Zur Grundlegung der vergleichenden Untersuchungsmethode in der Gradologie der Insekten

VON WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

Inhalt

	Seite
Einleitung	237
Zur Grundlegung des gradologischen Vergleichs	238
1. Wesen des gradologischen Vergleichs	238
2. Haupt- und Nebenvergleich	238
3. Intra- und inter-gradocönologischer Vergleich	239
4. Zeit-, Ort- und Spezies-Vergleich	241
5. Sicherung des inter-gradocönologischen Vergleichs	242
6. Inter-gradocönologischer Vergleich bei niedriger Populationsdichte	243
7. Umfang des inter-gradocönologischen Vergleichs	343
a) Raum-Umfang des Ort-Vergleichs	243
b) Umfang bezüglich der analysierten Faktoren	244
Zitierte Literatur	245

Einleitung

In zunehmendem Maße werden, wie ein Überblick über die Literatur der letzten Zeit ausweist, innerhalb der angewandten Entomologie biocönologische Probleme bearbeitet.

So erfreulich diese Tendenz auch ist, so birgt sie doch so lange, als noch immer um dem grundlegenden biocönologischen Begriffs- und Aufgaben-Apparat gerungen wird, die Gefahr in sich, zu einer uferlosen Strömung der Zeit zu werden, anstatt zu einer folgerichtigen und überwachten Entwicklung mit dem Ziel, die angewandte Entomologie auf biocönologische Basis zu stellen. Nur durch einen ständigen Wechsel von praktisch-analytischer Arbeit, synthetischer Zusammenschau der dabei erzielten Ergebnisse und wiederum praktischer Überprüfung der daraus abgeleiteten Theorie — kann wohl der genannten Gefahr begegnet und die notwendige folgerichtige Entwicklung gewährleistet werden.

In diesem Sinne soll im folgenden ein Teil des die angewandte Entomologie mit der Biocönologie verbindenden Fragenkomplexes, nämlich die vergleichend-biocönologische Betrachtungsweise innerhalb der Gradologie (Massenwechsellehre) der Insekten, an Hand der bisher vorliegenden Erfahrungen, auf seine Grundlagen hin untersucht werden.

Zur Grundlegung des gradologischen Vergleichs

1. Wesen des gradologischen Vergleichs

Das Charakteristische einer vergleichenden Untersuchung in der Gradologie besteht darin, das Vermehrungspotential einer Insektenart zur Bezugsbasis eines Vergleichs von zwei oder mehreren Umweltfaktoren (bzw. Faktorengruppen) hinsichtlich ihrer Wirkung auf diese Bezugsbasis zu machen. Die Umweltfaktoren stellen dabei also die Bewirkenden (nachfolgend „Effektoren“) dar, während die Bezugsbasis (das Vermehrungspotential der betreffenden Insektenart) das Bewirkte bildet.

Beispiel 1. Es wird der Einfluß der Temperatur auf die Eiablagezahl der Population einer Insektenart untersucht. Die Temperaturstufen (z. B. 10° C, 20° C und 30° C — bei gleichgehaltenen übrigen Umweltfaktoren) sind dann die Effektoren, die Eiablagezahl (also eine Komponente der Vermehrungspotenz) ist die Bezugsbasis.

Beispiel 2. Je 100 Raupen einer Lepidopteren-Art werden auf zwei benachbarte junge Bäume (A und B) gesetzt, nachdem letztere von allen Tieren freigemacht wurden. Baum A bleibt unbehandelt, Baum B wird mit einem Leimring versehen. Zu einem bestimmten Zeitpunkt werden die noch vorhandenen Raupen auf beiden Bäumen gezählt.

In diesem Falle bildet die Raupen-Mortalität (als negative Vermehrungspotential-Komponente) die Bezugsbasis, während die Effektoren einmal (bei Baum A) alle Umweltfaktoren, zum anderen (bei Baum B) alle Umweltfaktoren, abzüglich der nichtfliegenden Raupenfeinde, sind. Die Differenz zwischen A und B ergibt die durch nichtfliegende Feinde (Spinnen, Ameisen u. a.) bedingte Raupen-Mortalität.

2. Haupt- und Nebenvergleich

Zur notwendigen Sicherung der aus dem gradologischen Vergleich gewonnenen Ergebnisse ist die gleichzeitige Durchführung einer Reihe von „Sicherungsvergleichen“ notwendig.

„Sicherung“ ist dabei nicht unbedingt im Sinne von „statistischer Sicherung“ zu verstehen, denn bei gradologischen Untersuchungen dürfte in vielen Fällen die Zahl an Einzelproben nicht ausreichen, um die Bedingungen der statistischen Sicherung zu erfüllen. In solchen Fällen muß es (wie auch anderwärts in der angewandten Entomologie) genügen, das Gesamt-Vergleichsergebnis durch Gründung auf möglichst viele Einzelvergleiche so wahrscheinlich (so sicher) wie möglich zu machen.

Beispiel. Findet man im oben genannten Beispiel Nr. 2, daß nach einer bestimmten Zeit auf Baum A noch 50, auf Baum B dagegen nur noch 30 Raupen leben, so erlaubt dieses Resultat natürlich noch

keine sichere Aussage über die Wirkung der nichtfliegenden Raupenfeinde. Erst, wenn gleichzeitig an weiteren (etwa 10) Baum-paaren der gleiche Versuch durchgeführt wird und die Zahlen 50 bzw. 30 Raupen als Mittelwert mit geringer Abweichung erhalten werden, ist es möglich, die auf nichtfliegende Raupenfeinde beruhende Mortalität mit 20% anzusetzen.

Der im Beispiel genannte Vergleich zwischen der Baumgruppe A (ungeleimt) und der Baumgruppe B (geleimt) kann als Hauptvergleich, — der Vergleich zwischen den Einzelbäumen einer jeden Gruppe (also zwischen A_1 und A_2 und . . . A_n oder zwischen B_1 und B_2 und . . . B_n) als Nebenvergleich (oder Sicherungsvergleich) bezeichnet werden.

3. Intra- und inter-gradocönologischer Vergleich

Der gradologische Vergleich läßt sich sowohl innerhalb ein- und des-selben Gradocöns, als auch zwischen verschiedenen Gradocönen (Grado-cönosen) vornehmen.

Unter dem Gradocön einer Insektenart versteht man dabei (nach SCHWERTFEGGER, 1941) die Gesamtheit der ihren Massenwechsel bedingen-den endogenen und exogenen Faktoren.

Wie ich an anderer Stelle bereits andeutete (SCHWENKE, 1954), läßt sich der so definierte Begriff das Gradocöns in einem engeren und einem weiteren Sinne fassen. Die engere Fassung entspricht der von SCHWERTFEGGER (1941) als intrazyklisch bezeichneten Bevölkerungsbewegung innerhalb der Generation einer Art, d. h. der vom Ei bis zur Imago in stets sinkender Tendenz verlaufenden Individuenzahl. Die weitere Fassung entspricht der über den Zeitraum einer Generation hinausführenden Popu-lationsdichte-Änderung, welche allein von SCHWERTFEGGER (1941) „Mas-senwechsel“ genannt wird.

Ich möchte eine solche Beschränkung des Begriffes des Massenwechsels und damit auch des Begriffes des Gradocöns auf die über den Zeitraum einer Generation hinausgehende (somit zwischen den einzelnen Genera-tionszyklen bestehende, also interzyklische) Bevölkerungsbewegung für nicht zweckmäßig halten. Der Massenwechsel einer Insektenart läßt sich als ein (im Prinzip) unendlicher Prozeß auffassen, der aus deutlich abge-grenzten, jeweils den Zeitraum einer Generation der betreffenden Art um-fassenden, Teilprozessen besteht. Die Resultierende jedes dieser Teilpro-zesse ist ein bestimmter Populationsdichte-Wert. Die Verbindung der auf-einanderfolgenden Resultierenden-Werte (Populationsdichte-Werte) mit-einander ergibt die interzyklische Massenwechsel-Kurve. Deren Resul-tierende wieder (Resultierende II. Grades) stellt das sogenannte Art-gleichgewicht der betreffenden Spezies dar.

Der Gesamtprozeß des interzyklischen Massenwechsels, einschließlich seiner intrazyklischen Komponenten bildet den Gegenstand der Massenwechselforschung (Gradologie).

Aus dem Gesagten geht zugleich hervor, daß das intrazyklische Gradocön einer Art (d. h. die Gesamtheit der die intrazyklische Bevölkerungsbewegung bestimmenden Umweltfaktoren) nach Zeit und Ort verschieden ist, entsprechend den zeitlichen und örtlichen Unterschieden in der Korrelations-Struktur der Biocönosen. Jede Generation einer Insektenart findet also (auch am selben Ort) ein anderes Gradocön vor als die vorangegangene Generation, und zwischen verschiedenartigen Lebensräumen einer Spezies ist das intrazyklische Gradocön (auch zum gleichen Zeitpunkt) verschieden.

Betrachtet man unter diesen Gesichtspunkten den gradologischen Vergleich, so erkennt man, daß es hier zwei grundverschiedene Möglichkeiten gibt.

1. Man vergleicht zum selben Zeitpunkt und am selben Ort die Einwirkung zweier (oder mehrerer) experimentell verschieden gehaltener Umweltfaktoren (bzw. -Gruppen) auf die dort befindliche Population einer Insektenart. Es handelt sich hierbei um einen Vergleich innerhalb ein- und desselben (an eine bestimmte Generation und Lokal-Population gebundenen) Gradocöns, also um einen intrazyklisch-gradocönologischen Vergleich oder kürzer, um einen intra-gradocönologischen Vergleich.

2. Man vergleicht entweder am selben Ort und bei derselben Spezies, aber zwischen verschiedenen Zeiten, — oder zur selben Zeit bei derselben Spezies, aber zwischen verschiedenen Orten, — oder schließlich zum selben Zeitpunkt und am selben Ort, aber zwischen verschiedenen Arten — die Einwirkung der nunmehr zeitlich, örtlich oder artenmäßig verschiedenen Umweltfaktoren auf die Population der betreffenden Art (bzw. Arten). Hierbei handelt es sich um einen Vergleich zwischen verschiedenartigen intrazyklischen Gradocönen, also um einen interzyklisch-gradocönologischen Vergleich oder kürzer, um einen inter-gradocönologischen Vergleich.

Während der intra-gradocönologische Vergleich eine in der gradologischen Forschung schon relativ gut ausgearbeitete und oft gebrauchte Methode darstellt, zu der auch die Mortalitäts-Untersuchung im Labor bei kontrollier- und reproduzierbaren Umweltfaktoren zählt, haben wir im inter-gradocönologischen Vergleich eine bisher noch wenig gebrauchte und wenig entwickelte Methode vor uns. Sie zu entwickeln ist dringend notwendig.

Beide grundsätzlichen Arbeitsmethoden der Massenwechselforschung müssen Hand in Hand arbeiten, will man in der Gradologie der Insekten weiterkommen.

Der intra-gradocönologische Vergleich setzt an solchen Populationsdichte-Unterschieden an, die zwischen den einzelnen Stadien des Entwicklungszyklus innerhalb einer Generation (also z. B. zwischen Ei- und Jung-raupen-Stadium oder zwischen Puppen- und Falter-Stadium) bestehen und versucht, diese Dichte-Unterschiede auf ihre Ursachen zurückzuführen. Er

ist damit imstande, etwas Grundsätzliches über die das Vermehrungspotential einer Insektenart fördernden oder vermindernenden Faktoren auszusagen.

Der inter-gradocönologische Vergleich setzt hingegen an solche Populationsdichte-Unterschiede an, die zwischen verschiedenen Generationen einer Art oder zwischen verschiedenen Lebensorten oder zwischen verschiedenen Insektenarten bestehen und versucht, diese Dichte-Unterschiede auf ihre Ursachen zurückzuführen. Er ist damit imstande, zur Beantwortung der wichtigsten Fragen der Gradologie beizutragen, nämlich der Fragen: Wodurch gelangt die eine Insektenart zur Massenvermehrung, die andere (nahe verwandte) dagegen nicht? Wodurch gelangt eine Art an dem einen Ort zur Massenvermehrung, am anderen (oft dicht danebenliegenden) nicht? Wie entsteht überhaupt eine Massenvermehrung?

4. Zeit-, Ort- und Spezies-Vergleich

Aus Vorstehendem geht hervor, daß man den inter-gradocönologischen Vergleich in dreifacher Form durchführen kann: als Zeit-Vergleich, als Ort-Vergleich und als Spezies-Vergleich¹⁾.

Alle drei Formen haben — von verschiedenem Ansatzpunkt ausgehend — das gleiche Ziel: Versuch, das ständige interzyklische Auf und Ab der Populationsdichte einer Art (d. h. die Gradationen in meinem Sinne²⁾) im Vergleich mit den jeweiligen Gradocön-Eigenschaften auf seine jeweiligen Ursachen zurückzuführen.

Der Spezies-Vergleich benutzt hierzu die oft auffallenden Unterschiede, welche zwischen bestimmten, mehr oder weniger nahe verwandten, Insektenarten hinsichtlich ihres Massenwechsels bestehen. Insbesondere ist das sogenannte Indifferenzproblem, d. h. die Frage nach den Ursachen, weshalb manche Insektenarten nicht zu Massenvermehrungen gelangen, obwohl man aus mancherlei Gründen geneigt wäre, solche gerade bei ihnen zu erwarten, — ein Gebiet des inter-gradocönologischen Spezies-Vergleichs.

Der Zeit-Vergleich verfolgt unmittelbar das Entstehen und Vergehen von Gradationen, indem er die von Generation zu Generation der betreffenden Spezies sich ändernden Gradocön-Faktoren zu den damit parallel gehenden Populationsdichte-Änderungen in Beziehung setzt. Dem temporären Vergleich liegt also ein individueller, zeitlich bestimmter Vorgang (eine Gradation) zugrunde, von dessen Auswertung sowie Vergleich mit weiteren solchen (am selben Ort verlaufenden) Vorgängen man erwarten kann, Gesetzmäßigkeiten bezüglich des Massenwechsels dieser Spezies, an diesem Ort, zu erhalten.

Der Ort-Vergleich schließlich, der an den Populationsdichte-Unterschieden ansetzt, welche die verschiedenen Populationen einer Spezies in

¹⁾ Siehe SCHWENKE, 1954.

²⁾ Siehe SCHWENKE 1953b und 1954. Ich möchte aus dort genannten Gründen jede Populationsdichte-Zunahme mit anschließender -Abnahme als Gradation bezeichnen und nicht nur, wie heute zumeist üblich, die sogenannten Übervermehrungen.

verschiedenartigen Lebensräumen zum gleichen Zeitpunkt aufweisen, nimmt, wie bereits an anderer Stelle aufgezeigt (SCHWENKE, 1954), unter den gradologischen Vergleichsmethoden insofern eine Sonderstellung ein, als er allein sich frei von örtlichen und zeitlichen Einschränkungen macht. Seine Stärke liegt darin, daß er gestattet, die Einwirkung qualitativ ein- und desselben, aber quantitativ abgestuften Umweltfaktors (auf Grund seiner örtlich verschiedenen Differenzierung) auf die betreffende Spezies zur gleichen Zeit und unter natürlichen Verhältnissen zu untersuchen. (Über eine weitere Besonderheit des Ort-Vergleichs siehe Abschnitt 6.)

5. Sicherung des inter-gradocönologischen Vergleichs

Jeder inter-gradocönologische Vergleich, unabhängig davon, ob er auf lokalen, temporären oder Spezies-Unterschieden beruht, kann nur durch gleichzeitige Untersuchung gleichartiger, voneinander getrennter, Standorte gesichert werden.

Das setzt voraus, daß derartige „gleichartige“, d. h. den gleichen Gradocön-Typ in bezug auf die betreffende Insektenart aufweisende, voneinander getrennte, Standorte vorhanden sind.

Man könnte diese Voraussetzung vielleicht als prinzipiell unerfüllbar bezeichnen mit dem Argument, daß man keine zwei Standorte mit völlig gleichen Umwelt-Eigenschaften bezüglich der betreffenden Spezies als existent annehmen könne. Dieses Argument wäre aber nicht stichhaltig, da es schließlich überhaupt keine zwei völlig gleichen Dinge auf der Welt gibt, man also dann die vergleichende Betrachtung als Instrument der Erkenntnis überhaupt nicht anwenden könnte.

Die fundamental wichtige Frage nach der Berechtigung der Abgrenzung von Lebensräumen desselben Gradocöntyps in bezug auf eine Spezies (und damit: desselben Biocönosetyps in bezug auf alle Organismenarten) werde ich an anderer Stelle eingehender behandeln. Hier soll die Feststellung genügen, daß es mit Hilfe der Vegetations-Analyse einwandfrei gelingt, zwei Stücke unserer vegetationsbedeckten Erdoberfläche als zum selben Vegetationstyp (Biocönosetyp) gehörig zu erkennen; und damit ist die Möglichkeit des lokalen Nebenvergleichs und der Sicherung der Ergebnisse des Hauptvergleichs gegeben.

Wenn aber selbst der Fall vorläge, daß nur ein einziger Biocönose-Bestand eines bestimmten Typs im ganzen Gebiet vorhanden wäre, so wäre die lokale Vergleichs-Möglichkeit dennoch dann gegeben, wenn dieser Bestand — was wohl meistens der Fall sein dürfte — mehrfach größer ist als sein Minimalraum.

Der Minimalraum ist der kleinste Raum, in welchem der betreffende Biocönose-Typ verwirklicht ist. Man kann ihn an Hand einer Analyse des Organismenbestandes (zumindest dessen dominanter Arten) mittels des „Flächenzuwachsverfahrens“ (BALOGH, 1953; SCHWENKE, 1953b) feststellen.

In dieser Hinsicht kann man z. B. einen Kiefernwald-Bestand eines bestimmten Typs als ein Aggregat von Minimalräumen auffassen und kann die Sicherung eines inter-gradocönologischen Vergleichs dadurch erreichen, daß man das von verschiedenen (möglichst weit voneinander entfernten) Probestellen des Bestandes stammende Material getrennt auswertet.

Von dieser Möglichkeit ist bisher noch viel zu wenig Gebrauch gemacht worden.

6. Inter-gradocönologischer Vergleich bei niedriger Populationsdichte

Eine außerordentlich hohe gradologische Bedeutung ist dem inter-gradocönologischen Ort-Vergleich dadurch beizumessen, daß man mit seiner Hilfe imstande ist, auf relativ eng begrenztem Raum auch bei niedriger Populationsdichte einer Insektenart zu gesicherten gradologischen Ergebnissen zu gelangen und damit den „kritischen Punkt“ in der Gradologie zu überwinden.

Wenn es natürlich auch günstiger ist, dem Ort-Vergleich hohe Individuenzahlen zugrundelegen zu können, so erlangt diese Vergleichs-Methode doch gerade bei niedriger Populationsdichte ihr volles Gewicht. Sie erlangt es dadurch, daß man mittels Ausdehnung des Ort-Vergleichs auf möglichst viele Standorte, welche sich bezüglich der wesentlichen populationsdynamischen Faktoren in ein Gefälle einordnen lassen (wie z. B. Kiefernwaldtypen verschiedenen Feuchtigkeitsgrades) — sowie mittels besonders gründlicher biocönologischer Analyse — die Sicherungs-(Neben-)Vergleiche weitgehend ersetzen kann (siehe SCHWENKE, 1954).

Hierin scheint mir der einzige Weg gegeben zu sein, bei geringer Populationsdichte auf relativ eng begrenztem Raum Gradologie zu treiben.

7. Umfang des inter-gradocönologischen Vergleichs

Abgesehen davon, daß nicht selten das Untersuchungsobjekt (z. B. die Dauer einer Gradation bei einem temporären Vergleich) oder die zur Verfügung stehenden technischen Mittel den Umfang eines gradologischen Vergleichs bestimmen werden, lassen sich bezüglich der Frage nach dem Umfang eines inter-gradocönologischen Vergleichs zwei Probleme unterscheiden.

a) Raum-Umfang des Ort-Vergleichs

Eine Insektenart bildet eine über ihr gesamtes Verbreitungsgebiet ausgedehnte Population. Oben wurde gezeigt, daß diese Gesamt-Population in einzelne lokale Populationen zerfällt, die sich voneinander durch ihr verschiedenes Gradocön unterscheiden¹⁾. Damit wurde der Begriff des Gra-

¹⁾ Über die von mir vertretene Ansicht, daß diesen lokalen Typen (den Biocönose-Typen) spezifische Biotypen bzw. Biotypen-Gemische der betreffenden Spezies entsprechen, siehe SCHWENKE, 1953a.

docöns in den vorliegenden Ausführungen bisher immer im Sinne des Gradocöns einer lokalen Population verwendet.

Gibt es aber nun nicht auch Gradocöne umfassenderer Populationen bis hinauf zum Gradocön der Gesamt-Population einer Spezies?

Diese Frage muß bejaht werden. Es muß über das lokal begrenzte Gradocön hinausgehende Gradocöne einer Insektenart im gleichen Sinne geben, wie es über die Biocönose hinausgehende anorganisch-organische Beziehungssysteme auf der Erde gibt. Für beide, Biocönose und Gradocönose, gilt:

Das Maximum an Detailliertheit und Kompliziertheit stellt die kleinste Einheit, die Biocönose bzw. das Gradocön (die Gradocönose) dar. Je großräumiger die Einheit betrachtet wird, desto allgemeiner werden die sie bestimmenden Gesetzmäßigkeiten. Beide Betrachtungsweisen sind für die Erforschung des Massenwechsels der Insekten notwendig. Die Untersuchung des lokal begrenzten Gradocöns soll uns Einblick verschaffen in die feinsten, den kleinräumigen Massenwechsel bestimmenden, Vorgänge; die Untersuchung des regional begrenzten Gradocöns einer Art soll uns Einblick verschaffen in die Gesetzmäßigkeiten, welche die großräumigen Massenwechsel-Erscheinungen bestimmen.

b) Umfang bezüglich der analysierten Faktoren

Wie andererseits schon erörtert (SCHWENKE, 1954), läßt sich der intergradocönologische Vergleich sowohl in Form einer totalen Populationsanalyse (d. h. einer solchen, die alle wesentlichen Gradocön-Faktoren sowie alle Entwicklungsstadien der betreffenden Art zu analysieren bestrebt ist) als auch in Form einer partiellen Populationsanalyse (d. h. einer solchen, die sich hinsichtlich der Faktoren und Entwicklungsstadien grundsätzlich auf einen Teil beschränkt) vornehmen.

Meine bisherigen Erfahrungen hierzu gehen dahin, daß die totale Analyse als allgemein ungünstiger und unbefriedigender als die partielle bezeichnet werden muß. Der sehr viel größere Arbeitsaufwand der totalen Analyse gegenüber der partiellen steht in keinem Verhältnis zum Gewinn. Man wird bei jeder totalen Populationsanalyse, zumindest beim gegenwärtigen Stand der Gradologie, wohl gezwungen sein, bei der Untersuchung offen gebliebene Lücken im Interesse einer vollständigen Darstellung der Gesamt-Bevölkerungsbewegung mit ungenauen Angaben (Schätzungen) auszufüllen, wodurch die „Vollständigkeit“ der Analyse, was ihre gesicherte Form betrifft, doch nur eine scheinbare bleibt.

Demgegenüber erlaubt die partielle Analyse eine intensivere und genauere Untersuchung von gradocönotischen Teilkomplexen, die sich ja aber im Laufe der Zeit auch einmal zum Gesamtsystem zusammenfügen lassen werden.

Zitierte Literatur

- BALOGH, J., Grundzüge der Zooönologie. Budapest, 1953.
 SCHWENKE, W., Beiträge zur Bionomie der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf biozönotischer Grundlage. Beitr. Ent., **3**, 168—206, 1953a.
 —, Biozönotik und angewandte Entomologie. Beitr. Ent., **3**, Sonderheft, 86—162, 1953b.
 —, Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. Teil II. Beitr. Ent., **4**, 388—451, 1954.
 SCHWERDTFEGER, F., Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Ztschr. angew. Ent., **28**, 254—303, 1941.

Der Massenwechsel des großen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.) und seine Abhängigkeit vom Standort

sowie Bemerkungen über die standörtliche Gebundenheit
des Massenwechsels anderer Waldverderber

VON ERNST MERKER

Forstzoologisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

(Mit 11 Textfiguren)

Die Waldverderber vermehren sich in kurzer Zeit bei geeignetem Klima zu ungeheuren Massen, deren Fraßbedürfnis gewaltige Schäden in unseren Wäldern verursacht. Der Massenwechsel dieser Schädlinge ist jedoch in vieler Hinsicht zu wenig durchleuchtet. Am besten ist noch der Einfluß des Großklimas auf die Kerfe bekannt. Schon beim Kleinklima, beim Mikro- und beim Bodenklima sind die Unterlagen höchst mangelhaft. Ganz ungewiß ist häufig die Art der Beziehungen genannter Tiere zu ihren Fraßpflanzen und der Weg, wie sie zu ihnen finden. Am besten sind diese Zusammenhänge in der letzten Zeit vom großen Fichtenborkenkäfer (*Ips typographus* L.) bekannt geworden. Unsere vorliegende Studie stützt sich daher im wesentlichen auf die Erfahrungen mit diesem Insekt.

Zur Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers bedarf es, soweit wir wissen, der Erfüllung von fünf Bedingungen, die alle gleich wichtig sind. Vor allem müssen ein sehr günstiges Klima mit geringen Niederschlägen und eine ausreichende Ernährung der stetig zunehmenden Schädlingsscharen gewährleistet sein. Zugleich sind käfergünstige physiologische Zustände in den Fichten als Vorbedingungen für ein Überhandnehmen der Kerfe ebenso notwendig, wie ihre sichere Anlockung an derartige Bäume. Käfergünstige Baumzustände entstehen auf Standorten mit besonderem Bodenklima. Zusammen mit der Großwetterlage wirkt es auf das Mikroklima der Baumrinde und vermag auch auf diese Weise die Entwicklung der Kerfe zu fördern. Man erkennt eine Kausalkette, die vom Standort und seinen Feuchtigkeitsverhältnissen zum Lockstoff der Fichtenrinde führt, der die Käfer an die Bäume leitet, die ihnen eine günstige Entwicklung bieten. Die Verflechtung aller dieser Bedingungen ergibt ein abgerundetes Bild der Käferentwicklung und ihrer Abhängigkeit von der Umwelt. Wie von selbst bietet sich im Anschluß an diese Vorgänge eine physiologische Vorbeugung gegen das Massenaufreten der Kerfe an. Die Einsicht in diese Zusammenhänge vermag auch das Dunkel über der Massenvermehrung von anderen Waldschädlingen zu lichten.