

Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage

VON WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

I. Über die Abhängigkeit der Populationsdichte der beiden Spannerarten von Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima im Kieferngebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde

(Mit 12 Textfiguren)

Inhalt:

	Seite
A. Grundsätzliches zur Erforschung des Massenwechsels der Insekten und Aufgabenstellung	1
B. Die Einteilung des Untersuchungsgebietes in Kiefernwaldtypen	10
1. Lage und Klima des Gebietes	10
2. Geologische Vergangenheit und Bodenverhältnisse	12
3. Die Kiefernwaldtypen	14
a) Allgemeines	14
b) Die floristischen Kiefernwaldtypen	16
c) Die biozönotischen Kiefernwaldtypen	23
C. Die standörtlichen Unterschiede in der Populationsdichte	28
1. Allgemeines	28
2. Ergebnisse der Puppensuchen	31
a) Kronenraum, Bodendecke und Puppenzahl	31
b) Bestandesklima und Puppenzahl	33
c) Bestandesalter und Puppenzahl	39
d) Biozönotischer Waldtyp und Puppenzahl	43
e) Makroklima und Puppenzahl	47
3. Aus diesen Ergebnissen zu ziehende Folgerungen bezüglich einer besseren Nutzbarmachung des forstlichen Probesuchens nach Kieferninsekten für die Gradologie	50
Zusammenfassung	52
Literatur	54

A. Grundsätzliches zur Erforschung des Massenwechsels der Insekten und Aufgabenstellung

Betrachtet man sich das, was wir bisher über den Massenwechsel unserer wichtigsten Forstinsekten wissen, so findet man, daß es sich hierbei im wesentlichen um Erkenntnisse über die den Zusammenbruch von

Massenvermehrungen (Gradationen) verursachenden Faktoren handelt, die an Hand populationsanalytischer Untersuchungen gewonnen wurden.

So gradologisch wertvoll diese Ergebnisse auch sind, so beleuchten sie doch immer nur einen recht geringen Teil des Massenwechselproblems, dessen Inhalt sich in folgende vier Fragenkomplexe gliedern läßt.

1. Welche populationsdynamischen Faktoren regeln die Populationsdichte des Schädling in dessen normalen („eisernen“) Bestand?
2. Welche Faktoren lösen eine Massenvermehrung des Schädling aus?
3. Welche Faktoren bedingen den ansteigenden Ast der Gradationskurve?
4. Welche Faktoren bedingen den absteigenden Ast der Gradationskurve?

Nur über die vierte Frage liegen bisher populationsanalytische Arbeiten vor. SCHWERDTFEGER (1944, S. 292) schreibt diesbezüglich:

„Ob aber die in diesem bestimmten Gradationsstadium (gemeint ist der absteigende Ast der Gradation, Verf.) gefundenen Verhältnisse auch für andere Zeiten, etwa für den ansteigenden Ast einer Massenvermehrung oder für die Latenz zutreffen, muß dahingestellt bleiben.“

So sind die bisher vorgenommenen Analysen für die Lösung des Massenwechselproblems nur beschränkt verwertbar. Die Forderung muß gestellt werden, ähnliche Untersuchungen auch bei niedriger Populationsdichte durchzuführen. Ob das angesichts der zur Zeit fast unüberwindlich erscheinenden Schwierigkeiten möglich sein wird, muß die Zukunft lehren“.

Welche Schwierigkeiten meint SCHWERDTFEGER? Er meint hiermit die Tatsache, daß es auf Grund des statistischen Charakters der Populationsanalysen prinzipiell nur möglich ist, derartige Untersuchungen bei sehr hoher Populationsdichte, also am Ende einer Massenvermehrung, durchzuführen; denn eine statistische Aussage verliert bekanntlich um so mehr an Wert, je geringer die Zahl der ihr zugrundeliegenden Beobachtungsfälle wird.

Somit ergibt sich eine für die gradologische Forschung sehr ungünstige Situation. Die Zeiten niedriger Populationsdichte scheinen ihr ein für allemal verschlossen zu sein.

Sind sie das aber wirklich? Gibt es keinen Weg, der die Gradologie aus dieser Sackgasse herausführt?

Zur Beantwortung der Frage ist es notwendig, die vorliegenden Schwierigkeiten genauer abzugrenzen als es bisher getan worden ist. Um über die Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer Durchführung von Populationsanalysen während des Latenzstadiums eines Schädling oder während des ansteigenden Astes seiner Massenvermehrung entscheiden zu können, muß man sich vorher darüber klar geworden sein, welches denn eigentlich die für eine populationsanalytisch-statistische Untersuchung mindestens notwendige Individuenzahl ist und wie sich diese Zahl zu denjenigen Zahlenwerten verhält, die man mit den Begriffen „Latenz“ und „ansteigender Ast einer Gradation“ bezüglich des betreffenden Schädling verbindet.

Betrachtet sei im folgenden stets der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L.

Als die für eine Populationsanalyse mindestnotwendige Individuenzahl des Kiefernspanners möchte ich etwa 1,0 Puppen/qm¹) für einen 60-jährigen Kiefernbestand mittlerer Bonität annehmen. Dieser Zahl liegt die folgende Überschlagsrechnung zugrunde.

In einem 5 ha großen Bestand = 500 Ar liegen dann 50 000 Puppen. 1 Ar Puppenentnahme = 100 Puppen würde 0,2 % der Population ausmachen. Es kann wohl angenommen werden, daß die Entnahme dieser 0,2 % den Gradationsablauf nicht wesentlich beeinflusst. Die Zahl von 100 entnommenen Puppen würde andererseits zur Feststellung des Gesundheits- und Parasitierungsgrades sowie zur Weiterzucht (Ermittlung der Eizahl und Züchtung von Raupen und Puppen für eventuelle Freilandversuche) gerade ausreichen.

Es verbleiben danach im Bestand 49 900 Puppen = 24 950 weibliche, so daß bei einer Stammzahl von 1388 Stück/ha²) = 6940 Stämme/5 ha drei bis vier Spannerweibchen auf eine Kiefernkrone entfallen würden, was bei einer Eizahl von 120 Stck/Weibchen etwa 400 Eier/Krone ergäbe. Auch diese Zahlen halte ich für eine Populationsanalyse ausreichend.

Wie verhält sich die Mindestzahl von 1,0 Puppen/qm nun zu den während der Latenz bzw. des ansteigenden Astes der Gradation vorhandenen Zahlen ?

Latenz nennt man die zwischen zwei Massenvermehrungen liegende Ruhezeit, in welcher der Schädling seine Normalzahl (seinen „eisernen“ Bestand) aufweist. Von Zeit zu Zeit geht er aus dem Latenzstadium in eine Massenvermehrung über, die in Form einer Gradationskurve (ansteigender Ast, Kulminationspunkt, absteigender Ast) verläuft.

Die Höhe der Normalzahl des Kiefernspanners gibt SCHWERDTFEGER (1944) für das nordostdeutsche Kieferngebiet mit maximal 0,1 Puppen/qm an, einer Zahl, die also nur ein Zehntel der für eine Populationsanalyse notwendigen beträgt.

Welche Zahlenwerte der ansteigende Ast einer Gradation annehmen kann, läßt sich aus den Populationskurven, d. h. aus den über einen längeren Zeitraum in einem bestimmten Gebiet beobachteten jährlichen Populationsdichte-Werten, ersehen. Eine solcher Kurven und zwar eine aus dem Gebiet mit den meisten Massenvermehrungen des Kiefernspanners, der Letzlinger Heide, sei nachfolgend daraufhin betrachtet.

Das Forstamt Letzlingen registrierte zwischen 1881 und 1940 fünf über die von mir genannte Mindestzahl von 1,0 Puppen/qm hinausgehende Massenvermehrungen des Kiefernspanners und zwar:

1. 1885: 0,02 Pupp./qm	2. 1898: 0,1 Pupp./qm
1886: 0,2 „ „	1899: 0,93 „ „
1887: 3,5 „ „	1900: 3,4 „ „(Kulmination)
1888: 8,1 „ „ (Kulmination)	

¹) Innerhalb des Kronenraumes, s. C, 2a.

²) Lt. GÄBLER (1951).

3. 1914: 0,03 Pupp./qm	4. 1923: 0,01 Pupp./qm
1915: 0,2 „ „	1924: 0,2 „ „
1916: 0,4 „ „	1925: 0,3 „ „
1917: 3,3 „ „ (Kulmination)	1926: 1,1 „ „
	1927: 5,4 „ „
	1928: 25,5 „ „ (Kulmination)
5. 1933: 0,07 Pupp./qm	
1934: 0,6 „ „	
1935: 0,4 „ „	
1936: 6,4 „ „ (Kulmination)	

Aus diesem Überblick ist zu entnehmen, daß die Möglichkeit, Populationsanalysen im ansteigenden Ast einer Massenvermehrung vorzunehmen, im Forstamt Letzlingen im Verlauf von 60 Jahren nur dreimal bestanden hat, nämlich 1887/88, 1899/1900 und 1926/28, wenn man auch die Zahl von 0,93 Puppen/qm (1899) noch als ausreichend für die Untersuchung betrachtet. Da die Letzlinger Heide neben dem Nürnberger Kieferngebiet „das ausgeprägteste Spannerhauptschadgebiet Deutschlands“ (SCHWERDTFEGER 1941 a) ist, dürfte die Zahl der Untersuchungsmöglichkeiten in anderen Gegenden noch weit geringer gewesen sein.

Somit ergibt sich, daß eine Populationsanalyse in der Latenz gar nicht und im ansteigenden Ast einer Massenvermehrung nur bestenfalls aller 20 Jahre einmal durchführbar ist und auch dann nur am Ende des ansteigenden Astes.

Wie aus dem Überblick hervorgeht, liegen drei der vier Untersuchungsgelegenheiten nur ein Jahr vom Kulminationspunkt der Gradation entfernt, während der Abstand der vierten zwei Jahre beträgt.

Es besteht also danach keine Aussicht, die Entstehung oder das Anfangsstück des ansteigenden Astes der Gradation untersuchen zu können.

Nach all dem muß man — SCHWERDTFEGER beipflichtend — sagen, daß die Schwierigkeiten, denen die Gradologie gegenübersteht, tatsächlich fast unüberwindlich erscheinen. Das ist aber kein Grund zum Resignieren. Die nach wie vor bestehende dringende Notwendigkeit, in unserer Kenntnis des Massenwechselproblems weiterzukommen, erfordert es, auch weiterhin nach einem Weg zu suchen, der die Erforschung gradologischer Fragen bei niedriger Populationsdichte möglich macht.

Ich möchte mit folgendem versuchen, einen solchen Weg aufzuzeigen und zu beschreiten.

Es gibt einen Gesichtspunkt, der in der gradologischen Literatur hier und da schon aufgetaucht ist, aber nicht weiter verfolgt wurde, der aber gerade besonders dazu geeignet erscheint, die Gradologie auf eine neue Basis zu stellen; das ist der vergleichend-biozönotische Gesichtspunkt. Wenn ESCHERISCH (1931) schreibt: „Es sind meist bestimmte Alter, Lagen und Waldtypen, die befallen werden und denen also eine beson-

dere Disposition für Spannergradation innewohnt“ oder FRIEDERICHS (1930) fragt: „Warum sind es meist nur gewisse „Lagen“, in denen der Spanner katastrophal auftritt, während benachbarte Bestände grün bleiben?“, so stellen sie hiermit Fragen, die mehr als alle anderen den Kern des Massenwechselproblems berühren.

Diese Fragen weisen darauf hin, daß Kiefernwald nicht einfach Kiefernwald ist, sondern daß die Lebensgemeinschaft Kiefernwald in ein Mosaik standörtlich bedingter Ausprägungsformen zerfällt, die in der Gradologie bisher viel zu wenig, wenn überhaupt, beachtet worden sind. Solche standörtlichen Unterschiede bestehen jederzeit und überall, ob in den sogenannten Schadgebieten oder in Gegenden, die bisher noch keine schädliche Massenvermehrung zeigten, und demgemäß sind auch jederzeit und überall Unterschiede in der Populationsdichte des Schädlings, hier des Kiefernspanners, vorhanden. Was liegt da näher als danach zu fragen, welche Faktoren diese Unterschiede im Schädlingsbesatz bewirken?

Hat die Frage aber gradologischen Wert? Unbedingt! Man stelle sich nur vor, es wäre in einem Gebiete, in welchem ein Bestand eine Massenvermehrung des Kiefernspanners zeigte, ein anderer aber nicht, versucht worden, die genannte Frage mit Hilfe des biozönotischen Vergleichs beider Bestände zu beantworten und es wären dabei — im vergleichenden Herausstellen der Unterschiede — tatsächlich die die Unterschiede verursachenden Faktoren erkannt worden; was wäre damit gewonnen gewesen? Nicht mehr und nicht weniger als die prinzipielle Lösung des Massenwechselproblems! Denn zu wissen, warum in einem Bestand eine Massenvermehrung auftritt und in einem anderen nicht, ist das Hauptziel der gradologischen Forschung.

An Hand dieses Beispiels sollte nur die Bedeutung der vergleichenden Untersuchung von Populationsunterschieden demonstriert werden. In Wirklichkeit wird es nie so sein, daß ein Bestand eine Massenvermehrung des Kiefernspanners zeigt und ein benachbarter etwa die Normalzahl dieses Schädlings, sondern es werden immer nur geringere Unterschiede bezüglich der Gradationshöhe bestehen, wobei es dann, wie bei dem von FRIEDERICHS genannten Beispiel, vorkommen kann, daß die eine Gradation die vom Menschen gezogene Schadensgrenze übersteigt, die benachbarte dagegen darunterbleibt.

Das ändert aber nichts an der gradologischen Bedeutung, die auch einer Untersuchung der solche geringeren Unterschiede bewirkenden Faktoren zukommt.

Gut, könnte man nun sagen, die gradologische Wichtigkeit eines biozönotischen Vergleichs zweier Bestände, die beidemale eine Massenvermehrung, aber von unterschiedlicher Höhe, aufweisen, sei anerkannt. Hierbei handelt es sich ja auch nur um die Erweiterung der bisher üblichen Populationsanalyse zur „vergleichenden Populationsanalyse“, die wegen

ihres vergleichenden Herausstellens von Unterschieden wohl als eine Erleichterung und Präzisierung gegenüber der bisherigen einfachen betrachtet werden kann. Worin soll aber die gradologische Bedeutung eines biozönotischen Vergleichs zweier Bestände bestehen, die nur eine sehr geringe Populationsdichte des Kiefernspanners besitzen?

Hierauf wäre zu antworten, daß sich auch jede geringe Populationsdichte immer in Gradation befindet, daß es keinen Grund gibt, diese kleinen Gradationen als etwas prinzipiell anderes als die großen zu betrachten und daß sie somit für die gradologische Forschung genau so wichtig sind wie die großen.

Das Forschungsobjekt der Gradologie umfaßt nicht nur das, was man heute in der Forstwirtschaft Gradation nennt. Spricht man hier von Gradation, dann meint man eine schädliche Massenvermehrung d. h. eine solche, die Schadfraz verursacht. Als untere Grenze hierfür hat man für alle Entwicklungsstadien des betr. Schädlings „kritische Zahlen“ errechnet, so für das Puppenstadium des Kiefernspanners 6 Puppen/qm.

Die Gleichsetzung von Gradation mit Schaden ergibt sich z. B. aus folgenden Worten SCHWERDTFEGERS (1944, S. 270):

„Nicht überall, wo ein Schadinsekt vorkommt, vermag es auch Gradationen zu erzeugen. Innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Art gibt es Gegenden, in denen Massenvermehrungen unbekannt sind. So werden in vielen nordwestdeutschen Waldgebieten zwar regelmäßig Puppen des Kiefernspanners und der Forleule gefunden, zu einem Schadfraz¹⁾ ist es aber noch nie gekommen. Vermutlich sind hier die äußeren Verhältnisse für eine Massenvermehrung ungeeignet. In anderen Teilen des Verbreitungsgebietes ist der Schädling imstande, das biozönotische Gleichgewicht zu stören: Massenwechselgebiet.“

Innerhalb des Massenwechselgebietes unterscheidet SCHWERDTFEGER nach der Häufigkeit der wirtschaftlichen Schäden Schadgebiete, Hauptschadgebiete und Dauer-schadgebiete.

Massenwechselgebiet ist danach gleichbedeutend mit Schadgebiet, als ob eine Art nicht überall ihre „Masse wechselt“, d. h. ihre Populationsdichte verändert!

Eine solche Verquickung des Gradationsbegriffes mit dem Schadbegriff liegt der ursprünglichen, von STELLWAAG (1921)²⁾ aufgestellten Definition der Gradation als „Gesamtheit der Erscheinungen von Beginn einer Individuenzunahme über einen Höhepunkt bis zu ihrem Abklingen“ oder der Definition des Massenwechsels von BÖRNER (1921)²⁾ als „zeitliches Auf und Ab der Bevölkerungsdichte einer Art“ nicht zugrunde. Sie entspricht auch nicht den natürlichen Gegebenheiten, denn es gibt ja nicht nur schädliche Massenvermehrungen auf der einen und Normalzahlen (eiserne Bestände) des Schädlings auf der anderen Seite, sondern alle Übergänge zwischen beiden. Sieht man sich die Populationskurven einiger Kiefern-schädlinge daraufhin an, so sieht man, daß von einem bisher als minimal bis hinauf

¹⁾ Von mir gesperrt.

²⁾ Lt. SCHWERDTFEGER (1941 a).

zu einem bisher als maximal beobachteten Wert alle Schwankungen der Populationsdichte eines Schädlingss sowohl bezüglich der Höhe wie der Zeitdauer vorkommen. Demgemäß besteht kein Grund, die größten Ausschläge innerhalb der Populationsdichteschwankungen als etwas prinzipiell anderes anzusehen als die kleineren.

Bei jeder Populationsdichteschwankung handelt es sich um eine Schwankung des betreffenden biozönotischen Gleichgewichtes, und es ist nur der verschiedene Grad der Labilität dieses Gleichgewichtes in unseren — vom Menschen stark beeinflussten — mitteleuropäischen Wäldern, durch den sich diese Schwankungsbreiten unterscheiden.

Und hier sind wir wieder bei den standörtlichen Unterschieden in der Populationsdichte angelangt. In dem verschiedenen Grad der Labilität des biozönotischen Gleichgewichtes bestehen ja gerade diese standörtlichen Unterschiede. Jede „Lage“ innerhalb eines Kiefernwaldes hat ihr spezifisches biozönotisches Gleichgewicht, das für jede Insektenart eine spezifische Normal-Schwankungsbreite aufweist und eine spezifische Maximal-Schwankungsbreite zuläßt. Das heißt also:

1. Jede „Lage“ hat ihre eigene Normalzahl des Schädlingss. Die aus den Puppenbüchern der Forstämter ohne Berücksichtigung von Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima gewonnenen Normalzahlen von SCHWERDT-FEGER (für *Bupalus* maximal 0,1 Puppen/qm) bedürfen also in dieser Hinsicht sehr der Überprüfung.

2. Jede „Lage“ hat ihre eigne Maximalzahl des Schädlingss. Der eine Bestand läßt also z. B. eine maximale Gradationshöhe von 25 Puppen/qm zu, der andere nur eine solche von 10 Puppen/qm. Daß diese Maximalzahlen konstant sind, erkennt man schon daran, daß sich eben Schadgebiete und Nichtschadgebiete unterscheiden lassen.

Nach der Ursache zu fragen, warum die eine „Lage“ diese und die andere „Lage“ jene Maximalzahl, Normalzahl oder überhaupt zu einem Zeitpunkt beliebig hohe Individuenzahl des Schädlingss aufweist, heißt nach der Ursache der Verschiedenheiten der betreffenden biozönotischen Gleichgewichtssysteme fragen und damit dem Massenwechselproblem auf den Grund gehen.

Die Höhe der Populationsdichten erscheint hierbei nicht als das wichtigste; die Hauptsache ist der Unterschied. Kehrt man zum ursprünglichen Gradationsbegriff zurück und betrachtet jede Individuenzunahme mit anschließender Individuenabnahme als Gradation, ganz gleich, welche Höhe diese erreicht und wie lange sie dauert, dann können die gradologischen Probleme jederzeit und überall gelöst werden¹⁾.

¹⁾ Zwar deutet das Wort Gradation (lat. gradatio, die Steigerung) an, daß man beim Prägen des Begriffes nur die stufenweise sich steigernden Populationsschwankungen im Auge hatte. Da aber einerseits Schwankungen, die nur sehr geringe Höhe erreichen, in mehreren Stufen vor sich gehen können (z. B. *Panolis flammea* Schiff. in Gr. Schönebeck 1927/32 von ca. 0,01 auf 0,1 Pupp./qm), andererseits die Populationsdichte oft explosions-

In diesem Sinne wird man in Zukunft besser zwischen Gradationen im allgemeinen und schädlichen Gradationen im besonderen unterscheiden.

Es könnte hier die Frage auftauchen, ob denn die Berechtigung bestehe, von Ergebnissen, die an kleinen Gradationen gewonnen wurden, auf die bei den großen Gradationen herrschenden Verhältnisse zu schließen. Darauf wäre zu antworten, daß diese Frage ebenso gut für zwei große Gradationen, die hintereinander oder nebeneinander in verschiedenen Schadgebieten oder in dem gleichen stattfinden, gestellt werden könnte. So lange wir noch gar nichts über Ursachen und Anfangsverlauf von Gradationen wissen, wäre es müßig zu fragen, ob Gradationen verschiedener Größe diesbezüglich übereinstimmen.

Wie soll man aber nun die Unterschiede in der Populationsdichte (= Gradationshöhe) auf ihre Ursachen hin untersuchen, wenn die Populationsdichte niedriger liegt als die oben genannte Mindestzahl für ein populationsanalytisch-statistisches Arbeiten?

Die Antwort lautet: diese Untersuchung kann auch ohne Populationsanalyse geschehen.

Darin liegt ja gerade der Vorteil, welcher der Gradologie durch die Rückkehr zum ursprünglichen Gradationsbegriff in Verbindung mit der vergleichend-biozönotischen Untersuchungsweise erwächst. Der biozönotische Vergleich ist bei jeder beliebigen Populationsdichte durchführbar. Selbst, wenn infolge zu geringer Individuenzahl des Schädlings keine Populationsanalyse vorgenommen werden kann, läßt sich die betreffende niedrige Populationsdichte einer bestimmten „Lage“ auf Grund des biozönotischen Vergleiches mit der höheren oder niederen Dichte einer anderen „Lage“ zu den jeweiligen Umweltfaktoren in Beziehung setzen. Durch vergleichende Untersuchung der Kronenfauna, der Bodenfauna, der abiotischen Faktoren usw. beider „Lagen“ während der verschiedenen Entwicklungsstadien des Kiefernspanners wird man auf jeden Fall zu gradologisch wichtigen Ergebnissen gelangen.

Es handelt sich hierbei gewissermaßen um eine „indirekte“ Populationsanalyse. Sie — und wahrscheinlich nur sie — weist den Weg, auf dem man Auskunft über die Ursachen von Gradationen sowie über das erste Stück des Gradationsverlaufes wird erlangen können.

Hat eine „Lage“ eine Zahl von 1,0 Puppen/qm erreicht, so kann natürlich die direkte Populationsanalyse an die Stelle der indirekten treten. Die Untersuchungsweise bleibt aber die des biozönotischen Vergleiches. Das vergleichende Herausstellen von Unterschieden im Gradations-

Fortsetzung von vorhergehender Seite

artig — ohne Stufenbildung — auf beträchtliche Höhe steigt (z. B. *Dendrolimus pini* L. in Letzlingen 1884/85 von 0,09 auf 2,13 = 24fache Steigerung oder *Bupalus piniarius* L. ebenda 1935/36 von 0,4 auf 6,4 = 16fache Steigerung), hat der Begriff seine Bedeutung in diesem Sinne verloren.

Die Worte Gradation und Gradologie sind aber schon zu eingebürgert, als daß sie sich durch andere ersetzen ließen.

gang bedeutet immer für die Untersuchung eine Erleichterung und speziell für Untersuchungen bei niedriger Populationsdichte — im Hinblick auf den hier nun einmal geringeren Wert der statistischen Ergebnisse — eine Präzisierung.

Übrigens ist es nicht gesagt, daß mit dem Erreichen einer Populationsdichte von 1,0 Puppen/qm die Gradation schon immer eine weit fortgeschrittene sein müßte. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß die normalen Individuenzahlen gewisser „Lagen“ entweder diese Höhe erreichen oder wenigstens nicht weit davon entfernt liegen. Dann wäre der Idealfall möglich, auch durch direkte Populationsanalyse die Ursachen bzw. den ansteigenden Ast einer Gradation zu untersuchen, gegeben.

Der mit vorstehenden Erörterungen aufgezeigte Weg zur Überwindung der die gradologische Forschung zur Zeit hemmenden grundsätzlichen Schwierigkeiten besteht — noch einmal kurz zusammengefaßt — in folgenden drei Punkten.

1. Befreiung des Gradationsbegriffes vom Schadbegriff, wodurch es möglich ist, die gradologischen Probleme an jedem Ort und zu jeder Zeit zu lösen.

2. Basierung der gradologischen Forschung auf den standörtlichen Unterschieden in der Populationsdichte = Gradationshöhe des Schädlings, wodurch mit der Feststellung der diese Ursachen bewirkenden Faktoren zum Kern des Massenwechselproblems vorgestoßen wird.

3. Anwendung der vergleichend-biozönotischen Untersuchungsweise als der zu dieser Forschungsrichtung gehörenden Methodik.

Es war das Ziel der nun im folgenden zur Darstellung gelangenden Untersuchungen, mit dem Beschreiten dieses aufgezeigten Weges zu beginnen.

Der Weg umfaßt zwei Etappen:

1. Feststellung der standörtlichen Populationsdichteunterschiede und ihrer Gesetzmäßigkeiten — und

2. vergleichend-biozönotische Untersuchung der sie bewirkenden Faktoren.

Mit der vorliegenden Arbeit sollte die erste der beiden Etappen zurückgelegt werden. Ihr lag nach obigem die Frage zugrunde:

Welche Unterschiede in der Populationsdichte des Kiefernspanners sind innerhalb eines bestimmten Kieferngebietes nach Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima vorhanden und welche Gesetzmäßigkeiten läßt diese Verteilung erkennen?

Als das für derartige Feststellungen am besten geeignete Stadium des Kiefernspanners wurde das Puppenstadium gewählt.

Bei der Puppensuche wurde festgestellt, daß neben dem gewöhnlichen Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. auch der vielgraue Kiefernspanner *Semiothisa liturata* Cl., der im Aussehen der Puppe und Raupe dem ersteren sehr ähnelt, in seiner Bionomie jedoch völlig anders geartet ist, im Unter-

suchungsgebiet in etwa gleicher Stärke wie *Bupalus piniarius* L. auftrat. Diese Tatsache führte zur Einbeziehung von *Semiothisa liturata* Cl. in den Fragenkreis.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1950 und 1951 in dem ca. 30×10 km großen Kiefernwaldgebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde durchgeführt.

Da es hierbei nicht darauf ankam, festzustellen, wie groß die Schwankungen der Populationsdichte der beiden Schädlinge an den verschiedenen Standorten werden können, sondern nur, ob und welche Unterschiede in der Populationsdichte zu gleicher Zeit an nahe beieinanderliegenden Orten vorhanden sind und welche Gesetzmäßigkeiten diese Verteilung erkennen läßt, genügen die aus den Puppensuchen nur eines Winters (1950/51) gewonnenen Ergebnisse, die durch Stichproben zu Beginn des Winters 1951/52 — zur Feststellung der Konstanz der gefundenen Gesetzmäßigkeiten — ergänzt wurden, um die gestellte Aufgabe im Prinzip zu lösen.

Ziel kommender über möglichst viele Jahre sich erstreckender Untersuchungen wird es sein, die Populationsdichte der Schädlinge im Untersuchungsgebiet weiter zu verfolgen, um zu ermitteln, welche normale und maximale Schwankungsbreite ihr an den einzelnen Standorten zukommt.

B. Die Einteilung des Untersuchungsgebietes in Kiefernwaldtypen

1. Lage und Klima des Gebietes

Die Untersuchungen wurden in den zwischen Berlin und Fürstenwalde/Spree gelegenen Kiefernwäldern durchgeführt, deren nähere Umgrenzung derart erfolgte, daß innerhalb des Stadtgebietes von Berlin (zwischen Berlin-Köpenick und Erkner) die nördlich und südlich der Spree liegenden Forsten, außerhalb des Stadtgebietes jedoch nur die nördlich der Spree gelegenen zur Betrachtung gelangten (Figur 1).

Müggelsee und Löcknitz gliedern den Raum weiter in fünf Teile:

1. Stadforst Oberspree, nördlich des Müggelsees,
2. Stadforst Unterspree, südlich des Müggelsees,
3. Staatsforst Rüdersdorf, nördlich und westlich der Löcknitz,
4. Staatsforst Erkner, südlich der Löcknitz,
5. Staatsforst Hangelsberg, östlich der Löcknitz.

Die größte Längenausdehnung des Gebietes (von WNW nach OSO) beträgt etwa 29 km, die größte Breite (von N nach S) etwa 12. Die Holzbodenfläche umfaßt ca. 13000 ha, wovon auf die Forsten Unterspree 1500, Oberspree 1800, Rüdersdorf 2800, Erkner 3200 und Hangelsberg 3700 ha entfallen.

Morphologisch gesehen handelt es sich um ein überwiegend ebenes Gelände, das von der Spree aus (durchschnittliche Höhe 33 m) nach N und S langsam ansteigt (Südrand der Barmin-Hochfläche ca. 45 m). Ihm

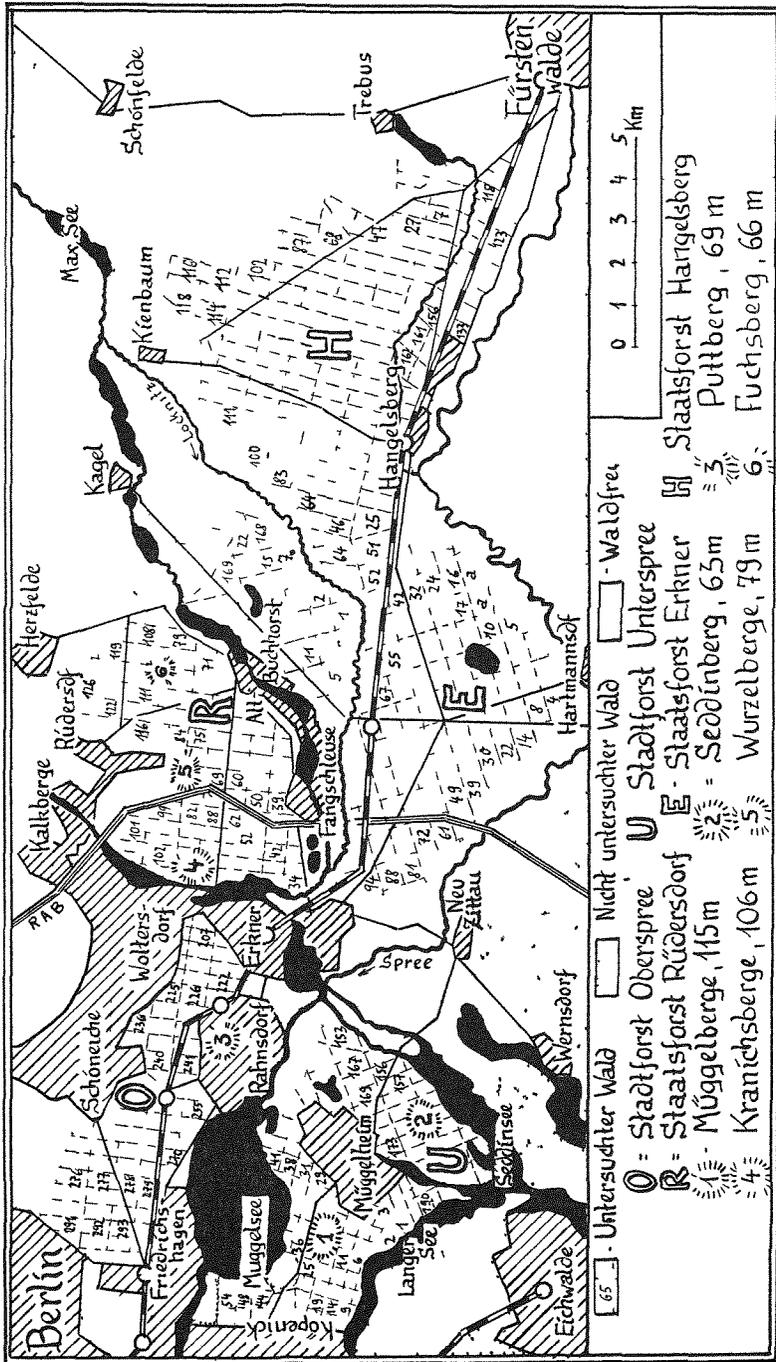


Fig. 1. Allgemeine Übersichtskarte des Untersuchungsgebietes

sind in der Gegend von Müggelheim, Rahnsdorf und Rüdersdorf einige Höhenzüge aufgesetzt, deren bedeutendster, die Müggelberge, 115 m Höhe erreicht.

Mit 551 mm (Fürstenwalde) bis 576 mm (Berlin-Köpenick) Jahresniederschlagshöhe gehört das betrachtete Gebiet zu den niederschlagsärmsten Deutschlands.

Die Temperaturen betragen im Jahresmittel zwischen 8 Grad (Müncheberg) und 8,5 Grad Celsius (Berlin-Steglitz).

2. Geologische Vergangenheit und Bodenverhältnisse

Für die Geländeformen und Bodenverhältnisse des Untersuchungsgebietes war der dritte Großabschnitt der Eiszeit, die Weichselvereisung, bestimmend und innerhalb dieser wieder das sogenannte Frankfurter Rückzugsstadium. Im Abflusstal der Schmelzwässer dieses Stadiums, dem Warschau-Berliner Urstromtal, dessen Talsohle heute von den Flüssen Spree und Löcknitz durchflossen wird, liegen die untersuchten Kiefernbestände.

Figur 2 zeigt die geologischen Verhältnisse. Man sieht, daß der weitaus größte Teil des von Wald bedeckten Gebietes (gestrichelte Linie = Grenze der Holzbodenfläche) dem Urstromtal angehört und daß die das Tal nach Norden begrenzende Barnim-Hochfläche nur geringen Anteil daran hat.

Der ganz im SW der Figur 2 erkennbare Südrand des Urstromtales, die sogen. Teltow-Hochfläche, liegt außerhalb des betrachteten Raumes. Ebenfalls außerhalb desselben bleibt der (in Fig. 2 nicht sichtbare) Hauptendmoränenzug des Frankfurter Stadiums. Die am Südrand der Barnim-Hochfläche sowie inselartig im Urstromtal gelegenen Endmoränen- und Hochflächen-Teile sind einer Eisrandlage kürzerer Dauer zuzurechnen.

Durchzogen wird das Gebiet von zwei Ketten von Rinnenseen, deren eine die Teltow- mit der Barnim-Hochfläche verbindet (Zeuthener-, Seddin-, Dämeritz-, Flaken- und Kalksee), während die andere ungefähr parallel des Barnim-Randes verläuft (Werl-, Peetz-, Möllen-, Elsen-, Baberow-, Bauern-, Liebenberger- und Max-See).

Die Bodenverhältnisse sind ihrer geologischen Vergangenheit gemäß recht einfach.

Das Urstromtal ist sehr gleichmäßig mit Talsanden bedeckt. Da aus diesen Kalk und tonige Bestandteile nahezu völlig ausgewaschen sind, hängen die Wuchsbedingungen hier weitestgehend vom Grundwasserstand ab.

Aufgesetzt sind den Talsanden vielerorts Dünen, die in der Nacheiszeit vom Winde zusammengeweht wurden. Dünensand ist noch ärmer (weil quarzreicher) und trockner (weil größere Grundwassertiefe) als Talsand.

Die Hochflächen zeigen im allgemeinen keine einheitliche Bodenart sondern ein Nebeneinander der verschiedensten Ablagerungen vom fruchtbarsten Geschiebemergel bis zum ärmsten Geröll, was ihrem Charakter als

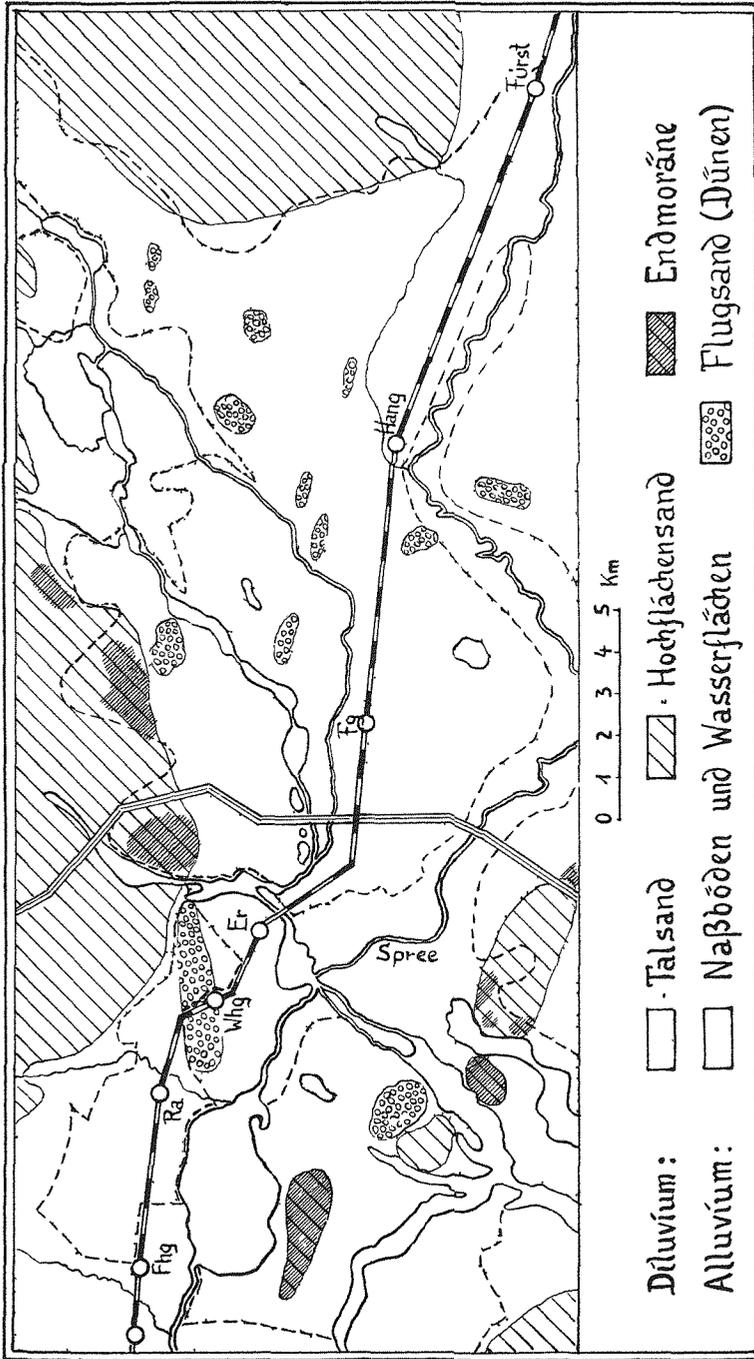


Fig. 2. Geologische Übersichtskarte des Untersuchungsgebietes (gestrichelte Linie Holzbodengrenze)

Grundmoräne (Schmelzrückstand der Eiseinschlüsse) entspricht. Die dem Untersuchungsgebiet angehörenden südlichsten Zipfel der Barnim-Hochfläche bestehen aus Sanden, die in ihrer Fruchtbarkeit zum geringeren Teil den Talsanden und zum größeren Teil den Dünensanden gleichen.

Die Grundwasserverhältnisse konnten noch nicht näher untersucht werden. SCAMONI (1950) gibt für ein Talsandgebiet im Thorn-Eberswalder Urstromtal eine Grundwassertiefe zwischen 0 und 2 m an. In meinem Gebiet dürfte das Grundwasser vielerorts tiefer als 2 m stehen.

3. Die Kiefernwaldtypen

a) Allgemeines

Die den vorliegenden Untersuchungen zugrundegelegte Aufgabe einer Feststellung der innerhalb eines Kieferngebietes vorhandenen standörtlich bedingten Unterschiede in der Populationsdichte zweier Kiefernspannerarten erfordert zur Lösung, also zur Erkennung der die Puppenverteilung bedingenden Gesetzmäßigkeiten, als erstes die Abgrenzung von natürlichen, d. h. biozönotischen, Standorteinheiten.

Dadurch, daß die unsere Kiefernwälder zusammensetzenden biotischen, und abiotischen Konstituenten nicht in beliebiger und stets wechselnder Kombination auftreten, sondern zu verhältnismäßig wenigen, immer wiederkehrenden Korrelationstypen gekoppelt sind, ist es möglich, — sofern man diese Korrelationstypen erst einmal herausgearbeitet hat —, jeden Kiefernbestand einem derartigen Typ zuzuordnen.

Der einzelne Kiefernbestand bildet dann das Biozönose-Individuum oder kurz die Biozönose, während alle Bestände des gleichen Korrelationstyps zum abstrakten Begriff Biozönosetyp oder biozönotischer Waldtyp zusammengefaßt werden.

Es bestand somit die Aufgabe, die im Untersuchungsgebiet vorhandenen biozönotischen Waldtypen gegeneinander abzugrenzen.

Hierbei ist zunächst zu berücksichtigen, daß sich Biozönosen als Korrelationskomplexe, natürlich nicht durch einzelne Konstituenten (etwa bestimmte „Leitformen“) abgrenzen lassen, sondern daß hierzu allein Kombinationen solcher, also Teilkomplexe des Gesamtsystems, imstande sind.

Welche Biozönose-Konstituenten eignen sich nun für diese Aufgabe am besten? Zweifellos diejenigen, die bei möglichst geringer Anzahl leichte Erkennbarkeit mit möglichst hoher Konstanz vereinen. Das sind aber vorläufig, so lange wir die biozönotischen Gesamtkomplexe noch nicht kennen, allein die Kombinationen der höheren Pflanzen, die Pflanzengesellschaften.

Sie bilden in Form konstanter Holzarten-Bodenpflanzen-Kombinationen die floristischen Waldtypen, von denen aus dann — unter Zuhilfenahme einiger anderer biozönotischer Teilkomplexe (s. Kap. 3c) — eine Abgrenzung der biozönotischen Waldtypen vorgenommen werden kann.

So führt der Weg zu den biozönotischen Waldtypen über die Pflanzengesellschaften.

Über die Art und Weise, Pflanzengesellschaften gegeneinander abzugrenzen, bestehen verschiedenartige Auffassungen, deren Unterschiede sich aus der unterschiedlichen Natur der von den Pflanzensoziologen bearbeiteten Länder ergeben und im wesentlichen darin bestehen, daß auf der einen Seite die Treue¹⁾ einer Pflanzenart (West- und Mitteleuropa), auf der anderen dagegen ihre Konstanz in Verbindung mit Dominanz (Nord- und Osteuropa) als Hauptabgrenzungsprinzip angesehen wird.

In meiner biozönotischen Einteilung der Flämingwälder (SCHWENKE, 1950) konnte ich nachweisen, daß die Anwendung der beiden letztgenannten Kriterien einer biozönotischen Waldauffassung besser Rechnung trägt als die der Gesellschaftstreue. Konstanz, Dominanz, Lebensform und Schichtung sind die Eigenschaften der Pflanze bzw. der Vegetation, die biozönotischen Wert besitzen, weil sie die räumliche Struktur der Waldbiozönose (den Biotop) bestimmen. Die „Treue“ ist nur insoweit von Interesse, als sie im lokalen Sinne den die Pflanzengesellschaften (Waldtypen) unterscheidenden Differentialarten zukommt.

Aber nicht nur den Belangen der Biozönotik kommt eine solche Waldtypenauffassung am nächsten, sondern auch denen der Pflanzengeographie (MEUSFL, 1935, 1943) und vor allem der forstlichen Praxis (SCAMONI, 1939, 1947, 1950).

SCAMONI vertritt eine zwanglose, natürliche Einteilung unserer Wälder in Waldgesellschaften und diese dann weiter in Waldtypen, wobei die Gesellschaften durch die natürliche Holzartenkombination, die Typen durch sogen. Hauptarten (konstante, dominante und Differential-Arten) der Bodenflora bestimmt sind. Z. B. ist der Kiefern-mischwald eine Waldgesellschaft, die sich in verschiedene Waldtypen (Oxalis-, Myrtillus-Calluna-Typ u. a.) aufteilen läßt.

Ein Waldtyp ist nach all dem eine natürliche und konstante Kombination von Bodenpflanzen- und Holz-Arten. Über den Bodenpflanzenkombinationen a_1, a_2, \dots, a_n stockt ein- und dieselbe natürliche Holzartenkombination A . Alle zusammen bilden eine Waldgesellschaft.

Diese einfache Grundlage der Waldtypenlehre wird bei uns in Mitteleuropa leider durch den Eingriff des Menschen kompliziert. Durch Bestockung eines Bodens mit anderen als den natürlichen Holzarten oder mit nur einem Teil derselben (Monokulturen) sowie durch die mannigfache Beeinflussung der Waldbiozönose (Gleichaltrigkeit der Bäume, Entnahme von Streu, Unterdrückung unerwünschter Pflanzen u. v. a. m.) durch den Menschen wird die natürliche Kombination von Holzarten und Bodenpflanzen mehr oder weniger stark gestört. Biozönotisch gesehen, bedeutet das eine Störung des biozönotischen Gleichgewichtes, die wieder die Ursache von übernormalen Insektenvermehrungen bildet.

Wenn schon der Einfluß des Menschen bei Untersuchungen wie der vorliegenden in Kauf genommen werden muß, so ist es doch ratsam, wenigstens solche Bestände vorläufig zu meiden, die aus anderen als den natürlichen Holzarten bestehen.

¹⁾ Treue nennt man die mehr oder weniger enge Bindung einer Art an eine bestimmte Pflanzengesellschaft. Die treuen Arten sind in der Regel weder konstant (in jedem Bestand der Gesellschaftseinheit vorkommend) noch dominant (einen größeren Deckungsgrad erreichend).

Im untersuchten Talsandgebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde stellt die heute vorherrschende Kiefer auch die ursprünglich herrschende Holzart dar. Das läßt sich an Hand der Pflanzenartenliste des Gebietes im Vergleich mit den von SCAMONI (1950) in Kiefernwäldern der Oranienburger Gegend aufgestellten — und von ihm pollenanalytisch und archivalisch nachgeprüften — Waldtypenlisten einwandfrei feststellen.

b) Die floristischen Kiefernwaldtypen

Den vorangegangenen Gesichtspunkten gemäß wurden im Herbst 1950 und im Frühjahr 1951 etwa 200 pflanzensoziologische Aufnahmen durchgeführt und zwar in allen Altersklassen der Kiefer zwischen 20 und 105 Jahren. Die jüngeren Bestände wurden in die Betrachtungen mit einbezogen, um zu prüfen, ob ein bestimmter Waldtyp als solcher in jedem Bestandesalter erkennbar ist.

Es zeigte sich, daß in der Tat die charakteristische Artenkombination, die einen bestimmten Waldtyp auszeichnet, durch alle untersuchten Altersklassen hindurch nachweisbar ist und daß nur die Dominanz der einzelnen Arten sich mit dem Bestandsalter (allerdings in erheblichem Maße) verschiebt.

Ganz allgemein kann gesagt werden, daß der mit steigendem Bestandesalter zunehmenden Licht- und Wärmeintensität sowie abnehmenden Feuchtigkeit eine Dominanz-Zunahme vor allem der Gräser und Halbsträucher und eine Abnahme der Moose parallel geht.

Näher kann hier auf dieses Problem nicht eingegangen werden. Auf jeden Fall gilt, floristisch gesehen, das Waldtypensystem auch für die verschiedenen Altersstufen der Bestände; man muß allerdings innerhalb eines Typs dann Alters-Varianten unterscheiden. Ob sich auch, biozönotisch gesehen, die Sachlage ähnlich verhält, soll weiter unten untersucht werden (s. 3 c).

Für die im folgenden dargestellte Abgrenzung der floristischen Kiefernwaldtypen wurden allein die älteren Bestände (über 50 Jahre) verwendet.

Durch Brand veränderte Waldteile blieben außerhalb der Betrachtung.

Tabelle 1 enthält die diagnostisch wichtigen Pflanzenarten (Hauptarten SCAMONIS) der 148 untersuchten Altbestände.

Die Zahlen geben die kombinierten Häufigkeits-Deckungsgrad-Faktoren (HD-Faktoren) nach BRAUN-BLANQUET (1928) in der üblichen sechsteiligen Scala an. Es bedeuten:

- ‡ = vereinzelt Vorkommen
- 1 = häufiges Vorkommen, Deckungsgrad aber gering (0 bis 5%)
- 2 = zwischen 5 und 25% der Gesamtfläche deckend
- 3 = zwischen 25 und 50% der Gesamtfläche deckend
- 4 = zwischen 50 und 75% der Gesamtfläche deckend
- 5 = zwischen 75 und 100% der Gesamtfläche deckend.

Tabelle 1. Zusammenstellung der diagnostisch wichtigen Pflanzenarten des Gebietes

Zahl der Aufnahmen	65	31	10	8	5	13	4	10	2
Pflanzenname	Abundanz — Dominanz — Faktoren								
Sträucher									
<i>Rubus</i> spec.	↓	1-2	2		1-2				
Halbsträucher									
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1-2	2-3	4	2	3-4	1			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2-3	↓-1	↓-1	2-3	2	2			
<i>Calluna vulgaris</i>	1-2	↓-1	↓	1-2	↓-2	2	2		
Farne									
<i>Pteris aquilina</i>	1-3	2-3	2-3	2-3	2-3				
<i>Dryopteris spinulosa</i>	↓-1	1	1	↓	1				
Süßgräser									
<i>Aira flexuosa</i>	2	2-3	2	2	2	2	2	1-2	1-2
<i>Festuca ovina</i>	1-2	1-2	↓-1			2	1-2	1	1
<i>Agrostis vulgaris</i>	1-2	2	1-2						
<i>Calamagrostis</i> spec.	2	2	1-2	↓-2	↑-2	1-2			
<i>Molinia coerulea</i>		↓-1	2		1-2				
<i>Corynephorus canescens</i>								↓-1	↓-1
Riedgräser									
<i>Carex hirta</i>	1-2	2	↓-1						
Kräuter									
<i>Lactuca muralis</i>	↓-1	↓-1	↓						
<i>Galium</i> spec.	↓-1	1	↓-1						
<i>Polygonatum officinale</i>	1	1	1						
<i>Convallaria majalis</i>		↓-1	2		2				
<i>Euphorbia cyparissias</i>	1	1	↓-1						
<i>Luzula pilosa</i>	1	1-2	2	1	2				
<i>Luzula campestris</i>						↓	1	1	↓
<i>Viola</i> spec.	1	1-2	1						
<i>Pirola secunda</i>	1	1	↓						
<i>Hieracium pilosella</i>	↓-2	↓-2	↓				1		
<i>Veronica officinalis</i>	1	1	↓						
<i>Fragaria vesicans</i>	2	2	1						
Moose									
<i>Hypnum Schreberi/purum</i>	3-4	4-5	2-3	4	4	4-5	4	3-4	1-2
<i>Hypnum cupressiforme</i>								2	1-2
<i>Ceratodon purpureus</i>	1-2	↓-1	↓					2	1
<i>Dicranum undulatum</i>	(1H)			1-2	1-2	2	2	2	1
<i>Dicranum scoparium</i>						↓-1		1-2	2
<i>Leucobryum glaucum</i>						↓		↓	
<i>Ptilidium ciliare</i>							↓	↓-2	1-2
Flechten									
<i>Cladina</i>						↓-1	1-2	2-3	2-3
Floristischer Waldtyp Nr.	1			2		3	4	5	
	a	b	c	a	b			a	b

In der vorliegenden Form (Tabelle 1) ist die Pflanzenartenliste des Gebietes schon ausgewertet, d. h. es sind aus ihr die vorhandenen charakteristischen Artenkombinationen herausgezogen (1a bis 5b).

Diese Auswertung erfolgte derart, daß einfach alle im untersuchten Gebiet gefundenen Arten nach ihrer ökologischen Valenz geordnet wurden. Wie die Tab. 1 zeigt, gehen nur zwei der 33 aufgeführten Hauptarten, nämlich die Drahtschmiele *Aira flexuosa* und das Astmoos *Hypnum spec.*¹⁾, durch alle untersuchten Bestände hindurch, stellen somit die beiden Arten mit der weitesten ökologischen Valenz (d. h. mit der größten Unabhängigkeit vom Standort) dar. Alle anderen Arten weisen eine engere, und zwar verschieden engere, Bindung an bestimmte Standorte, also eine engere ökologische Valenz, auf.

Durch den Gebrauch solcher Arten mit verschieden weiter ökologischer Valenz kann man nun, wie in der Tab. 1 geschehen, die vorhandenen Artenkombinationen (die somit letzten Endes „Valenzgruppen“ sind) gegeneinander abgrenzen. Als Resultat ergeben sich für das Untersuchungsgebiet 5 floristische Kiefernwaldtypen, die sich nach geringeren floristischen Unterschieden zum Teil noch weiter in Varianten gliedern lassen.

Die Typen seien folgendermaßen benannt:

- Typ 1: Kräuter-Beerkrauttyp
- Typ 2: Farn-Beerkrauttyp
- Typ 3: Moos-Beerkrauttyp
- Typ 4: Moos-Heidekrauttyp
- Typ 5: Moos-Flechtentyp.

Zum Zwecke der leichten, schematischen Zuordnung eines Kiefernbestandes zu einem der 5 floristischen Kiefernwaldtypen ist — noch besser als die Tabelle 1 — eine Übersicht der Typen in Form des nachstehenden nur wenige Differentialarten enthaltenden Bestimmungsschlüssels geeignet.

I. Mit *Vitis*, *Myrtillus*²⁾ und *Calamagrostis*; ohne *Ptilidium*.

A. Mit *Pteris*, *Dryopteris* und *Luzula pilosa*.

1. Mit *Festuca*, *Agrostis*, *Carex hirta*, *Fragaria* . . . Typ 1

	a	b	c
<i>Rubus</i>	↓	1-2	2
<i>Myrtillus</i>	1-2	2-3	4
<i>Vitis</i>	2-3	1-2	↓-1
<i>Calluna</i>	1-2	↓-1	↓
<i>Molinia</i>	—	↓-1	2
<i>Convallaria</i>	—	↓-1	2
<i>Luzula pil.</i>	1	1-2	2

¹⁾ Die am Standort nicht leicht unterscheidbaren Moosarten *Hypnum Schreberi* und *purum* seien hier zusammengefaßt.

²⁾ *Vitis* = *Vaccinium vitis idaea*; *Myrtillus* = *Vaccinium myrtillus*.

2. Ohne *Festuca*, *Agrostis*, *Carex hirta*, *Fragaria* . . . Typ 2

	a	b
<i>Rubus</i>	—	1—2
<i>Myrtillus</i>	2	3—4
<i>Molinia</i>	—	1—2
<i>Convallaria</i>	—	2

B. Ohne *Pteris*, *Dryopteris* und *Luzula pilosa* Typ 3

II. Ohne *Vitis*, *Myrtillus* und *Calamagrostis*; mit *Ptilidium*.

A. Mit *Calluna* und *Hieracium pilosella*;
ohne *Corynephorus* und *Hypnum cupressiforme* Typ 4

B. Ohne *Calluna* und *Hieracium pilosella*;
mit *Corynephorus* und *Hypnum cupressiforme* Typ 5

	a	b
<i>Hypnum spec.</i>	3—4	1—2
<i>Dicranum und.</i>	2	1

Was Lage und Umfang der 5 floristischen Waldtypen betrifft, so vermittelt hierüber schon eine Zusammenstellung der auf die einzelnen Typen und Varianten entfallenden Vegetationsaufnahmen einen groben Überblick:

Florist. Waldtyp. Nr.	1			2		3	4	5	
	a	b	c	a	b			a	b
Oberspree	15	8	—	—	—	—	—	2	—
Unterspree	2	2	—	—	—	—	—	8	2
Rüdersdorf	22	12	—	—	—	2	—	2	—
Erkner	4	7	—	7	—	12	—	—	—
Hangelsberg.	20	2	10	—	5	—	4	—	—

Die genaue Umgrenzung zeigen die Figuren 3, 4 und 5 (Zeichenerklärung Seite 20).

Ein Vergleich nachstehender Figuren mit den in Fig. 2 dargestellten geologischen Verhältnissen zeigt, daß sich die Grenzen von Bodenarten und floristischen Waldtypen nicht decken. Das braucht nicht zu verwundern, da einerseits die geologischen Karten feinere Unterschiede innerhalb einer Bodenart nicht unterscheiden und andererseits natürlich der Grundwasserstand die Verteilung der Pflanzengesellschaften stark beeinflusst. Immerhin ist eine Übereinstimmung von geologischen und floristischen Verhältnissen insofern zu erkennen, als das Auftreten von Hochflächen- oder Dünensanden stets mit demjenigen ärmerer Waldtypen einhergeht.

Die Figuren 3 bis 5 lassen eine Massierung der Waldtypen ärmerer Ausprägung in den Forsten Unterspree und Erkner sowie im Nordteil der

Rüdersdorfer und im Westteil der Hangelsberger Forsten erkennen. Die diese Verteilung bedingenden Ursachen können im westlichen Hangelsberger sowie im südöstlichen Unterspree-Gebiet in der Anhäufung von Dünen- bzw. Hochflächensanden erblickt werden. Bezüglich der übrigen genannten Teile läßt deren Lage in der Nähe der diluvialen Hochflächen



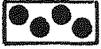
Kräuter - Beerkrauttyp



”

”

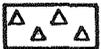
, *frische Variante*



”

”

, *feuchte Variante*



Farn - Beerkrauttyp



”

”

, *feuchte Variante*



Moos - Beerkrauttyp



Moos - Heidekrauttyp



Moos - Flechtentyp



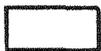
”

”

, *trockene Variante*



Nicht untersuchter Wald



Waldfreies Gelände

Zeichenerklärung der Fig. 3—5

den Gedanken aufkommen, daß hier von diesen Hochflächen ausstrahlende Sandr-Kegel sich mit den Talsanden vermischten und diese verarmten.

Der weitaus am stärksten im Gebiet vertretene floristische Waldtyp ist der Kräuter-Beerkrauttyp, der den größten Teil der Forsten Oberspree, Rüdersdorf und Hangelsberg einnimmt und in der Nähe der diluvialen Hochfläche seine typische Ausbildung (Variante a), in der Nähe der Gewässer dagegen seine feuchteren Formen (Varianten b und c) aufweist. Er kann wohl als der für das Talsandgebiet typische Vegetationstyp angesehen werden.

Sein auf der Barnim-Hochfläche liegender Teil bildet eine durch *Agrimonia eupatoria*, *Prunus spinosa*, *Briza media* und *Brachypodium siliaticum* ausgezeichnete Kalkvariante, eine Ausstrahlung der Rudersdorfer Kalkflora, die aber so schwach ausgeprägt ist, daß sie nicht extra unterschieden wurde.

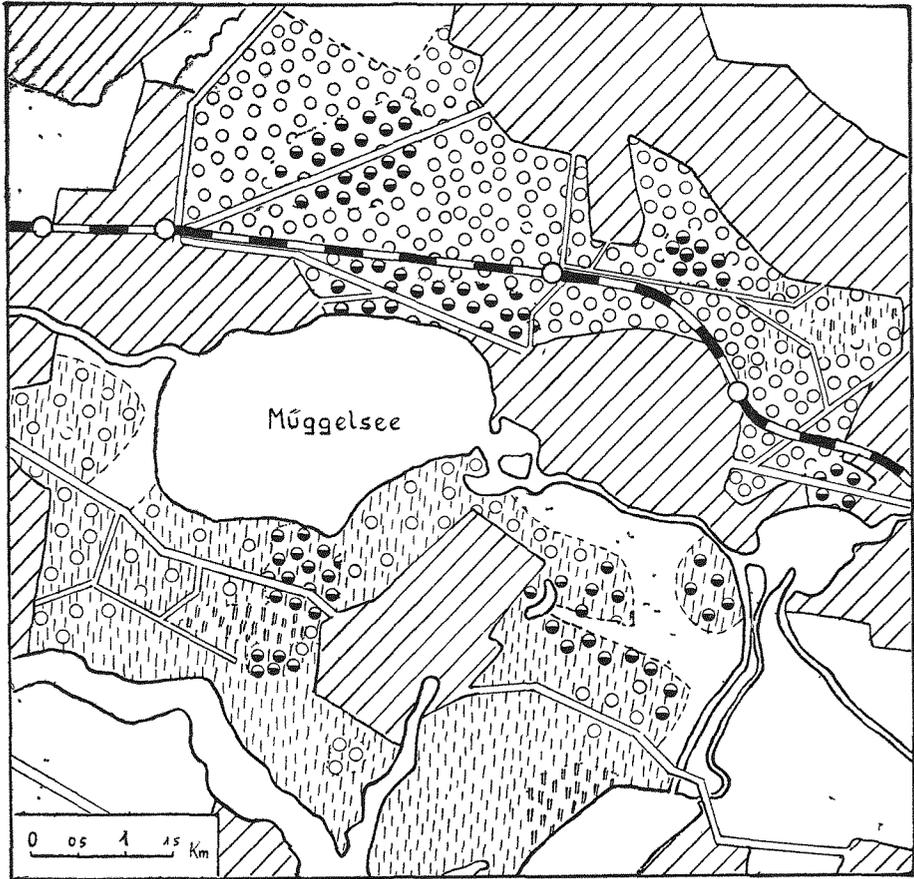


Fig. 3. Verteilung der floristischen Kiefernwaldtypen in den Berliner Stadtförsten Oberspree und Unterspree

Auch im Nord- und Ostteil der Hangelsberger Forst ist der Krauter-Beerkrauttyp etwas abgewandelt und zwar hier verarmt, was aber gleichfalls unbeachtet gelassen wurde, da sich die Abwandlung lediglich in etwas geringeren Dominanzgraden der Arten der Krautergruppe bemerkbar machte.

Die fünf unterschiedenen floristischen Kiefernwaldtypen bilden zusammen eine natürliche Waldgesellschaft im Sinne SCAMONIS, den Kiefernmischwald oder Kieferneichenwald (*Pinetum*).

Die anderen von SCAMONI (1950) auf Talsanden nachgewiesenen Waldgesellschaften kommen, wie die Artenliste zeigt, in meinem Untersuchungsgebiet nicht vor. Lediglich in der südlichen Hangelsberger Forst deutet das

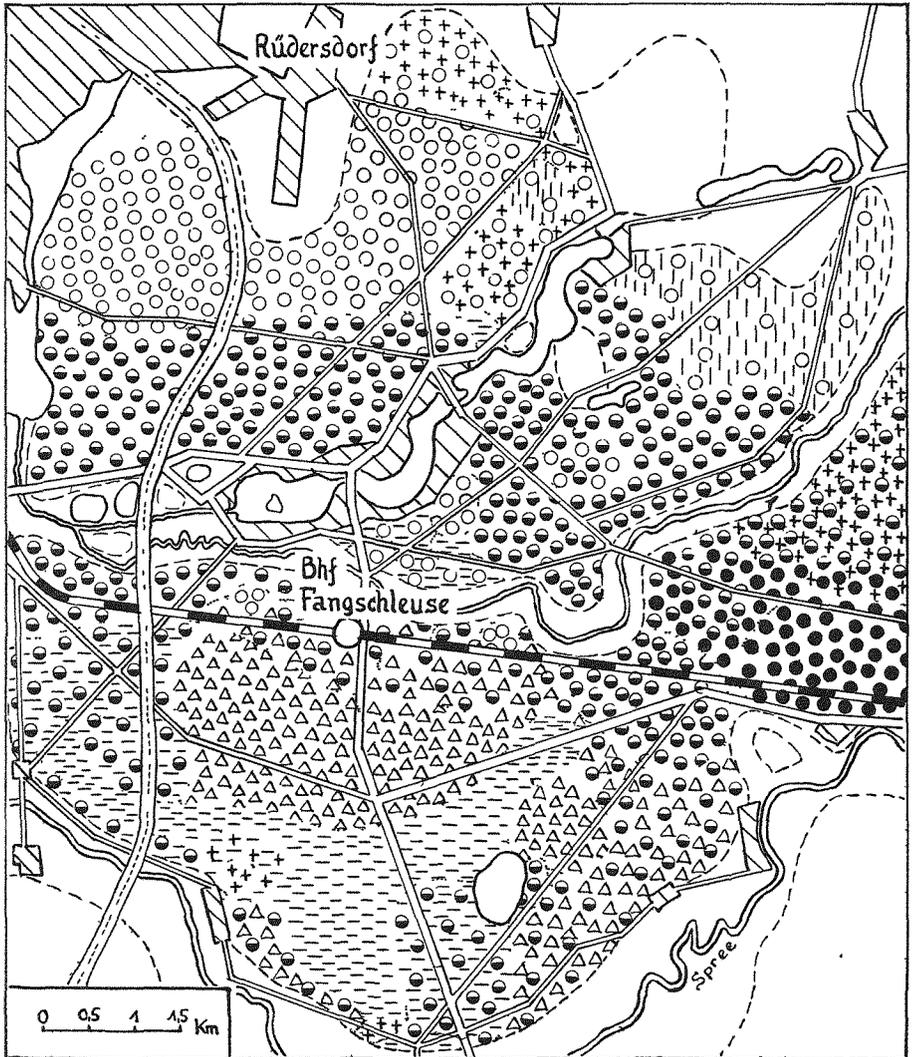


Fig. 4. Verteilung der floristischen Kiefernwaldtypen in den Staatsforsten Rudersdorf und Erkner

vereinzelte Auftreten von *Trientalis europaea* und *Majanthemum bifolium* auf eine leichte Mischung des Kiefern-mischwaldes mit dem Stieleichen-Birkenwald (*Querceto-Betuletum*) hin. Jedoch fehlen die übrigen den Stieleichen-Birkenwald auszeichnenden Hauptarten (*Oxalis acetosella*,

Anemone nemorosa, *Moehringia trinerva* und *Holcus mollis*) völlig. Auch aus Aktenmaterial des Forstamtes Hangelsberg geht hervor, daß hier stets die Kiefer die vorherrschende Holzart gewesen ist.

c) Die biozönotischen Kiefernwaldtypen

Nunmehr, nachdem die floristischen Standorteinheiten des Untersuchungsgebietes herausgearbeitet sind, taucht die Frage auf, ob sie auch als biozonotische Standorteinheiten betrachtet werden können.

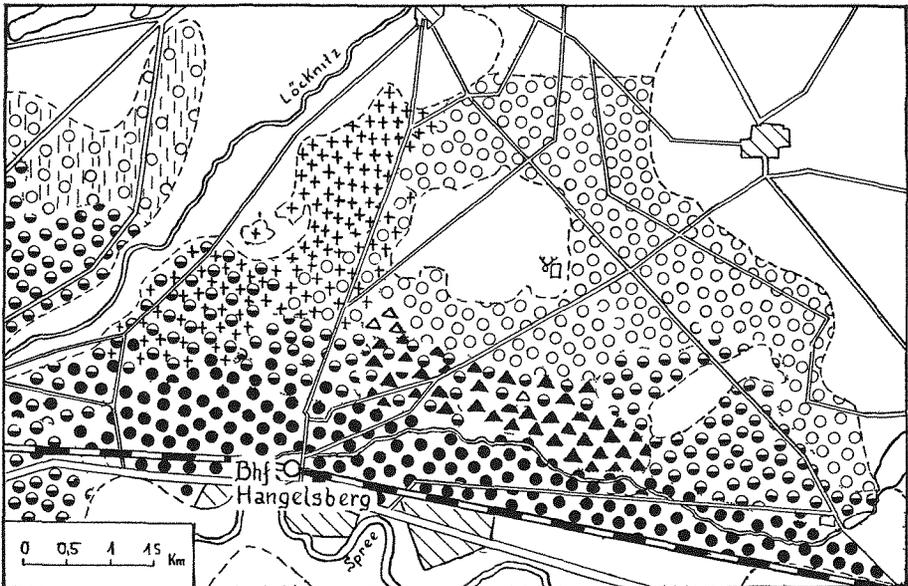


Fig. 5. Verteilung der floristischen Kiefernwaldtypen in der Staatsforst Hangelsberg

In Anbetracht dessen, daß die Pflanzengesellschaft einen der wichtigsten Teilkomplexe der Biozönose, wenn nicht gar den wichtigsten, darstellt (s. o.) und darüberhinaus den sichersten Indikator für Standort- (besonders Boden-) Unterschiede bildet, den wir kennen, könnte man geneigt sein, diese Frage zu bejahen.

RABELER (1937) hat das auch tatsächlich getan und die unterste Einheit des Pflanzengesellschaftssystems der Züricher Schule, die Assoziation, allgemein als räumliche Grundlage einer Biozönose (als Biotop) bezeichnet. Auch TISCHLER (1948) bejaht diese Frage, nur entspricht seiner Meinung nach eine höhere Einheit dieses Systems, nämlich die „Ordnung“, einer Biozönose.

Eine einfache Überlegung aber, nämlich diejenige, daß die höheren Pflanzen immerhin nur einen Teil der Biozönose und damit einen Teil der Korrelationsträger ausmachen und daß — vereinfacht ausgedrückt — die tierische und die mikroorganismische Komponente der Biozönose sehr gut

eine andere Standortabhängigkeit als die pflanzliche aufweisen könnten, läßt das Vorhandensein einer allgemeinen Identität von floristischen und biozönotischen Grenzen doch fraglich erscheinen.

Meine Untersuchungen zu diesem Problem in den Wäldern des Flämings (SCHWENKE, 1950) ergaben, daß es vor allem die allgemeine Feuchtigkeit (Bodenfeuchtigkeit + Wasserdampfgehalt der Luft) ist, welche die Insekten zu „Tiervereinen“ (Valenzgruppen) zusammenfaßt, die andere Grenzen als die vorhandenen Pflanzengesellschaften besitzen. Es zeigte sich, daß für die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften unter den Standorteigenschaften die Feuchtigkeit nicht an erster Stelle steht, wohl aber für die Zusammensetzung der Tierwelt. Demnach könnten z. B. in einem Kieferngebiet von gleicher allgemeiner Feuchtigkeit und demgemäß gleicher Fauna die Pflanzen auf Grund von Unterschieden in der Bodenart verschiedenartige Kiefernwaldtypen bilden, während umgekehrt in einem Gebiet gleicher derartiger Bodeneigenschaften und somit gleicher Vegetation auf Grund von Feuchtigkeitsunterschieden jetzt die Tiere — innerhalb eines floristischen Waldtyps — zu verschiedenartigen ökologischen Gruppen zusammentreten können.

Mit derartigen Verhältnissen mußte besonders in einem Gebiet wie dem vorliegenden, in welchem bei geringen Unterschieden in der Bodenart die Feuchtigkeitsunterschiede ein besonders großes biozönotisches Gewicht erlangen, gerechnet werden.

Hier war es mir nun aber arbeitstechnisch nicht möglich, die verschiedenen Lebensformengruppen der Tiere und Mikroorganismen auf ihre ökologische Bindung an den Standort hin zu untersuchen, um an Hand der so gewonnenen Ergebnisse die floristischen Grenzen zu überprüfen. Das erschien auch nicht unbedingt notwendig. In einem fast homogenen Sandgebiet durfte angenommen werden, daß die Feststellung der vorhandenen Feuchtigkeitsunterschiede an Hand feuchtigkeitsanzeigender Kriterien vorerst genügt, um aus den floristischen Waldtypen die biozönotischen zu gewinnen.

Als feuchtigkeitsanzeigende Kriterien kamen zwei in Frage: die Bodenpflanzen und die Kiefernbonitäten.

Was zuerst die Bodenpflanzen betrifft, so läßt sich hier aus dem Auftreten bzw. der Dominanzänderung bestimmter Arten sehr gut auf die vorhandenen Feuchtigkeitsunterschiede schließen.

Das steht nicht im Widerspruch zu dem weiter oben Gesagten, wonach für die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften des Kiefernwaldes die Feuchtigkeit nicht der maßgebliche Faktor sei. Es ist hierbei zwischen Gesellschaft und Pflanzenart zu unterscheiden. Für einige wenige Arten ist der maßgebliche Faktor die Feuchtigkeit. Sie vermögen nur nicht die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft wesentlich zu beeinflussen, sondern ermöglichen bestenfalls die Unterscheidung von Feuchtigkeitsvarianten innerhalb derselben.

Außerdem deuten alle Pflanzenarten mehr oder weniger ihre Abhängigkeit von der Feuchtigkeitsstufe durch ihren Dominanz- oder Vitalitätsgrad an.

Zunehmende Feuchtigkeit in Kiefernwäldern, speziell im untersuchten Gebiet, zeigen an: das Auftreten oder die zunehmende Dominanz von Brombeere (*Rubus spec.*), Pfeifengras (*Molinia coerulea*) und Maiglöckchen (*Convallaria majalis*), weiterhin die zunehmende Dominanz der Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*) und der Haarsimse (*Luzula pilosa*) sowie die abnehmende Dominanz der Preiselbeere (*Vaccinium vitis idaea*) und des Heidekrautes (*Calluna vulgaris*).

Als Anzeiger sehr geringer Feuchtigkeitsgrade können die bekannten Trockenpflanzen (*Corynephorus*, Flechten u. a.) dienen.

Man kann danach innerhalb des floristischen Waldtyps 1 eine trockene (a), eine frische (b) und eine feuchte Variante (c), wie Tab. 1 zeigt, unterscheiden. Biozönotisch gesehen, ist es nun notwendig, zumindest die zwei Varianten a und c jeweils als eigenen biozönotischen Waldtyp aufzufassen; ihr großer Feuchtigkeitsunterschied (s. Feuchtigkeitsanzeiger in der Bestimmungstabelle S. 18) stellt das außer Zweifel. Ob die bezüglich der Feuchtigkeit in der Mitte zwischen a und c stehende Variante b biozönotische Selbständigkeit zu beanspruchen hat, ist nicht so leicht zu entscheiden. Vorläufig sei ihr solche zuerkannt.

Sieht man sich nun den floristischen Typ 2 an, so fällt hier auf, daß dessen Variante b durch fast die gleichen Feuchtigkeitskriterien wie die feuchteste Variante (c) des Typs 1 ausgezeichnet ist. Dominanz der Feuchtigkeitsanzeiger *Rubus*, *Molinia*, *Convallaria* und *Luzula* sowie überhaupt der allgemeine Eindruck stimmen bei beiden Typen derart überein, daß sie trotz ihrer bedeutenden floristischen Unterschiede (Fehlen der Kräuter bei 2b) zu ein und demselben Biozönosotyp zusammenzufassen sind. Die Übereinstimmung relativ hoher Feuchtigkeit tritt hier als biozönotisch bestimmendes Moment auf.

Dagegen läßt sich die trockene Variante a des Florentyps 2 mit der Trockenvariante a des Typs 1 nicht zu einer Biozönose vereinigen, da 2a trockener als 1a ist und jetzt auch die floristischen Unterschiede zwischen beiden Typen biozönotisches Gewicht erlangen. Aber mit einem anderen Florentyp, nämlich dem folgenden Typ 3, stimmt der Typ 2a gut überein. Beides sind in der Feuchtigkeit ungefähr übereinstimmende Beerkräutertypen mit verarmter Gras- und fehlender Krautschicht; sie seien daher zu einer biozönotischen Standorteinheit zusammengefaßt.

Die floristischen Waldtypen 4 und 5 schließlich zeigen durch gemeinsames Fehlen der Beerkräutschicht und der „Segge“ (*Calamagrostis*) sowie gemeinsames Vorhandensein von Trockenheitsanzeigern (Flechten und *Ptilidium ciliare*) weitgehende Übereinstimmung, weshalb auch sie als ein Biozönosotyp betrachtet werden sollen.

Damit wären die 9 floristischen Typen und Varianten nach ihren Feuchtigkeits- (und in zweiter Linie Struktur-) Verhältnissen wie

Das ist nicht zu erwarten, zumindest nicht bei allen. Da die Feuchtigkeit als der in Kiefernwäldern grundlegende Umweltfaktor innerhalb eines Typs mit abnehmendem Bestandesalter im allgemeinen (nicht immer! s. C, 2d) zunimmt, ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß sich bezüglich der Feuchtigkeit ein junges Holz zu einem Altholz des gleichen Typs etwa ebenso verhält wie das Altholz eines feuchteren Typs zum Altholz eines trockneren.

Es gelten also demnach die soeben abgegrenzten biozönotischen Waldtypen nur für Bestände von über 50 Jahren.

C. Die standörtlichen Unterschiede in der Populationsdichte der beiden Spannerarten

1. Allgemeines

Die zur Lösung der gestellten Aufgabe notwendigen Puppensuchen wurden im Winter 1950/51 durchgeführt und durch Stichproben zu Anfang des Winters 1951/52 (November 1951) ergänzt.

Die Begrenzung der zur Verfügung stehenden Zeit und Arbeitskraft einerseits (es durften, um den Suchfehler auf ein Mindestmaß zu reduzieren, die Puppensuchen nicht von verschiedenen Personen vorgenommen werden), sowie die an eine solche Arbeit zu stellende Forderung nach einer möglichst großen Zahl von Einzel-Suchflächen andererseits machten es erforderlich, die Suchzeit nicht — wie beim amtlichen Puppensuchen durch die Forstämter — auf den Monat Dezember zu beschränken, sondern sie auf alle frostfreien Tage des Winters 1950/51 von Beginn bis Ende der Puppenruhe (November bis April) auszudehnen.

Etwaig aufkommende Zweifel an der Vergleichbarkeit von Frühjahrsmit Frühwinter-Suchergebnissen können zerstreut werden durch den Hinweis darauf, daß es bei den Untersuchungen nicht wie beim sonst üblichen Suchen auf eine Prognose des Schädlingsauftretens für das nächste Jahr, d. h. also auf die Feststellung der Mortalität der Puppen während der Wintermonate ankam. Es mußte lediglich die Bedingung erfüllt sein, daß die Zahl der Puppen eines Kiefernbestandes sich nicht merklich während der Wintermonate ändert. Diese Bedingung kann, wie Nachprüfungen ergeben haben, dann als erfüllt gelten, wenn eine im Spätwinter oder Frühjahr abgesteckte Suchfläche keinerlei Spuren von Spitzmäusen oder Schwarzwild aufweist.

Die Suchflächen wurden im allgemeinen nach der üblichen SCHWERDT-FEGGER-Methode abgesteckt, d. h. in Form eines 5×1 m großen Rechteckes, das einen Kiefernstamm einschließt. Es wurden aber unter Umständen diese Flächen auch um ein paar Quadratmeter verlängert oder verkürzt, nämlich dann, wenn es die Kronenschatten-Verhältnisse (s. 2a) notwendig machten.

Bezüglich der zum Absuchen einer 5 qm-Fläche erforderlichen Suchzeit muß betont werden, daß die von SCHWERTFEGER (1941 b) angegebene Zeit von im Mittel 11 Minuten je Quadratmeter = 55 Minuten pro Fläche, die mit einem Übersehfehler von 40 % verbunden ist, für die vorliegenden Zwecke natürlich zu gering ist. Wenn in einer 5 qm-Fläche z. B. nur zwei oder gar eine Puppe vorhanden ist, so kann nur bei praktisch fehlerfreiem Suchen mit ihrem Auffinden gerechnet werden.

Der Suchfehler läßt sich nach meinen Erfahrungen durch sorgfältigstes Arbeiten tatsächlich so gut wie beseitigen. Wenn bei meinen Untersuchungen die Puppenzahlen eines Bestandes z. B. 7, 7, 8, 8 (Oberspree, Jagen 288) oder 12, 12 (Oberspree, Jagen 272) oder 3, 4, 3 (Oberspree, Jagen 283) betragen¹⁾, so deutet schon eine derartige Übereinstimmung der Puppenbelagswerte auf einen äußerst geringen Übersehfehler hin. Die hierfür notwendige Zeit beträgt allerdings bei einer reinen Moos-, Flechten- oder Nadelstreudecke 1 bis 1 ½ Stunden, bei einer teilweise mit Gräsern oder Halbsträuchern²⁾ bestandenen Moosdecke 1 ½ bis 2 Stunden und bei einer reinen Gräser- oder Halbstrauchdecke sogar 2 bis 2 ½ Stunden pro 5 qm.

Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden die beiden Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. getrennt betrachtet, weil schon die erstmalig durchgeführte Zucht von *Semiothisa* durch HOFMANN (1941) bewiesen hatte, daß es sich hierbei um einen Schädling handelt, dessen Raupen und Puppen in ihrem Aussehen zwar große Ähnlichkeit mit denen von *Bupalus* zeigen, der sonst aber — entgegen der bis dahin herrschenden Ansicht — eine von *Bupalus* völlig verschiedene Lebensweise aufweist. So hatte HOFMANN in einer Parallelzucht von *Bupalus* und *Semiothisa* bei 22 Grad Celsius Temperatur und 92 % relativer Luftfeuchtigkeit gefunden, daß hierbei die Entwicklung von *Bupalus* 77 Tage, die von *Semiothisa* jedoch nur 33 Tage (!) betrug. Von den aus dieser Laborzucht schon im Juni und Juli entstandenen Puppen schlüpfen aber „im Sommer bzw. Spätsommer immer jeweils nur vereinzelte Falter, während die Hauptmasse überwinterte“.

Bei einer Nachprüfung dieser Verhältnisse im Freiland stellte ich 1951 fest, daß in einem Stangenholz des biozönotischen Typs 2 die Puppenzahl der 1. Generation von *Semiothisa* im August 0,9/qm betrug, die der 1. und 2. Generation im November dagegen 1,8/qm. Diese Steigerung der Puppenzahl um das Doppelte deutet darauf hin, daß ein ziemlich erheblicher Prozentsatz der Puppen der 1. Generation eine 2. Generation gebildet haben muß. In einem Stangenholz des trockenen Erdbeer-Beerkrauttyps (biozönot. Typ 3) war die Steigerung sogar noch viel höher, nämlich von 0,4 auf 1,6 Puppen/qm³⁾.

¹⁾ Die Beispiele könnten noch wesentlich vermehrt werden.

²⁾ *Calluna* und *Vaccinium*.

³⁾ Nähere Angaben hierüber sowie über andere bionomische Daten von *Semiothisa* werden in einer gesonderten Arbeit veröffentlicht werden.

Suchfläche 1 m Abstand) der Kronengrenze parallel verlief, nur eine einzige Puppe gefunden und auch diese nahe der Grenze, während der Durchschnittsbelag im inneren Raum 7,5 Puppen/qm (Altholz des biozön. Typs 2) betrug.

Wenn somit die Kronenfläche praktisch der Verpuppungsfläche gleichzusetzen ist, kann eine Puppensuche nur dann den natürlichen Verhältnissen entsprechende und vergleichbare Zahlen liefern, wenn sie sich streng an die Kronengrenzen hält. Das ist im dichten Stangenholz natürlich leichter als im lichten Altholz durchführbar. In letzterem ist es notwendig, die 5 qm-Suchfläche z. T. anders als in Streifenform zu legen, bzw. aus mehreren Stücken zusammenzusetzen.

Was nun die Verteilung der Puppen innerhalb des Kronenraumes betrifft, so ist, wie schon gesagt, der hierfür maßgebliche Faktor die Beschaffenheit der Bodendecke.

In einem diesbezüglich untersuchten Altholz des frischen Erdbeer-Beerkrauttyps (Typ 2) wurden auf 10 Suchflächen gefunden:

unter <i>Hypnum</i> mit geringem Gras-, Kraut- und Halbstrauchbewuchs	7 u. 8 Puppen/qm
unter <i>Hypnum</i> mit starkem Gras-, Kraut- und Halbstrauchbewuchs	7 u. 8 Puppen/qm
unter Nadelstreu mit geringem Gras- und Kraut- bewuchs	6 u. 5 Puppen/qm
unter Heide (<i>Calluna</i>) über <i>Hypnum</i>	4 u. 5 Puppen/qm
unter <i>Vaccinium myrtillus</i> (Blaubeere) über <i>Hypnum</i>	3 u. 3 Puppen/qm.

Danach wird zur Verpuppung am liebsten die Moosdecke aufgesucht, was auch mit HOUTERMANS Beobachtungen übereinstimmt. Allerdings handelt es sich im vorliegenden Falle nicht um reine Moosflächen, was jedoch, wie der gleich hohe Puppenbelag bei Moosdecken mit geringem und mit starkem Pflanzenbewuchs zeigt, kaum eine Rolle spielen dürfte. Nur die vollkommen von *Calluna* oder *Vaccinium* durchwachsene Moosdecke wird deutlich weniger gern aufgesucht. Auch überwiegend vegetationsfreie Nadelstreuflächen zeigen sich weniger als die Moosflächen belegt, werden dem reinen Halbsträucherbewuchs gegenüber jedoch wieder vorgezogen. Letzterer Befund stimmt nicht mit den Ergebnissen HOUTERMANS überein, der unter Nadelstreu geringere Puppenzahlen als unter Heidekraut gefunden hatte. Man muß allerdings hierbei bedenken, daß unter den Bodenbedeckungsarten gerade die Nadelstreu die am wenigsten vergleichbare ist. In ärmeren Waldtypen, wo die Nadelstreu dünn und trocken ist, liegen die Dinge sicher den HOUTERMANSschen Befunden entsprechend.

Die für die Verpuppung am wenigsten günstige Bedeckungsart bildet der Beerkrautteppich, bezüglich dessen von HOUTERMANS keine Ergebnisse vorliegen.

Trotz der Übereinstimmung meiner Beobachtungen mit denen von HOUTERMANS lassen sich natürlich keine allgemeinen Schlüsse daraus ziehen. Letzten Endes sind immer die jeweiligen Dominanzverhältnisse der die Bodendecke bildenden Pflanzenarten für die Verteilung der Puppen maßgebend. Schon das Vorhandensein größerer, zusammenhängender Flächen von *Vaccinium*, Gräsern, Nadelstreu usw. engt die Verteilungsmöglichkeit ein. In Beständen mit überwiegend einheitlicher Bodendecke schließlich sind die Verteilungsunterschiede beseitigt.

In der Forst Hangelsberg z. B. wurden in einem 65jährigen Bestand des *Convallaria*-Blaubeertyps, dessen Bodendecke, im ganzen betrachtet, einen einzigen Blaubeerteppich darstellt, 8 Puppen/5 qm gefunden, eine Zahl, die auch an den Stellen mit schütterer *Vaccinium*- und dichter Moos-Bedeckung sich nicht wesentlich erhöhte (9 Puppen/5 qm).

Ein Vergleich des Verhältnisses der *Hypnum*- zur *Vaccinium*-Puppenzahl zwischen diesem Bestand (Hangelsberg) und dem oben genannten des Typs 2 (Oberspree) ergibt, daß die *Vaccinium*-Puppenzahl in Hangelsberg 90 %, in Oberspree dagegen nur 40 % der *Hypnum*-Puppenzahl beträgt. Das Puppenbelagsverhältnis der Bodenbedeckungsarten zueinander ist somit kein festes.

Aus all dem resultiert eine für die Puppensuche wichtige Forderung, die schon SCHWERDTFEGER (1941 b) mit folgenden Worten ausdrückte:

„Damit ein Bild vom durchschnittlichen Schädlingsbesatz gewonnen wird, sind die Streifen so zu legen, daß sie allen Gegebenheiten des Probestandes gerecht werden.“

Den Gegebenheiten des Bestandes gerecht werden heißt nicht etwa, in jede Bodenbedeckungsart (Nadelstreu, Heide, Gras usw.) eine Suchfläche legen, sondern heißt die einzelnen Bedeckungsarten ihrem Anteil am Gesamtdeckungsgrad gemäß berücksichtigen. Setzt sich z. B. der Boden eines Bestandes aus 75 % vegetationsloser Nadelstreu und 25 % Moosen zusammen, so entspricht man den Gegebenheiten nur, wenn man drei Flächenteile Nadelstreu und einen Flächenteil Moos absucht.

Schließlich sei noch erwähnt, daß ein Unterschied im Puppenbelag nach der Himmelsrichtung nicht festgestellt werden konnte. Dagegen wurde gefunden, daß die Puppenzahlen in der Nähe des Stammes deutlich geringer als in einiger Entfernung davon sind. Beide Ergebnisse stimmen mit den Beobachtungen HOUTERMANS überein.

b) Bestandesklima und Puppenzahl

Der als Klima bezeichnete Zustand der Witterungsfaktoren (Luftdruck, Temperatur, Luftfeuchtigkeit u. a.) läßt sich nach der Größe des betrachteten Objektes in verschiedene „Stufen“ einteilen. So besitzt ein größeres Gebiet ein Makroklima, ein kleineres Gelände in besonderer Lage (Tal, Hang usw.) ein Standortklima, der Raum der „bodennahen Luftschicht“ im Bereich der Pflanzen ein eigenes sogen. Pflanzenklima und ein noch kleinerer Standort von relativer Abgeschlossenheit (Inneres einer Blüte,

der Bodenstreu u. a.) ein Mikroklima. Jede der drei untersten genannten Stufen ist natürlich von den jeweiligen höheren Stufen weitgehend abhängig.

Fragt man sich nun, welches dieser Klimate für eine unterschiedliche Verteilung der Puppen im Bestande verantwortlich sein könnte und auf welches Entwicklungsstadium des Spanners es einwirkt, so führt eine einfache Überlegung zu der Antwort: das Pflanzenklima und das Imaginalstadium (Falter). Sehen wir nämlich in einem kleineren Gebiet das Makroklima als gleich und ein besonderes Standortklima als nicht vorhanden an und bedenken weiter, daß sich weder die Puppen noch die Raupen im Bestande verteilen können, so ist diese Antwort ohne weiteres einleuchtend. Ein auf die Falter wirkendes, besonderes Mikroklima ist innerhalb eines gleichaltrigen Kiefernreinbestandes nicht anzunehmen.

Betrachten wir nun das Pflanzenklima einmal näher. Es wird in der Forstwirtschaft Bestandesklima genannt und ist das im Walde herrschende besondere Klima, das sich dem Freilandklima gegenüber durch geringere Temperaturunterschiede, weitaus geringere Windstärke (nur 40 % der äußeren), etwas höhere Niederschläge¹⁾ und höhere Luftfeuchtigkeit auszeichnet.

Wie leicht einzusehen, ist die das Bestandesklima ausmachende Kombination von Witterungsfaktoren im Inneren des Bestandes am besten ausgebildet, während es nach den Bestandesrändern hin immer mehr in das Freilandklima übergeht. Man kann daher erwarten, daß ein stark verlichteter Bestand oder ein Bestand von sehr geringem Umfang, der eigentlich nur aus „Waldrand“ besteht und keinen Platz für ein zentrales Innere aufweist, kein eigentliches Bestandesklima besitzt.

Mit dieser Anschauung nun stimmt die Verteilung der Spannerpuppen innerhalb eines beliebigen Bestandes vollkommen überein. Die Puppenzahl steigt hier mit der Entfernung vom Bestandesrand ständig, um in einer zentralen Zone konstant und zugleich maximal zu werden. Es liegt — nach obigem — nahe, in dieser Zentralzone das bestandesklimatische Optimum des Spanners zu erblicken.

Die Ausdehnung der Rand- und der Zentralzone ist im einzelnen sehr verschieden. Zur Feststellung der sie bedingenden Faktoren wurden im Winter 1950/51 in der Forst Oberspree (zwischen Friedrichshagen und Schöneiche) eine Reihe von Beständen daraufhin untersucht. Da die Puppen beider Spannerarten die gleiche dem Bestandesklima entsprechende Zonierung zeigten, können ihre Zahlen hier zusammengefaßt werden.

Figur 7 (S. 36) enthält eine Übersicht über die untersuchten Bestände und die darin gefundenen Puppenzahlen.

¹⁾ Der Wald, als mechanisches Hindernis, zwingt die Luft zum Aufsteigen (= Abkühlung) und damit zum Niederschlag.

Es bedeuten hierin:



Gestellwege und Jagenzahlen

③

Suchfläche mit Puppenzahl

2217

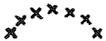
Alter/Höhe des Bestandes



Kahlfläche oder Kultur



Bestandesgrenze



Grenze zum biozönotischen Waldtyp 3

Die Karte zeigt ein Mosaik von Beständen verschiedensten Alters und Umfanges, wie es in unseren Forsten heute überall anzutreffen und für eine Herausstellung von bestandesklimatischen Unterschieden besonders gut geeignet ist.

Ein erster Blick darauf läßt schon erkennen, welche Vielfalt an Puppenbelagswerten¹⁾ innerhalb eines so kleinen Revier-Ausschnittes, wie dem dargestellten, möglich ist.

Versucht man nun, in dieser Vielfalt die Gesetzmäßigkeiten herauszufinden, so zeigt sich als erstes, daß — wie bereits gesagt — sich der Puppenbelagswert zum Bestandesinneren hin vergrößert, um dann innerhalb einer zentralen Zone etwa gleich groß zu bleiben (siehe z.B. die Jagen 279 NO, 283 S und 288 N).

Die Überlegung, welcher der bestandesklimatischen Faktoren bei dieser Zonierung die Hauptrolle spielt, führt zu dem Schluß, daß hierfür die Windstärke in Frage kommt. Denn einerseits ist vor allem sie unter den meteorologischen Faktoren des Bestandes derjenige, der die gleiche Zonierung (Nachlassen der Größe zum Inneren zu und dortiges Gleichbleiben) zeigt, und zum anderen hat sich gerade der Falter von *Bupalus piniarius* als sehr windempfindlich erwiesen. (s. Autoren bei WOLFF, 1913, S. 21). Die Annahme, daß das zugempfindliche Spannerweibchen sich bei der Wahl des Eiablageortes von der Windstärke leiten

¹⁾ Puppenbelagswert = Puppenzahl einer 5 qm-Fläche.

läßt, macht die beobachtete Massierung der Raupen und Puppen im Bestandesinneren ohne weiteres erklärlich.

Aber nicht nur das, sondern auch alle übrigen in der Fig. 7 enthaltenen Puppenverteilungs-Verhältnisse (mit Ausnahme der Beziehung Bestandesalter/Puppenzahl, s. nächst. Kap.) würden hierdurch ihre natürliche Erklärung finden.

Da wäre vor allem die in manchen Beständen auffallend niedrige Puppenzahl im Vergleich zu den oft weitaus höheren Werten in anderen, gleichaltrigen Beständen zu nennen.

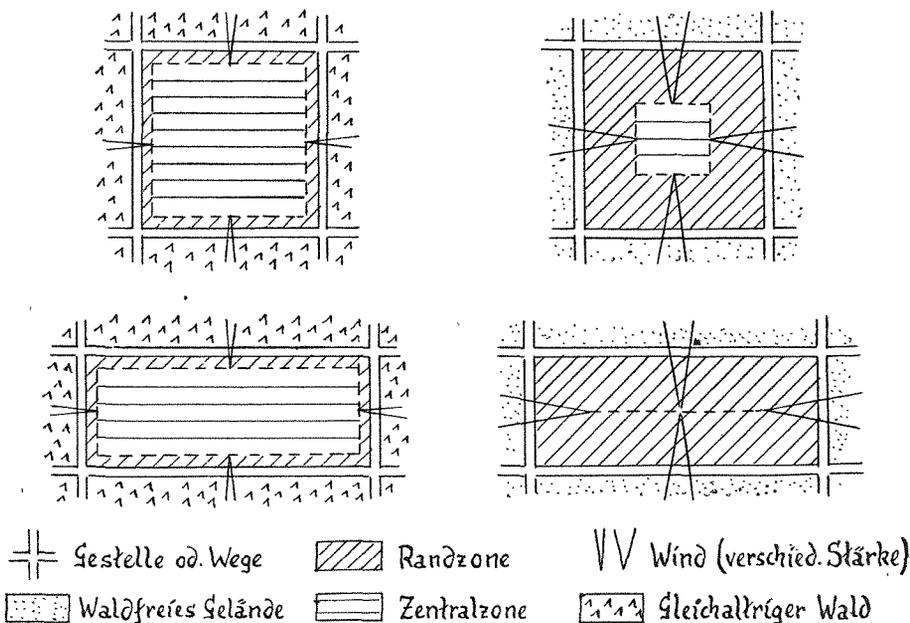


Fig. 8

Schema der Abhängigkeit der bestandesklimatischen Rand- und Zentralzone von der Größe, Form und Lage des Bestandes. Alle 4 Bestände haben gleichen Flächeninhalt

So wurden in dem 22jährigen Bestand des Jagens 278 nur 3 Puppen gegenüber 4 bis 7 in den etwa gleich alten Beständen der Jagen 277 SO, 282/283 und 284 NO gefunden, — ebenso in den 30jährigen Beständen der Jagen 282 W, 287 S und 292 S nur 5 bis 7 gegenüber 14 bis 16 im etwa gleichalten Bestand des Jagens 283 NW.

Die Erklärung im obigen Sinne ist hier einfach die, daß den niedriger belegten Beständen auf Grund ihrer Größe, Form und Lage die zur Bildung der hohen Puppenzahlen notwendige optimale Zentralzone fehlt. Sie bestehen gewissermaßen nur aus einer Randzone.

In welcher Weise die Zentralzone von Größe, Form und Lage des Bestandes abhängt, zeigt schematisch die Figur 8.

Die in Figur 7 dargestellten tatsächlichen Verhältnisse entsprechen den in Figur 8 schematisch dargestellten im Prinzip vollkommen. Sie sind nur insofern komplizierter, als die Umgebung der betrachteten Bestände nicht derjenigen in Figur 8 angenommenen (gleichaltrigen Bestand oder wald-freies Gelände) entspricht. Es macht aber keine Schwierigkeiten, sich jetzt in der Figur 8 das Verhältnis von Rand- zur Zentralzone eines Bestandes durch das Vorhandensein ungleichaltriger Nachbarbestände verschoben zu denken. Grenzt z. B. im Norden ein älterer (= höherer) und im Süden ein jüngerer (= niedrigerer) Bestand an, so verschiebt sich einfach die — in diesem Falle gleich groß bleibende — Zentralzone nach dem windgeschützten Norden zu, wodurch sie dort die Randzone einengt, während sich letztere im Süden des Bestandes verbreitert.

Das ist aber auch nur wieder der Fall, wenn man, wie im Schema der Figur 8 vereinfachend angenommen wurde, einen dauernd die Richtung wechselnden, in gleicher Stärke wehenden Wind zugrundelegt. Weht dagegen im genannten Beispiel der Wind während der Eiablageperiode des Spanners von Norden häufiger und stärker als von Süden, so könnte trotz des höheren, schützenden Bestandes im Norden die nördliche Randzone breiter sein als die südliche.

In den untersuchten Beständen weisen die Puppenbelagswerte s. Fig. 7) unter Berücksichtigung der verschiedenen Höhe der Nachbarbestände eindeutig auf ein Überwiegen westlicher Winde während der Eiablageperiode hin.

So wurden im Jagen 288 am Westrand 3 bzw. 1 Puppe, am Ostrand dagegen 4 Puppen gefunden, — im Jagen 283 S am Westrand 4, am Ostrand 6, — im Jagen 284 im Westteil 4, im Ostteil 6, — im Jagen 279 N im Westteil 9, im Ostteil 15.

Auch die Tatsache, daß das so schmale Stangenholz im NW des Jagens 283 trotz seines im Osten angrenzenden niedrigeren Nachbarbestandes unter dem Windschutz des westlichen Altholzes so hohe Puppenzahlen aufweist, sowie diejenige, daß die Bestände 279 NO und 284 N, die beide infolge des Angrenzens niederer Bestände bzw. von Kulturen besonders südwestlichen und nordwestlichen Winden ausgesetzt sind, ihre Optimalzone nach Osten zu verlagert haben, sowie schließlich die Tatsache, daß der 40jährige Bestand des Jagens 283, der von W her windgeschützt, von SW und NW her dagegen ungeschützt ist, eine ganz diesen Verhältnissen entsprechende Zentralzone aufweist, deuten alle übereinstimmend auf ein Überwiegen westlicher Winde während der Eiablageperiode hin.

Die von der nächstgelegenen (in ihrer Meereshöhe mit dem betrachteten Gebiet gut übereinstimmenden) meteorologischen Station, Berlin-Adlershof, während der als Eiablageperiode der Spanner in Frage kommenden Zeit (Juni 1950) registrierten Werte der Windverteilung und Windstärke bestätigen nun tatsächlich diese aus der Puppenverteilung gezogene Folgerung. Auf die südwestlichen, westlichen und nordwestlichen Winde entfielen 56,7 % des Monates, auf die südöstlichen, östlichen und nordöstlichen dagegen nur 19,1 %. Die übrigen 24,2 % teilten sich nördliche und südliche Winde sowie Windstille.

Fast noch bedeutungsvoller ist die Übereinstimmung in der Windstärke. Letztere betrug im Juni 1950 im Monatsmittel

für die westlichen Windrichtungen 2,6 Beaufortgrade = 10,0 km/Stunde
Geschwindigkeit
für die östlichen Windrichtungen 1,9 Beaufortgrade = 5,6 km/Stunde
Geschwindigkeit.

Auf Grund dieser Übereinstimmung kann die oben gemachte Annahme, daß die Verschiedenheiten im Puppenbelag zum großen Teil von der während der Eiablageperiode herrschenden Windrichtung und Windstärke abhängen, für bewiesen gelten.

c) Bestandesalter und Puppenzahl

Einer der Hauptfaktoren, die sich zur Puppenverteilung in Beziehung setzen lassen, war das Bestandesklima, insbesondere die Windstärke.

Der zweite Hauptfaktor nun ist das Bestandesalter.

Darüber, daß die Populationsdichte des Kiefernspanners nicht in jedem Bestandesalter die gleiche ist, finden sich in der Literatur zahlreiche Hinweise.

So berichtet z. B. GRETSCH (1909¹), daß während der Jahre 1892—95 „in den Forstbezirken Mannheim und Schwetzingen 1050 ha meist 30 bis 60jährige Bestände befallen und gut die Hälfte dieser Fläche kahlgefressen wurde.“ WOLFF (1913) schreibt: „Auch nach den Erfahrungen in der Tucheler Heide bevorzugt der Kiefernspanner im allgemeinen dürrtige, schlechtwüchsige, auf mageren Böden stockende Bestände im Alter von 20 bis 70 Jahren. Sein Lieblingsaufenthalt waren aber hier Stangenhölzer.“ Daß auch bei Mecklenburger Kalamitäten die Stangenhölzer dem Spannerbefall am stärksten ausgesetzt waren, beobachtete FRIEDERICHS (1930).

Nähere Untersuchungen über das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl wurden meines Wissens bisher weder während der Kalamitäten noch außerhalb solcher durchgeführt. Mit der Schließung dieser Lücke zu beginnen ist eine der Aufgaben der vorliegenden Arbeit.

Das gesetzte Ziel: Feststellung der Abhängigkeit der Puppenzahl vom Bestandesalter wäre leicht zu erreichen gewesen, wenn es nur gegolten hätte, einen der biozönotischen Waldtypen daraufhin zu untersuchen. Da aber zu erwarten war, daß die in dem einen Typ festgestellten Beziehungen mit denen der anderen Typen nicht übereinstimmen, erschien es notwendig, alle fünf Waldtypen in die Betrachtungen einzubeziehen.

Dieser Notwendigkeit auf der einen Seite stand auf der anderen wieder die Begrenztheit an Zeit und Arbeitskraft gegenüber, so daß hier ein Kompromiß eingegangen werden mußte: es wurden in einem der Waldtypen, dem frischen Erdbeer-Beerkrauttyp (Nr. 2) acht Altersstufen (16, 21, 25, 30, 36, 40, 56 und 96 Jahre) auf ihren Puppenbelag hin geprüft, in den vier übrigen Typen jedoch nur zwei (ein Jungholz und ein Altholz).

¹) nach WOLFF (1913).

Während für die in den vorangegangenen Kapiteln dargestellten Beziehungen des Puppenbelages zum Kronenraum, zur Bodendecke und zur Windstärke eine Trennung von *Bupalus* und *Semiothisa* nicht notwendig erschien, sondern im Gegenteil ihre Zusammenfassung unter Zugrundelegung der 5 qm-Suchfläche die Darstellung erleichterte, müssen nunmehr, wo es auf die ökologische Valenz ankommt, die beiden Spannerarten getrennt betrachtet werden. Ihre Individuenzahlen sind im folgenden stets auf die 1 qm-Fläche bezogen.

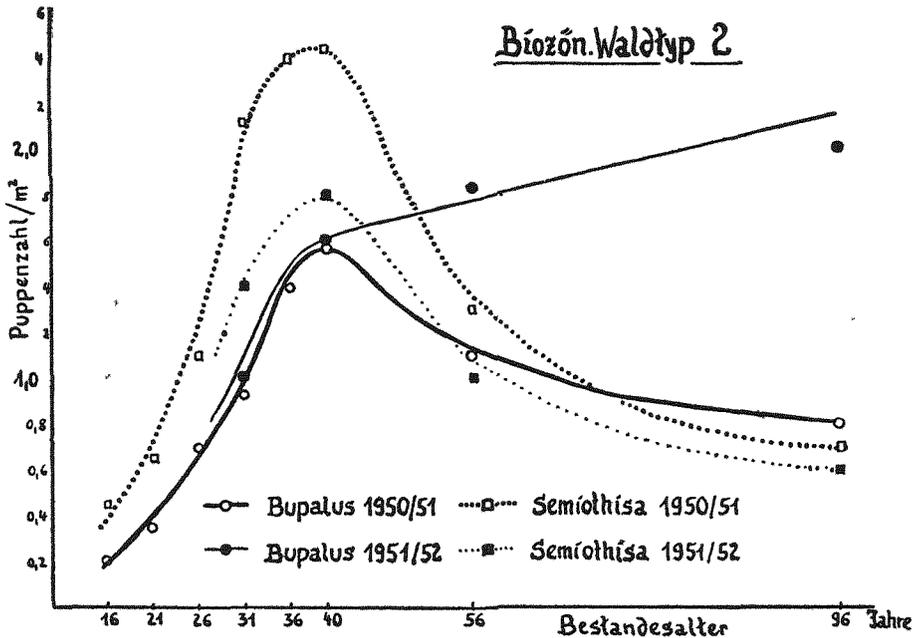


Fig. 9. Das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl im biozönotischen Waldtyp 2 (frischer Erdbeer-Beerkrauttyp)

Figur 9 zeigt das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl für *Bupalus* und *Semiothisa* im frischen Erdbeer-Beerkrauttyp, festgestellt in den in Fig. 7 enthaltenen Beständen der Forst Oberspreewald.

Man sieht, wenn man die Betrachtung zunächst auf die Verhältnisse des Winters 1950/51 beschränkt, daß *Bupalus* hier in den mittleren Altersklassen der Kiefer seine höchsten Individuenzahlen aufweist. Er übersteigt im 30—65jährigen Bestand die Zahl von 1 Puppe/qm und erreicht sein Maximum von ca. 1,6 Puppen/qm im 40jährigen Stangenholz. Bezüglich der anderen Altersklassen zeigt die Kurve, daß die Althölzer stärker als die jüngsten Bestände belegt sind.

Der veilgraue Kiefernspanner, *Semiothisa*, verhält sich im Prinzip ganz ähnlich, nur ist seine Massierung in den Mittelhölzern noch deutlicher als

bei *Bupalus*. Auch ist der zu den Althölzern hin fallende Ast seiner Kurve noch steiler als bei diesem, was besagt, daß das Altholz ihm viel weniger zusagt als dem gewöhnlichen Kiefernspanner.

Wesentlich für die Beurteilung der Frage nach der Abhängigkeit der Puppenzahl vom Bestandesalter war nun eine Nachprüfung der 1950/51 vorgefundenen Verhältnisse im darauffolgenden Winter (November 1951). Konnte diese Nachprüfung auch nur in Form von Stichproben (durchschnittlich 10 qm Suchfläche pro Bestand) erfolgen, so genügte sie doch zur Feststellung desjenigen, worauf es ankam, nämlich etwas über die Konstanz der gefundenen Beziehungen auszusagen.

Das Verhältnis Bestandesalter — Puppenzahl in diesem Waldtyp erwies sich dabei für *Bupalus* als nicht konstant. Man sieht, daß die Kurve von *Bupalus* im Winter 1951/52 ein ganz anderes Aussehen zeigt als die des Vorwinters. An die Stelle der Bevorzugung der Mittelhölzer ist eine Bevorzugung der Althölzer getreten. Daraus ergibt sich, daß das betrachtete Verhältnis nicht prinzipiell konstant ist und daß demgemäß die Frage, in welchem Bestandesalter eines Biozönosotyps ein Schädling seine maximale Dichte (sein ökologisches Optimum) besitzt, niemals nach den Befunden nur eines Jahres beantwortet werden kann.

Ganz anders verhält sich 1951/52 der veilgraue Spanner. Seine Populationsdichte ist im Gegensatz zu *Bupalus* gesunken und zwar in allen Altersklassen. Dadurch ist sein Bestandesalter-Puppenzahl-Verhältnis, wenn auch nicht zahlenmäßig, so doch im Prinzip konstant geblieben.

Eine ökologische Auswertung der Kurven erfolgt im nächsten Kapitel.

Gehen wir nun zu den übrigen vier Waldtypen über.

Infolge der bei ihnen erfolgten Beschränkung der Puppensuche auf nur jeweils zwei Altersklassen, ist es leider nicht möglich, für sie ebenso gut fundierte Kurven wie für den frischen Erdbeer-Beerkrauttyp (biozön. Waldtyp 2) aufzustellen. In Anbetracht der Unübersichtlichkeit, die im bloßen Nennen von Zahlen liegt sowie der sicheren Hinweise auf den Verlauf der Kurve, die schon die Lage dieser zwei Kurvenpunkte zueinander in Verbindung mit einer Gesamtbetrachtung aller fünf biozönotischen Waldtypen (s. 2 d) bietet¹⁾, glaube ich es jedoch vertreten zu können, auch hier die Ergebnisse — mit allem Vorbehalt natürlich — graphisch darzustellen.

Als Vertreter des trocknen Erdbeer-Beerkrauttyps (biozön. Waldtyp 3) wurden ein 27jähriger und ein 105jähriger Bestand in der Forst Oberspree untersucht (Figur 10). Ein mittelalter Bestand, der über den Verlauf der Kurve hätte genauere Auskunft geben können, stand leider nicht zur Verfügung. Aus den oben genannten Hinweisen aber möchte ich schließen, daß dieser Verlauf im allgemeinen mit demjenigen übereinstimmt, den *Semiothisa* in beiden Wintern sowie *Bupalus* im Winter 1950/51 im frischen Erdbeer-Beerkrauttyp (s. Fig. 9) zeigen.

Auch im Waldtyp 3 ist die Populationsdichte der beiden Spannerarten in den jungen und mittleren Beständen am größten mit Schwergewicht

¹⁾ Einen weiteren wichtigen Hinweis bietet ein Beobachtungsbefund, der erst im Kap. 2e (S. 48) zur Darstellung gelangen kann.

hier auf den jüngeren Stangenhölzern. Wieder ist bezüglich *Bupalus* im Verlaufe des Berichtsjahres eine Annäherung zwischen Jung- und Altbeständen zu verzeichnen, die aber weitaus schwächer als beim vorigen Typ

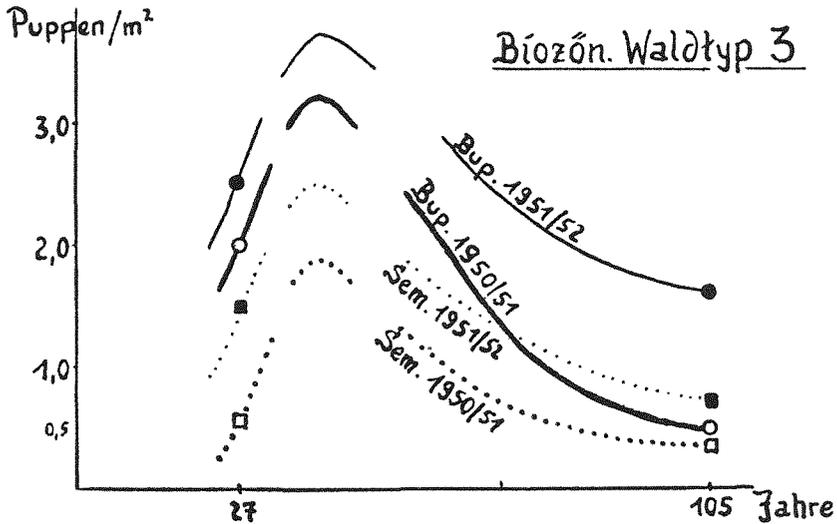


Fig. 10. Das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl im biozönotischen Waldtyp 3 (trockener Erdbeer-Beerkrauttyp)

ausgeprägt ist. *Semiothisa* hat in diesem Zeitraum nicht, wie in Typ 2, abgenommen, sondern zugenommen.

Im großen und ganzen ist im Typ 3 das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl für beide Spannerarten konstant geblieben.

Im *Convallaria*-Blaubeertyp (biozön. Waldtyp 1), dem feuchtesten

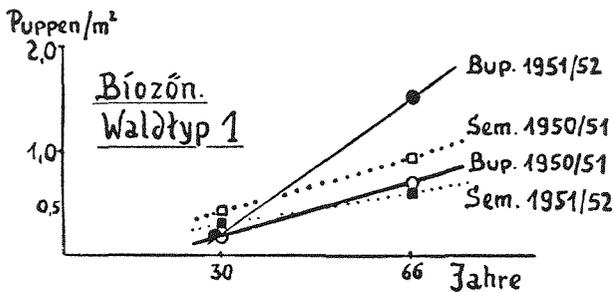


Fig. 11. Das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl im biozönotischen Waldtyp 1 (*Convallaria*-Blaubeertyp)

der fünf Waldtypen, wurden ein 30jähriger und ein 66jähriger Bestand in der Forst Hangelsberg auf ihren Puppenbelag hin geprüft. Das Ergebnis (s. Figur 11) ist von dem der vorstehend betrachteten zwei Waldtypen insofern grundsätzlich verschieden, als hier die Populationsdichte beider Spannerarten in beiden Jahren im Jungholz stets viel geringer als im Altholz ist.

Während das Bestandesalter-Puppenzahl-Verhältnis für *Semiothisa* aber etwa konstant blieb, verschob es sich für *Bupalus* beträchtlich, der im 30jährigen Bestand weder zu- noch abgenommen, im 66jährigen dagegen stark zugenommen hat.

Von einer graphischen Darstellung der in den beiden trockensten Waldtypen 4 und 5 vorgefundenen Verhältnisse sei wegen der hier zu geringen Populationsdichte (Puppenzahlen s. Tabelle 2, S. 30) beider Spannerarten abgesehen.

Der in der Forst Erkner verbreitete Moos-Beerkrauttyp (biozön. Waldtyp 4), ein Übergangstyp zwischen dem Beerkrauttyp 3 und dem Flechtentyp 5, beweist seine nähere Verwandtschaft zu Typ 3 dadurch, daß er, wie dieser, für beide Spanner im Jungholz höhere Puppenzahlen als im Altholz zeigt.

Dagegen weist der trockenste Typ, der Moos-Flechtentyp (biozön. Waldtyp 5) das umgekehrte Verhältnis, also einen stärkeren Belag im Altholz, auf. Er ähnelt damit überraschenderweise dem feuchtesten Waldtyp (s. 2 d).

d) Waldtyp und Puppenzahl

Nur mit einigem Zwang ließ sich im vorangegangenen Kapitel das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl von demjenigen Waldtyp/Puppenzahl getrennt betrachten. Die Beziehungen zwischen Waldtyp, Bestandesalter und Puppenzahl sind zu eng, als daß es möglich wäre, die einen von den anderen zu trennen, also z.B. das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl ganz allgemein für den Kiefernwald — ohne Rücksicht auf Waldtypen — festzulegen.

Es soll nunmehr versucht werden, den Beziehungskomplex Waldtyp/Bestandesalter/Puppenzahl unter besonderer Berücksichtigung des Waldtyps soweit aufzuhellen, wie es in diesem Rahmen möglich ist. Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist ja die Feststellung von Beziehungen, nicht aber die deren Ursachen. Danach zu fragen, welche Faktoren z. B. in einem der Waldtypen eine steigende, im andren dagegen eine fallende Populationsbewegung von *Semiothisa* verursachen, ist die Aufgabe einer vergleichend-biozönotischen Untersuchung, wie sie demnächst auch begonnen werden soll.

Und doch drängt sich dem Betrachtenden bei der Feststellung von Zusammenhängen auf Schritt und Tritt die Frage nach den bewirkenden Faktoren auf. Wenn nun gar einer der biozönotischen Hauptfaktoren, die Feuchtigkeit, der Einteilung der biozönotischen Waldtypen zugrundeliegt, ist es besonders verlockend und in diesem Falle wohl auch zu rechtfertigen, die zwischen den einzelnen Waldtypen bestehenden Unterschiede im Puppenbelag zu den zwischen diesen Typen vorhandenen Unterschieden in der Feuchtigkeitsstufe in Beziehung zu setzen. Daß die Feuchtigkeit die

Puppenzahl beeinflußt, steht ja außer Frage; daß sie aber nicht der einzige beeinflussende Faktor ist, steht ebenso außer Frage.

Wenn ich daher die folgenden Schlußfolgerungen z.T. auf die Feuchtigkeit stütze, bin ich mir der darin liegenden Simplifikation bewußt.

Sehen wir uns nun noch einmal das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl (s. Figuren 9 bis 11 u. Tabelle 2) an, jetzt aber in vergleichender Betrachtung der fünf biozönotischen Waldtypen und unter Berücksichtigung der absoluten Größenverhältnisse der Puppenzahlen.

Zuerst für *Bupalus piniarius* L.

1950/51 weist *Bupalus* in einem etwa 40jährigen und einem etwa 75jährigen Bestand innerhalb der fünf Kiefernwaldtypen folgende Puppenzahlen/qm auf.

	Typ: 1	2	3	4	5
40 Jahre:	0,3	1,6	3,2	0,5	0,1
75 Jahre:	0,8	1,0	1,0	0,15 ¹⁾	0,15

Man kann daraus entnehmen, daß das Jungholz des Waldtyps 3 (kurz Jungholz 3 genannt) in diesem Jahre das ökologische Optimum des Kiefernspanners bildet und daß diesem am nächsten das Jungholz 2 und darauffolgend die Althölzer 3 und 2 kommen. Auch das Altholz 1 steht diesem Optimum noch einigermaßen nahe.

Kann man schon hieraus folgern, daß das ökologische Optimum des Kiefernspanners im Bereich des trocknen und frischen Erdbeer-Beerkrauttyps liegt, so geben die Ergebnisse des nächsten Winters hierüber noch nähere Auskunft. Die Populationsdichte von *Bupalus* ist danach in den Althölzern aller 5 Waldtypen gestiegen; in den Junghölzern dagegen (25—50 Jahre) ist sie im feuchtesten und im trockensten Typ (1 und 5) dem Vorjahre gegenüber gleich geblieben, im frischen Beerkrauttyp (Typ 2) sehr schwach und in den beiden mitteltrocknen Typen (3 und 4) ziemlich stark angestiegen.

Das ließe sich an Hand der Feuchtigkeitsverhältnisse sehr gut erklären. Das Jungholz ist in den Typen 1 bis 4 stets feuchter, im trockensten Typ 5 dagegen trockner als das Altholz.

Auf letztere Tatsache weist schon v. VIETINGHOFF (1925) hin. In den ärmeren Bonitäten wird der sonst das Jungholz auszeichnende Bestandesschluß erst im mittleren Altholz erreicht, das hier den Eindruck eines Jungholzes macht. Das Jungholz des Waldtyps 5 ist somit lichter, trockner und auch erheblich windungeschützter (noch ohne eigentliche Krone; nur dünne Äste in pyramidenförmiger, lockerer Anordnung) als das mittlere Altholz.

Nimmt man nun an, daß die für *Bupalus* optimalen Feuchtigkeitsverhältnisse im Bereich der drei mittleren Waldtypen liegt, so wäre damit das diesen Typen gegenüber gerade umgekehrte Verhältnis der Typen 1 und 5 ohne weiteres erklärt; Typ 1 stellt das zu feuchte, Typ 5 das zu trockne Extrem dar.

¹⁾ Bestand 70jährig.

Auch das Jungholz 2 ist dem Kiefernspanner noch zu feucht. Das tritt erst im zweiten Winter zutage. Die Populationsdichte hat sich hier nicht nennenswert vergrößert, dagegen im zugehörigen Altholz beträchtlich. Das führt zu einer gewissen Angleichung der Bestandesalter-Puppenzahl-Kurve an die des feuchtesten Typs.

Da *Bupalus* in den Althölzern 1, 2 und 3 1950/51 und 1951/52 einen höheren Puppenbelag als in allen übrigen Typen und Altersstufen aufweist mit Ausnahme des Jungholzes 3, das sein ökologisches Optimum bildet, kann man sagen, daß der optimale Bereich von *Bupalus* sich über Jung- und Altholz 3, sowie über die Althölzer 2 und 1 erstreckt. Es bleibt abzuwarten, ob die nächsten Jahre diese vorläufige Schlußfolgerung bestätigen.

Nun zu *Semiothisa liturata* Cl.:

Der gemeine Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.) ist, wie wir sahen, in allen fünf Kiefernwaldtypen in Vermehrung begriffen; nicht so der veilgraue Kiefernspanner (*Semiothisa liturata* Cl.). Dieser demonstriert so recht, wie wichtig in gradologischer Hinsicht einerseits die Trennung der beiden Kiefernspannerarten, zum anderen die Einteilung des Kiefernwaldes in biozönotische Typen ist. Seine Populationsdichte hat von 1950/51 auf 1951/52 in den Waldtypen 3 und 4 zugenommen, in den Typen 1, 2 und 5 aber abgenommen und zwar jeweils in Jung- und Althölzern.

Diese Tatsache ist übrigens ein Beweis für die ökologische Verschiedenartigkeit der sich floristisch nur sehr wenig voneinander unterscheidenden zwei Erdbeer-Beerkrauttypen 2 und 3. Diese Verschiedenheit fällt im Gelände um so mehr auf, als beide Typen oft sehr eng miteinander verzahnt sind. Kommt man z. B. aus einem Bestand des den größten Teil der Friedrichshagener Forst einnehmenden Typs 3 in einen Bestand des als Insel in jenem gelegenen Typ 2 (s. Fig. 3), so ist es frappierend, hier sofort Puppenzahlverhältnisse vorzufinden, die denen wenige hundert Meter weiter entgegengesetzt sind.

Größenmäßig betrachtet war die Individuenzahl von *Semiothisa* im Winter 1950/51 etwa der von *Bupalus* gleich, ist dann aber im Winter 1951/52 von diesem überholt worden.

Die ökologische Valenz des veilgrauen Spanners scheint alle Altersklassen der Waldtypen 2 und 3 zu umfassen. Aus der Tatsache, daß seine Puppenzahlen in den Junghölzern 1 und 5 niedriger sind als in den zugehörigen Althölzern, ist der Schluß zu ziehen, daß ihm — genau wie *Bupalus* — der Typ 1 zu feucht und der Typ 5 zu trocken ist. Auch der Typ 4 zeigt bisher noch viel geringere Puppenzahlen als die Typen 2 und 3 (s. aber Kap. 2e). Etwas Endgültiges über die Standortabhängigkeit von *Semiothisa* läßt sich aber in Anbetracht seiner unterschiedlichen Populationsbewegungen noch nichts sagen. Zudem müßten hierfür, wie schon einmal erwähnt, die zwei Generationen von *Semiothisa* gesondert betrachtet werden, was allerdings sehr schwierig sein dürfte.

In Figur 12 sind die Populationsbewegungen der beiden Spannerarten innerhalb der fünf Kiefernwaldtypen zusammengefaßt wiedergegeben¹⁾. Man erkennt darin deutlich das im trockenen Erdbeer-Beerkrauttyp (Typ 3) sowie in den Althölzern der Typen 2 und 1 liegende ökologische Optimum von *Bupalus* sowie die nach Waldtypen verschieden verlaufende Populationsbewegung von *Semiothisa*.

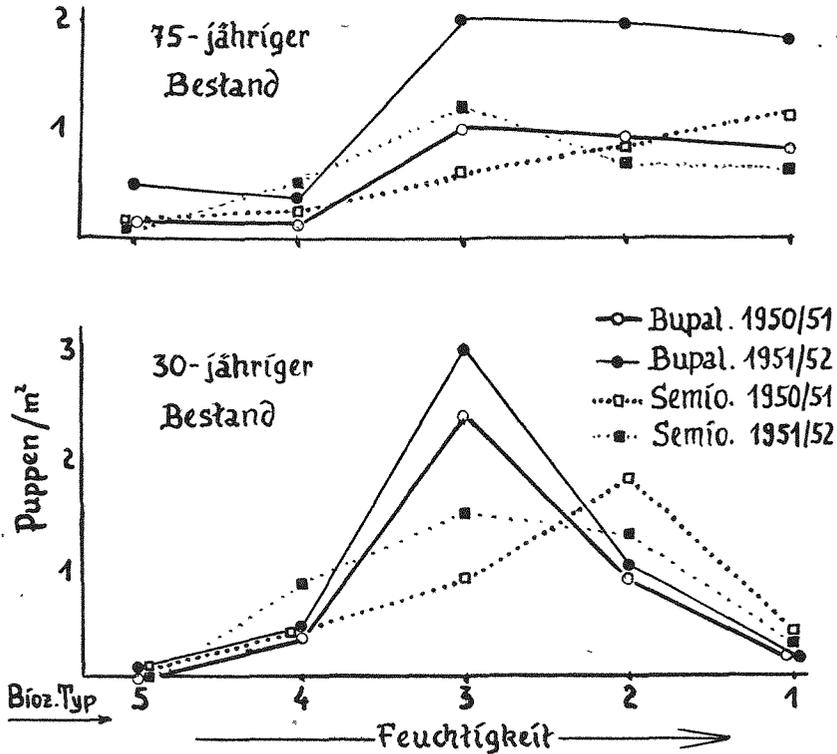


Fig. 12. Das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl in vergleichender Zusammenstellung aller 5 Waldtypen

Auf die schon einmal im Kapitel B, 3c angeschnittene Frage, ob die Junghölzer mancher Waldtypen infolge ihrer oft sehr großen ökologischen Verschiedenheit vom betr. Altholz nicht eventuell als eigene Biozönosen anzusehen sind, kurz zurückkommend, könnte man nach den soeben dargestellten Ergebnissen geneigt sein, diese Frage für die Junghölzer 1 und 5 zu bejahen. Beide weisen ganz erhebliche ökologische Unterschiede ihren Althölzern gegenüber auf. Genaueres hierzu und auch darüber, wie die Verhältnisse bei den übrigen Typen liegen, läßt sich natürlich noch nicht sagen.

¹⁾ Da nur gleiche Altersklassen der Kiefer miteinander verglichen werden können, mußten die Puppenzahlen z. T. aus den Figuren 9 bis 11 abgegriffen werden. Vor allem die Altholzwerte im Typ 3 sind dadurch unsicher.

Es ist aber die Frage, ob eine weitere Aufteilung der biozönotischen Waldtypen gradologischen Wert hätte. Es genügt vorläufig, zu wissen, daß innerhalb eines jeden Typs nach dem Bestandesalter biozönotische Unterschiede bestehen.

Schließlich sei noch auf eine interessante Tatsache im Zusammenhang mit der steigenden Populationsdichte von *Bupalus* hingewiesen. Sie tritt zutage, wenn man den zwischen den beiden Wintern in den einzelnen Waldtypen zu verzeichnenden Zuwachs an Puppen in Prozentzahlen ausdrückt.

Dann stieg die Populationsdichte

	bei Typ:	1	2	3	4	5
im 30jähr. Bestand um		—	2	25	80	— %
im 75jähr. Bestand um		120	100	100	170 ¹⁾	230 %

Auffällig an diesen Zuwachswerten, vor allem im Altholz, ist, daß sie mit der Entfernung vom ökologischen Optimum des Kiefernspanners, welches in den Typen 2 und 3 liegt, steigen. Das Altholz 1, dessen Puppenbelag nur wenig geringer als der in den optimalen Typen ist, zeigt einen um 20 % stärkeren Anstieg, das Altholz 4 mit erheblich geringerem Puppenbelag schon einen um 70 % stärkeren und das am geringsten belegte Altholz 5 schließlich sogar einen um 130 % stärkeren Anstieg als die Typen 2 und 3.

Sollte sich hierin ein mit steigender Populationsdichte stärkeres Angleichen der schwächer belegten Bestände an die stärker belegten ausdrücken?

Man darf sich allerdings durch die Höhe der Prozentzahlen nicht verblüffen lassen. Das um 230 % gestiegene Altholz 5 hat deshalb doch immer nur ein Viertel des Puppenbelags des Altholzes 3, das nur um 100 % gestiegen ist; oder anders gesagt, die 100 % Zunahme im Typ 3 bedeuteten hier eine Zunahme von 1,0 Puppen/qm, die 230 % im Typ 5 dagegen nur eine Zunahme von 0,3 Puppen/qm.

e) Makroklima und Puppenzahl

Schon die ersten in Rüdersdorfer und Hangelsberger Beständen der beiden Erdbeer-Beerkrauttypen (2 und 3) durchgeführten Puppensuchen zeigten, daß — trotz Berücksichtigung des gleichen Waldalters — die Puppenzahlen hier weitaus niedriger lagen als bei den in der Berliner Stadtforst gelegenen Teilen.

So wurden innerhalb des frischen Erdbeer-Beerkrauttyps (Typ 2) gefunden²⁾:

Ort:	FH	Wh	Fla	Rü	
Entfernung:	0	6	9,5	12	km Luftlinie
Puppenzahl:	1,0 (0,9)	0,5 (0,9)	0,3 (0,7)	0,2 (0,5)	Indiv./qm
Bestandesalter:	75	68	73	69	Jahre

¹⁾ 70jähriger Bestand.

²⁾ Es bedeuten: Fh = Friedrichshagen, Wh = Wilhelmshagen, Fla = Flakensee, Rü = Rüdersdorf, Hg = Hangelsberg. In Klammer: *Semiothisa*; außerhalb der Klammer: *Bupalus*. Die Zahlen stellen in beiden Typen die des Winters 1950/51 dar.

nicht noch weniger Puppen als der wenig belegte aufweist. Bezüglich des Typs 4 würde also eine Bejahung obiger Frage einleuchten.

Für den Typ 1 dagegen ist es wenig wahrscheinlich, daß er, — in der Stadforst gelegen —, wesentlich höhere Puppenzahlen als in Hangelsberg hätte. Sein hoher Puppenbelag innerhalb der so gering belegten Hangelsberger Forsten ist so auffallend, daß man vermuten möchte, für ihn treffe eine derartige Erhöhung nicht zu; und das auf Grund seiner hohen Feuchtigkeit. Nimmt man an, daß der geringere Niederschlag außerhalb der Stadforst irdendwie den hier geringeren Puppenbelag verursache, dann würde der höhere Niederschlag westlich der Seenkette in einem trockenen Typ, wie dem Typ 4, wohl eine höhere Puppenzahl bewirken, im feuchtesten der fünf Typen jedoch, dem Typ 1, gerade das Gegenteil hervorrufen!

So hätten danach die in Fig. 12 enthaltenen Puppenzahlen für die Waldtypen 1, 2, 3 und 5 Gültigkeit, während man sich diejenigen des Typs 4 etwas erhöht denken müßte. Dadurch wiederum würde das ökologische Optimum von *Semiothisa* auch auf den Typ 4 auszudehnen sein.

3. Aus diesen Ergebnissen zu ziehende Folgerungen bezüglich einer besseren Nutzbarmachung des forstlichen Probesuchens nach Kieferninsekten für die Gradologie

Die vorstehenden Untersuchungen haben gezeigt, welche Unterschiede in der Populationsdichte zweier Kiefernspannerarten auf verhältnismäßig kleinem Raum bestehen. Sie haben aber auch gezeigt, daß gerade in diesen standörtlich bedingten Unterschieden der Schlüssel liegt, mit dessen Hilfe es möglich erscheint, der gradologischen Forschung Gebiete zu eröffnen, die ihr bislang verschlossen waren. Sind erst einmal die Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung des Kiefernspanners erkannt, dann kann mit Hilfe der vergleichend-biozönotischen Untersuchungen daran gegangen werden, die Ursachen dieser Verteilung zu erforschen.

Meine Untersuchungen sollen einen Anfang bilden und zur Vornahme ähnlicher Untersuchungen in anderen Gegenden anregen. Ihre Ergebnisse stellen nur einen sehr kleinen Ausschnitt aus der Gesamtverteilung, die der Kiefernspanner in örtlicher und zeitlicher Hinsicht im deutschen Kiefernwald aufweist, dar. Diese Gesamtverteilung festzustellen, wäre eine Aufgabe, deren Lösung die Gradologie einen Riesenschritt vorwärtsbringen würde.

Wie sollte sie aber gelöst werden?

Sie könnte es; gerade in der Forstentomologie und gerade bezüglich des Kiefernspanners, des Kiefernspinners und der Kieferneule könnte sie es und zwar durch eine Nutzbarmachung des forstlichen Probesuchens nach Kieferninsekten für diese Zwecke.

Das in der Forstwirtschaft übliche jährliche Probesuchen nach Kieferninsekten in der winterlichen Bodendecke hat den Zweck, eine Prognose des

im darauffolgenden Jahre zu erwartenden Schädlingsauftretens (bezüglich der im Boden überwinternden Schädlinge) zu ermöglichen. Diesen Zweck hat es bisher auch durchaus erfüllt. Auch die Populationsbewegungen dieser Schädlinge lassen sich daraus in groben Zügen erkennen.

Den vorhin genannten Zweck zu erfüllen, also der Gradologie als Arbeitsgrundlage zu dienen, ist das Probesuchen in seiner bisherigen Form aber nicht imstande. Ich schließe das, ohne auf Einzelheiten einzugehen, allein daraus, daß das seit mehr als 70 Jahren¹⁾ durchgeführte Probesuchen bis heute noch kein Bild von der Gesamtverteilung des Kiefernspanners in räumlicher und zeitlicher Hinsicht vermitteln konnte. Man kann die Gründe hierfür wohl in den einen Satz fassen: es fehlte die Vergleichbarkeit der Puppensuchergebnisse.

Ich möchte im folgenden an Hand der Ergebnisse meiner Untersuchungen diejenigen Voraussetzungen nennen, deren Erfüllung die Vergleichbarkeit der in den verschiedenen Revieren und Gebieten erzielten Puppensuchergebnisse meines Erachtens gewährleisten und somit das forstliche Probesuchen zu einem überaus wichtigen Beitrag zur Erforschung des Massenwechselproblems machen würde.

1. Die Auswahl der Probebestände durch das Landesforstamt müßte derart erfolgen, daß für jede größere zusammenhängende Waldfläche (ca. 1000—3000 ha) pro Kiefernbonitätsklasse ein Probebestand gewählt würde. Ein dichteres Netz von Probebeständen erscheint nicht nötig, da die Bonitäten alle ökologischen Unterschiede des Gebietes erfassen würden.

2. Alle Probebestände müßten einer bestimmten Altersklassengruppe angehören.

Da die Puppenzahlen in Jung- und Althölzern ein- und desselben Waldtyps sehr verschieden hoch sein können und dieses Verhältnis wieder von Waldtyp zu Waldtyp wechselt, lassen sich Puppenzahlen aus verschiedenen alten Beständen nur vergleichen, wenn das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl aller Kiefernwaldtypen (auch in seinem zeitlichen Wechsel!) genau bekannt ist. Da wir noch weit hiervon entfernt sind, ermöglicht eine Vergleichbarkeit der Suchergebnisse vorläufig nur: die Beschränkung der Suchen auf ein bestimmtes Alter.

In Anbetracht dessen, daß in den feuchtesten und trockensten Waldtypen (bezüglich des Kiefernspanners) die jungen Stangenhölzer viel geringer als die älteren belegt sind, würde es sich empfehlen, etwa 50 bis 70jährige Bestände zu wählen. Sie würden der Forderung nach maximalen Puppenzahlen, im gesamten gesehen, am besten entsprechen.

3. Der Probebestand müßte genügende Größe bzw. geschützte Lage aufweisen, um im Inneren sein typisches Bestandesklima (seine Zentralzone) ausbilden zu können (s. nächst. Pkt. 4).

¹⁾ Lt. SCHWERDTFEGER (1941 b, S. 30).

4. Bei der Wahl der 4 Suchstreifen innerhalb des Probestandes müßten Bestandesklima, Bodendecke und Kronenraum genau beachtet werden.

Die Suchflächen dürfen nicht in der Nähe des Bestandesrandes, zumal wenn an diesen jüngere Bestände oder waldfreie Räume angrenzen, gelegt werden, sondern stets im Inneren des Bestandes (bestandesklimatische Zentralzone).

Weiterhin müßten die Suchflächen einen mittleren Ausschnitt der Gesamtbodendecke des Bestandes darstellen. Es dürften also nicht des leichteren Suchens wegen nur Moosflächen untersucht werden.

Schließlich würden die Kronengrenzen der Kiefern zu beachten sein. Die Flächen wären so zu legen, daß sie sich möglichst vollständig innerhalb der Kronengrenzen befänden.

5. Die Suche müßte von einer Person vorgenommen werden; die Suchzeit müßte heraufgesetzt werden.

Der Suchfehler von z. Zt. 40 % ließe sich nur dann wesentlich herabsetzen, wenn die Suche von ein- und derselben, zuverlässigen Person in der für ein genaues Suchen notwendigen Zeitspanne durchgeführt würde.

Zusammenfassung

1. Die die Entwicklung der Gradologie (Lehre vom Massenwechsel der Insekten) hemmenden grundsätzlichen Schwierigkeiten, die darin bestehen, daß auf Grund des statistischen Charakters der gradologischen Forschungsmethode, der Populationsanalyse, gerade die so wichtigen, aber nur bei niedriger Populationsdichte eines Schädlings lösbaren Probleme (Entstehung und Anfangsverlauf der Gradationen) nicht in Angriff genommen werden können, lassen sich durch Anwendung der vergleichend-biozönotischen Untersuchungsweise überwinden.

Es wird gezeigt, daß an Hand des biozönotischen Vergleichs von standörtlichen Unterschieden innerhalb des Kiefernwaldes, die mit Unterschieden in der Populationsdichte des Schädlings verbunden sind, die gradologischen Fragen bei jeder Populationsdichte (auch der niedrigsten) sowie an jedem Ort (nicht nur in Schadgebieten) untersucht werden können.

2. Auch nach Erreichen der für die Populationsanalyse mindestnotwendigen Individuenzahl, die bezüglich des Kiefernspanners für einen 60jährigen Bestand mit etwa 1,0 Puppen/qm angenommen wird, bedeutet die vergleichend-biozönotische Untersuchung standörtlicher Verschiedenheiten eine Erleichterung und Präzision.

3. Die Anerkennung dieser Gesichtspunkte als neue gradologische Arbeitsgrundlage setzt eine Anerkennung aller Populationsdichte-Schwankungen (nicht nur der schädlichen) als Forschungsobjekt der Gradologie voraus, d. h. eine Befreiung des Gradationsbegriffes vom Schadbegriff.

4. Um den aufgezeigten neuen Weg gleich selbst zu beschreiten, wurde — als erste Etappe dieses Weges — versucht, die in einem bestimmten Kieferngebiet, hier dem zwischen Berlin und Fürstenwalde gelegenen Talsandgebiet, vorhandenen Unterschiede in der Populationsdichte zweier Kiefernspannerarten (*Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl.) nach Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima festzustellen.

5. Die hierfür zuerst notwendige Einteilung des Gebietes in Kiefernwaldtypen wurde vorgenommen. Da, wie gezeigt wird, dem vergleichend-biozönotischen Arbeiten biozönotische Waldeinheiten zugrunde liegen müssen, der Weg zu diesen aber über

die floristischen Einheiten (Pflanzengesellschaften) führt, wurden zuerst die floristischen und danach die biozönotischen Kiefernwaldtypen abgegrenzt.

6. Die Vegetationsaufnahmen ergaben für das Untersuchungsgebiet 9 floristische Waldtypen und Varianten, die an Hand der Feuchtigkeitsstufe als dem für die Zusammensetzung der Biozönose im vorliegenden Falle wichtigsten Faktor in biozönotische Typen umgewandelt wurden. Als Feuchtigkeitsanzeiger dienten a) bestimmte Pflanzenarten, b) die Kiefernbonitäten.

Beide Kriterien führten übereinstimmend zur Umwandlung (d. h. Zerlegung bzw. Zusammensetzung) der floristischen Typen zu folgenden 5 biozönotischen Waldtypen (nach der Feuchtigkeit geordnet):

1. *Convallaria*-Blaubeertyp
2. Frischer Erdbeer-Beerkrauttyp
3. Trockner Erdbeer-Beerkrauttyp
4. Moos-Beerkrauttyp
5. Moos-Flechtentyp.

7. Dabei wurde eine sehr gute Übereinstimmung zwischen Kiefernbonität und biozönotischen Kiefernwaldtyp festgestellt.

8. Auf der Grundlage der Waldtypeneinteilung wurden im Winter 1950/51 und im November 1951 Puppensuchen zur Feststellung der Abhängigkeit des Puppenbelags von standörtlichen Verschiedenheiten durchgeführt. Diese Abhängigkeit ist für *Semiothisa* schwerer als für *Bupalus* zu beurteilen, da gefunden wurde, daß die Winterpuppen von *Semiothisa* ein Gemisch zweier Generationen darstellen.

9. Bezüglich der Abhängigkeit der Puppenzahl vom Kronenraum der Kiefer und von der Bodendecke, zeigte sich, daß die Kronenfläche praktisch der Verpuppungsfläche gleichzusetzen ist. Innerhalb des Kronenraumes ist dann die Verschiedenheit der Bodendecke maßgebend. Wo entsprechende Auswahl vorhanden, nimmt die Puppenzahl in folgender Reihenfolge der Bodenbedeckungsarten ab: Moos, Nadelstreu, *Calluna*, *Vaccinium*.

10. Der Puppenbelag eines Bestandes zeigte die gleiche Zonierung in Rand- und Zentralzone wie das Bestandesklima, vor allem die Windstärke. Nur in der bestandesklimatischen Zentralzone sind konstante und maximale Puppenzahlen erhältlich. Nimmt man die Beziehung Windstärke/Puppenzahl (die auf der Windempfindlichkeit der eierlegenden Spannerweibchen beruht) als gegeben an, so weisen die gefundenen Puppenzahlen in der Forst Oberspree auf ein Überwiegen westlicher Winde während der Eiablageperiode (Juni 1950) hin. Die Beobachtungen der nächstgelegenen meteorologischen Station bestätigten diese Folgerung und damit die angenommene Beziehung in eindeutiger Weise.

11. Das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl wechselte mit dem Waldtyp, ein Zeichen, daß sich der Beziehungskomplex Waldtyp/Bestandesalter/Puppenzahl nicht trennen läßt.

Je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen zeigten in den einen Typen die Junghölzer in den andren die Althölzer den höheren Puppenbelag. Das ökologische Optimum scheint für beide Spannerarten im Bereich der Erdbeer-Beerkrauttypen (2 und 3) zu liegen.

Innerhalb desselben Waldtyps erwies sich das Verhältnis Bestandesalter/Puppenzahl als nicht immer konstant.

Die zwischen den beiden Wintern erkennbare Populationsbewegung ist bei *Bupalus* in allen 5 Typen aufwärts gerichtet, bei *Semiothisa* dagegen in einigen Typen aufwärts- und in den anderen abwärts gerichtet.

12. Die innerhalb eines Typs festgestellten Beziehungen konnten in allen seinen Teilen, auch über relativ weite Entfernungen, als gleich nachgewiesen werden, nicht aber die Höhe der Puppenzahlen. Es wurde eine von Westen (Berlin) nach Osten (Fürstenwalde) fast stetig abnehmende Puppenzahlgröße festgestellt und als

Erklärung hierfür eine makroklimatische Abstufung angenommen. So zeigen z. B. die dem Puppenbelag vorausgehenden Jahresniederschläge 1949 und 1950 eine von W nach O abnehmende Höhe.

13. Aus den vorstehenden Ergebnissen wurden Folgerungen bezüglich einer möglich erscheinenden besseren Nutzbarmachung des forstlichen Probesuchens nach Kieferninsekten für die Gradologie gezogen.

Durch Berücksichtigung der biozönotischen Standortunterschiede (an Hand der Kiefernbonitäten) bei der Auswahl der Probebestände, durch Beschränkung auf ein bestimmtes Bestandesalter, durch richtige Auswahl der Suchstreifen innerhalb des Bestandes sowie durch wesentliche Verringerung des Suchfehlers könnte derjenige Grad der Vergleichbarkeit der Puppensuchergebnisse erreicht werden, der die forstliche Puppensuche zu einem wesentlichen Hilfsmittel für die Erforschung des Massenwechselproblems unserer Kiefernschädlinge machen würde.

Literaturverzeichnis

- BODENHEIMER, F. S., Über die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insektenkalamitäten. Ztschr. angew. Ent., **16**, 433—450, 1930.
- BRAUN-BLANQUET, J., Pflanzensoziologie. Berlin, 1928.
- BREMER, H., Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. Ztschr. angew. Ent., **14**, 254—272, 1929.
- EIDMANN, H., Zur Kenntnis der Periodizität der Insektenepidemien. Ztschr. angew. Ent., **18**, 537—567, 1931.
- ESCHERISCH, H., Die Forstinsekten Mitteleuropas. III. Band, Berlin, 1931.
- FRIEDERICH, K., Zur Epidemiologie des Kiefernspanners. Ztschr. angew. Ent., **16**, 197—205, 1930.
- GÄBLER, H., Kritische Ei- und Puppenzahlen von Nonne, Kiefernspanner und Kiefern-
eule an Kiefer. Anz. Schädlingk., **24**, 40—43, 1951.
- HOFMANN, CHR., Beiträge zur Bionomie des veilgrauen Kiefernspanners *Semiothisa liturata* Cl. Ztsch. angew. Ent., **28**, 324—334, 1941.
- HOUTERMANS, P., Untersuchungen über die Verteilung der Puppen des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) im Bestande. Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., **10**, 75—95, 1939.
- KNAPP, P., Einführung in die Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1948.
- MENZEL, H., Geologisches Wanderbuch für die Umgebung von Berlin. Stuttgart, 1912.
- MEUSEL, H., Die Waldtypen des Grabfeldes und ihre Stellung innerhalb der Wälder zwischen Main und Werra. Beiheft z. Bot. Centralbl. (B), **53**, 175—251, 1935.
- , Über die Grundlagen der Vegetationsgliederung. Forsch. Fortschr., **19**, 1943.
- RABELER, W., Die planmäßige Untersuchung der Soziologie, Ökologie und Geographie der heimischen Tiere, besonders der land- und forstwirtschaftlich wichtigen Arten. Mitt. florist. soziol. Arbeitsgem. Niedersachs., **3**, 236—247, 1937.
- RUBNER, K., Neudammer forstliches Lehrbuch. Neudamm, 1939.
- SCAMONI, A., Vorläufiger Vorschlag zur Einteilung und Kartierung der Waldgesellschaften des ostdeutschen Diluviums. Ztschr. Forst- u. Jagdwes., **71**, 1939.
- , Waldbau auf pflanzensoziologischer Grundlage. Forstwirtsch.-Holzwirtsch., Hefte 8, 9, 10, 11, 1947.
- , Waldkundliche Untersuchungen auf grundwassernahen Talsanden. Berlin, 1950.
- SCHWENKE, W., Vergleichend-biocoenologische Untersuchungen im Waldgebiet des südwestlichen Fläming und seines Elbe-Vorlandes. (Ein Beitrag zum Problem der Abgrenzung biocoenologischer Einheiten). Diss. Leipzig, 1950 (noch unveröffentlicht).
- SCHWERDTFEGER, F., Zur Epidemiologie des Kiefernspanners. Ztschr. angew. Ent., **19**, 104, 1932.
- , Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Ztschr. angew. Ent., **28**, 254—303, 1941 (a).

- SCHWERDTFEGER, *Prognose und Bekämpfung forstlicher Großschädlinge*. Berlin, 1941 (b).
 —, *Die Waldkrankheiten*. Berlin, 1944.
 TISCHLER, W., *Zum Geltungsbereich der biozönotischen Grundeinheiten*. *Forsch. Fortschr.*, **24**, 235—238, 1948.
 WOLFF, M., *Der Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.)*. Berlin, 1913.
 v. VIETINGHOFF-RIESCH, A., *Eine offene Frage in der Biologie der Kieferneule*. *Anz. Schädlingsk.*, **1**, 40—42, 1925.
 Kartenwerke: *Geologische Karten des Gebietes 1:25000 nebst Erläuterungen*.

Dipteren von den Kleinen Sunda-Inseln

Aus der Ausbeute der Sunda-Expedition RENSCH

IV. Fam. *Muscidae*¹⁾

VON WILLI HENNIG

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

(Mit 59 Textfiguren)

Die vorliegende Bearbeitung der *Muscidae* setzt den Bericht über die Dipteren-Ausbeute der Sunda-Expedition RENSCH fort, der vor Jahren in den „Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie“ begonnen wurde, und der seinerseits bereits als Fortsetzung früherer Arbeiten zu betrachten war. Das der Arbeit zugrunde liegende Material befindet sich im Deutschen Entomologischen Institut, Berlin.

Eingefügt wurden einige kritische Bemerkungen über Arten, die im Materiale der Sunda-Expedition RENSCH nicht vertreten sind, die aber im Verlaufe der Bearbeitung in den Sammlungen des Zoologischen Museums Berlin und des Deutschen Entomologischen Institutes revidiert werden mußten.

In der Abgrenzung und Anordnung der Gattungen und anderen Gruppen höherer Ordnung bin ich der Bearbeitung von SÉGUY (*Genera Insectorum*, Fasc. 205, 1937) gefolgt, ohne damit etwas über meine eigenen Auffassungen vom System der *Muscidae* aussagen zu wollen.

Für die Erlaubnis zur Benutzung der Sammlungen des Zoologischen Museums Berlin bin ich Herrn Prof. Dr. F. PEUS, für die Bestimmung einiger *Stomoxys*-Arten Herrn Dr. F. ZUMPT zu Dank verpflichtet.

¹⁾ Die Beiträge I—III erschienen in den „Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie“ und zwar I (von W. HENNIG): *Sciomyzidae*, *Tylidae*, *Lonchaeidae*, *Pyrgotidae* und *Platystomidae* l. c. 8, 16—23, 1941; II (von E. M. HERING): *Trypetidae* l. c. 8, 24—45, 1941; III (von W. HENNIG): *Piophilidae* und *Sepsidae* l. c. 8, 145—149, 1941. Außerdem ist die Bearbeitung der *Lauzanitidae* im Rahmen der „Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates und der Systematik der Acalyptraten IV“ in *Acta zool. Lilloana* **6**, 333—429, 1948, erschienen.