Zitierte Literatur

BALOGH, J., Grundzüge der Zoozönologie. 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 Massenauftreten der Kerfe an. Die Einsicht in diese Zusammenhänge vermag auch das Dunkel über der Massenvermehrung von anderen Waldschädlingen zu lichten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

1. Der Verlauf der Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers zu Beginn, auf dem Gipfel und während des Zusammenbruches in Baden

Wie die Tabelle 1 zu erkennen gibt, ist der Massenwechsel des großen Fichtenborkenkäfers von mehreren Merkwürdigkeiten begleitet gewesen.

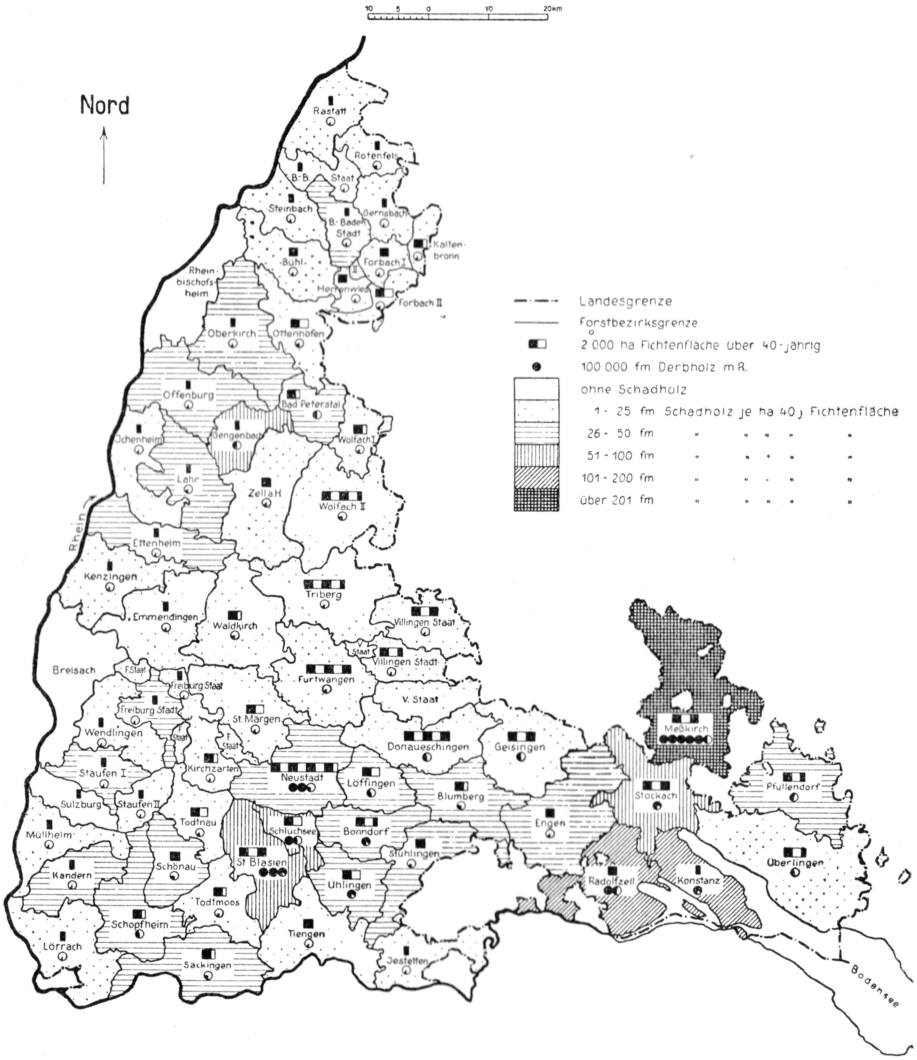

Fig. 1. Die Fichtenborkenkäferschäden in Baden 1942—1949 (nach der Abbildung der Landesforstverwaltung Freiburg)

Es werden 1949 die gleichen Käferschwerpunkte wie 1946 angetroffen. Die Heraushebung der ganzen Forstämter ist insofern unrichtig, weil darin immer nur besondere Teile starke Schäden erlitten, andere weniger oder gar nicht befallen wurden. So wurden die Hauptschäden in Meßkirch nur im südlichen Drittel verursacht

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Er entstand auf den Bergen des Schwarzwaldes bereits in den Jahren 1940/41/42, bei Meßkirch 1942/43 und am Bodensee 1944. Im Jahre 1941 begann die Trockenperiode, die während der folgenden Käferjahre anhielt. Sie läßt sich an den Jahresringen der Fichtenstöcke ablesen. Die Fraßschäden stiegen auf dem Gebirge rasch an, die von Meßkirch folgten langsam und die am Bodensee entwickelten sich zuletzt (Fig. 1).

Im Gegensatz hierzu entstanden von 1946 ab jäh so große Käfermengen am Bodensee, daß sie in diesem und im folgenden Jahre weit höhere Schäden als auf den Bergen erzeugten.

Diese Entwicklung wurde in den folgenden Jahren abermals sehr schroff abgebrochen. Die Schäden nahmen am Bodensee rasch ab, während sie auf den Bergen meist stetig weiter stiegen und nur an manchen Orten rückläufig wurden. Das letztgenannte Rätsel der plötzlich absinkenden Schadholzmengen am Bodensee löste sich verhältnismäßig leicht. Bereits 1947 und in verstärktem Maße 1948 war am Bodensee für die Käfer Hungersnot eingetreten. Genaue Beobachtungen ergaben, daß die Vernichtung der Fichtenbestände am Bodensee so umfangreich geworden war, daß sich die für die Käfer geeigneten Vorräte erschöpft hatten und daß die Kerfe an vielen Orten in wachsendem Maße zugrunde gingen. Diese Tatsache ist um so bemerkenswerter, als auch heute noch am Bodensee unberührte oder nahezu unberührte Bestände angetroffen werden. Dem Alter nach kamen sie damals durchaus als Käferbäume in Betracht. Die Ernährungsschwierigkeiten der Kerfe stiegen im Jahre 1948 weiter an und führten auf Kahlflächen zum ausgedehnten Notfraß an Stubbenrinde, an den nahe daneben stockenden Jungfichtenbeständen, an Kiefern, Stroben und Buchen. Auch Tannen sollen befallen worden sein. Der Fraß an diesen Bäumen wird durch die Tatsache verständlich, daß in ihnen ähnliche oder die gleichen Lockstoffe wie in der Fichte gefunden wurden, jedoch in deutlich geringerer Menge (Merker, 1953). Daraus geht hervor, daß diese Nothelfer erst befallen wurden, nachdem in ihrem Bereich stark duftende Fichten nicht mehr zur Verfügung standen. Der Notfraß erlaubte den Käfern das Leben noch eine Zeitlang zu fristen. Sehr viele mußten aber bald nach neuer Nahrung suchen. In heißen, dürren Beständen und auf sonnendurchglühten Kahlflächen wurden sie von aufsteigenden Luftströmen erfaßt und hoch oben im Luftraum nach allen Winden verstreut. Die Bewohner mancher totgefressener Bestände verschwanden auf diese Weise. Ihre Massenvermehrung hörte an solchen Stellen einfach auf, ohne eine Spur zu hinterlassen. An anderen Orten starben die Käfermassen aus, weil an Jungfichten im Christbaumalter und an Buchen nur Ernährungsfraß und kein Brutfraß möglich war, und es zu keiner geregelten Larvenentwicklung kam.

Die Massenvermehrung der Kerfe brach daher an manchen Orten völlig zusammen. In Festmetern ausgedrückt sanken die Schäden beträchtlich (Tabelle 1). Auf den Bergen des Hochschwarzwaldes mit seinen un-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Tabelle 1. Käferschadholz im Hochschwarzwald und Bodenseegebiet zu Beginn, im Verlauf und am Ende der letzten Massenvermehrung (in fm) aus MERKER, 1952

Forstamt	1944	1945	1946	1947	1948	1949	Summe 1942—49 Käferschaden in fm	Fichtenfläche über 40 Jahre in ha (Stand 1947)	Temp.-Mittel langjähriges Jahresmittel	Jahreswärmesumme über 7° C für 1949
Hochschwarzwald										
St. Blasien	4 700	31 000	43 000	102 000	95 000	13 063	290 313	3 230	5,9	30 367
Schluchsee	571	4 400	22 510	67 600	42 010	7 605	144 917	2 142	5,5	26 803
Bonndorf	178	1 983	6 500	38 784	31 318	4 979	84 709	2 480	—	—
Neustadt	2 120	6 600	23 600	45 000	35 500	8 639	122 869	4 681	6,2	28 283
Lenzkirch	1 400	8 400	17 500	30 400	32 200	2 828	93 228	1 743	7,1	—
Kantonswald	1 200	3 000	7 000	20 000	21 100	3 735	56 035	95	6,0	—
Summe	10 169	55 383	120 110	303 784	257 128	40 849	792 071	14 371	—	—
fm je ha	5/7	28/7	60/7	151/7	128/7	20/7				
Bodenseegebiet										
Radolfzell	428	9 213	63 809	69 102	10 518	4 979	158 049	865	9,3	38 545
Konstanz	24	216	2 807	29 253	14 395	3 367	50 185	405	9,5	—
Stockach	640	7 450	11 750	14 930	19 044	4 413	59 391	1 372	—	—
Meßkirch	4 740	13 400	61 820	148 500	51 900	7 697	292 557	2 396	7,5	33 600
Meßkirch F. F.	2 300	13 000	44 360	124 000	60 760	1 870	246 420	700	7,5	—
Pfullendorf	255	387	12 656	24 870	15 711	4 050	58 000	1 490	—	—
Summe	8 387	43 666	197 202	410 655	172 328	23 376	864 602	7 228	—	—
fm je ha	8/7	43/7	197/7	410/7	172/7	23/7				

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

erschöpflichen Fichtenvorräten kam es jedoch in dieser Zeit noch nicht zu einer wesentlichen Verminderung der Käferholzmengen. Sie hielten sich auf nahezu der gleichen Höhe wie 1947. An manchen Orten war sie ein wenig zurückgegangen, hatte aber an anderen noch zugenommen.

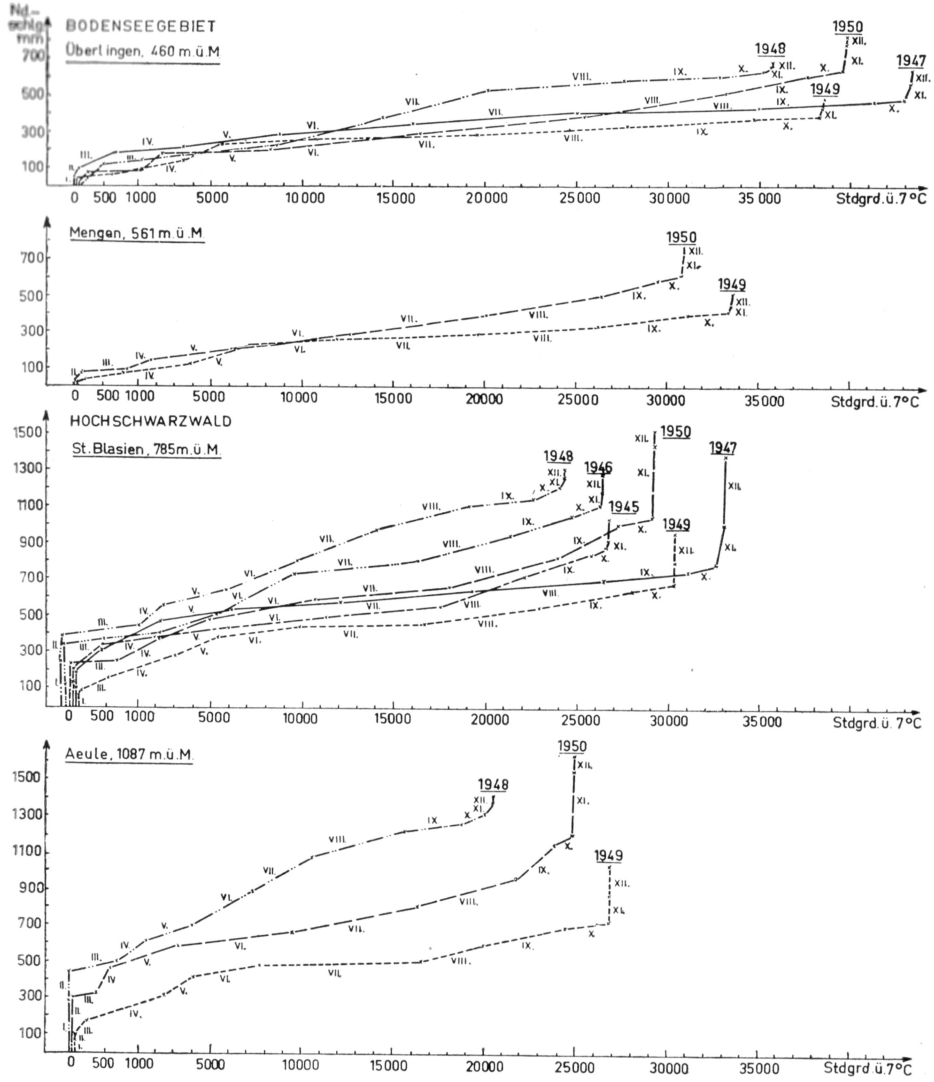

Fig. 2. Die Witterung von Südwestdeutschland in verschiedenen Höhen über dem Meer, dargestellt durch Klimagramme nach Lossnitzer

Die beiden erstgenannten Rätsel, wobei es sich um das frühzeitige Entstehen der Schäden auf den kühleren Bergen und um das plötzliche Hervorbrechen großer Käfermassen im Jahre 1946 handelt, sind schwieri-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

ger zu beantworten. Sie rühren an entscheidende Fragen des Massenwechsels der Fichtenborkenkäfer. Man erinnert sich, daß bei seinem Beginn die Käferentwicklung am Bodensee erheblich zurückblieb und daß sie nach 1946 stark überhandnahm. Zunächst waren die Schäden auf dem Gebirge größer als am Bodensee. Der Schwarzwald hielt diesen Vorsprung bis Ende 1945 mit seinem sehr heißen Sommer. Im Jahre 1944 fielen bei Radolfzell 8 487 fm und auf dem Gebirge 10 168 fm Schadholz an. Dann aber wuchsen die Schäden am Bodensee weit über die der Bergwälder hinaus.

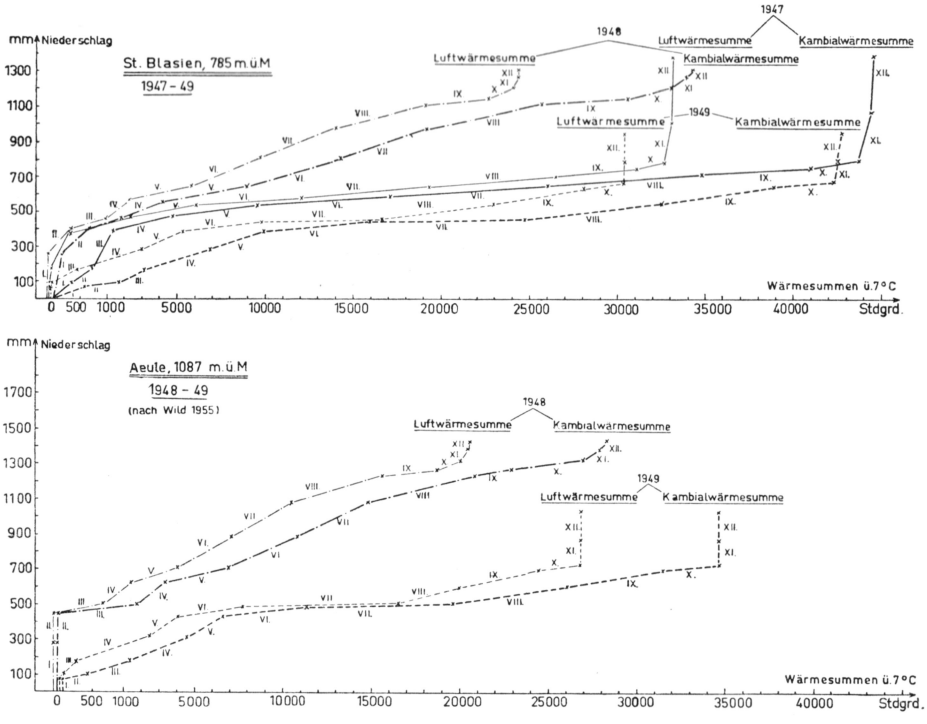

Fig. 3. Lufttemperatursummen, Kambialtemperatursummen und Niederschläge im Hochschwarzwald

Dieser Vorgang steht mit den klimatischen Bedingungen in den drei großen südbadischen Käferbezirken in krassem und zunächst unverständlichem Widerspruch (Fig. 2). Am Bodensee herrschte gewöhnlich und so auch während der Käferjahre ein wesentlich wärmeres Klima als im Schwarzwald. Auch die Temperaturen von Meßkirch lagen höher als die auf dem Gebirge. Sie hielten etwa die Mitte zwischen dem Bodenseeklima und dem der Berge. Es ist daher nicht zu verstehen, weshalb die Käfermassen sich auf dem Hochschwarzwald eher entwickelten als auf der Ebene, und warum sie in den wärmsten Gebieten des Landes, am Boden-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

see, sich am spätesten zeigten. Zieht man außerdem die Kambialtemperatur unter der Rinde mit heran, so wird der Unterschied noch größer. Sie entsteht dadurch, daß die Sonne auf der Südost-, Süd- und Südwestseite die Rinde erhitzt. Auf diese Weise entstehen besonders im Frühjahr und Herbst bei senkrechtem Auffallen der Strahlen in der Rinde beträchtliche höhere Temperaturen als in der Luft (Fig. 3).

Da die Käfer sich vielfach auf der warmen Südseite der Bäume zum Brüten zusammendrängen, so muß diese Kambialtemperatur unter der Rinde für die Käferentwicklung besonders günstig sein. Sie ist in 1100 m NN. auf dem Gebirge niedriger als bei 800 m und wird bei 400 m größer als bei doppelter Höhe (Fig. 2). Im Schwarzwald bedeutet sie auf den Südhängen eine erhebliche, zusätzliche Begünstigung der Käferentwicklung. Am Bodensee erbringt sie etwa 10000 Stundengrad mehr als die Luftwärme. Es kann daher durch ihren Einfluß eine weitere Käfergeneration entstehen.

Da es keinem Zweifel unterliegt, daß günstige klimatische Bedingungen der Insektenentwicklung förderlich sind, so bedarf es einer Klärung, warum auf dem kühleren Schwarzwald die Käfermassen zuerst entstanden sind. Sie bietet sich an, wenn man die Fallholzmengen des letzten Jahrzehntes in verschiedenen Käferbezirken miteinander vergleicht und somit den Ernährungsfaktor zu Beginn der Massenvermehrung mit in die Betrachtung der Vorgänge einbezieht. Dabei zeigt sich, daß im Schwarzwald jährlich sehr große Mengen von Sturmholz und Schneebruch anfallen. Infolgedessen gehören große Käferholzmengen mit einer starken Bevölkerungsdichte der Kerfe zu den Eigentümlichkeiten des Schwarzwaldes. Auch in den Jahren vor dem Massenansturm der Käfer war es nicht anders.

Am Bodensee fand sich nichts Ähnliches. Die Käferholzmengen waren bei Radolfzell vor dem Beginn der starken Käfervermehrung verschwindend gering, weil wenig Wind- und Schneebruch angefallen waren. Im Gebiet von Meßkirch trat nur an vereinzelten Stellen Sturmwurf und Käferholz auf, an anderen nicht. Wo Fallholz lag, und wo im Zusammenhang damit auch Käferholz entstand, begann die Käferübervermehrung eher und führte vielfach, genau wie im Schwarzwald rascher zu größeren Schäden als an Orten mit niedrigem Käfervorrat. Diese Feststellung birgt außerdem die wichtige Erkenntnis, daß ein noch so günstiges Klima bei ungenügender Ernährung die Käfervermehrung nicht so fördert wie ein minderes Klima bei ausreichender Fraßgelegenheit. Praktisch ist diese Tatsache insofern von Bedeutung, als wir auf das Klima keinen Einfluß haben, wohl aber die Volksdichte der Käfer regeln können.

Im Sommer 1946 trat, wie erwähnt, ein Umschwung in der Käferentwicklung am Bodensee ein, der ein sehr wichtiges Problem des Massenwechsels des großen Fichtenborkenkäfers enthüllt. Die Schäden der Buchdrucker vermehrten sich sprunghaft. Die Forstämter der Ebene verzeichneten 197000 fm Käferholz am Ende dieses Jahres, die auf dem

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Hochschwarzwald nur 120110 fm. Der folgende sehr heiße Sommer von 1947 vergrößerte die Unterschiede in der gleichen Richtung. Am Bodensee überstiegen die Fraßschäden die des Schwarzwaldes um 100000 fm trotz der Bekämpfung durch Menschenhand, die in der Ebene leichter durchzuführen war als auf den Bergen, und trotz der entwicklungshemmenden Hungersnot, die sich bereits 1947 geltend machte. Sie veränderten das Bild, wie erwähnt, in den folgenden Jahren abermals. Den Käfermassen am Bodensee gelang der große Vorsprung vor der Entwicklung im Schwarzwald durch die ungemein günstigen klimatischen Bedingungen. Der Nachweis hierfür liegt darin, daß auf der Ebene um den Bodensee mindestens drei Generationen hervorgebracht wurden, während sich auf den Bergen meist nur 1 ½ Generationen, an günstigeren Orten höchstens zwei entwickelten. Diese Erklärung ist zweifellos richtig, sie darf aber nicht als ausreichend angesehen werden. Sie genügt nicht, weil ein günstiges Klima mit hohen Temperaturen seit 1941 wirksam war. Da sich jedoch bis 1944 große Käfermengen noch nicht überall gebildet hatten, konnte das Wetter mit seiner Käferbegünstigung keinen starken Erfolg haben. Nach dem Erscheinen von immer größer werdenden Käferscharen wuchs aber sein Einfluß sichtbar von Jahr zu Jahr. Im Schwarzwald waren dagegen frühzeitig beträchtliche Massen von Käfern in den hohen Sturmholzmengen vorhanden. Die Kerfe begnügten sich zunächst allermeist mit dem Windbruch, wie die Tab. 2 zeigt. Erst nach und nach fanden sie an stehendes Holz, hier mehr, dort weniger. Sie verhielten sich genau so wie Käfer, die Fangbäume den stehenden Bäumen vorzogen. Erst nach Ausnutzung der Brutgelegenheit an liegenden Bäumen gingen sie an stehende Fichten. Nach allen Beobachtungen war der Befall von gesunden, stehenden Bäumen schwieriger als der von Fangholz. Im Schwarzwald überstieg die Menge des stehenden Käferholzes erst im Jahre 1945 die des Windwurfes. Natürlich waren nicht alle Käfer erst zu diesem Zeitpunkt an stehende Bäume angeflogen, sondern an geeigneten Orten auch schon früher. Aber erst seit diesem Zeitabschnitt befielen die Käfer in großem Außmaß gesundes, stehendes Holz. Im nördlichen, weniger hohen Schwarzwald begann schon im Jahr 1943/44 mehr Käferholz als Windbruch anzufallen, wie die Zahlen von Gengenbach und Peterstal beweisen (Tabelle 2). Im Bodenseeraum überstiegen die Käferholzmengen den Sturmbruchanfall meist auch erst im Jahre 1945. Da aber dort beide sehr gering waren, so zeigte sich auch dabei das Zurückbleiben des Bodenseegebietes in der Käferentwicklung. In Radolfzell, Meßkirch-Staat und Meßkirch F. F. überholten die Käferholzmengen die des Windbruches bereits 1944 mit Zahlen, die im Schwarzwald dazu bei weitem nicht ausgereicht hätten. Die guten Ernährungsbedingungen ermöglichten auf den Bergen frühzeitiger größere Käfermengen als die schlechten am Bodensee. Wären die Käfer stets nur auf das Fallholz angewiesen gewesen, so hätten sie keine größeren Schäden als die des Wind-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

falls verursachen können. Es gibt genug Indizien dafür, daß stehendes Holz in großem Umfang erst befallen wurde, als sich für jeden Baum eine nach vielen Hunderten zählende Käfermenge zusammengefunden hatte und gleichzeitig die Fichten welkten. Dabei half eine ungewöhn-

Tabelle 2. Der Beginn des Befalls größerer Mengen stehender Bäume in den Badischen Käfergebieten
F = Fallholz, K = Käferholz in fm

Forstamt		1943	1944	1945	1946
Schwarzwald					
St. Blasien	F	4 955	6 575	4 622	4 767
	K	700	4 700	31 000	43 000
Schluchsee	F	5 302	8 712	1 904	2 421
	K	136	571	4 400	22 510
Bonndorf Staatswald	F	5 485	5 013	579	1 258
	K	559	178	1 983	6 500
Neustadt	F	8 638	9 399	4 286	10 094
	K	810	2 120	6 600	23 600
Lenzkirch FF	F	5 557	8 546	7 233	1 557
	K	400	1 400	8 400	17 500
Gengenbach	F	1 990	90	1 070	1 680
	K	2 730	4 000	13 600	14 500
Bad Peterstal	F	646	748	1 036	135
	K	633	1 743	6 250	22 100
Bodenseeraum					
Konstanz	F	15	29	10	421
	K	123	24	216	2 807
Radolfzell	F	336	361	338	1 444
	K	—	428	9 213	63 809
Pfullendorf	F	1 568	751	629	3 036
	K	52	255	387	12 656
Meßkirch Staat	F	10 316	989	1 075	3 463
	K	2 500	4 740	13 400	61 820
Meßkirch FF	F	4 220	350	360	650
	K	130	2 300	13 000	44 360

lich hohe Temperatur, die noch vorhandenen Widerstände zu brechen. Sie förderte unmittelbar auch die Käfer, die bei einer Temperatur von 30—35° C wesentlich angriffslustiger und leistungsfähiger als bei Temperaturen um 20° C waren. Diese Angabe wird durch das Flug- und das

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Bohroptimum bestätigt, die beide etwa um 30° C liegen (Bender, 1948; Merker, 1949; Vite, 1950; Merker & Wild, 1954).

Auf die Frage, warum die Fichten am Bodensee, deren Verfassung bereits seit 1941 manchenorts käfergünstig war, nicht schon damals von den Käfern angegriffen wurden, gibt es nur eine Antwort: Es hatten sich noch nicht genug Käfer zusammengefunden, um stehende Bäume in größerer Zahl mit Erfolg zu befallen.

Diese Tatsache steht im Gegensatz zu gewissen, neuerdings geäußerten Ansichten über die Ursachen der Übervermehrung von Fichtenborkenkäfern (Kraemer, 1952). Sie hat jedoch bei verschiedenen Nachprüfungen nicht im Geringsten an Gewicht verloren (s. S. 259). Ganz besonders ist sie durch unsere Beobachtungen an *Tsuga heterophylla* bestätigt worden (Merker, 1954).

In den Zeiten der geringen Bevölkerungsdichte des eisernen Bestandes blieben die Fichtenborkenkäfer secundär schädlich. Sie fristeten ihr Leben an Fallholz, Schneebruch oder an Bäumen, die durch Blitze oder starke Fällungswunden oder auch durch Pilze geschädigt worden waren. Im Laufe der Überhandnahme aber wurden die Kerfe primär schädlich. Sie fielen unbeschädigte, stehende Stämme unter dem Drang des Hungers und des Eierlegens an und erweiterten auf diese Weise ihre Ernährungsmöglichkeit. Dergleichen wurde während der Käferjahre überall beobachtet und bestätigt. Der mehrfach erwähnte Notfraß der Käfer an anderen Koniferen entstand unter ähnlichen Bedingungen. Erst der Befall vieler stehender Bäume wurde verhängnisvoll für unseren Wald. Noch ist aber unklar, welche Außenbedingungen zur Umstimmung der Kerfe führten, die den Angriff auf die stehenden Bäume verursachten. Der Hunger allein genügte zur Erklärung der Vorgänge nicht. Denn nicht alle Fichten wurden in einem Käfergebiet gefressen. Die Käfer gingen auch in manchen Gebieten bereits zum Notfraß über, obwohl noch fraßreife Bäume in der Nähe standen. Auch neben umfangreichen kahlen Käferherden blieben ebensogroße oder größere Fichtenbestände unangetastet. Danach erweckt es den Anschein, daß stehende Fichten nur zu bestimmten Zeiten und nur an besonderen Orten für die Käfer ausnutzbar waren. Bisher wurden die physiologischen Zustände der Wirtsbäume unserer Kerfe nicht beachtet oder als gleichartig vorausgesetzt. Da jedoch die Fichten wie alle anderen Bäume wechselnde physiologische Zustände im Laufe der Monate aufweisen, muß sich unsere Aufmerksamkeit ihnen zuwenden. Für die Käfer haben sie sich als belanglos erwiesen.

2. Die Anfälligkeit der Fichten gegenüber Borkenkäfern

Über die Anfälligkeit der Fichten beim Angriff von Borkenkäfern ist außer Vermutungen nichts näheres bekannt. An stehenden Bäumen war es sehr schwierig, irgendwelche Anhaltspunkte festzustellen, die einen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Zusammenhang mit dem Käferbefall hätten verraten können. Man kam erst weiter, als zwischen dem Käferbefall und bestimmten physiologischen Zuständen der Fichte Zusammenhänge nachweisbar wurden (MERKER, BRAUER, ZINECKER, 1949).[1]) Die Preßsäfte aus der Rinde des Stammes, der Zweige sowie aus den Nadeln nach der Methode von WALTER (1931) zeigten im Laufe des Jahres und von Jahr zu Jahr Unterschiede in ihren osmotischen Werten. Über die nicht von außen erkennbaren physiologischen Zustände der Fichten geben diese osmotischen Werte Auskunft. Mehr als zweitausend Messungen verschafften einen guten Einblick in diese Zusammenhänge. Sie wichen von den Ergebnissen der Botaniker nicht ab, sondern ergänzten sie nur für unsere Zwecke. Wir haben dieses Verfahren seit 1940 bei forstzoologischen Fragen verwendet. Es läßt Vergleiche zu, weil es als ein Summen-Verfahren reproduzierbare Mittelwerte liefert.

Die osmotischen Werte der Preßsäfte von gesunden und ausreichend mit Feuchtigkeit versorgten Stämmen betrugen an der Wurzel gewöhnlich 7—8 Atm., in der Stammitte 9—10 Atm. und unter der Krone 11—12 Atm. In Trockenzeiten stiegen sie im oberen Stammteil auf 16, 18 oder 20 Atm. an. Noch höhere Werte entstanden in der Krone. Bei Regen gingen die hohen Werte auf 7—12 Atm. zurück, wurden also wieder normal. Auch über Nacht, wenn der Zustrom des Wassers im Boden die Verdunstung in der Krone überstieg, setzte ein Absinken der Werte ein. Vor Sonnenaufgang erreichten sie den tiefsten Stand, der bei gesunden Bäumen nicht unter die Normalwerte hinab ging.

In langen Dürrezeiten stiegen die osmotischen Werte der Preßsäfte stetig weiter an. Auch die am längsten normal bleibenden Werte am Stammfuß erreichten nun ebenfalls 16—18 Atm. Sie sanken auch über Nacht nicht mehr ab! Ihr Anwachsen am ganzen Stamm war ein Zeichen dafür, daß der Wassermangel für die Pflanze chronisch geworden war. Im Boden sammelte sich nicht mehr genügend Wasser, so daß auch während dieser Zeit die Pflanze keine Erholungsmöglichkeit mehr hatte. Der Wassermangel wurde bei weiterem Andauern der Trockenheit für sie gefährlich. Nur ein rechtzeitiger Regen konnte sie noch retten, sonst mußte sie vertrocknen.

Das Ansteigen der osmotischen Werte bedeutete ein Welken der Bäume. Die Käfer vermochten diesen Zustand auszunutzen. Sie fanden einen geringeren Widerstand in den Fichten vor, weil der Turgor und das Harzungsvermögen der Pflanzen im Schwinden waren. Die Kerfe hatten es leichter, solche Bäume zu überwinden als vollturgeszente. Trotzdem war das Einbohren in diese Fichten für die Käfer mit stärkerem Widerstand verknüpft als bei gefällten oder vom Winde geworfenen Bäumen. Eben deshalb zog sich der Befall stehender Bäume hinaus, bis genügend Käfer beisammen waren, um den Widerstand einer Fichte gemeinsam brechen

[1]) KRÄMER (1952) hat die Arbeit von MERKER und seinen Mitarbeitern merkwürdigerweise in das Jahr 1950 verlegt!

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

zu können. Das Sammeln der Kerfe an der ausgesuchten Fichte wurde durch den Rindenduft vermittelt (s. S. 263). Er spielte dabei eine entscheidende Rolle.

Das Gleiche galt auch für einen anderen Baumzustand, wobei ebenfalls Wassermangel herrschte. Das Welken der Fichten entstand dabei auf andere Weise. Im Frühjahr wurden beim Zuwachs im Stamm und beim Schieben von Trieben und Nadeln Vorräte verbraucht, die anscheinend nicht rasch genug assimilatorisch ersetzt werden konnten. Man stellte im Preßsaft von Nadeln, Trieben und dem Bastgewebe der Rinde ein Absinken der osmotischen Werte fest. Sie fielen entweder bis an oder

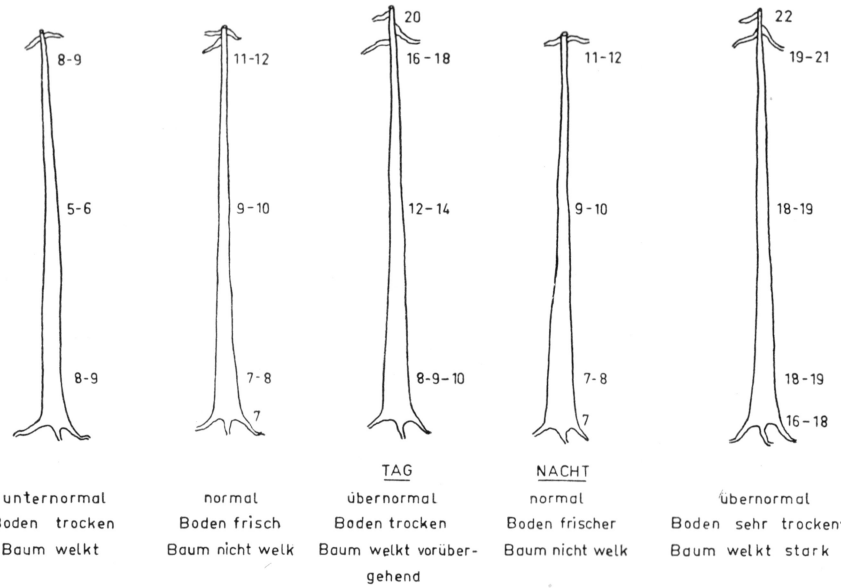

Fig. 4. Verschiedene physiologische Zustände der Fichten auf unterschiedlichen Standorten, dargestellt durch die osmotischen Werte der Rindenpreßsäfte

unter die niedrigste Normalgrenze, die bei etwa 7 Atm. liegt. Diese Tiefwerte entwickelten sich in der Ebene im Mai und Juni, auf dem Gebirge bei einer Höhe von 1000 und mehr Metern erst im Juli. Daraus scheint hervorzugehen, daß diese Vorgänge tatsächlich Folgen des Wachstums sind, was auf dem Gebirge erst im Juli einsetzt. Verstärkt wird das Absinken dieser osmotischen Werte in Trockenzeiten; es kommt aber auch auf feuchten Böden vor (Fig. 4). Mit diesen Vorgängen war, wie erwähnt, die Möglichkeit des Welkens der Bäume verbunden. Bei starkem Ausmaß sanken Turgor und Harzungsvermögen erheblich. Solche Bäume waren daher ebenfalls käfergefährdet. Es besteht aber eine wesentlich geringere Koinzidenz für das Zusammenkommen mit den Käfern als bei den weitverbreiteten, hohen osmotischen Werten. Die unternormalen Werte ent-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

standen weder im März, wenn die Käfer Ernährungsfraß machten, noch im April zur Zeit des ersten Brutfraßes. Auch eine zweite Käfergeneration kam in der Ebene zur Zeit ihres Fluges im Juli nicht mehr mit den tiefen Werten zusammen, sondern traf wieder auf die ansteigenden. In den Gebirgswäldern bei 1000—1300 m hatten die Kerfe mehr Gelegenheit, welkende Bäume tiefster osmotischer Werte anzugreifen. Im Jahre 1949 konnten wir jedoch einen solchen Befall auf dem Schauinsland (1200 m) nicht beobachten, weil die Kerfe mit ihrer zweiten Generation zu spät kamen. Ende Juli und im August gingen auch auf den Bergen die osmotischen Werte bereits wieder in die Höhe.

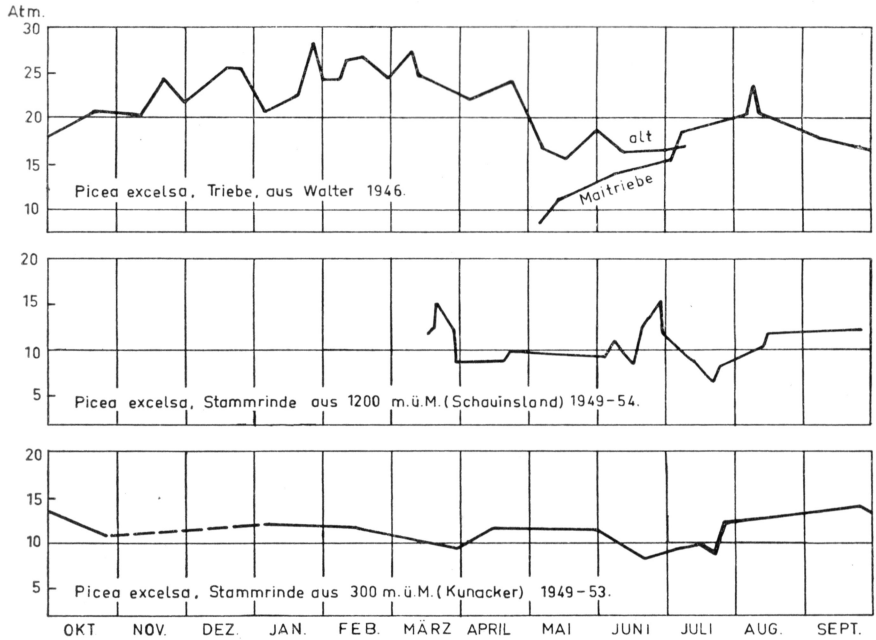

Fig. 5. Jahreskurve der osmotischen Werte von Fichtentrieben und Fichtenstammrinde. Die Rindenproben wurden den Stämmen in 10 m Höhe entnommen. Der Kunacker ist feucht, die osmotischen Werte ausgeglichen normal. Der Schauinsland ist trocken, die Werte sind unausgeglichen, meist übernormal und normal, selten unternormal

Fichten mit normalen osmotischen Werten in den Preßsäften wurden von den Fichtenborkenkäfern nicht beachtet (Fig. 5). Im Gegensatz hierzu hatten unsere Tannenborkenkäfer die amerikanische *Tsuga heterophylla* bei durchaus normalen osmotischen Werten angegriffen und sie trotz starker Gegenwehr vernichtet. Das Verhalten der Fichtenborkenkäfer wiederholte sich also nicht überall bei ihrer Verwandtschaft. Die Tatsache, daß Buchdrucker Fichten mit normalen osmotischen Werten in den Preßsäften nicht beachteten, macht es verständlich, daß dicht bei-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

einander die einen Bäume angegriffen wurden, die anderen aber unberührt blieben. Es klärt sich auch die merkwürdige Beobachtung, daß die unterdrückten Fichten der vom Käfer völlig vernichteten Bestände das Verhängnis überstanden. Infolge der eingeschränkten Verdunstung behielten sie auch im heißen Sommer normale oder nahezu normale osmotische Werte und wurden aus diesem Grund von den Käfern nicht beachtet.

Es ist äußerst günstig für unsere Fichtenwälder, daß Borkenkäfer sich nicht wie die Tannenborkenkäfer an der Tsuga verhielten und jeden beliebigen stehenden Baum überwältigten, wenn nur genügend Käfer beisammen waren. Die Kerfe wären dann viel gefährlicher geworden, und die großen Schäden des letzten Käferfraßes hätten noch mehr zugenommen.

Wenn man sich auch nicht vorstellen kann, daß die Käfer unmittelbar zu den osmotischen Werten der Pflanze in Beziehung treten, daß sie

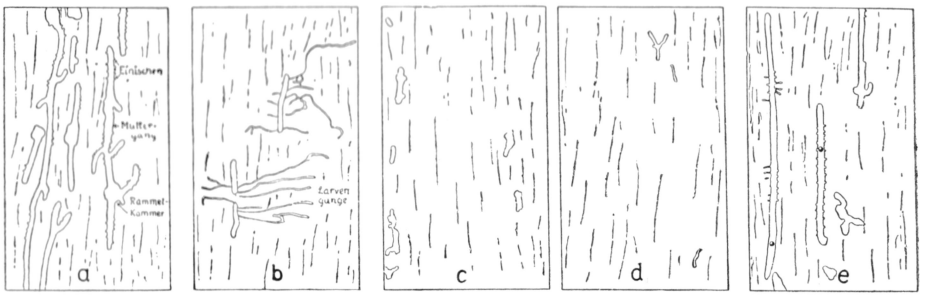

Fig. 6. Befall von Fichten verschiedener physiologischer Zustände, ausgedrückt durch die osmotischen Werte des Rindenpreßsaftes

a) Fichte. Osmotischer Wert: 18 Atm. — b) Fichte. Osmotischer Wert: 14 Atm. — c) Fichte. Osmotischer Wert: 10 Atm. — d) *Tsuga heterophylla.* Osmotischer Wert: 10 Atm. — e) Fichte. Osmotischer Wert: 6 Atm. — a) und e) natürlicher Befall. — b) bis d) Käfer angesetzt. — Die osmotischen Werte stammen aus der nächsten Nähe der Fraßbilder und wurden bei Abnahme der Rindenproben, also beim gezeigten Fraßzustand gemessen

Merkzeichen von ihnen erhalten, oder daß sie von ihnen angelockt werden, so erscheint es doch wichtig zu klären, ob eine unmittelbare Abhängigkeit der Kerfe besteht. Man fand, daß die Tiere unterschiedliche Beziehungen zu Flüssigkeiten nicht hatten, bei denen lediglich die osmotischen Werte verschieden waren. Es wird später auf diesen Versuch zurückzukommen sein; hier darf das Ergebnis schon vorweg genommen werden.

Dennoch besteht ein Zusammenhang zwischen den physiologischen Zuständen der Fichten und dem Angriff der Kerfe. Bei starkem Welken waren die Bäume dem Käferbefall ausgeliefert. Dabei blieb es unwesentlich, auf welche Weise das Welken entstanden war, ob bei hohen osmotischen Werten im Preßsaft oder bei niedrigen (Fig. 6). Die Fraßbilder 1 u. 5 stellen Rindenproben aus Bäumen mit hohen und sehr

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

niedrigen osmotischen Werten im Preßsaft dar. Sie bedeuten nicht die Werte beim Befallsbeginn. Beide Rindenproben wurden aber im Zustand des Anfangsfraßes untersucht. Die osmotischen Werte der Rindenpreßsäfte hatten sich daher noch nicht sehr wesentlich geändert. Bei beginnendem und fortgeschrittenem Larvenfraß sanken sie gewöhnlich rasch und stark. Die hohen Zahlen bei *a* sind demnach ein Beweis für nur schwach abgesunkene Werte. Die Fraßbilder *d* und *e* fand man nicht natürlich vor. Wir mußten sie daher durch künstlich angesetzte Käfer fressen lassen.

Hierdurch wird bewiesen, daß, wie schon früher berichtet (Merker, Brauer & Zinecker, 1949), man veranlassen kann, daß Fichten aller physiologischen Zustände befallen werden. Die Angriffe vereinzelter Käfer auf normale Bäume kommen aber wegen der Abwehr durch Turgor und Harz nicht voran. Das gilt sowohl für den Buchdrucker an der Fichte wie für die Gruppe der krummzähnigen Tannenborkenkäfer an der Hemlockstanne. Massenangriffe der letztgenannten Schädlinge auf die nicht welkenden *Tsuga heterophylla* gelangen zwar, brauchten aber wegen der starken Abwehr bis zur Brutreife der Bäume 4 Jahre. Der Angriff der Fichtenborkenkäfer erfolgte stets auf welke stehende Bäume, wie sich überall bestätigen ließ. Sie boten jedoch vereinzelten Käfern noch so großen Widerstand, daß normale Brutbilder noch nicht gelangen (Fig. 6). Große Massenangriffe der Käfer auf welke Fichten waren erfolgreicher. Sie schädigten die Bäume so rasch und schwer, daß die Ausbildung der Larvengänge ohne Schwierigkeiten und fast hundertprozentig vor sich ging. Einzelkäferbefall bedurfte zum Erfolg günstigerer Bedingungen als Käfermassen. Über die Anzahl der angreifenden Käfer wird auf S. 263 u. 264 näheres berichtet.[1])

Wie die Kerfe gerade die Bäume finden, die sie auch zu überwältigen vermögen, ist eine weitere Frage. Sie wird im folgenden Abschnitt beantwortet.

3. Die Anlockung der großen Fichtenborkenkäfer an ihre Brutbäume

Werden auch nur Fichten mit bestimmten physiologischen Zuständen von den Käfern angefallen, so gibt es jedoch keinen Anhaltspunkt dafür,

[1]) Beim Befall der Fichte durch *Ips typographus* hat Krämer (1952) eine „Brutbaumdisposition" angenommen. Sie soll bei dem osmotischen Wert von 6 Atm. im Rindenpreßsaft der Fichte liegen. Der Beweis ist aber aus folgenden Gründen nicht gelungen.

1. Die am Versuchsende gemessenen osmotischen Werte gelten nicht für den Befallsbeginn Fig. 6.
2. Osmotische unternormale Werte um 5—6 Atm. treten nicht häufig auf. Sie treffen vielfach mit dem Käferflug nicht zusammen (S. 256 u. 257).
3. Für die Käfer ist beste Anlockung wichtiger als eine „Brutbaumdisposition" (S. 263).
4. Käferschwärme greifen noch widerstandsfähige Bäume mit Erfolg an, die vereinzelt anfliegende Käfer abweisen würden (Befall harzreicher, stehender Fichten. Vgl. S. 265).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

daß die größere oder geringere Trockenheit in den Bäumen sich den Schädlingen deutlich macht und sie anlockt, so daß sie daraufhin anfliegen. Alle Beobachtungen deuten vielmehr darauf hin, daß sich zwischen sie und die Kerfe ein weiteres Glied der erwähnten Kausalkette schiebt und eine Verbindung zwischen den Kerfen und geeigneten Bäumen herstellt.

So beobachteten wir, daß warme Rinde unter der Baumkrone mit Vorliebe von den Kerfen aufgesucht wurde. Sie bohrten sich dort geschäftig ein. Ihre Arbeitsbesttemperatur lag, wie erwähnt, bei 30° C. Versuchte man aber die Käfer an Orte optimaler Wärme lediglich durch die Temperatur zu locken, so versagten sie vollständig. Geruchlose, warme Gegenstände waren ihnen gleichgültig. Es ist also nicht die Temperatur,

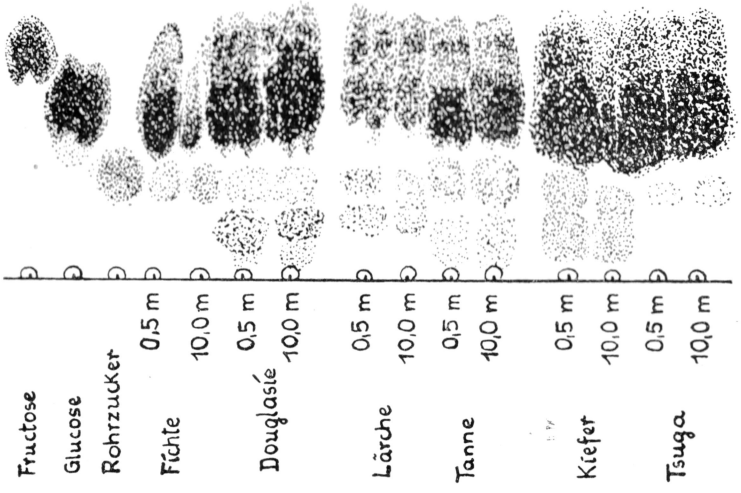

Fig. 7. Die Zucker in Coniferenrindenpreßsäften (Bastregion) aus 0,5 und 10 m Stammhöhe

Es werden durch das Verfahren der Papierchromatographie hauptsächlich Fructose und Glucose, dann aber auch noch Rohrzucker in geringerer Menge nachgewiesen. Außer den Genannten kommen noch Spuren weiterer Zucker vor

die sie anlockt. Fichtenrindenstücke und die daraus gepreßten Säfte wurden dagegen sofort gesucht und aufgefunden. Ausgepreßter Rindenbastsaft lockte die Käfer durch einen unbekannten Stoff ungemein stark an. Da in der Bastsäften neben anderem auch verschiedene Sorten von Zuckern zu insgesamt ca. 15% festgestellt wurden, so war es wichtig, ihre Rolle zu erkennen, die sie bei der Anlockung der Käfer zum Bastsaft spielten (Fig. 7). Verdünnte man ihn auf 1:1000 mit Brunnenwasser, so konnte zeitweilig noch eine deutliche Bevorzugung des verdünnten Bastsaftes vor reinem Wasser festgestellt werden. Die Zucker lockten indessen die Käfer nicht. Sie hatten keinen Geruch, auch nicht für die Käfer. Sie veranlaßten jedoch die Kerfe zum Bleiben und zu nachhaltigem Fressen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Sie sind daher als Geschmacksstoffe von Bedeutung und werden von den Kerfen als fraßanregende Mittel ausgenutzt; ob sie die einzigen bleiben werden, ist noch unsicher. Wir fanden im Fichtenbastsaft im wesentlichen Traubenzucker, Fruchtzucker, Invertzucker und Rohrzucker. Der Gehalt an Traubenzucker ist am größten und macht etwa 3—4% aus. Der Fruchtzucker erreicht ebenfalls 3%, während Rohrzucker mit 2% und Invertzucker etwa mit 3% im Bastsaft vertreten sind (vgl. auch WEHMER 1928—35; SCHWALBE 1930 und WISLICENUS 1928).

Verdünnte man die Zucker einzeln mit Wasser, so wurde ihre Geschmacksschwelle bei 1:30 erreicht. Mischte man sie so, wie sie im Bastsaft vorkamen, so lag die Geschmacksschwelle des Gemisches ebenfalls bei etwa 1:30. Nach diesem Ergebnis konnte der Geruch des Bastsaftes von seinem Zuckergeschmack getrennt werden. Es gelang ein entscheidender Versuch. Boten wir den Käfern an Sonnenrosenmark, im Boden

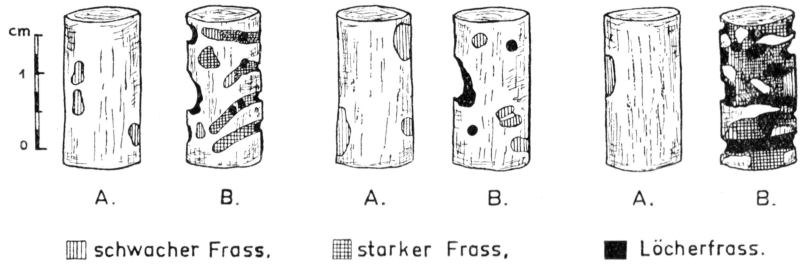

Fig. 8. Nachweis der Wirkung von Lockstoff und Fraßstoff im Fichtenbastsaft. Sonnenrosenmarkstücke mit Fichtenbastsaft getränkt, im Boden 3 cm tief vergraben, von Borkenkäfer gefunden und befressen

A) Ausgepreßter Fi-Bastsaft
1:100 verd. mit Quellwasser
Anlockung erfolgt
kein Zuckergeschmack
Fraßanregung gering

B) Ausgepreßter Fi-Bastsaft
1:100 verd. mit Quellwasser
Anlockung erfolgt
Zuckergeschmack wieder hergestellt durch
2,5%ige Zuckerlösung
Fraßanregung stark

Ergebnis:
1. Lockstoff kein Fraßstoff
2. Zucker kein Lockstoff
3. Zucker = Fraßstoff

eingegraben, Bastsaft in Verdünnung von 1:100, der noch deutlich anlockte, so blieben die Käfer nicht lange beim Fressen. Träufelte man aber auf das eine Sonnenrosenmarkstückchen mit der genannten Bastsaftverdünnung 2,5%ige oder 5%ige Zuckerlösung auf, so wurde der Duft- und Fraßstoffträger viel stärker befressen als der nicht zuckerhaltige. Im Versuch A der Fig. 8 war den Käfern nur Lockstoff, im Versuch B Lockstoff und Zucker zusammen geboten worden.

Dieses Versuchsergebnis lehrt, daß neben dem Lockstoff auch Fraßstoffe im Bastsaft vorhanden sind. Sie halten die Käfer am Fressen (MER-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

KER, 1953). Würden sie nur angelockt und fänden sie dabei nichts, was ihnen schmeckte und sie nährte, so gäbe es keine Massenvermehrung. Die Zucker und Eiweiße des Bastsaftes und vermutlich noch andere Stoffe sind für die Käferentwicklung unentbehrlich. Zum Auffinden der Nahrung sind die Lockstoffe von großer Wichtigkeit, ohne sie käme es nicht zu einem Befall stehender Fichten und ebenfalls zu keiner Übervermehrung der Schädlinge.

Als Duftstoffe der Fichtenrinde für die Rüsselkäfer haben die Chemiker Ölsäure-, Linolensäure- und Stearinsäuremethylester gefunden. Sie sind Stoffe, die entweder unangenehm oder ganz dumpf wie eine Stearinkerze riechen. Sie haben gar nichts mit dem köstlichen Harzgeruch unserer Koniferenwälder gemein. Harz und Harzduft hatten vielmehr stets eine abstoßende Wirkung für die Käfer. Auf die braunen Rüsselkäfer war Stearinsäuremethylester bis zu einer Verdünnung von $1:10^7$, Ölsäuremethylester bis $1:10^{10}$ und Linolensäuremethylester sogar bis $1:10^{12}$ wirksam (HESSE, KAUTH & WÄCHTER, 1955, sowie KAUTH & MADEL, 1955). Die Versuche mit Fichtenborkenkäfern sind noch nicht abgeschlossen.

Die Duftstoffe aus der Fichtenrinde, an die sich die Fichtenborkenkäfer angepaßt haben, wurden für sie zu einer unerläßlichen Hilfe bei der Unterbrignung der Käferbrut an geeignete Bäume. Im Duftgewirr des Waldes lockte der Fichtenrindenduftstoff, wie Versuche lehrten, erst bei starker Dichte die Käfer an. Den anfälligen, welken Fichten entströmte der Rindenduft am stärksten. Hierbei sei an den starken Heuduft frisch gemähten Grases auf den Wiesen erinnert. Es ist für die Entwicklung der Käfermassen nicht gleichgültig, daß gerade diese Bäume den Schädlingen infolge ihrer sinkenden Turgeszenz und Harzung nur noch geringen Widerstand boten. Dafür gibt es viele Hinweise. Gefällte oder beschädigte Bäume lockten die Kerfe vor allen anderen an. Zusätzliche, durch Beilhiebe hervorgerufene Rindenlappen erhöhten die Lockwirkung in dem Maße, als man die Rindenlappen vermehrte. Stehende, unversehrte Fichten wurden auf Trockengebieten auch kleinsten Umfanges am frühesten befallen. An ihnen entstanden am raschesten große Käfermengen. Wie erwähnt, liegt die Ursache hierfür im Ausmaß des Welkens der Bäume. Da es auf einer ausgedehnten Fläche stets Unterschiede in der Wasserversorgung gibt, so folgt hieraus die Veranlassung zum Streubefall. Auf feuchten Standorten war zu gleicher Zeit entweder gar kein Käferfraß zu beobachten, oder er war nur gering und die Entwicklung zögernd. Entsprechend den physiologischen Zuständen blieben die Duftmäntel um diese Bäume schwach. Das Schicksal der bereits erwähnten (s. S. 258) unterdrückten Fichten beim Käferfraß klärt sich ähnlich. Sie blieben auf großen Kahlfraßflächen oft als einzige erhalten. Ihr Rindenduft war dem normalen physiologischen Zustand entsprechend schwach. Die osmotischen Werte der Rindenpreßsäfte bewiesen, daß sie nicht welk waren. Sie wurden daher von den Käfern nicht beachtet.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Auch andere Koniferen enthalten nach unseren Studien ähnliche Duftstoffe wie die Fichten. Sie sind aber entweder hinsichtlich ihrer Menge oder nach ihrem Lockvermögen geringer. Es ist bezeichnend, daß die Buchdrucker erst, nachdem sie keine geeigneten Fichten mehr fanden, Kiefern, Stroben und sogar Buchen anfielen. In Versuchen wurden außer den Rindenbastsäften von Kiefern, Stroben und Buchen auch noch die von Tannen, Lärchen, Douglasien und *Tsuga canadensis* und *heterophylla* von den Käfern mit Hilfe des Geruchsinnes gesucht, gefunden und danach befressen.

Als allen diesen Beobachtungen und Versuchen geht hervor, daß die Fichtenrindendüfte nach ihrer Menge unterschieden werden. Zunächst wenden sich die Käfer nach der stärksten Quelle und erst, wenn sie nicht oder nicht mehr vorhanden ist, werden Duftträger geringeren oder geringsten Grades ausgewählt, wie das Anfliegen von anderen Koniferen und schließlich Buchen bewies, die nach den Versuchen alle schwaches oder schlechtes Lockvermögen hatten. Diese Auswahl ist für den Käfer biologisch notwendig. Sie hilft ihm gleicherweise bei seiner Erhaltung wie beim Übergang zur Massenvermehrung.

Diese Beobachtungen gelten zunächst nur für die Fichte, wie der folgende Bericht beweist.

Unsere Tannenborkenkäfer wählten bei der amerikanischen *Tsuga heterophylla* Bäume zum Befall aus, die durchaus gesund waren und nicht welkten. Sie wurden mitten im Bestand totgefressen, so daß Sonnenstrahlen die Stammrinde weder besonders erwärmen noch ein teilweises Welken hervorrufen konnten. Die Duftwolken waren bei diesen sehr kräftigen Tsugabäumen bereits so stark, daß die Käfer ihr Welkwerden nicht abzuwarten brauchten, sondern schon vom normalen Zustand stark genug angelockt wurden (Merker, 1954). Dieses Zusammenstimmen von Baumzustand und Käferbefall war bei der Tsuga nicht so ausgeglichen und günstig für die Kerfe wie bei der Fichte. Zur Überwältigung dieser Koniferen zogen sich die Käferangriffe in unserem Beobachtungsgebiet mindestens vier Jahre lang hin (Merker, 1954). In diesem Zusammenhang ist es von Bedeutung zu wissen, von welcher Käfermenge die Tsuga und die Fichten angegriffen und überwältigt wurden. Bei den 30jährigen Hemlockstannen waren es ca. 400 Käferweibchen, die sich im Frühjahr auf etwa 3—4 m Stammlänge verteilten und einbohrten. Durch diesen starken Angriff wurde der Baum geschwächt. Er hätte sich aber wieder erholt, wenn nicht im Herbst desselben Jahres nochmals ein umfangreicher Angriff erfolgt wäre, der zum Totfraß führte. Er entwickelte sich über dem Frühjahrsfraß auf ebenfalls etwa 4 m Stammlänge. Es waren abermals mehr als 400 Käferweibchen, die gleichzeitig ihre Gänge nagten (Fig. 9). Da außerdem andere noch in der Krone fraßen, war der Angriff umfangreicher als im Frühjahr und unsere angegebenen Zahlen sind Mindestwerte. Bei der Fichte genügte gewöhnlich ein Angriff, um die Bäume

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

totzufressen. Er war aber wesentlich umfangreicher. An 100jährigen Stämmen nagten auf dem Höhepunkt der Massenvermehrung am Bodensee im Durchschnitt 4000 Käferweibchen. Ihnen gelang es zusammen mit ihrer Brut, die Bäume bis zum Ausfliegen der neugeborenen Käfer totzufressen. Bei geringerem und einseitigem Befall insbesondere gegen Ende des Überhandnehmens der Fichtenborkenkäfer kam es vor, daß der Fraß nicht sofort tödlich war. Der Befall auf der Rindenflächeneinheit

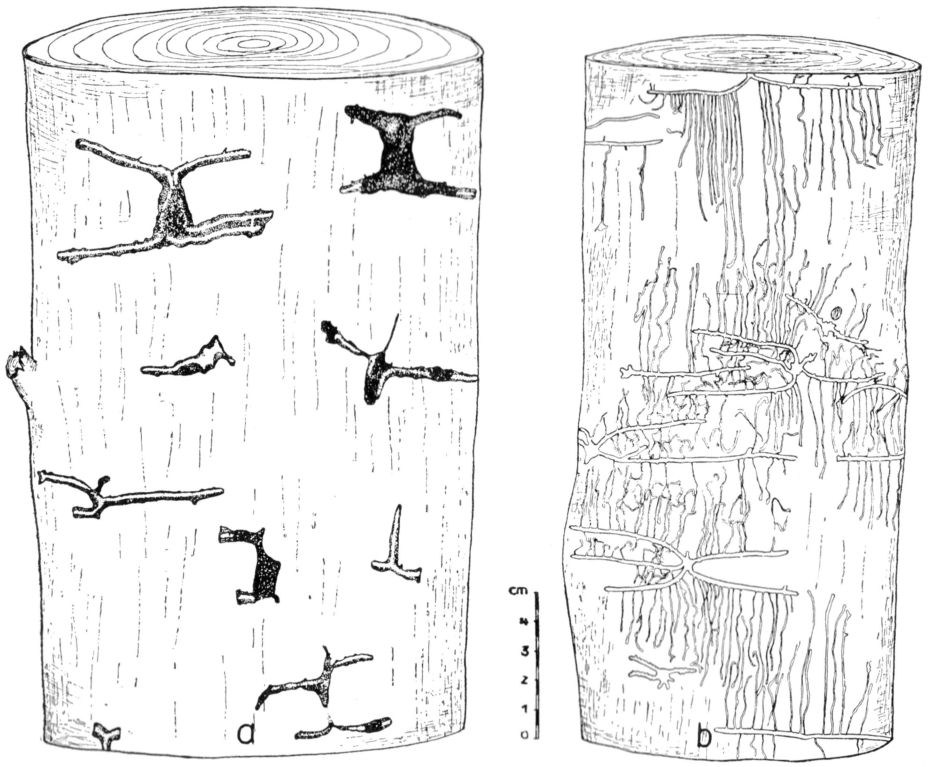

Fig. 9. Stamm von *Tsuga heterophylla*

a) Im Frühjahr von ca. 400 Käferweibchen auf 4 m befallen. Angriff abgewiesen. Fraßbilder behindert, unnormal und mit Harz angefüllt, das glashart wird. Stammteil b), über a) gelegen, im darauffolgenden Herbst auf 4 m von ebenfalls mehr als 400 Käferweibchen befallen. Die Männchen sind nicht mitgezählt. Dieser Angriff, der vierte, ist nach der starken Schwächung im Frühjahr (Bild a) tödlich

dürfte bei beiden Baumarten Tsuga und Fichte etwa gleich dicht gewesen sein. Die Ausdehnung des Fraßes über den ganzen Stamm war aber zur Zeit der größten Käfervermehrung an der Fichte häufig, bei der Hemlockstanne jedoch nie eingetreten. Dichter Befall auf 10—20 m am Fichtenstamm waren keine Seltenheit. Der Fraß *a* und *e* der Fig. 6 kam durch starke Lockwirkung des Fichtenrindenduftes an stehenden welken Fichten auf natür-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

lichem Wege zustande. Die Fraßbilder *b*, *c* und *d* stammen dagegen von angesetzten Käfern, die 10, 14 und 25 Tage zum Fressen Zeit hatten. Von freifliegenden Käfern wäre der Befall nur zum Teil möglich gewesen. Insbesondere war die Lockwirkung von 3 so gering, daß dieser Baum von ihnen nicht hätte befallen werden können. Fraß *d* wurde von *Ips spinidens* an *Tsuga heterophylla* hervorgerufen. Jeder einzelne frei lebende Tannenborkenkäfer hätte an den Hemlockstannen gleich stark fressen können, jedoch nur beim gleichzeitigen Zusammenwirken von vielen Käfern wären die Fraßbilder größer oder vollständiger geworden.

Im Laufe der Käferübervermehrung wurden immer mehr Fichten gefressen, deren Widerstand noch nicht geschwunden war, weil die Käfermengen zunahmen. Befallsdichte und Arbeitsleistung dieser Käfermassen stiegen an. Infolge der hohen Temperaturen wuchsen die Angriffslust und die Bohrgeschwindigkeit der Kerfe. Die Abwehrkräfte der Bäume wurden überrannt. Es war also nicht nur die hohe Temperatur, die mehr und mehr anfällige Fichten hervorbrachte, sondern auch der heftige Legedrang und die gesteigerte Angriffswucht der Kerfe an den hohen Schäden in dieser Zeit schuld.

Die überall sich wiederholende Beobachtung, wonach jüngste und junge Fichten erst in der Not vom Käfer befallen, Altfichten aber auffällig bevorzugt werden, läßt sich durch die vorliegenden Erfahrungen verständlich machen. Diese Vorgänge hängen ebenfalls mit der Wasserversorgung der Bäume in Trockenzeiten zusammen.

Bei denselben äußeren Bedingungen waren in alten wie jungen Fichten die gleichen osmotischen Werte im Rindenpreßsaft zu finden. Ergaben sich auf verschiedenen Standorten unterschiedliche osmotische Werte, so hatten die Bastsäfte doch die gleiche Lockwirkung. Diese Feststellungen beweisen, daß die ausgepreßten Rindensäfte nichts über eine verschieden starke Abgabe von Lockstoffen aus dem unversehrten Baum eines trockenen oder feuchten Standortes aussagen. Trotzdem wird sich der physiologische Zustand des Altbaumes schon auf demselben Boden rascher ändern als der der Jungfichte, denn der Weg des Wassers in der jungen Pflanze ist kürzer als beim erwachsenen Baum. Er wird daher eher in die Gefahr der ungenügenden Wasserversorgung, des starken Welkens und danach auch in die des kräftigen Duftens geraten. Aus diesem Grunde wird er von den Schädlingen zuerst gerochen und mit Vorliebe befallen. Ein Beweis hierfür liegt im folgenden. Alte Fichten im Gebiet von Radolfzell blieben auf frischen oder feuchten Standorten vom Käfer verschont, während sie nebenan auf trockenem Boden vernichtet worden waren. Nur einige wurzelfaule Bäume fielen in dem schwach besiedelten Käfergebiet den Kerfen zum Opfer. Auch im Hochschwarzwald blieben feuchtstehende alte Fichten größtenteils verschont. Während die Schädlinge auf trockenem Standort die alten Stämme in größtem Ausmaß vernichteten, wählten

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

sie auf dem erwähnten feuchten Standort nur vereinzelte gegen Ende der Übervermehrung aus, als ihr Standort austrocknete.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Anlockung der Fichtenborkenkäfer durch den Rindenduft an die am stärksten riechenden, weil am meisten welkenden und damit zugleich an die anfälligsten Bäume erfolgt. Ihr Widerstand war infolge des zu geringen Wasservorrats im Boden stark abgesunken. Die Lockwirkung dieser Fichten ist von viel größerer Bedeutung für das Leben der Schädlinge, als bisher angenommen wurde.

4. Die Abhängigkeit der Käfermassenentwicklung vom Standort

Die Hauptfraßorte der Fichtenborkenkäfer in Baden lagen auf Trockengebieten mit Sommerregen. Diese Niederschläge ermöglichten den Fichten das Fortkommen auch in nicht standortsgerechten Gegenden. In den heißen Sommern der Käferjahre wurde ihnen jedoch die langdauernde Dürre in manchen Bezirken gefährlich. Besonders die Moräneschotter bei Radolfzell, die extrem gleiartigen Böden von Meßkirch und die exponierten Hanglagen mit dünnen Bodenschichten auf Felsengrund im Schwarzwald schufen durch ihren geringen Wasservorrat äußerst günstige Vorbedingungen für die Käferentwicklung. Überall war es also die mangelnde Wasserversorgung, die die genannten Gebiete zu großen Käferherden machte.

Bei normalem Wetter lieferten die erwähnten Standorte allermeist gute Erträge. Hitze und Trockenheit brachte aber gerade die Bäume auf diesen Bezirken besonders leicht zum Welken, und damit sank in entsprechendem Ausmaß ihr Widerstand gegen die Schädlinge. Die Käfer griffen in rasch wachsenden Schwärmen die stehenden Fichten zum Brüten an. Dabei vergrößerte sich ihre Vermehrungsrate und ihre Bevölkerungsdichte erstaunlich schnell. An diesen Orten entstanden im Gegensatz zu vielen anderen riesige Käfermengen. Umfangreiche Untersuchungen über den Wasserhaushalt dieser Böden unterstützten unsere biologischen Beobachtungen aufs beste. Die osmotischen Werte der Fichtenpreßsäfte auf den Trockengebieten waren jedoch in jedem Falle entscheidend. Sie allein verrieten den wahren Baumzustand auf diesen Standorten. Insbesondere konnte für den Wurzelbereich jeder einzelnen Fichte der Wasserhaushalt beurteilt werden.

Wie erwähnt, war die Wasserversorgung der Pflanzen im Laufe des Jahres und auch während verschiedener aufeinanderfolgender Jahre von dem höchst unterschiedlichen Wasservorrat des Bodens abhängig. Bei normalem Klima und ausreichenden Sommerregen wurden auf den meisten Standorten im Lande osmotische Werte von 7—12—14 Atm. in den Rindenpreßsäften über den Stamm hin gemessen. In Trockenzeiten stiegen sie über die normalen Werte hinaus, wobei diese Vorgänge durch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

den reicheren oder geringeren Wassergehalt des Bodens verlangsamt oder beschleunigt wurden. Bot der Standort einen guten, tiefgründigen, frischen Boden, so stiegen die Werte wenig oder gar nicht an (Fig. 4). Stockten die Fichten aber auf wasserdurchlässigen Sandböden, Geröll oder Schotter, so entstanden bald physiologische Zustände mit sehr hohen osmotischen Werten im Rindenpreßsaft. Auch auf extrem gleiartigen Böden trat ähnliches ein. Dort litten die Pflanzen in doppelter Hinsicht, weil diese Standorte ein ungünstiges Wechselklima auszeichnete. Häufig blieb der Boden im Herbst, Winter und Frühjahr staunaß. Eine stark wasserdurchlässige Schicht trennte den Unterboden von dem vielfach nur 10—20 cm hohen Oberboden ab. Im Sommer verhinderte sie den Aufstieg des Grundwassers, während sie in Regenzeiten die Ursache der gestauten Nässe war. Dieses Wasser stand mitunter lange zwischen Moos und Streu und verlor völlig seinen gelösten Sauerstoff. Es sperrte die flachstreichenden, im Oberboden verlaufenden Tellerwurzeln der Fichten für lange vom Luftsauerstoff ab. Solche Wurzeln kümmerten. Man erkannte ihren Zustand an den schlecht ausgebildeten Pilzwurzelknötchen (Merker, Brauer & Zinecker, 1949). In Dürrezeiten litt die Fichtenwurzel außerdem unter der Trockenheit des Oberbodens. Aus ihm war häufig jeder Rest von Wasser verdunstet und er selbst steinhart zusammengebacken. Bei fehlendem Sommerregen und oft wochenlang andauernder Trockenheit welkten die Bäume auf solchen Böden in besonders starkem Maße.

Dieses Bodenklima war in mehrfacher Weise käferfördernd. Zunächst durch Trockenheit im Sommer sowie durch die Staunässe im übrigen Teil des Jahres. Beide Bedingungen schwächten die Fichten. Sodann entstand aber auch reichlicher Windwurf. Der Boden war in nassem Zustand sehr nachgiebig und bot den Baumwurzeln zur Zeit der Winterstürme wenig Halt. Das in diesem Gebiet häufig anfallende Windfallholz wurde vielfach zur Voraussetzung für eine schnelle Käferentwicklung. Tatsächlich entstanden auf diesen Standorten die größten Käferschäden im ganzen Land (vgl. Tabelle 1).

Im Schwarzwald waren es die heißen Kuppen und die warmen nach Süden und Südwesten geneigten Felsenhänge, die die ersten Käfermassen hervorbrachten. Nicht nur die Sonnenbestrahlung und die hohen Kambialtemperaturen begünstigten dort die Käfer, auch die über die Felsenhänge flachstreichenden Wurzeln in geringer Bodenauflage litten nach dem Ablaufen des Schneewassers durch das Austrocknen des Bodens in der Sonnenglut erheblich unter Wassermangel. Diese Fichten förderten die Käferentwicklung ebenso wie in Meßkirch und am Bodensee. Erst eine genaue Untersuchung brachte diese Zusammenhänge an den Tag. Das Großklima war an sich ungünstiger als in der Ebene. Die äußerst vorteilhaften kleinklimatischen Verhältnisse aber machten diese Ungunst wett (S. 251). Die Käfermassen im Schwarzwald, die während des Höhe-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

punktes der Übervermehrung denen der Ebene nachstanden, holten aber ohne jeden Rückschlag infolge der günstigen Ernährungsbedingungen durch die großen Fichtenvorräte mehr und mehr auf (Tabelle 1).

Es war schon im Jahre 1946 aufgefallen, daß sich die Hauptkäferherde und die größten Schadensgebiete in Baden auf den genannten Böden zu entwickeln begannen. Sie blieben tatsächlich während der weiteren Käferjahre die Stätte größter Verheerungen und bewiesen auf diese Weise ihre Ortstreue im Laufe der Käferjahre (vgl. Tabelle 1).

In allen diesen Gebieten war das Wurzelwerk der Fichten tellerartig flach und nur mit einzelnen Senkern ausgerüstet. Während der anhaltend heißen und trockenen Sommer lag es bei fehlendem Sommerregen, wie erwähnt, in der ausgedörrten obersten Bodenschicht und konnte infolgedessen der starken Verdunstung in der Krone nicht entsprechende Wassermengen aus dem Boden herbeischaffen. Es entstand für die Bäume ein durch die Gegenwart der Käfer verhängnisvoller Wassermangel. Er wurde durch die hohen osmotischen Werte bewiesen, die sich mehr und mehr auch nach dem Stammfuß hin entwickelten. Gerade die überhöhten Zahlen am Wurzelanlauf verrieten langandauernde Trockenheit und geringe Wasservorräte im Boden (Tabelle 3). Wie wir indessen durch unsere Käferansatzversuche gezeigt haben (Fig. 6), gelang es wenigen Käfern auch in Dürregebieten nicht, stehende, anfällige Bäume zu überwältigen; für jeden von ihnen waren ebenfalls große Käfermengen nötig. Schon die Versuche an gesunden Hemlockstannen haben erwiesen, daß vereinzelte eingebohrte Schädlinge keinen Erfolg gegen den Baum hatten. Das war vorauszusehen. Man konnte aber nicht vorhersagen, daß die vereinzelten Weibchen nicht einmal in der Lage waren, ihre Muttergänge zu vervollständigen. Dies gelang in weit höherem Maße, als mehrere Hundert Käfer zugleich angriffen. An der Fichte beobachtete man das Gleiche. Der Naturversuch am Bodensee bewies, daß erst bestimmte minimale Käfermengen vorhanden sein mußten, ehe eine stehende anfällige Fichte befallen werden konnte. Er wurde durch unsere Versuche bestätigt. Die wenigen Larven vereinzelter Käfer an einer welkenden Fichte konnten zwar ihre Gänge anlegen, es kam aber nicht zu einem Brutbild normaler Fruchtbarkeit. Man erkennt also wie durch die Bodenverhältnisse geeignete stehende Fichten entstanden, die den Schädlingen vorteilhafte Entwicklungsbedingungen boten. Durch stetige weitere Förderung züchteten sie immer größere Käferscharen, die die umfangreichen örtlich bedingten Schäden hervorriefen. Ohne den Lockstoff in der Fichtenrinde wäre jedoch eine solche Entwicklung nicht möglich gewesen (s. S. 259).

Diese Einsichten vermitteln ein weitgehendes Verständnis der Vorgänge bei der Übervermehrung des großen Fichtenborkenkäfers. Gleichzeitig gestatten sie eine vorausschauende Einschränkung der Käferentwicklung in heißen und trockenen Zeitabschnitten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Tabelle 3. Vergleich der osmotischen Werte von Fichtenpreßsaft aus dem trockenen Sommer von 1949 und dem feuchten Jahr 1950 an nahezu gleichen Orten

Forstamt und Distrikt	Lage des Baumes	Datum	Himmelsr. der Proben am Stamme	Osmotische Werte des Rindenpreßsaftes					Bemerkungen
				0,5 m	5 m	10 m	15 m	20 m	
Meßkirch Münzkreuz 4		12. 8. 49	N		14,28		13,99		
			S	14,87		14,15		14,59	
Meßkirch Münzkreuz 4	Bestandsrand	16. 8. 50	N	10,81	8,88	9,04	11,71		
			S	10,15	8,84	11,51	10,80		
St. Blasien II/20	Westrand des Kahlhiebs	I. 2. 7. 49		15,74	15,75	17,32	15,42	18,51	
St. Blasien II/20	SO-rand des Kahlhiebs	II. 19. 5. 50	O	11,95	13,04	11,96	13,23	10,31	Fi II stand auf tiefgründigem Boden, wo auch 1949 die Werte nicht ganz so hoch stiegen wie bei Fi I
			S	13,28	12,37	12,08		11,39	
Geisingen II/12		I. 9. 7. 49			20,67	19,29	20,40		
VII/12		II. 23. 7. 49	N		14,86		16,12		
			S	16,65		15,19		17,31	
Geisingen	W-rand des Kahlhiebs	III. 3. 6. 50	N	14,66	8,25	12,39			Werte der Fichte III alle tiefer als bei I u. II. Es kommen aber auch tiefe Werte, die mit dem Wachstum zusammenhängen, vor.
			S	14,11	8,26	7,25	7,89		
Radolfzell X/6	W-rand des Kahlhiebs	5. 10. 49		18,18	19,32	18,92			
Radolfzell X/5		26. 9. 50	N	10,52	12,91	10,57			
			S	11,71	11,85	14,65			

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

5. Die biologische Unterdrückung der Fichtenborkenkäfer durch menschliche Maßnahmen

Der Verlauf der Käferentwicklung am Bodensee und bei Meßkirch hat gezeigt, daß eine plötzliche Einschränkung der Käfermassen durch Entzug ausreichender Nahrung in der Natur vorkommt. Auch der Zusammenbruch der Käferübervermehrung geht schließlich auf nichts anderes zurück, als daß die noch vorhandenen Bäume für kleine Käfermengen nicht mehr anfällig sind.

Genau das gleiche Verfahren bietet sich der Betreuung des Waldes nach unseren Darlegungen als eine physiologische Bekämpfung der Schädlinge an. Wir wissen jetzt, daß die Borkenkäfer nicht gleichmäßig im ganzen Lande verbreitet sind. Auf käfergünstigen Standorten vermehren sie sich so stark, daß sich Nester bilden. Ihre Lage kennen wir entweder, oder wir können sie ausfindig machen. Hierdurch ist die Steuerung ihrer Vermehrung weitgehend in unsere Hand gegeben.

Die in den Nestern entstehende Käferbevölkerung breitet sich bei günstigen Bedingungen über den ursprünglichen Herd hinaus aus und geht zur Massenvermehrung über. Wie bei einer Überschwemmung die Wassermengen aus den tiefsten Orten zu den höher gelegenen steigen und sich ausbreiten, so greift die Käfermenge eines Nestes auf die Umgebung über. Auch die für sie weniger günstigen Standorte werden bei anhaltender Trockenheit mehr und mehr käferreif. Es ist daher notwendig, die ursprünglichsten und vielfach schon jahrhunderte alten Käferherde sowie die aus der Zeit der letzten Käfervermehrung bekannt gewordenen Käferorte in Karten einzuzeichnen, damit die Ausbreitung der Schädlinge überblickt werden kann. Schon die Bildung hoher eiserner Bestände von Käfern an Orten mit käfergünstigen Bodenverhältnissen verrät zeitig genug Stätten der Gefahr. Ihre Größe ist leicht festzulegen. Aus der Karte ergibt sich dann der Umfang der Planung, wodurch einer künftigen Käferentwicklung vorgebeugt werden soll. Man muß sich darüber klar sein, daß in käfergünstigen Herden jede heranwachsende Fichte mit zunehmendem Alter wieder in die Gefahr kommt, gefressen zu werden. Die waldbauliche Folgerung hieraus wäre, die Fichten stark einzuschränken oder ganz auszumerzen, wo immer es in den bodenbedingten Käferherden angängig ist. Diese Notwendigkeit erforderte längst nicht so viel Opfer, wie man befürchten mag. Sie läßt sich im Zuge der waldbaulichen Planung ohne besondere Kosten durchführen. Auch auf großen Käferflächen sind meistens kleine Stellen die ersten und ursprünglichen Käferherde. Lediglich auf ihnen wäre die Fichte zu verringern. Eine Ausmerzung der gefährlichen Käfernester zu nur 50% würde jeder künftigen Borkenkäfergefahr weitgehend vorbeugen, weil die fruchtbarsten Orte der Käfervermehrung ausfielen. Die anderen Käferscharen nähmen bei günstigem Klima aus eigener Kraft ohne Zuzug von außen erst viel später überhand, wie es die Verhältnisse im Schwarzwald, bei

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Meßkirch und am Bodensee gezeigt haben. Durch die genannte Maßnahme würde in Zukunft eine Massenvermehrung der Buchdrucker bei viel geringeren Schäden erheblich langsamer entstehen. Die gefährliche Verschmelzung mit anderen Herden und ihre Ausbreitung könnte auf Jahre hintangehalten, vielleicht sogar ganz verhindert werden.

Auch die jährlich anfallenden Insektenholzmengen, die nach Kopp für das alte Baden ca. 6000 fm betragen, würden hierdurch verringert, so daß auch ein sofortiger Erfolg feststellbar wäre. Eine völlige Ausrottung dieser Schädlinge ist weder erwünscht, noch nötig. In den Beständen finden sie immer Fraßmöglichkeiten genug, um den eisernen Bestand aufrecht zu erhalten. Solange er nicht über seine Grenzen tritt, ist weder Gefahr noch Grund zum Eingreifen. Ein hoher eiserner Bestand, wie im Schwarzwald, muß aber laufend beaufsichtigt werden. Ebenso wäre bei jeder Aufforstung ernsthaft in Betracht zu ziehen, ob sie den Käfer fördert, oder ob sie so vorgenommen werden kann, daß sie den Schädling eindämmt oder unterdrückt.

6. Die Abhängigkeit anderer Waldschädlinge vom Bodenklima

Es gibt außer den Fichtenborkenkäfern eine ganze Reihe von Schädlingen, bei denen sich leicht eine Abhängigkeit der Übervermehrung vom Standort feststellen läßt. Zu ihnen gehören alle die, deren Raupen oder Puppen den Winter im Boden zubringen. Sie stellen an ihre Unterkunft ganz bestimmte Ansprüche, die wir unter dem Begriff der Spannerorte, Eulenorte oder Blattwespenorte zusammenfassen. Die Bodeninsekten brauchen zum Überwintern vielfach einen trockenen Boden. Staunässe wird ihnen wie dem Borkenkäfer gefährlich und daher gemieden.

Die ersten Fraßherde bei der Massenvermehrung der Forleule entwickelten sich „in ihrem Hauptfraßgebiet auf trockenen, sandigen Böden höherer Lagen", „die auf alten Karten vielfach als alter Raupenfraß gekennzeichnet waren" (Röhrig, 1951). Der Eulenfraß ist daher sehr stark standortgebunden und entwickelt sich immer wieder in bestimmten Zeitabständen auf den gleichen günstigen Flächen.

Die Kiefernbestandsblattwespe (*Acantholyda nemoralis Thoms.* = *pinivora Ensl.*) kommt auf grundwassernahen Böden vor und zeigt, daß nicht in allen Fällen ein stark trockener Standort bevorzugt wird. Auf den daneben liegenden Streifen armen Sandbodens war die Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini L.*) aufgetreten und mied streng die feuchten Stellen (Röhrig, 1951).

Wie es scheint, spielt starke Bodenfeuchte meist eine ungünstige, mitunter jedoch günstige Rolle. Die Preßsäfte von Nadeln zeigen auf diesen unterschiedlichen Standorten verschiedene osmotische Werte. Es ist nichts bekannt, daß fressende Insekten darunter zu leiden haben. Auffallend ist natürlich, daß die meisten der Schädlinge von Maitrieb-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

nadeln mit viel Wasser und geringen osmotischen Werten leben (Fig. 5). Auch die Beobachtung von Ohnesorge, wonach Kalkdüngung im Boden einen ungünstigen Einfluß auf die an den Nadeln fressenden Fichtenblattwespenraupen zu haben scheint, ist noch zu wenig geklärt (Schwerdtfeger, 1954). Vielleicht kann dabei auch der osmotische Wert der Nadeln eine Indikatorrolle spielen. Die Beobachtung wäre von großer Wichtigkeit, wenn nachgewiesen würde, daß durch Düngung über die künstliche Abänderung der osmotischen Werte eine Beeinträchtigung der fressenden Raupen gelänge.

Auch der Nonnenschmetterling gehört in diesen Kreis, obwohl keine seiner Entwicklungsstufen mit dem Boden für länger in Berührung kommt. Trotzdem erscheint es, daß er in seiner Verbreitung vom Standort abhängig ist. Dabei dürfte das Kleinklima eine Rolle spielen, aber wohl nicht allein. Die hier mitgeteilten Tatsachen, die nicht mehr als Hinweise darstellen, verdanke ich Herrn Oberforstmeister Mandel und meinen Mitarbeitern Eh und Büttner (vgl. auch Wellenstein, 1942, u. Zwölfer, 1953).

Das alluviale Gebiet des Forstamtes X, das 690 ha umfaßt, besteht fast nur aus Moor- und Torfboden. Darauf hat die Kiefer den größten Anteil. Es folgen Kiefer und Fichte in Mischung sowie Fichten als Reinbestände. Die Trockenheit 1947 war schlimmer als die von 1904, 1911 und 1921, weil sie früher im Jahre begann und länger dauerte. Die Standorte trockneten aus. Dabei schrumpften Moor- und Humusböden so zusammen, daß die Wurzelteller der Bäume frei wurden. Ein riesiges, spinnennetzartiges Wurzelgewirr lag auf dem Boden und wirkte wie Fußangeln beim Hindurchlaufen. 1946 zeigten sich dort erstmalig in dieser Wärmezeit Borkenkäfer und Forleulen. 1947 entstand außerdem eine Nonnenkalamität größten Ausmaßes. Die Fraßfläche war seit 1946 genau kartiert worden. Es ergab sich, daß kein einziges Befallsgebiet der Schädlinge außerhalb der ehemalig feuchten, nun aber eingetrockneten Moor- und Humusorte lag.

Die Forleule war 1946 noch wenig bemerkt worden, fraß aber bereits 1947 einen Kiefernbestand von 121 ha kahl. 1948 wurde ihre Massenvermehrung durch Raupenfliegen eingedämmt. Die Nonne zeigte sich erst 1947 in größerer Menge. Im folgenden Jahr 1948 fraß sie 250 ha, 1949 156 ha kahl.

Die hier dargestellten Flächen (Fig. 10) wurden zum Herd des größten Überhandnehmens der Nonne, das sich je in diesem Gebiet ereignete. Die Bekämpfung wurde 1949 vom Flugzeug aus mit Gesarol durchgeführt. Im Jahre danach brach die Übervermehrung dieses Schädlings zusammen.

Die Forstbezirke Ochsenhausen und Weingarten in Oberschwaben wurden in den letzten hundert Jahren häufig durch Nonnenfraß heimgesucht (Dorrer, 1891). Im Gebiet von Ochsenhausen fand Eh (1952), daß besonders der Distrikt XI (Günzertal oder Nonnenried genannt) am stärksten durch die Nonne gefährdet ist. Darin waren die Abteilungen 2

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

und 5 nach den Fangergebnissen der letzten hundert Jahre stets stark von der Nonne heimgesucht. Heute sind diese Abteilungen Dickungen. Auch in den Abteilungen 6, 7 u. 13 war sie sehr häufig. In der letzten

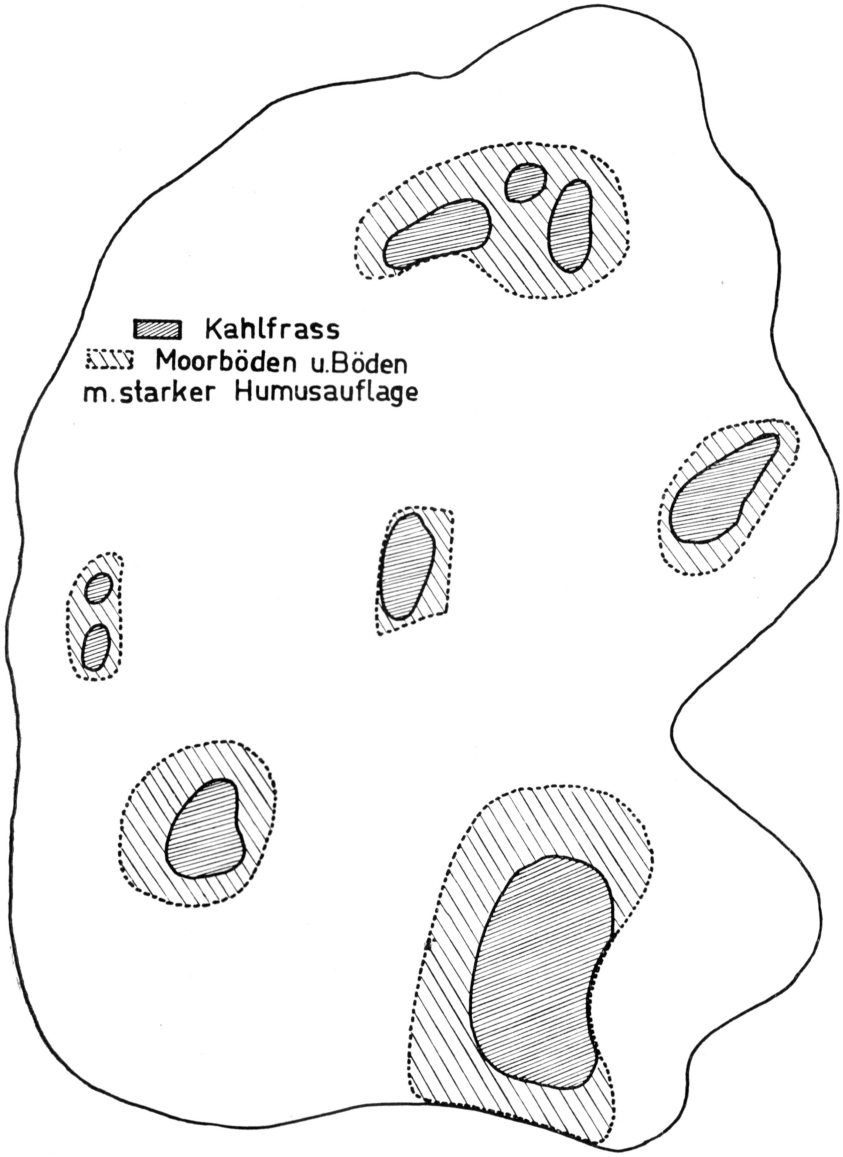

Fig. 10. Fichten-Kiefern-Revier (3000 ha), mit Moorböden und Böden mit besonders starker Humusauflage. Die Bestände dieser Flächen wurden 1946—49 vom Fichtenborkenkäfer, von der Forleule und der Nonne befallen. Der Forleulen-Schaden betrug 121 ha, der der Nonne in 2 Jahren 406 ha (nach Mandel)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Zeit setzte sie sich dazu noch in den Abteilungen 11 und 14 fest. Alle diese Bestände stocken auf den sog. Pfohsanden der oberen Süßwassermolasse. Ähnliche Bestände in der näheren Umgebung auf anderen Böden wurden nicht befallen.

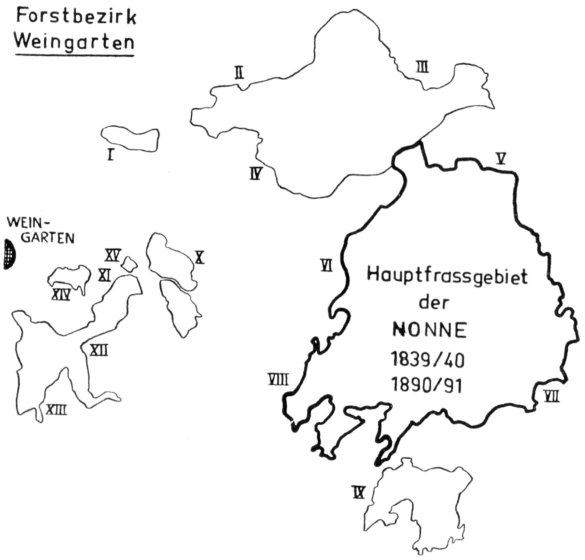

Fig. 11. Alte Nonnenstandorte im Forstbezirk Weingarten (nach Büttner)

Standortsmerkmale	
I—IV IX—XV	V—VIII
Höhen: 470—625 m Hang- und Tallagen	Höhen: 580—771 m Hügelkette der End- u. Seitenmoränen mit zahlreichen trockenen Kuppen u. Wällen
Tertiär (Süswassermolasse) mit frischen Tonmergelböden	Diluvium (Jungmoräne) meist End- und Seitenmoräne mit steinig-sandigen Geschiebelehmschichten u. Schotterterrassen (wasserdurchlässig, trocken)
Diluvium (Jungmoräne) meist Grundmoräne mit Lehm- und Geschiebemergel	In Senken (einschließlich II, III u. IX) teilweise Becken und Bändertone mit Moorerde und Hochmoorbildung

Es ist ebenfalls bezeichnend, daß die Fichtengespinstblattwespe im Gebiet von Ochsenhausen und zwar im Erolzheimer Wald und im Günzertal in starkem Maße aufgetreten ist. Die größte Flächenausdehnung erreichte sie im letztgenannten Distrikt und zwar in den gleichen Abteilungen 6, 7, 11 u. 14, die auch von der Nonne befallen waren. Es kam vielfach zu Licht- und Halbfraß (Kistenfeger).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275

Im Gebiet des Forstamtes Weingarten wurde über die Verbreitung der Nonne, die dort, wie erwähnt, ebenfalls heimisch ist, von BÜTTNER Ähnliches beobachtet wie im Bereich von Ochsenhausen (Fig. 11). Ihr Hauptfraßgebiet lag in den Jahren 1839/40 und 1880/81 in den Distrikten V, VI, VII und VIII auf Köpfen mit wasserdurchlässigen Sand- und Kiesschichten der Jungmoräne. Diese Standorte neigen bei längeren Trockenzeiten zur Austrocknung, wobei die Fichten im Wachstum stark nachlassen.

Es wird vermutlich sehr aufschlußreich sein, diese Beziehungen noch genauer zu verfolgen.

Literaturverzeichnis

DORRER, H., Die Nonne (*Liparis monacha*) im oberschwäbischen Fichtengebiet in den letzten fünfzig Jahren. Stuttgart, 1891.

EH, H., Die Nonne (*Lymantria monacha* L.) im F. A. Ochsenhausen in den vergangenen 100 Jahren. Seminararbeit, Freiburg, 1952.

HESSE, G., KAUTH, H. & WÄCHTER, R., Fraßlockstoffe beim Fichtenrüsselkäfer *Hylobius abietis*. Ztschr. angew. Ent., **37**, 245—249, 1955.

KAUTH, H. & MADEL, W., Über die Ergebnisse der im Schwarzwald und Hunsrück von 1952 bis 1954 durchgeführten Freilandversuche zur Anlockung des Großen Braunen Fichtenrüsselkäfers, *Hylobius abietis* L. mit Lockstoffen. Ztschr. angew. Ent., **37**, 239—244, 1955.

LOSSNITZER, H., Eine einfache graphische Witterungsdarstellung. Wetter und Klima. Monatsschrift angew. Meteorol., 1948, p. 270—277.

MERKER, E., Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. Arch. Wiss. Ges. Land- u. Forstw., Freiburg, Nr. 1, p. 1—12, 1949.

—, Das Wetter der Jahre 1939 bis 1950 und sein Einfluß auf die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südbaden. Allg. Forst- u. Jagdztg., **123**, 213—233, 1951; **124**, 1—22, 1952.

—, Lockstoffe und Nährstoffe in Wirtspflanzen einiger Waldschädlinge. Allg. Forst- u. Jagdztg. **124**, 138—144, 1953.

—, Jahrelanger Widerstand von amerikanischen Hemlockstannen gegen die Angriffe einheimischer Borkenkäfer. Allg. Forst- u. Jagdztg., **125**, 209—217, 1954.

MERKER, E., BRAUER, I. & ZINECKER, E., Die Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer und die vom Bodenzustand beeinträchtigte Waldgesundheit. Ztschr. Desinf. u. Schädlingsbek., Ausg. B, **41**, 219—224, 1949.

MERKER, E. & MÜLLER, H., Die Abhängigkeit des Fraßes der Fichtenborkenkäfer vom Bodenklima. Allg. Forst- u. Jagdztg., **123**, 16—20, 1951.

RHÖRIG, H., Standortsfragen in der Forstentomologie. Forstarch., **22**, 133—135, 1951.

SCHWERDTFEGER, F., Die Ursachen von Borkenkäferepidemien in Fichtenwäldern. Ztschr. f. Weltforstw., **12**, 57—61, 1948.

—, Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Tiere, insbesondere der Insekten. Allg. Forst- u. Jagdztg., **124**, 200—209, 1954.

WALTER, H., Die Hydratur der Pflanze. Jena, 1931a.

—, Die Kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Handb. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI. Berlin, 1931b.

—, Die Grundlagen des Pflanzenlebens. Stuttgart, 1946.

WELLENSTEIN, G., Die Nonne in Ostpreußen. Berlin, 1942.

ZWÖLFER, W., Biologische und chemische Schädlingsbekämpfung. Allg. Forstztschr. 8, 549—552, 1953.

Weitere Literatur in den Arbeiten von MERKER.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.3-4.245-275