

Über die Standortabhängigkeit des Massenwechsels der Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und der Ahorneule, *Acronycta aceris* L.

Ein Beitrag zur Entwicklung der vergleichend-biocönologischen Methode
der Massenwechsel-Erforschung der Insekten

Von
WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Berlin-Friedrichshagen
(Mit 3 Textfiguren)

Inhalt	Seite
Einleitung	241
I. Grundprinzipien und Begriffe	243
II. Standortvergleich bei der Lärchenminiermotte	251
A. Allgemeines und Methodisches	251
B. Vergleichende Analyse	253
1. Populationsdichte/„Boden“	253
2. Populationsdichte/Licht- und Windstärke	258
3. Populationsdichte bzw. Schaden/Lärchenart	262
4. Eizahl/„Boden“	264
5. Geschlechterverhältnis und Puppenparasitierung/„Boden“	266
C. Synthese	267
III. Standortvergleich bei der Ahorneule	269
A. Allgemeines und Methodisches	269
B. Vergleichende Analyse	274
1. Falter	274
2. Ei	274
3. Raupe	275
4. Nachraupe und Puppe	280
C. Synthese	282
Zusammenfassung	287
Zitierte Literatur	288

Einleitung

Die ständige Erhöhung der von der Wirtschaft her an die angewandte Entomologie gestellten Anforderungen verlangt insbesondere von der Erforschung des Massenwechsels (Gradologie) der Insekten alle Anstrengungen,

steht doch die Populationsdynamik im Mittelpunkt eines jeden Schadproblems.

Prüft man die Frage, wie es auf Seiten der Gradologie mit der Erfüllung dieser Anforderungen steht, so findet man, daß es an Untersuchungen über die Populationsdynamik wirtschaftlich wichtiger Insektenarten durchaus nicht fehlt, daß es aber bis heute noch nicht gelungen ist, aus ihren Ergebnissen ein einheitliches Wissenschaftsgebäude zu errichten, ein Gebäude, das in der Erkenntnis der Gesetzmäßigkeiten oder, mit anderem Wort, der Ordnungsprinzipien des Massenwechsel-Geschehens bei den Insekten gipfelt.

Zweifellos ist die Errichtung eines derartigen Gebäudes ungewöhnlich schwierig. Zu groß ist die Zahl der in der Natur verwirklichten Möglichkeiten zur Regulierung der Individuen-Dichte einer Insektenart. Heute sind es diese, morgen jene, hier solche und dort wieder andere Umweltfaktoren, die in förderndem oder vernichtendem Sinne auf eine Insektenart einwirken. Jeder Vorgang ist raumzeitlich gebunden, einmalig, nicht reproduzierbar und in vielfältiger Weise vom Witterungsgeschehen — dessen Ablauf nicht vorherschaubar ist — abhängig. Man kann daher die nicht selten geäußerte Meinung verstehen, daß es aussichtslos sei, innerhalb dieser unübersehbaren Mannigfaltigkeit und Komplexheit von Beziehungen nach Gesetzmäßigkeiten zu suchen.

Und doch sind wir berechtigt, in diesem scheinbaren Wirrwarr von Korrelationen „rote Fäden“, Ordnungsprinzipien, zu vermuten und nach ihnen zu suchen. Diese Berechtigung leitet sich ab aus der Erkenntnis der Existenz biocönotischer Beziehungskomplexe, d. h. solcher Teile der belebten Erdoberfläche, die sich aus abiotischen und biotischen Komponenten zusammensetzen und strukturell gegeneinander abgrenzbar sind.

Wie früher von mir ausführlicher dargelegt (SCHWENKE, 1953 b), lassen sich innerhalb der biocönotischen Beziehungskomplexe relativ selbständige, regulationsfähige Systeme, die Biocönosen, von unselbständigen Teilkomplexen, den Merocönosen (Baum, Baumkrone, Baumstumpf, Bodenstreue, Pilz, Kadaver u. a.) unterscheiden. Den natürlichen, selbstregulativen Biocönosen lassen sich die mehr oder weniger künstlichen, vom Menschen regulierten Systeme (Obstgärten, Kunstwiesen u. a.) als Biocönoide (SCHWERDTFEGGER, 1956) gegenüberstellen.

Da nun die populationsdynamischen Abläufe Teile dieser abiotisch-biotischen Beziehungskomplexe sind, ist zu erwarten, daß sie in gleichem Maße wie ihre „Trägersysteme“ einer Abgrenzung und Typisierung zugänglich sind. Auf weitere Einzelheiten wird weiter unten eingegangen werden.

Auch der Weg, der zur Typisierung der populationsdynamischen Beziehungsabläufe führt, ist durch das soeben über die biocönotischen Einheiten Gesagte vorgezeichnet. Er besteht in der vergleichenden Untersuchung dieser Einheiten hinsichtlich der in ihnen ablaufenden Massenwechselvorgänge von Insektenarten.

Wie soeben gesagt, ist dieser Weg aber erst „vorgezeichnet“, projektiert. Es kommt nun vor allem darauf an, ihn gangbar zu machen. Das bedeutet mit anderen Worten, daß als Voraussetzung zur Erreichung des genannten Zieles die begrifflichen und methodischen Grundlagen der vergleichenden Massenwechselforschung erst geschaffen werden müssen.

Zur Erfüllung dieser Voraussetzung beizutragen, war der Sinn meiner in den vergangenen sieben Jahren durchgeführten theoretischen und praktischen Untersuchungen zur vergleichenden Gradologie der Insekten (SCHWENKE, 1952, 1953 a, b, 1954 a, b, 1955, 1957). Was hierbei die praktischen Arbeiten betrifft, so hatten sie die Bionomie und Populationsdynamik einiger forstschädlicher Insektenarten (insbesondere der beiden Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl.) in verschiedenen Kiefernwaldtypen bei Berlin zum Gegenstand. Neben zahlreichen zum Ausbau der Methodik beitragenden Ergebnissen gipfelten diese Untersuchungen in der grundlegenden Erkenntnis, daß in strukturell verschiedenartigen Biocönosen auch die populationsdynamischen Prinzipien bei ein- und derselben Insektenart, zur selben Zeit, verschieden sind. Diese Erkenntnis erbrachte die Bestätigung der an die vergleichend-populationsanalytische Untersuchungsweise von der Biocönologie her gestellten Erwartungen und berechtigt dazu, ein weiteres Eindringen in die Prinzipien des Massenwechsels der Insekten auf diesem Wege für möglich und aussichtsreich zu halten.

Zum Kreis der genannten praktischen Arbeiten gehörten auch die zwei Untersuchungen über die Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und die Ahorneule, *Acronycta aceris* L., deren Ergebnisse im folgenden dargestellt werden sollen. Sie unterscheiden sich von den übrigen Untersuchungen insofern, als sie nicht die ganzen Biocönosen, sondern Teilkomplexe solcher, Merocönosen, als Vergleichsbasis verwendeten. Die Merocönose der Miniermotte, die Lärche, wurde auf 22 Standorten bei Berlin, Dessau und Leipzig, — die Merocönose der Ahorneule, die Roßkastanie, auf 4 Standorten im Stadtgebiet von Berlin vergleichend-gradologisch untersucht.

Bevor die Ergebnisse dieser Untersuchungen dargestellt werden, soll im Interesse ihrer methodologischen Bewertung zuvor eine kurze Übersicht über die Grundprinzipien und Begriffe der vergleichend-biocönologischen Methode der Gradologie der Insekten gegeben werden.

I. Grundprinzipien und -Begriffe

Räumliche Basis des biocönologischen Vergleichs

Im Vorangegangenen wurde gesagt, die „Träger“ der Massenwechsel-Abläufe, die biocönotischen Komplexe, seien abgrenzbar und typisierbar, woraus zugleich die Typisierbarkeit der Massenwechsel-Vorgänge hervorgehe.

Dem könnte entgegengehalten werden, daß es für die Abgrenzung von Biocönosen und Merocönosen heute noch keine allgemeingültigen Kriterien

gäbe und daher die Abgrenzbarkeit sowie alle daraus abgeleiteten Folgerungen zu bezweifeln seien.

Eine derartige Auffassung wäre jedoch nicht berechtigt. Wohl trägt die derzeitige Abgrenzung biocönotischer Einheiten noch provisorischen Charakter und wird diesen auch noch so lange tragen, bis einmal die Gesamtstruktur, das „synthetische Schema“, des biocönotischen Beziehungskomplexes bekannt ist. Verfehlt wäre jedoch, aus dieser Tatsache auf die Unmöglichkeit einer Typisierung von Massenwechsel-Abläufen auf der Grundlage der heute (provisorisch) abgegrenzten biocönotischen Einheiten zu schließen und zwar aus zwei Gründen. Erstens besteht heute kaum noch ein Zweifel darüber, daß die mit Hilfe von Kombinationen konstanter und dominanter Organismenarten (d. h. also solcher, die an der Korrelationsstruktur der Biocönosen und Merocönosen maßgeblich beteiligt sind) abgegrenzten biocönotischen Standorteinheiten sich mit den später einmal definitiv abzugrenzenden Einheiten weitgehend oder gar völlig decken werden (siehe SCHWENKE, 1953 b). Zum anderen spielt die Frage, ob provisorisch oder definitiv abgegrenzt, dann keine wesentliche Rolle, wenn die Abgrenzungen sinnvoll sind, das heißt sich bemühen, natürliche, einheitliche Teile der belebten Erdoberfläche zu erfassen und zur Vergleichsbasis für die Untersuchung von Massenwechsel-Erscheinungen bei Insekten zu machen. In solchen Fällen wird stets das Gradocön¹⁾ der betreffenden Insektenart ganz oder zu einem bestimmten, vergleichbaren Teil mit erfaßt sein.

Formen des biocönologischen Vergleichs

Der nunmehr auf der Grundlage der abgegrenzten Biocönosen oder Merocönosen durchzuführende Vergleich der Gradocöne kann, wie bereits an anderen Stellen erörtert (SCHWENKE, 1954 a, 1955), ein Ortsvergleich, ein Zeitvergleich oder ein Artenvergleich sein. Beim Ortsvergleich werden ein- und dieselbe Insektenart zur selben Zeit in verschiedenartigen Lebensräumen, beim Zeitvergleich dieselbe Art im selben Raum zu verschiedenen Zeiten (Generationen) und beim Artenvergleich zwei (oder mehrere) Arten im selben Raum und zur selben Zeit untersucht.

Diese von mir schon früher durchgeführte Einteilung sei nunmehr noch durch Verwendung eines weiteren Einteilungsprinzips: der Art des Massenwechsels, das heißt der Frage, ob ein intra- oder transzyklischer Massenwechsel zugrundeliegt, erweitert. Intrazyklischer Massenwechsel heißt hierbei die Populationsdichte-Änderung innerhalb einer Generation, transzyklischer²⁾ Massenwechsel dagegen die Populationsdichte-Änderung von Generation zu Generation. Auf diese Weise ergeben sich die in Fig. 1 schematisch dargestellten fünf Grundformen des biocönologisch-gradologischen Vergleichs.

¹⁾ „Gradocön“ (SCHWEDTFEGGER, 1941) heißt der Komplex aller endo- und exogenen, biotischen und abiotischen Faktoren, die den Massenwechsel einer Art bedingen.

²⁾ Zur Vermeidung von Verwechslungen mit dem Wort intrazyklisch erscheint es mir besser, statt interzyklisch (siehe SCHWENKE, 1955) künftig transzyklisch zu sagen.

Wie aus Fig. 1 zu ersehen, lassen sich die fünf Formen des gradocöno-logischen Vergleichs hinsichtlich ihrer Aufgabenstellung wie folgt charak-terisieren.

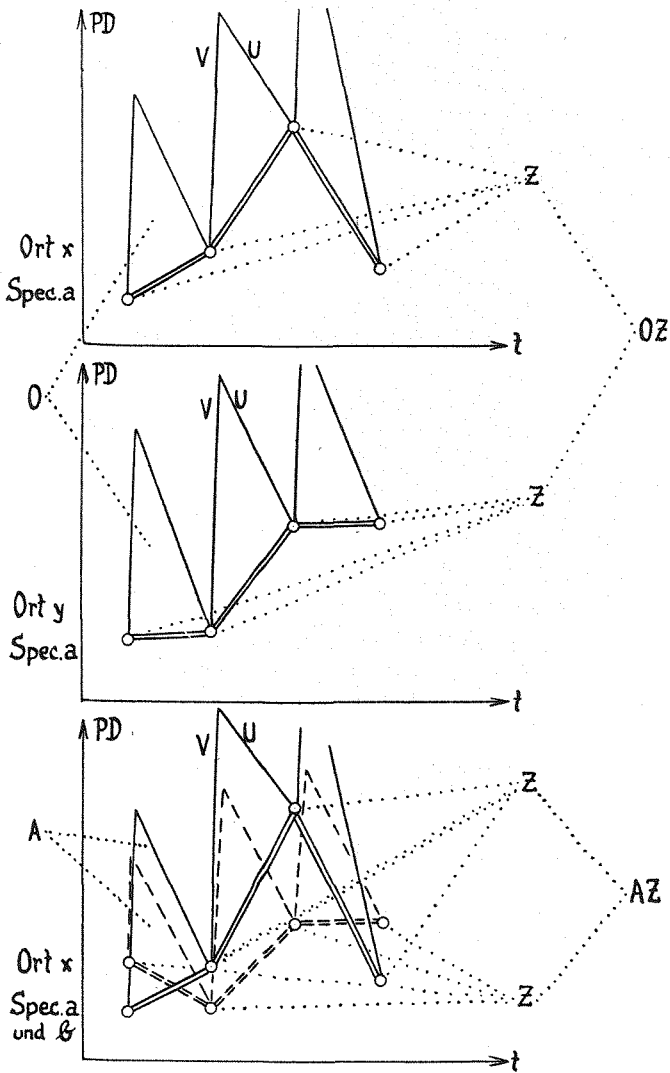


Fig. 1. Schema der fünf Grundformen des biocöologisch-gradologischen Vergleichs
 A = Artenvergleich; AZ = Arten-Zeitvergleich; O = Ortsvergleich; OZ = Orts-Zeit-
 vergleich; PD = Populationsdichte; t = Zeit in Generationen; V = Vermehrung
 (Dichte-Anstieg); U = Umweltwiderstand (Dichte-Senkung); Z = Zeitvergleich; —:
 Kurve des intrazyklischen Massenwechsels der Spezies a; - - - - -: Kurve des intra-
 zyklischen Massenwechsels der Spezies b; — = —: transzyklischer Massenwechsel von a;
 = = =: transzyklischer Massenwechsel von b

Ortsvergleich (= intrazyklischer Ortsvergleich), vergleicht den intrazyklischen Massenwechselgang einer Spezies (oder Teile desselben) zwischen verschiedenartigen Standorten.

Beispiele:

WELSCH (1936): Vergleich der Populationsdichte von *Eulecanium corni* Bouché zwischen verschiedenartigen Wirtspflanzen und Standorten, 1933, in Mitteldeutschland.

FRIEDERICHs & STURM (1942): Vergleich der Puppen-Mortalität einer bestimmten Generation von *Bupalus piniarius* L. zwischen verschiedenen feuchten Kiefernwaldtypen, 1940, in Mecklenburg.

SCHWENKE (1954a): Vergleich der Populationsdynamik von *Bupalus piniarius* L. zwischen verschiedenen Kiefernwaldtypen, 1952, bei Berlin.

Artenvergleich (= intrazyklischer Artenvergleich), vergleicht den intrazyklischen Massenwechselgang (oder Teile desselben) zwischen zwei oder mehreren Spezies am selben Standort.

Beispiele:

KRAEMER (1950): Vergleich populationsdynamischer Faktoren zwischen den drei Arten der Gattung *Pityokteines* Fuchs, 1948, in Tannenbeständen bei Stuttgart.

SCHWENKE (1954a): Vergleich des intrazyklischen Massenwechsels zwischen *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl., 1952, in einem Kiefernbestand bei Berlin.

ZWÖLFER & KRAUS (1957): Vergleich der Parasitierung zwischen mehreren Tortriciden-Species, 1956, in einem Mischwaldbestand in den Vogesen.

Zeitvergleich, — vergleicht den intrazyklischen Massenwechsel (oder Teile desselben) zwischen verschiedenen Generationen einer Spezies am selben Standort. Als Ergebnis erhält man: den transzyklischen Massenwechsel (oder Teile desselben) der betreffenden Spezies.

Beispiele:

SCHWERDTFEGGER (1952): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Bupalus piniarius* L. zwischen den Jahren 1935 bis 1943 in der Schorfheide.

NIKLAS & FRANZ (1957): Vergleich einiger Mortalitätsfaktoren bei *Neodiprion sertifer* Geoffr. zwischen den Jahren 1952 bis 1956 bei Darmstadt.

SCHWENKE (vorliegende Untersuchung): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Coleophora laricella* Hb. zwischen den Jahren 1953, 1955 und 1957 in Mitteldeutschland.

Orts-Zeitvergleich (= transzyklischer Ortsvergleich), vergleicht den transzyklischen Massenwechselgang einer Spezies (oder Teile desselben) zwischen verschiedenartigen Standorten.

Beispiel:

SCHWENKE (1954a): Vergleich der zwischen 1952 und 1953 eingetretenen Änderung der Parasitierung von *Bupalus piniarius* L. zwischen verschiedenen Kiefernwaldtypen bei Berlin.

Arten-Zeitvergleich (= transzyklischer Artenvergleich), vergleicht den transzyklischen Massenwechselgang (oder Teile desselben) zwischen zwei oder mehreren Spezies am selben Standort.

Beispiele:

SCHWERDTFEGER (1952): Vergleich der zwischen den Jahren 1935 bis 1943 aufgetretenen Veränderungen einiger Massenwechsel-Faktoren zwischen drei an Kiefern schädlichen Lepidopteren-Arten in der Schorfheide.

SCHWENKE (1943b): Vergleich der zwischen 1953 und 1954 aufgetretenen Veränderungen einiger Massenwechsel-Faktoren zwischen vier an Kiefern schädlichen Lepidopteren-Arten bei Berlin.

Aus den vorstehenden Beispielen geht unter anderem hervor, daß mehrere Vergleichsformen zugleich angewandt werden können, ja, zum Teil sogar notwendig miteinander gekoppelt sind. Letzteres bezieht sich auf alle transzyklischen Vergleiche, welche stets intrazyklische Vergleiche zur Grundlage haben müssen. Das geht aus dem Charakter des transzyklischen Massenwechsels als der Resultierenden aus allen einzelnen intrazyklischen Massenwechsel-Abläufen eindeutig hervor.

Wie gleichfalls aus den Beispielen hervorgeht, stellen die behandelten Formen des gradocönologischen Vergleichs an sich nichts Neues dar, sondern wurden bei früheren populationsanalytischen Untersuchungen hier und da wahrscheinlich alle schon einmal angewandt. Jedoch erkannten die Untersuchenden dabei noch nicht oder nicht genügend, daß sie mit dieser Untersuchungsform eine neue Stufe der Massenwechsel-Forschung betraten, welche ganz neue Ausblicke eröffnet.

Bedeutung des biocönologischen Vergleichs

Was nun die vor allem interessierende Frage nach der Bedeutung der vergleichend-biocönologischen Methode für die Gradologie der Insekten betrifft, so zeigt sich, daß die Anwendung dieser Methode drei Möglichkeiten eröffnet:

1. Feststellung populationsdynamischer Unterschiede nach Standort, Zeit und Art;
2. Kausalanalytische Untersuchung dieser Unterschiede;
3. Typisierung des Massenwechsel-Geschehens.

Nachfolgend seien diese drei Möglichkeiten etwas näher betrachtet.

Die Feststellung populationsdynamischer Unterschiede nach Standort, Zeit und Insektenart ist, wie oben bereits erwähnt, nicht an die Verwendung bestimmter biocönotischer Standorteinheiten gebunden, sondern bei jeder beliebigen, wenn nur sinnvollen (das heißt: den natürlichen Gegebenheiten entsprechenden) Abgrenzung möglich. Die Größe des Lebensraumes wird dabei von der Zielsetzung des biocönologischen Vergleichs in Verbindung mit dem Umfang des Gradocöns der betreffenden Insektenart bestimmt. So könnte es zum Beispiel für die populationsanalytische Untersuchung eines Blattminierers ausreichend sein, verschiedene (den Minierer enthaltende) Arten von Blättern miteinander zu vergleichen, während es hingegen bei einer beweglicheren und in ihrer Entwicklungsweise an verschiedene Merocönos gebundene Insektenart notwendig sein könnte, die ganzen Biocönos (etwa Bestände bestimmter Waldtypen) als Vergleichsbasis zu verwenden.

Die Möglichkeit, durch Aufdeckung von Unterschieden im Populationsgang die Voraussetzung für ihre kausalanalytische Untersuchung zu schaffen, läßt sich auch auf experimentellem Wege herbeiführen, indem man zum Beispiel einen Teil der betreffenden Population in eine andere, fremde Biocönose bzw. Merocönose verpflanzt¹⁾. Hierdurch ergibt sich eine vorher nicht vorhandene Vergleichsmöglichkeit: man kann die Populationsdynamik der Spezies im ursprünglichen Lebensraum mit derjenigen im fremden Lebensraum vergleichen und wird dabei zweifellos zu aufschlußreichen Unterschieden gelangen. Gerade hier bieten sich neue, vielversprechende Aspekte der vergleichend-biocönologischen Massenwechselforschung.

Wesentlich zur Beurteilung der Bedeutung, welche die Ermittlung populationsdynamischer Unterschiede für die Gradologie der Insekten besitzt, ist, daß diese zwischen Standorten oder Arten bestehenden Unterschiede notwendig konstant sind. Denn wenn das Gradocön (die Gesamtheit aller populationsdynamischen Faktoren) einer Insektenart zwischen verschiedenartigen (das heißt, zu verschiedenen Standorttypen gehörenden) Standorten verschieden ist, das Gradocön andererseits aber einen spezifischen Teil der Korrelationsstruktur des betreffenden Biocönosetyps bildet, muß dieser Unterschied auch konstant sein. Dasselbe gilt für die zwischen verschiedenen Insektenarten an ein- und demselben Standort bestehenden Gradocön-Unterschiede.

Was die vorstehende Überlegung etwas schwierig macht, ist der Umstand, daß es sich hierbei nicht um die Konstanz qualitativer oder quantitativer Werte selbst handelt, sondern um die Konstanz des Verhältnisses solcher Werte zueinander, das ungeachtet aller zahlenmäßigen Schwankungen innerhalb der vom biocönотischen Gleichgewicht gezogenen Grenzen erhalten bleibt.

Über die kausalanalytische Untersuchung der festgestellten Unterschiede wäre zunächst zu sagen, daß sie natürlich zweckmäßig möglichst deutliche Unterschiede zugrundelegt, eine Bedingung, die um so besser erfüllt erscheint, je stärker die zu vergleichenden Biocönosen bzw. Merocönosen strukturell voneinander abweichen. Es ist daher ratsam, aus einer Reihe strukturell verwandter biocönотischer Einheiten (z. B. Waldtypen oder Wiesentypen) zunächst nur die am deutlichsten voneinander abweichenden Einheiten für den gradologischen Standortsvergleich auszuwählen.

Am günstigsten in dieser Beziehung erscheint es, zwei Standorte miteinander zu vergleichen, in deren einem eine Massenvermehrung der betreffenden Insektenart besteht, im anderen dagegen nicht, wobei im Interesse der Gleichhaltung klimatischer Faktoren beide Standorte möglichst nahe beieinander liegen müßten.

¹⁾ Es wären dies ähnliche Experimente wie sie von H. ZWÖLFER und PSCHORN-WALCHER (mündl. Mitt.) seit einigen Jahren bei Untersuchungen über Wirtswahl und Wirtsbinding von Lepidopteren-Parasiten angewandt werden.

Die Möglichkeit zur Ausschaltung klimatischer Faktoren aus der Kausalanalyse ist einer der wesentlichsten Vorzüge des gradocönologischen Ortsvergleichs dem Zeitvergleich gegenüber. Näheres hierüber siehe SCHWENKE, 1954a.

Fragt man nun danach, welche Bedeutung der kausalanalytischen Untersuchung populationsdynamischer Unterschiede für die Gradologie der Insekten zukommt, so lautet die Antwort hierauf: derartige Untersuchungen schaffen die Grundlage zur Typisierung des Massenwechsel-Geschehens. Denn wenn, wie vorstehend gesagt, die populationsdynamischen Unterschiede konstant sind, so ist mit ihrer Erkennung gleichsam das Rohmaterial geliefert, das nur noch der kausalanalytischen Verarbeitung bedarf, um zur Ableitung gradologischer Gesetzmäßigkeiten, also zur Typisierung des Massenwechsels der Insekten, Verwendung finden zu können.

Die kausalanalytische Bearbeitung kann hierbei nach Umfang und Schwierigkeit sehr verschieden sein. Während in einigen Fällen der standörtliche Unterschied im Massenwechsel einer Spezies sich vielleicht ohne weiteres auf die direkte Wirkung eines standörtlich verschiedenen Umweltfaktors zurückführen läßt, ist in anderen — und wohl den meisten — Fällen der Weg zwischen Ursache und Wirkung weit und verschlungen.

Letzteres gilt besonders, wenn die Unterschiede nicht einzelne Massenwechsel-Komponenten betreffen, sondern die mittlere Populationsdichte einer Insektenart, also die Resultierende aus allen populationsdynamischen Einzelvorgängen.

Die jeweils am Ende der Generationszyklen sich einstellenden Populationsdichte-Werte einer Insektenart schwanken bekanntlich — in langer Sicht betrachtet — um einen Mittelwert (das spezifische Populationsdichte-Niveau), über dessen absolute Höhe das Massenwechsel-Geschehen und seine Analyse nichts auszusagen vermögen. Es ist also für die Beantwortung der Frage, warum eine Insektenart am Standort x eine niedrigere mittlere Populationsdichte aufweist als am Standort y, noch nichts damit gewonnen, zwischen diesen beiden Standorten Unterschiede im Massenwechsel der Insektenart aufgedeckt zu haben. An beiden Standorten führt das den Massenwechsel darstellende Widerspiel von Vermehrungspotenz und Umweltwiderstand — in langer Sicht — zu einem Gleichgewicht oder, mit andren Worten, gewährleistet die Existenz der betreffenden Art. Auf welchem mittleren Dichte-Niveau sich dabei das Gleichgewicht einstellt, ob also wenige oder zahlreiche Individuen der Art im Lebensraum existieren, wird durch den intra- und transzyklischen Massenwechsel selbst nicht bestimmt.

In allgemeiner Form läßt sich die soeben genannte Frage nach den Ursachen einer nach Standorten verschiedenen mittleren Populationsdichte einer Insektenart wie folgt beantworten:

Eine Art hat am Standort x dann eine niedrigere mittlere Populationsdichte als am Standort y, wenn der zum Gleichbleiben der mittleren Dichte

notwendige Umweltwiderstand sich in x bei geringerer Individuenzahl pro Raumeinheit als bei y einstellt. Simplifiziert betrachtet, könnte zum Beispiel für die niedrigere Dichte am Standort x eine höhere Parasiten-Dichte als am Standort y verantwortlich sein, da eine größere Zahl Parasiten bei niedrigerer Wirtsdichte (Standort x) die gleiche Wirkung (das gleiche Parasitierungsprozent) erreicht wie eine kleinere Zahl Parasiten bei höherer Wirtsdichte (Standort y).

Am vorstehenden Parasiten-Beispiel, so vereinfacht es auch ist, zeigt sich schon, vor welche Schwierigkeiten sich eine Kausaluntersuchung von Dichte-Unterschieden gestellt sehen kann. Würde im vorliegenden Falle in der üblichen Weise verfahren, das heißt der intra- und transzyklische Massenwechsel der betreffenden Insektenart unter Beschränkung auf die direkt wirkenden Faktoren analysiert werden, so würde man die Ursache des Dichte-Unterschiedes nicht finden, weil sie nicht im Parasitierungsprozent (der direkten Wirkung der Parasiten auf die Art), sondern in der Parasitendichte liegt. Das heißt nichts anderes, als daß man in solchen Fällen die Korrelationsketten weiter als sonst üblich verfolgen muß, um den zur Lösung der Aufgabe notwendigen Einblick in das Gesamtsystem zu erreichen. Der Schwerpunkt der Untersuchung verlagert sich damit von einer Analyse des Artgleichgewichtes in Richtung auf eine Analyse des biocönotischen Gleichgewichtes.

Was schließlich die dritte der genannten Möglichkeiten, die Typisierung des Massenwechsel-Geschehens betrifft, so läßt sich hierüber heute noch kaum mehr als auf die schon genannte Berechtigung hinweisen, eine derartige Typisierung aus der Grundkonzeption der Biocönologie heraus für grundsätzlich möglich und aussichtsreich zu halten. Wie ich an anderer Stelle bereits zeigte (SCHWENKE, 1957), wird man wohl — dem Charakter nach — statische und dynamische Typisierungen im Massenwechsel der Insekten unterscheiden können. Die statische Typisierung betrifft dabei die Merkmale der statischen Struktur¹⁾ der betreffenden Biocönose bzw. Merocönose, insbesondere die Ergebnisse der qualitativen und quantitativen Inventarforschung¹⁾ (wie z. B. Mengenverhältnisse zwischen Wirte und Parasiten oder zwischen verschiedenen Entomophagen-Gruppen u. a.), während die dynamischen Typisierungen auf der dynamischen Struktur¹⁾ (der Korrelationsstruktur) der Biocönosen oder Merocönosen basieren, also den eigentlichen Vorgang der Populationsdynamik erfassen.

Nachdem somit die wichtigsten Begriffe und bisherigen Erkenntnisse der vergleichend-biocönotischen Massenwechsel-Erforschung der Insekten zusammenfassend behandelt wurden, sollen nunmehr die Ergebnisse der beiden genannten praktischen Untersuchungen dargestellt und im Sinne einer Weiterentwicklung der vergleichend-biocönotischen Untersuchungsweise ausgewertet werden.

¹⁾ Siehe SCHWENKE, 1953b.

II. Standortvergleich bei der Lärchenminiermotte

A. Allgemeines und Methodisches

Die über den größten Teil der Holarktis verbreitete Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., ist seit mehr als hundert Jahren als einer der gefährlichsten Lärchenschädlinge bekannt. Der Blattminierfraß ihrer Rau-pen bedeutet für die Lärche einen Verlust an Assimilationsfläche, der an nicht wenigen Orten zur ernststen Dauerschädigung werden und den Lärchenanbau hier unwirtschaftlich machen kann.

Über die Bionomie des Schädlings herrscht heute auf Grund zahlreicher Untersuchungen, vor allem der sehr gründlichen Bearbeitung von JUNG (1942), weitgehende Klarheit. In wenigen Worten ist die Lebensweise danach die folgende:

Die Ende Mai die (einzeln an die Lärchennadeln abgelegten) Eier verlassenden Räupchen bohren sich in die Nadeln ein und minieren in ihnen etwa 10—12 Wochen lang. Mit der Häutung zum 2. Stadium verlassen sie die Mine und verfertigen sich aus Teilen ausgefressener Nadeln einen Sack, von welchem aus sie noch etwa 8 Wochen lang weiterfressen (Herbstfraß). Sie überwintern sodann in dem meist an die Knospen der Kurztriebe festgesponnenen Sack bis Anfang April und beginnen danach ihren 4wöchigen Frühjahrsfraß. Während desselben häuten sie sich noch zweimal, erweitern ihren Sack und verpuppen sich schließlich — im festgesponnenen Sack — Anfang Mai.

Im Gegensatz zu der relativ gut bekannten Bionomie sind nun unsere Kenntnisse über die Populationsdynamik der Lärchenminiermotte noch sehr lückenhaft. Die wenigen bis heute vorliegenden Angaben über Witterungsfaktoren, Pilzkrankheiten, Parasiten und — wenn auch recht umstritten — Vögel als Sterblichkeitsfaktoren (siehe JUNG, 1942; DAVIAULT, 1949; WEBB, 1952), vermitteln bei weitem noch keinen befriedigenden Einblick in den Massenwechsel des Schädlings. Zur Ausfüllung dieser Lücke — im Rahmen der Entwicklung der vergleichend-biocönologischen Methode der Massenwechselforschung (siehe oben) sowie unter Beschränkung auf das Problem der Standortabhängigkeit bestimmter Massenwechsel-Komponenten — beizutragen, war das Ziel der vorliegenden Untersuchung.

Sie ging von der Beobachtung aus, daß 1952 in der Umgebung von Berlin die Lärchen sehr unterschiedlich stark von der Lärchenminiermotte geschädigt wurden. Bei näherer Betrachtung dieser Erscheinung zeigte sich, daß der Schaden hierbei nicht regellos unterschiedlich war, sondern daß den Schadens-Unterschieden Unterschiede in der Struktur des Lebens-raumes parallel gingen.

Es wurden daraufhin im Mai 1953 in den Gebieten um Berlin, Dessau und Leipzig insgesamt 22 vergleichbare Lärchenstandorte (siehe unten) hinsichtlich der Dichte der Puppensäcke sowie einiger die Vermehrungspotenz und die Sterblichkeit beeinflussenden Faktoren untersucht. Ziel der Untersuchung war es, unter Anwendung des gradologischen Standortvergleiches an den Merotoptyp gebundene Unterschiede im Massenwechsel der Lärchenminiermotte festzustellen und zugleich zu versuchen, die Ursachen dieser Unterschiede aufzudecken.

Zur Sicherung der Ergebnisse wurde der Ortsvergleich durch Wiederholung der Untersuchungen in den Jahren 1955 und 1957 zu einem Orts-Zeitvergleich erweitert.

Bevor auf die Ergebnisse des Vergleichs eingegangen wird, erscheint es noch notwendig, das Wichtigste über den Unterschied zwischen Lärchenminiermotten-, „Befall“ und -, „Schaden“ sowie über die Methodik der Populationsdichte-Feststellung bei diesem Schädling zu sagen.

Das für die Feststellung der Lärchenminiermotten-Dichte geeignetste Entwicklungsstadium ist zweifellos das Puppenstadium, das Anfang Mai im festgesponnenen Puppensack an den Kurztrieben und Zweigen der Lärche zu finden ist. JUNG (1942) nannte die Zahl der Säckchen pro Kurztrieb-Büschel den „Befallsquotienten $s:b$ “. Im folgenden sei des leichteren Gebrauchs wegen dieser Quotient noch mit 100 multipliziert, das heißt die Puppendichte durch die Zahl der Säcke pro 100 Kurztriebe (im folgenden kurz „Befallsindex“ genannt), gekennzeichnet.

Der Lärchenminiermotten-Befall darf nicht ohne weiteres dem angerichteten Schaden parallel gesetzt werden. Während der Befall, das heißt die Populationsdichte, eine relativ einfach, sicher und objektiv feststellbare Größe bildet, die weder von der Austriebszeit und -Geschwindigkeit, noch von der Regenerationsfähigkeit der Lärche abhängt, ist der durch die Miniermottenraupen verursachte Schaden höchst komplexer Natur und abhängig von den genannten Daten und Eigenschaften der Lärche. Der Schaden kann dabei direkt und primär (durch Chlorophyllverlust), direkt und sekundär (durch Zuwachsverlust) oder indirekt (durch Steigerung der Anfälligkeit des Baumes gegenüber schädlichen Einflüssen wie zum Beispiel Krebs) entstehen.

Unter den soeben genannten drei Schadensarten ist der Chlorophyllverlust bei der gradocönologischen Untersuchung von Interesse, weil er trotz seiner Abhängigkeit von Eigenschaften der Lärche einen guten Indikator abgibt sowohl zum Erkennen von Befallsunterschieden innerhalb des Standortes als auch, vor allem, zum Erkennen des „momentan mittleren Befalls“ einer Lärche oder eines Lärchenstandortes.

Auf der Grundlage der Chlorophyllverlust-Schätzung¹⁾ wurde der momentan mittlere Befall eines Lärchenstandortes auf folgende Weise ermittelt. Ein Überblick über die zum betreffenden Standort gehörenden Lärchen (gleichen Alters und gleicher Art, siehe unten) ließ als erstes erkennen, daß die geschützt und gleichzeitig doch licht stehenden Lärchen den gleichmäßigsten und für den Bestand typischen Chlorophyllverlust aufwiesen. Von zwei oder drei dieser „typisch geschädigten“ Lärchen wurden nunmehr einige Zweigproben (von insgesamt etwa 3 m Länge) entnommen solcherart, daß das Chlorophyllverlust-Prozent dieser Probe möglichst genau dem Gesamtprozent an Chlorophyllverlust der betreffenden

¹⁾ Als „Chlorophyllverlust“ wurden neben den weißen auch die vergilbten, von der Nährstoffzufuhr abgeschnittenen, Nadelteile gerechnet.

Lärchen entsprach. Auf diese Weise durfte erwartet werden, daß der aus den Probe-Entnahmen ermittelte Befall den — zur gegebenen Zeit — standortstypischen Befall darstellte.

Bei einer Untersuchung der zahlenmäßigen Beziehung zwischen dem Schadmaß („s“ = Chlorophyllverlust in Prozent) und dem Befallsindex („i“ = Zahl der *Coleophora*-Säcke pro 100 Kurztriebe) zeigte sich, daß bei Standorten mit einem mittleren Befallsindex von etwa 30 auch das Schadmaß ungefähr 30% betrug, daß dagegen mit steigendem Index das Schadmaß stärker als der Index anstieg, mit fallendem Index stärker als dieser abnahm. Die folgenden, abgerundeten Zahlen veranschaulichen dieses:

bei $i = 50$ betrug $s = 75\%$, das heißt $s = 1,5 \times i$;
 bei $i = 30$ betrug $s = 30\%$, das heißt $s = i$;
 bei $i = 10$ betrug $s = 5\%$, das heißt $d = 0,5 \times i$.

Diese Zahlen besagen, daß an den mittelstark befallenen (europäischen) Lärchen der untersuchten Altersklasse eine Raupe ungefähr ein Nadelbüschel (einen Kurztrieb) vernichtete, daß dagegen bei stärker befallenen Lärchen eine Raupe mehr als ein Büschel, bei schwächer befallenen weniger als ein Büschel, vernichtete. Hierin kommt zum Ausdruck, worauf schon JUNG (1942, 501) hinwies, daß nämlich bei längerem starkem *Coleophora*-Fraß die Zahl der lebenden Kurztriebe und auch die Zahl der Nadeln derselben (bzw. das Gewicht ihrer Nadelmasse) mehr und mehr abnehmen.

Die Abhängigkeit der Nadelmasse pro Kurztrieb vom Befallsgrad ist es also, die zu den vorstehenden Unterschieden im Verhältnis von i zu s führte.

Nach somit erfolgter Erörterung allgemeiner und methodischer Fragen sollen nunmehr die Ergebnisse der vergleichend-biocönologischen Untersuchungen dargestellt werden, wobei diese Ergebnisse ihrem Charakter nach in vergleichend-analytische und synthetische unterteilt werden sollen.

B. Vergleichende Analyse

1. Populationsdichte/„Boden“

Wenn oben erwähnt wurde, daß in den Jahren 1953, 1955 und 1957, jeweils im Mai, von 22 vergleichbaren Lärchenstandorten Zweigproben mit Puppensäcken der Lärchenminiermotte entnommen wurden, so heißt das soviel, als daß nur gleichaltrige (5—12 cm Brusthöhendurchmesser aufweisende, das heißt etwa 10—25 Jahre alte) und gleichartige (europäische) Lärchen untersucht wurden. Ja, nicht nur das: die Lärchenstandorte gehörten ein- und demselben Großklimaraum an (Brandenburgisch-Sächsisches Tiefland zwischen Berlin und Leipzig) und wurden überdies nur insoweit zur Probeentnahme von *Coleophora laricella*-Puppensäcken verwendet, als sie in den wichtigsten standortklimatischen Faktoren übereinstimmten.

Eine Abgrenzung der Standorte konnte sich demgemäß weder auf dem Makro- oder Standortklima, noch auf dem Lärchenalter oder der Lärchenart

Tabelle 1. Übersicht über die Lärchenstandorte und Befallszahlen
Abkürzungen: B = Berlin; D = Dessau; L = Leipzig; Lā = Lärchen

Standort	Raum	Vegetation	Lā- Art	Sackzahl pro 100 Kurztriebe				Lfd. Nr.
				1953	1955	1957	Gesamt	
Friedrichshagen W	B	<i>Hypnum Schreberi</i> und <i>H. purum</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Fragaria vesicans</i> , <i>Carex hirta</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Pteris aquilina</i> , <i>Euphorbia cyparissias</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Carex pilulifera</i>	eur.	62	62	42	> 40	1
Friedrichshagen O	B		jap.	—	46	33	/	2
Rahnsdorf	B		eur.	59	51	48	> 40	3
Müggelheim	B		eur.	—	44	43	> 40	4
Klieken	D	Wie 4—4, jedoch	eur.	55	41	38	> 40	5
Wolfsgrube	D	fehlend: die zwei <i>Vaccinium</i> -Arten; hinzutretend: <i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Sarothamnus scoparius</i>	eur.	—	55	43	> 40	6
Mooshütte	D		eur.	60	52	39	> 40	7
Marke	D	„	eur.	46	41	33	> 40	8
Dobritz NO	D	<i>Hypnum Schreberi</i> und <i>H. purum</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pteris aquilina</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Rubus spec.</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Fragaria vesicans</i> , <i>Majanthemum bifolium</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Catharina undulata</i> , <i>Polytrichum spec.</i> , <i>Carex hirta</i> , <i>Molinia coerules</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> .	eur.	28	23	27	15—35	9
Dobritz W	D		eur.	—	30	26	15—35	10
Naunhof W	L		eur.	19	12	—	15—35	11
Naunhof Mitte	L		eur.	31	22	—	15—35	12
Großsteinberg	L	Wie 9—12, jedoch	eur.	24	29	—	15—35	13
Kranichsberge	B	fehlend: <i>Catharina undulata</i> , <i>Polytrichum spec.</i> ; schwächer: <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Rubus spec.</i> und <i>R. idaeus</i> ; stärker: <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Convallaria majalis</i>	eur.	37	26	28	15—35	14
Alt-Buchhorst	B		eur.	39	36	30	15—35	15

[illegible]

gründen, sondern mußte an Hand der unterschiedlichen Bodeneigenschaften vorgenommen werden. Es wurde daher anfänglich versucht, einige Bodenfaktoren: p_H -Wert, Korngröße und Wasserkapazität, zum Zwecke der Gewinnung von Abgrenzungsmerkmalen zu bestimmen. Da sich jedoch zeigte, daß die gewonnenen Werte nicht selten innerhalb ein- und desselben Standortes stärker schwankten als zwischen zwei verschiedenartigen Standorten, wurde im weiteren auf ihre Erfassung verzichtet und als Anzeiger für den Gesamtfaktorenkomplex „Boden“ die qualitative und quantitative Pflanzenarten-Zusammensetzung verwendet. Sie ist, wie aus zahlreichen Arbeiten der Vegetationskunde bekannt, weitaus besser geeignet, Bodenunterschiede (und nur auf solche kam es im vorliegenden Fall an) deutlich zu machen als es mit unseren Meßverfahren und -Geräten möglich wäre. Hinzu kommt, daß es auch vom Gesichtspunkt der Forstpraxis her zweckmäßiger erschien, die jederzeit leicht erkennbaren Vegetationsmerkmale anstelle der erst mit relativ komplizierten Geräten feststellbaren abiotischen Bodenfaktoren zu verwenden.

In der Tab. 1 sind als Ergebnis dieser Untersuchungen einerseits die Vegetations-Aufnahmen (dargestellt durch die beherrschenden Arten der Moos- und Krautschicht-Vegetation), zum anderen die entsprechenden Miniermotten-Befallswerte zusammengestellt.

Zur Erläuterung der Tab. 1.

Die Tabelle enthält die 20 vergleichbaren Standorte der europäischen Lärche (*Larix decidua*) sowie Standorte der japanischen Lärche (*Larix leptolepis*).

Die Standorte sind nach den (hier schon aus den einzelnen Vegetationsaufnahmen extrahierten) Pflanzenarten-Kombinationen geordnet.

Die Aufzählung der Pflanzenarten enthält jeweils nur die 10—15 dominantesten¹⁾ Pflanzenarten

¹⁾ Dominanz = Deckungsgrad in Prozent der Bezugsfläche.

(„Hauptarten“), da diese zur Kennzeichnung und Unterscheidung der Standorte genügen. Die Aufzählung erfolgt in der Reihenfolge des fallenden Dominanzgrades.

Der jeweils aus den Befallsindizes der Jahre 1953, 1955 und 1957 gebildete mittlere Befallsindex eines Lärchenstandortes ist — in abgerundeter Form — in eine von drei Größenklassen: größer als 40, 15—35, kleiner als 10, eingeordnet.

Vergleicht man nunmehr die in der Tab. 1 verzeichneten Pflanzenarten-Kombinationen mit den Befallswerten und beschränkt sich dabei vorerst auf die 20 Standorte europäischer Lärchen, so erkennt man, daß der *Coleophora laricella*-Befall einerseits und die unter den Lärchen befindliche Vegetation andererseits in deutlicher Beziehung zueinander stehen.

Den stärksten Befall (Index 33 bis 62) zeigten die Lärchen auf Kiefern- und Kiefernmischwald-Standorten, die durch das Dominieren von trockene, saure Böden liebenden Pflanzenarten (Drahtschmiele, Preiselbeere, Heidekraut u. a.) gekennzeichnet waren. 8 der 10 Standorte (4 im Berliner und 4 im Dessauer Raum) gehörten diesem Typus an, der nach seinen bezeichnendsten Pflanzenarten — im Rahmen der vorliegenden Untersuchung — der Gramineen-*Calluna*-Typ genannt sei. Die Berliner Ausprägung dieses Typs war durch das starke Auftreten der Preiselbeere (unter Zurücktreten der Heidelbeere), die Dessauer Ausprägung durch dasjenige des Besenginsters (bei fehlenden Beerkräut-Arten) ausgezeichnet.

Deutlich geringer (Index 12—39) war der Befall auf Standorten, die — in Kiefernmischwäldern und Laubwäldern gelegen — Pflanzenarten mit schon höheren Ansprüchen an Bodenfeuchtigkeit und -Güte trugen (wie Sauerklee, Adlerfarn, Him- und Brombeere, Heidelbeere, Maiblume u. a.). Zu diesem Standorttyp, der hier *Myrtillus-Rubus*-Typ genannt sei, gehörten 9 der untersuchten Standorte (4 im Berliner, 3 im Leipziger und 2 im Dessauer Raum). Auch hier ließen sich zwei Untertypen, ein Sauerklee- und ein Heidelbeerreicher Untertyp, unterscheiden.

Am geringsten schließlich (Index 2—12) war der Lärchenminiermotten-Befall auf solchen Standorten, die sich im Aue-Gebiet der mittleren Elbe sowie der unteren Mulde und einiger Mulde-Zuflüsse befanden. Ihr Boden (Tonschlick über Sand) zeigte oberflächennahes Grundwasser und ihre Pflanzendecke bildete eine typische (durch *Anemone*, Gundermann, Brennessel, Knäuelgras, Scharbockskraut u. a. gekennzeichnete) Auewald-Vegetation. Dieser Typ, hier als *Anemone-Ficaria*-Typ bezeichnet, war durch 5 Standorte (1 im Berliner und je 2 im Dessauer und Leipziger Raum) vertreten.

Bei den vorstehenden Abgrenzungen biocönotischer Standorteinheiten kam es in der Hauptsache darauf an, durch Verwendung von Dominanz und Konstanz, als den beiden biocönologisch wichtigsten Merkmalen der Pflanzenarten¹⁾, solche Vegetationsunterschiede (und damit Unterschiede in der biocönotischen Struktur) sichtbar zu machen, denen Unterschiede in der

¹⁾ Siehe hierüber Schwenke, 1953b.

Populationsdichte von *Coleophora laricella* entsprachen. Über eine rein pflanzensoziologische Bewertung der auf diese Weise abgegrenzten Einheiten ist damit nichts ausgesagt.

Stellt man die soeben genannten Ergebnisse noch einmal kurz zusammen, ergibt sich die in Tab. 2 enthaltene Übersicht.

Tabelle 2. Die Standorttypen in ihrer Beziehung zur Lärchenminiermotten-Dichte

Befalls-Index	Vegetations-Typ	Raum
> 40	Gramineen- <i>Calluna</i> -Typ a) <i>Vaccinium vitis-idaea</i> -Untertyp b) <i>Sarothamnus scoparius</i> -Untertyp	Berlin Dessau
15—35	<i>Vaccinium myrtillus</i> - <i>Rubus</i> -Typ a) <i>Oxalis acetosella</i> -Untertyp b) <i>Vaccinium myrtillus</i> -Untertyp	Dessau Leipzig Berlin Leipzig
< 10	<i>Anemone-Ficaria</i> -Typ	Berlin Dessau Leipzig

Die in den Tab. 1 und 2 dargestellten Ergebnisse lauten in einem Satz zusammengefaßt: Der Befall der (europäischen) Lärche durch *Coleophora laricella* nahm mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit ab und zwar derart, daß die Lärchen auf den feuchtesten (Auewald-) Standorten praktisch befallsfrei waren, während zur gleichen Zeit die auf trockenen Sandböden stockenden Lärchen starken bis stärksten Befall zeigten.

In die gleiche Richtung (einer Beziehung zwischen dem Miniermotten-Befall und den Bodeneigenschaften) weisende Beobachtungen liegen wohl auch den schon früher zum Ausdruck gebrachten Ansichten einiger Autoren zugrunde (BODEN, 1902; JEMMETT, 1913¹⁾ u. a.), worin die hinsichtlich Boden und Lage richtige Standortwahl als eine der Voraussetzungen für erfolgreichen Lärchenanbau genannt wird.

Mit dem Auffinden der genannten Beziehung zwischen den Bodeneigenschaften (insbesondere der Bodenfeuchtigkeit) einerseits und der Lärchenminiermotten-Dichte andererseits, ist nun — genau genommen — noch nichts darüber ausgesagt, ob es sich hierbei um eine Kausal-Beziehung handelt. Niemand, der sich schon einmal mit dem Problem des Massenwechsels der Insekten näher befaßte, wird jedoch daran zweifeln, daß hier eine Kausalbeziehung vorliegt und zwar deshalb, weil die edaphischen Faktoren zusammen mit den klimatischen als gradologische Primärfaktoren

¹⁾ Nach JUNG, 1942.

auf jeden Fall Einfluß auf die Populationsdynamik der an den betreffenden Lebensraum gebundenen Insektenarten nehmen. Auf welchem Wege, über welche Zwischenstufen, sie dies tun, bleibt dabei allerdings noch unbekannt.

Man könnte hier von einem komplex-analytischen Ergebnis bzw. einer komplex-analytischen Betrachtungsweise sprechen, die im Gegensatz zu der üblicheren differenziert-analytischen Betrachtungsweise die betreffende Wirkung einem größeren Ursachenkomplex gegenüberstellt, der selbst erst noch der Analyse bedarf.

Beispiele für eine solche komplex-analytische Betrachtungsweise finden sich in der Literatur über den Massenwechsel der Insekten nicht selten. Genannt seien hier nur die Arbeiten von ZEDERBAUER (1911) und WILKE (1931), in denen aus einem Vergleich zwischen den Klimadaten und Bodeneigenschaften einerseits sowie dem Auftreten einiger forstschädlicher Insektenarten andererseits auf einen Kausalzusammenhang beider geschlossen wird.

Es war im Rahmen der vorliegenden Untersuchung leider nicht möglich, zu versuchen, die komplex-analytisch gewonnene Beziehung Miniermottendichte/„Boden“ noch weiter zu analysieren. Jedoch soll wenigstens in der im Abschnitte II,C erfolgenden synthetischen Betrachtung der Ergebnisse eine Deutung dieser Beziehung versucht werden.

Abschließend zum Problem Miniermottendichte/„Boden“ sei in Anlehnung an das bereits im Abschnitt I Gesagte, betont, daß die vorstehenden Ergebnisse konstante Dichte-Unterschiede betreffen und keine konstanten Dichte-Werte. Letztere schwanken ja von Jahr zu Jahr und würden sich erst, als mittlere Dichte-Werte, aus einer über viele Generationen der Lärchenminiermotte verlaufenden Untersuchung ergeben. Im vorliegenden Falle wurden nur drei Generationen dieses Schädlings untersucht. Trotzdem kann nach Lage der Dinge wohl nicht daran gezweifelt werden, daß die aufgefundenen Dichte-Unterschiede (innerhalb des Untersuchungsgebietes) im Prinzip, d. h. in ihrer Parallelität zu den Bodenfeuchtigkeits-Unterschieden, auch über alle einzelnen Dichte-Schwankungen hinweg bestehen bleiben. Das ist insbesondere auch deshalb zu erwarten, weil es sich bei der Lärchenminiermotte um einen typischen „Dauerschädling“ handelt, das heißt um eine Insektenart, deren Dichte nur mit relativ geringer Amplitude schwankt. Anders wäre es bei einem typischen „Massenwechsel“-Schädling, das heißt einem solchen, dessen Individuenzahl am betreffenden Standort sehr weiten Schwankungen unterworfen ist. Hier können die hinsichtlich der mittleren Dichte bestehenden standörtlichen Unterschiede von der Schwankungsbreite der Dichte überdeckt werden. Man legt daher bei derartigen Insektenarten dem gradologischen Standortvergleich nicht die mittlere Dichte, sondern besser die Schwankungsbreite der Dichte (siehe Abschnitt III: Ahorneule) zugrunde.

2. Populationsdichte/Licht- und Windstärke

Die wenigen bisher vorliegenden Notizen über den Einfluß standort-klimatischer Faktoren auf die Lärchenminiermotten-Dichte scheinen sich

insofern zu widersprechen, als sie die Freistellung von Lärchen zum Teil als Dichte-erhöhend (z. B. JUNG, 1942), zum anderen Teil dagegen als Dichte-vermindernd (z. B. BODEN, 1902) bezeichnen.

Daß dieser Widerspruch nur ein scheinbarer ist, das heißt beide genannten Beobachtungen richtig sind, ergaben die vorliegenden Untersuchungen. Bei ihnen wurde von den Erfahrungen ausgegangen, die vor einigen Jahren bei der Untersuchung der Verteilung zweier Kiefernspannerarten innerhalb des Kiefernbestandes gewonnen wurden (SCHWENKE, 1952).

Aus den Ergebnissen ging damals eindeutig hervor, daß die zwischen verschiedenen Teilen ein- und desselben Waldbestandes bestehenden konstanten Unterschiede der Puppen-Dichte von *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. allein durch die Windstärke — auf dem Wege über die Windempfindlichkeit der eierlegenden Falter — verursacht werden.

Eine diesen Ergebnissen entsprechende Deutung der innerstandörtlichen Unterschiede der Miniermotten-Dichte blieb jedoch unbefriedigend. Zwar zeigten sich die dem Wind am stärksten ausgesetzten Rand-Lärchen stets schwächer befallen als die dahinter stehenden, geschützteren Bäume, jedoch war der Befall in dem maximal windgeschützten Inneren dichter Bestände durchaus nicht maximal hoch, sondern — im Gegenteil — niedriger als am windigen Rande. Erst, wenn man annahm, daß zugleich mit dem Wind auch das Licht, und zwar in einem der Windstärke entgegengesetzten Sinne, auf die standörtliche Verteilung der Lärchenminiermotte einwirkt, löste sich auch dieser Widerspruch.

In der Tat hielt diese Annahme einer diesbezüglichen Prüfung an allen 22 Lärchenstandorten stand.

Fig. 2 gibt als Beispiel hierfür zwei charakteristische Lageskizzen wieder.

Fig. 2a) zeigt einen Lärchen-Standort bei Reibitz (Dübener Heide). Der die Lärchen enthaltende ca. 20jährige Kiefernbestand bildete — allseitig fast völlig freistehend — eine Windinsel, um so mehr, als das Gelände in der Hauptwindrichtung (SW) stark abfiel und der Bestand sich somit am Rande eines Plateaus befand.

Entsprechend war der Lärchenminiermotten-Befall wesentlich geringer als auf anderen Sand-Standorten und wurde deshalb auch nicht in den Standortvergleich (siehe oben) einbezogen. Nichtsdestoweniger zeigte er besonders deutlich die standort-klimatisch zu erwartende Befalls-Verteilung: $i = 30 - 40$ nur an einigen Lärchen am relativ windgeschützten Nord-Ost-Rand; $i = 15 - 30$ im windgeschützteren aber dunkleren Bestandsinneren; $i =$ unter 15 am zwar lichten aber besonders windigen West- und Süd-Rand.

In der Fig. 2b) ist ein Teil des Lärchenstandortes Wolfgrube bei Roßlau dargestellt. In einem ca. 30jährigen Kiefernbestand befanden sich die Lärchen auf einer breiten West-Ost-Schneise sowie am Ostrand eines Nord-Süd-Weges im Lichtbestand. Wieder war die Abnahme des Chlorophyllverlustes nach der Hauptwindseite (Westen) hin sehr deutlich.

Es darf nach all dem als erwiesen gelten, daß für die Verteilung der Lärchenminiermotte innerhalb des Lärchenbestandes bzw. an ein- und derselben Lärche das folgende Prinzip gilt. Der Falter von *Coleophora laricella* ist zugleich windempfindlich und lichtliebend; daher wird die

Falter-Dichte (und somit die gesamte Populationsdichte) von den zwei — im entgegengesetzten Sinne wirkenden — Faktoren Luftbewegung und Lichtstärke wesentlich beeinflusst: mit zunehmender Windstärke verringert sich die Dichte, mit zunehmender Lichtstärke erhöht sie sich.

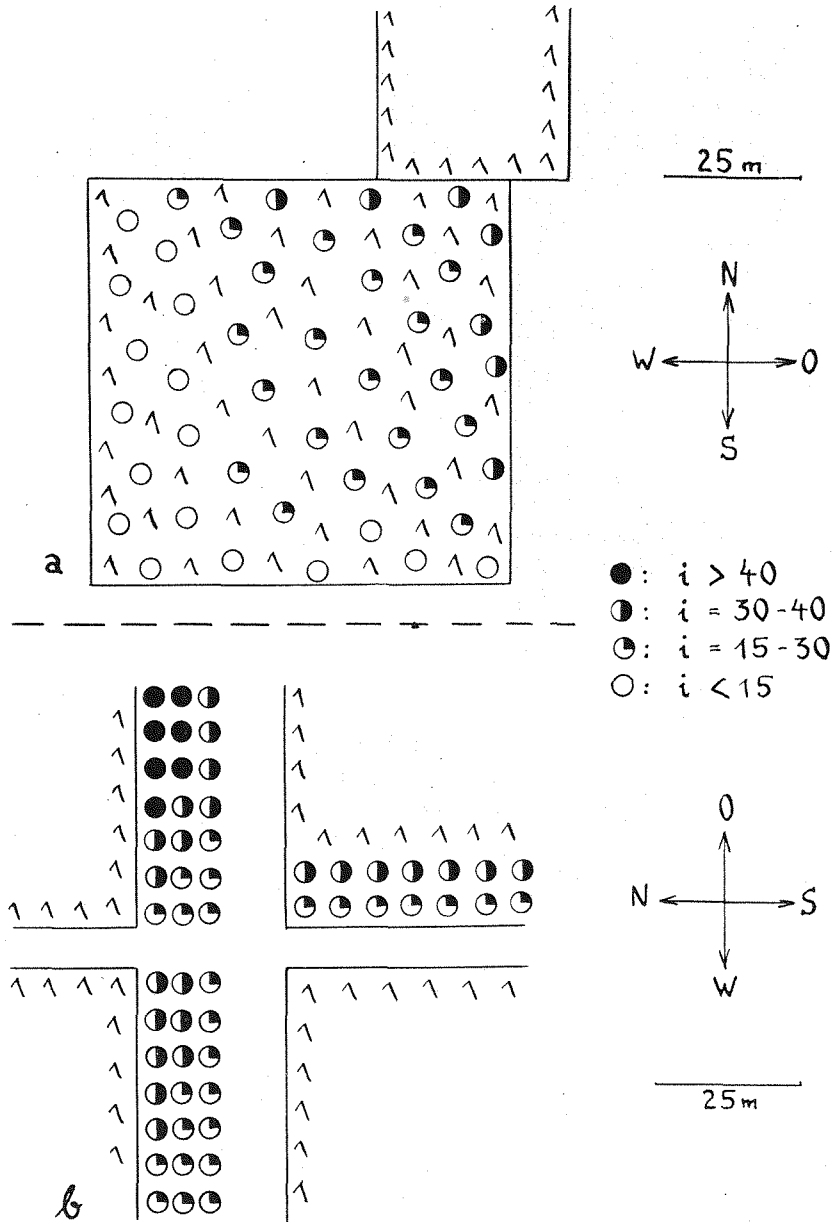


Fig. 2. Lageskizzen der Lärchenstandorte bei Reibitz (a) und Wolfgrube (b)

Steht daher eine Lärche völlig frei, so ist sie zwar für die Lärchenminiermotte optimal belichtet, zugleich aber pessimal dem Wind ausgesetzt; umgekehrt ist eine Lärche im dichten Bestandesinneren zwar optimal windgeschützt, gleichzeitig aber pessimal belichtet. In beiden Fällen bleibt der Befall relativ gering. Erst, wenn gute Belichtung und guter Windschutz zusammentreffen, was zum Beispiel beim Lichtstand von Lärchen im Waldinneren oder bei windgeschützten Waldrändern der Fall ist, tritt stärkerer Befall auf.

Die vorstehenden Ableitungen werden unterstrichen durch die Tatsache, daß bei Lärchen, die mit ihrer Spitze über den sie umgebenden Bestand hinausragten, dieser Spitzenteil stets einen deutlich geringeren Chlorophyllverlust als die windgeschützten, jedoch gut belichteten, unteren Teile aufwies, wobei jedoch bezeichnenderweise die überwiegend im Windschatten gelegene Ostseite stets etwas stärker befallen schien als die Westseite. Befand sich dagegen der untere Teil der Lärche im ungünstigeren Dichtstand, so war jetzt die herausragende Spitze — und vornehmlich wieder ihre Ostseite — der am stärksten befallene Teil.

Um diese Beziehung, auf die Puppendichte bezogen, zahlenmäßig zu bestätigen, wurden 1955 von einer etwa 15 m hohen Lärche (die sich in der Berliner Stadforst, Friedrichshagen, inmitten eines ca. 10 m hohen Kiefernstangenholzes befand) drei Befallswerte ermittelt: a) in 2 m Höhe, b) in 12 m Höhe an einem nach Westen gerichteten Zweig und c) in 12 m Höhe an einem nach Osten gerichteten Zweig. Die Ergebnisse waren:

- | | | | |
|----------------|-----------------|------------|--------------------|
| a) 2 m Höhe, | 761 Kurztriebe, | 122 Säcke; | Befallsindex = 16; |
| b) 12 m „ , W, | 654 „ , | 114 „ ; | „ = 17; |
| c) 12 m „ , O, | 554 „ , | 227 „ ; | „ = 41. |

Der Miniermotten-Befall war somit an der windungeschützten Westseite der Lärchenspitze nur etwa ebenso stark wie im zwar windgeschützten, aber lichtungünstigen unteren Teil, erreichte jedoch an der im Windschatten liegenden Ostseite der Spitze einen $2\frac{1}{2}$ mal so starken Wert.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß mit Vorstehendem die innerstandörtlichen Unterschiede der Lärchenminiermotten-Dichte auf ihre primären Ursachen zurückgeführt werden konnten. Es liegt damit einer jener nicht gerade zahlreichen Fälle vor, in denen es gelingt, standörtlich konstante Populationsdichte-Unterschiede ohne große Mühe auf ihre letzten Ursachen zurückzuführen.

Zugleich zeigen die Ergebnisse, worauf schon eingangs hingewiesen wurde, daß nämlich beim biocönologischen Standortvergleich der „Standort“ sehr verschieden weit gefaßt werden kann. Selbst die Ost- und Westseite ein- und derselben Lärche sind also populationsdynamisch vergleichbare „Standorte“, sofern sie in bezug auf die betreffende Insektenart Gradocön-Unterschiede aufweisen.

Schließlich vermitteln die vorstehenden Ergebnisse auch noch einen interessanten Einblick in einen periodischen Merocönosewechsel der weiblichen Falter von *Coleophora laricella* zwischen bestimmten Lärchen bzw. Lärchenteilen.

In Verbindung mit der Feststellung der Eizahl (siehe unten) sowie der Puppen-Mortalität bei der Lärchenminiermotte zeigte sich, daß in den standortklimatisch (das heißt hinsichtlich Licht und Wind) ungünstigen Merocönosen nach Beendigung einer Generation stets mehr Falter geschlüpften als der betreffenden mittleren Populationsdichte entsprach oder mit anderen Worten: als zu Anfang der Generation zur Eiablage gelangt sein konnten. Da die Falter-Mortalität bei der Lärchenminiermotte als unbedeutend betrachtet werden darf (siehe JUNG, 1942), bleibt zur Erklärung nur ein periodisches Abwandern eines großen Teiles der an solchen Stellen geschlüpften Falter nach anderen Merocönosen. Als Ursache kommen wohl nur während der Eiablagezeit herrschende ungünstige Licht- und Windverhältnisse in Betracht, welche die eierlegenden Falter zur Suche nach günstigeren Ablegestätten veranlassen. Übrig blieb nur derjenige Teil weiblicher Falter¹⁾, der zum Zeitpunkt der Eiablage gerade ausreichend günstige Licht- und Windverhältnisse vorfand.

Dagegen besteht nun bei der anderen am Merocönose-Wechsel der Miniermotten-Falter beteiligten Merocönose eine Diskrepanz zwischen End- und Anfangsdichte im umgekehrten Sinne: die Zahl der eierlegenden Falter ist stets größer als die Zahl der in der Merocönose geschlüpften weiblichen Falter. Hier ist das Artgleichgewicht der betreffenden Population offensichtlich schon auf die Vermehrung der Individuenzahl durch Zuwanderung eingestellt.

Fig. 3 gibt den geschilderten Vorgang schematisch wieder.

Wie Fig. 3 zeigt, ist in der Merocönose M_1 die Vermehrung ständig größer als die Sterblichkeit, ohne daß die Populationsdichte dadurch zunimmt: M_1 ist eine Abwanderungs-Merocönose. Umgekehrt, ist bei M_2 die Sterblichkeit ständig größer als die Vermehrungsrate, ohne daß aber die Populationsdichte dadurch abnimmt: M_2 ist eine Zuwanderung-Merocönose.

3. Populationsdichte bzw. Schaden/Lärchenart

An Hand der 1953—57 im Untersuchungsgebiet geprüften Lärchenstandorte konnten hinsichtlich der Frage einer Abhängigkeit des Miniermotten-Befalls von der Lärchenart nur die europäische Lärche (*Larix decidua*) und die japanische Lärche (*Larix leptolepis*) verglichen werden.

Die bisher unterschiedlich beantwortete Frage²⁾, ob die europäische und die japanische Lärche sich hinsichtlich des *Coleophora laricella*-Befalls

¹⁾ Genauer gesagt: „...derjenige Teil Eier“, da ja die Falter vielfach nach Ablage eines Teils der Eier abwandern werden.

²⁾ Die diesbezüglichen Auffassungen sind bei JUNG (1942) zusammengestellt.

konstant unterscheiden oder nicht, wurde durch die vorliegenden Untersuchungen (s. Tab. 1) im letzteren Sinne beantwortet; ein deutlicher Befallsunterschied zwischen den beiden Lärchenarten war nicht zu erkennen.

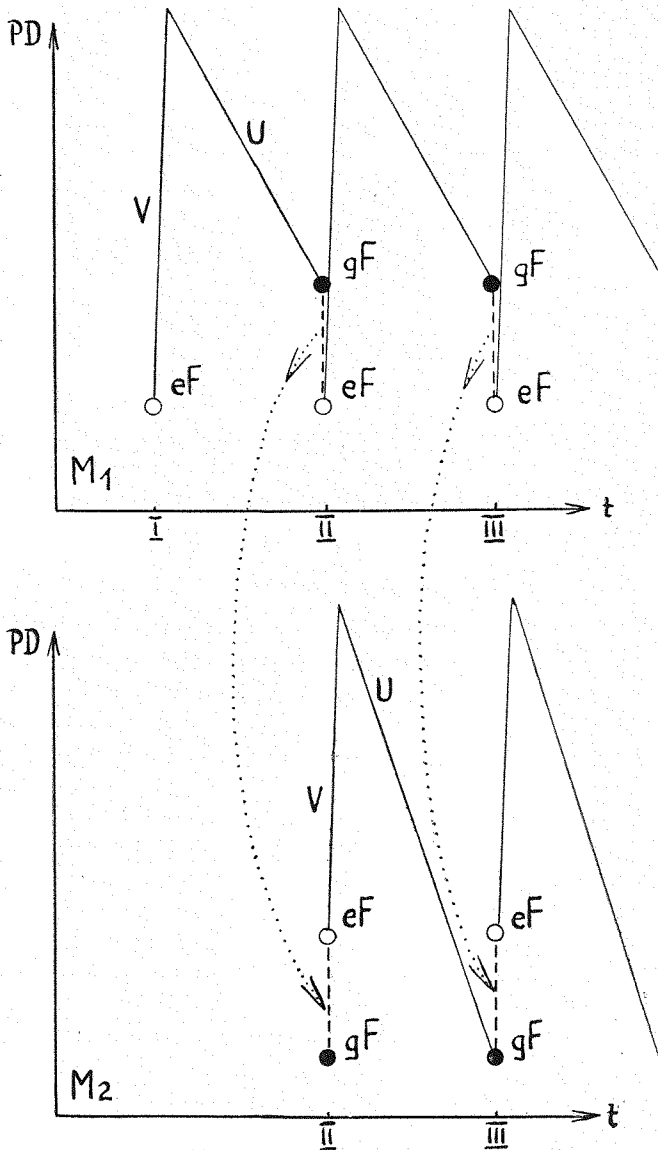


Fig. 3. Schematische Darstellung des periodischen Merocönose-Wechsels der weiblichen Falter von *Coleophora laricella* Hb.

PD = Populationsdichte; t = Zeit; I, II, III = I. bis III. Generation; V = Vermehrung
 U = Umweltwiderstand (= Verminderung); M₁, M₂ = Merocönosen Nr. 1 und 2;
 eF = eiablegende Falter; gF = geschlüpfte Falter

Anders verhielt es sich jedoch mit dem Schaden. Dieser war — gemessen am Befall — bei der japanischen Lärche deutlich geringer als bei der europäischen Lärche. So entsprach einem Befallsindex von 30 bei *Larix decidua* ein Schadwert von etwa 30%, bei *Larix leptolepis* hingegen von nur etwa 15—20%.

Die geringere Schädlichkeit von *Coleophora laricella* auf der japanischen Lärche führte, wie schon JUNG (1942) vermutete, infolge Verwechslung von „Befall“ und „Schaden“ wahrscheinlich zu der in der Literatur mehrfach vertretenen Ansicht, die japanische Lärche werde schwächer befallen als die europäische.

JUNG (1942) gab als Erklärung dieses Schad-Unterschiedes die verschiedene Größe und Zahl der Nadeln und Kurztriebe bei beiden Lärchenarten an. Eine von mir 1957 durchgeführte Nadelzählung bestätigte JUNGs Auffassung:

europäische Lärche, Trieb	5jährig: mZ/KT ¹⁾	= 54	(n = 10),
„ „ „ „	1jährig: mZ/KT	= 44	(„),
japanische Lärche, Trieb	5jährig: mZ/KT	= 84	(n = 10),
„ „ „ „	1jährig: mZ/KT	= 52	(„).

Wie das Zählungsergebnis zeigt, war die Nadelzahl pro Kurztrieb bei der japanischen Lärche wesentlich höher als bei der europäischen. Sie nahm bei ein- und derselben Lärchenart mit dem Triebalter zu und zwar bei der japanischen Lärche stärker als bei der europäischen.

4. Eizahl/„Boden“

Wurde bisher die Populationsdichte (als Puppensack-Dichte) und damit also die Resultierende aus allen Einzelkomponenten des Massenwechsels von *Coleophora laricella* auf ihre Standort-Abhängigkeit (bzw. Abhängigkeit von der Lärchenart) hin untersucht, so sollen nunmehr noch einige Einzelkomponenten des Massenwechsels einer gleichen Betrachtung unterzogen werden.

Über die Eizahl der Lärchenminiermotte liegt bisher nur die Mitteilung von JUNG (1942) vor, wonach die Zahl der im Abdomen frischgeschlüpfter Weibchen enthaltenen Eier (auf Grund der Sektion dreier Individuen) „65—75 Eier je Tier“ betrug.

Beide Arten der Eizahl, sowohl die Zahl abgelegter Eier, als auch die absolute Eizahl (= Zahl abgelegter Eier + Zahl der nach dem natürlichen Tode im Abdomen verbleibenden, abgereiften Eier), wurden 1953 an Material von 16 verschiedenen Lärchenstandorten untersucht.

Zu diesem Zweck wurden je 10—20 frischgeschlüpfte *C. laricella*-Pärchen in einem mit Gaze abgedeckten, in Wasser stehende Lärchenzweige enthaltenden, Zuchtglas auf dem Freilandregal gehalten. Nach dem Tode der Falter wurden die Eier an den Zweigen sowie die noch im Abdomen verbliebenen legereifen Eier gezählt.

Tab. 3 enthält die Ergebnisse dieser Untersuchung, geordnet nach der Höhe des Befallsindex.

¹⁾ mZ/KT = mittlere Nadelzahl pro Kurztrieb

Trotz des Fehlens der (bei derartigen Untersuchungen nicht erreichbaren) statistischen Sicherung, lassen die in der Tab. 3 enthaltenen Zahlenwerte eindeutig die Abhängigkeit der Zahl abgelegter Eier sowie auch der absoluten Eizahl von der Befallsstärke erkennen. Da die Befallsstärke ihrerseits wieder von den jeweiligen Bodeneigenschaften abhing (s. oben), besteht somit auch für die Eizahl eine Abhängigkeit vom Faktorenkomplex „Boden“.

Daß die Eizahl von *C. laricella* umgekehrt proportional der Populationsdichte war, entspricht den auf Grund der bisherigen Erfahrungen über die Beziehungen zwischen Populationsdichte/Ernährung/Gewicht/Eizahl von Insekten gestellten Erwartungen.

Die mittlere absolute Eizahl betrug auf Auwaldstandorten 50,6, auf frischen Sand- bzw. Sand-Lehm-Standorten 46,0 und auf trockenen Sandstandorten 36,3 Eier pro Weibchen und liegt damit wesentlich unter den von JUNG (s. oben) mitgeteilten Werten.

Würde man die vorstehenden standörtlichen Eizahl-Unterschiede nun etwa als den Befalls-Unterschieden widersprechend empfinden in dem Sinne, daß man erwartet hätte, am Standort der höchsten Eizahl (unter der Voraussetzung gleichen Geschlechterverhältnisses) auch die höchste Populationsdichte zu finden (und nicht — wie es der Fall ist — gerade umgekehrt), —

Tabelle 3. Eizahlen von *Coleophora laricella* an verschiedenen Lärchenstandorten, 1953

Abkürzungen: i = Befallsindex; a = mittlere Zahl abgelegter Eier;
b = mittlere Zahl der im Abdomen verbliebenen legereifen Eier;
c = mittlere gesamte (absolute) Eizahl pro Weibchen

i > 10	i = 15 — 35	i > 40
a + b = c	a + b = c	a + b = c
Dessau-Mulde 45,8 + 6,6 = 52,4	Waltersdorf 39,0 + 0,7 = 39,7	F'hagen W 35,4 + 2,2 = 37,6
Naunhof-Parthe 44,1 + 8,0 = 49,1	Dobritz W 39,8 + 2,9 = 42,7	Müggelheim 28,0 + 3,3 = 31,3
Lindenthal 45,7 + 6,0 = 51,7	Dobritz NO 42,8 + 2,0 = 44,8	Rahnsdorf 25,9 + 4,5 = 30,4
Portitz 47,3 + 1,7 = 49,0	Naunhof W 40,7 + 9,5 = 50,2	Wolfgrube 42,0 + 4,7 = 46,7
	Naunhof Mitte 47,1 + 2,3 = 49,4	Mooshütte 28,1 + 7,1 = 35,2
	Großsteinberg 43,9 + 5,3 = 49,2	Marke 28,3 + 10,2 = 38,5
Gesamt-Mittel: 45,0 + 5,6 = 50,6	Gesamt-Mittel: 42,2 + 3,8 = 46,0	Gesamt-Mittel: 31,3 + 5,3 = 36,6

oder würde man aus den genannten Verhältnissen schließen, daß die Mortalitätsquote an den feuchten Standorten größer sein müsse als an den trockenen (weil es ja für die Mortalität gelte, eine größere Eizahl zu reduzieren), — so würde man in beiden Fällen einen Denkfehler begehen.

Wie eingangs schon gezeigt, sagen die standörtlichen Unterschiede hinsichtlich der Massenwechselkomponenten nichts über die standörtlichen Unterschiede der mittleren Populationsdichte aus.

5. Geschlechterverhältnis und Puppenparasitierung/„Boden“

An Hand der eingetragenen Puppen von *Coleophora laricella* sowie der daraus geschlüpften Falter konnten auch noch das Geschlechterverhältnis der Falter sowie die Puppenparasitierung in ihrer Beziehung zum Standort geprüft werden.

Zur Ermittlung des Geschlechterverhältnisses (Sexualindex $i = \text{Weibchen} : \text{Männchen} + \text{Weibchen}$) der Lärchenminiermotte wurden 1955 jeweils 150—300 Falter von 17 Standorten untersucht.

Leider konnten dabei die Auwaldstandorte — mit Ausnahme von Brieselang — keine Berücksichtigung finden, da sie infolge ihrer geringen Puppensackdichte nicht die notwendige Zahl Falter erbrachten.

Der Weibchenanteil schwankte zwischen 0,35 (Müggelheim) und 0,48 (Brieselang), ohne jedoch eine sichere Beziehung zum Standort (bzw. zum Befallsindex) zu ergeben. Zehn — 1957 wiederholte — Zählungen ergaben Werte, die in den gleichen Grenzen lagen (0,35 Hangelsberg; 0,45 Friedrichshagen). Es läßt sich an Hand des Untersuchungsmaterials daher nur sagen, daß in den untersuchten Jahren und an den untersuchten Orten das Geschlechterverhältnis der Lärchenminiermotte stets etwas zu Gunsten der Männchen verschoben war, ohne daß sich eine eindeutige Standortabhängigkeit nachweisen ließ.

Die Parasitierung der Puppen der Lärchenminiermotte ließ sich quantitativ vollständig, qualitativ jedoch nur teilweise erfassen, da ein Teil der Parasiten zum Zeitpunkt der Materialentnahme bereits geschlüpft war bzw. während des (oft einige Tage dauernden) Transportes der Zweigproben schlüpfte. Jedenfalls war die Zahl der von Schlupfwespen (nur diese traten als Parasiten auf) verlassenen Puppensäcke stets größer als die Zahl der gezogenen Schlupfwespen.

Die quantitative Puppenparasitierung schwankte nach Standorten und Jahren zwischen 1% (Finkenkrug, 1957) und 34% (Dobritz W, 1955), ohne daß eine klare Bindung der Höhe an bestimmte Standorttypen oder Jahre erkannt werden konnte.

Trotzdem ist aus den biocönologischen Konzeptionen heraus sowie auch nach dem, was heute bereits über die Standortbindung der Parasitierung von Insekten bekannt ist (SCHWENKE, 1958), nicht daran zu zweifeln, daß auch bei der Lärchenminiermotte eine derartige Bindung vorhanden ist. Sie konnte auf Grund der besonderen Kompliziertheit des Problems im vorliegenden Falle nur nicht nachgewiesen werden. Die Parasitierung von *Coleophora laricella* wird wahrscheinlich in weit höherem Maße als bei den meisten anderen Insekten vom Vorhandensein oder Fehlen von Neben- und Zwischenwirten der Parasiten bedingt. In Deutschland kommen über 250

Coleophoriden- und Gracilariiden-Arten (darunter 131 Arten der Gattung *Coleophora* Hb.) an fast allen Baum- und Straucharten sowie an zahlreichen Pflanzenarten der Krautschicht vor, die einen großen Teil ihrer Parasiten, soweit diese überhaupt schon bekannt sind, gemeinsam haben (THOMPSON, 1944—50). Es ist daher anzunehmen, daß nicht so sehr die abiotische Struktur des Lärchenstandortes auf die Lärchenminiermotten-Parasitierung Einfluß nimmt als vielmehr die (im vorliegenden Fall nicht untersuchte) Frage, ob und welche anderen Wirtsarten sich in unmittelbarer Nähe der untersuchten Lärche befinden.

Das Gesagte unterstreicht den obigen Hinweis auf die Notwendigkeit einer biocönotischen Erweiterung der Populationsanalyse bei allen Untersuchungen über die Ursachen standörtlicher Massenwechsel-Unterschiede. Es zeigt weiterhin, daß mit den im vorliegenden Rahmen untersuchten Lärchen und ihren Standorts-Verhältnissen tatsächlich nur Teilkomplexe (Merocönosen) der betreffenden (die Lärchen enthaltenden) Biocönosen untersucht wurden.

Was die qualitative Seite der Parasitierung der Lärchenminiermotten-Puppen betrifft, so gilt auch für sie das soeben über die Standortabhängigkeit Gesagte. Wohl deutete sich die Bindung einiger Parasiten-Arten an bestimmte Standorttypen an, doch waren die Ergebnisse nicht eindeutig genug, um hier genannt zu werden.

Es wurden insgesamt 14 Schlupfwespen-Arten gezogen. Von ihnen gehörten 5 Arten zu den Ichneumoniden (*Hemiteles* 2 spec., *Pezomachus* spec., *Pimpla* spec. und *Polysteta* spec.), 2 zu den Braconiden (*Agathis* spec. und *Microdus pumilus* Ratz.) und 7 zu den Chalcididen (*Chrysocharis laricinellae* Ratz., *Cirrospilus flavomaculatus* Ratz., *C. pictus* Nees, *Necremnus leucarthros* Thoms., *Pteromalus* 2 spec. und *Tetrastichus* spec.). Die Bestimmungsarbeit ist zur Zeit noch nicht abgeschlossen.

C. Synthese

Das Ziel der vorstehend dargestellten Untersuchungen war es, einige standörtliche Unterschiede im Massenwechsel der Lärchenminiermotte aufzudecken und ihre Kausalanalyse insoweit zu versuchen, als diese ohne wesentliche Erweiterung und Vertiefung der Untersuchungen möglich erschien. Die Ergebnisse zeigten, daß im Untersuchungsgebiet standörtliche Unterschiede in der Populationsdichte des Schädlings sowie der (von der Dichte abhängigen) Eizahl bestanden.

Die innerstandörtlichen Dichte-Unterschiede ließen sich dabei mit Sicherheit auf die kombinierte Wirkung von Luftbewegung und Licht auf das Falterstadium zurückführen. Die zwischen den (nach der Vegetation abgegrenzten) Standorttypen bestehenden Dichte-Unterschiede ließen sich eindeutig zum Faktorenkomplex „Boden“ (insbesondere zum Faktor Bodenfeuchtigkeit) in Kausalbeziehung setzen, ohne daß allerdings etwas Näheres über diese Beziehung ausgesagt werden konnte.

Will man es dennoch versuchen, die Komplex-Beziehung: Miniermotten-Dichte/Boden ursächlich zu deuten, so zeigt eine Literaturübersicht, daß schon einige andere Beispiele hinsichtlich der Abhängigkeit der Dichte phytophager Insektenarten vom Boden bestehen. Am bekanntesten hiervon ist die im vergangenen Jahrzehnt erkannte und näher untersuchte Abhängigkeit des Fichtenborkenkäfer-Befalls, über die „Disposition“ der Fichte, vom Wasserhaushalt des Bodens (BENDER, 1948; SCHWERTFEGGER, 1948; KRAEMER, 1949; MERKER, 1949 und später). Allerdings handelt es sich dabei um einen Sekundärschädling, bei der Lärchenminiermotte hingegen um einen Primärschädling. Untersuchungen von MANDEL (1953) ergaben aber, daß offenbar auch der Befall der Nonne (also gewiß keines Sekundärschädlings), zumindest unter gewissen Bedingungen, über die Disposition des Baumes abhängig vom Boden ist, eine Feststellung, die im Prinzip auch schon WILKE (1934) traf. Als Beispiele, daß auch an Schädlingen landwirtschaftlicher Kulturen ähnliche Beobachtungen gemacht wurden, seien hier nur die Untersuchungen von DAVIDSON (1925) und HASEMAN (1946) über die Abhängigkeit der Blattlaus-Dichte vom Boden genannt.

Unter Anwendung der genannten Gesichtspunkte auf die Lärchenminiermotte ist man versucht, die Parallelität zwischen der Zunahme des Miniermotten-Befalls und der Zunahme der Bodentrockenheit mit der verbreiteten Auffassung in Zusammenhang zu bringen, daß die Lärche als Bodenfeuchtigkeit liebender Gebirgsbaum ebenso wie die Fichte außerhalb ihres natürlichen Vorkommens nicht — oder eben nur an bestimmten bodenfeuchten Stellen — standortgerecht steht und daher mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit zunehmend Lärchenminiermotten — „disponiert“ wird. Wenn auch FRÖHLICH (1955) darauf hinweist, daß es der Lärche in Wirklichkeit gar nicht so sehr auf den feuchten Boden an sich ankommt, als vielmehr auf die Befriedigung eines hohen Transpirationsbedürfnisses, das heißt auf eine hohe Feuchtigkeitsspanne zwischen Wurzel- und Kronenraum, und daß auf geringeren, trockeneren Böden zum Teil bessere Erträge zu verzeichnen sind als auf guten und feuchten Böden, so erscheint die Ähnlichkeit des Problems Fichte/Nonne/Boden mit dem vorliegenden Problem Lärche/Miniermotte/Boden doch zu groß, als daß ein solcher Zusammenhang über die Disposition des Baumes durch diesen Einwand unwahrscheinlich würde. Zudem beziehen sich FRÖHLICHs Angaben auf ganz andere Böden als sie im vorliegenden Untersuchungsgebiet vorhanden sind.

Im Grunde genommen ist allerdings auch mit der Annahme einer Beeinflussung der Lärchenminiermotten-Dichte durch den Wasserhaushalt des Bodens auf dem Wege über die Brutbaumdistribution nicht allzuviel gewonnen, da sich auch hinter dieser „Disposition“ nur ein unbekannter Ursachenkomplex verbirgt.

Was schließlich die wirtschaftliche Seite der vorstehenden Ergebnisse angeht, so sei hier auf die örtliche Bedingtheit dieser Ergebnisse hingewiesen und vor voreiligen Schlüssen gewarnt. Ich stimme VITÉ (1954)

darin zu, daß in allen Lärchenanbau-Gebieten topographische Aufnahmen des Massenaufretens des Schädling unter besonderer Berücksichtigung der Standortverhältnisse als Grundlage für künftige Wirtschaftsmaßnahmen notwendig sind.

Unabhängig von der Frage nach den für den Lärchenanbau notwendigen Bodeneigenschaften geben jedoch die vorstehenden Ergebnisse über die Windabhängigkeit der Lärchenminiermotten-Dichte dem Forstwirt den Hinweis, künftig beim Lärchenanbau auf diese Frage zu achten. So wird der Anbau an windausgesetzten Waldrändern, Straßen oder auf Bodenerhebungen in jedem Falle einen größeren Schutz gegen den Schädling bieten als an windgeschützten Standorten.

III. Standortvergleich bei der Ahorneule

A. Allgemeines und Methodisches

Die zweite der auf dem Standortvergleich gegründeten Massenwechseluntersuchungen betraf die Ahorneule, *Acronycta aceris* L. und damit eine Insektenart, die sich bionomisch und gradologisch grundlegend von der zuvor behandelten Lärchenminiermotte unterscheidet. Da die bionomischen und gradologischen Grundzüge im vorliegenden Falle von besonderer Bedeutung für die darauf aufbauenden Untersuchungen und deren Auswertung sind, soll zunächst auf sie etwas näher eingegangen werden.

Verbreitung und Fraßpflanzen

Acronycta aceris ist eine Laubholzeule, die über den größten Teil Europas und darüberhinaus bis nach Zentralasien verbreitet ist. Wenn sie in den meisten Artenverzeichnissen dieser Gebiete als „sehr häufig“ oder gar „gemein“ bezeichnet wird, so hat dies sicher nicht zuletzt seinen Grund darin, daß die Raupen mit ihrer dichten gelben Behaarung, die von roten Haarbüscheln überragt wird, sehr auffällig sind und — in Anpassung an die Roßkastanie, *Aesculus hippocastanum* — gerade in Ortschaften häufig vorkommen.

WARNECKE (1936), der sich näher mit der Anpassung der Ahorneule an die Roßkastanie beschäftigte, zählt diese Eulenart zu den „Kulturfolgern“, da die Roßkastanie in Mitteleuropa ein Baum der menschlichen Siedlungen sei. Er weist darauf hin, daß die Roßkastanie erst von 1575 ab (wo sie in Wien eingeführt wurde) künstliche Verbreitung in Mittel- und Nordeuropa fand. Auf Grund ihrer Anpassung an diese Baumart verdiente *Acronycta aceris* den Namen „Roßkastanieneule“, eine Auffassung, die auch schon RATZEBURG (1868) vertrat.

Als ursprüngliche Fraßpflanzen von *Acronycta aceris* haben in Mitteleuropa in erster Linie die Ahorne und in zweiter Linie die Eichen zu gelten. Darüberhinaus werden in der Literatur vereinzelt noch Rüster, Linde, Buche und Haselnuß genannt.

Schadauftreten

Über Massenvermehrungen von *Acronycta aceris* wird in der Literatur, im ganzen gesehen, recht selten berichtet.

Als erster teilt RATZBURG (1868) etwas über ein Schadauftreten der Ahorneule mit. Danach entlaubte sie in Joachimsthal in einer Kastanienallee über 400 Stämme. BANDERMANN (1917) beobachtete sie „bei Halle“, wo sie im Juli und August „ganze Alleen von Ahorn und Rüstern entblätterte“ und sich unter anderem „auf dem Boden eines vierstöckigen Hauses“ ihr Verpuppungsquartier suchte. Nach SUIRE (1929) verursachte die Ahorneule im Bezirk Hérault Schäden an Roßkastanien. PREISS (1930)¹⁾ meldet wiederholtes Massenauftreten bei Eschwege. WARNECKE (1936) erwähnt eine Entblätterung von Roßkastanien, 1927, in Kopenhagen. WEISS-WICHELT (1942) nennt die Altstadt von Danzig als Ort eines im August 1941 seinen Höhepunkt erreichenden Schadauftretens der Ahorneule. Befallen wurden vor allem Roßkastanie und Spitzahorn. Nach Mitteilung des Autors schrieb damals eine Danziger Tageszeitung, daß „die Ahorneule in der Danziger Altstadt fast alljährlich die Ahorn- und Kastanienbäume heimsucht“ WENZEL (1945—47)²⁾ teilt ein schädliches Auftreten von *A. aceris* bei Bad Berka mit. Schließlich wurde über die um 1950 entstandene Massenvermehrung dieser Eule im Stadtgebiet von Berlin von DÖRING (1953), MAYER (1953) und FRANCKE (1954) berichtet.

Das zuletzt genannte Massenauftreten von *Acronycta aceris* in Berlin bildete den Gegenstand der vorliegenden, in den Jahren 1953 bis 1956 durchgeführten, vergleichend-populationsdynamischen Untersuchungen. Das Massenvermehrungs-Gebiet dehnte sich 1953 über das gesamte Stadtgebiet aus. Befallen waren ganz überwiegend die Roßkastanien, die zum beträchtlichen Teil kahlgefressen wurden; erst mit Abstand folgten Ahornarten, Platanen und Eichen.

Da (nach LEHMANN, 1955) Berlin mit 70000 Roßkastanien die an dieser Baumart reichste Großstadt Deutschlands ist, wobei ein großer Teil der Kastanien in Höfen und Hinterhöfen steht und die einzigen „grünen Lungen“ umfangreicher Häuserblocks bildet, erregte die Massenvermehrung der Ahorneule besonders großes Aufsehen innerhalb der Bevölkerung. Dies war um so mehr der Fall, als die von den kahlgefressenen Bäumen abgewanderten Raupen auf der Suche nach Nahrung oder Verpuppungsverstecken in die Häuser und Wohnungen eindrangten und (durch ihre leicht abbrechenden Haare) bei den Bewohnern teilweise zu Erkrankungen führten. Eine wirksame Bekämpfung scheiterte am Umfang des Befalls sowie an technischen Schwierigkeiten.

Bionomie

Die auf Grund der vierjährigen Untersuchungen festgestellten Grundzüge der Bionomie der Ahorneule, die in einigen Punkten von dem bisher in der Literatur Genannten abwichen, waren die folgenden.

Die Falter verließen die überwinterten Puppenkokons zwischen Anfang Mai und Anfang August (I), so daß im Sommer alle Entwicklungsstadien nebeneinander gefunden werden konnten. Die am frühesten gebildeten neuen Puppen ergaben aber keine zweite Falter-Generation mehr.

¹⁾ Nach BERGMANN (1954)

²⁾ Nach einem im Besitz BERGMANNs (BERGMANN, 1954) befindlichen Manuskript.

Diese lange Ausdehnung der Schlüpf- und Flugzeit der Falter erklärt wohl auch die über die Generationszahl der Ahorneule in Mitteldeutschland bis heute bestehende Unklarheit.

Die kreisrunden Eier sind überaus flach gestaltet und gleichen weißlichen Flüssigkeitsspritzern. Sie wurden stets einzeln an die Unterseite (seltener die Oberseite) der Blätter abgelegt.

Die von einigen Autoren übernommene Angabe RATZBURGS (1868), der Falter lege seine „haarig überzogenen Eier in Astachseln und Rindenrisse der Kastanie“ kann nur auf einem Irrtum beruhen.

Der Fraß der zuerst schwarzen, danach gelbroten und schließlich gelben Raupen ist anfangs ein Fensterfraß, geht dann aber bald in einen Skelettierfraß an den Blättern über. Von Mitte Juli ab verließen die Raupen die Krone, um sich unter lockerer Baumrinde oder in Rindenritzen, vor allem aber in allen nur denkbaren Verstecken der Höfe und Häuser (zum Beispiel an der Unterseite von Fässern oder zwischen Hauswand und Dachrinne) in einem aus Holzfasern bzw. Kalkstaub und Haaren zusammengeleimten zähen Kokon zu verpuppen.

An besonders beliebten Verpuppungsquartieren, so zum Beispiel in den Ecken von Holzschuppen, sammelten sich die Puppenkokons in solchen Mengen — mehrere Jahre hindurch — an, daß dort Klumpen übereinandergeleimter Kokons von mehr als 20 cm Dicke herausgeschnitten werden konnten.

Die Puppen lagen teilweise ein ganzes Jahr über.

Auf die meisten der soeben genannten bionomischen Daten wird im folgenden noch näher eingegangen werden.

Methodisches

Nach allem bisher Gesagten, unterscheidet sich vom biocönologisch-gradologischen Gesichtspunkt aus die Ahorneule von der zuvor behandelten Lärchenminiermotte in folgenden zwei grundlegenden Punkten.

Als erstes ist die Merocönose der Ahorneule, die Roßkastanie, kein Glied einer natürlichen selbstregulativen Biocönose (so wie es bei der Merocönose „Lärche“ der Fall war), sondern Teil eines vom Menschen geschaffenen und aufrechterhaltenen, also künstlichen biocönotischen Beziehungskomplexes. Hieran zeigt sich erneut, daß die vergleichend-biocönologischen Untersuchungen nicht an das Vorhandensein natürlicher und umfangreicher Biocönosen gebunden sind, sondern daß alle Arten biocönotischer Beziehungskomplexe, wo immer sie auch vorhanden seien (und wo wären sie innerhalb der belebten Erdoberfläche nicht vorhanden?) zur Grundlage eines solchen Vergleiches gemacht werden können. Gerade im vorliegenden Falle des Massenauftretens einer phytophagen Insektenart in den Höfen und Straßen einer Großstadt, mußte eine vergleichende Massenwechsel-Untersuchung besonders reizvoll und aufschlußreich erscheinen, konnte man doch hier auf Grund der relativ geringen Kompliziertheit des Systems hoffen, die wichtigsten Regulationsprinzipien erkennen zu können.

Der zweite zur Lärchenminiermotte bestehende Unterschied betrifft die Höhe (Amplitude) der Massenwechsel-Schwankungen. Gehörte *Coleophora laricella* zu den massenwechselstabilen Arten, das heißt den Arten geringer Dichte-Schwankungen, so handelt es sich bei *Acronycta aceris* um einen typisch massenwechselslabilen Schädling, also um eine Art mit sehr starken Dichte-Ausschlägen. Allerdings trifft diese Charakterisierung, wie noch zu sehen sein wird, nur auf einen Teil der Gesamtpopulation (als Summe standörtlich gebundener Teilpopulationen) der Ahorneule zu, während andere Teilpopulationen in ihrer Dichte nur relativ wenig schwanken und sich diesbezüglich also wie die Lärchenminiermotte verhalten.

Diese zwischen den standörtlich gebundenen Teilpopulationen einer Gesamtpopulation bestehende Unterschiedlichkeit im Massenwechsel-Typ trifft für viele, wenn nicht gar alle, Insektenarten zu. Hieraus erhellt, daß man — genau genommen — nicht die „Art“, also die Gesamtpopulation, nach ihrer Massenwechselform charakterisieren kann, sondern hierfür die biocönotisch gebundenen Teilpopulationen zugrundelegen muß (weiteres hierüber siehe SCHWENKE, 1953 a).

In diesem Sinne wäre die vorstehende Charakterisierung der Lärchenminiermotte als eine massenwechselstabile Art auf die von mir untersuchten drei (abstrakten) Teilpopulationen sowie auf die untersuchte Zeitspanne zu beschränken. Untersuchungen an anderen Orten und zu anderen Zeiten müssen erst zeigen, ob nicht andere Teilpopulationen (oder auch dieselben in anderen Jahren) sich anders verhalten.

Hierin liegt nun der Kernpunkt der vorliegenden vergleichend-biocönologischen Untersuchung: im Vergleich von standortgebundenen Teilpopulationen der Ahorneule, die innerhalb einer Stadt verschieden hohe Dichte-Schwankungen aufweisen.

Wo bestanden nun innerhalb von Berlin zum gleichen Zeitpunkt wesentliche Unterschiede in der Ahorneulen-Dichte, die entsprechende Unterschiede in der Höhe der Dichte-Schwankung vermuten ließen? Sie bestanden einmal: zwischen dem unmerklich befallenen Stadtrand und dem stark befallenen Stadtinneren und zum anderen: zwischen den stark befallenen Einzel-(in Höfen stehenden) Bäumen und den schwach befallenen Park-Bäumen.

An den Roßkastanien (und anderen Bäumen), die sich in den Wäldern um Berlin befanden ebenso wie an den Bäumen innerhalb der aufgelockerten Vororte von Berlin, waren keine Ahorneulenraupen-Schäden sichtbar. Es gelang sogar nicht einmal, eine einzige Raupe an Roßkastanien in Friedrichshagen oder in der Friedrichshagener Stadtforst zu finden. Lediglich junge Eichen, die inmitten von Kiefern Schonungen standen, erbrachten nach mehrtägigem Suchen 1955 in der Friedrichshagener Forst 18 und 1956 in der Hangelsberger Forst 33 *Acronycta aceris*-Raupen.

Im Stadtinneren dagegen gab es in den Jahren 1953 bis 1956 keine Roßkastanie, die nicht das typische Fraßbild der Ahorneulenraupen aufwies. In der Gegend Jannowitzbrücke-Alexanderplatz erreichte der Schaden sein Maximum. Sah man sich hier jedoch die am stärksten geschädigten Bäume an, so handelte es sich stets um einzeln in den Höfen stehende Roßkasta-

nien, während die in benachbarten Parks oder Friedhöfen befindlichen Roßkastanien ganz auffallend schwächer befallen waren. Zur Zeit der größten Raupenzahl, etwa Mitte August, drückte sich dies auch schon in der Zahl der sichtbaren, am oder unter dem Baum herumkriechenden Raupen aus: während es an den in Höfen stehenden Bäumen förmlich „gelb auf und ab wogte“, waren an den Parkbäumen nur wenige auf- oder abbaumende Raupen zu sehen.

Als Vergleichsgrundlage wurden zu Beginn der Untersuchung, im August 1953, vier in der Nähe des Alexanderplatzes gelegene Roßkastanien-Standorte festgelegt: zwei Einzelbaum-Standorte (in je einem Hof der Lebusser Straße und der Kleinen Frankfurter Straße) und zwei Parkbaum-Standorte (im Domstift-Garten, Elisabethstraße sowie auf dem Parochial-Friedhof).

Es wurden anfangs noch zwei weitere Standorte gewählt, die insofern eine Mittelstellung zwischen den Einzel- und den Park-Bäumen einnahmen, als hier die Roßkastanien an der Straße in Reihe standen. Sowohl der Fraß, als auch die populationsanalytischen Ergebnisse nahmen hier tatsächlich eine Mittelstellung zwischen denjenigen der beiden anderen Standorttypen ein. Allerdings waren sie den Hof-Baum-Verhältnissen stark angenähert und überschritten sich zum Teil mit ihnen. Da überdies der eine der zwei Standorte 1954 Gegenstand einer chemischen Bekämpfung war, wurde dieser Teil der Untersuchungen abgebrochen.

Was den Umfang der Untersuchungen betrifft, so war es — wie bei der Lärchenminiermotte — auch hier nicht möglich, den Massenwechselgang lückenlos zu analysieren. Lag der Grund hierfür im Falle der Lärchenminiermotte in der zu großen Entfernung zwischen den einzelnen Standorten, so trug bei der Ahorneule die Unmöglichkeit zu einer einwandfreien Populationsdichte — Feststellung die Schuld.

Die Populationsdichte genügend genau zu ermitteln, war hier deshalb nicht möglich, weil — abgesehen davon, daß die Untersuchungsbäume nicht gefällt werden konnten — die Flugzeit der Falter und damit die Ei- und Raupenentwicklung so ungewöhnlich lang (auf das Jahr bezogen) ausgedehnt waren, daß eine Erfassung zu einem bestimmten Zeitpunkt keine vergleichbaren Werte ergeben hätte. Das an sich am besten geeignete Stadium, das Puppenstadium, konnte gleichfalls nicht zur Dichte-Bestimmung Verwendung finden, weil es sich auf Grund seiner Verstecktheit (siehe oben) nie vollständig erfassen ließ.

So mußte die Populationsdichte-Ermittlung durch eine Schätzung des Befalls an Hand des Schadbildes ersetzt werden, ein Verfahren, das bei dem vorliegenden Vergleich von Standorten mit sehr unterschiedlichen Schadbildern als vollkommen ausreichend erschien.

Der Mangel einer vollständigen Populationsanalyse fiel jedoch wenig ins Gewicht, da schon die ersten Ergebnisse zeigten, daß der ganze Komplex des Umweltwiderstandes im wesentlichen über nur zwei Faktoren an die Populationsdichte der Ahorneule angriff (s. unten). Das Hauptaugenmerk der Untersuchung wurde daher denn auch auf diese zwei Faktoren gerichtet.

Nachfolgend werden die Ergebnisse der vergleichenden Beobachtungen und Probeentnahmen in der Reihenfolge der Entwicklungsstadien der

Ahorneule behandelt, wobei — ebenso wie bei der Lärchenminiermotte — zwischen vergleichend-analytischen und synthetischen Ergebnissen unterschieden werden soll.

B. Vergleichende Analyse

1. Falter

Die Schlüpf- und Flugzeit der Falter war, wie oben erwähnt, ungewöhnlich lang ausgedehnt. So schlüpften in der Zucht (unter Freilandbedingungen) 1954 insgesamt 22 Falter, davon im Mai (Beginn: 10. 5.) 5, im Juni 8, im Juli 7 und im August (Ende: 6. 8.) 2. Hiervon waren 13 Männchen und 9 Weibchen. Ein Vorschlüpfen eines der beiden Geschlechter war nicht festzustellen.

1954 und 1955 wurden insgesamt 10 frischgeschlüpfte Falter-Pärchen paarweise in Gazezuchtkästen (unter Freilandbedingungen) zur Zucht angesetzt. Nur in 3 Fällen kam es zur Ablage einiger weniger Eier, die sich als unbefruchtet erwiesen.

Daß die Eizahl (absolute Eizahl + Zahl abgelegter Eier) ebenso wie bei der Lärchenminiermotte umgekehrt proportional der Populationsdichte war, konnte man hier schon den Puppen ansehen, die — im Mittel betrachtet — in den Parks deutlich größer waren als in den Höfen.

An den Befallsunterschieden zwischen Höfen und Parks beziehungsweise Innenstadt und Stadtrand waren Faltermortalität und Eizahl, wie aus den weiteren Darlegungen hervorgehen wird, nicht wesentlich beteiligt.

2. Ei

Eine Feststellung der Eimortalität an Hand einer Probeentnahme vom 17. 7. 1954 hatte das in der Tabelle 4 enthaltene Ergebnis.

Tabelle 4. Eimortalität 1954

Abkürzungen: n = Zahl der Eier; verp. = verpilzt; ung. = ungeschlüpft bleibend; par. = parasitiert; Mort. = Mortalität in Prozent

Standort	n	davon			Mort.
		verp.	ung.	par.	
Einzel-Bäume					
Rigaer Straße ¹⁾	66	3	3	0	9,1
Kl. Frankfurter Straße	58	0	8	0	13,8
Park-Bäume					
Domstift	37	5	0	0	13,5
Parochial-Friedhof	28	0	4	0	14,3

Es starben also 9 bis 14% der Eier infolge Verpilzung oder aus anderen Gründen (Nichtbefruchtung?) ab. Eiparasitierung war nicht vorhanden.

¹⁾ Anstelle der Lebuser Straße, wo auf Grund der Baum-Höhe und Beschaffenheit die Eisuiche zu beschwerlich war.

Von 64 am 29. 8. 1954 in einem anderen Hof (Magazinstraße) gesammelten Eiern waren 57 geschlüpft, jedoch wiederum keines von Eiparasiten verlassen.

Aus den in der Tabelle 4 enthaltenen (allerdings auf relativ geringen Eizahlen beruhenden) Ergebnissen ist ein standörtlicher Unterschied in der Eimortalität nicht erkennbar.

3. Raupe

Der zwischen Hof- und Parkbäumen bestehende Unterschied in der Dichte der Ahorneulen-Raupen war, wie erwähnt, ins Auge fallend. Zur Untersuchung der Frage, ob diesen standörtlichen Dichte-Unterschieden konstante Unterschiede in der Raupenmortalität entsprachen, wurde von jedem Standort, in jedem Jahr zur gleichen Zeit (Mitte bis Ende August; 1954 auch Anfang Juli) eine möglichst große Anzahl Raupen entnommen und — nach Alter und Standort getrennt — in Gaze-Zuchtbehältern im Freiland gehalten. Hierbei ergab sich, daß zwei Faktoren beziehungsweise Faktorengruppen eine überragende Rolle als Mortalitätsfaktoren spielten: eine Schlaffsucht-Krankheit sowie die Parasitierung.

a) Schlaffsucht

Den größten Anteil an der Mortalität hatte an beiden in der Innenstadt gelegenen Standorttypen eine Raupenkrankheit, die hier kurz als „Schlaffsucht“ bezeichnet sei. Sie war durch das gleiche Krankheitsbild gekennzeichnet wie es zum Beispiel bei der Schlaffsucht von Nonnen- und Goldafter-Raupen bekanntgeworden ist: schlaffes Herunterhängen von den Zweigen beziehungsweise Umherliegen der schlagartig gestorbenen Raupen am Boden.

Um als erstes die Abhängigkeit des Schlaffsuchtprozentes vom Raupenalter zu prüfen, wurden am 13. 8. 1953 in der Kleinen Frankfurter Straße 182 ältere Raupen (von 25—40 mm Länge) und 93 jüngere Raupen (von 10—20 mm Länge) sowie in der Lebuser Straße entsprechend 253 alte und 104 junge Raupen gesammelt und — nach diesen beiden Altersgruppen getrennt — in Zucht genommen. Die durch Schlaffsucht verursachte Mortalität betrug bei den Altraupen 91,7% (Kl. Frankfurter Str.) und 97,0% (Lebuser Str.), bei den Jungraupen oder vielmehr besser: bei den als Jungraupen eingebrachten Altraupen (denn die Schlaffsucht trat nur bei mittleren bis alten Raupen auf), dagegen nur 74,2% und 78,8%. Die Mortalität der in jüngerem Stadium eingetragenen Raupen war also — unter gleichen Zuchtbedingungen — um (im Mittel) 18% niedriger als bei den in älterem Stadium eingebrachten Raupen. Der Grund hierfür dürfte darin zu suchen sein, daß die alten Raupen zum Zeitpunkt der Probeentnahme infolge Kahlfraßes schon länger und stärker Hunger gelitten hatten als die jungen Raupen, die sich unter den guten Ernährungsbedingungen der Zucht auch besser als die Altraupen erholten.

Auf Grund der damit erwiesenen Abhängigkeit des Schlaffsuchtprozentes in Zucht genommener Raupen von dem zum Zeitpunkt des Zuchtbeginns

erreichten Raupenalter, wurden für die standortvergleichenden Untersuchungen nur annähernd gleichaltrige (über 20 mm große) Raupen zur Zucht und Mortalitätsbestimmung verwendet.

Eine weitere Voraussetzung der eigentlichen Untersuchungen bildete die Beantwortung der Frage, ob die Zuchtbedingungen Einfluß auf das Krankheitsprozent der Raupen nehmen. Zur Klärung dieser Frage wurden 1953 sowie (zur Überprüfung der Ergebnisse) 1955 jeweils 50 Raupen (von Einzelbäumen stammend) einzeln in Zucht gehalten. Da auch in diesen Einzelzuchten die Raupen (bis auf ein parasitiertes sowie ein zur Verpuppung gelangendes Exemplar) sämtlich an Schlaffsucht starben, war damit erwiesen, daß das Schlaffsuchtprozent nicht von den Zuchtbedingungen abhing.

Das entspricht den heutigen Kenntnissen über die „Schlaffsucht“ als einer Krankheit (resp. Krankheits-Gruppe), deren Erreger sich durch Vererbung in jeder Raupe befinden, doch erst bei Eintreten bestimmter Konstitutionsbedingungen des Wirtes wirksam werden.

Nach Erfüllung der genannten Voraussetzungen konnte an die Beantwortung der Frage, ob eine Abhängigkeit des Krankheitsprozentes der Raupen vom Standorttyp bestand, herangegangen werden. Dem Vergleich wurden drei Standorttypen zugrundegelegt: Hof-Bäume (Innenstadt, Roßkastanie), Park-Bäume (Innenstadt, Roßkastanie) und Wald-Bäume (Umgebung Berlins, Eichen in Kiefernwald). Die Probe-Entnahme erfolgte in der Innenstadt in den Jahren 1953 bis 1956 jeweils Mitte bis

Tabelle 5. Mortalität der älteren Raupen durch Schlaffsucht

Abkürzungen: R = Roßkastanie; E = Eiche; Frankf. = Kleine Frankfurter Straße; Lebus. = Lebuser Straße; Domst. = Domstift; Paroch. = Parochial-Friedhof; Friedr. = Friedrichshagen; Hang. = Hangelsberg; M % = Mortalität in Prozent; (n) = zugrundeliegende Zahl an Raupen

Standort	1953	1954		1955	1956
	August M % (n)	Juli M % (n)	August M % (n)	August M % (n)	August M % (n)
Hof (R)					
Frankf.	91,7 (182)	82,4 (91)	98,0 (100)	98,0 (57)	88,4 (52)
Lebus.	97,2 (253)	75,6 (82)	95,7 (116)	70,0 (70)	—
Park (R)					
Domst.	77,7 (207)	60,0 (60)	86,3 (102)	72,7 (66)	—
Paroch.	69,1 (233)	58,6 (70)	83,6 (116)	74,4 (78)	82,1 (28)
Wald (E)					
Friedr.	—	—	—	50,0 (14)	—
Hang.	—	—	—	—	62,5 (24)

Ende August sowie 1954 auch Anfang Juli, in der Friedrichshagener Forst im August 1955 und in der Hangelsberger Forst im August 1956.

Die Ergebnisse sind in der Tab. 5 zusammengestellt.

Die Betrachtung der Tab. 5 zeigt folgendes.

1. In der Innenstadt, im August, an Roßkastanie, betrug die mittlere Altraupen-Mortalität durch Schlaffsucht an Hof-Bäumen 87,4%, an Park-Bäumen dagegen nur 78,0%. Die Schlaffsucht war somit in den Parks deutlich geringer als in den Höfen.

Als Grund hierfür kommen wohl nur dichteabhängige, an der Konstitution der Raupe angreifende, Faktoren (stärker geschwächte Konstitution durch Hunger, Inzucht u. a. in den Höfen) in Frage.

2. In den Kiefernwäldern östlich von Berlin, an Eiche, betrug die mittlere Mortalität durch Schlaffsucht nur 56,3% und war damit ganz bedeutend geringer als selbst in den Parks und Friedhöfen der Stadt.

Wie erwähnt, fiel es schwer, in den Wäldern *A. aceris*-Raupen zu finden. Von den relativ wenigen Raupen, die gefunden wurden, konnten wiederum nur die über 20 mm großen Tiere für die Untersuchung Verwendung finden. Die den Wald und zum Teil auch den Park betreffenden Prozentzahlen können demgemäß nur unter Vorbehalt gelten.

Der Grund, warum die Schlaffsucht an Waldbäumen nochmals geringer als an Parkbäumen war, läßt sich nun meines Erachtens nicht mehr vollständig in den an der Konstitution der Raupe angreifenden Mortalitätsfaktoren suchen, da auch die Parks durch relativ geringe Raupendichte und gute Ernährungsmöglichkeiten gekennzeichnet waren. Im nächsten Abschnitt wird gezeigt werden, daß wahrscheinlich die Parasitierung die Schlaffsucht der Ahorneulen-Raupen an Waldbäumen auf ein so geringes Maß reduzierte.

3. Die 1954 in der Stadt ermittelten Werte zeigen, daß am selben Standort die Schlaffsucht (der Altraupen) Anfang Juli beträchtlich geringer war als Mitte bis Ende August. Berücksichtigt man, daß die Dichte im Juli (siehe Punkt 5) noch wesentlich geringer war als im August, leuchtet es ein, daß die dichteabhängigen Mortalitätsfaktoren zu diesem Zeitpunkt noch eine geringere Wirkung als später, im August, aufwiesen.

4. Am selben Standort änderte sich das Schlaffsucht-Prozent von Jahr zu Jahr in bestimmter — im Prinzip mit den anderen Standorten übereinstimmender — Weise. Die Gründe sind nur im Zusammenhang mit anderen Mortalitätsfaktoren zu verstehen und werden im Kapitel III, C aufgezeigt werden.

5. Die Zahl der jeweils in Zucht genommenen Raupen (n) war 1953 am größten und nahm dann bis 1956 ab; sie war im August größer als im Juli. Da bei der Probesuche stets versucht wurde, innerhalb der zur Verfügung stehenden (für alle Stadt-Standorte etwa gleichen) Zeit möglichst viele Raupen (bis zu einer Maximalzahl von 200—250) zu sammeln, bilden die

n-Werte im großen und Ganzen einen Spiegel der Populationsdichte. Danach erreichte der intrazyklische Massenwechsel seinen zahlenmäßigen Höhepunkt jeweils im August eines Jahres, während der transzyklische Massenwechsel seinen Kulminationspunkt im Jahre 1953 hatte.

b) Parasiten

Als Raupenparasiten wurden die folgenden Schlupfwespen- und Schlupfliegenarten gezogen.

Eulophus larvarum L. (= *Comedo larvarum* L. = *Cratotechus larvarum* L.) (Hym., Euloph.). Die Larven dieser Schlupfwespenart leben in einer Zahl von etwa 10 bis 20 ektoparasitisch an der jungen Raupe. Sie verpuppen sich in regelmäßiger Anordnung rings um die Überreste der Jungraupe herum, am Blatt festgesponnen, ohne Kokonbildung. Die Art ist als polyphag bekannt. Sie trat nie in Höfen, sondern nur in den Parks und Wäldern auf.

Microplitis xanthopus Ruthe (Hym., Brac.). Eine solitär lebende Braconide, deren Larve die junge bis mittelalte Ahorneulen-Raupe tötet und sich unter dem Körper des Wirtes in einem festen grauweißen Kokon verpuppt. Die als polyphag bekannte Art kam gleichfalls nur in den Parks und Wäldern vor.

Apanteles lacteicolor Vier. (Hym., Brac.). Wie die vorige Art ein Solitärparasit, der die jungen bis mittleren Raupen tötet; Kokon jedoch locker gesponnen und schneeweiß. Auch sie ist aus zahlreichen Wirtsarten bekannt. Sie wurde ausschließlich aus Raupen der Hangelsberger Forst gezogen.

Apanteles difficilis Nees. (Hym., Brac.). Eine sozialparasitische Art, deren Larven (zu etwa 20—40 Stück) die mittlere Raupe verlassen (und dabei abtöten) und sich unter dem Körper des Wirtes innerhalb einer weißen schaumigen Gespinstmasse verpuppen. Auch das Vorkommen dieser — aus mehreren Wirtsarten bekannten — Braconide beschränkte sich auf die Parks und Wälder.

Anilastus ruficinctus Grav. (Hym., Ichn.). Die Larve dieser Ophioline tötet die Mittel- bis Altraupen der Ahorneule und verpuppt sich in einem, am Blatt festgesponnenen, grauen, mit zwei schwarzen Fleckenringen versehenen Kokon. Von ihr wurde nur ein einziges Exemplar aus einer Raupe der Hangelsberger Forst gezogen.

Alle fünf vorstehend genannten Hymenopteren-Arten (von denen meines Wissens bisher noch keine als Parasit von *Acronycta aceris* bekannt war) fehlten also in den Höfen. Drei der Arten kamen in Parks und Wäldern, zwei nur in Wäldern vor.

Compsilura concinnata Mg. (Dipt., Tach.). Diese als sehr polyphag bekannte Tachinenart war die einzige bei der Ahorneule parasitierende Fliegenart, ging als einziger Parasit in ihrer zweiten (oder dritten) Generation von der Raupe in die Puppe der Ahorneule über und überwinterte in ihr — und war zugleich die einzige Parasitenart, die auch in den Höfen auftrat.

Sie war der Hauptparasit von *Acronycta aceris* bei den vorliegenden Untersuchungen.

Eine Voraussetzung für den standörtlichen Vergleich der Parasitierung bestand darin, zu verhindern, daß aus der Zahl der in den Zuchtkästen gefundenen Tachinentönnchen dann ein zu hohes Tachinierungs-Prozent errechnet wurde, wenn mehrere Tönnchen aus einer Wirtsraupe stammten. Mit Hilfe täglicher Zuchtkasten-Kontrolle sowie einer gründlichen Untersuchung der toten Raupen gelang es, den genannten Fehler zu vermeiden, der — wie folgende Ergebnisse zeigen — nicht unwesentlich gewesen wäre. Von den 1954 tachinierten Raupen enthielten:

im Juli,	in Höfen:	20 Raupen je 1 Larve,	3 Raupen je 2 Larven;
	in Parks:	28 „ „ 1 „ „ 10 „ „ „ ;	
im August,	in Höfen:	7 Raupen je 1 Larve;	
	in Parks:	21 „ „ 1 „ „ 3 Raupen je 2 Larven.	

Von insgesamt 92 Raupen enthielten also 16 (= 17,4%) je zwei Tachinenlarven.

Trotz der geringen Zahlen wird aus den vorstehenden Ergebnissen weiterhin sichtbar, daß die Mehrfachparasitierung im Juli höher war als im August sowie in den Parks höher war als in den Höfen. Auf die Gründe hierfür wird weiter unten eingegangen werden.

Stellt man nunmehr die die Raupenparasitierung betreffenden Gesamtergebnisse zusammen,

wobei zu berücksichtigen ist, daß der Ortsvergleich sich auf die mittleren und alten Raupen beschränkte und demgemäß nur die in diesen Raupenstadien schmarotzenden Parasitenarten hinsichtlich ihrer Rolle als Mortalitätsfaktoren betrachtet werden können,

so erhält man die in der Tab. 6 enthaltene Übersicht.

Aus der Tab. 6 geht hervor:

1. Nur eine der fünf in den Mittel- und Altraupen schmarotzenden Parasitenarten: die Fliege *Compsilura concinnata*, trat in allen drei Standorttypen auf. Zwei Arten, die Braconide *Apanteles lacteicolor* und die Ichneumonide *Anilastus ruficinctus* waren auf die Wald-Standorte beschränkt.
2. Von den insgesamt 254 durch Parasiten getöteten Ahorneulen-Raupen waren 234 = 92,1% von *Compsilura concinnata* befallen, die somit im untersuchten Gebiet und in den Untersuchungsjahren den weitaus wichtigsten Raupenparasiten bildete.
3. Die aus den August-Werten aller 4 Jahre errechnete mittlere Raupenparasitierung betrug in den Höfen 3,1%, in den Parks 17,6% und in den Wäldern 34,5%. Der Grund dieser überaus auffallenden örtlichen Verschiedenheit der Parasitierung kann nur in dem verschiedenartigen (vom Hof zum Wald hin zunehmenden) Reichtum des biocönotischen Beziehungskomplexes an Pflanzen und Tieren als den Beziehungsträgern, in Verbindung mit der Polyphagie der genannten Parasitenarten, erblickt werden. Weiteres hierüber siehe Abschn. III, C.

Tabelle 6. Mortalität der älteren Raupen durch Parasiten

Abkürzungen: Standort-Abkürzungen wie in Tab. 5; ad = *Apanteles difficilis*; al = *Apanteles lacteicolor*; an = *Anilastus ruficinctus*; c = *Compsilura concinnata*; m = *Microplitis xanthopus*; M% = Mortalität in Prozent; P = Parasiten; (Zahl der zugrundegelegten Raupen (n); siehe Tab. 5)

Standort	1953	1954		1955	1956
	August P/M%	Juli P/M%	August P/M%	August P/M%	August P/M%
Hof (R)					
Frankf.	4c/ 2,2	9c/ 9,9	2c/ 2,0	2c/ 3,5	3c/ 5,8
Lebus.	3c/ 1,2	14c/17,1	5c/ 4,3	4c/ 2,9	—
Park (R)					
Domst.	31c/15,5	19c/33,3	14c/13,7	12c/182,	—
	m	ad			
Paroch.	54c/24,4	19c/30,0	16c/16,4	15c/20,5	3c/14,3
	2 m	2 m	2 m	m	m
	ad		ad		
Wald (E)					
Friedr.	—	—	—	2c/35,7	—
				2al	
				m	
Hang.	—	—	—	—	3c/33,3
					2ad
					al, m
					1n

4. Die Juli-Werte der Parasitierung lagen beträchtlich höher als die August-Werte. Da die Dichte der Ahorneulen-Raupen, gerade umgekehrt, im Juli am geringsten und im August am höchsten war, liegt es nahe anzunehmen, daß diese geringe Dichte, also der Wirtsmangel, zu der höheren Parasitierung der Raupen durch *Compsilura concinnata* führte.

c) Andere Mortalitätsfaktoren

Außer der Schlafsucht-Krankheit und der Parasitierung wurde als dritter der auf die *Acronycta aceris*-Raupen wirkenden biotischen Mortalitätsfaktoren noch je ein Pärchen der Singdrossel, *Turdus philomenos Brehm*, in den beiden Parks beobachtet. Was sie im Juli und August zur Fütterung ihrer Jungen an Raupen herbeiholten, war sicher nicht unbeträchtlich.

4. Nachraupe und Puppe

Zählt man die in den Tabellen 5 und 6 enthaltenen Mortalitätswerte zusammen, ergibt sich, daß nur ein relativ geringer Prozentsatz der in Zucht gehaltenen Raupen, von den Höfen 8,8%, von den Parks 4,4% und von den Wäldern 9,3%, in das Nachraupen-Stadium, das heißt zum Spinnen eines Puppenkokons, gelangte. Ein wesentlicher Teil hiervon wieder starb aus unbekannten Ursachen noch vor der Verpuppung in den Kokons.

Daß dieses Zuchtergebnis im Prinzip mit den Freilandvorgängen übereinstimmte, ergab eine Anfang Juli 1954 durchgeführte Puppensuche.

Um nicht durch Entnahme der in relativ geringer Anzahl aus den Puppen schlüpfenden Parasiten und Falter die betreffenden Systeme zu stören, wurden die Puppen Anfang Juli gesucht, also zu einem Zeitpunkt, an welchem der größte Teil der Falter und Parasiten die Puppen bereits verlassen hatte. Die im Laboratorium noch schlüpfenden Falter und Parasiten wurden in ihren Lebensraum zurückgebracht. Das zur Bestimmung, Eiablegezucht u. a. notwendige Parasiten- und Falter-Material entstammte Standorten, die nicht in den Vergleich einbezogen waren.

Die Ergebnisse der Puppen-Untersuchungen sind in der Tab. 7 zusammengestellt.

Tabelle 7. Ergebnisse der Puppen-Untersuchung 1954

Abkürzungen: Standortabkürzungen wie in Tab. 5; NR = Nachraupe; P = Puppe; F = Falter; Ges. = Gesamt; gest. = gestorben; ichn. = ichneumoniert durch *Ichneumon fabricator*; tach. = tachiniert durch *Compsilura concinnata*.

	NR gest.	P gest.	P ichn.	P tach.	F 1954	F 1955	Ges.- Zahl
Hof							
Frankf.	28	10	16	2	4	2	62
Lebus.	38	25	7	2	10	3	87
Park							
Domst.	9	4	3	4	—	1	21
Paroch.	13	9	5	5	4	4	40

Die Tab. 7 zeigt:

1. Die mittlere Nachraupen- und Puppen-Mortalität unbekannter Ursache betrug 1954 in den Höfen 67,7%, in den Parks dagegen nur 57,4%. Es darf wohl angenommen werden, daß dieser Unterschied von den dichteabhängigen — auf die Konstitution der Nachraupen und Puppen wirkenden — Faktoren bedingt wurde.
2. Wichtigster Puppenparasit war die Schlupfwespe *Ichneumon fabricator* L. Da sie in beiden Standort-Typen (Höfen und Parks) auftrat, ist anzunehmen, daß sie für ihre Entwicklung keinen anderen Wirt als *Acronycta aceris* benötigt. Das besonders hohe Ichneumonierungs-Prozent in der Kleinen Frankfurter Straße dürfte insofern einen Sonderfall bilden, als hier die Puppen an einem besonders günstigen Verpuppungsort (Hohlraum zwischen zwei Brettern in einem Holzschuppen) massiert waren, so daß die hohe Parasitierung hier als Massierungseffekt aufgefaßt werden kann.
3. Der Prozentsatz der tachinierten Puppen entsprach ungefähr dem Prozentsatz der tachinierten Raupen.
4. Die Verpuppungskokons ergaben zu 12,8% (Höfe) beziehungsweise zu 14,8% (Parks) Falter. Ein Viertel (Höfe) beziehungsweise die Hälfte (Parks) dieser Falter schlüpfte aber erst 1955, also ein volles Jahr später. Durch dieses Überliegen eines Teiles der Puppen ist die Population imstande, ungünstige Jahre zu überdauern (siehe unten).

C. Synthese

Nach dem bisher Dargestellten war das für den Massenwechsel der Ahorneule 1953—1956 wichtigste Entwicklungsstadium das Raupenstadium und waren die zwei wichtigsten auf dieses Stadium wirkenden Regulationsfaktoren (bzw. -Gruppen): die Schlaffsucht und die Parasitierung. Die Bedeutung dieser zwei Mortalitätsfaktoren war so überragend und ihr Verhältnis zueinander so charakteristisch nach Ort und Zeit, daß zu hoffen stand, im Zusammen- und Gegeneinanderwirken dieser beiden Faktoren innerhalb eines relativ einfach strukturierten biocönotischen Systems den Schlüssel zur Erkennung der Grundprinzipien des Massenwechsels der Ahorneule gefunden zu haben.

Vereint man den Inhalt der Tab. 5 (Schlaffsucht) und 6 (Parasitierung) zur Tab. 8, so gewinnt man einen Überblick über die kombinierte Wirkung dieser zwei Haupt-Massenwechselkomponenten.

Unter Zusammenfassung alles bisher Gesagten sowie unter Zuhilfenahme einiger meteorologischer Daten läßt sich an Hand der Tab. 8 der folgende Massenwechselgang der Ahorneule in seiner standörtlichen Abhängigkeit rekonstruieren und nach seinen Prinzipien charakterisieren. 1953.

Die Massenvermehrung der Ahorneule im Stadtkern von Berlin befand sich im August 1953 auf ihrem Höhepunkt. Die Frage nach der Entstehung dieser Vermehrung und ebenso die Frage nach den Ursachen der standörtlichen Dichte-Unterschiede seien hier zunächst unberücksichtigt gelassen.

Die Raupendichte war an den Einzelbäumen sehr hoch, an den Parkbäumen dagegen ganz wesentlich niedriger. Als Folge hiervon war das konstitutionsgebundene Schlaffsucht-Prozent an den Einzelbäumen beträchtlich höher als an den Parkbäumen, zumal die Massenvermehrung schon einige Jahre im Gange war.

Umgekehrt war das Parasitierungs-Prozent an den Einzelbäumen weit- aus geringer als an den Parkbäumen, wofür als Grund das Fehlen (Hof) beziehungsweise Vorhandensein (Park) von Zwischen- und Nebenwirten für die polyphagen Parasitenarten anzunehmen ist.

Vielleicht spielte hierbei auch das unterschiedliche Standortklima eine Rolle. In den Höfen ist es im Sommer durchschnittlich wärmer als in den Parks. Es könnte daher sein (nämlich dann, wenn die Temperatur-Entwicklungsdauer-Relation zwischen Ahorn- eulenraupen und Tachinen zugunsten der ersteren differiert), daß die Tachine im Hoch- und Spätsommer in den Höfen nicht mehr genügend Wirte für ihre überwinternde Generation fände und auch hierdurch in ihrer Dichte begrenzt würde.

Eine Abhängigkeit der Tachinen-Dichte vom Schlaffsucht-Prozent der Raupen bestand jedenfalls nicht, denn sonst hätten Schlaffsucht und Parasitierung zusammen hundertprozentige Raupen-Mortalität ergeben müssen.

Insgesamt gesehen, war durch das nach den Standorten unterschiedliche Verhältnis zwischen Schlaffsucht und Parasitierung die Gesamt-Mortalität der Raupen in beiden Standorttypen ungefähr gleich groß (etwa 95%).

Tabelle 8. Gesamtmortalität der älteren Raupen durch Schlaffsucht und Parasiten

Abkürzungen: Standortabkürzungen wie in Tab. 5; S = Schlaffsucht; P = Parasitierung; G = Gesamt.

Standort		1953	1954		1955	1956
		August	Juli	August	August	August
Hof (R) Frankf.	S	91,7	82,4	98,0	75,4	88,4
	P	2,2	9,9	2,0	3,5	5,8
	G	93,9	92,3	100,0	78,9	94,2
Lebus.	S	97,2	75,6	95,7	70,0	
	P	1,2	17,1	43,	2,9	—
	G	98,4	92,7	100,0	72,9	
Park (R) Domst.	S	77,7	60,0	86,3	72,7	
	P	15,5	33,3	13,7	18,2	—
	G	93,2	93,3	100,0	90,0	
Paroch.	S	69,1	58,6	83,6	74,4	82,1
	P	24,4	30,0	16,4	20,5	14,3
	G	93,5	88,6	100,0	94,9	96,4
Wald (E) Friedr.	S				50,0	
	P	—	—	—	35,7	—
	G				85,7	
Hang.	S					62,5
	P	—	—	—	—	33,3
	G					95,8

1954.

Die neue Raupen-Generation hatte Anfang Juli — bionomisch bedingt — in beiden Standorttypen noch relativ geringe Dichte, der auch ein noch relativ geringes Schlaffsucht-Prozent entsprach. Umgekehrt führte diese geringe Juli-Dichte zu einem höheren Parasitierungsprozent durch die erste Generation von *Compsilura concinnata*.

Für Mitte August wären nun etwa die gleichen Schlaffsucht- und Parasitierungswerte wie 1953 zu erwarten gewesen, jedoch ließ ein außerordentlich kühler und feuchter Sommer das Krankheitsprozent in beiden Standorttypen derart stark ansteigen, daß Krankheit und Parasitierung zusammen in allen vier Fällen hundertprozentige Raupen-Mortalität ergaben. Dies geschah, obwohl die Raupendichte (wahrscheinlich infolge verringerter Eiablagezahl und erhöhter abiotischer Jungraupen-Mortalität) sich gegenüber dem Vorjahr merklich verringert hatte. Hieraus geht hervor, daß mehr noch als die dichteabhängigen Faktoren die Witterungsfaktoren auf die Schlaffsucht der Raupen Einfluß nehmen.

Der bezüglich des Witterungseinflusses wichtigste Monat dürfte der Juli sein, in welchem die Dichte der Jungraupen, die der Witterung gegenüber am empfindlichsten

sind, am größten ist. Im Jahre 1954 war in Berlin der Juli nun tatsächlich durchgehend sehr kühl und naß (nur 3 niederschlagsfreie Tage). Die hiervon auf die Raupenpopulation ausgehende ungünstige Wirkung wurde noch dadurch verstärkt, daß auch der August (mit Ausnahme der ersten Woche) kühl und verregnet war.

Da der Juni, auf den sich die Schlüpfzeit von *Compsilura concinnata* konzentriert, 1954 warm und niederschlagsarm war, entstand eine relativ hohe Dichte der ersten Generation dieser Parasitenart, die bei relativ niedriger Wirtsdichte im Juli zu hohen Tachinierungsprozenten (siehe Juli-Werte der Tab. 8) führte. Die im Juli und August schlüpfende zweite (zum Teil vielleicht auch schon dritte) Fliegen-Generation geriet aber in dieselbe Schlechtwetterlage wie ihr Wirt und vermochte daher nicht das Parasitierungsprozent zu heben (dessen Steigerung nach der allgemeinen Wirtsdichte-Senkung eigentlich zu erwarten gewesen wäre). Wie weit die stark angestiegene Schlafsucht der Raupen einen Grenzfaktor für die Parasitierung bildete, ist nicht bekannt. Doch dürfte auf Grund der Fähigkeit von *Compsilura concinnata*, bei frühzeitigem Absterben der Wirte sich durch Notverpuppung (1955 wurden mehrere derartiger „Zwergfliegen“ gezogen) dennoch zu erhalten, eine etwaige Senkung der Tachinen-Dichte durch die Schlafsucht-Zunahme nur gering gewesen sein.

1955.

Nach der im Sommer 1954 eingetretenen hundertprozentigen Raupenmortalität hätten nunmehr, 1955, die Ahorneulen-Populationen im Stadtgebiet von Berlin vernichtet sein müssen. Es zeigte sich jedoch, daß ein Teil der 1953 entstandenen Puppen das ganze Jahr 1954 hindurch übergelegen und damit die Krise überstanden hatte!

Allerdings war die Zahl dieser zweijährigen Puppen so gering, daß von 1954 auf 1955 ein weiterer Rückgang der Raupendichte eintrat.

Zum ersten Male seit Beginn der Untersuchung wurden auch in den Höfen die Roßkastanien nicht mehr kahlgefressen. Das bedeutete natürlich für die Raupenpopulation beste Ernährungsbedingungen, die noch dadurch verstärkt wurden, daß im Gegensatz zum vorangegangenen Jahr die Monate Juli und August 1955 eine für die Raupenentwicklung günstige warme, sonnenscheinreiche Witterung aufwiesen.

Die Folge dieser guten Bedingungen bestand (wie die Tabelle 8 zeigt) in einer rapiden Senkung des Schlafsuchtprozentes in den Höfen bis auf Werte, die mit denjenigen in den Parks ungefähr übereinstimmten. Da nun aber — und das ist das Entscheidende — der zwischen den Höfen und Parks vorhandene starke Parasitierungs-Unterschied erhalten blieb, kam es zu einer höchst auffallenden Differenz in der Populationsdichte-Schwankung zwischen den beiden Standorttypen: die Gesamtmortalität in den Parks verblieb in dem hier offenbar typischen Schwankungsbereich von 90—95%, während sie dagegen in den Höfen überaus stark absank, nämlich auf 73—79%.

Es taucht hier die Frage auf, weshalb das Parasitierungsprozent 1955 trotz weiterer Wirtsdichte-Senkung und guten Witterungsbedingungen in den Monaten Juli und August nicht auf höhere Werte stieg als sie die Tabelle 8 angibt. Der Grund hierfür ist wiederum in den Witterungsfaktoren zu suchen und zwar diesmal den im Juni, zur Flugzeit von *Compsilura concinnata* (1. Generation), wirkenden Faktoren. Nach anfänglicher Schönwetter-Periode, während welcher sicher ein großer Teil der Tachinen geschlüpft war, trat eine — vom 8.–18. 6. 1955 anhaltende — ausgesprochen naßkalte Schlechtwetterperiode ein, deren negativer Einfluß auf die kurzlebigen Fliegen, ihre Kopulation, Eireifung und Eiablage sicher nicht unerheblich gewesen ist.

Eigenartigerweise blieb die erwartete Parasitierungs-Erhöhung nur in den Höfen ganz aus, während in den Parks doch wenigstens eine geringe, aber deutliche, Tachinierungs-Erhöhung (von im Mittel 15,1 auf 19,4%) zu verzeichnen war. Die Ursache dieses Unterschiedes darf man vielleicht in den standortklimatischen Verhältnissen suchen: aus den etwas kühler gelegenen Puppenquartieren in den Parks schlüpften die Fliegen durchschnittlich später als in den wärmeren Höfen und gerieten dadurch in geringerem Umfang als die Fliegen der Höfe in die genannte Schlechtwetter-Periode.

Wenn nach all dem dem Witterungseinfluß im Juni ein nicht unwesentlicher Anteil an der in den Höfen aufgetretenen starken Mortalitätssenkung (und damit Populationsdichte-Erhöhung) zugestanden werden muß, so darf dieser Anteil doch auch wieder nicht überschätzt werden. Selbst, wenn eine Steigerung der Tachinierung in den Höfen, im August 1955, auf das dreifache der beobachteten Werte vorhanden gewesen wäre, so hätte die Gesamtmortalität (der Raupen) mit etwa 79–85% noch immer eine ungewöhnlich geringe Höhe aufgewiesen. Die Ursache der starken Schwankung der Ahorneulen-Dichte lag in erster Linie eben in der Schwankung der Schlaffsucht und nicht in derjenigen der Tachinierung.

1956.

Nach der relativ großen Zahl der 1955 in den Höfen entstandenen Puppenkokons war für 1956 ein erneutes Aufflammen der Massenvermehrung in diesem Standorttyp zu erwarten, sofern nicht etwa hohe Puppenmortalität oder starkes Überliegen zu geringen Falterzahlen führten.

Letztere Möglichkeit trat nicht ein. Von 42 in einem Hof in der Eberty-Straße im Frühjahr 1956 gefundenen Puppenkokons enthielten 34 Kokons Puppen, aus denen in den nächsten Monaten 19 Falter schlüpften. Die entsprechenden Zahlen für den Parochial-Friedhof lauteten: 9 Kokons, 7 Puppen, 4 Falter.

Obgleich die aus den 1955 in Zucht genommenen Raupen stammenden, 1956 geschlüpften, Falter wieder in ihre Lebensräume zurückgebracht wurden, erfüllte sich die genannte Erwartung nicht. Die Vermehrung blieb nicht nur aus, sondern es sank die Raupendichte auf ihre geringste seit

1953 beobachtete Höhe. Nur mit Mühe gelang es — und auch nur an zwei Standorten — eine einigermaßen zur Zucht ausreichende Zahl Raupen zu finden.

Der Grund für den Populationsdichte-Rückschlag 1956 ist abermals in ungünstigen Witterungsbedingungen zu suchen. Die zweite Hälfte des Frühjahrs und der Sommer waren 1956 in Berlin kühl und verregnet, wodurch die relativ zahlreichen Falter nicht zur Wirkung gelangten und — wie Tabelle 8 zeigt — auch das Schlaffsuchtprozent trotz der geringen Raupendichte wieder anstieg.

Damit endete die Untersuchung. Es sei noch erwähnt, daß auch 1957 ein Jahr „ohne Sommer“ war, so daß die Populationsdichte von *Acronycta aceris* auch in diesem Jahre auf ein Minimum reduziert blieb.

Versucht man nunmehr, die Wesenszüge des vorstehend geschilderten Massenwechsel-Vorganges herauszustellen, so gelangt man zu folgenden Erkenntnissen.

Das Hauptregulationsprinzip des Massenwechsels der Ahorneule zur untersuchten Zeit und im untersuchten Gebiet bestand im Zusammenwirken von Schlaffsuchtkrankheit und Parasitierung auf das Raupenstadium.

Das Schlaffsuchtprozent war, wie die Zahlen in den Park- und Waldstandorten zeigen, auch „normal“, das heißt auch zu Zeiten ohne Massenvermehrung, sehr hoch. Es wurde gesteigert durch hohe Populationsdichte und, vor allem, durch ungünstige Witterungseinflüsse.

Für die tiefen Schlaffsucht-Werte in den beiden Waldstandorten dürften die hier besonders zahlreichen Mittelraupen-Parasiten mit verantwortlich gewesen sein, die zum großen Teil die Raupen töteten, bevor die Schlaffsucht dies vermochte.

Die Parasitierung zeigte eine überaus deutliche Abhängigkeit vom Reichtum des biocönotischen Komplexes an Pflanzen- und Tierarten. Auf Grund der relativ eng begrenzten Schlüpfzeit (der ersten Generation) des Hauptparasiten *Compsilura concinnata*, im Juni, war der Parasitierungsgrad von der zu dieser Zeit herrschenden Witterung abhängig.

Beide Komponenten, Schlaffsucht und Parasitierung, wirkten nun in einem nach Standorttypen verschiedenartigen Verhältnis auf die Ahorneulen-Raupen ein, ein Vorgang, der sich — in vereinfachter Form — durch folgende zwei Gleichungen kennzeichnen läßt:

in Höfen: hohe, stark schwankende, Schlaffsucht + niedrige, wenig schwankende, Parasitierung = stark schwankende Raupenmortalität;

in Parks: niedrige, wenig schwankende, Schlaffsucht + hohe, wenig schwankende, Parasitierung = wenig schwankende Raupenmortalität.

Da das Raupenstadium mit Abstand das für den Massenwechsel der Ahorneule wichtigste Entwicklungsstadium ist, bedeutet die Standortabhängigkeit der Schwankungsbreite der Raupenmortalität zugleich auch

eine Standortabhängigkeit der Schwankungsbreite der Populationsdichte. Damit ist das Wesen der Populationsdichte-Regelung im vorliegenden Falle erfaßt. Es ist damit die Frage beantwortet, warum in den Höfen Massenvermehrungen der Ahorneule entstehen und in den Parks nicht.

Die Frage, welche Unterschiede der mittleren Dichte von *Acronycta aceris* zwischen den untersuchten Standorttypen bestehen, ist — wie bereits erörtert — bei massenwechsel-labilen Insektenarten nicht angebracht. Die außerhalb einer Massenvermehrung in den Höfen vorhandene Dichte wird sich sicher nicht viel von derjenigen in den Parks unterscheiden, und die aus allen Dichte-Schwankungen (in- und außerhalb einer Massenvermehrung) in den Höfen errechneten Mittelwerte wären künstlich und unbrauchbar.

Es kommt bei massenwechsel-labilen Insekten darauf an, die Breite ihrer Dichte-Schwankungen kausal zu analysieren, und diese Aufgabe ist, wie gesagt, im vorliegenden Falle mit Hilfe des standörtlichen Vergleiches im Prinzip gelöst worden.

Es handelt sich danach bei den mit einzelnen Roßkastanien bestandenen Höfen in Berlin um Standorte, in denen auch künftig mit Massenvermehrungen der Ahorneule zu rechnen ist und für welche angenommen werden muß, daß sie auch schon früher derartige Vermehrungen durchgemacht haben.

Einen Hinweis darauf, daß schon früher die Ahorneule im Stadtgebiet von Berlin in größerer Zahl aufgetreten ist, gibt eine in der Sammlung des Deutschen Entomologischen Institutes, Berlin, befindliche Reihe von *Eulophus larvarum*-Imagines (siehe oben: Raupenparasiten) mit der Etikettierung: „Aus *Acronycta aceris*, Berlin-Steglitz, 1926; det. BOLLOW“.

Auch die Auskünfte einiger Berliner Einwohner, in deren Hof sich seit mehreren Jahrzehnten eine Roßkastanie befindet, lauteten dahingehend, daß schon früher der Baum ab und zu „von Raupen befallen“ worden wäre.

Schließlich deutet auch die Standortangabe: „Berlin u. a.“ in der Bearbeitung der Schmetterlinge Deutschlands von ECKSTEIN (1920) in die genannte Richtung.

So läßt sich nach all dem die Frage, warum Berlin und andere Städte zum Schauplatz von *Acronycta aceris* — Massenvermehrungen geworden sind, wie folgt beantworten:

Die Ahorneule ist in Anpassung an eine „Baumart der menschlichen Siedlungen“ (WARNECKE, 1936) in die Städte gedrungen. Als neues Glied der hier vorhandenen, biocönotisch verarmten Beziehungskomplexe erlangte sie — insbesondere durch den Mangel an Parasiten — eine so große Schwankungsbreite ihrer Populationsdichte, daß die bei bestimmten Faktorenkonstellationen auftretenden stärksten Dichte-Schwankungen den Charakter schädlicher Massenvermehrungen tragen.

Zusammenfassung

Als Beitrag zur Entwicklung der vergleichend-biocönologischen Methode der Gradiologie der Insekten werden (nach einem einleitenden Überblick über die Grundprinzipien und Begriffe dieser Methodik) die Ergebnisse einer Untersuchung der Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und der Ahorneule, *Acronycta aceris* L., hinsichtlich ihrer Populationsdichte und einiger Massenwechsel-Faktoren auf verschiedenen Standorten mitgeteilt. Dichte und Eizahl der (in den Gebieten um Berlin, Dessau und Leipzig

untersuchten) Lärchenminiermotte erwiesen sich als nach Standorttypen (gekennzeichnet durch die Vegetation) verschieden. Die innerstandörtlichen Dichte-Unterschiede ließen sich auf die Wirkung von Licht und Wind zurückführen. Auch die Dichte der Ahorneule im Stadtgebiet von Berlin war nach Standorttypen (Roßkastanie in Haushöfen — Roßkastanie in Park) sehr verschieden. Als Ursache dieser Unterschiede wurde das verschiedenartige Zusammenwirken von Schlafsucht und Parasitierung der Raupen erkannt.

Summary

For the purpose of perfecting comparative-biocoenological researches on the natural control of insect populations the principles and terms of the comparative method are discussed. There are given results of an investigation concerning the population density and some of the factors controlling the density of the Larch casebearer (*Coleophora laricella* Hb.) and the noctuid *Acronycta aceris* L. at different localities. Density and number of eggs of *Coleophora laricella* (examined near Berlin, Dessau and Leipzig) proved to depend on local types represented by vegetation. The differences of density within a given locality were caused by different intensity of light and wind. The density of *Acronycta aceris* was also dependent on local types in the city of Berlin (local type: chestnut tree in courtyard, — local type: chestnut tree in park). These differences were caused by the different way of cooperation of two factors: virosis and the parasitization of the larvae.

Резюме

В виде вклада в разработку сравнительно-биоценологического метода градологии насекомых сообщаются (после вступительного обзора основных принципов и понятий этой методики) результаты исследований лиственничной моли, *Coleophora laricella* Hb., и кленовой стрельчатки, *Acronycta aceris* L., в отношении густоты заселения и некоторых градологических факторов на различных местах обитания. Густота заселения и количество яиц (исследованной в окрестностях Берлина, Дессау и Лейпцига) лиственничной моли оказались различными в зависимости от типов мест произрастания (охарактеризованных растительностью). Различия в густоте внутри мест произрастания объясняются действием света и ветра. Также и густота заселения кленовых стрельчаток в районе Берлина была весьма различной в зависимости от типов мест произрастания (конский каштан во дворах домов — конский каштан в парках). Причиной этих различий было установлено различное содействие атонии и поражения гусениц паразитами.

Zitierte Literatur

- BANDERMANN, F., *Acronycta aceris* O. Soc. ent., **32**, 40—41, 1917.
 BANDER, K., Studien über die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.) aus dem Raum Meßkirch (Südbaden) während der Jahre 1946—1947. Inaug. Diss. Freiburg/Breisgau, 1948.
 BERGMANN, A., Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands **4**, 1. Jena, 1954.
 BODEN, F., Die Lärche und die Motte. Ztschr. Forst- u. Jagdwes., **34**, 21—24, 1902.
 DAVIAULT, L., Notes sur la biologie et les parasites du portecase du mélèze (*Coleophora laricella* Hb.) dans la Province de Québec. Annales de l'ACFAS, Montreal, **15**, 2—90, 1949.
 DAVIDSON, J., Biological studies of *Aphis rumicis* L. Factors affecting the infestation of *Vicia faba* with *Aphis rumicis*. Ann. Appl. Biol., **12**, 472—507, 1925.
 DÖHRING, E., Ungewöhnliche Schädlings- oder Lästlingsplagen in Wohnräumen, Schädlingsbekämpfung, **45**, 163—168, 1953.
 ECKSTEIN, K., Die Schmetterlinge Deutschlands, **3**. Stuttgart, 1920.

- FRANCKE, H. L., Massenvermehrung von *Acronycta aceris* L. in Berlin. Ent. Ztschr., **64**, 72, 1954.
- FRIEDRICH, K. & STURM, H., Kiefernspanner und Bodenfeuchtigkeit. Mit Bemerkungen über die Kieferneule. Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., 295—324, 1942.
- FRÖHLICH, TH., Standortansprüche der europäischen Lärche. Allg. Forst- u. Jagdztg., **126**, 76—81, 1955.
- HASEMAN, L., Influence of soil minerals on insects. Journ. econ. Ent., **39**, 8—11, 1946.
- JUNG, W., Beiträge zur Kenntnis der Lärchenminiermotte (*Coleophora laricella* Hb.). Ztschr. angew. Ent., **29**, 475—517, 1942.
- KRAEMER, G. D., Die Brutbaumdiasposition bei Borkenkäferbefall. Anz. Schädlingssk., **22**, 49—51, 1949.
- , Der große Tannenborkenkäfer, unter Berücksichtigung seiner beiden Verwandten und der Brutbaumdiasposition; *Pityokteines curvidens* Germ., *vorontzowi* Jakobs. und *spinidens* Reitt. Ztschr. angew. Ent., **31**, 349—430, 1950.
- LEHMANN, G., Die Kastanie, ihre Bedeutung und Verwendung. Wiss. Fortschr., **5**, 247, 1955.
- MANDEL, G., Über den Einfluß des Standorts auf das Auftreten der Nonne. Allg. Forst- u. Jagdztg., **124**, 172—175, 1953.
- MAYER, K., Massenaufreten der Ahorneule *Acronycta aceris* L. (Lep., Noct.), im Berliner Stadtgebiet. Schädlingsbekämpfung, **45**, 184—186, 1953.
- MERKER, F., Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. Arch. Wiss. Ges. Land- u. Forstw., Freiburg, **1**, 1—12, 1949.
- NIKLAS, F. & FRANZ, J., Begrenzungsfaktoren einer Gradation der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) in Südwestdeutschland 1953 bis 1956. Mitt. biol. Bundesanst. Land- u. Forstw., Heft 89, p. 1—39, 1957.
- RATZEBURG, J. T. C., Die Waldverderbniss, **2**. Berlin, 1868.
- SCHWENKE, W., Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. I. Über die Abhängigkeit der Populationsdichte der beiden Spannerarten von Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima im Kieferngebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde. Beitr. Ent., **2**, 1—55, 1952.
- , Beiträge zur Bionomie der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf biozönotischer Grundlage. Beitr. Ent., **3**, 168—206, 1953 a.
- , Biozönotik und angewandte Entomologie. Beitr. Ent., **3**, Sonderheft, 86—162, 1953 b.
- , Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. II. Über die Faktoren, die die Populationsdichtenunterschiede der beiden Spannerarten in verschiedenen Kiefernwaldtypen außerhalb einer Massenvermehrung verursachen. Beitr. Ent., **4**, 388—451, 1954 a.
- , Vergleichende Untersuchungen über die Populationsdichte und einige sie regulierende Faktoren bei der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.), den Kiefernspannern (*Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl.) und dem Kiefernswärmer (*Hyloicus pinastri* L.) auf der Grundlage einer Einteilung der Kiefernwälder in Waldtypen. Ent., **4**, 673—683, 1954 b.
- , Zur Grundlegung der vergleichenden Untersuchungsmethode in der Gradologie der Insekten. Beitr. Ent., **5**, 237—245, 1955.
- , Über Biocönosotypen, Populationstypen und Gradocöntypen. Ein Beitrag zur biocönologischen Fundierung der Massenwechsel-Erforschung der Insekten. Ber. Hundertjahrfeier Dtsch. ent. Ges. Berlin, p. 106—117, 1957.

- SCHWENKE, W., Local dependence of parasitic insects and its importance for biological control. Proc. X. Intern. Congr. Ent. Montreal 1956 (im Druck).
- SCHWERDTFEGGER, F., Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Ztschr. angew. Ent., **28**, 254—303, 1941.
- , Die Ursachen von Borkenkäfer-Epidemien in Fichtenwäldern. Ztschr. Weltforstwirtschaft., **12**, 1—4, 1948.
- , Untersuchungen über den „Eisernen Bestand“ von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.), Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) und Kiefernswärmer (*Hyloicus pinastri* L.). Ztschr. angew. Ent., **24**, 216—283, 1952.
- , Pflanzenschutz und Biocönose. Mitt. biol. Bundesanst. Land- u. Forstw., Heft 85, p. 11—21, 1956.
- SUIRE, J., Note sur deux noctuelles nuisibles dans l'Hérault: *Acronycta aceris* L. et *Trigonophora meticulosa* L. Rev. Zool. agric., **28**, 97—108, 1929.
- THOMPSON, W. R., A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests. Sect. 1: Parasite Host Catalogue, Part 5—10: Parasites of the *Lepidoptera*. Imp. Agric. Bureau, Inst. Ent., Parasite Service, Belleville, Ont., 1944—1950.
- WARNECKE, G., Die Ahorneule, *Acronycta aceris* L. und die Roßkastanie. Ent. Jb. (O. KRANCHER), **45**, 106—107, 1936.
- WEBB, F. E., The Larch casebearer (*Coleophora laricella* Hb.) in the Maritime provinces and Great Lakes Regions. Bi-monthly Progr. Rep. Div. For. Biol. Dep. Agr., Canada, Nr. 8, 1952.
- WEISS-WICHERT, v., Massenaufreten der Ahorneule (*Acronycta aceris* L.). Ztschr. Pflanzenkrankh. Pflanzensch. **52**, **40**, 1942.
- WELSCH, I., Die Massenverbreitung von *Eulecanium corni* (Bouché) March. und ihre Ursachen. Ein Beitrag zum parasitologischen Befallswechsel der Pflanzen in Abhängigkeit vom Boden. Inaug. Diss., Jena, 1936.
- WILKE, S., Über die Bedeutung tier- und pflanzengeographischer Betrachtungsweise für den Forstschutz. I. Dargestellt an *Lymantria monacha* L., *Ips typographus* L. und *Hylurgops glabratus* Zett. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw., **18**, 583—675, 1931.
- VITÉ, J. P., 1954, Gedanken über die Gefährdung der europäischen Lärche durch Insekten. Holz-Zbl., **80**, 1007—1008, 1954.
- ZEDERBAUER, E., Klima und Massenvermehrung der Nonne (*Lymantria monacha* L.) und einiger anderer Forstschädlinge. Mitt. forstl. Versuchswes. Österr., Heft 36, p. 1—19, 1911.
- ZWÖLFER, H. & KRAUS, M., Biocoenotic studies on the Parasites of two Fir- and two Oak- Tortricids. Entomophaga, **2**, 173—196, 1957.