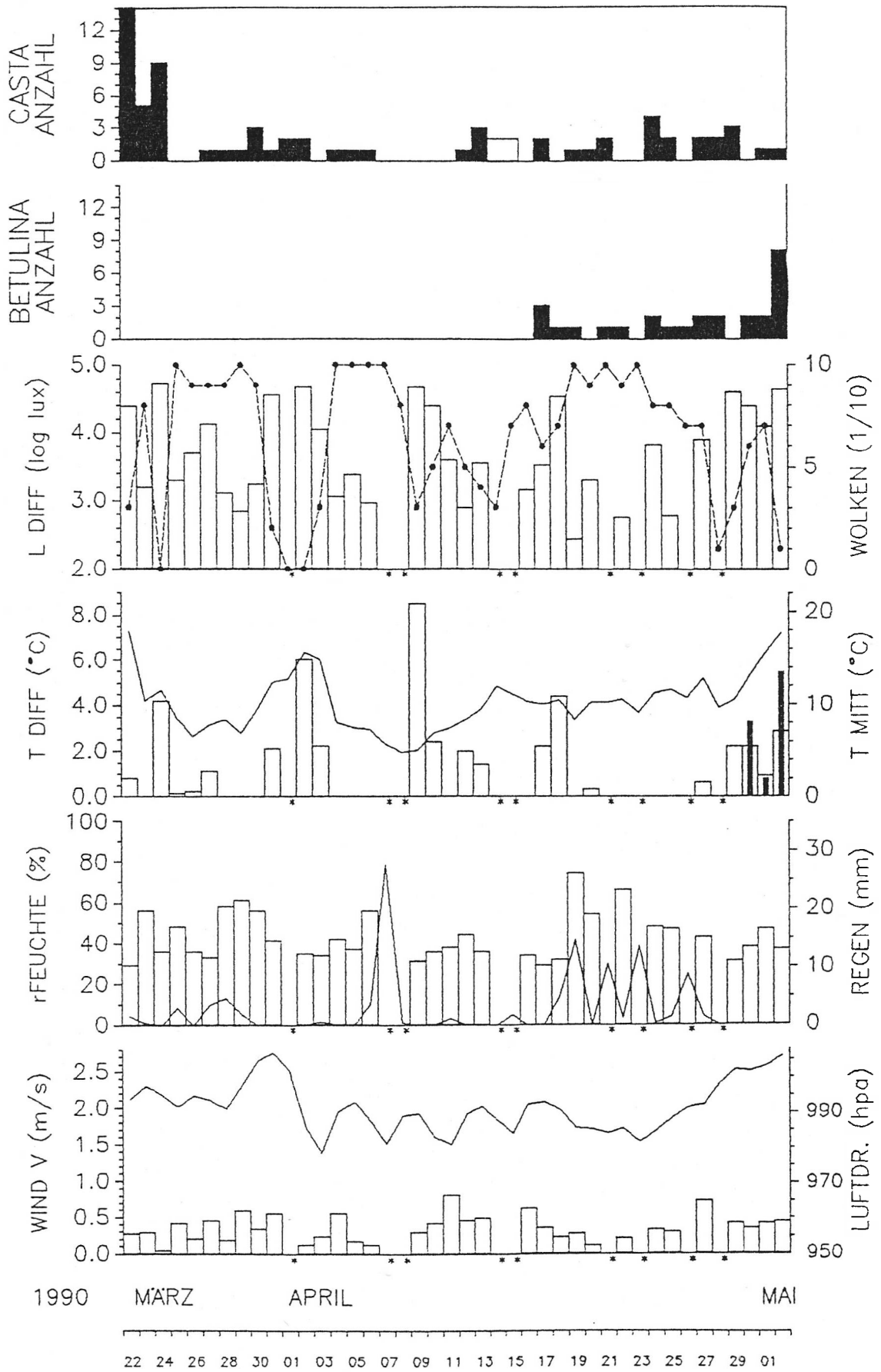
Tafel 20. Jahreszeitliche Aufteilung der Anspinntätigkeit zwischen den Arten und den Geschlechtern (endgültig angesponnene Gehäuse). Modellbaum. CAS =*P. casta*, BET =*P. betulina*, WB =Weibchen, MN =Männchen. Die "vorher" befestigten Gehäuse beziehen sich auf solche im Zuchtgefäß. Zu den unterschiedlichen Säulentypen siehe Tafel 21. Absolute Häufigkeiten.

Tafel 21. Das endgültige Anspinnen zur Verpuppung in Abhängigkeit zum Wetter. Erste Hälfte von 1989. Schwarze Säulen: Anspinndatum auf den Tag genau bekannt. Leere Säulen bei den (absoluten) Häufigkeiten: Anzahl der angesponnenen Gehäuse (insgesamt) in der Zeitspanne. Die Geschlechter sind nicht getrennt worden. Zu den Klima-Parametern (4 Grafiken): die linke Ordinate ist immer den Säulen zugeordnet, die rechte den Kurven. Säulen stellen Parameter dar, welche am Stamm gemessen worden sind. Kurven beziehen sich auf Daten aus der Klimastation "Hohe Warte". WIND V =Windgeschwindigkeit (Mittelwert aus den 3 täglichen Handmessungen). LUFTDR. =Luftdruck. Die rel. Feuchte ist ein Tagesmittel aus den Handmessungen (früh, mittags, abends; Nordseite). TDIFF (Temperaturdifferenz) und LDIFF (Lichtdifferenz auf Basis der nicht logarithmierten Werte) beziehen sich auf die Differenz zwischen Nord- und Südseite des Stammes in der Mittagsmessung (Handmessungen). REGEN: Zeitspanne von 7 Uhr des entsprechenden Datums bis 7 Uhr des nächsten Tages. Fehlende Messungen sind mit * oder mit - gekennzeichnet.

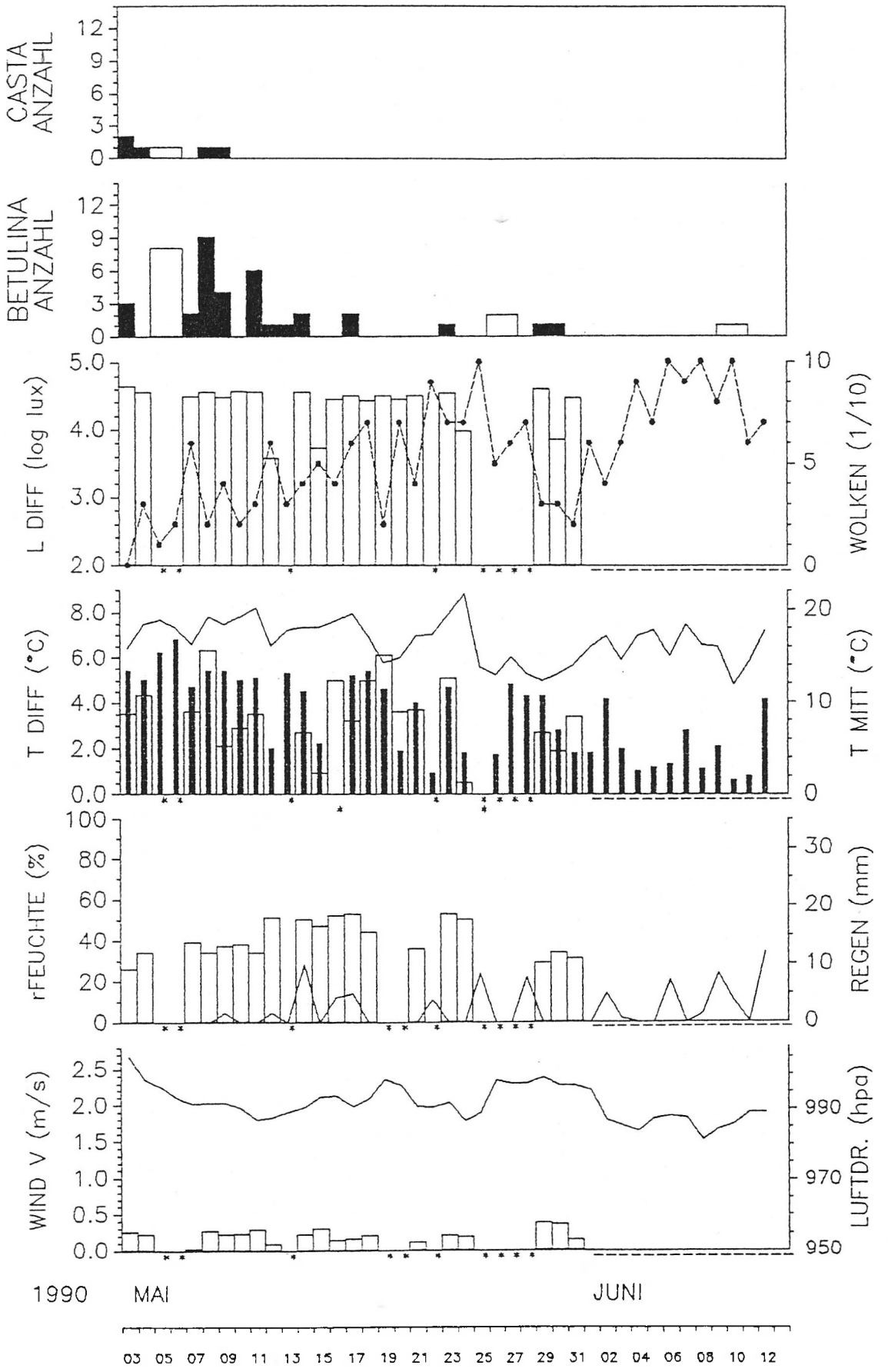

CASTA ANZAHL
BETULINA ANZAHL
L DIFF (log lux)
WOLKEN (1/10)
T DIFF (°C)
T MITT (°C)
rFEUCHTE (%)
REGEN (mm)
WIND V (m/s)
LUFTDR. (hpa)
1989
APRIL
MAI
13 15 17 19 21 23 25 27 29 01 03 05 07 09 11 13



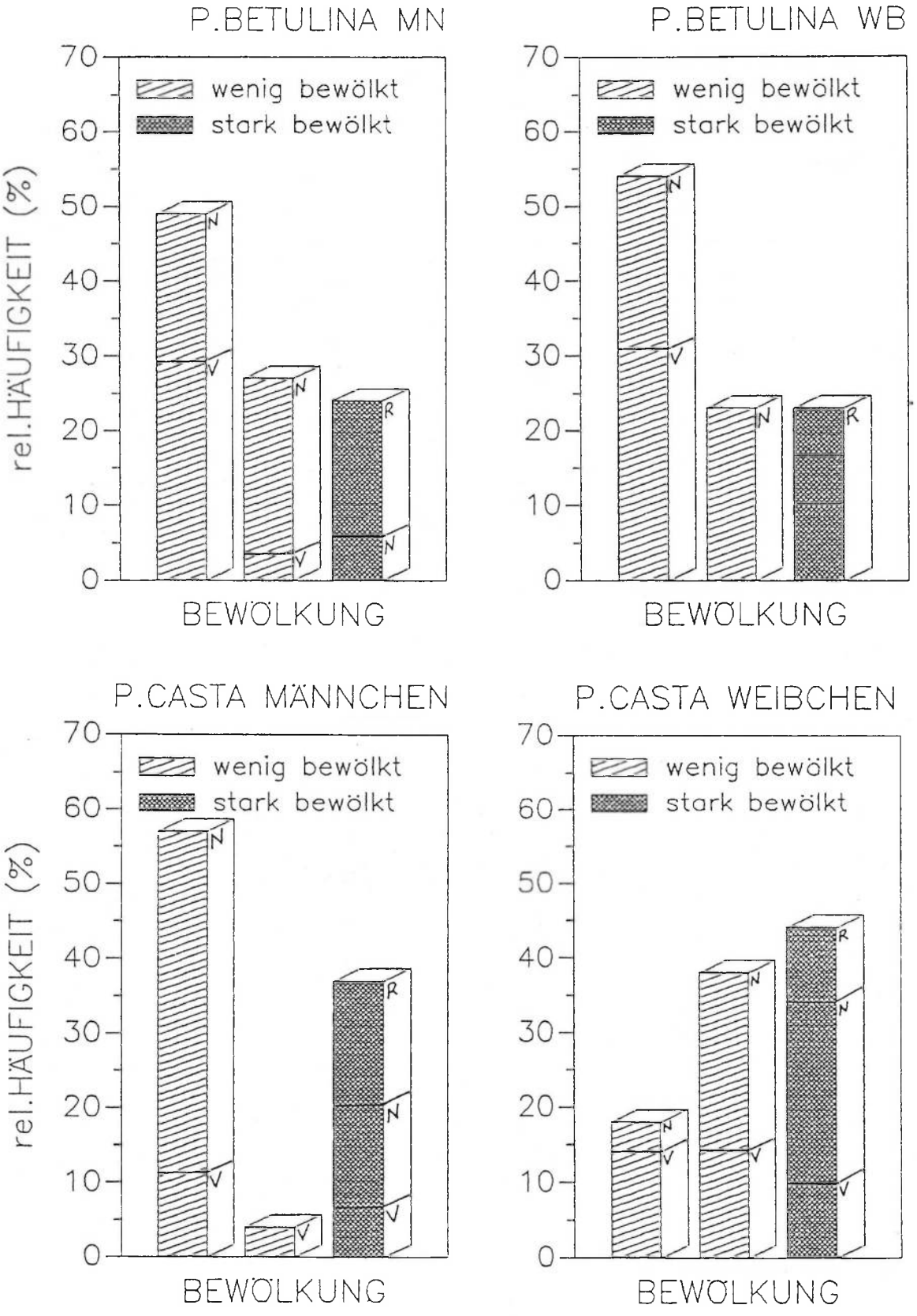
Tafel 22. Das endgültige Anspinnen zur Verpuppung in Abhängigkeit zum Wetter. Zweite Hälfte von 1989. Siehe Tafel 21.



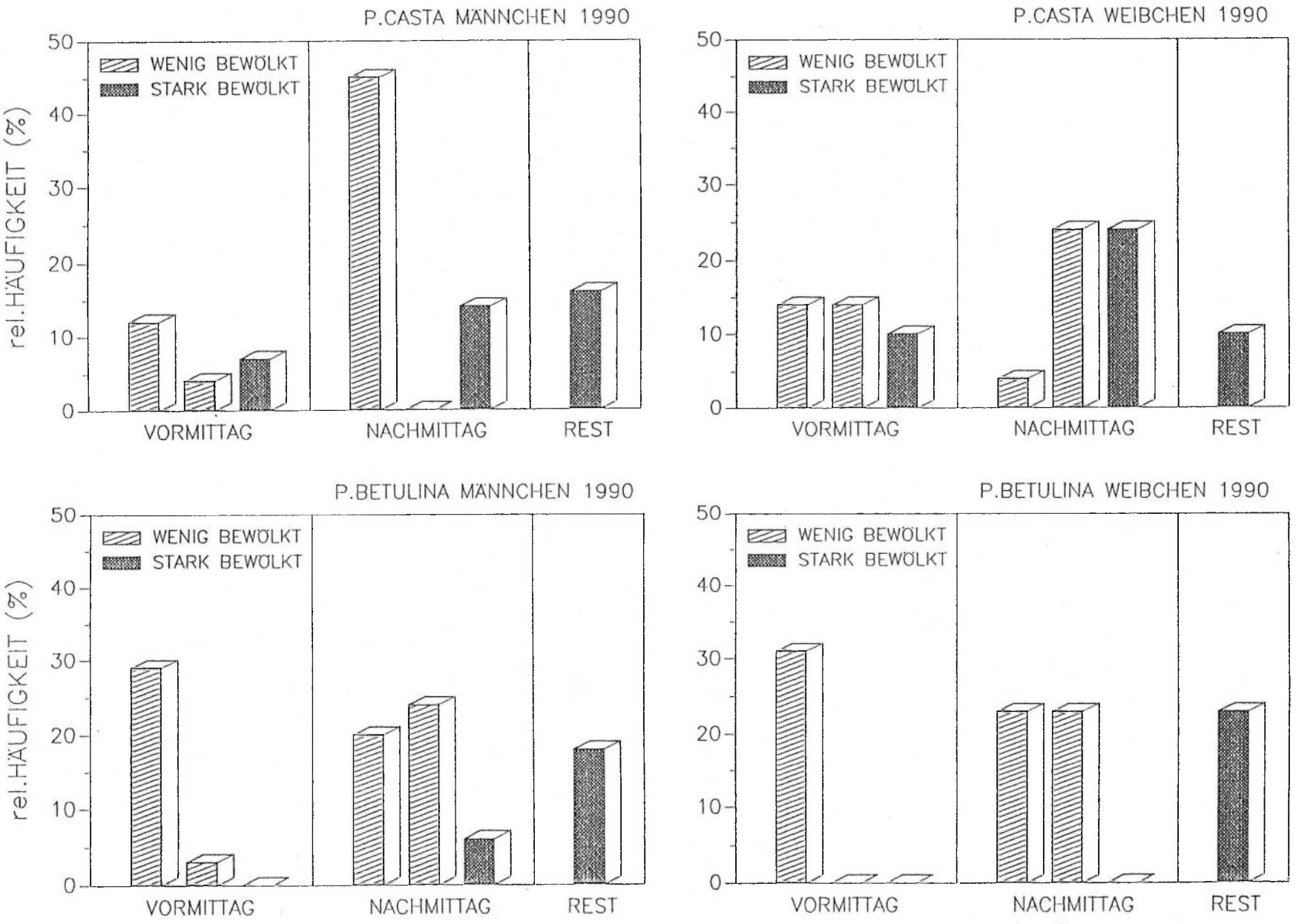
Tafel 23. Das endgültige Anspinnen zur Verpuppung in Abhängigkeit zum Wetter. Erste Hälfte von 1990. Siehe Tafel 24.



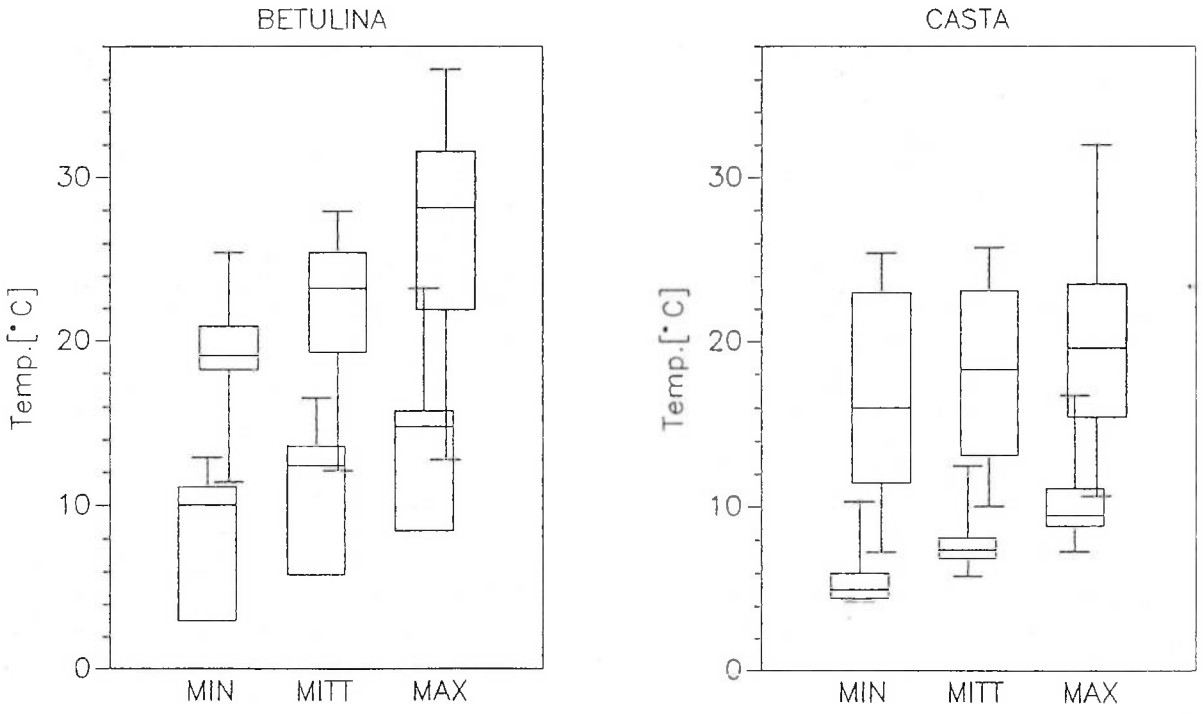
Tafel 24. Das endgültige Anspinnen zur Verpuppung in Abhängigkeit zum Wetter. Zweite Hälfte von 1990. Siehe Tafel 21. Die schmalen schwarzen Säulen von TDIFF sind die Extrem-Werte aus der BM5-Messung. Sie zeigen anschaulich, daß die Handmeßmethode konstant zu niedere Werte liefert. Fehlende Messungen werden in einer zweiten *-Linie unter der ursprünglichen eingetragen.



Tafel 25. Tageszeit und Bewölkungsgrad zur Zeit des Anspinnens zur Verpuppung. 1990. Stichprobenumfänge: *P. betulina*-Männchen n=34, -Weibchen n=13; *P. casta*-Männchen n=42, -Weibchen n=21. Die erste Säule entspricht einer Bewölkung von 0 bis 3 Zehntel, die zweite von 4 bis 7, die dritte von 8 bis 10. V =Vormittag, N =Nachmittag, R =Rest (Dämmerung+Nacht).



Tafel 26. Tageszeit und Bewölkungsgrad zur Zeit des Anspinnens zur Verpuppung. 1990. Datenmaterial und Säulen wie in Tafel 25.



Tafel 27. Nächtliche Temperaturen (Dämmerung nicht inbegriffen) bei Raupen, die im Zeitintervall "über Nacht" das Gehäuse endgültig befestigt haben, im Vergleich mit am Tag gewonnenen Daten. MIN bedeutet unterer Extremwert im betrachteten Zeitintervall, MITT repräsentativer Mittelwert, MAX oberer Extremwert. Für *P. casta* ist n=10 während der Nacht und n=55 tagsüber (vormittags bzw. nachmittags), bei *P. betulina* ist nachts n=13, ansonsten ist n=43. Als unteres nächtliches Minimum ist derjenige aus der Messung der Klimastation "Hohe Warte" genommen worden, das dazugehörige Maximum ist der größere der dort gemessenen Werte um 7 bzw 21 Uhr. MITT ist ein arithmetisches Mittel. Jeweils die drei unteren BOX-WHISKER-Plots gelten während der Nacht der Anspinntätigkeiten, die oberen drei für den Tag.

Tafel 28. Mikroklima zur Zeit des endgültigen Anspinnens. 1990. BOX-WHISKER-Plots (Median, Quartilabstand, Spannweite) für Arten und Geschlechter getrennt. CAS =*P. casta*, BET =*P. betulina*. W =Weibchen, M =Männchen. Stichprobenumfänge n_{MCAS}=42, n_{WCAS}=21, n_{MBET}=34 und n_{WBET}=13. Für jeden Mikroklima-Kennwert wurden H-Tests (KRUSKAL & WALLIS) durchgeführt (ns bedeutet nicht signifikant ($\alpha>0,05$), * signifikant ($\alpha<0,05$), ** hoch signifikant ($\alpha<0,001$) und *** höchst signifikant ($\alpha<0,001$)): LichtMIN: ** (H=14,93), LichtMITT: ** (H=11,37), LichtMAX: (H=19,675), TempMIN: ns (H=7,00, α=0,072), TempMITT: *** (H=16,75), TempMAX: *** (H=24,46), FeuchteMIN: ns (H=7,57, α=0,056); FeuchteMITT: ns (H=0,43) und FeuchteMAX: ns (H=0,08).

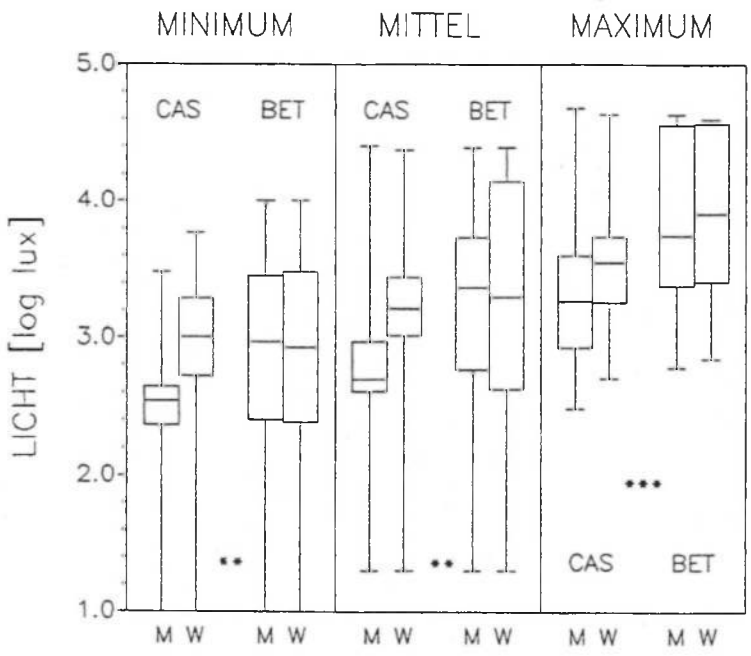
Bei signifikantem H-Tests gibt ein zusätzlicher MEMENYI-Test (Test für multiple Vergleiche unabhängiger Stichproben nach NEMENYI, aus SACHS, 1984) Aufschluß darüber, welche Gruppen für die Signifikanz verantwortlich sind (siehe folgende Tabellen, Zeichen wie beim H-Test).

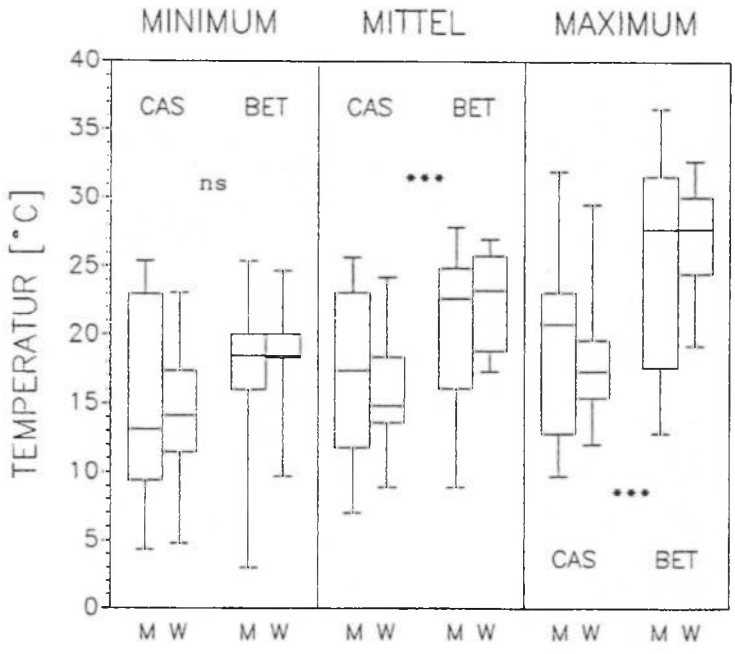
Licht:

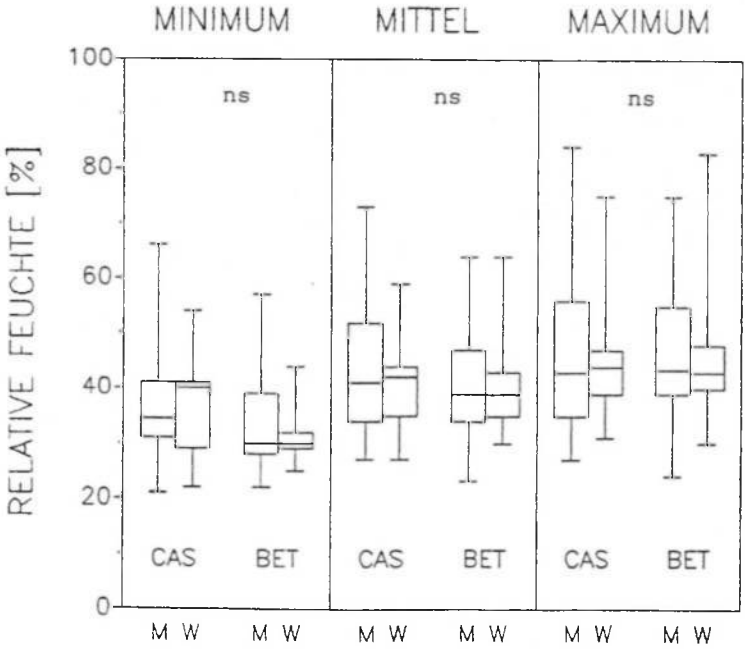
		WCAS	MBET	WBET
MCAS	MIN	***	***	***
	MITT	***	***	***
	MAX	***	***	***
WCAS	MIN		ns	ns
	MITT		ns	ns
	MAX		***	***
MBET	MIN			ns
	MITT			ns
	MAX			ns

Temperatur:

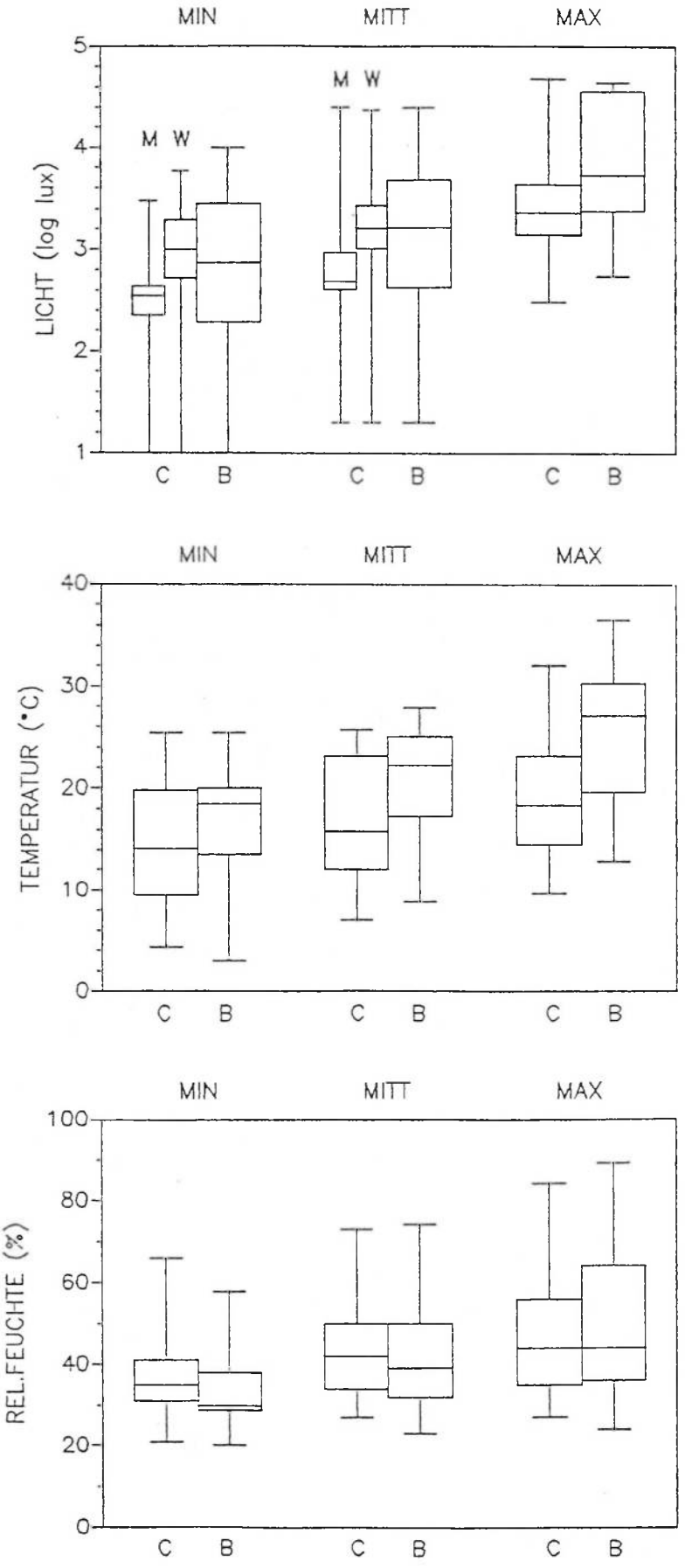
		WCAS	MBET	WBET
MCAS	MITT	ns	***	***
	MAX	ns	***	***
WCAS	MITT		***	***
	MAX		***	***
MBET	MITT			**
	MAX			*


MINIMUM
MITTEL
MAXIMUM
LICHT [log lux]
5.0
4.0
3.0
2.0
1.0
CAS
BET
**
***
M W

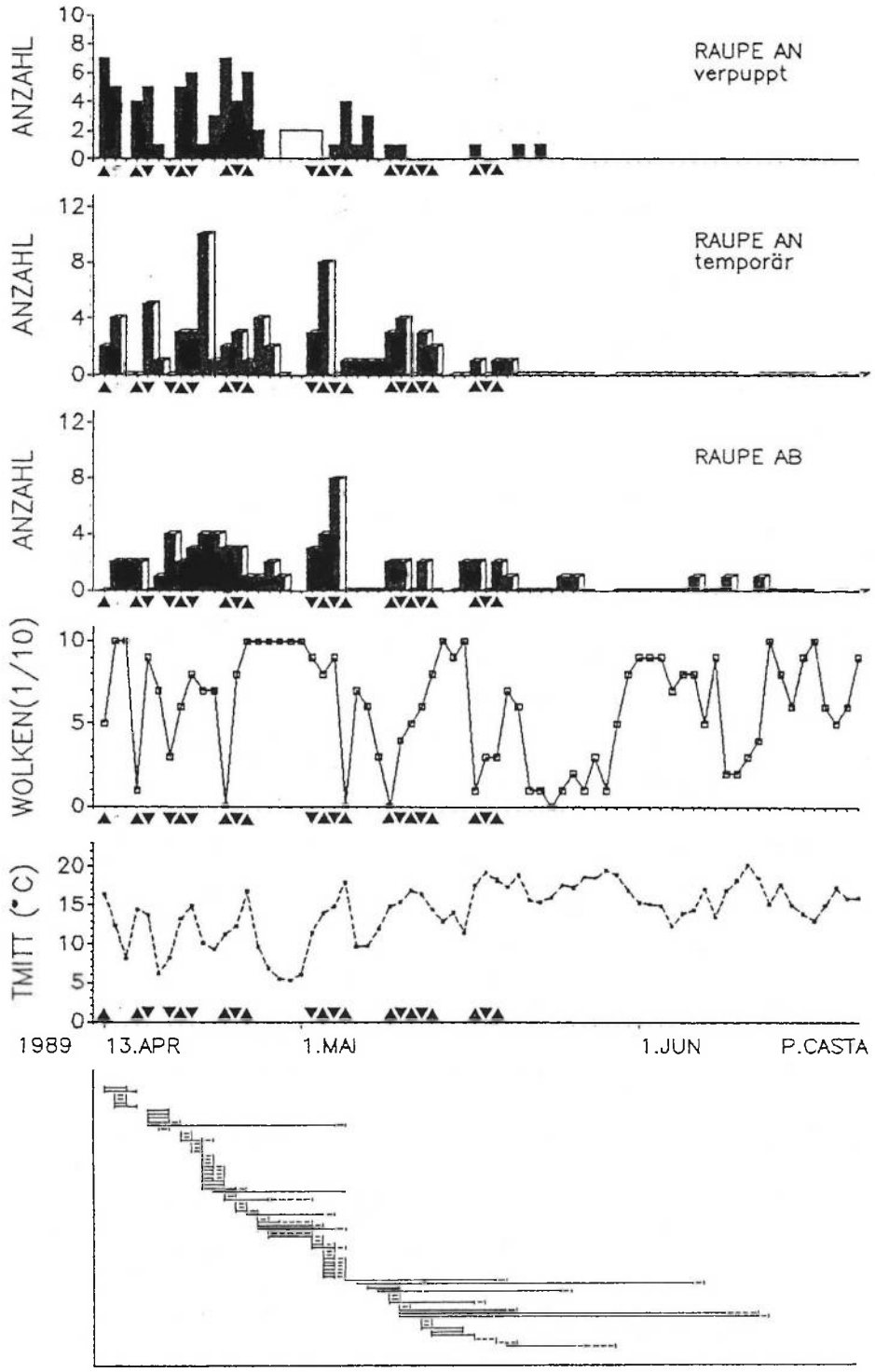

MINIMUM
MITTEL
MAXIMUM
TEMPERATUR [°C]
40
35
30
25
20
15
10
5
0
CAS
BET
ns
***
M W


MINIMUM
MITTEL
MAXIMUM
RELATIVE FEUCHTE [%]
100
80
60
40
20
0
ns
CAS
BET
M W

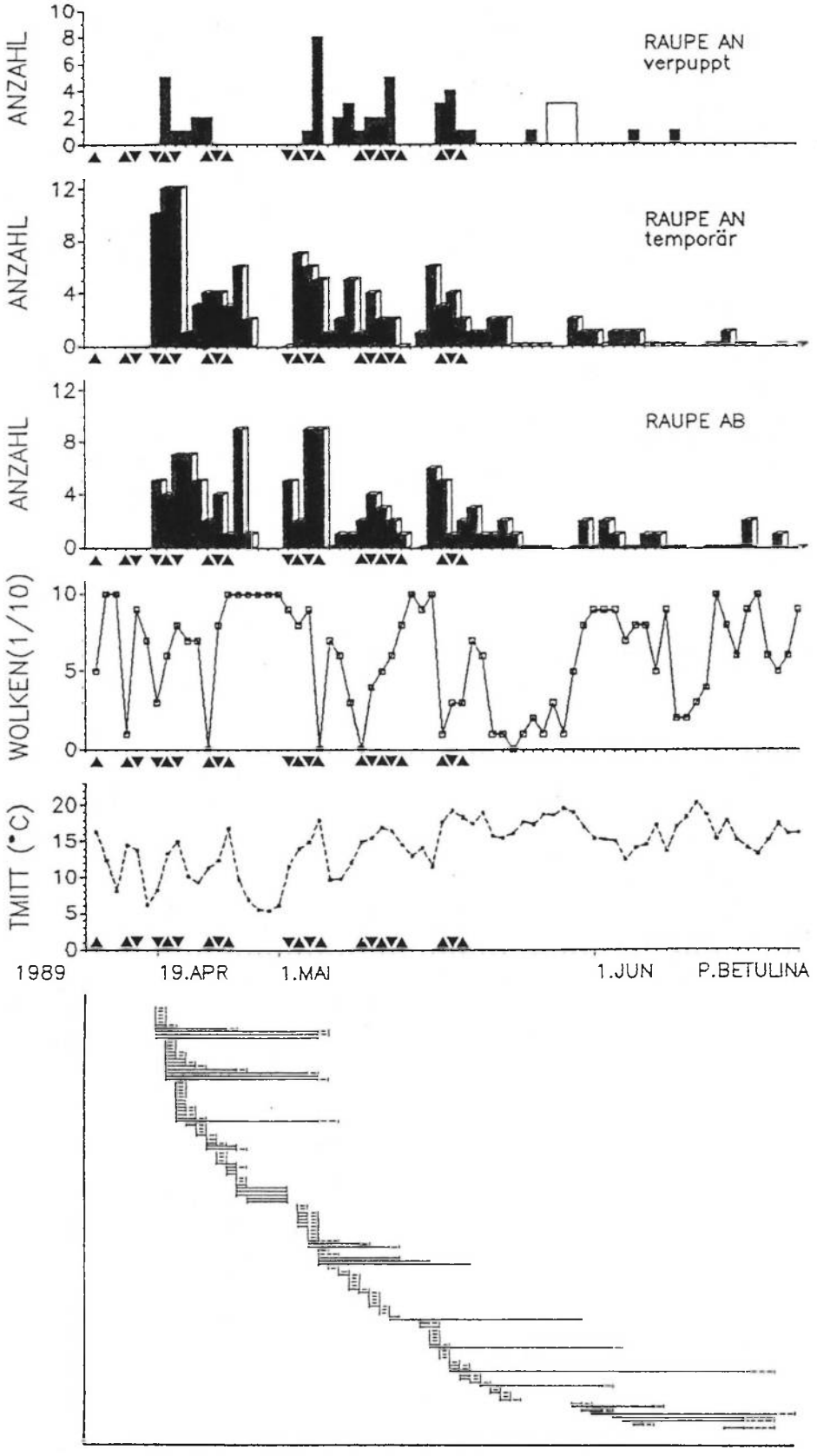
zu Tafel 28



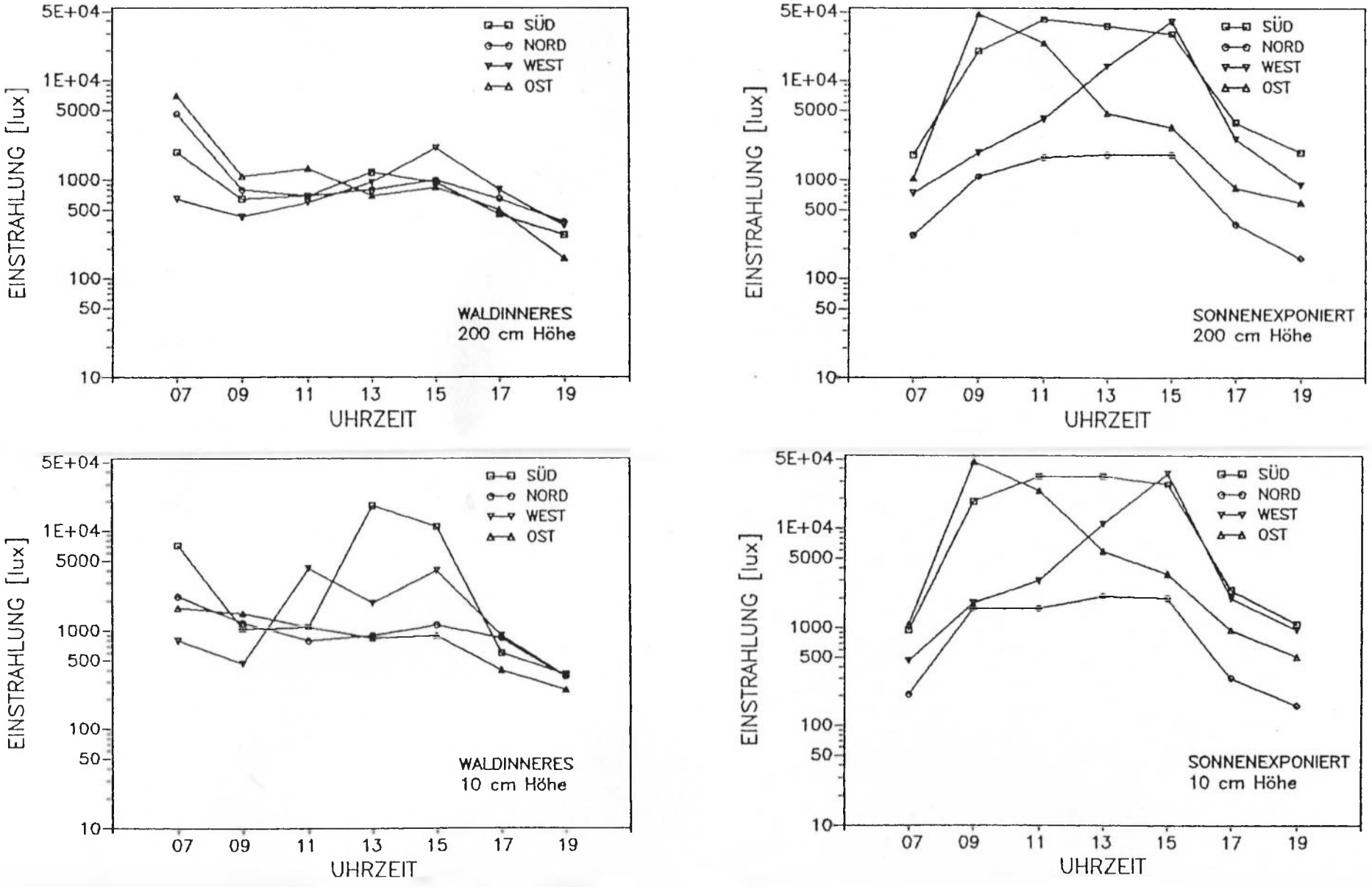
Tafel 29. Mikroklima zur Zeit des endgültigen Anspinnens. 1990. BOX-WHISKER-Plots (Median, Quartilabstand, Spannweite) für Arten getrennt (außer Licht). *P. casta*: n=65; *P. betulina*: n=56.



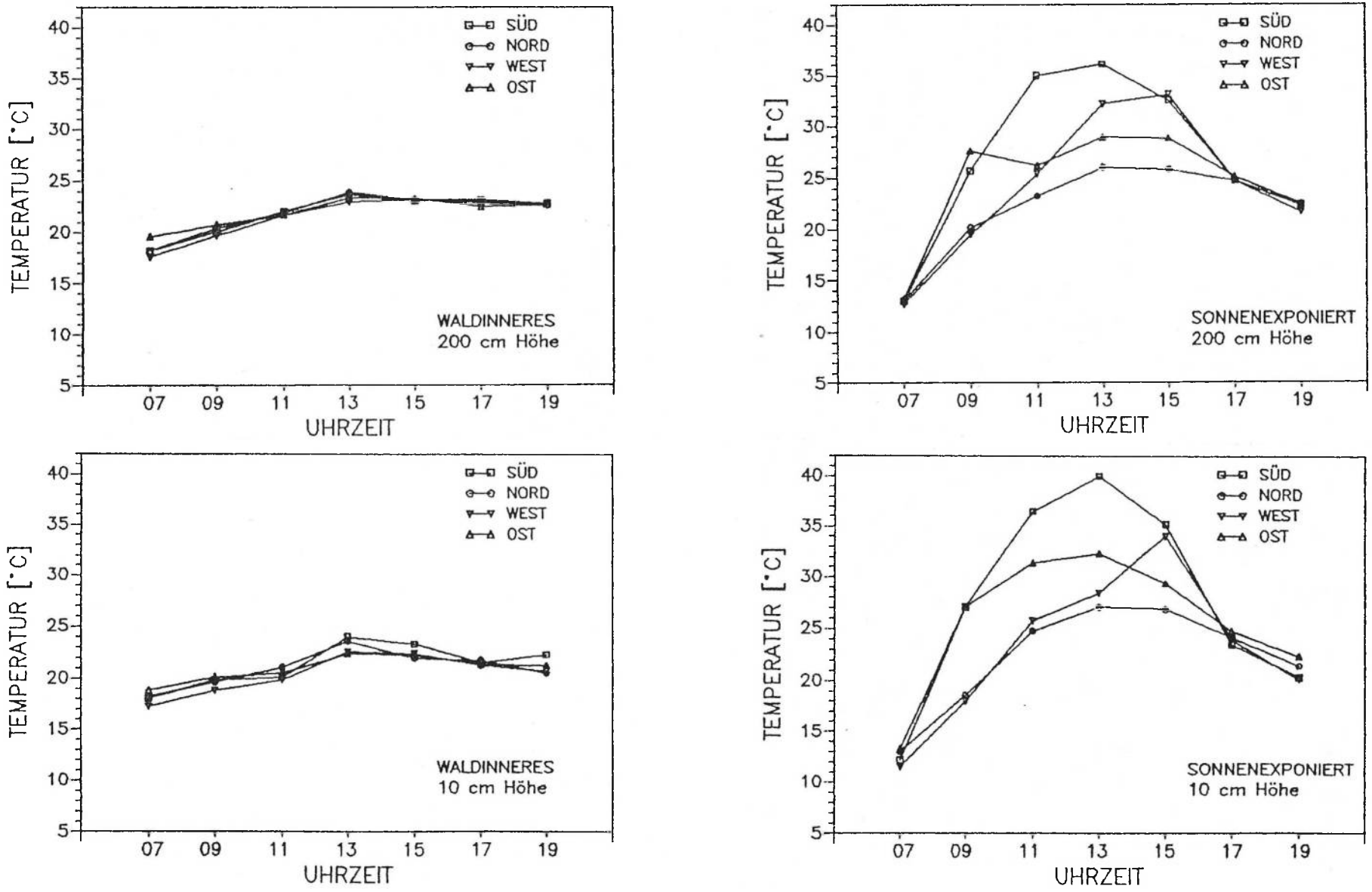
Tafel 30. Abhängigkeit des An- und Abspinnverhaltens vom Wetter, *P. casta*. Die oberste Grafik ist zum Vergleich aus den Tafeln 21 und 22 (siehe dort) entnommen. Zum Feststellen des Wetterverlaufes sind die Parameter Bewölkung und Tagesmittel-Temperatur (vergl. Tafel 21) gewählt worden. Schönwetterperioden und solche mit einem ausschließlichen Anstieg von TMITT (erste Mai-Woche) sind mit Dreiecken gekennzeichnet. Die unterste Grafik zeigt temporär sessile Phasen für einzelne Raupen. Es sind nur solche temporären Anspinnorte berücksichtigt, an denen sich die Raupe mindestens bis zur nächsten Beobachtung aufgehalten hat (zu den Beobachtungszeiten siehe 2.2.4). Damit sind alle Tiere ausgeschlossen, die weniger als 4 Stunden am betreffenden Ort verbracht haben und möglicherweise nur eine kurzfristige Ruheperiode vollzogen haben.



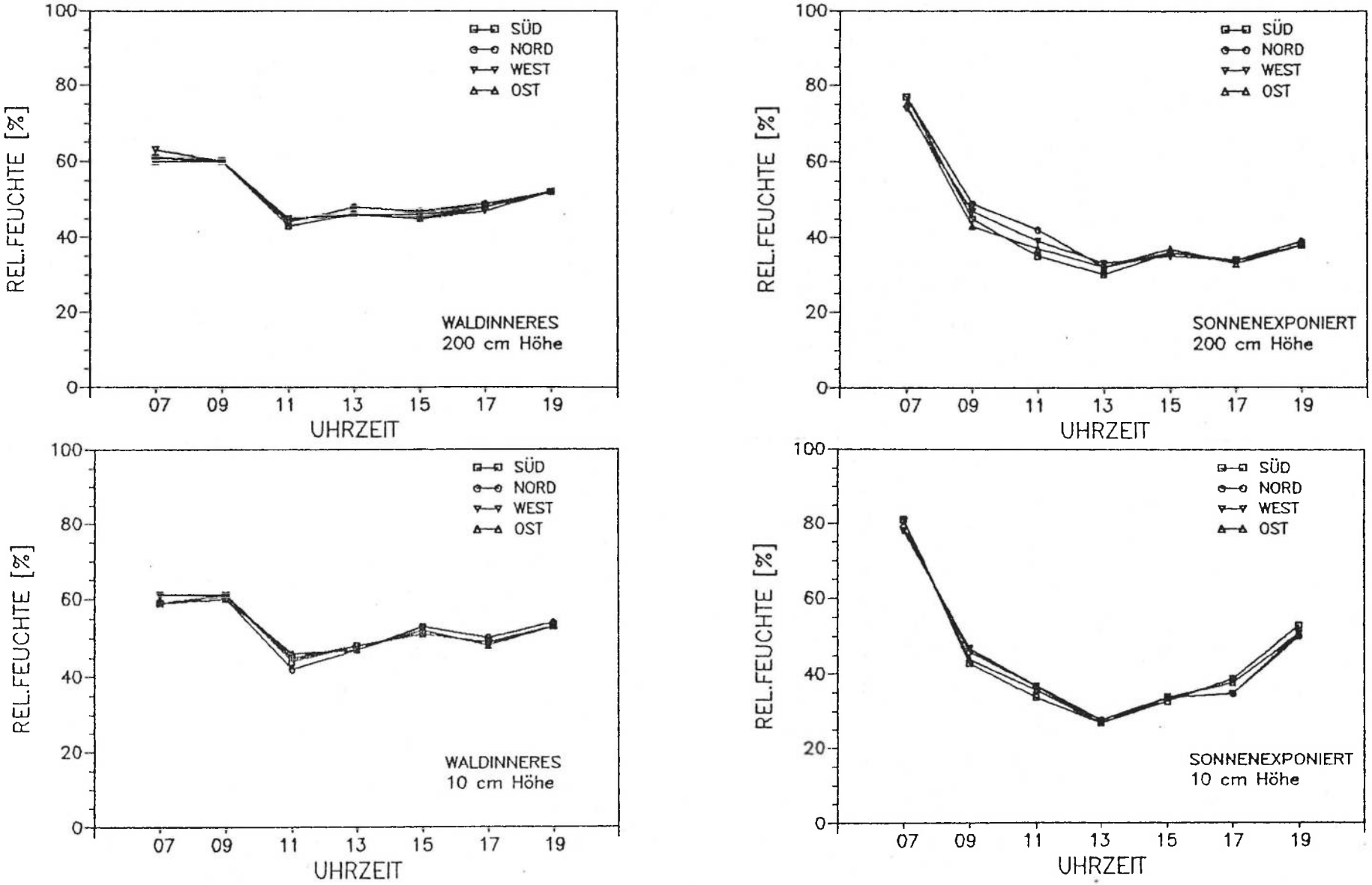
Tafel 31. Abhängigkeit des An- und Abspinnverhaltens vom Wetter, *P. betulina*. Siehe Tafel 30.



Tafel 32. Einstrahlung an Freilandstämmen: Tagesgang bei 0 % Bewölkung. Handmeßmethode, 2-stündlich. Waldinneres: 19.6.1990; zugeordnete Wind-Daten: W/104, W/33, NW/32, SO/38, SW/25, S/68, W/32 mmin^{-1}. Sonnenexponierter Waldrand: 16.7.1990; zugeordnete Wind-Daten: –, –, –, –, W/32, W/35 m min^{-1}, –.



Tafel 33. Temperatur an Freilandstämmen: Tagesgang bei 0% Bewölkung. Handmeßmethode, 2-stündlich. Wind: siehe Legende zur Tafel 32.



Tafel 34. Relative Luftfeuchte an Freilandstämmen: Tagesgang bei 0% Bewölkung. Handmeßmethode, 2-stündlich. Wind: siehe Legende zur Tafel 32.

1

2

3

4

Legende zu **Tafel 35**. Oben links: Gehäuse von *P. casta* mit Seidenbändern. Oben rechts: Männchen und Gehäuse (mit Puppenexuvie) von *P. casta*. Unten links: Eiraupen am Muttergehäuse (*P. casta*). Unten rechts: Raupe von *P. betulina*, an einem Seidenfaden hochkletternd.

LEBENSLAUF

22. 1. 1965: Geboren in Steyr / O.Ö. als Sohn von Johann Hauser (Maschinenschlosser und Konstrukteur) und Anna Maria Hauser (Friseurmeisterin) mit Wohnsitz in Wolfern bei Steyr. Bruder: Rainer Hauser (geb. 1966).

1971 - 1975: Besuch der Volksschule in Wolfern.

1975 - 1983: Besuch des Naturwissenschaftlichen Bundesrealgymnasiums in Steyr.

6. 1983: Matura in der genannten Schule.

9. 1983: Inskription an der Universität Wien (Biologie, Diplomstudium). Besondere Fachinteressen: Entomologie, Ökologie, Morphologie. Zweitfach: Botanik.

1. 7. 1988: Sponsion.

4. 10. 1990: Heirat mit Dr. med. Agnes Seidl aus Steyr-Gleink.

6. 1991: Fertigstellung der Dissertation.

Besondere Interessen: Schmetterlinge, Kakteen, Geräte-tauchen.