

- TILLYARD, R. J., The Panorpid Complex, Part 3: The Wing-Venation. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **44**, 533—718, 1919.
- , Alleged rhaetic craneflies. Nature, **116**, 676—677, 1925.
- , Permian Diptera from Warner's Bay, N. S. W. Nature, **123**, 778—779, 1929.
- , The Panorpid Complex in the British Rhaetic and Lias. Fossil Insects, No. **3**. London (B. M.), 1933.
- , A new upper triassic Insect bed in Queensland. Nature, **138**, 719—720, 1936.
- , The ancestors of the Diptera. Nature, **139**, 66—67, 1937.
- TOKUNAGA, M., A morphological study of a Nymphomyiid fly. Philipp. Journ. Sci., **56**, 127—214, 1935.
- TONNOIR, A. L. & EDWARDS, F. W., New Zealand Fungus Gnats. Trans. Proc. N. Zeal. Inst., **57**, 747—878, 1927.
- VIGNON, P., Introduction à de nouvelles recherches de morphologie comparée sur l'aile des insectes. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, **6**, 89—123, 1929.
- , L'aile primitive des Diptères. Enc. Ent. B II, Dipt., **6**, 142—143, 1932.
- VIGNON, P. & SÉGUY, E., Sur la présence de la nervure médiane haute chez les Diptères. Compt. Rend. Ac. Sci. Paris, **188**, 1699—1702, 1929.
- WIELAND, G. R., Rhaetic crane-flies from South America. Amer. Journ. Sci., (5) **9**, 21—28, 1925.

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

VON WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

II. Über die Faktoren, die die Populationsdichteunterschiede der beiden Spannerarten in verschiedenen Kiefernwaldtypen außerhalb einer Massenvermehrung verursachen

(Mit 2 Textfiguren)

	Inhalt	Seite
Einleitung, Aufgabenstellung und Arbeitsmethodik		389
I. Biocönologische Analyse		395
A. Allgemeines		395
B. Raumstruktur-Untersuchungen.		396
1. Abiotische Raumstruktur (Lage; Makroklima und Bodenverhältnisse; Bestandesklima und Bodenverhältnisse).		396
2. Biotische Raumstruktur (Bestandesalter, Bestandesgröße, Baumhöhe, Stammdurchmesser, Ertragsklasse und Kronenschluß; Bestandesnadel- masse)		401
C. Inventar-Untersuchungen		404
1. Floristische Artenaufnahme		405
2. Faunistische Artenaufnahme		408
D. Korrelationsstruktur-Untersuchungen		412
1. Puppenstadium (Ausgangs- und Endpopulation; Vernichtungsfaktoren)		413
2. Falterstadium (Ausgangspopulation; Vermehrungsfaktoren; Vernich- tungsfaktoren)		423

3. Eistadium (Ausgangspopulation; Vernichtungsfaktoren)	431
4. Raupenstadium (Ausgangspopulation; Vernichtungsfaktoren)	432
II. Biocönologische Synthese	438
A. Allgemeines	438
B. Intraannuäre Populationsdichte-Unterschiede	440
C. Populationsdichte-Unterschiede einer Art zu verschiedenen Zeiten	441
D. Populationsdichte-Unterschiede einer Art an verschiedenen Orten	443
E. Populationsdichte-Unterschiede verschiedener Arten am selben Ort und zur selben Zeit	445
F. Warum war die Populationsdichte der beiden Spannerarten im Bestand des Flechten-Kiefernwaldes extrem gering?	447
Zusammenfassung	448
Zitierte Literatur	450

Einleitung, Aufgabenstellung und Arbeitsmethodik

Vorliegende Veröffentlichung enthält die Ergebnisse des zweiten Teiles meiner Untersuchungen über die Massenwechsellerscheinungen bei *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biocönologischer Grundlage, deren erster Teil (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) vor zwei Jahren erschien.

Das Ziel der Gesamtuntersuchung bestand in dem Versuch einer Analyse des Gradocöns (SCHWERDTFEGER, 1941) der beiden Spannerarten bei niedriger Populationsdichte, d. h. also desjenigen Faktorenkomplexes, der den Massenwechsel dieser Forstschädlinge außerhalb von Massenvermehrungen reguliert.

SCHWERDTFEGER (1941, 296) definierte seinen Begriff des Gradocöns wie folgt: „Wir verstehen unter Gradocön die Ganzheit der gradationsbedingenden Faktoren einer Art, oder, anders ausgedrückt, den Komplex aller artgebundenen (endogenen) und aus der Umwelt stammenden (exogenen) biotischen und abiotischen Faktoren, welche den Massenwechsel einer Art bedingen.“

Damit bezieht sich der Begriff des Gradocöns sowohl auf eine Gradation¹⁾ (also auf eine abgegrenzte Zeitspanne von einigen Jahren) als auch auf den Massenwechsel schlechthin (also auf einen zeitlich unbegrenzten Vorgang; siehe Fußnote 1 S. 393). Das berechtigt, ihn auch einem Massenwechsellvorgang zugrunde zu legen, der nur die Zeitspanne einer Generation der betreffenden Art einnimmt, wie ihn die populationsdynamische Analyse (kürzer: Populationsanalyse) zum Untersuchungsgegenstand hat. „Analyse des Gradocöns“ ist also gleichbedeutend mit „Populationsanalyse“ und bringt lediglich besser als letzterer Terminus zum Ausdruck, daß es sich bei der Bevölkerungsbewegung der Organismen bzw. ihrer Analyse um ein biocönologisches Problem handelt.

Die Möglichkeit der Enger- oder Weiterfassung des Gradocönbegriffes ist natürlich mit der Notwendigkeit verbunden, sich der begrenzten Bedeutung der Ergebnisse einer das Gradocön im eng gefaßten Sinne behandelnden Untersuchung bewußt zu bleiben. Wenn im vorliegenden Falle der Kürze halber von „Gradocön“ einer Spannerart gesprochen wird, so ist dabei stets zu ergänzen: „... zur untersuchten Zeit und am untersuchten Ort.“

¹⁾ Zur Definition der Gradation s. S. 393.

Bisher sind nur relativ wenige Versuche zu einer vollständigen Analyse des Gradocöns einer Insektenart (d. h. zu einer Analyse, die alle Entwicklungsstadien einer Generation der Art umfaßt sowie alle wesentlichen auf sie einwirkenden Umweltfaktoren bzw. -Gruppen abzugrenzen bestrebt ist) durchgeführt worden und diese wenigen auch nur bei hoher Populationsdichte¹⁾, also während einer Massenvermehrung der betreffenden Art. Der Grund für diese Beschränkung der Untersuchungen auf Zeiten der Massenvermehrung liegt in der statistischen Natur der Populationsanalyse, die nur bei hohen Individuenzahlen gesicherte Ergebnisse zuläßt.

Versuche zu einer Teil-Analyse des Gradocöns einer Insektenart (d. h. zu einer Analyse, welche die genannte Vollständigkeit nicht erstrebt, sondern nur die Abgrenzung bestimmter Teilkomplexe des Gradocöns zum Ziele hat) bestehen dagegen schon in erfreulich größerer Zahl. Ihnen verdanken wir im wesentlichen unser heutiges Wissen über die populationsdynamischen Faktoren. Obwohl auch für sie das oben bezüglich der Schwierigkeit von Untersuchungen außerhalb von Massenvermehrungen Gesagte Gültigkeit besitzt, weshalb die überwiegende Anzahl der bisher vorliegenden partiellen Populationsanalysen gleichfalls bei Massenvermehrungen durchgeführt wurden, sind hier nun doch schon einige Vorstöße in die „terra incognita der Gradologie“, wie THALENHORST (1950, 9) die Zeit außerhalb von Massenvermehrungen nannte, gewagt worden.

So untersuchten FRIEDERICHS (1932) sowie FRIEDERICHS, SCHAERFFENBERG & STURM (1941) nach Beendigung von Massenvermehrungen (also bei bereits wieder niedriger Populationsdichte) die Puppen- und Eiparasitierung von *Bupalus piniarius* L., insbesondere das interessante Problem des „Parasitenüberhanges“ unmittelbar nach beendeter Massenvermehrung. SCHWERTFEGGER (1952) ermittelte an Hand eines reichhaltigen — aus zahlreichen Revieren der Schorfheide stammenden — Puppenmaterials während der Jahre 1935 bis 1943 die gradologisch wichtigen Daten der Puppen sowie der daraus geschlüpften Falter und Parasiten (wie Puppenmortalität, Geschlechterverhältnis, Eizahl u. a.) von *Bupalus piniarius* L., *Panolis flammea* Schiff. und *Hyloicus pinastri* L. außerhalb von Massenvermehrungen und verglich die Ergebnisse mit großmeteorologischen Daten.

Diese ersten gradologischen Arbeiten auf dem Gebiete niedriger Populationsdichte gilt es nun in Zukunft verstärkt fortzuführen. Auf die Bedeutung gerade derartiger Untersuchungen für die Gradologie²⁾ ist in den letzten Jahren von mehreren Seiten und wiederholt hingewiesen worden.

Eine Voraussetzung für ihre Intensivierung ist allerdings die Überwindung der oben genannten, auf dem statistischen Charakter der Populationsanalyse beruhenden, Schwierigkeiten.

Im ersten Teil der vorliegenden Untersuchungen habe ich versucht, einen Weg zur Überwindung jener Schwierigkeiten aufzuzeigen. Er besteht

¹⁾ Bezüglich des Kiefernspanners *Bupalus piniarius* L. bisher die drei Analysen von SCHWERTFEGGER (1931), ENGEL (1939) und SUBKLEW (1939).

²⁾ Gradologie = Lehre vom Massenwechsel.

in der bisher in der Gradologie noch zu wenig berücksichtigten vergleichend-biocönologischen Untersuchungsweise¹⁾, d. h. darin, gleichzeitig in verschiedenartigen Lebensräumen (z. B. Kiefernwaldtypen) mit entsprechend verschiedenartigen Gradocönen einer Insektenart zu versuchen, diese Gradocöne in qualitativer und quantitativer Hinsicht zu analysieren und an Hand einer vergleichenden Betrachtung der Analyseergebnisse die für die Gradocönunterschiede verantwortlichen Faktoren abzugrenzen, wobei man den Vergleich von Gradocönen an verschiedenen Orten auch noch mit dem Vergleich von Gradocönen verschiedener Arten (z. B. im vorliegenden Falle der beiden Kiefernspannerarten *Bupalus piniarius* und *Semiothisa liturata*) verbinden kann. Ich schrieb damals (1952, 8):

„Der biozönotische Vergleich ist bei jeder beliebigen Populationsdichte durchführbar. Selbst, wenn infolge zu geringer Individuenzahl des Schädlings keine Populationsanalyse vorgenommen werden kann, läßt sich die betreffende niedrige Populationsdichte einer bestimmten ‚Lage‘ auf Grund des biozönotischen Vergleichs mit der höheren oder niederen Dichte einer anderen ‚Lage‘ zu den jeweiligen Umweltfaktoren in Beziehung setzen. Durch vergleichende Untersuchung der Kronenfauna, der Bodenfauna, der abiotischen Faktoren usw. beider ‚Lagen‘ während der verschiedenen Entwicklungsstadien des Kiefernspanners wird man auf jeden Fall zu gradologisch wichtigen Ergebnissen gelangen.“

Bei dieser Methode erhält eine Aussage ihren Wert weniger durch die statistische Sicherung, als vor allem durch ihre Stellung innerhalb der vergleichenden Betrachtung.

Vergleichend-biocönologisch wurde in der Gradologie schon im Vergangenen vereinzelt gearbeitet,²⁾ so z. B. von ENGEL (1942) bei einer Untersuchung der Massenvermehrung des Kiefernspanners in verschiedenen Kiefernbestandestypen oder von FRIEDERICHS & STURM (1942) bei der Prüfung der Abhängigkeit der Mortalität der Kiefernspanner-Puppen von der Bodenfeuchtigkeit in verschiedenen — floristisch abgegrenzten — Kiefernwaldtypen (siehe S. 416 und 418).

Neuerdings betonte auch THALENFORST (1953) den Wert des vergleichenden Gesichtspunktes für die Gradologie. Er bezeichnet (S. 168) als „vergleichend-gradologische“ Betrachtung die „vergleichende Untersuchung der Populationsdynamik zweier oder gar mehrerer nahe verwandter Tierarten mit unterschiedlichem gradologischen Verhalten“. Da es keinen prinzipiellen Unterschied zwischen Biocönologie und Gradologie gibt (letztere vielmehr nur das Kernstück der ersteren bildet, siehe SCHWENCKE, 1953b) und ebensowenig ein prinzipieller Unterschied zwischen der

¹⁾ „Vergleichend“ soll hierbei eine gradologische Untersuchung nur dann genannt werden, wenn sie den Vergleich (in Form einer Abgrenzung von Gradocön-Unterschieden) in den Mittelpunkt stellt und ihn nicht nur (in Form einer Aufteilung des Untersuchungsgebietes in einzelne gleichartige Standorte) als Mittel zur statistischen Sicherung der Ergebnisse und zum Kennenlernen ihrer Variationsbreite verwendet.

²⁾ Ohne daß dabei allerdings die gradologische Bedeutung dieser Methode erkannt worden wäre.

von mir vorgeschlagenen „vergleichend-biocönologischen“ Methode innerhalb der Gradologie und der von THALENHORST vorgeschlagenen „vergleichend-gradologischen“ Methode besteht¹⁾, so glaube ich beide Termini als inhaltsgleich bezeichnen zu dürfen.

Indem ich bei meinen vergleichend-biocönologisch-gradologischen Untersuchungen über die Kiefernspanner die Bevölkerungsbewegung derselben Art in verschiedenen Biocönosen betrachtete, führte ich den gradologischen Ortsvergleich durch; indem ich dabei gleichzeitig die Bevölkerungsbewegung verschiedener Arten in derselben Biocönose betrachtete, führte ich auch den gradologischen Artenvergleich durch. Darüberhinaus gibt es noch eine dritte Art der vergleichenden Betrachtung in der Gradologie: den Zeitvergleich, der die Bevölkerungsbewegung einer Art an einem bestimmten Ort zu verschiedenen Zeiten zum Untersuchungsgegenstand hat. So ist z. B. die oben genannte Untersuchung SCHWERDT-FEGERS (1952) als gradologischer Zeitvergleich anzusehen. Alle drei Teile: Orts-, Arten- und Zeit-Vergleich, bilden zusammen die vergleichend-biocönologische Methode der Gradologie oder kürzer: die vergleichend-gradologische Methode.

Von diesen drei gradologischen Vergleichs-Methoden scheint mir nun diejenige des Ortsvergleichs als besonders wertvoll für Untersuchungen bei niedriger Populationsdichte zu sein und zwar aus folgenden Gründen. Einmal gestattet sie, die Einwirkung bestimmter, quantitativ verschiedener, Umweltfaktoren auf die Population der betreffenden Art zur gleichen Zeit zu beobachten (z. B. die Einwirkung verschiedener Bodenfeuchtigkeitsstufen auf die Puppendichte), was sonst nur mit Hilfe zeitlich verschiedener Untersuchungen möglich wäre. Zum anderen bedeutet der gradologische Ortsvergleich eine Vereinfachung und zugleich Präzisierung der Untersuchung insofern, als die Zeitgleichheit der Untersuchung in Verbindung mit geeigneter Ortswahl (Wahl der Vergleichsorte innerhalb desselben, klimatisch einheitlichen Gebietes) eine Einengung der populationsdynamischen Faktoren gestattet; und zwar werden die sehr schwer erfaßbaren direkten und indirekten Einflüsse, welche bei zeitlich verschiedenen Untersuchungen die unterschiedlichen Witterungsfaktoren auf die betreffende Population nehmen, ausgeschaltet.

Auf Grund dieser wesentlichen Vorteile darf man hoffen, an Hand einer ortsvergleichend-gradologischen Untersuchung auch bei niedriger Populationsdichte (also ohne statistische Sicherung) solche Faktoren (bzw. Faktorengruppen) innerhalb des Gradocöns einer Insektenart abgrenzen zu können, die im Sinne einer Erhöhung oder Senkung der Populations-

¹⁾ Die Einbeziehung der Analyse der Boden-, Kraut- und Kronenschichtfauna ändert am Charakter der Populationsanalyse nichts, sondern bedeutet nur eine Vervollständigung und Präzisierung dieser. Sie wurde meines Wissens erstmalig von ENGEL (1942) bei seinen Untersuchungen zum Massenwechsel des Kiefernspanners bei hoher Populationsdichte mit der Populationsanalyse verbunden.

dichte dieser Art wirken oder mit anderen Worten, die im Sinne einer Entstehung oder Beendigung einer Gradation wirken.

Unter Gradation soll dabei die Einzelkomponente des Gesamt-Massenwechsels einer Art, bestehend aus einer Populationsdichte-Zunahme (beliebiger Höhe) mit anschließender Abnahme verstanden werden. Diese Definition der Gradation, die im Prinzip derjenigen von BÖRNER (1921)¹⁾ und MARTINI (1931)¹⁾ entspricht, scheint mir — wie ich bereits an anderen Stellen darlegte (SCHWENKE 1952a und 1953b) — den biocönologischen (und damit gradologischen) Belangen besser zu entsprechen, als die heute zumeist vertretene STELLWAAGSche (1921)²⁾ Definition der Gradation als „Übervermehrung“ („Massenvermehrung“, bei Schadinsekten: „Kalamität“), d. h. also als über den normalen Individuenbestand einer Art hinausgehende Vermehrung. Einer Beschränkung des Gradationsbegriffes auf die Massenvermehrung = Übervermehrung steht meines Erachtens einerseits die Tatsache entgegen, daß die heute eingebürgerten Termini „Gradocön“ und „Gradologie“ in einem diese Beschränkung nicht mehr enthaltenden Sinne gebraucht werden (nämlich Gradocön als die jede Bevölkerungsbewegung regulierende Faktorenkombination und Gradologie als Massenwechsel schlechthin); andererseits stehen ihr auch biocönologische Erwägungen praktischer und theoretischer Art entgegen, welche darauf beruhen, daß sich die Grenze zwischen „normalem“ und „übernormalem“ Individuenbestand praktisch gar nicht und theoretisch nicht generell ziehen läßt. Eine derartige Grenze kann wohl nur im sogenannten biocönotischen Gleichgewicht erblickt, d. h. darunter das konstante Verhältnis der mittleren Populationsdichte-Werte der zu einer Biocönose gehörenden Organismenarten zueinander verstanden werden. Da aber vielen Lebensräumen (und zwar allen im Fruchtwechsel stehenden Kulturflächen) ein solches Gleichgewicht nicht zuerkannt werden kann (siehe SCHWENKE, 1953 und RAMMNER, 1953), läßt sich damit für einen großen Teil der Insekten (vor allem

¹⁾ Beide Autoren setzen „Gradation“ gleich „Massenwechsel“ im Sinne eines „Auf und Ab der Häufigkeit einer Tierart“ (MARTINI, 1931, 440), also im Sinne des summarisch betrachteten Gesamt-Massenwechsels. Demgegenüber bezeichnet man heute allgemein als Gradation die Einzelkomponente (bestehend aus Vermehrung mit anschließender Verminderung der Individuenzahl) des Massenwechsels (s. SCHWERTFEGGER, 1934, 34).

²⁾ Ich möchte an dieser Stelle ein Versehen berichtigen, das mir in der Veröffentlichung des ersten Teiles dieser Untersuchung (1952, 6) unterlief. In der dort von mir zitierten STELLWAAGSchen Definition der Gradation fehlen die beiden Wörter „einer Übervermehrung“. Die Definition muß lauten: (Gradation heißt) „...die Gesamtheit der Erscheinungen von Beginn einer Individuenzunahme über den Höhepunkt einer Übervermehrung bis zu ihrem Abklingen.“ Diese Definition paßt damit nicht mehr in den von mir an dieser Stelle erörterten Zusammenhang und zu dem dort gleichfalls zitierten Gradationsbegriff BÖRNERs (1921). Ich hätte richtiger die Definition der Gradation von MARTINI (1931, 441: Gradation heißt die „... Änderung der Häufigkeit eines Organismus“) derjenigen BÖRNERs zur Seite stellen sollen, wie ich es bei der Erörterung des gleichen Zusammenhanges in meiner inzwischen erschienenen kritischen Beleuchtung des biocönologischen Begriffsapparates (SCHWENKE, 1953, 158) auch tat.

für die landwirtschaftlich wichtigen) der Begriff der Gradation im Sinne einer „Übervermehrung“ nicht in Anwendung bringen.

Nach all dem lautet die Aufgabenstellung der vorliegenden Untersuchung wie folgt: Versuch einer gleichzeitigen (Gesamt-)Analyse der Gradocöne (= populationsdichteregelnden Faktorenkombinationen) der zwei Kiefernspannerarten *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. in verschiedenen Kiefernwaldbiocönososen bei niedriger Populationsdichte sowie Auswertung der Ergebnisse in orts-, arten- und zeitvergleichender Betrachtung.

Da der Angriffspunkt einer derartigen Untersuchung in gleichzeitig und auf engerem Raume vorhandenen Populationsdichte-Unterschieden der betreffenden Art(en) liegt, hatte die Untersuchung zur Voraussetzung, daß solche Unterschiede auch wirklich bestehen. Es galt also zunächst die Fragen zu beantworten: welche Populationsdichte-Unterschiede der beiden Spannerarten treten innerhalb der Kiefernbestände eines relativ eng begrenzten Raumes zur gleichen Zeit auf? sind die Unterschiede örtlich und zeitlich konstant? lassen sie Beziehungen zu irgendwelchen, leicht erkennbaren Bestandeseigenschaften (Alter, Größe u. a.) erkennen?

Die Beantwortung dieses Fragenkomplexes war das Ziel des ersten Teiles der Gesamtuntersuchung, der in den Jahren 1950 bis 1952 im Kieferngebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde/Spree durchgeführt wurde. Das Gebiet wurde dabei an Hand der Vegetationsunterschiede in Kiefernwaldtypen eingeteilt und die Populationsdichte der beiden Spanner (in Form der Puppendichte) innerhalb dieser ermittelt. Die 1952 veröffentlichten Ergebnisse zeigten, daß je nach Kiefernwaldtyp, Bestandesalter, Bodendecke, Beschattung und Windverhältnissen erhebliche Populationsdichteunterschiede auf kleinem Raum bestehen. Sie zeigten weiter, daß diese Unterschiede zwar nicht zeitlich, doch aber örtlich konstant sind, d. h. daß in zwei (räumlich getrennten) Beständen desselben Kiefernwaldtyps im selben Jahre die Populationsdichte der Arten gleich ist. Dieser Befund entspricht den Anschauungen der Biocönologie (Bestehen konstanter Biocönosotypen mit spezifischer Struktur) auf das beste und dürfte geeignet sein, der Gradologie neue Ausblicke zu vermitteln (siehe SCHWENKE, 1953 a).

Auf diesen Ergebnissen des ersten Teiles aufbauend, konnte nunmehr zum zweiten und Hauptteil der Gesamtuntersuchung geschritten werden, zum Versuch, bei niedriger Populationsdichte auf folgende vier — im selben Untersuchungsgang prüfbare — Fragen zu antworten.

1. Welche Faktoren verursachten die intraannuäre Bevölkerungsbewegung¹⁾ einer Art?

¹⁾ Man bezeichnet nach SCHWERTFEGER (1941) die Bevölkerungsbewegung innerhalb einer Generation (d. h. die Dichte-Zunahme durch die Eiablage und die anschließende Dichte-Abnahme bis zum Imaginalstadium) bei Arten mit einjähriger Generation,

2. Welche Faktoren verursachten bei einer Art den Populationsdichteunterschied, der während einer bestimmten Zeitspanne am selben Ort entstand?
3. Welche Faktoren verursachten bei einer Art die Populationsdichteunterschiede, die während einer bestimmten Zeitspanne zwischen verschiedenen Orten (Kiefernwaldbioconosen) entstanden?
4. Welche Faktoren verursachten die Populationsdichteunterschiede, die zwischen verschiedenen Arten am selben Ort entstanden?

Die **Arbeitsmethodik** wird im Einzelnen jeweils mit bei den Teilanalysen kurz dargestellt werden. Allgemein wäre zum Methodischen folgendes zu sagen:

Die Untersuchung fuhrte über die Dauer einer Generation von *Bupalus piniarius* und *Semiothisa liturata* vom Frühjahr 1952 bis Frühjahr 1953.

Zum Ortsvergleich wurden innerhalb der Stadforsten von Berlin (Forstamter Friedrichshagen und Kopenick) vier ungefähr gleich alte (25—30jährige) Kiefernbestände gewählt, die alle innerhalb eines makroklimatisch einheitlichen Gebietes auf relativ engem Raume (weiteste Entfernung zweier Bestände 7,3 km Luftlinie) zusammenlagen und sich in der Populationsdichte (im Puppenbelag) der beiden Spannerarten im Winter 1951/52 möglichst stark voneinander unterschieden (Werte s. S. 414).

Zwei der Untersuchungsbestände lagen nördlich des Muggelsees (Jagen Nr. 277 d und 279 c), die beiden anderen südlich des Sees (Jagen Nr. 192 und 186). Zeit und Arbeitskraft reichten nur dazu aus, täglich zwei Bestände (die vier Bestände also in zweitägigem Wechsel, mit Ausnahme von Sonn- und Feiertagen) aufzusuchen. Diese regelmäßigen Waldbegehungen fanden von Mitte April bis Mitte Oktober 1952 statt, während in den Herbst- und Wintermonaten 1952/53 die Besuche seltener vorgenommen wurden.

Abschließend möchte ich allen Denen herzlich danken, die mir bei meinen Untersuchungen helfend und beratend zur Seite standen: Herrn Prof. Dr. H. SACHTLEBEN und Herrn Prof. Dr. W. TOMASZEWSKI, für mannigfache Beratung und Unterstützung, — dem Erstgenannten sowie Herrn Prof. Dr. W. HENNIG, für die Bestimmung parasitischer Hymenopteren bzw. Dipteren —, Herrn Diplombiol. G. PETERSEN, für die Durchführung der Laborarbeiten und für die Auslese sowie Determination der Boden- und Kronenfauna —, Herrn R. HOFFMANN, für getreuliche Hilfe bei allen Außenarbeiten,¹⁾ — einer Gruppe von Studenten der Pädagogischen Hochschule in Potsdam für die im Rahmen ihres Berufspraktikums erfolgte Beteiligung an der Nadelmassenbestimmung frischgefallter Kiefern sowie Herrn Prof. Dr. C. LEHMANN, damals Direktor des Zoologischen Institutes der Pädagogischen Hochschule in Potsdam, für die freundliche Vermittlung dieser Hilfe, — sowie nicht zuletzt dem Magistrat von Groß-Berlin, Abteilung Forstwesen, für die Genehmigung zur Durchführung dieser Arbeit in den Berliner Stadforsten sowie zur Fällung von Probestämmen.

I. Biocönologische Analyse

A. Allgemeines

Als biocönologische Analyse im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ist nach dem vorstehend Gesagten der Versuch einer Analyse der die Be-

wie im vorliegenden Falle, als intraannuare Populationsbewegung, dagegen den Wechsel der Populationsdichte zwischen verschiedenen Generationen als Massenwechsel.

¹⁾ Alle bisher Genannten: Deutsches Entomologisches Institut, Berlin Friedrichshagen.

völkerungsbewegung bedingenden Faktorenkombination (des Gradocöns) der beiden betrachteten Arten zur selben Zeit, an verschiedenen Orten und bei niedriger Populationsdichte zu verstehen. Die Auswertung der dabei erzielten Ergebnisse in Form einer vergleichenden Betrachtung und Zusammenfassung bildet dann den Gegenstand der sich an die Analyse anschließenden biocöologischen Synthese (Abschnitt III).

Ich möchte bei der Einteilung der Analyse der von mir an anderer Stelle (SCHWENKE, 1953b) erörterten Einteilung der Biocöologie (= Synbiologie) folgen. Danach gehört die Analyse des Gradocöns zur biocöologischen Strukturforschung, die sich weiter einteilen läßt in: Raumstruktur-Untersuchungen (Ziel: Abgrenzung der wichtigsten abiotischen und biotischen Komponenten der biocöotischen Raumstruktur = Biotopstruktur), — in Inventar-Untersuchungen (Ziel: Ermittlung der qualitativer und quantitativen Zusammensetzung sowie Biotopbindung der in der Biocönose lebenden Organismen) und in Korrelationsstruktur-Untersuchungen (Ziel im vorliegenden Falle: Abgrenzung der auf die Vermehrungspotenz und Mortalität der zwei betrachteten Arten einwirkenden Faktoren).

B. Raumstruktur-Untersuchungen

1. Abiotische Raumstruktur

a) Lage

Das Untersuchungsgebiet umfaßt die nördlich und südöstlich an den Müggelsee bei Berlin angrenzenden Kiefernforsten. Seine Lage ist aus der im Teil I der Untersuchung dargestellten Übersichtskarte (S. 11, Fig. 1) zu ersehen.

b) Die Makroklima- und Bodenverhältnisse

Auch diese wurden bereits im Teil I der Untersuchung (S. 10—14 sowie geologische Übersicht S. 13, Fig. 2) behandelt.

c) Die Bestandesklima- und Bodenverhältnisse

Zur Ermittlung der wichtigsten bestandesklimatischen und -edaphischen Unterschiede der vier Untersuchungsbestände wurden regelmäßig Messungen der Kronen- und Boden-Temperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit, der Niederschlagsmenge und des Wassergehaltes des Bodens durchgeführt. Die Messungen erfolgten jeweils in Bestandesmitte¹⁾.

α) Die Temperatur im Kronenraum

Zur Messung der Temperatur im Kronenraum wurde pro Bestand ein Maximum-Minimum-Thermometer in mittlerer Kronenhöhe an der Nordseite eines Kiefernstammes

¹⁾ Über die bestandesklimatischen Unterschiede zwischen Bestandesrand und Bestandesmitte und ihre Auswirkungen auf die Puppendichte der Spannerarten s. Teil I, Abschn. C, 2, b.

angebracht. Die Ablesung erfolgte in der Regel 2-tägig zur Mittagszeit. Die Thermometer konnten bis 1° Celsius Genauigkeit, abgelesen und bis $\frac{1}{4}^{\circ}$ Celsius Genauigkeit geschätzt werden.

Zum Besteigen der Bäume dienten in den Stamm geschlagene Haken, die — bis auf die untersten — ständig im Stamm verblieben. Diese Methode vereinigte die Vorteile: größtmögliche Schonung der Bäume (und damit Erhaltung des Kronenklimas), Bequemlichkeit des Auf- und Absteigens sowie (durch das jeweilige Herausziehen der untersten Haken) Schutz der Instrumente vor Zerstörung und Diebstahl.

Tab. 1 enthält die Monatsmittelwerte der Temperatur-Minima und Maxima (und ihre Differenzen) im Kronenraum für die als Aufenthaltszeit der Falter, Eier und Raupen der Kiefernspanner in Frage kommenden Monate Mai bis Oktober 1952.

Tabelle 1. Monatsmittelwerte der Temperatur-Minima und -Maxima des Kronenraumes in Celsius-Graden

		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.
Bestand F	Min.	4,7	6,7	11,0	11,1	5,2	2,2
	Max.	21,0	24,7	27,1	28,4	18,6	12,4
	Diff.	(16,3)	(18,0)	(16,1)	(17,3)	(13,4)	(10,2)
Bestand T	Min.	4,6	6,5	11,2	11,0	5,1	2,0
	Max.	21,2	24,7	27,3	28,3	19,1	12,7
	Diff.	(16,6)	(18,2)	(16,1)	(17,3)	(14,0)	(10,7)
Bestand FM	Min.	5,0	7,3	12,0	12,8	5,9	3,0
	Max.	21,7	25,5	27,7	29,0	19,4	13,2
	Diff.	(16,7)	(18,2)	(15,7)	(16,2)	(13,5)	(10,2)
Bestand ST	Min.	3,0	5,3	8,8	8,9	3,4	0,5
	Max.	24,3	25,7	29,9	30,3	21,9	14,5
	Diff.	(21,3)	(22,2)	(21,1)	(21,4)	(18,5)	(14,0)

Zugrundeliegende Zahl an Einzelmessungen: Mai bis September je 10 bis 14, Oktober 8.

In Tab. 1 sind — wie im folgenden allgemein — die vier Untersuchungsbestände durch die Buchstaben F (=feucht; Stangenholz Jg. 277 d), T (=trocken“ Stangenholz Jg. 279 c), FM (=feucht, Mosaikbestand; Stangenholz Jg. 192) und ST (=sehr trocken; Stangenholz Jg. 186) abgekürzt. Die Zweckmäßigkeit dieser Abkürzungen geht aus dem auf den Seiten 401 und 408 Gesagten hervor.

Man ersieht aus der Tab. 1, daß der Bestand F um ein Geringes bei niedrigen Temperaturen wärmer und bei höheren Temperaturen kühler ist als der Bestand T. Der Grund hierfür kann wohl darin erblickt werden, daß F etwas jünger und dichter ist als T (Werte auf S. 402) und somit ein ausgeprägteres Bestandesklima aufweist.

Das Gleiche gilt bezüglich des Verhältnisses zwischen FM und T; auch FM ist etwas jünger und dichter als T und zeigt demzufolge eine geringere Temperaturdifferenz als T. Doch unterscheidet sich FM andererseits sowohl von F als auch von T durch deutlich höhere Minimum- und Maximum-Mittelwerte. Hierfür dürfte die besondere Lage von FM maßgebend sein.

Dieser Bestand liegt am Fuße des Südhanges der Müggelberge und ist etwas nach Südwesten geneigt. Es ist daher in ihm eine etwas stärkere Erwärmung als bei den auf ebenem Gelände liegenden Beständen sowie auch ein Abfließen der Kaltluft zu erwarten.

Der Bestand ST schließlich fällt ganz aus diesem Rahmen heraus. Er zeigt eine weitaus höhere Temperaturdifferenz als die anderen drei Bestände. Als Ursachen hierfür kommen folgende Eigentümlichkeiten in Frage:

1. seine geringe Bonität (s. S. 402) und die damit verbundene geringe Baumhöhe von nur 3 bis 4 Metern sowie die damit wieder in Zusammenhang stehende Lückigkeit; wenn auch der Kronenschluß hier noch etwa 0,65 beträgt, so sind doch die Kronen so wenig dicht gebaut, daß ein eigentliches Kronen- und Bestandesklima nicht entstehen kann;

2. seine Lage an der tiefsten Stelle einer Halbinsel zwischen zwei Seen („Langer See“ bei Grünau und „Große Krampe“ bei Müggelheim), die wohl als Sammelbecken für die von den Müggelbergen abfließende Kaltluft zu betrachten ist.

Zur Ergänzung der Tab. 1 seien die während der Ableseperiode im Kronenraum festgestellten Höchst- und Tiefst-Temperaturen genannt. Sie betragen

für die Bestände F, T und FM: Min. = $-2,8^{\circ}\text{C}$ (20. 5. 52, F und T),
Max. = $36,0^{\circ}\text{C}$ (3. 7. 52, T),

für den Bestand ST: Min. = $-5,7^{\circ}\text{C}$ (20. 5. 52),
Max. = $38,1^{\circ}\text{C}$ (3. 7. 52).

β) Relative Luftfeuchtigkeit im Kronenraum

In gleicher Weise wie die Thermometer wurden im Kronenraum Psychrometer (Augustscher Bauart) angebracht und in der Mittagszeit abgelesen. Doch ist in Anbetracht der nur einmal innerhalb zweier Tage erfolgten Ablesung sowie der Tatsache, daß die relative Luftfeuchtigkeit auch in dem kurzen Zeitraum zwischen zwei Ablesungen nicht selten erheblichen Schwankungen unterlag, eine Auswertung nicht möglich.

Immerhin konnten — wie zu erwarten war — während trockener Zeiten in F meist etwas höhere Luftfeuchtigkeitswerte als in T sowie in FM erheblich höhere Werte als in ST festgestellt werden.

γ) Bodentemperatur

Die in etwa 3—4 cm Tiefe (der Tiefe der Puppenlage) im Waldboden herrschende Temperatur wurde mit Hilfe eines Maximum-Minimum-Thermometers ermittelt, das an einer stets im Kronenschatten liegenden Stelle — mit der Skalseite nach unten — in eine kleine Grube gelegt und mit (des öfteren ausgewechseltem) Humus und Moos überdeckt wurde.

Eine Zeit lang wurde zur Ergänzung auch ein Thermometer pro Bestand in Humus unter vegetationsloser Nadelstreu eingebettet.

Nach diesem Prinzip konnte die Bodentemperatur allerdings nur bis zum Eintritt des Bodenfrostes (bis Anfang Dezember 1952) und nach Beendigung desselben (ab März 1953) gemessen werden, da gefrorener Boden einwandfreie Ablesungen auf diese Art nicht zuläßt.

Leider wurde versäumt, durch unberührtes Liegenlassen der Thermometer während der Wintermonate Dezember bis März die Minimal- und Maximaltemperatur des Bodens

während dieses Zeitraumes festzustellen. Wie aber aus den weiteren Ergebnissen hervorgehen wird, hätte diese Ermittlung infolge der geringen Verschiedenheit der Bestände F, T und FM bezüglich der Temperaturfaktoren nur meteorologischen, keinen gradologischen, Wert gehabt.

In Tabelle 2 sind die Mittelwerte der Temperatur-Minima und Maxima in der Bodenkrume (unter Moos) von Mai bis November 1952 und von März bis April 1953 zusammengestellt.

Zugrundeliegende Zahl an Einzelmessungen: je 8 bis 14 pro Monat.

Tabelle 2. Monatsmittelwerte der Temperatur-Minima und -Maxima in der Bodenkrume in Celsius-Graden

		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.		März	April
F	Min.	7,5	9,6	12,3	12,6	8,4	5,3	2,9		1,2	3,0
	Max.	13,3	16,2	18,4	19,0	13,6	9,0	5,6		6,1	11,3
	Diff.	(5,8)	(6,6)	(6,1)	(6,4)	(5,2)	(3,7)	(2,7)		(4,9)	(8,3)
T	Min.	7,3	9,6	12,3	12,4	8,2	5,3	2,8		1,1	2,8
	Max.	13,3	16,3	18,5	18,9	13,6	9,3	5,5		6,0	11,4
	Diff.	(6,0)	(6,7)	(6,2)	(6,5)	(5,4)	(4,0)	(2,7)		(4,9)	(8,6)
FM	Min.	7,7	9,8	12,6	13,0	8,5	5,7	3,0		1,6	3,2
	Max.	13,7	16,5	18,8	19,5	13,8	9,4	5,8		6,3	11,8
	Diff.	(6,0)	(6,7)	(6,2)	(6,5)	(5,3)	(3,7)	(2,8)		(4,7)	(8,6)
ST	Min.	6,8	8,2	11,2	11,2	7,3	4,0	2,0		0,5	2,4
	Max.	16,5	18,8	21,2	21,6	16,3	10,8	7,1		7,2	13,8
	Diff.	(9,7)	(10,6)	(10,0)	(10,4)	(9,0)	(6,8)	(5,1)		(6,7)	(11,4)

Tab. 2 stimmt — wie nicht anders zu erwarten — im Prinzip mit Tab. 1 überein. Auch für sie gilt daher das oben zu Tab. 1 Gesagte.

Die unter vegetationsloser Streu gemessenen Bodentemperaturen wiesen im Mittel um ein Geringes niedrigere Minima und höhere Maxima als die unter Moos gemessenen auf. Die Temperatur im „Streuboden“ verhält sich also zu derjenigen im „Moosboden“ in gleicher Weise wie die Temperaturen eines älteren und lichtereren Bestandes zu demjenigen eines jüngeren und dichteren.

δ) Niederschlagshöhe

Zur Ermittlung der Niederschlagshöhe wurde in jedem Bestand ein Hellmannscher Regenmesser aufgestellt. In Anbetracht der Schwierigkeiten beim Anbringen und Ablesen in Kronenspitzenhöhe wurden die Geräte auf Lichtungen innerhalb der Untersuchungsbestände oder in unmittelbarer Nähe der letzteren in den Boden gegraben derart, daß Trichteröffnung und Erdoberfläche etwa in einer Höhe lagen. Die Ablesung erfolgte in der Regel 2-tägig. Die Ablesegenauigkeit betrug 0,5 mm.

Die genannte Aufstellungsart hatte leider den Nachteil, daß die Geräte einigemal gestohlen oder beschädigt wurden. Bei der Zusammenstellung der Meßwerte wurde in solchen Fällen die abgelesene Regenmenge des benachbarten Untersuchungsbestandes eingesetzt.

Die monatliche Niederschlagshöhe der vier Bestände von Mai bis Oktober 1952 sowie — zum Vergleich — die auf dem Grundstück des Deut-

schen Entomologischen Institutes (am Nordufer des Müggelsees) ermittelten sowie schließlich die von der nächstgelegenen meteorologischen Station, Berlin-Adlershof, 1952 und im langjährigen Mittel gemessenen Werte sind in Tab. 3 enthalten.

Tab. 4 läßt einen zwar geringen, aber doch deutlichen, Niederschlags-Unterschied zwischen dem nördlich des Müggelsees gelegenen Teil des Untersuchungsgebietes (Bestände F und T, — sowie Deutsch. Ent. Inst.) und dem südlich davon gelegenen Teil (Bestände FM und ST sowie Station Berlin-Adlershof) erkennen. Man geht wohl nicht fehl, die Ursache hierfür

Tabelle 3. Niederschlagshöhen der Monate Mai bis Oktober 1952 in Millimetern

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
Bestand F	42,5	69,3	42,0	25,0	55,0	45,5	279,3
Bestand T	38,5	66,9	40,5	29,0	52,5	45,5	272,9
Bestand FM	40,7	78,5	39,7	39,0	70,0	51,5	319,4
Bestand ST	40,8	77,0	41,5	40,0	70,5	48,0	317,8
D. E. I., Berlin-Friedrichshagen	47,1	71,7	35,7	30,6	56,5	54,8	296,4
Station Berlin-Adlershof, 1952	49	76	48	28	68	52	321
ebenda, langjähriges Mittel	52	58	81	54	46	39	330

darin zu suchen, daß der großflächige Müggelsee eine Gewitterscheide bildet, die auf die nördlich des Sees liegenden Wälder geringere Regenmengen als auf die südlich davon gelegenen gelangen läßt.

Der Vergleich der hier gemessenen Werte mit denjenigen der meteorologischen Station Berlin-Adlershof zeigt, daß die Niederschlagshöhen der Monate Mai, Juli und August unter dem langjährigen Mittelwert, — in den Monaten Juni, September und Oktober dagegen zum Teil beträchtlich darüber lagen. Besondere gradologische Bedeutung kommt dabei, wie noch zu sehen sein wird, den hohen Niederschlägen des Monats Juni 1952 zu.

ε) Wassergehalt des Bodens

Als Maßstab der Bodenfeuchtigkeit in den Beständen wurde der Wassergehalt des Bodens gewählt. Zum Zwecke seiner Bestimmung wurden je einmal in den Monaten April, Mai, Juni, August und Oktober 1952 sowie im April 1953 am selben Tage aus allen vier Beständen zwei Bodenproben (aus 3—5 cm Tiefe) entnommen, davon die eine aus einer „Senke“ (Stammreihen-Senke), die andere aus einer „Höhe“ (Höhe zwischen zwei Stammreihen). Der Wassergehalt wurde im Labor als Gewichtsverlust nach Trocknung bei 200° C bis zur Gewichtskonstanz ermittelt.

Die Werte des Wassergehaltes des Bodens sind in Tab. 4 zusammengestellt.

Aus der Tab. 4 geht hervor, daß — insgesamt gesehen — der Wassergehalt des Bodens in der Reihenfolge der Bestände F, FM, T, ST sinkt. Zwar verwischen sich die Unterschiede — einzeln betrachtet — zum Teil, doch darf angenommen werden, daß sich darin die geringe Zahl von nur zwei Erdproben pro Bestand und Monat (d. h. also die Subjektivität der Probeentnahme) bemerkbar macht.

ζ) Bodenart und Bodentyp

Die Bodenart aller vier Untersuchungsbestände ist Sand, und zwar diluvialer Talsand (siehe Teil I, S. 12), der im Stangenholz ST wahrscheinlich durch alluvialen Dünsand überlagert ist.

Tabelle 4. Wassergehalt des Bodens in Prozent des Ausgangsgewichtes

		April	Mai	Juni	Aug.	Okt.	April	Gesamt- mittel
F	Senke	53	54	71	56	56	56	55
	Höhe	49	48,5	58	47	46	50	
	Mittel	51	51,3	64,5	51,5	51	53	
T	Senke	41,5	52	71	53	67,5	47	46
	Höhe	23,5	30	48	47	46	28	
	Mittel	32,4	41	59,5	50	56,8	37,5	
FM	Senke	56	57	70	50	52	45	49
	Höhe	44,5	49,5	46	27,5	47	44	
	Mittel	50,3	53,3	58	38,8	49,5	44,5	
ST	Senke	38	38,5	53	27,5	41	33	28
	Höhe	7	12	18	23	24,5	21	
	Mittel	22,5	25,3	35,5	25,4	32,8	27	

Der Bodentyp ist derjenige des mehr oder weniger stark podsolierten Waldbodens. Der Nährstoff- und Wassergehalt und damit die Produktionskraft des Bodens wird durch die Ertragsklasse der Kiefer (Tab. 5) sowie durch die Ausbildung der Vegetation (Tab. 8) gekennzeichnet.

Die Stärke der Rohhumusschicht beträgt in den Beständen F, T und FM zwischen 3 und 10 cm, im Bestand ST dagegen nur 1—2 cm.

Die Gesamtbetrachtung vorstehender Ergebnisse der Analyse der abiotischen Raumstruktur im Hinblick auf ihren gradologischen Wert erfolgt weiter unten bei der biocönologischen Synthese (S. 444).

2. Biotische Raumstruktur

- a) Bestandesalter, Bestandesgröße, Baumhöhe, Stammdurchmesser, Ertragsklasse und Kronenschluß

Die genannten Daten sind in Tab. 5 zusammengefaßt.

Wie Tab. 5 zeigt, handelt es sich bei den Untersuchungsbeständen um vier etwa gleichaltrige, noch junge Stangenhölzer, deren Ertragsklasse in der Reihenfolge F — FM — T — ST (= Reihenfolge der Bodenfeuchtigkeit, s. o.) abnimmt.

Zur Bestimmung der Ertragsklasse wurde an Hand der im staatlichen Forstbetrieb gebräuchlichen Ertragsklassentafel das Verhältnis von Baumhöhe zum Stammdurchmesser (in Brusthöhe) verwendet.

Die dritte — der Ertragsklassentafel zugrundegelegte — Verhältniszahl, das Baumalter, hat beim Bestand T nicht den in der Tabelle geforderten (d. h. den beiden anderen Größen entsprechenden) Wert. Der Grund liegt darin, daß dieser Bestand durch Kriegseinwirkungen stark in Mitleidenschaft gezogen und vornehmlich seiner schwachen Stämme beraubt wurde. Demzufolge nehmen heute mittlere Höhe und mittlerer Durchmesser — gemessen am Bestandesalter — zu hohe Werte ein.

Tabelle 5. Bestandesalter, Bestandesgröße, mittlere Baumhöhe, mittlerer Stammdurchmesser (in Brusthöhe), Ertragsklasse und Kronenschluß der untersuchten Kiefernbestände

	F	T	FM	ST
Bestandesalter	23 Jahre	27 Jahre	23 Jahre	24 Jahre
Bestandesgröße	4 ha	3,5 ha	3,5 ha	2,5 ha
Mittlere Baumhöhe	8,5 m	9,0 m	8,0 m	3,5 m
Mittlerer Stammdurchmesser	7,4 cm	9,2 cm	6,8 cm	3,7 cm
Ertragsklasse	II	III	II/III	V
Kronenschluß	0,8	0,7	0,8	0,65

Die mittlere Baumhöhe wurde bei 20 stehenden Bäumen geschätzt und an 15 gefällten Bäumen gemessen; der mittlere Stammdurchmesser wurde durch Messung an 218 bis 288, in der Bestandesmitte zusammenstehenden, Bäumen bestimmt.

b) Bestandesnadelmasse

Die vergleichend-biocönologische Untersuchung orts- und artverschiedener Gradocöne bei niedriger Populationsdichte besitzt ihren wichtigsten Ansatzpunkt in den Populationsdichte-Unterschieden. Letztere lassen sich aber nur dann einwandfrei ermitteln, wenn die Populationsdichte auf eine einheitliche, vergleichsfähige Grundlage bezogen wird. Als solche kommt für die mit ihren meisten Entwicklungsstadien in der Kiefernkrone lebenden Kiefernspanner nur die Nadelmasse der Kiefer in Frage. Würde man, was einfacher wäre, die Populationsdichte auf die Bodenfläche beziehen, so würden bei Kiefernbeständen verschiedener Ertragsklasse (und damit Nadelmasse) Unterschiede in der Populationsdichte der Schädlinge vorgetäuscht werden, die in Wirklichkeit nicht vorhanden sind.

So täuschen z. B. zwei Kiefernbestände: A mit 100 Puppen (und 400 kg Nadelmasse) pro Ar sowie B mit 50 Puppen (und 200 kg Nadelmasse) pro Ar einen grundlegenden Puppendichte-Unterschied (Dichte in A doppelt so hoch wie in B) vor, wenn man die Dichte auf die Flächeneinheit bezieht. In Wahrheit haben sie jedoch die gleiche Populationsdichte, wie die Zugrundelegung der (Frisch-)Nadelmasse zeigt.

Leider begegnen der Nadelmassenbestimmung eines Bestandes erhebliche Schwierigkeiten, die ich bereits an anderer Stelle (SCHWENKE, 1952 b) erörterte und die GÄBLER (1950) erstmalig durch Zugrundelegung des Stammdurchmessers in Verbindung mit der von HUBER gefundenen Beziehung zwischen Nadelgewicht und Wasserleitfläche — vor allem für die Fichte — zu überwinden versuchte. Für die Kiefer gelangte er mangels ausreichender Unterlagen nur zu einigen wenigen Verhältniszahlen zwischen Stammdurchmesser und Nadelmasse, deren Zuverlässigkeit er in Frage stellte.

Es wurden daher im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen eigene Nadelmassenbestimmungen an Kiefern des Untersuchungsgebietes auf der Grundlage des Stammdurchmesser-Nadelgewichtsverhältnisses durchgeführt.

Zeit und Arbeitskraft gestatteten dabei leider nur die Nadelgewichtsbestimmung bei 8 Kiefern verschiedener Brusthöhendurchmesser.

Die Nadeln dieser Kiefern wurden unmittelbar nach der Fällung von mehreren (meist 5 bis 10) Personen gepflückt und an Ort und Stelle gewogen. Der durch die während der Pflückzeit (maximal etwa 5 Stunden) durch Nadelwelkung in die Rechnung gelangende Fehler mußte in Kauf genommen werden. Diesbezügliche Vergleichswägungen zeigten jedoch, daß der in dieser Zeit eintretende Nadelverlust in Anbetracht, daß die Nadeln laufend, portionsweise, und nicht insgesamt am Schluß, gewogen wurden (wodurch sie so lange wie möglich am Stamm verbleiben), unwesentlich ist.

Fünf der gefälltten Kiefern entstammten den Beständen F, FM und T, — zwei wurden aus einem dem Bestande F benachbarten (etwa 50-jährigen) Altholz und eine dem extremen Bestand ST entnommen.

Die Ergebnisse (mit Ausnahme der im extremen Bestand ST gewonnenen) sind zahlenmäßig in Tab.6 und graphisch in Fig. 1 dargestellt.

Tabelle 6: Nadelmassenbestimmung von Kiefern
II. bis III. Ertragsklasse im Juni 1952

Datum	Bestand	Stammlänge in m	Brusthöhen- Durchmesser in cm	Frisch- Nadelmasse in g
13. 6.	T	8,45	8,8	5 600
17. 6.	FM	7,90	9,4	5 400
20. 6.	Altholz	18,20	26,5	22 200
24. 6.	Altholz	15,80	21,0	12 100
27. 6.	F	9,00	9,0	5 100
27. 6.	T	10,60	12,5	6 400
28. 6.	FM	9,55	10,5	6 150

Selbstverständlich reichen diese aus wenigen Proben gewonnenen Ergebnisse für eine Verallgemeinerung nicht aus. Doch sind sie im vorliegenden Falle ihre Aufgabe zu erfüllen imstande. Die sieben Werte lassen sich gut zu einer Kurve verbinden, die für die Bestände II. bis III. Ertrags-

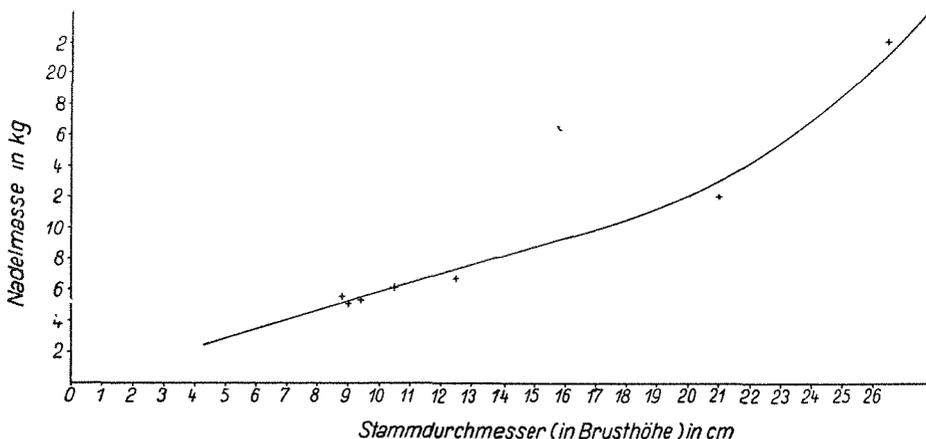


Fig. 1. Kurve des Stammdurchmesser-Nadelmassen-Verhältnisses der untersuchten Kiefern II. — III. Bestandesklasse

klasse des Untersuchungsgebietes die Nadelmassenbestimmung mit Hilfe des Stammdurchmessers gestattet.

Um einen Anhaltspunkt bezüglich der Nadelmasse des extremen Bestandes ST zu erhalten, wurde die Frischnadelmasse eines mittleren Stammes (von 3,7 cm Brusthöhendurchmesser) gewogen. Ihr Gewicht betrug knapp 1500 g.

Ein Vergleich der von uns ermittelten Werte mit den von GÄBLER (1950, Tab. XIII) genannten ergibt, daß bezüglich der Nadelmassenwerte von Kiefern mit 11 bis 16 cm Durchmesser eine gute Übereinstimmung besteht, obwohl GÄBLER zum Teil Kiefern geringerer (IV.) Ertragsklasse zugrundelegte. Hingegen entsprechen den höheren Durchmesserwerten bei uns zunehmend höhere Nadelmassenwerte als bei GÄBLER. So kommt in GÄBLERS Tabelle einer Kiefer von 24,5 cm Durchmesser eine Nadelmasse von 13,9 kg zu, nach unseren Feststellungen dagegen eine solche von etwa 18 kg. Erst weitere Nadelmassen-Ermittlungen bei der Kiefer werden endgültige Auskunft über die bei höheren Durchmesser-Werten vorhandenen Nadelmassen geben können.

Nachdem es nunmehr möglich ist, mit Hilfe der in Fig. 1 dargestellten Kurve die zu jedem Stammdurchmesser zugehörige Nadelmasse im Untersuchungsgebiet zu bestimmen, können mittlere Nadelmasse sowie das Umrechnungsverhältnis Bodenfläche/Nadelmasse für die vier untersuchten Kiefernbestände berechnet werden. Die Berechnung ist in Tab. 7 wiedergegeben.

C. Inventar-Untersuchungen

In die vorstehend ihrer Raumstruktur nach gekennzeichneten Untersuchungsbestände müssen nunmehr die wichtigsten Korrelationsträger, die Organismenarten, eingearbeitet werden.

An sich treten als direkte Korrelationsträger innerhalb des Gradocöns der betrachteten zwei Spannerarten nur die als Mortalitätsfaktoren fun-

gierenden räuberisch oder parasitisch lebenden Tierarten auf. Doch soll vor dem Versuch, diese qualitativ und quantitativ zu erfassen, erst die Artenaufnahme des floristischen Inventars durchgeführt werden und zwar vornehmlich zur Ergänzung der oben dargestellten abiotischen Raumstrukturverhältnisse. Gerade über die Bestandesklima- und Boden-Unterschiede gibt die Vegetationszusammensetzung aufschlußreiche Hinweise.

Tabelle 7. Berechnung der mittleren Nadelmasse eines Baumes sowie des Umrechnungswertes Nadelmasse Fläche der vier Untersuchungsbestände

		F	T	FM	ST
a	Mittl. Längenabstand der Stämme	0,87 m	1,30 m	1,10 m	0,50 m
b	Mittl. Breitenabstand der Stämme	1,46 m	1,28 m	1,47 m	1,50 m
c	Bodenanteil pro Kiefer (= a × b)	1,27 qm	1,66 qm	1,62 qm	0,75 qm
d	Kronenfläche pro Kiefer (= c × Kronenschluß, s. o.)	1,02 qm	1,16 qm	1,29 qm	0,49 qm
e	Mittl. Stammdurchmesser in Brusthöhe	7,4 cm	9,2 cm	6,8 cm	3,7 cm
f	Mittl. Nadelmasse pro Kiefer	4,3 kg	5,4 kg	4,0 kg	1,5 kg
g	Nadelmasse pro Flächeneinheit	1 qm = 4,2 kg	1 qm = 4,7 kg	1 qm = 3,1 kg	1 qm = 3,1 kg

1. Floristische Artenaufnahme

In den vier Untersuchungsbeständen wurden im Juni und Juli 1952 Pflanzenarten-Aufnahmen durchgeführt.

Die Methodik war dabei die diesbezüglich in der Pflanzensoziologie übliche: Zugrundelegung einer kombinierten Abundanz-Dominanz-Kennzeichnung („AD-Zahl“) der Pflanzenarten sowie von 5 bis 10 Einzel-Aufnahmeflächen (mit je 5 × 5 m Fläche) innerhalb desselben Bestandes.

Es wurden nur die genannten vier Bestände aufgenommen. Auf die statistische Fundierung der Artenlisten durch Vergleich möglichst zahlreicher Bestandesartenlisten konnte hier verzichtet werden, da die pflanzensoziologische Aufklärung des Untersuchungsgebietes schon im Teil I der Untersuchung vorgenommen worden war (1952, Abschn. B, 3). Alle vier Bestände ließen sich den damals festgestellten Pflanzenvereinen (Kiefernwaldtypen) zuordnen.

Tab.8 enthält die Gesamtartenlisten der vier untersuchten Kiefernbestände.

Die Anordnung der Arten innerhalb der Tabelle erfolgte einmal nach dem Grad der Übereinstimmung ihrer ökologischen Valenz, zum anderen nach der AD-Zahl. Die AD-Zahlen bedeuten: + = vereinzelt; 1 = häufig, jedoch weniger als 5% der Gesamtbestandesoberfläche deckend; 1-2 = 5-10%, 2 = 10-20%, 2-3 = 20-30%, 3 = 30-50%, 4 = 50-75% und 5 = 75-100% deckend.

Die Begriffe „Differentialart“ und „Treue“ sind in Tab. 8 in streng lokalem Sinne gebraucht, d. h. nur auf die vier Bestände bezogen. Als „Dominante“ ist eine Pflanzenart bezeichnet, die wenigstens 5% der Gesamtbestandesfläche deckt.

Abkürzungen: B = Baum, K = junger Baum oder Strauch in Krautschichhöhe.

Die in Tab. 8 durchgeführte Abgrenzung von Pflanzenartengruppen gleicher ökologischer Valenz läßt für die vier Bestände folgende floristische — und damit ökologische — Verwandtschaft erkennen:

F + T + FM + ST =	1	Pflanzenart (<i>Pinus silvestris</i>)
F + T + FM =	17	Pflanzenarten
F + T =	15	„
F + FM =	5	„
T + FM =	2	„
FM + ST =	2	„

Hieraus, sowie aus Tab. 8, geht hervor, daß die drei Bestände F, T und FM die meisten gemeinsamen Arten (17) besitzen, davon 5 Dominanten. Alle drei gehören dem Erdbeer-Beerkrauttyp des Kiefernwaldes an (siehe Teil I, Abschn. B, 3, b), auch wenn Erd-, Preisel- und Heidelbeere hier nur geringe AD-Werte erreichen; der Name entspricht den Altholzverhältnissen.

Der vierte Bestand (ST) steht deutlich abseits. Er weist unter seinen wenigen Pflanzenarten zwei treue (also auf ihn beschränkte) Dominanten auf und bildet einen Waldtyp für sich, den Flechtentyp.

Tabelle 8. Übersicht über die in den vier Untersuchungsbeständen vorkommenden Pflanzenarten

	F	T	FM	ST
I. Allen 4 Beständen gemeinsame Arten gleichen Deckungsgrades <i>Pinus silvestris</i> (B)	5	4—5	5	4
II. 3 Beständen gemeinsame Arten gleichen Deckungsgrades <i>Hypnum Schreberi</i> u. <i>purum</i>	4	4	3	(1)
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3	2—3	3	
<i>Luzula pilosa</i>	2	1—2	1—2	
<i>Festuca ovina</i>	1—2	2	1—2	(+)
<i>Carex pilulifera</i>	1	1—2	1	
<i>Viola canina</i>	1	1—2	1—2	
<i>Pirola secunda</i>	1	1—2	1	
<i>Euphorbia cyparissias</i>	1	1—2	1	
<i>Veronica officinalis</i>	1—2	1—2	1—2	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1—2	1	
<i>Rumex acetosella</i>	1	1—2	1—2	
<i>Taraxacum officinale</i>	1	1	1	
<i>Campanula rotundifolia</i>	+ — 1	1	+ — 1	
<i>Epilobium angustifolium</i>	+	1	+	
<i>Betula spec.</i> (K)	+ — 1	1	+	
<i>Hieracium laevigatum</i>	+ — 1	+ — 1	+ — 1	
<i>Stellaria media</i>	+	+	+	

	F	T	FM	ST
III. 2 Beständen gemeinsame Arten gleichen Deckungsgrades				
<i>Agrostis vulgaris</i>	2	2-3	(1)	
<i>Pteris aquilina</i>	2-3	2		
<i>Fragaria vesca</i>	2	1-2	(+ - 1)	
<i>Sorbus aucuparia</i> (K)	1-2	2	(+ - 1)	
<i>Polygonatum officinale</i>	1-2	1-2		
<i>Carex hirta</i>	1	1		
<i>Hypericum perforatum</i>	1	+ - 1	(+)	
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	1	(+)	
<i>Leontodon autumnalis</i>	1	1		
<i>Galium verum</i>	+	1		
<i>Dryopteris spinulosum</i>	+ - 1	1		
<i>Acer spec.</i> (K)	+ - 1	+		
<i>Rubus spec.</i>	+ - 1	+		
<i>Lathyrus montanus</i>	+ - 1	+		
<i>Helcus mollis</i>	+	+ - 1		
<i>Convallaria majalis</i>	1		1-2	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	(+)	1	
<i>Frangula alnus</i>	+		+	
<i>Molinia coerulea</i>	+		+	
<i>Ribes grossularia</i>	+		+	
<i>Hieracium pilosella</i>	(+ - 1)	2	1-2	
<i>Melampyrum pratense</i>		1	+ - 1	
<i>Dicranum undulatum</i>			1-2	1-2
<i>Hypnum cupressiforme</i>			1-2	1
IV. Auf einen Bestand beschränkte Arten (Differential-Arten)				
a) Treue Differentialarten (völlig auf einen der vier Bestände beschränkt)				
<i>Urtica dioeca</i>	+			
<i>Majanthemum bifolium</i>	1			
<i>Rubus idaeus</i>	+			
<i>Linaria vulgaris</i>		1		
<i>Calamagrostis epigeios</i>		1		
<i>Plypodium vulgare</i>		+		
<i>Calluna vulgaris</i>		+		
<i>Pirola uniflora</i>		+		
<i>Sarothamnus scoparius</i>			+	
<i>Cladina (= Flechten)</i>				2-3
<i>Dicranum scoparium</i>				2
<i>Corynephorus canescens</i>				+
b) Dominante Differentialarten (als Dominanten auf einen der vier Bestände beschränkt)				
<i>Mnium spec.</i>	1-2	(+)	(+ - 1)	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	(+ - 1)	1-2	(+ - 1)	
<i>Quercus spec.</i> (K)	(+ - 1)	1-2	(+)	
<i>Plagiothecium spec.</i>	(+)	(1)	2	
<i>Luzula campestris</i>	(+)	(+)	1-2	
<i>Ptilidium ciliare</i>			(+ - 1)	1-2

Weiterhin ist aus der Zusammenstellung zu entnehmen, daß F mit T floristisch näher verwandt ist als F mit FM sowie T mit FM. Die Bestände F und T bilden zwei Varianten desselben floristischen Kiefernwaldtyps (Erdbeer-Beerkrauttyp), die sich nur durch einige Feuchtigkeit anzeigende Arten (*Urtica*, *Rubus*, *Convallaria* u. a.) voneinander unterscheiden.

Gerade bezüglich dieser Feuchtigkeitsanzeiger weist aber auch FM nahere Verwandtschaft zu F (5 gemeinsame Arten) als zu T (nur 2 gemeinsame Arten) auf. Auffälligerweise hat er aber auch einige Arten (3 Moose) mit dem Flechtentyp gemeinsam. Er bildet auf Grund dessen einen verarmten (es fehlen *Pteris*, *Fragaria*, *Polygonatum* u. a.) Mosaiktyp von F und ST (F dabei allerdings stark überwiegend) und zwar derart, daß in den Gräben (Baumreihen) zwischen den flachen Horsten die Beerkrauttyp-Arten, auf den Horsten dagegen neben diesen Arten auch die Flechtentyp-Arten lokalisiert sind.

Damit lautet die Zuordnung der vier Bestände zu den von mir 1952 abgegrenzten, floristischen Kiefernwaldtypen:

F = typischer Erdbeer-Beerkrauttyp, Feuchtvariante;
 T = " " " " , Trockenvariante;
 FM = verarmter " " , Feuchtvariante mit geringen
 Einstreuungen des Flechtentyps: Mosaik-Typ;
 ST = Flechtentyp.

Da die Feuchtigkeit in den Kiefernwaldbiocönosen den wohl wichtigsten Strukturfaktor darstellt, stehen sich die Bestände F und FM biocönotisch näher als die Bestände F und T (im Gegensatz zu den floristischen Befunden) bzw. FM und T. Es ist also (wie im Teil I, S. 25—28 ausführlicher dargelegt) zwischen floristischer (pflanzensoziologischer) und biocönotischer Verwandtschaft zweier Pflanzenbestände zu unterscheiden.

Nach all dem sind vom pflanzensoziologischen Standpunkt aus die Bestände F und T als zwei Varianten ein- und desselben floristischen Kiefernwaldtyps (A) anzusehen, ST als Bestand eines zweiten floristischen Kiefernwaldtyps (B) und FM als ein Mischbestand von A und B. Vom biocönologischen Standpunkt aus dagegen sind alle vier Bestände auf Grund ihrer strukturellen (durch die Feuchtigkeit verursachten) Unterschiede als verschiedene Kiefernwald-Biocönosen zu betrachten.

2. Faunistische Artenaufnahme

Um die zur Umwelt der Kiefernspanner gehörenden Tierarten qualitativ und quantitativ zu erfassen, wurden — entsprechend den Merotopen, denen innerhalb des Biocönoseraumes (des Biotops) die zwei Spannerarten angehören: Bodenkrumme (Puppe) und Kiefernkrone (Falter, Ei und Raupe) — in regelmäßigen Abständen von April bis November 1952 den vier Untersuchungsbeständen faunistische Stichproben entnommen.

Bei der nachfolgenden Darstellung der Ergebnisse wurden nur die als direkte Gegenspieler in Frage kommenden, räuberisch lebenden Tierformen berücksichtigt. Ihre Auswahl erfolgte an Hand der Untersuchungsergebnisse von FRIEDERICHS, SCHAEFFENBERG & STURM (1941).

Methodik der faunistischen Artenaufnahme.

Die Bodenfauna wurde einmal aus Bodenstreu-Proben, zum anderen aus Fanglöchern gewonnen.

Die Bodenstreu-Untersuchungen erfolgten wieder in zwei Formen: als Siebungen mit anschließender manueller Auslese im Wald und als Bodensuche mit der Harke (verbunden mit der Puppensuche). Gesiebt wurde zwischen April und November sieben Mal eine Bodenoberfläche von $2 \times \frac{1}{2}$ qm ($\frac{1}{2}$ qm feuchtere Bodenkrume aus den „Gräben“ und $\frac{1}{2}$ qm trockenerer Krume aus den „Horsten“ der leicht welligen Stangenhölzer) mit einem Käfersieb von 7 mm Maschenweite. Alle makroskopisch sichtbaren Tiere wurden aus Siebmasse und Rückstand herausgelesen und in Alkoholröhrchen bis zur (im darauffolgenden Winter erfolgenden) Auslese aufbewahrt. Da auf diese Weise nur insgesamt 7 qm Bodenkrume zur Untersuchung gelangten, wurde als Ergänzung im April 1953 eine Bodenfläche von 2×5 qm Bestand auf makroskopisch sichtbare Tiere hin abgesucht.

Zwecks Erfassung der innerhalb oder außerhalb der Bodenkrume vagierenden Bodentiere wurden pro Bestand fünf (auf einer Fläche von 10×10 m in Bestandesmitte zusammenliegende) Löcher von je 25 cm im Kubik gegraben und von April bis November 1952 in zweitägigem Wechsel abgesucht. Hinzu wurden jene Tiere gezählt, welche in die in den Boden eingelassenen Regenmeß-Gefäße hineinfielen.

Die Kronenfauna wurde durch regelmäßiges Fällen von Probestämmen gewonnen. Gefällt wurden von Juni bis November 1952, etwa halbmonatlich, jeweils 1 bis 3 mittlere Probestämme (mit abnehmender Raupenzahl zunehmende Probestammzahl). Die Stämme wurden auf Planen gefällt, ihre Zweige sofort abgeschnitten und über den Planen gründlich abgeklopft. Anschließend wurde das auf einer kleinen Plane zusammengeschüttete Gemisch von Nadeln, Rindenteilen und Tieren in Alkoholflaschen gefüllt.

Tab. 9 enthält die bei den Bodenstreu-Untersuchungen gefundenen Tiere, getrennt nach Siebung (Sb) und Suche (Su), soweit sie als Vertilger von Spannerpuppen in Frage kommen.

Der Myriapode *Lithobius forficatus* L. ist nach FRIEDERICHS, SCHAERFFENBERG & STURM hinsichtlich seiner Rolle als Spannerpuppenfeind nicht sicher einzuschätzen. Er sei an den Schluß der Tabelle gestellt.

Ich möchte im Gegensatz zur Ansicht der genannten Autoren auch *Pterostichus oblongopunctatus* F. sowie *Pt. nigrita* F. mit zu den Puppenfeinden zählen. Bei entsprechenden Versuchen in Schalen¹⁾ nahmen sie jedenfalls innerhalb weniger Stunden die Puppen zum Fraß an, während sie bei gleichzeitig gereichten Tipulidenlarven diese allerdings vorzogen und die Puppen erst in den folgenden Tagen anfraßen. Das läßt darauf schließen, daß sie zumindest die weichhäutigen Nachraupen und Vorpuppen der Spanner ohne weiteres angehen.

In Tab. 9 sind die Siebungen vom 29. 4., 23. 5., 7. 7., 1. 8., 8. 9., 13. 10. und 10. 11. 52 (= 7 qm) sowie die Bodensuchen vom 16. u. 22. 4. 1953 (= 10 qm) vereinigt. Larven der betreffenden Feindarten wurden durch ein Komma von den Imagines abgetrennt).

Tab. 9 zeigt in Verbindung mit der oben genannten Feuchtigkeitsabstufung der Bestände, daß die Zahl der Spannerpuppenfeinde (aus den Käferfamilien der Carabiden, Staphyliniden und Elateriden) dieser Abstufung entspricht: ihre größte Dichte findet sich in den Beständen F und FM. Der trockene Flechtenbestand ST weist keinen einzigen Vertreter dieser Arten auf!

Die Elateridenlarven sind zahlenmäßig weitaus am stärksten vertreten. Ob sie damit auch als Vernichtungsfaktor am höchsten zu bewerten sind, dürfte in Anbetracht

¹⁾ *Calathus*-Arten (*C. micropterus* Dfisch., *C. melanocephalus* L. und *C. erratus* Sahlb.) sowie Cantharidenlarven nahmen bei diesen Versuchen keine Puppen an.

Tabelle 9. Aus der Bodenkrume gesiebte oder gesuchte Kiefernspannerfeinde

	F		T		FM		ST	
	Sb	Su	Sb	Su	Sb	Su	Sb	Su
<i>Carabus nemoralis</i> Müll.	—	1	—	1	—	—	—	—
„ <i>violaceus</i> L.	1	—	—	—	—	—,1	—	—
<i>Pterostichus niger</i> Schall.	—	1	—	—	1	1	—	—
„ <i>oblongopunctatus</i> F.	2	7	—	4	1	4	—	—
„ <i>nigrila</i> F.	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Staphylinus olens</i> Müll.	—	—,1	—	1	—	—	—	—
„ <i>erythropterus</i> L.	1	1	—	1	1	2	—	—
Elateriden-Larven	—,19	—,19	—,15	—,10	—,23	—,18	—	—
Summe:	54		32		52		—	
<i>Lithobius forficatus</i> L.	14	17	21	19	24	13	18	8
Summe:	31		40		37		26	

ihrer — den Carabiden und Staphyliniden gegenüber — geringeren Agilität allerdings zweifelhaft sein.

Der bezüglich seiner Wirkung auf die Spannerpuppen unsichere Steinkriecher *Lithobius* zeigt eine erheblich weitere ökologische Valenz als die vorstehenden Arten.

Der aus Fang-Löchern und -Gläsern gewonnene vagierende Teil der Bodenfauna ist in Tab.10 zusammengestellt.

Angefügt sind der Tabelle die als Falterfeinde auftretenden Raubfliegen (Asiliden), die sich in den Regenmeßgläsern fingen.

Wie aus Tab.10 zu ersehen ist, bildet das Fangloch-Verfahren insofern eine gute Ergänzung zur Bodensiebung, als durch letztere vor allem die

Tabelle 10. Aus Fang-Gruben und -Gläsern gesammelte Kiefernspannerfeinde

	F	T	FM	ST
<i>Carabus nemoralis</i> Müll.	52	21	27	—
„ <i>violaceus</i> L.	6	2	6	—
„ <i>glabratus</i> Payk.	5	—	1	—
„ <i>arvensis</i> Hrbst.	3	1	1	—
<i>Carabus</i> -Larven	6	1	8	—
<i>Pterostichus niger</i> Schall.	4	—	4	1
„ <i>oblongopunctatus</i> F.	21	8	9	—
„ <i>coerulescens</i> L. und <i>cupreus</i> L.	—	2	1	—
<i>Staphylinus olens</i> Müll.	3	1	1	—
„ <i>erythropterus</i> L.	11	1	3	1
Elateriden-Larven	2	1	1	1
<i>Forficula auricularia</i> L.	—	1	6	1
Summe:	113	39	68	4
Asiliden	8	18	12	21

wenig beweglichen Elateridenlarven, durch erstere hingegen die beweglicheren Carabiden und Staphyliniden erfaßt werden. Im Prinzip stimmen die Ergebnisse beider Verfahren überein: auch aus Tab.10 geht eine klare Parallelität zwischen Spannerfeind-Dichte und Feuchtigkeitsstufe des Waldbestandes hervor. Allerdings sind hiernach die optimalen Verhältnisse für die Carabiden und Staphyliniden eindeutig im Typ F vorhanden, der eine erheblich größere Dichte der betreffenden Arten als Typ FM aufweist.

Tabelle 11. Zahl der Raupenfeinde pro 10 kg Nadelmasse

Fällung am:		24./27. 6.	8./10. 7.	24./27. 7.	8./12. 8.	19./20. 8.	1./8. 9.	15. 9.	27. 9.	13./14. 10.	11./17. 11.	Summe (ohne 15. 9.)
<i>Araneina</i>	F	375	470	360	460	475	510	460	375	420	30	3515
	T	275	380	275	420	505	505	410	415	310	60	3145
	FM	375	450	410	490	460	545	—	465	300	50	3545
	ST	295	345	330	345	495	475	—	320	355	35	2995
<i>Coccinellidae</i>	F	102	28	11	17	7	8	8	12	10	0	195
	T	104	33	13	14	12	22	10	4	10	0	212
	FM	98	35	19	23	7	18	—	13	6	0	219
	ST	23	10	0	7	16	7	—	4	4	0	71
<i>Raphidiidae</i>	F	4	10	25	15	7	6	7	1	0	2	70
	T	4	12	13	4	12	13	11	4	6	0	68
	FM	0	0	11	17	7	2	—	0	1	0	38
	ST	0	0	0	13	5	7	—	0	0	0	25
<i>Planipennia</i>	F	6	18	17	7	11	6	6	7	0	2	74
	T	15	13	2	6	15	17	3	2	6	1	77
	FM	15	13	17	0	8	2	—	13	1	0	69
	ST	0	0	15	13	0	0	—	0	0	3	31

Eine genau entgegengesetzte Dichte-Abstufung zeigen die Asiliden (und die nicht in der Tabelle enthaltenen Ameisen), welche in den trockeneren und wärmeren Kiefernwaldtypen ihr Optimum finden.

Eine Zusammenstellung der als räuberische Feinde der Raupen in Frage kommenden, in der Kronenschicht gefundenen, Tierarten bildet den Inhalt der Tab. 11.

Es handelt sich um die Spinnen (*Araneina*), Marienkäfer (*Coccinellidae*), Kamelhalsfliegen (*Raphidiidae*) und Netzflügler i. e. S. (*Planipennia* mit den beiden Familien *Hemerobiidae* und *Coniopterygidae*).

Diese Gruppenbildung ist an sich recht grob und im Hinblick auf unser derzeit mangelhaftes Wissen darüber, welche von den hierzu gehörenden Arten die Spanner-raupen auch wirklich töten und in welchem Umfange, unsicher. Besonders gilt dies für die Spinnen. Doch dürfte im vorliegenden Falle, bei welchem es nicht auf die absoluten Zahlen ankommt, sondern auf die relativen, d. h. auf den Vergleich der betreffenden Gruppen zwischen den vier Beständen, dieser Unsicherheitsfaktor nicht sehr stark ins Gewicht fallen.

Die in Tab. 11 enthaltenen Zahlen, die sowohl Larven, als auch erwachsene Tiere umfassen, sind jeweils auf 10 kg Nadelmasse bezogen. Damit sind sie nicht nur ohne weiteres vergleichbar, sondern ihr Vergleich erlaubt auch sichere Aussagen über die ökologische Valenz der betreffenden Gruppe in Bezug auf den Waldtyp.

Die Hauptmenge der Kronenfauna machten (in der Reihenfolge ihrer Dichte) die Blattläuse, Milben, Spinnen und Collembolen aus. Ihre zum Teil sehr geringe Körpergröße (Larven!) ließ nicht unbeträchtliche Suchfehler bei der makroskopischen, manuellen Auslese erwarten, die durch eine Reihe zeitlich verschiedener Stichproben (in Form einer Nachuntersuchung makroskopisch ausgelesener Proben unter dem Binokular) ermittelt wurden. Für die Spinnen betrug dieser mittlere Fehler rund 30 % (bei nur geringer Streuung der Einzelsuchfehler). In Tab. 11 ist der Zuschlag dieser 30 % zur gezählten Spinnenzahl schon enthalten. Bei den übrigen genannten Gruppen war praktisch kein Suchfehler vorhanden.

Ein Vergleich der Tabellen 10 und 11 zeigt, daß die quantitative Verteilung der Spinnen über die vier Untersuchungsbestände im Prinzip derjenigen der in der Bodenkrupe lebenden Spannerfeinde gleicht: Abnahme der Zahl mit der (Boden-)Feuchtigkeit. Die übrigen drei Insektengruppen weisen dagegen innerhalb der Bestände F, T und FM ausgeglichene Zahlen auf. Da sie aber anzahlmäßig von den Spinnen bei weitem übertroffen werden, bietet die Gesamtzahl der räuberischen Raupenfeinde (F = 3854, FM = 3881, T = 3502, ST = 3122) ein ähnliches Bild wie die der räuberischen Puppenfeinde. Nur darin bestehen Unterschiede, daß sich die beiden Feuchtbestände F und FM bezüglich der Raupenfeinde gleich verhalten und daß weiterhin die Differenzen zwischen den einzelnen Bestandswerten hier nicht so groß sind wie dort.

D. Korrelationsstruktur-Untersuchungen

Im Vorangegangenen wurden die Raumstruktur und das Inventar der vier zur Untersuchung stehenden Kiefernwald-Biocönosen in statischer Betrachtung analysiert. In Wirklichkeit stehen nun aber die dabei herausgestellten Komponenten alle zueinander in direkten oder indirekten Beziehungen (Korrelationen). Eine Analyse dieses Beziehungsgefüges, der Korrelationsstruktur, läßt sich nun nicht mehr in statischer, sondern nur noch in dynamischer Betrachtung (im Flusse des Geschehens) vornehmen.

Da der Angriffspunkt der Korrelationen die Populationsdichte-Werte der Arten sind, kann man von der Populationsdichte einer Art aus einen Teil der Korrelationsstruktur, einen biocönotischen Teilkomplex, analysieren. Die (Populations-)Analyse besteht dabei in dem Versuch, die beiden an der Populationsdichte der betreffenden Art angreifenden, gegeneinanderwirkenden Resultanten: Vermehrungskraft (Resultante aus den die Individuenzahl steigernden Faktoren, den Vermehrungsfaktoren) und Umweltwiderstand (Resultante aus den die Individuenzahl senkenden Faktoren, den Vernichtungsfaktoren) in ihre Komponenten zu zerlegen.

Im folgenden sollen die Ergebnisse eines derartigen, auf die beiden Kiefernspannerarten *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. be-

zogenen, Versuches dargestellt werden, und zwar im Interesse des gradologischen Vergleiches bei dem jeweiligen Entwicklungsstadium nebeneinander.

1. Puppenstadium

a) Ausgangs- und Endpopulation

Die Populationsdichte der Puppen von *Bupalus* und *Semiothisa* wurde 1952 und 1953 jeweils in der Zeit zwischen Ende März und Ende April unter Anwendung der Erfahrungen, welche diesbezüglich beim I. Teil der Untersuchungen gewonnen wurden, ermittelt.

Die Berücksichtigung dieser Erfahrungen bestand vor allem darin, daß erstens nur in der bestandesklimatischen Zentralzone des Bestandes, d. h. unter Weglassung der mit Puppen schwächer belegten Randzone gesucht wurde, — daß zweitens nur im Kronenschatten mittlerer Bäume gesucht wurde, — daß drittens die Ausbildung der Bodendecke (in prozentualen Anteilen) Berücksichtigung fand und viertens das Suchen besonders sorgfältig (pro qm etwa 20 Minuten Suchdauer) von nur wenigen (2) Personen vorgenommen wurde.

Auf diese Weise stand zu hoffen, die Ungleichheit der Individuenverteilung im Bestande so weit wie möglich auszuschalten. Da schließlich auch solche Flächen beim Suchen unberücksichtigt blieben, die von Mäusegängen durchzogen waren, stellte die der Puppensuche (und allen weiteren Untersuchungen) zugrundeliegende Bestandesfläche gewissermaßen einen zum Zwecke bestmöglicher Vergleichbarkeit idealisierten Versuchsbestand dar.

Was dabei die Mäusegänge betrifft, so waren diese in den untersuchten Stangenhölzern nur von geringer Zahl. Das entspricht den Feststellungen von FRIEDERICHS & STUBB (1942), wonach sich Mäuse fast nur im Mischwald stärker geltend machen.

Die Suchfläche pro Bestand betrug in jedem Falle rund 55 qm.

Tab. 12 enthält die ermittelten Populationsdichte-Werte der beiden Spannerarten 1952 und 1953.

Die Zahlen enthalten alle gefundenen Puppen ohne Rücksicht auf den Gesundheitszustand.

Abkürzungen: gef. = gefundene, PZ = Puppenzahl, NM = Nadelmasse, Fl. = Fläche, < = weniger als.

Man ersieht aus der Tab. 12, daß zwischen den vier Untersuchungsbeständen sowohl 1952 als auch 1953 beträchtliche Populationsdichte-Unterschiede bestanden. Damit war eine gute Grundlage für die vergleichend-gradologische Untersuchung gegeben.

Überraschenderweise erwies sich der Trockenste und Lichteste der vier Bestände, der Bestand ST, als praktisch nicht mit Puppen belegt, womit er also für die Korrelationsuntersuchungen ausfiel. Die mutmaßlichen Gründe hierfür werden weiter unten (Kap. II, F) erörtert werden.

b) Vernichtungsfaktoren

Über die das Puppenstadium der beiden Spannerarten angreifenden Vernichtungsfaktoren gibt die Tab. 13, welche die Ergebnisse der Prüfung

Tabelle 12. Puppendichte der beiden Spannerarten im Frühjahr 1952 und 1953

Be-stand	Frühjahr 1952				Frühjahr 1953			
	Such-Fl. in qm	gef. PZ	PZ pro 100 qm Fl.	PZ pro 100 kg NM	Such-Fl. in qm	gef. PZ	PZ pro 100 qm Fl.	PZ pro 100 kg NM
<i>Bupalus piniarius L.</i>								
F	55	28	51	12	54	12	22	5
T	54	114	211	46	55	32	87	19
FM	56	36	64	20	53	14	26	8
ST	55	0	<3	<1	55	0	<3	<1
<i>Semiothisa liturata Cl.</i>								
F	55	33	60	14	54	7	13	3
T	54	75	139	30	55	12	22	5
FM	56	40	71	22	53	8	15	5
ST	55	1	<3	<1	55	0	<3	<1

der gefundenen Puppen auf ihren Gesundheitszustand hin enthält, Auskunft.

Ich möchte vermeiden, den Prozentsatz der Vertrocknung, Verpilzung und Verjauchung auf die im Labor — nach Beendigung des Falterschlüpfens — durchgeführten Zählungen zu stützen, da meines Erachtens die dadurch gewonnenen Zahlen auf Grund der Unzulänglichkeit der Zuchtbedingungen auf jeden Fall zu hoch liegen. Zwar sind sie dafür zum Zeitpunkt des Puppensuchens (im April) — und damit auch in Tab. 13 — zu niedrig; jedoch kann man diesen Fehler durch später durchgeführte Puppensuchen korrigieren (s. u.).

In Auswertung der Tab.13 seien im folgenden die einzelnen Vernichtungsfaktoren (bzw. -Gruppen) betrachtet.

Tabelle 13. Übersicht über den Gesundheitszustand der im Frühjahr 1952 und 1953 gefundenen *Bupalus*- und *Semiothisa*-Puppen

Abkürzungen: gef. PZ = gefundene Puppenzahl, a = ausgefressen, t = vertrocknet, p = verpilzt, f = verfault

Be-stand	1952						1953					
	gef. PZ	parasitiert	a	t	p	f	gef. PZ	parasitiert	a	t	p	f
<i>Bupalus piniarius L.</i>												
F	28	4 (14%)	1	—	—	—	12	4 (33%)	—	—	—	1
T	114	12 (10,5%)	2	1	—	1	32	12 (37,5%)	—	—	1	—
FM	36	4 (11%)	—	—	2	—	14	7 (50%)	1	—	—	—
<i>Semiothisa liturata Cl.</i>												
F	33	4 (12%)	4	—	—	—	7	4 (57%)	1	—	—	—
T	75	15 (20%)	4	1	—	—	12	5 (42%)	1	—	—	—
FM	40	5 (13%)	2	1	—	—	8	2 (25%)	—	—	—	—

α) Vernichtung durch abiotische Faktoren

Sie kommt in der Zahl der vertrockneten, verpilzten und verjauchten (verfaulten) Puppen zum Ausdruck.

Zwar sind Pilze und Bakterien biotische Faktoren. Doch darf man wohl annehmen, daß sie, sofern sie (wie im vorliegenden Falle) nur bei ganz vereinzelt Puppen auftreten, nicht die Todesursache der Puppen bilden, also Parasiten sind, sondern erst nach dem abiotisch bedingten Tod der Puppen wirksam werdende Abbaufaktoren, also Saprophyten, darstellen.

Die in Tab. 13 enthaltenen, abiotisch bedingten Mortalitätswerte sind, wie bereits erwähnt, zu niedrig, da sie auf die Zeit der Puppensuche (April) bezogen sind, die Puppen im Freiland aber noch wenigstens einen Monat länger lagen.

Um sie zu korregieren, wurden zwei Wege beschritten, einmal das Auslegen und Wiedereinsammeln von Puppen und zum anderen ein spät (Ende Juni) durchgeführtes Puppensuchen.

Das Auslegen der Puppen geschah im Oktober 1951. Es wurden je 40 Spannerpuppen (20 *Bupalus* und 20 *Semiothisa*) in einem feuchten Stangenholz (Nachbarbestand des Bestandes F) und in dem sehr trockenen Bestand ST¹⁾ in den Boden gebracht. Die Puppen wurden dabei zu Gruppen von je 5 Stück pro qm zusammengefaßt (Abstand der Gruppen etwa 1 m).

Am 14. 6. 52 wurden sie wieder eingesammelt. Leider waren die betreffenden Flächen im Feuchtbestand z. T. zerstört, so daß hier nur 10 *Bupalus*- und 7 *Semiothisa*-Puppen wiedergefunden werden konnten. Davon waren je eine *Bupalus*- und *Semiothisa*-Puppe ausgefressen (in der erstgenannten steckte noch eine *Selatosomus aeneus*-Larve) und eine *Bupalus*-Puppe verpilzt. Die übrigen 14 Puppen waren gesund und ausnahmslos geschlüpft.

Im trockenen Flechtenbestand dagegen konnten 37 der 40 Puppen wiedergefunden werden, die sämtlich gesund und geschlüpft waren!

Die späten Puppensuchen wurden zwischen dem 15. und 20. Juni 1953 durchgeführt.²⁾ Es wurden dabei in den Beständen F, T und FM sorgfältig alle Puppen und Puppenhülsen gesammelt. Die sehr geringe Populationsdichte führte allerdings nur zu geringen Zahlen. In F und FM (der geringen Zahl wegen zusammengerechnet) wurden 11 *Bupalus*- und 5 *Semiothisa*-Puppen und -Hülsen gefunden. Davon war nur eine *Semiothisa*-Puppe angefressen. Im Bestand T wurden 15 *Bupalus*- und 5 *Semiothisa*-Puppen und -Hülsen gefunden. Davon waren eine *Bupalus*- und eine *Semiothisa*-Puppe vertrocknet und eine *Bupalus*-Puppe ausgefressen.

So gering die vorstehenden Zahlen auch sind, so fügen sie sich doch gut in das Gesamtbild ein insofern, als sie — ebenso wie die Zahlen der Tab. 13 — zeigen, daß die abiotisch bedingte Puppenmortalität bei beiden Arten nur eine sehr geringe war.

¹⁾ Die Puppen wurden „herkunftsgemäß“ ausgelegt, d. h. sie stammten von Faltern ab, die in den betreffenden Waldtypen gesammelt worden waren. Über die Bedeutung der Herkunft bei derartigen Untersuchungen, siehe SCHWENKE, 1953a.

²⁾ Arbeitsüberlastung und Schlechtwetter verhinderten die Durchführung 1952. Da es aber nur darum geht, Überschlagswerte für die Höhe der Differenz zwischen April- und Juni-Mortalität zu erhalten, können auch die 1953 erzielten Ergebnisse verwertet werden.

Drückt man den abgestorbenen Teil der Puppen in Prozentwerten aus (was bei so kleinen Gesamtpuppenzahlen natürlich nur mit Vorbehalt geschehen kann), so ergeben sich folgende Werte: bei *Bupalus* im April 2% (T) und 4% (F, FM), — in Juni 7% (T), 0 (F, FM) und 10% (F-Typ) sowie bei *Semiothisa* im April 1% (T) und 3% (F, FM), — in Juni 20% (T), 0 (F, FM) und 0 (F-Typ).

Davon sind die Juni-Werte auf zu geringen Zahlen gegründet, als daß sie sich zur Mittelbildung mit den April-Werten verwenden ließen. Der nur auf einer einzigen abgestorbenen Puppe (von insgesamt 5) beruhende Juni-Wert (20%) bei *Semiothisa* ist auf jeden Fall zu hoch.

In Anbetracht des völligen Fehlens abgestorbener Puppen im trockensten Bestande, was auf eine Zunahme der abiotisch bedingten Puppenmortalität mit der Feuchtigkeitsstufe des Bestandes schließen läßt (ein Schluß, der durch die Ergebnisse von FRIEDERICHS & STURM, 1942¹⁾, bestätigt wird), soll an Hand oben genannter Zahlen die abiotisch bedingte Puppenmortalität mit folgenden Werten geschätzt werden:

bei *Bupalus* in F und FM mit je 7%, in T mit 4% und
bei *Semiothisa* in F, FM und T mit je 3%.

β) Vernichtung durch **biotische Faktoren** (durch räuberische Tiere)

Sie ergibt sich aus der in Tab. 13 unter „a“ (= ausgefressen) aufgeführten Zahlen. Räuberisch lebende Tiere, welche die Puppen restlos verzehren oder sie verschleppen (so daß diese beim Suchen nicht erfaßt werden können), traten in den Untersuchungsbeständen nicht auf.

Auch die Tätigkeit der Räuber ist, wie diejenige der abiotischen Faktoren, in der Tab. 13 auf Grund des schon im April erfolgten Puppennehmens zu gering veranschlagt. Zur Bestimmung der Größenordnung der endgültigen Räuberwirkung sind wiederum die oben genannten Ergebnisse der Juni-Puppensuche und des im Juni erfolgten Einsammelns ausgelegter Puppen verwendbar.

Danach, sowie an Hand der Tab. 13, ergeben sich folgende Mortalitäts-Werte (in Prozenten): bei *Bupalus* im April 1% (T) und 2% (F, FM), — im Juni 7% (T), 0 (F, FM) und 10% (Typ F) sowie bei *Semiothisa* im April 6% (T) und 8% (F, FM), — im Juni 0 (T), 20% (F, FM) und 14% (F-Typ).

Trotz des Unsicherheitsfaktors der kleinen Zahlen lassen diese Ergebnisse dreierlei erkennen:

1. Der Prozentsatz ausgefressener Puppen war im Juni höher als im April. Das erscheint selbstverständlich.

2. Der Prozentsatz ausgefressener Puppen war bei *Semiothisa* erheblich größer als bei *Bupalus*. Dieser Befund findet seine Erklärung darin, daß

¹⁾ FRIEDERICHS & STURM (1942) prüften in vergleichend-biocönologischen Untersuchungen das Verhältnis von Puppenmortalität und Bodenfeuchtigkeit bei *Bupalus piniarius* in Kiefernwäldern Mecklenburgs. Sie fanden dabei u. a., daß die abiotisch bedingte Puppenmortalität um so geringer war, je trockener der Kiefernbestand war. Die von ihnen ermittelten Mortalitätswerte stimmen ungefähr mit den hier gefundenen überein.

die *Semiothisa*-Puppen länger im Boden ruhen (schon ab August) als die *Bupalus*-Puppen (erst ab Oktober).

Die bei *Semiothisa* genannten Zahlen enthalten insofern einen Unsicherheitsfaktor, als aus- oder angefressene Puppen oft nicht erkennen lassen, welcher Generation sie angehören. So könnte z. B. eine im Frühjahr gefundene ausgefressene Puppe vom vorhergehenden Juni oder auch erst vom August stammen; beides sind aber verschiedene Generationen. Bei dem vorliegenden, sehr geringen Mortalitätsprozent fällt dieser Faktor jedoch praktisch nicht ins Gewicht.

3. Der Prozentsatz ausgefressener Puppen war allgemein in den feuchteren Kiefernbeständen höher als in den trockneren. Das entspricht der Tatsache, daß in den feuchteren Beständen mehr Raubinsekten gefunden wurden (siehe Tabellen 9 und 10) als in den trockneren.

Doch ist hierbei nun zu beachten, daß die in diesen beiden Tabellen angegebenen Zahlen an Räuber-Individuen nicht ohne weiteres zu denjenigen der angefressenen Puppen in Beziehung gesetzt werden dürfen, da sie ja nicht — wie diese — auf die Populationsdichte der Puppen bezogen sind und darauf auch prinzipiell nicht bezogen werden können.

Allerdings gilt die Unmöglichkeit dieses Bezuges nur für die absolute Betrachtung. Zum Zweck der relativen, vergleichenden, Betrachtung dagegen, kann die Beziehung zwischen beiden durch Einführung eines Wertes hergestellt werden, welchen man den Wirkungsindex der Räuber nennen kann. Er ergibt sich als Produkt aus dem Räuber/Beute-Quotienten und der Koinzidenz (THALENHORST, 1950, s. u.).

Der erstgenannte Quotient kann unter der voraussetzenden Annahme gebildet werden, daß die in einem Bestand gefundenen Räuber-Individuen die gleiche Waldbodenfläche bevölkern wie die Spannerpuppen (also im vorliegenden Falle 55 qm). Damit sind die beiden Größen: Zahl der Räuber und Zahl der Puppen, vergleichbar geworden.

So beträgt für *Bupalus* der Räuber/Beute-Quotient bezüglich der agilen Raubinsekten im Bestand F = 4,0 (113 Räuberindividuen: 28 *Bupalus*-Puppen), im Bestand T dagegen nur 0,34 (39:114).

Die so erhaltenen Zahlen stellen nur das einfache Zahlenverhältnis zwischen Räuber und Beute dar, berücksichtigen aber noch nicht den Umstand, daß die Gesamtwirkung einer Räuberpopulation auf eine Beute-Population eine Funktion der Dichte der letzteren darstellt. Mit der Berücksichtigung dieses Umstandes kommt das Koinzidenz-Problem in die Rechnung.

Als Koinzidenz definiert THALENHORST (1950, S. 5): „Koinzidenz ist das Zusammentreffen der zwei Komponenten eines einfachen gradologischen Bezugssystems in Raum und Zeit...“

Verwendet man die Dichte der Spannerpuppen als Maß der Koinzidenz und setzt die Puppendichte = Koinzidenz des Bestandes F gleich 1, so beträgt die relative Koinzidenz in FM = 1,3 und in T = 4,1, d. h. die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens zwischen einem Raubinsekt und einer Spannerpuppe ist in T ungefähr viermal so groß wie in F.

Tab.14 enthält die auf vorstehende Weise errechneten Wirkungsindizes der auf die Puppen wirkenden Raubinsekten.

Tabelle 14. Wirkungsindizes der räuberischen Puppenfeinde 1952
Abkürzungen: R/B = Räuber/Beute, rel. Koinz. = relative Koinzidenz.

Be-stand	Falllöcher (+ Regenmesser)			Bodenkrume			Summe
	R/B-Quotient	rel. Koinz.	Wirkg.-Index	R/B-Quotient	rel. Koinz.	Wirkg.-Index	
<i>Bupalus piniarius</i> L.							
F	4,0	1,0	4,0	1,9	1,0	1,9	5,9
T	0,34	4,1	1,4	0,28	4,1	1,1	2,5
FM	1,9	1,3	2,5	1,44	1,3	1,9	4,4
<i>Semiothisa liturata</i> Cl.							
F	3,4	1,0	3,4	1,6	1,0	1,6	5,0
T	0,52	4,1	2,1	0,43	4,1	1,8	3,9
FM	1,7	1,3	2,2	1,3	1,3	1,7	3,9

Ein weiterer — im vorliegenden Falle sehr geringer Individuenzahlen allerdings vorwiegend theoretischer — Gesichtspunkt bei der Beurteilung der Räuberwirkung auf die Spannerpuppen an Hand der Zahl ausgefressener Puppen besteht darin, daß die Räuber nicht nur gesunde, sondern auch parasitierte (und kranke) Puppen ausfressen. Demgemäß erstreckt sich, wenn man die Puppenparasitierung einer Generation als unveränderlich ansieht¹⁾, ein Teil der Räuberwirkung auf die parasitierten Puppen. Bei Beibehaltung des im April (und anschließend im Labor) ermittelten Parasitierungsgrades — wie im vorliegenden Falle — muß daher die Räuber-Wirkung als etwas geringer als im Juni gefunden angesehen, d. h. die effektive, durch Räuber bedingte, Puppenmortalität bestimmt werden.

Unter Berücksichtigung aller genannten Befunde und Gesichtspunkte sei die effektive — durch räuberische Feinde bedingte — Puppenmortalität wie folgt angenommen:

bei *Bupalus* in F und FM mit je 7%, in T mit 4% und
bei *Semiothisa* in F, FM und T mit je 15%.

Die hierbei für *Bupalus* angegebenen Werte sind beträchtlich geringer als die von FRIEDERICH & STURM (1942) in Mecklenburg ermittelten. Von den 2000 *Bupalus*-Puppen, die FRIEDERICH & STURM Anfang April 1940 (zu je 50 Stück) in verschiedenen feuchten Kiefernbeständen — durch Drahtumzäunung gegen Mäusefraß geschützt — auslegten, erwiesen sich Ende Juni 362 Stück = 18% als ausgefressen.

Die Gründe für diese Differenz sind wohl darin zu suchen, daß erstens die in Mecklenburg untersuchten Bestände durchweg älter und damit wahrscheinlich reicher an Räubern, vor allem Elateridenlarven, waren als die hier untersuchten, — daß zweitens FRIEDERICH & STURM ihrer Berechnung der Parasitierung eine viel spätere Zeit (Ende Juni) zugrundelegten als ich meiner (s. o.) — und daß drittens schließlich die Massierung der Puppen (50 Stück auf weniger als $\frac{1}{4}$ qm) die Räuberwirkung (vor allem die der trägen Elateridenlarven) erhöht haben dürfte.

¹⁾ Dies muß man wohl, so lange nicht einwandfrei feststeht, daß es im Freiland eine Parasitierungserhöhung beim Kiefernspanner im Frühjahr durch Puppenparasiten gibt.

γ) Vernichtung durch Parasiten

Die durch Parasiten bedingten Mortalitätswerte der im Frühjahr 1952 und 1953 gefundenen Puppen finden sich bereits in der Tab.13 (S. 414) zusammengestellt.

Die Aufschlüsselung der aus diesen Puppen gezogenen Parasiten nach Arten ist in Tab.15 durchgeführt.

Tabelle 15. Arten-Aufschlüsselung der aus den Puppen gezogenen Parasiten

Parasit	Jahr	<i>Bupalus</i>			<i>Semiothisa</i>		
		F	T	FM	F	T	FM
<i>Tachinidae</i> ¹⁾							
<i>Carcelia rutila</i> Rond.	1952	1	2	2	—	1	1
	1953	—	8	3	1	1	1
<i>Blondelia nigripes</i> Fall.	1952	—	1	—	—	1	—
	1953	1	—	1	—	—	—
<i>Ichneumonidae</i> ²⁾							
<i>Ichneumon nigrirarius</i> Grav.	1952	3	5	2	2	5	—
	1953	1	5	2	3	1	2
<i>Ichneumon bilunulatus</i> Grav.	1952	—	—	—	2	2	—
	1953	1	2	—	—	1	1
<i>Ichneumon fabricator</i> F.	1952	—	1	—	1	—	1
	1953	—	—	—	—	—	—
<i>Heteropelma calcator</i> Wesm.	1952	—	—	—	—	—	—
	1953	1	—	1	—	—	—
<i>Plectocryptus arrogans</i> Grav.	1952	—	2	—	—	2	—
	1953	—	—	—	—	1	—
<i>Hemiteles esenbeckii</i> Grav.	1952	—	—	—	—	2	—
	1953	—	—	—	—	—	—
<i>Exenterus adpersus</i> Htg.	1952	—	—	—	—	—	1
	1953	—	—	—	—	—	—
<i>Eulophidae (Chalcidoidea)</i> ³⁾							
<i>Dahlbominus fuscipennis</i> Zett. ³⁾	1952	—	—	—	—	1	1
	1953	—	—	—	—	—	—

Die hierin enthaltenen Zahlen decken sich nicht ganz mit denjenigen der Tab. 13, da einesteils einige in den Puppen vertrocknet gefundene Parasiten nicht determiniert wurden und anderenteils die im Juni 1953 aus der zusätzlichen Puppensuche stammenden Parasiten mit in die Liste aufgenommen sind.

¹⁾ Det. W. HENNIG, Dtsch. Entomol. Inst., Berlin.

²⁾ Det. H. SACHTLEBEN, Dtsch. Entomol. Inst., Berlin.

³⁾ Die Art wird in der forstentomologischen Literatur meist als *Microplectron fuscipenne* Zett. bezeichnet. Der Gattungsname *Microplectron Dahlbom*, 1857, ist jedoch präokkupiert durch *Microplectron Streubel*, 1842: *Aves*. Die Gattung muß den von HINCKS, 1945, als Ersatz gegebenen Namen *Dahlbominus* tragen (vgl. HINCKS, Entomologist, 78, 90—91, 1945). H. S.

Tab.15 vermittelt einen interessanten Einblick in die Zusammensetzung der Parasitengarnitur zweier forstschädlicher Lepidopteren bei niedriger Populationsdichte.

Alle aufgeführten *Bupalus*-Parasiten werden in den Parasitenlisten von ESCHERICH (1931) und THOMPSON (1944) genannt. Die von *Bupalus*-Massenvermehrungen her als wichtige Parasiten bekannten Schlupfwespen *Ichneumon nigritarius* und *bilunulatus* sowie die Raupenfliege *Carcelia rutilla* spielten 1952 und 1953 in den hier untersuchten Wäldern auch bei niedriger Populationsdichte sowohl bei *Bupalus*, als auch bei *Semiothisa*, die Hauptrolle.

Wie Tab.15 zeigt, waren 6 der 10 gezogenen Parasitenarten beiden Kiefernspanner-Arten gemeinsam. Das läßt die Frage entstehen, ob *Semiothisa* auf Grund ihrer kurzen Raupenentwicklungszeit (höchstens 1 ½ Monate gegenüber 4 Monaten bei *Bupalus*) nicht einigen dieser Parasitenarten als Wirt einer zweiten oder dritten Generation, also als Zwischenwirt, dienen könnte.

Die Frage konnte durch die im August und September 1952 hier durchgeführten Puppensuchen, deren Ergebnisse in Tab.16 zusammengestellt sind, in behandelndem Sinne beantwortet werden.

Zumindest zwei der sechs (den beiden Spannerarten) gemeinsamen Parasitenarten, nämlich die beiden wichtigsten Schlupfwespen *Ichneumon nigritarius* und *bilunulatus*, benutzen demnach *Semiothisa* als Wirt einer im Sommer bzw. Herbst auftretenden Generation, also als Zwischenwirt. Damit ist für diese beiden *Bupalus*-Parasiten neben der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.), die als Zwischenwirt für *Ichneumon bilunulatus* von BAER (1925) und für *Ichneumon nigritarius* von THALENHORST (1939) festgestellt wurde, mit *Semiothisa liturata* eine zweite Lepidopterenart als Zwischenwirt nachgewiesen worden.

Es dürfte allerdings, worauf schon mehrfach (zuerst wohl von EIDMANN, 1927) hingewiesen wurde, kaum daran zu zweifeln sein, daß noch zahlreiche andere im Sommer als Puppenstadium im Kiefernwald vorhandene Lepidopterenarten sich bei entsprechender Untersuchung als Zwischenwirte von *Ichneumon nigritarius* (und wahrscheinlich noch anderen *Bupalus*-Parasiten) erweisen werden.

Vom Standpunkt der vorliegenden Populationsanalyse aus, bedeuten nun diese Ergebnisse im Verein mit der Tatsache, daß *Semiothisa* nur eine Generation hat (siehe SCHWENKE, 1953a), daß man zu den April-Werten der Puppenparasitierung von *Semiothisa* den Wert der vorangegangenen Zwischen-(Sommer-)Parasitierung hinzurechnen muß, will man das wirkliche Parasitierungsprozent des Puppenstadiums erhalten.

Der Umfang dieses Zuschlages ist allerdings deswegen schwer zu bestimmen, weil die Puppendichte, auf die sich das Parasitierungsprozent bezieht, infolge des starken Auseinandergezogens der Entwicklungszeit von August an ständig zunimmt und dann, wenn sie schließlich im Winter ihr konstantes Maximum erreicht, nichts mehr über die durch Sommerparasitierung vernichtete Puppenzahl aussagt.

Einen Begriff von der Höhe der Zwischenparasitierung — bezogen auf die Gesamtzahl der Puppen — zu bekommen, ist nur durch folgende, sich auf die Ergebnisse der oben genannten Spätsommer-Puppensuche 1952 stützende, Überschlagsrechnung möglich.

Im August 1952 wurden unter 8 Puppen 5 parasitierte gefunden. Nimmt man diesen Prozentsatz von ungefähr 65% als den für *Semiothisa* im August 1952 tatsächlich und allgemein bestandenen an, so darf man nach den genannten Ergebnissen weiterhin annehmen, daß nur ein kleiner Teil dieser Parasiten (1952 beobachtet: einer von fünf, also etwa 15% der 65%) bis zum Frühjahr 1953 in den Puppen verblieb, während der Hauptteil (50%) noch im August oder September die Puppen verließ (und damit bei der Puppensuche im Frühjahr 1953 nicht mit erfaßt wurde).

Tabelle 16. Ergebnisse der im August und September 1952 durchgeführten Suche nach *Semiothisa*-Puppen im Bestand T

Datum	Suchfläche	Zahl d. Puppen	Zustand d. Puppen	Schlüpfdatum der Parasiten	Parasit
11. 8.	5 qm	1	gesund	—	—
13. 8.	8 qm	1	paras.	30. 8.	<i>Ichn. nigritarius</i>
15. 8.	20 qm	1	paras.	26. 8.	<i>Ichn. nigritarius</i>
22. 8.	8 qm	1	paras	im Verlauf vertrockn.	—
25. 8.	8 qm	2	gesund paras.	19. 9.	<i>Ichn. bilunulatus</i>
26. 8.	8 qm	2	gesund paras.	13. 9.	<i>Dahlb. fuscipennis</i>
1. 9.	8 qm	3	gesund gesund paras.	14. 5. 53	<i>Ichn. nigritarius</i>
15. 9.	5 qm	0	—	—	—
23. 9.	5 qm	1	?	verloren	—
1. 10.	4 qm	1	ausgefr.	—	—

Setzt man nunmehr auf Grund der über die Bionomie von *Semiothisa* gewonnenen Erfahrungen den Anteil der im August entstehenden *Semiothisa*-Puppen mit etwa 60% fest (während die Verpuppungs-Anteile im September etwa 30% und im Oktober 10% betragen könnten), so wäre also durch die im August entstandene (Zwischen-) Parasitierung 30% der gesamten Puppenpopulation (nämlich 50% der 60% August-Puppen) vernichtet worden.

Leider ist das Puppensuchergebnis vom September 1952 so ungenügend, daß die Frage, wann die im September entstandenen, parasitierten Puppen ihre Parasiten entlassen, nicht eindeutig beantwortet werden kann. Nach der am 1. 9. 52 gefundenen, parasitierten *Semiothisa*-Puppe (die erst im Mai 1953 den Parasiten ergab) zu schließen, ist als wahrscheinlich anzunehmen, daß von etwa Ende August/Anfang September an die zu dieser Zeit in die Puppen gelangenden Parasiten ihre Wirte nicht mehr vor dem Winter verlassen.

Somit hätte also die Höhe der Zwischenparasitierung 1952 etwa 30% betragen, d.h. es wären nur noch 70% der gesamten Puppenpopulation von *Semiothisa* im Frühjahr 1953 vorhanden gewesen.

Noch wichtiger als die Sommer-(Zwischen-)Parasitierung 1952 ist aber für die vorliegende Analyse die Sommer-Parasitierung 1951, weil nur mit ihrer Hilfe die Winterpuppen-Ausgangspopulation 1952 korrigiert, d.h. zur Gesamtpuppen-Ausgangspopulation erweitert werden kann. Da im Sommer 1951 keine Puppensuchen durchgeführt wurden, ist die Sommer-Parasitierung 1951 aus derjenigen 1952 abzuleiten, was unter einer voraussetzenden Annahme möglich ist: daß Sommer- und Winter-Parasitierung von *Semiothisa* zueinander in konstantem Verhältnis stehen.

Diese Annahme erscheint im Prinzip vom biocönologischen Gesichtspunkt aus durchaus berechtigt, da das Bestehen einer konstanten mittleren Populationsdichte einer Art innerhalb einer Biocönose das Bestehen konstanter mittlerer Relationen Wirt/Parasit, Beute/Räuber usw. voraussetzt. Im einzelnen Falle weicht natürlich das Verhältnis von seinem Mittelwert mehr oder weniger ab. Gerade im vorliegenden Falle aber läßt die durch anormale Witterung bedingte anormal hohe Verschiebung der Winterparasitierung von einem Jahr zum anderen (s. Tab. 13) auf Gleichsinnigkeit bezüglich der Sommer-Parasitierung schließen, denn für die im August die Raupen (oder Puppen? anstehenden Parasiten war 1952 die Populationsdichte des Wirtes gegenüber der vorjährigen schon praktisch genau so stark reduziert wie für die im September anstehenden.

Gemäß obiger Voraussetzung ergibt sich folgende Rechnung. Die Winter-Parasitierung 1952 betrug 37% derjenigen von 1953 (siehe Tab. 13). Laut Voraussetzung betrug dann auch die Sommer-Parasitierung 1951 nur 37% derjenigen von 1952, d.h. 37% von 30% = 11% der Gesamtpuppenpopulation.

Die im Frühjahr 1952 gefundenen Puppenszahlen stellen somit nur 89% der gesamten Puppenszahl der Generation 1951/52 dar. Auf 100% aufgerechnet beläuft sich die Ausgangspopulation von *Semiothisa* im Puppenstadium auf (abgerundet) 16 (in F), 34 (in T) und 25 (in FM) Puppen pro 100 kg Nadelmasse.

Aber noch weitere Auswirkungen auf die vorliegende Populationsanalyse hat die Zwischenparasitierung bei *Semiothisa*, und zwar im Hinblick auf die Berechnung der Winterpuppen-Parasitierung.

Nach dem oben Erörterten gingen nur 89 von 100 Puppen durch den Winter 1951/52 und 70 von 100 durch den Winter 1952/53. Die in den Frühjahrsmonaten 1952 und 1953 ermittelten (und in Tab. 13 zusammengestellten) Parasitierungs-Prozente beziehen sich damit in Wirklichkeit nicht auf 100, sondern auf 89 bzw. 70.

Auf 100, d.h. auf die Gesamtpopulation bezogen, verringern sich ihre Werte, und zwar

1952 in F	von 12%	auf 10,7%,	abgerundet: 11%,
„ T	„ 20%	„ 17,8%,	„ : 18%,
„ FM	„ 13%	„ 11,6%,	„ : 12%, sowie
1953 in F	von 57%	auf 39,9%,	abgerundet: 40%,
„ T	„ 42%	„ 29,4%,	„ : 29%,
„ FM	„ 25%	„ 17,5%,	„ : 18%.

2. Falterstadium

a) Ausgangspopulation

Die Populationsdichte der frischgeschlüpften Falter beider Spannerarten läßt sich durch Abzug der Puppen-Mortalität von der Puppen-Ausgangspopulation (Tab. 13 sowie S. 422) berechnen¹⁾. Sie beträgt danach für *Bupalus*

in F: 12 Puppen — 28% == 8,6 Falter pro 100 kg Nadelmasse,
 „ T: 46 „ — 48,5% == 37,5 „ „ 100 „ „ „
 „ FM: 20 „ — 25% == 15,0 „ „ 100 „ „ „

für *Semiothisa*

in F: 16 Puppen — (30% + 11%) = 9,4 Falter pro 100 kg Nadelmasse,
 „ T: 34 „ — (28% + 11%) = 20,0 „ „ 100 „ „ „
 „ FM: 25 „ — (31% + 11%) = 14,5 „ „ 100 „ „ „

b) Vermehrungsfaktoren

Als Vermehrungskraft einer eierlegenden Tierart bezeichnet man das Produkt aus den beiden Vermehrungsfaktoren:

Sexualindex $\left(\text{Weibchenanteil} \frac{\text{♀}}{\text{♂} + \text{♀}} \right)$ und Zahl abgelegter Eier pro Weibchen.

Die Sexualindizes der im Frühjahr 1952 und 1953 geschlüpften Falter beider Arten sind in Tab. 17 zusammengefaßt.

Tabelle 17. Sexualindizes der *Bupalus*- und *Semiothisa*-Falter

Bestand	<i>Bupalus piniarius</i>						<i>Semiothisa liturata</i>					
	1952			1953			1952			1953		
	♀	♂	$\frac{\text{♀}}{\text{♂} + \text{♀}}$	♀	♂	$\frac{\text{♀}}{\text{♂} + \text{♀}}$	♀	♂	$\frac{\text{♀}}{\text{♂} + \text{♀}}$	♀	♂	$\frac{\text{♀}}{\text{♂} + \text{♀}}$
F	13	10	0,57	3	4	0,43	11	14	0,44	1	1	0,50
T	43	55	0,44	9	10	0,47	31	27	0,53	2	4	(0,33)
FM	14	16	0,47	5	4	0,56	16	17	0,48	2	—	(1,0)

Da bei vergleichender Betrachtung die in Tab. 17 enthaltenen Werte weder eine deutliche Abhängigkeit von der Art, noch vom Jahr, noch schließlich vom Ort zeigen, vielmehr regellos um den vererbungstheoretisch zu erwartenden Wert von 0,50 pendeln (abgesehen von den nur auf wenigen Individuen beruhenden *Semiothisa*-Werten 1953), kann man dies wohl als ein Zeichen dafür ansehen, daß der Weibchenanteil der beiden Arten in beiden

¹⁾ Allerdings unter der Voraussetzung, daß alle Puppen Falter ergeben. Das war 1952 praktisch der Fall. Die wenigen im Labor abgestorbenen Puppen zeigten als Inhalt jedenfalls voll entwickelte Falter, die — wie anzunehmen ist — unter natürlichen Bedingungen sicher geschlüpft worden wären.

Jahren und in allen drei Beständen auch tatsächlich ungefähr 0,50 (d.h. das Geschlechterverhältnis 1:1) gewesen ist.

Die Zahl der abgelegten Eier pro Weibchen wurde mittels Haltung der Falter in Gazebeuteln am Baum festzustellen versucht.

Zu diesem Zwecke wurden aus Igelit-Gaze (2 mm Maschenweite) Beutel von etwa 30 cm Länge und 15 cm Durchmesser angefertigt, in der Kronenregion an Kiefernzweigen angebracht und mit je einem frischgeschlüpften Falterpärchen besetzt. Die geringe Dicke der Gazefäden machte die Beutel, wie Versuche zeigten, für Luftbewegungen relativ gut, für Luftfeuchtigkeit und Regen sogar sehr gut, durchlässig.

Die geringe Zahl der gefundenen Puppen gestattete nur, 10 bis 12 Pärchen pro Bestand zur Zucht anzusetzen. Die Zeit ihrer Einbeutelung entsprach der natürlichen Ablegezeit.

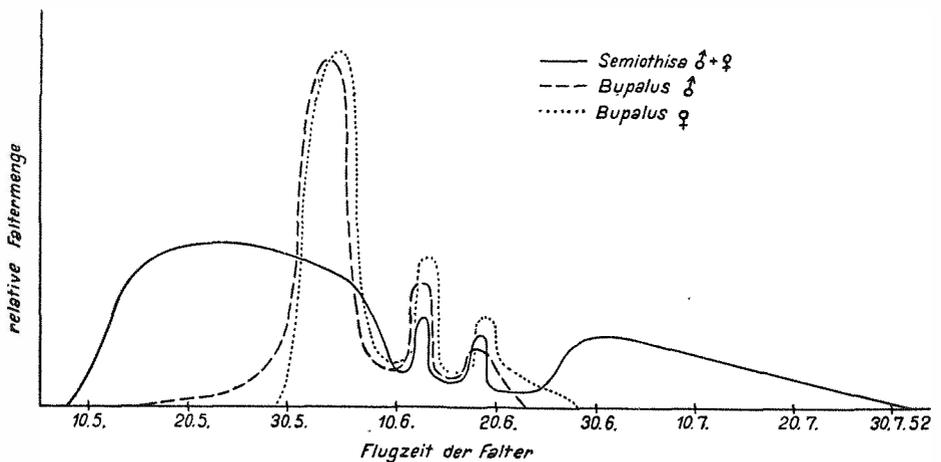


Fig. 2. Falterflug von *Bupalus* und *Semiothisa* 1952

Da ein Teil der Falter entfloß bzw. der Beutel gestohlen wurde, blieben nur 7 bis 9 Pärchen pro Bestand zur Auswertung über.

Um die Entwicklung der Puppen vom Zeitpunkt der Puppensuche (April) bis zum Falterschlüpfen nicht unnatürlich zu gestalten, wurden die gesunden Puppen bis zum Schlüpfen unter kleinen Drahtsieben (mit Holzwandung, 20 cm im Durchmesser), die mit Moos abgedeckt waren, am natürlichen Standort gehalten.

Da die Flugzeit der Eiablegezeit gleichzusetzen ist, wurden zwecks Bestimmung der letzteren tägliche Beobachtungen über den Falterflug im Walde durchgeführt. Sie ergaben folgendes Bild.

Semiothisa, vereinzelt fliegend ab 9. 5., zahlreich fliegend (♂ + ♀) ab 13. 5.; Flugmaximum etwa vom 15. bis 30. 5., anschließend langsame Abnahme der Falterzahl; letzter beobachteter Falter: am 30. 7. 52.

Bupalus, vereinzelt Männchen fliegend ab 16. 5.; erstes Weibchen am 1. 6. beobachtet; ab Ende Mai zahlreiche Männchen fliegend; ab 3. 6. beide Geschlechter sehr zahlreich fliegend, aber nur bis zum 6. 6.; von dann ab (bei schlechtem Wetter) nur noch einzeln, lediglich am 17. 6. bei wärmerem und trockenem Wetter zahlreicher, letztes Männchen am 24. 6., letztes Weibchen am 28. 6. beobachtet.

Fig. 2 gibt diese Beobachtungen in graphischer Form wieder.

Die Einbeutlung der *Semiothisa*-Falter erfolgte am 16., 20., 24., 30.5. und 3. 6. 52, die der *Bupalus*-Falter am 6., 9., 13. und 20. 6. 52. Tab.18 enthält die aus diesen Zuchten ermittelten Eizahlen von *Bupalus* und *Semiothisa*.

Im vorliegenden Zusammenhange interessiert nur die Zahl der abgelegten Eier, nicht die absolute Eizahl.

Infolge der geringen Zahl der pro Kiefernbestand eingezwängerten weiblichen Falter, erscheint es nicht möglich, die aus der Tab.18 hervorgehenden — zwischen den drei Beständen vorhandenen — Unterschiede in der Eizahl den noch folgenden Korrelations-Untersuchungen zugrunde zu legen. Daher soll aus den drei Bestandes-Mittelwerten einer Art das Gesamt-

Tabelle 18. Durch Freilandzucht ermittelte Eizahlen 1952

Abkürzungen: abg. = abgelegte Eier, — im Abd. = nach dem Tode noch im Abdomen befindliche Eier, — abs. EZ = absolute Eizahl.

	F		T		FM		Gesamt-Mittel
	abg.	im Abd.	abg.	im Abd.	abg.	im Abd.	
<i>Bupalus piniarius</i>							
	—	147	—	163	—	137	
	—	124	—	135	—	123	
	—	85	3	140	4	127	
	7	114	11	92	9	201	
	51	90	28	91	77	23	
	68	49	47	78	86	17	
	101	6	101	—	107	13	
	118	6	138	18	129	13	
			140	60			
	345	621	468	777	412	654	
Mittl. abs. EZ	121		138		133		131
Mittl. Z. abg. Eier	43		52		51		49
<i>Semiothisa liturata</i>							
	—	68	—	97	—	98	
	2	137	32	58	8	70	
	45	—	75	2	76	3	
	53	47	85	8	80	21	
	83	—	88	—	82	7	
	92	—	88	22	84	8	
	102	17	110	29	145	—	
	111	3	119	—			
	147	3	138	9			
	635	275	735	225	547	207	
Mittl. abs. EZ	101		107		108		105
Mittl. Z. abg. Eier	71		82		78		77

mittel (welches somit auf je 25 Weibchen beruht) gebildet werden. Es lautet

für *Bupalus*: mittlere Zahl abgelegter Eier pro Weibchen = 49,

für *Semiothisa*: mittlere Zahl abgelegter Eier pro Weibchen = 77.

Bupalus hatte danach also 1952 trotz beträchtlich größerer absoluter Eizahl eine bedeutend geringere Zahl abgelegter Eier pro Weibchen als *Semiothisa*.

Da die Zuchtbedingungen bei beiden Arten bis auf die Witterung genau die gleichen waren, ist es naheliegend, den Grund für den auffallenden Eizahl-Unterschied in der verschiedenen Witterung der beiden Zuchtzeiten (und damit Ablegezeiten) zu erblicken. *Semiothisa* legte von Mitte Mai bis Anfang Juni ab, *Bupalus* dagegen von Anfang Juni bis Ende Juni. Ein Blick auf die Witterungslage jener Monate zeigt, daß während der zwei genannten Zeitabschnitte ganz verschiedene Wetterbedingungen herrschten:

- 17.—21. 5. 52: kalt und trocken¹⁾ (nur am 20. 5. leichter Regen);
- 22.—30. 5. 52: kühl und unbeständig (zeitweise leichte Schauer);
- 31. 5.— 6. 6. 52: warm und überwiegend trocken (mit einigen gewittrigen Schauern);
- 6.—12. 6. 52: feuchtkühl, tägliche mäßige bis starke Regenfälle, zum Teil sehr windig;
- 13. 6. 52: trocken und wärmer;
- 14.—16. 6. 52: feuchtkühl, tägliche, zum Teil sehr starke gewittrige Regenfälle, böige Winde;
- 17. 6. 52: trocken und warm;
- 18.—26. 6. 52: feuchtkühl, tägliche, sehr starke gewittrige oder Dauerregenfälle, stürmisch.

Während der *Semiothisa*-Zucht herrschte somit wechselwarmes, überwiegend trocknes, im Ganzen kein unnormales Wetter vor. Die Regenmesser (Tab.3) zeigten für den Monat Mai eine etwas unter dem langjährigen Mittel liegende Niederschlagssumme.

Die in Tab.18 berechnete Zahl abgelegter Eier pro Weibchen (77 Stück) stimmt denn auch zufällig fast genau mit der hier 1951 (in Balkonzucht) an Hand von 21 *Semiothisa*-Weibchen gefundenen Zahl von 76, in deren Höhe man die Normalzahl vermuten darf, überein.

Während der *Bupalus*-Zucht hingegen herrschte feuchtkühles, sehr niederschlagsreiches und windiges Wetter vor. Die Regenmesser zeigten für den Monat Juni eine bedeutend über dem langjährigen Mittel liegende Niederschlagssumme. *Bupalus* hatte also zur Eiablage anormales Wetter und reagierte darauf mit anormaler (gesenkter) Eizahl.

¹⁾ Die allgemeinen Temperaturbezeichnungen dieser Zusammenstellung sind den monatlichen Witterungsberichten entnommen. Von einer Angabe der zu diesen Zeiten in der Kronenregion gemessenen mittleren Maxima und Minima muß abgesehen werden, da durch die zwei- bis mehrtägige Ablesezeit die Temperaturunterschiede so kurzer Zeiträume verwischt werden,

Welche Faktoren im Einzelnen die Eizahl-Senkung verursachten, ist schwer zu sagen. Von extrem hoher Luftfeuchtigkeit (100%) ist durch die Untersuchungen von ZWÖLFER, 1931 und MEYER, 1931, bekannt, daß sie die geschlechtliche Aktivität, Eiablage und Imaginal-Lebensdauer der Forleule stark senkt. Doch wurde im Juni 1952 in den Untersuchungsbeständen 100%ige Luftfeuchtigkeit zweifellos nur zeitweise erreicht. Sicherlich haben alle ungünstigen Faktoren zusammengewirkt: tiefe Temperatur, hohe Luftfeuchtigkeit, starker Regen und starker Wind.

Es entsteht nun die Frage, ob man die aus den Freilandzuchten ermittelten Eizahlen als natürliche betrachten und zur vorliegenden Populationsanalyse verwenden kann.

Was zuerst *Bupalus* betrifft, so stimmten hier Zucht-Zeit und natürliche Flugzeit (= Eiablegezeit), wie die Beobachtungen ergaben (s. o.), überein. Man könnte hier höchstens an eine Benachteiligung der Zuchtfalter gegenüber den freien Faltern glauben insofern, als die eingebeutelten Falter sich nicht so gut vor der Nässe wie die anderen hätten schützen können. Dem steht aber die Möglichkeit gegenüber, daß die Zuchtfalter gerade durch die Gaze hülle vor starkem Regenschlag und Wind geschützter waren als jene. Die beim Fällen (s. u.) gefundene, sehr geringe Zahl an Eiern und Jung-raupen weist jedenfalls darauf hin, daß die durch Freilandzucht ermittelte Eizahl-Senkung in ihrer Höhe ungefähr der tatsächlichen entspricht.

Etwas anders liegt der Fall bei *Semiothisa*. Hier stimmt die Zeit der Einbeutelung (16. 5. bis 3. 6.) zwar mit der Haupt-Flugzeit (\approx Haupt-Ablegezeit) überein, umfaßt jedoch nicht die gesamte Ablegeperiode. Wie aus Fig. 2 hervorgeht, fliegen noch Falter — in ihrer Zahl ständig abnehmend — bis Ende Juli. Ein Teil davon ist 1952 zweifellos mit seiner Ablegezeit, genau so wie *Bupalus*, in die Schlechtwetterperiode des Juni geraten, ohne daß nun aber diese ungünstige Beeinflussung mit der Beutelzucht erfaßt worden wäre. Die durch Zucht ermittelte Zahl abgelegter Eier muß also bei *Semiothisa* reduziert werden.

Zur Berechnung der Reduktionsquote sei in Übertragung der oben (S. 424) durchgeführten (sich auf die Bionomie von *Semiothisa* stützenden) Schätzung der monatlichen Verpuppungsanteile auf die Eiablegezeit der Anteil der im Juni geflogenen (ablegenden) Falter mit 30% der gesamten Falterpopulation angenommen. Unter der weiteren Annahme, daß die Hälfte dieser Falter dem Schlechtwetter zum Opfer fiel (siehe hierzu das über die Faltermortalität, Gesagte), ergibt sich eine Reduktion der Zahl abgelegter Eier pro Weibchen bei *Semiothisa* um 15%, d. h. von 77 auf 65.

Die im Vorstehenden gezogenen Schlüsse bezüglich der auf die Eizahl ungünstig einwirkenden Witterung während der Zeit vom 6. bis 27. Juni, werden durch einige Beobachtungen im Walde erhärtet.

So wurden am 16. und 18. 6. im Bestande T je ein *Bupalus*-Weibchen mit verkrüppelten Flügeln im Moos laufend beobachtet. Das zeigt, daß die anhaltende Feuchtigkeit zum Teil schon zu anormal ausgebildeten Faltern führte.

Am 19. 6. wurden im Bestand FM (nach einem heftigen Gewitterregen) und am 21. 6. in den Beständen F und T mehrere sich noch schwach bewegende, seltener tote, *Bupalus*- und *Semiothisa*-Falter am Boden gefunden, deren Weibchen zum größten Teil noch mit Eiern gefüllte Abdomina aufwiesen.

Die Frage, ob ein Teil der abgelegten Eier infolge wetterbedingter geschlechtlicher Inaktivität unbefruchtet geblieben war, läßt sich an Hand der aus den aufbewahrten Eiern geschlüpften Räumchen beantworten. Von den 1225 abgelegten *Bupalus*-Eiern schlüpften 1149 = 94%, von den 1917 abgelegten *Semiothisa*-Eiern 1850 = 96,5%. Da in den

restlichen 6% bzw. 3,5% noch die auf den Laborzucht-Bedingungen beruhende Eimortalität enthalten ist, kann in diesem Rahmen angenommen werden, daß praktisch alle abgelegten Eier auch befruchtet waren. Das verschiedene Verhältnis von Ablegezahl zur Abdominalzahl zwischen *Bupalus* und *Semiothisa* muß somit auf dem verschiedenen Grad der Hemmung der Ablegetätigkeit durch das Wetter beruhen.

Alles in allem soll den folgenden Untersuchungen eine mittlere Zahl abgelegter Eier pro Weibchen bei *Bupalus* mit 50 und bei *Semiothisa* mit 65 angenommen werden.

c) Vernichtungsfaktoren

Die abiotischen Falter-Vernichtungsfaktoren sind mit der vorstehend durchgeführten Berechnung der Eizahlen und den daran anknüpfenden Erörterungen über die diese Zahlen bedingenden Faktoren schon behandelt. Das ist die Eigenart der sogenannten „Faltermortalität“ (d. h. desjenigen, was gradologisch unter Faltermortalität verstanden wird), daß sie sich von der Eizahlbestimmung nicht trennen läßt.

Die Faltermortalität wird bei der auf hoher Populationsdichte fußenden Populationsanalyse aus der Differenz zwischen der berechneten und der abgelegt gefundenen Eizahl ermittelt. Als Berechnungsgrundlage dient hierbei die absolute Eizahl, d. h. die mittlere Zahl der pro Weibchen insgesamt produzierten legereifen Eier, welche durch Eiablage-Zucht mit anschließender Zählung der im Abdomen der gestorbenen Weibchen noch verbliebenen legereifen Eier bestimmt wird.

Bei einem Teil der bisherigen Populationsanalysen wurde nicht die absolute Eizahl, sondern eine andere Eizahl der Mortalitäts-Berechnung zugrunde gelegt, die dadurch gewonnen wurde, daß man von der Zahl der produzierten legereifen Eier diejenige Zahl an Eiern abzog, die sich noch im Abdomen von tot im Walde aufgefundenen Falterweibchen fand. Dieses Verfahren ist m. E. aus folgendem Grunde nicht zulässig.

Die Differenz zwischen der berechneten und der abgelegt gefundenen mittleren Eizahl ist bei näherer Betrachtung zusammengesetzt aus einer fluktuierenden Reihe von Eiablage-Werten zwischen 1 und der absoluten Eizahl. Ein Falter wurde z. B. vernichtet, nachdem er 50 Eier abgelegt hatte; — ein anderer Falter brachte es vor seinem Tode nur zur Ablage eines einzigen Eies; ein dritter schließlich vermochte seinen gesamten Eivorrat (also die absolute Eizahl) abzulegen. Die Summe aller unabgelegt gebliebenen Eier, mit anderen Worten, die Summe aller Einzeldifferenzen zwischen der absoluten Eizahl und der abgelegten Eizahl, bildet nun die Gesamtdifferenz zwischen der berechneten (absoluten) und der abgelegt gefundenen Eizahl pro Bezugseinheit (im allgemeinen pro Kiefernkrone). Aus ihr wird mittels Division durch die absolute Eizahl die (theoretische, fiktive) Zahl jener Falter berechnet, die zur Ablage der abgelegt gefundenen Eier notwendig war. Die Differenz zwischen dieser Falterzahl und der Ausgangs-Falterzahl (Zahl der geschlüpften Falter) bildet dann die sogenannte Faltermortalität.

Es erscheint danach nicht gerechtfertigt, die im Abdomen von im Wald tot gefundener Falter noch enthaltenen Eier aus der genannten fluktuierenden Differenzenreihe herauszunehmen, sie damit gewissermaßen als etwas anderes als die übrigen Differenzen zu betrachten und nicht mit zur Faltermortalität zu rechnen. Letztere würde durch ein solches Verfahren mit einem zu geringen Wert berechnet werden.

Aus dem vorstehend Erörterten geht zugleich hervor, daß die sogenannte Faltermortalität sich in ihrem Wesen prinzipiell von der übrigen Mortalitätskomponenten (Puppen-, Ei- u. a. Mortalität) unterscheidet. Sie beruht nicht, wie diese, auf der realen Zahl toter Individuen, sondern auf einer fiktiven Teilung der Falterpopulation in zwei Gruppen, einer solchen, deren Falter alle ihre Eier ablegten und einer solchen, deren Falter gar keine Eier abzulegen vermochten.

Da 1952 die Populationsdichte der zwei untersuchten Spannerarten zu gering war, um die Zahl abgelegter Eier in den Kiefernkrone durch Zählung zu bestimmen, wurde sie statt dessen mit Hilfe der schon erörterten Freilandzucht ermittelt. Allerdings läßt sich hierbei nun aus der Differenz zwischen absoluter und abgelegt gefundener Eizahl nicht die Gesamt-Faltermortalität berechnen, sondern nur die abiotisch bedingte, da die räuberischen Feinde durch die Gaze hülle von den Faltern ferngehalten wurden.

Die abiotisch bedingte Faltermortalität erhält man im vorliegenden Falle in Anbetracht, daß es sich bei den in der Tab. 18 enthaltenen Zahlen schon um mittlere Eizahlen pro Weibchen handelt, einfach durch Berechnung des Anteiles der Soll-Ist-Differenz am Soll, d. h. des Anteiles der nichtabgelegten Eier an der absoluten Eizahl. Sie beträgt

für *Bupalus*: 62% und
für *Semiothisa*: 38%.

Im übrigen gilt bezüglich der abiotisch bedingten Faltermortalität das oben über die Beeinflussung der Eizahl Gesagte.

Die biotisch bedingte Faltermortalität muß an Hand von Freilandbeobachtungen geschätzt werden. Mehr ist bei niedriger Populationsdichte nicht möglich.

Beobachtet wurden 1952 zwei Tiergruppen bei der Vernichtung von Spannerfaltern: Spinnen und Raubfliegen (Asiliden).

Was zuerst die Spinnen betrifft, so wurden hier zwei Tiere (eines zu den Krabbenspinnen, *Thomasidae*, — das andere zu den Springspinnen, *Salticidae*, gehörig) Ende Mai im Bestande T beim Aussaugen je eines *Semiothisa*-Falters (♀ und ♂), am Boden sitzend, angetroffen. Da bei der Sektion des *Semiothisa*-Weibchens (trotz unverletzten Abdomens) kein einziges ablegereifes Ei mehr im Abdomen gefunden wurde, kann dieser Falter nicht in lebenskräftigem Zustande getötet worden sein. Ich möchte überhaupt annehmen, daß Falter von der Größe eines Kiefernspanners entweder nur unmittelbar nach dem Schlüpfen — noch flugunfähig — oder aber an ihrem Lebensende — in geschwächtem, absterbenden Zustande — ein Opfer von Spinnen werden können.

SUBKLEW (1937) berechnete zwar bei einer Kalamität von *Bupalus piniarius* in der Letzlinger Heide an Hand der täglich von den Kiefernkrone herabfallenden toten, lädierten (d. h. Fraß- oder Saugspuren aufweisenden) Faltern eine biotisch — und zwar im wesentlichen durch Spinnen — bedingte Faltermortalität von über 70%. Dieser Befund erscheint mir jedoch nicht genügend beweiskräftig, zumal die weiblichen Falter nicht auf die Zahl der im Abdomen verbliebenen Eier hin untersucht wurden.

Viel wahrscheinlicher erscheint es mir, daß es sich bei den angefressenen, aus den Kiefernkronen fallenden, Faltern um solche handelte, die erst kurz vor ihrem natürlichen Tode, also nach Ablage des größten Teiles ihrer Eier, in geschwächtem Zustande den Spinnen und anderen räuberischen Arthropoden zum Opfer fielen.

Von der zweiten genannten Tiergruppe, den Raubfliegen (Asiliden), wurden in allen drei Beständen in der Zeit von Mitte Juni bis Mitte Juli 1952 nicht selten Tiere beim Fang von *Bupalus*- und *Semiothisa*-Faltern beobachtet. Die Bestimmung¹⁾ von 6 in verschiedenen Beständen und zu verschiedener Zeit gefangenen Fliegen ergab ausschließlich die Art *Neoitamus cyanurus* Loew. Außer bei der Jagd auf die genannten Spannerfalter wurde diese Fliege auch beim Fang zahlreicher anderer Insekten, auf die sie sich (wie bei den Spannerfaltern) stets im Fluge stürzte, angetroffen.

Ich halte den Prozentsatz der durch diese Raubfliegenart vernichteten, weiblichen Kiefernspannerfalter aus folgenden Gründen für relativ gering, und zwar bei *Bupalus* für noch geringer als bei *Semiothisa*.

1. *Neoitamus cyanurus* wurde erst vom 17. 6. 52 ab beobachtet, also zu einer Zeit, da sowohl die *Semiothisa*- als auch *Bupalus*-Falter ihren Flughöhepunkt hinter sich hatten. Sie wurde noch bis Mitte Juli häufig, danach bis Anfang August nur noch vereinzelt beim Raub beobachtet. Die *Semiothisa*-Falter waren durch ihre lange Flugzeit demgemäß gefährdeter als die *Bupalus*-Falter.
2. Die Raubfliege vernichtete unter den Spannerfaltern überwiegend männliche. So waren alle 5 der diesbezüglich untersuchten *Bupalus*-Falter Männchen, bei *Semiothisa* von 4 Faltern 3. Diese scheinbare Bevorzugung der Männchen ist durch die größere, Agilität derselben den Weibchen gegenüber bedingt in Verbindung mit der Tatsache, daß der Räuber sich nur auf fliegende Beuteltiere stürzte. Da der genannte Unterschied im Verhalten der Geschlechter bei *Semiothisa* nicht so ausgeprägt ist wie bei *Bupalus*, dürfte auch diesbezüglich die erstgenannte Spannerart gefährdeter sein als die andere.
3. Fangzeit der Fliege und Flugzeit der Falter stimmen nicht überein. Erstere erstreckt sich auf die Zeit des Sonnenscheins, letztere im wesentlichen auf die Zahl außerhalb desselben.

MELIN (1923, 49) schreibt bezüglich *N. cyanurus*: „The flies did not come out till 11 o'clock when the sun burst forth and they soon disappeared when it became cloudy.“

Die durch Raubfliegen verursachte Faltermortalität möchte ich für höchstens so hoch halten, daß aus ihr eine Senkung der Zahl abgelegter Eier bei *Bupalus* um etwa 3%, bei *Semiothisa* um das doppelte, also 6% resultierte.

Von anderen Räubern kommen praktisch nur noch die Vögel in Frage. Es wurden in den untersuchten Stangenhölzern einige Meisenarten beobachtet. Doch war ihre Individuenzahl so gering, daß ihre Bedeutung als Faltervernichter auch nur sehr gering veranschlagt werden kann. Immerhin bedeutet auch hier die lange Flugzeit von *Semiothisa* einen Nachteil gegenüber *Bupalus*.

Alles in allem soll die biotisch bedingte Faltermortalität bei *Bupalus* mit 5% und bei *Semiothisa* mit 10% Eizahlreduktion (d. h. Reduktion der durch Freilandzucht gewonnenen Zahl abgelegter Eier) veranschlagt werden.

¹⁾ Det. W. HENNIG, Dtsch. Entom. Inst., Berlin.

Die Faltermortalität beträgt dann

entsprechend der abiotisch bedingten Reduktion der absoluten Eizahl bei *Bupalus* von 131 auf die Eiablagezahl von 50 (= 62%) und bei *Semiothisa* von 105 auf 65 (= 38%) sowie der biotisch bedingten Reduktion der Eiablagezahl bei *Bupalus* von 50 auf 47,5 (= 5% der Ablegezahl = 2% der absoluten Eizahl) und bei *Semiothisa* von 65 auf 58,5 (= 10% der Ablegezahl = 6% der absoluten Eizahl):

für <i>Bupalus</i> :	abiotisch bedingt	= 62%
	biotisch bedingt	= 2%
	insgesamt	<u>= 64%</u> und
für <i>Semiothisa</i> :	abiotisch bedingt	= 38%
	biotisch bedingt	= 6%
	insgesamt	<u>= 44%</u> .

3. Eistadium

a) Ausgangspopulation

Im Vorangegangenen wurde die Zahl der pro Weibchen 1952 abgelegten Eier für *Bupalus* mit 47,5 und für *Semiothisa* mit 58,5 berechnet. Multipliziert man diese Zahlen mit den halbierten Werten (auf Grund des Geschlechtsverhältnisses von 1:1) der Falterpopulation (siehe S. 423), so erhält man die Ei-Ausgangspopulation, d.h. die Zahl der pro 100 kg Nadelmasse abgelegten Eier. Sie beträgt

für <i>Bupalus</i> in F :	$47,5 \times 4,3$	= 204
	$47,5 \times 18,75$	= 891
	$47,5 \times 7,5$	= 356 und
für <i>Semiothisa</i> in F :	$58,5 \times 4,8$	= 281
	$58,5 \times 9,0$	= 527
	$58,5 \times 7,35$	= 430.

b) Vernichtungsfaktoren

Es war arbeitsmäßig leider nicht möglich, die Kronen der gefällten Kiefern systematisch nach den wenigen abgelegten Eiern zu durchsuchen, um diese auf ihren Gesundheitszustand hin zu prüfen, zumal die unter Nadelscheiden und Rindenschuppen versteckten *Semiothisa*-Eier äußerst schwer zu finden sind. Daher wurden aus Freilandzucht (mit gefangenen Faltern) erzielte Eier durch Entfernen der Gazebeutel den abiotischen und biotischen Umweltfaktoren ausgesetzt und nach Beendigung des Raupenschlüpfens auf die Mortalität hin untersucht.

Die Zahl dieser Eier war allerdings infolge der geringen Zahl gefangener Falter sowie der witterbedingten Eizahlreduktion nur gering. Sie betrug bei *Bupalus* in F = 49, T = 92 und FM = 63 Eier, bei *Semiothisa* in F = 107, T = 62 und FM = 121 Eier.

Durch Haltung der gefangenen Falter im Labor hätte die Eizahl zweifellos erhöht werden können. Doch hätten die eierbelegten Kiefernzweige dann im welkenden Zustand im Freiland aufgehängt werden müssen, was auf die abiotisch bedingte Mortalität sicher nicht ohne Einfluß geblieben wäre.

Zu den genannten — durch Zucht gewonnenen — Eiern kommen noch 38 *Bupalus*- und 6 *Semiothisa*-Eier hinzu, die beim Fällen in den Kronen gefunden wurden.

Der ermittelte Ausfall an Eiern war sehr gering. 6 *Bupalus*-Eier (in FM = 2, in T = 4) sowie 4 *Semiothisa*-Eier (in F und FM je 2) waren ungeschlüpft (vertrocknet), d. h. also abiotisch vernichtet. Das entspricht einem Prozentsatz von 2,5% bei *Bupalus* und 1,5% bei *Semiothisa*.

Was die biotisch bedingte Eimortalität betrifft, so liegen hierüber keine Beobachtungen vor. Sie kann jedenfalls nur sehr gering gewesen sein, da sich unter den insgesamt 238 *Bupalus*- und 296 *Semiothisa*-Eiern kein einziges ausgefressenes oder von Eiparasiten verlassenes Ei befand!

In der forstentomologischen Literatur finden sich einige Hinweise darauf, daß die Imagines der Kamelhalsfliegen (Rhaphididen) Eiräuber bei *Bupalus piniarius* seien. Diese Angabe bedarf der Nachprüfung. Bei den von SUBKLEW (1939) und ENGEL (1942) durchgeführten Populationsanalysen von *Bupalus* bei hoher Populationsdichte kam diesen Tieren jedenfalls keinerlei Bedeutung zu. Aus der die Bionomie der Rhaphididen behandelnden Literatur geht hervor, daß die adulten Kamelhalsfliegen in der Hauptsache Blattläuse fressen. ZABEL (1941, 188) schreibt: „In der Freiheit verlassen die Vollkerfe die Kiefern, auf denen sie geschlüpft sind, um auf den Eichen, die ihnen mehr Beutetiere darbieten, ihre Nahrung zu suchen.“ Das würde damit übereinstimmen, daß bei unserer Analyse der Kronenfauna (s. o.) die Rhaphididen fast ausschließlich im Larvenstadium gefunden wurden.

Hinzu kommt, daß die Rhaphididen zwei Jahre zur Entwicklung brauchen, so daß von den in den Beständen F, T und FM durchschnittlich aufgetretenen 3 Tieren pro Kiefernkrone wieder nur die Hälfte als Ei-Räuber in Frage kommt.

Ich möchte unter Berücksichtigung der Wahrscheinlichkeit, daß die *Semiothisa*-Eier auf Grund ihrer versteckten Lage weniger durch Räuber gefährdet sind als die *Bupalus*-Eier die Gesamt-Mortalität im Eistadium 1952 bei *Bupalus* mit 4%, bei *Semiothisa* mit 2% veranschlagen.

4. Raupenstadium

a) Ausgangspopulation

Die Ausgangspopulation der Raupen ist nach Abzug der genannten geringen Mortalitätsprozente von der Zahl abgelegter Eier mit folgenden Werten anzusetzen:

bei *Bupalus* in F = 196, in T = 855 und in FM = 342 Eiraupen sowie

bei *Semiothisa* in F = 269, in T = 573 und in FM = 416 Eiraupen, jeweils

pro 100 kg Nadelmasse.

b) Vernichtungsfaktoren

Aus der Differenz zwischen der Raupen-Ausgangspopulation und der Raupen-Endpopulation (= Puppen-Ausgangspopulation der nächsten Generation) ergibt sich die Gesamt-Raupen- (+ Nachraupen-) Mortalität für

<i>Bupalus</i> in	F: (196 Eiraupen, 5 Puppen)	Mortalität = 97,4%,
„	T: (857 „ , 19 „)	„ = 97,8%,
„	FM: (342 „ , 8 „)	„ = 97,7%.

Bei der entsprechenden Berechnung für die *Semiothisa*-Raupen ist nun wieder zu beachten, daß hier die im Frühjahr 1953 ermittelte Puppendichte erst in Verbindung mit der Sommerparasitierung 1952 die Puppen-Ausgangspopulation der neuen Generation ergibt. Da die Sommerparasitierung 1952 mit 30 % der Gesamtpopulation geschätzt wurde (s. o.), lauten die Puppendichte-Werte von *Semiothisa* 1952/53 (abgerundet): in F = 4,5, T = 7 und FM = 7 Puppen pro 100 kg Nadelmasse. Hieraus ergeben sich als Raupenmortalitätswerte 1952 für

<i>Semiothisa</i> in	F: (269 Eiraupen, 4,5 Puppen)	Mortalität = 98,3%,
„	T: (573 „ „ 7 „)	„ = 98,8%,
„	FM: (416 „ „ 7 „)	„ = 98,6%.

Danach hatten die beiden Spannerarten 1952 im Raupen- (und Nachraupen-) Stadium ein überraschend hohes Vernichtungsprozent aufzuweisen, wobei dasjenige von *Semiothisa* in allen drei Beständen deutlich etwas höher lag als das von *Bupalus*.

Um nun etwas über die Vernichtungsfaktoren, die vorstehende Gesamt-Raupenmortalität zusammensetzen, aussagen zu können, wurden drei Wege beschritten: vergleichende Freiland-Raupenzuchten — Fällung von Probestämmen in Verbindung mit Kronenfaunenvergleich und Laborzucht gesammelter Raupen (zwecks Prüfung des Gesundheitszustandes).

Vergleichende Raupenzuchten im Freiland¹⁾ wurden im Juni und Juli 1952 bei beiden Arten und in allen drei Beständen durchgeführt. Ihr Ziel war die vergleichende Aufzucht von Eiraupen im natürlichen Lebensraum unter gleichzeitiger Abgrenzung von Umweltfaktoren-Gruppen. Die Abgrenzung bestand darin, daß die Raupen einmal an eingebeutelten Kiefernzweigen (nur abiotischen Faktoren ausgesetzt) und zum anderen an uneingebeutelten Zweigen der Kiefernkrone (abiotischen und biotischen Faktoren ausgesetzt) gehalten wurden. Im zweiten Falle wurde dadurch, daß ein Teil der Äste mit einem Leimring versehen wurde, versucht, noch innerhalb der biotischen Faktoren die Einwirkung der fliegenden Räuber von derjenigen der kriechenden zu trennen.

Die beutelfreien Zweige wurden vor dem Ansetzen der Raupen vorbehandelt und zwar derart, daß alle Seitentriebe bis auf das Spitzen-Nadelbüschel entfernt wurden, desgleichen alle dicht über—unterhalb oder seitlich dieses Büschels gelegenen Zweige, um Abspannen oder Überkriechen zu verhindern.

Es wurden pro Bestand mindestens 6 Zuchten (je 2 pro Zuchtmethod) mit durchschnittlich je 40 Eiraupen durchgeführt.

Das Ansetzen der im Labor aus dem Ei gezogenen Eiräupchen an die Zweige der Kiefernkrone erwies sich als technisch sehr schwieriges Problem. Folgende Übertragungsmethode wurde verwendet. In Weithalsflaschen von 50 ccm Inhalt wurden zusammengefaltete Filtrierpapierstreifen (zum Aufsaugen etwaigen Kondenswassers)

¹⁾ Sie gehen im Prinzip auf die von SCHWERTFEGER (1935) anlässlich einer Populationsanalyse der Forleule verwendete Methode zurück. SCHWERTFEGER hielt damals die Forleulenraupen einmal an eingebeutelten Kiefernzweigen und zum anderen frei an jungen „Isolator“-Kiefern.

gesteckt und auf diese mittels Pinsels die Eiräupchen übertragen. Diese Flaschen wurden sodann solcherart an die betreffenden Zweige angebunden, daß sie (zur Vermeidung des Hineinregens) waagrecht hingen. Die Verbindung zwischen Flascheninnerem und Nadelmasse stellte ein Stück entnadelteten Zweiges her.

Leider verblieb stets ein Anteil der Raupen in den Flaschen (meist 5 bis 20%, bei schlechtem Wetter bis 100%!) und starb hier ab, so daß er von der Auswertung ausgenommen werden mußte.

Trotz der nicht geringen Mühe, welche gerade auf die so gekennzeichneten Raupenzuchten verwendet wurde, müssen ihre Ergebnisse insofern als unbefriedigend bezeichnet werden, als einerseits sämtliche beutfreien Zweige bei der nach 14 Tagen durchgeführten Kontrolle nur noch wenige Raupen (bei *Bupalus* maximal 11 von 34 = 32%, minimal 3 von 30 = 10% — bei *Semiothisa* maximal 5 von 22 = 23%, minimal 0) aufwiesen, wodurch Faktoren- und Waldtypen-Vergleiche bzw. -Abgrenzungen unmöglich wurden — und andererseits die Beutalzuchten infolge zu großer Unnatürlichkeit der Zuchtbedingungen von der Auswertung ausgeschlossen werden mußten.

Diese Unnatürlichkeit beruhte auf der erst zu spät entdeckten Eigenschaft der Kunstfaser-Müllergaze, den Regen zwar in das Beutelinere eintreten, ihn von dort aber nicht sofort wieder heraustreten zu lassen. Die Wucht des fallenden Tropfens ermöglichte diesem zwar das Durchschlagen des Gewebes, reichte danach aber nicht mehr aus, das Beutelinere sofort zu verlassen. Dadurch kam es zu vorübergehenden Wasseransammlungen in den Beuteln, die zahlreiche Raupen zum Ertrinken brachte.

So läßt sich als Ergebnis der Freilandzuchten eigentlich nur sagen, daß die angesetzten *Semiothisa*- und *Bupalus*-Raupen innerhalb von 14 Tagen im Mittel zu 88% (*Semiothisa*, n = 14) bzw. 78% (*Bupalus*, n = 22) von unbekanntem Faktoren vernichtet wurden. Ein Vergleich der Zuchtzeiten mit den Zeiten starker Regenfälle führt jedoch zu der Annahme, daß die Hauptrolle an dieser Vernichtungsquote die starken Regenfälle spielten.

Die Zuchten der *Semiothisa*-Raupen wurden am 10./11. 6., 19./20. 6. und 30. 6./1. 7. sowie diejenigen der *Bupalus*-Raupen am 4./5., 8./9. und 10./11. 7. angesetzt. Ungerechnet die zwischen dem 10. 6. und 25. 7. aufgetretenen häufigen, mäßig starken Regenfälle, fielen am 16. 6., 25. 6., 2. 7. und 13. 7. ausgesprochene Starkregenfälle (in wenigen Stunden über 10 mm Niederschlagshöhe), die also stets gerade auf die nur wenige Tage alten Eiräupchen einwirkten.

Es ist allerdings mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die ermittelte Jungraupen-Vernichtungsquote von im Mittel 88% und 78% höher liegt als den natürlichen Verhältnissen entsprechend, weil die Wirkung der Witterungsfaktoren sich bei den Versuchszweigen stärker ausgewirkt haben dürfte, als es bei normalen, d. h. unbehandelten Zweigen der Fall gewesen wäre.

Um ein Herabspannen von Spannerraupen sowie ein Herabspinnen oder -Fallen räuberischer Tiere von oberen Zweigen auf die Versuchszweige zu verhindern, wurden als letztere nur Zweige der Kronenspitze gewählt bzw. die sich über ihnen befindlichen

Zweige entfernt. Durch diese Isolierung wurden die Versuchszweige natürlich dem Regen und Wind mehr ausgesetzt, als es sonst der Fall gewesen wäre.

Man wird in Zukunft die Isolierung eines Zweiges gegen oben ohne Störung des Mikroklimas dadurch erreichen können, daß man den unmittelbar darüberliegenden Zweig begiftet und ihn solcherart frei von Tieren hält.

Daß trotz der genannten Unzulänglichkeiten vorstehend auf die zur Verwendung gelangte Methode der vergleichenden Raupenzuchten relativ ausführlich eingegangen wurde, geschah in der Absicht, die hierbei gemachten Erfahrungen für künftige ähnliche Versuche mitzuteilen. Es besteht wohl kein Zweifel darüber, daß die Entwicklung gerade derartiger Methoden für die Klärung von Massenwechsel-Problemen von besonderer Bedeutung ist.

Bei Prüfung der Frage, welche Ursachen letztthin dem unbefriedigenden Ausgang der vergleichenden Raupenzuchten zugrunde liegen, gelangt man zu folgenden zwei, die in Zukunft ausgeschaltet werden müssen.

1. Die Verwendung im Labor gezogener Raupen machte die schwierige und für die empfindlichen Eiraupen zweifellos ungünstige Übertragung vom Labor auf die Kiefernkronen notwendig. Man kann diesen Mangel dadurch beseitigen, daß man die Übertragung der Räumchen umgeht und zwar durch Freiland-Eiablagezuchten (s. o.).
2. Die Kontrolle der Zweige, die aus der Arbeitslage heraus erst nach 14 Tagen vorgenommen werden konnte, erfolgte damit viel zu spät. Sie hätte aller 2 Tage geschehen müssen derart, daß von einer Reihe gleichzeitig angesetzter Versuche der erste Versuch nach 2, der zweite nach 4 usw. Tagen abgebrochen werden mußte. Eine derartige Handhabung, die allerdings ausreichende Arbeitskräfte voraussetzt, könnte durch Vergleich der ermittelten Mortalitätswerte mit den während der betreffenden 2 Tage herrschenden Wetterbedingungen sowie den am Zweig gefundenen Räumern zu weitaus genaueren Aussagen über die Mortalitätsfaktoren gelangen, als es im vorliegenden Falle möglich war.

Der zweite genannte Weg zur Abgrenzung von Raupenvernichtungsfaktoren bestand im Fällen von Probestämmen¹⁾ in Verbindung mit dem Kronenfaunen-Vergleich. Die Zahlen der bei diesen Fällungen gefundenen *Bupalus*- und *Semiothisa*-Raupen sind in Tab. 19 zusammengestellt.

An den in Tab. 19 dargestellten Zahlenwerten sind drei Befunde beachtenswert.

1. Erst Ende Juli ist (abgesehen von den zweifellos zu hohen Werten bei *Bupalus* in F am 8.7. und bei *Semiothisa* in T am 8.8.) bei beiden Arten die höchste Raupenzahl erreicht.

2. Die Raupenzahl ist Ende Juni bei *Bupalus* noch sehr gering, bei *Semiothisa* jedoch schon größer.

3. Die gefundene Raupenzahl ist bei beiden Arten weitaus geringer als die errechnete, wobei die Differenz bei *Semiothisa* größer ist als bei *Bupalus*.

Diese drei Befunde entsprechen den Entwicklungsbedingungen beider Arten.

Semiothisa flog ab Mitte Mai. Bei einer Eidauer von ca. 25 Tagen (für monatliche Mitteltemperatur des Mai von 12–13° C) schlüpfen also Anfang Juni die Räumchen. Da bis Ende Juni der größere Teil der Gesamtpopulation schlüpfte (schätzungsweise 60% s. o.), jedoch am 27. 6. nur wenige Räumchen gefunden wurden, müssen somit die

¹⁾ Methodik der Fällung und Auslese s. S. 409.

Tabelle 19. Zahl der durch Fällungen gewonnenen Raupen 1952, bezogen auf 10 kg Nadelmasse

		24./27. 6.	8./10. 7.	24./27. 7.	8./12. 8.	19./20. 8.	1./8. 9.	15. 9.	27. 9.	13./14. 10.	11./17. 11.	Summe (ohne 15. 9.)
<i>Bupalus piniarius</i>	F	2	38	11	11	7	5	7	3	0	0	99
	T	3	27	21	25	9	7	5	5	3	2	155
	FM	2	15	24	15	8	10	—	0	5	0	87
	ST	0	0	11	0	0	0	—	0	0	0	0
<i>Semiothisa liturata</i>	F	2	10	20	9	5	8	2	2	0	0	70
	T	7	17	14	21	10	3	4	1	0	0	87
	FM	5	9	42	10	5	2	—	0	2	0	82
	ST	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0

Semiothisa-Jungraupen bedeutende Verluste (etwa 80 %¹⁾) während dieser Zeit erlitten haben.

Natürlich kann nicht der ganze Prozentsatz von 80 % auf das Konto des schlechten Wetters gerechnet werden, da während der besagten Zeit auch die räuberischen Tiere an der Vernichtung der Jungraupen beteiligt waren. In Anbetracht der in allen Waldtypen und bei beiden Arten (siehe nachfolgend *Bupalus*) völlig gleichförmigen und hohen Verminderung, kann der Anteil der Räuber aber nicht sehr hoch gewesen sein. Es sei angenommen, daß $\frac{4}{5}$ des Jungraupenverlustes (= 64 %) durch abiotische Faktoren und $\frac{1}{5}$ (= 16 %) durch biotische Faktoren hervorgerufen wurde.

Die Mortalität muß von Ende Juni ab bedeutend geringer geworden sein, wie die Zunahme der Populationsdichte bis Ende Juli (obwohl nur mehr der kleinere Teil der Gesamt-Population schlüpfte) zeigt.

Bupalus flog ab Anfang Juni. Bei einer Eidauer von ca. 24 Tagen (für monatliche Mitteltemperatur des Juni von 15—16 °C) schlüpfen Ende Juni/Anfang Juli die ersten Raupen, so wie es auch in Tab. 19 zum Ausdruck kommt. Da bis Ende Juni nur ein kleiner Teil der Gesamt-Population (schätzungsweise 10 %) schlüpfte, hingegen bis zum 10. 7. die Hauptmasse (schätzungsweise 80 %), so hätte die maximale Populationsdichte der *Bupalus*-Raupen bei der Fällung am 8./10. 7. vorhanden sein müssen. Daß sie dagegen erst bei der Fällung Ende Juli auftrat, beweist, daß auch die Jungraupen von *Bupalus* Anfang Juli beträchtliche Einbußen erlitten (etwa 60 %), wenn auch nicht so hohe wie *Semiothisa*.

Die in gleicher Weise wie bei *Semiothisa* durchgeführte Unterteilung dieses Wertes (in $\frac{4}{5}$ und $\frac{1}{5}$) würde eine Vernichtungsquote durch Witterung von 48 % und eine solche durch Räuber von 12 % ergeben.

Ein Vergleich der Raupenzahlen (der Tab. 19) mit den Raupenfeindzahlen (der Tab. 11) wird weiter unten, bei der synthetischen Betrachtung der Ergebnisse, vorgenommen werden.

Als dritter genannter Weg zur Erlangung von Aussagen über die Raupenvernichtungsfaktoren schließlich wurde der Gesundheitszustand gesammelter Raupen geprüft. Krankheiten der Raupen wurden dabei

¹⁾ Ausgangspopulation (im Mittel der 3 Bestände): 42 Raupen pro 10 kg Nadelmasse; im Juni davon 60 % geschlüpft = 27 Raupen; am 27. 6. gefunden im Mittel 5 = ca. 80 % Mortalität.

weder bei *Bupalus* noch bei *Semiothisa* festgestellt. Parasiten, die aus den Raupen schlüpfen und diese damit abtöten, wurden bei *Bupalus* nicht, wohl aber bei *Semiothisa* (eine Schlupfwespen-Art) gefunden.

Es handelt sich bei diesem *Semiothisa*-Raupenparasiten um die Bracornide *Rhogas cantherius* Lyle¹⁾, die von G. T. LYLE (1919) aus England (New Forest) beschrieben und für dort als „a fairly abundant parasite of *Semiothisa liturata*“ bezeichnet wurde.

Die von dieser Schlupfwespe angestochenen *Semiothisa*-Raupen starben hier bereits im mittleren Alter ab. Ihre Haut wandelte sich in einen festen, röhrenförmigen, an der Kiefernadel festgesponnenen und noch alle äußeren Raupenteile zeigenden Kokon um, den die schlüpfende Wespe am dorsalen Hinterende durch ein kreisrundes Loch verließ.

LYLE schreibt, daß er die Art aus *Semiothisa* zu verschiedenen Daten zwischen dem 18. März und dem 11. Mai, also nach der Überwinterung, erzog. Demgegenüber schlüpfen die 1952 hier gezogenen Tiere alle zwischen dem 25. 8. und 12. 9. Die (allerdings wenigen) erst im September und Oktober gesammelten *Semiothisa*-Raupen erwiesen sich als nicht parasitiert. Es ist daher anzunehmen, daß die im August und September hier geschlüpfen Tiere einer 2. Generation angehörten, die Anfang bis Mitte September die *Semiothisa*-Raupen aufs Neue anstechen.

	Geschlüpfte Raupen (Anteil an der Gesamt-Population)	Abgang durch abiotische Faktoren (Anteil an der Population des betreffenden Stadiums)	Abgang durch abiotische Faktoren (Anteil an der Gesamt-Population)
<i>Bupalus piniarius</i> L.			
Jungraupen:			
Juni	10 %		
1.—13. Juli	80 %	48 %	43 %
später	10 %	10 %* ²⁾	1 %
Mittel- und Alt-Raupen:			
Juli—Oktober	—	—	5 %
		Gesamtabgang:	49 %
<i>Semiothisa liturata</i> Cl.			
Jungraupen:			
Juni	60 %	64 %	38 %
1.—13. Juli	10 %	48 %*	5 %
13.—31. Juli	20 %	40 %*	2 %
August	10 %	10 %*	1 %
Mittel- und Alt-Raupen:			
Juni—Oktober	—	—	3 %
		Gesamtabgang:	49 %

¹⁾ Det. H. SACHTLEBEN, Dtsch. Entom. Inst., Berlin.

²⁾ Die Schätzung der mit * gekennzeichneten, im Vorangegangenen noch nicht berücksichtigten, Werte wird hier nachgeholt. Die Schätzung der Juli-Mortalität der *Semiothisa*-Jungraupen ist dabei derjenigen von *Bupalus* angeglichen.

Rhogas-Wespen wurden aus Raupen aller drei Kiefernbestände gezogen. Das Parasitierungsprozent betrug 12% (2 Parasiten in F, 3 in T und 3 in FM von insgesamt 68 Raupen) der Ende August vorhandenen Raupen-Population. Rechnet man es jedoch mit Hilfe der Tab. 19 (Anteil der am 1. 9. vorhandenen Raupen-Dichte an der Ausgangspopulation) auf die Gesamt-Population um, so beträgt es hier nur 1 bis 2%, zusammen mit der als wahrscheinlich anzunehmenden Parasitierung der September- und Oktober-Raupen etwa 2%.

Über die Nachraupen-Mortalität können keine Angaben gemacht werden.

In Frage kommen hier als Vernichtungsfaktoren die abiotischen Faktoren sowie die beim Puppenstadium genannten, räuberisch im Boden lebenden Tiere. Hiervon dürften die abiotischen Faktoren 1952 kaum eine nennenswerte Bedeutung erlangt haben, da niemals eine vertrocknete, verpilzte oder verjächte Nachraupe (bzw. Vorpuppe) bei den im Sommer und Herbst durchgeführten Puppensuchen gefunden wurde.

Insgesamt betrachtet, wurden 1952 bei *Bupalus* etwa 97,5% und bei *Semiothisa* etwa 98,5% der Raupenpopulation vernichtet.

Nach dem bisher Gesagten haben die abiotischen Faktoren an dieser Gesamt-Mortalität den in der Tabelle auf Seite 437 wiedergegebenen Anteil.

Somit müssen die restlichen 48,5% (*Bupalus*) bzw. 49,5% (*Semiothisa*) den biotischen Faktoren, d. h. (mit Ausnahme der 2% Raupenparasitierung bei *Semiothisa*) den räuberischen Tieren zum Opfer gefallen sein.

II. Biocönologische Synthese

A. Allgemeines

Durch eine zusammenfassende Auswertung aller bisher dargestellten Ergebnisse gelangt man von der biocönologischen Analyse zur biocönologischen Synthese des Korrelationskomplexes Kiefernspanner-Umwelt. Die Synthese kann dabei nach den vier verschiedenen Richtungen vorgenommen werden, die eingangs (S. 394—395) in Form der vier verschiedenen Fragen nach den verursachenden Faktoren der Populationsdichte-Unterschiede

1. innerhalb der Generation einer Art (intraannuäre Populationsdichte-Unterschiede),
2. bei einer Art zu verschiedenen Zeiten, am selben Ort,
3. bei einer Art zur selben Zeit, an verschiedenen Orten und
4. zwischen verschiedenen Arten am selben Ort und zur selben Zeit

gestellt wurden.

Es ist wohl selbstverständlich, daß die Antworten auf vorstehende vier Fragen, welche im Folgenden zu geben versucht werden soll, nur für die untersuchten Arten, Orte und Zeiten Gültigkeit haben. Weiteren Untersuchungen wird die Prüfung der Frage vorbehalten bleiben müssen, inwieweit die gefundenen Zusammenhänge auch zu anderen Zeiten und an anderen Orten gelten.

Tabelle 20. Intraannuäre Bevölkerungsbewegung von *Bupalus piniarius* und *Semiothisa liturata* der Generation 1952 (Zahlen bezogen auf 100 kg Nadelmasse)

	<i>Bupalus piniarius</i>			<i>Semiothisa liturata</i>		
	F	T	FM	F	T	FM
Puppenstadium 1951/52						
Ausgangspopulation	12	46	20	16	34	25
Vernichtungsfaktoren				{11% So 11% Fr	{11% So 18% Fr	{11% So 12% Fr
Parasiten	14%	10,5%	11%			
Räuber	7%	4%	7%	15%	15%	15%
Abiot. Fakt. (+ Pilze)	7%	4%	7%	3%	3%	3%
	<u>28% = 3,4</u>	<u>18,5% = 8,5</u>	<u>25% = 5,0</u>	<u>40% = 6,4</u>	<u>47% = 16,0</u>	<u>41% = 10,3</u>
Falterstadium						
Ausgangspopulation	8,6	37,5	15,0	9,6	18,0	14,7
Vernichtungsfaktoren						
Witterung	62%	62%	62%	38%	38%	38%
Räuber	2%	2%	2%	6%	6%	6%
	<u>64% = 5,5</u>	<u>64% = 24,0</u>	<u>64% = 9,6</u>	<u>44% = 4,2</u>	<u>44% = 7,9</u>	<u>44% = 6,5</u>
bleiben:	3,1	13,5	5,4	5,4	10,1	8,2
Eistadium						
Ausgangspopulation (=♀-Anteil × Ablegezahl)	204	891	356	281	527	430
Vernichtungsfaktoren						
Räuber + Witterung	4% = 8	4% = 36	4% = 14	2% = 6	2% = 11	2% = 9
Raupenstadium						
Ausgangspopulation	196	855	342	275	516	421
Vernichtungsfaktoren						
Witterung	49%	49%	49%	49%	49%	49%
Räuber	48,4%	48,8%	48,7%	47,7%	47,6%	47,3%
Parasiten	—	—	—	2%	2%	2%
	<u>97,4% = 191</u>	<u>97,8% = 836</u>	<u>97,7% = 334</u>	<u>98,7% = 271,5</u>	<u>98,6% = 509</u>	<u>98,3% = 414</u>
Puppenstadium 1952/53						
Ausgangspopulation	5	19	8	4,5	7	7

29*

Des weiteren dürfte selbstverständlich sein, daß die besagten Fragen sich durch eine Untersuchung, wie die vorliegende, weder in aller Genauigkeit, noch in aller Vollständigkeit beantworten lassen. Es muß im gegenwärtigen Stadium der Entwicklung der gradologisch-biocönologischen Untersuchungsmethodik genügen, das Grundgerüst der Korrelationsstruktur von Beziehungskomplexen aufzustellen und in dasselbe so viele Einzelkomponenten einzubauen, wie die betreffende Untersuchung gerade ermöglichte.

B. Intraannuäre Populationsdichte-Unterschiede

Eine Übersicht der auf die Populationsdichte der beiden Spannerarten im Verlaufe der Generation 1952 einwirkenden Faktoren — und damit eine Rekonstruktion des intraannuären Bevölkerungsganges zwischen Herbst 1951 und Herbst 1952 — vermittelt eine Zusammenstellung aller bisherigen Ergebnisse der Korrelationsstruktur-Analyse. Sie bildet den Inhalt der Tab. 20.

Eine Unterteilung des Raupenstadiums in die einzelnen Entwicklungsstadien wäre bei so niedriger Populationsdichte wie im vorliegenden Falle sowie bei einer derartigen Überschneidung der Entwicklungsstadien wie bei *Semiothisa titurata* nicht sinnvoll und wurde daher unterlassen.

Tab. 20 läßt folgende Eigentümlichkeiten der Bevölkerungsbewegung (1952) der beiden Arten erkennen.

Bei *Bupalus* nahm die Populationsdichte im Puppenstadium um etwa ein Viertel ab, wobei der Anteil der Parasiten ungefähr doppelt so groß war wie derjenige der Räuber und abiotischen Faktoren zusammen.

Der Verlust im Falterstadium war mit etwa zwei Dritteln wesentlich größer als beim Puppenstadium. Er kommt fast vollständig auf das Konto der während der Falterflugzeit herrschenden ungünstigen Witterungsfaktoren (tiefe Temperatur, Regen, hohe Luftfeuchtigkeit, Wind).

Die Verminderung im Eistadium war unbedeutend.

Das Raupenstadium dagegen wies eine äußerst starke Dezimierung auf: nur (im Mittel) 23 von 1000 Raupen erreichten das Puppenstadium. Schätzungsweise die Hälfte der Vernichtungsquote kommt wiederum auf das Konto der Witterungsunbilden (vor allem der auf die Eiraupen einwirkenden Starkregenfälle), während die andere Hälfte den räuberischen Tieren (zum überwiegenden Teil denjenigen der Kiefernkronen, zum geringeren Teil des Bodens) zugeschrieben werden muß.

Im Prinzip ähnlich verlief die intraannuäre Bevölkerungsbewegung von *Semiothisa*. Trotz einiger Verschiebungen in der Rolle der Vernichtungsfaktoren, gelten auch für diese Spannerart die zwei bei *Bupalus* hervorstechenden Punkte:

1. die überragende Rolle der abiotischen Vernichtungsfaktoren sowie
2. die überragende Rolle der Raupensterblichkeit innerhalb der Gesamtmortalität.

Ein Versuch, aus diesen — für 1952 dargestellten — Verhältnissen die für beide Spannerarten allgemein geltenden Grundzüge der intraannuären Populationsdynamik abzuleiten, führt zu der Annahme, daß von den zwei soeben genannten Hauptpunkten dem ersteren nur spezielle, dem zweiten dagegen generelle Bedeutung zukommt. Die Gründe zu dieser Annahme sind folgende.

Die 1952 während des Falter- und Jungraupenstadiums herrschenden Witterungsfaktoren entsprachen nicht den normalen. Unter Zugrundelegung normaler (d. h. den langjährigen Mittelwerten entsprechenden) Wetterbedingungen würde sowohl die abiotisch bedingte Faltermortalität (Eizahlreduktion) als auch die abiotisch bedingte Raupenmortalität längst nicht so hohe Werte wie im vorliegenden Falle angenommen haben. Das heißt aber, daß diejenige Rolle innerhalb der Gesamt-Mortalität, welche 1952 die ungünstige Witterung spielte, bei normalem Wetter die räuberischen Tiere gespielt haben müßten (ja, noch eine viel größere Rolle, da die Eizahl und damit Jungraupenzahl viel größer gewesen wäre!), wenn nicht eine Massenvermehrung der Kiefernspanner die Folge hätte sein sollen. Eine Kiefernspanner-Vermehrung von nennenswertem Ausmaß ist jedoch, zumindest in den letzten 50 Jahren, im Untersuchungsgebiet noch nicht aufgetreten. Man darf also wohl annehmen, daß normalerweise die räuberischen Tiere (vor allem die der Kiefernkrone) innerhalb der Gesamt-Mortalität die Hauptrolle spielen, und daß sie die letztere nur 1952 an die Witterungsfaktoren vorübergehend abgetreten haben.

Darauf, daß die Raupensterblichkeit der beiden Arten innerhalb der untersuchten Waldtypen normalerweise den weitaus stärksten Anteil an der Gesamt mortalität besitzt, weisen auch die in den vergangenen vier Jahren hier gemachten Erfahrungen hin.

Eiparasitierung konnte bisher nicht, Puppenparasitierung nur bis zu Maximalwerten von etwa 60% (vorwiegend weit unter 50%), festgestellt werden. Weiterhin zeigten sich weder nennenswerte Verpilzungs-, Vertrocknungs- oder Fäulnisprozente bei Kiefernspanner-Eiern oder -Puppen, noch nahm die Zahl der an- oder ausgefressenen Puppen, Falter oder Eier jemals solche Werte an, daß sie auf eine vorübergehende Hauptrolle dieser Faktoren innerhalb der Gesamt-Mortalität hätte schließen lassen.

Die in der Übersicht über die intraannuäre Bevölkerungsbewegung der Kiefernspannerarten zum Ausdruck kommenden gradologischen Unterschiede nach Art, Ort und Zeit bilden den Gegenstand der folgenden synthetischen Ableitungen.

C. Populationsdichte-Unterschiede einer Art zu verschiedenen Zeiten

Bei beiden Spannerarten verringerte sich die Puppendichte zwischen dem Frühjahr 1952 und dem Frühjahr 1953 ganz erheblich, nämlich (in

Zusammenfassung der drei Waldtypen) bei *Bupalus* um 59% (von 78 auf 32) und bei *Semiothisa* um 75% (von 75 auf 18,5 pro 300 kg Nadelmasse).

Zu versuchen, die Ursachen dieser Populationsdichte-Senkung aufzufinden, heißt nach denjenigen der in Tab. 20 zusammengestellten Mortalitätsfaktoren suchen, welche über den „normalen Vernichtungsquotienten (q)“ BREMERS (1929), d. h. über denjenigen Anteil, der von der Nachkommenschaft einer Generation normalerweise vernichtet werden muß, damit die Populationsdichte auf gleicher Höhe bleibt, hinausgehen.

Im vorliegenden Falle können als Faktoren, deren Wirkung 1952 größer war, als dem normalen Vernichtungsquotienten der beiden Spannerarten entspricht, nur die abiotischen Faktoren angesehen werden. Sie führten teils direkt, teils indirekt (über biotische Faktoren) zur Populationsdichte-Senkung. Die indirekte Wirkung läßt sich dabei wie folgt vorstellen.

Die räuberischen und parasitischen Kiefernspannerfeinde trafen (unter der höchstwahrscheinlichen Annahme, daß sie nicht in gleicher Weise durch die Witterungsfaktoren dezimiert wurden wie die Spanner-Eier und Jung-raupen) 1952 eine beträchtlich geringere Zahl Raupen an, als mit ihrer Populationsdichte korreliert war. Das derart entstandene Mißverhältnis zwischen der Zahl der Spanner und derjenigen der Spannerfeinde führte zu einer Dezimierung der verbliebenen Spanner-Individuen über das normale Maß hinaus und damit zu einer ebensolchen Dichte-Senkung der betrachteten Spannerarten.

Speziell für die Parasitierung betrachtet, bildet das soeben Gesagte das Problem des sogen. Parasitenüberhanges, d. h. die Erscheinung, daß nach plötzlicher Dezimierung des Wirtes sich dessen Parasitierungsgrad beträchtlich erhöhen muß.

Die Puppenparasitierung (als Mittelwert aus den drei Waldbeständen) nahm, wie aus dem Bisherigen hervorgeht, von einer Generation zur anderen

bei *Bupalus* von 12% auf 40%, d. h. um das 3,3-fache und
bei *Semiothisa liturata* von 25% auf 59%, d. h. um das 2,4-fache

zu. Dies läßt sich nur damit erklären, daß die im Frühjahr und Frühsommer aus den *Bupalus*- und *Semiothisa*-Puppen geschlüpften Parasiten weit weniger Wirte vorfanden, als es dem mittleren Dichte-Verhältnis Wirt/Parasit entsprach, und daß demgemäß sich das Parasitierungsprozent der übriggebliebenen Wirtsindividuen gegenüber dem Vorjahre erhöhte. Man muß dem Zufall dankbar sein, daß durch die gerade im Untersuchungs-jahr aufgetretenen anormalen Witterungsbedingungen und die dadurch verursachte starke Populationsdichte-Senkung bei den untersuchten Spannerarten dieser interessante Einblick in das Wirt/Parasiten-Verhältnis bei niedriger Populationsdichte möglich war,

D. Populationsdichte-Unterschiede einer Art an verschiedenen Orten

Aussagen über solche Faktoren, die innerhalb derselben Zeitspanne an verschiedenen Standorten verschiedene Dichte-Werte einer Art hervorgerufen, sind an Hand einer vergleichend-biocönologischen Untersuchung wie der vorliegenden, nach zwei Richtungen hin möglich. Einmal kann danach gefragt werden, wie es kommt, daß die Differenz zwischen der Ausgangspopulation einer bestimmten Generation und der Ausgangspopulation der darauf folgenden Generation an verschiedenen Orten verschieden groß wurde, — zum anderen kann die Frage untersucht werden, wodurch die zeitlich mittlere Populationsdichte einer Art an einem Ort größer oder kleiner ist als an einem anderen. Beim erstgenannten Fall liegt eine spezielle, beim zweiten eine generelle Betrachtung vor.

Was zuerst die spezielle Betrachtung betrifft, so läßt sie sich im vorliegenden Falle — im Gegensatz zu den Hoffnungen, die vor Beginn der Untersuchungen in sie gesetzt wurden — nur sehr beschränkt anwenden. Der Grund liegt in der — durch Arbeitskräftemangel bedingten — doch noch zu geringen Genauigkeit der Analysenergebnisse, die zur Zusammenfassung der örtlichen Einzelergebnisse zu jeweils einem mittleren Ergebnis (siehe Tab. 20), d. h. also zu einer den Zielen des gradologischen Ortsvergleichs gerade entgegengesetzten Maßnahme, zwangen. Es muß künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben, mit verbesserter Methodik sowie einer größeren Zahl von Mitarbeitern, die notwendige größere Genauigkeit zu erreichen.

Sie läßt sich dadurch erreichen, daß man die Puppen zwecks Prüfung ihrer Mortalität in größerer Zahl, als es hier möglich war, und zu verschiedenen Zeiten auslegt, — daß man die Vernichtungsfaktoren der in der Baumkrone lebenden Entwicklungsstadien der betreffenden Art durch Ausdehnung der Beobachtungen noch genauer abgrenzt, — daß man die Falter in größerer Zahl zwecks Eiablagezuchten fängt und demgemäß auch die Eier in größerer Zahl auf ihre Mortalität hin prüft und daß man schließlich mehr Raupen-Freilandzuchten ansetzt und sie öfter kontrolliert, als es hier getan werden konnte.

Im vorliegenden Fall lieferte die weitgehende Zusammenfassung der örtlichen Analysenergebnisse auch ein weitgehend gleiches Bild der Bevölkerungsbewegungen der betreffenden Art in den verschiedenen Untersuchungsbeständen. Lediglich eine örtliche Verschiedenheit bietet für den gradologischen Ortsvergleich einen Ansatzpunkt: die verschieden starke Populationsdichte-Senkung von *Semiothisa* zwischen den Beständen F und FM einerseits (von 16 auf 4,5 bzw. 25 auf 7 Puppen = je 72% Senkung) und T andererseits (von 34 auf 7 Puppen = 79,5% Senkung). Obgleich diese Differenz nicht sehr erheblich ist, bietet sie doch einen Hinweis auf die sie verursachenden Faktoren dadurch, daß sie sich auf den gesicher- testen aller analysierten Faktorenkomplexe, die Winter-Puppenparasi-

tierung, zurückführen läßt. Da nämlich die in ihrer Dichte am stärksten gesenkte Population (in T) zugleich auch die höchste Parasitierung aufweist, ist es wahrscheinlich, daß dieser Faktor (bzw. Faktorenkomplex) bei der Entstehung des Dichte-Unterschiedes eine Rolle (vielleicht gar die Hauptrolle) spielte. Durch welche Faktoren wiederum der örtliche Parasitierungs-Unterschied hervorgerufen wurde, läßt sich freilich nicht sagen.

Die generelle Betrachtung der Entstehung örtlicher Populationsdichte-Unterschiede vergleicht die Unterschiede der mittleren Dichte-Werte mit den Unterschieden der abiotischen und biotischen Raumstruktur der betreffenden Biocönose-Bestände.

Im hier untersuchten Falle können nur die Puppendichte-Werte zweier Generationen zur Mittelbildung verwendet werden, wodurch natürlich lediglich eine Annäherung an die langjährigen Mittel entsteht. Bei *Bupalus* betragen die mittleren Puppendichte-Werte in F = 8,5, in T = 32,5 und in FM = 14, bei *Semiothisa* in F = 10, in T = 20,5 und in FM = 16.

Die Frage lautet nun: welche Faktoren kommen als Ursachen dieser Unterschiede in Betracht?

Es seien daraufhin zuerst die abiotischen Faktoren geprüft. Wie schon gesagt, bestand ein Charakteristikum der Untersuchung darin, durch entsprechende Auswahl der zu vergleichenden Biocönose-Bestände die abiotischen Faktoren so weit wie möglich gleich zu machen und sie dadurch aus dem Komplex der für die Dichte-Unterschiede verantwortlichen Faktoren auszuschließen. Die oben (Abschn. II, B, 1) dargestellte Raumstruktur-Analyse zeigt, wie weit dies gelungen ist.

Danach zeigten die drei (für die Gradocön-Analyse nur in Frage kommenden) Bestände F, T und FM bezüglich der mittleren und extremen Temperatur im Kronen- und Bodenkrumen-Bereich, der Niederschlagshöhe und der (nicht gemessenen) Licht- und Windverhältnisse nur derart geringe Unterschiede, daß für diese ein wesentlicher Einfluß auf die Bestandesunterschiede in der Dichte der beiden Spannerarten nicht angenommen werden kann.

Anders steht es mit dem Faktorenkomplex Feuchtigkeit. Die wohl auf die Grundwasserhöhe zurückführende und sekundär in der Kiefern-Ertragsklasse sowie in der Zusammensetzung der Vegetation und Fauna zum Ausdruck kommende „allgemeine“ Feuchtigkeit der Biocönose zeigte deutliche Bestandesunterschiede, die — insgesamt betrachtet — noch weit stärker sind, als es in Form einer (noch dazu nur auf wenigen Stichproben beruhenden) Messung des Wassergehaltes der Bodenkrume (Tab. 4) dargestellt werden kann. In der zwischen den drei Beständen verschiedenartigen Ausbildung dieses Faktorenkomplexes darf man auf jeden Fall die primären Ursachen der Bestandesunterschiede in der Populationsdichte der beiden Arten erblicken.

Was nun die biotischen Faktoren betrifft, so bilden sie nach dem soeben Gesagten die sekundären (d. h. von der Feuchtigkeit abhängenden) Ursachenkomplexe für die vorliegenden Dichte-Unterschiede.

Die exogenen, direkt an der Populationsdichte der beiden Spannerarten angreifenden biotischen Faktoren sind die Spanner-Räuber und -Parasiten. Die in Tab. 16 zusammengestellten Wirkungsindizes der im Boden an Spanner-Vorpuppen und Puppen räuberisch lebenden Tierarten erwiesen sich in ihren Zahlen ziemlich genau umgekehrt proportional den mittleren Dichte-Werten der Spanner. Das weist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine Korrelation beider Größen hin.

Nicht ganz so klar ist die Relation Raupendichte/Raupenfeind-dichte (Tabellen 11 und 20). Mit insgesamt 3854 und 3881 Individuen (pro 90 kg Nadelmasse) sind hier die Bestände F und FM gleich, heben sich jedoch deutlich von dem nur 3502 Individuen aufweisenden Bestand T ab. Auch hier entsprechen also den hohen Spannerdichte-Werten niedrige Feinddichte-Werte und umgekehrt.

Da die Parasitierungsunterschiede keine klare Beziehung zu den mittleren Dichte-Unterschieden der beiden Spannerarten erkennen lassen, ist somit anzunehmen, daß in der Hauptsache die in der Kronen- und Bodenschicht räuberisch lebenden Tiere für die örtlichen mittleren Dichte-Unterschiede von *Bupalus* und *Semiothisa* verantwortlich sind.

Man kann sich das Wesen dieser Beziehung Spanner/Spannerfeind verständlich machen, indem man das regulierende Prinzip in einer konstanten Koinzidenz (siehe oben S. 417) erblickt. Bei (zwischen zwei Beständen) verschiedener Räuberdichte ist der gleiche Koinzidenzwert dann gegeben, wenn die Spannerdichte umgekehrt proportional der Räuberdichte ist.

Wenn es auch aus der vorliegenden Analyse nicht zu erkennen ist, so lassen doch an anderer Stelle dargestellte Ergebnisse (SCHWENKE 1953a) vermuten, daß an der Entstehung von Populationsdichte-Unterschieden auch die Vermehrungspotenz beteiligt ist. Das Gewicht weiblicher Puppen (und damit die absolute Eizahl) erwies sich in trockeneren Kiefernwaldtypen als höher als in feuchteren. Das würde die obigen Ableitungen unterstreichen.

E. Populationsdichte-Unterschiede verschiedener Arten am selben Ort und zur selben Zeit

Sichtet man nunmehr die Ergebnisse an Hand der Tab. 20 in gradologisch-artvergleichender Betrachtung, so kann man dieses auch hier wieder in spezieller und genereller Hinsicht tun.

In spezieller Hinsicht handelt es sich um die Frage nach dem während der Untersuchungszeit aufgetretenen artlichen Unterschied im Gradationsgang. Trotz einer bei beiden Spannerarten im Prinzip gleichen Bevölkerungsbewegung (mit dem Ergebnis einer starken Populationsdichte-Sen-

kung), sind im Einzelnen, d. h. in der Art und Weise, wie diese Dichte-Senkung entstand, doch beträchtliche artliche Unterschiede erkennbar.

Schon im Puppenstadium traten grundlegende Unterschiede insofern auf, als die (im Mittel) weitaus längere Puppenzeit von *Semiothisa* sowohl den Räubern als auch den Parasiten (letzteren in Form der Zwischenparasitierung) ein größeres Vernichtungsprozent als bei *Bupalus* erlaubte. Die größere Widerständigkeit der *Semiothisa*-Puppen gegenüber abiotischen Faktoren vermochte diesen biotisch bedingten Nachteil nicht wesentlich zu mildern.

Umgekehrt verhielt es sich jedoch im Falterstadium und damit bezüglich der Eiproduktion. Trotz geringer absoluter Eizahl lag bei *Semiothisa* infolge der günstigeren Witterungsbedingungen während der Falterflug- und Eiablegezeit die Zahl abgelegter Eier beträchtlich höher als bei *Bupalus*. Hierdurch entsprach nach Ablauf der ersten zwei Entwicklungsstadien das Dichte-Verhältnis von *Bupalus* und *Semiothisa* wieder etwa dem zu Anfang vorhandenen.

Im Raupenstadium zeigte sich die abiotisch bedingte Mortalität (im Wesentlichen der Ei- und Jungraupen) bei beiden Arten ausgeglichen.

Zwar geriet die Hauptmenge der Ei- und Jungraupen von *Semiothisa* in die Schlechtwetterperiode des Juni und verlor dabei etwa 65% (der Gesamtpopulation), während *Bupalus* infolge später auftretender Ei- und Jungraupenzeit diese Periode im wesentlichen umging, doch trafen dafür einige Starkregenfälle in der ersten Juli-Hälfte die zu dieser Zeit in ihrer Hauptmenge erscheinenden *Bupalus*-Eiräupchen viel schwerer als *Semiothisa*, so daß sich die abiotisch bedingten Raupenverluste beider Arten wieder ungefähr ausglich.

In der unterschiedlichen, biotisch bedingten Raupenmortalität hingegen muß der Grund für die verschieden starke Dichte-Senkung beider Arten erblickt werden.

Daß dieser Mortalitäts-Unterschied durch eine verschieden starke Räuber-Einwirkung hervorgerufen wurde, erscheint unwahrscheinlich (siehe S. 435—436). Wahrscheinlicher ist, daß der spezifische Raupenparasit von *Semiothisa*, *Rhogas cantherius*, das „Zünglein an der Wage“ bildete, d. h. für eine stärkere Raupenmortalität bei *Semiothisa* — und damit auch für eine stärkere Gesamtdichte-Senkung — verantwortlich war.

An Hand der soeben genannten Unterschiede der Bevölkerungsbeziehung der beiden Arten 1952 läßt sich nun in Verbindung mit den an anderer Stelle¹⁾ dargestellten Bionomie-Unterschieden auch in genereller Betrachtungsweise in großen Zügen ein gradologischer Artenvergleich durchführen. Das geschieht am besten durch Abgrenzung der gradologischen Vor- und Nachteile einer Art (*Semiothisa*) gegenüber der anderen.

¹⁾ SCHWENKE, 1953,

Die gradologischen Vorteile von *Semiothisa* gegenüber *Bupalus* sind: größere ökologische Valenz (d. h. größere Widerständigkeit gegenüber abiotischen Faktoren) in wahrscheinlich allen Entwicklungsstadien, nachgewiesenermaßen im Raupenstadium, — geringere biotisch bedingte Mortalität im Eistadium infolge der geschützten Lage der Eier, — geringere — durch abiotische Faktoren und Räuber verursachte — Raupenmortalität auf Grund der schnelleren Überwindung des anfälligen Eiraupenstadiums durch kürzere Entwicklungszeit¹⁾ sowie, insgesamt gesehen, ein besserer Schutz gegen Katastrophen irgendwelcher Art infolge der auseinandergezogenen Gesamtentwicklungszeit.

Diesen Vorteilen stehen als Nachteile gegenüber: geringere Vermehrungspotenz infolge niedrigerer absoluter Eizahl als bei *Bupalus*, — höhere Faltermortalität infolge ausgedehnterer Flugzeit, — höhere Raupenvernichtung durch einen artspezifischen Raupenparasiten sowie schließlich und vor allem: bedeutend größere Puppenmortalität infolge längerer Puppenzeit (Beginn: August anstatt Oktober).

Nach den Puppensuchergebnissen der letzten vier Jahre zu urteilen, überwiegen bei *Semiothisa* die genannten Nachteile etwas über die Vorteile gegenüber *Bupalus*, so daß wohl mit einer im Durchschnitt geringeren Populationsdichte dieser Spannerart (außerhalb von Massenvermehrungen) im Untersuchungsgebiet zu rechnen ist.

F. Warum war die Populationsdichte der beiden Spannerarten im Bestand des Flechten-Kiefernwaldes extrem gering?

Abschließend sei die Frage untersucht, warum in dem 25-jährigen Bestand ST die Dichte von *Bupalus* und *Semiothisa* praktisch gleich 0 war.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden in diesem Bestande von beiden Arten im Winter 1951/52 Puppen ausgelegt²⁾ sowie im Mai, Juni und Juli 1952 Eier und Eiraupen in oben beschriebener Freilandzucht gezogen.

Von den 40 im Oktober 1951 ausgelegten Puppen wurden im Juni 1952 37 wiedergefunden, die sämtlich gesund waren!

Das entspricht den Befunden von FRIEDERICHS & STURM (1942), wonach die günstigsten Puppenlager von *Bupalus piniarius* die trockensten Kiefernwälder vom Flechten- und Heidetyp sind.

¹⁾ Zwar hat *Semiothisa* nur eine kürzere Einzel-Entwicklungszeit der Raupe, dagegen — infolge der auseinandergezogenen Eilegezeit — eine fast ebenso lange Gesamtraupenzeit wie *Bupalus*, wodurch die Eiraupen (im Gegensatz zu *Bupalus*) laufend auftreten; da aber die Eiablage bei *Semiothisa* sich nicht gleichmäßig über die Monate Mai bis Juli verteilt, sondern in den ersten vier Wochen weitaus stärker ist als in der darauffolgenden Zeit, ist anzunehmen, daß die kürzere Entwicklung dieses Hauptteils den *Semiothisa*-Raupen einen Anfangsvorteil gewährt, den die *Bupalus*-Raupen normalerweise nicht wieder aufholen. Gerade 1952 scheint allerdings dieser Vorteil (infolge der anormal hohen abiotisch bedingten Eiraupen-Vernichtung) nicht zur Geltung gekommen zu sein.

²⁾ Die Puppen (und damit die daraus hervorgehenden Stadien) entstammten Puppensuchen in einem dem Stangenholz ST benachbarten Altholz gleichen Waldtyps.

Die Ergebnisse der Raupenzuchten unterschieden sich nicht von denen aus anderen Beständen. Auch hier vernichteten die Witterungsbedingungen den Großteil der Raupen, doch blieben nicht weniger übrig als in den anderen drei Beständen. Auch die *Bupalus*- und *Semiothisa*-Eier (41 und 34 Stück) blieben ohne Mortalität.

Damit dürfte bewiesen sein, daß nicht die größeren Temperaturextreme oder die geringere Bodenfeuchtigkeit die maßgebenden Faktoren für die so extrem niedrige Dichte darstellten. Die Analyse der Boden- und Kronenfauna zeigte, daß auch die räuberischen Spannerfeinde durchaus nicht stärker (sondern, im Gegenteil, viel schwächer) in diesem Bestand als anderswo auftraten.

Die Ursache der niedrigen Dichte kann vielmehr nur in den schon (S. 402) genannten Besonderheiten der biotischen Raumstruktur (also geringe Baumhöhe und Dichte) begründet sein, welche eine für die Spannerfalter zu große Windstärke (verstärkt durch die Lage zwischen zwei Seen) zuläßt. Im ersten Teil der vorliegenden Untersuchung wurde ja gezeigt, wie stark infolge der Zugempfindlichkeit der eierablegenden Falter die Populationsdichte von den während der Eiablage herrschenden Windverhältnissen abhängt.

Der Bestand ST stellte — biocönologisch betrachtet — keinen Waldbestand dar, sondern einen der Kiefernkultur ähnlichen Lebensraum und wurde demgemäß, wie normalerweise die Kiefernkulturen, von den beiden Kiefernspannerarten gemieden.

Zusammenfassung

Vorliegende Untersuchung bildet den zweiten und Haupt-Teil der 1950 begonnenen Untersuchung über den Massenwechsel von *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biocönologischer Grundlage, deren erster Teil (mit dem Charakter einer Voruntersuchung) 1952 veröffentlicht wurde.

Fußend auf der in dieser Voruntersuchung ermittelten, mit den biocönologischen Konzeptionen im Einklang stehenden, Tatsache, daß innerhalb verschiedener (floristisch abgrenzbarer) biocönotischer Kiefernwaldtypen die Populationsdichte der betrachteten beiden Spannerarten zur gleichen Zeit örtlich verschieden, und zwar konstant verschieden, war, wurde die sich daraus ergebende Frage: welche Faktoren diese Unterschiede bedingen, im Jahre 1952 zu beantworten versucht.

Der Versuch bestand dabei in einer Analyse des Gradocöns (SCHWERTFEGER, 1941) der beiden Arten (d. h. desjenigen Faktorenkomplexes, der ihren Massenwechsel bedingt) bei niedriger Populationsdichte und zugleich in vier biocönotisch verschiedenen, gleichaltrigen Kiefernbeständen (F, T, FM und ST).

Die über den Zeitraum einer Generation von *Bupalus* und *Semiothisa* führende Untersuchung gliederte sich in Raumstruktur-, Inventar- und Korrelationsstruktur-Untersuchungen.

Die Raumstruktur-Untersuchungen erstreckten sich auf eine Analyse der wichtigsten abiotischen und biotischen Raumstruktur-Komponenten.

Als abiotische Komponenten wurden die in den beiden Merotopen (Teil-Lebensräumen) der betrachteten Arten, Bodenkrume und Kronenraum, herrschenden Temperatur-, Feuchtigkeits- und Niederschlagsverhältnisse geprüft. Als primärer und wich-

tigste Träger der raumstrukturellen (Biotop-)Eigenschaften erwies sich der Faktorenkomplex „Feuchtigkeit“.

Unter den biotischen Komponenten kommt der Bestandesnadelmasse für die Durchführung der vergleichenden Gradocön-Analyse besondere Bedeutung als Bezugseinheit der Populationsdichte der Spannerarten zu, da die Fundierung der Dichte auf die Flächeneinheit hierbei zu Fehlern führt. An Hand von Wägungen der Frisch-Nadelmasse gefällter Kiefern wurde die Relation Stammdurchmesser/Nadelmasse in einer für die vorliegende Untersuchung genügenden Genauigkeit bestimmt und als Grundlage der Nadelmassen-Bestimmungen verwendet.

Die Inventar-Untersuchungen bestanden in floristischen und faunistischen Artenaufnahmen.

Die floristische Artenaufnahme ließ die ökologische Verwandtschaft der drei Bestände des Erdbeer-Beerkraut-Kiefernwaldes, F, T und FM sowie die davon stark abweichende Stellung des Flechtenbestandes ST erkennen. Innerhalb der ersten drei schufen Feuchtigkeitsunterschiede, pflanzensoziologisch betrachtet, drei Pflanzengesellschafts-Varianten, — biocönologisch betrachtet, drei verschiedene Biocönosen.

In faunistischer Artenaufnahme wurden die in der Bodenkrume sowie in der Kiefernkrone lebenden und als Spannerfeinde in Frage kommenden Tierarten erfaßt. In beiden Merotopen war die Zahl der Räuber proportional der Feuchtigkeit des Bestandes.

Die Korrelationsstruktur-Untersuchungen bestanden in einer populationsdynamischen Analyse der beiden Arten.

Trotz niedriger Populationsdichte und damit fehlender statistischer Sicherung ermöglichte die vergleichende Methode sichere Aussagen über die Vermehrungs- und Vernichtungsfaktoren beider Spannerarten. Unter anderem wurden folgende Ergebnisse erzielt:

An der Puppenmortalität hatten die Parasiten den weitaus größten Anteil (*Bupalus* 1952: 11 bis 14%, 1953: 33 bis 50%, — *Semiothisa*-Winterpuppen 1952: 11 bis 18%, 1953: 18 bis 40% der Gesamt-Puppenpopulation), während die Rolle der Räuber (4 bis 15%) sowie der abiotischen Faktoren (3 bis 7%) nur gering war.

Zur Winterpuppen-Parasitierung von *Semiothisa* kommt die Zwischen-Parasitierung (Sommerpuppen-Parasitierung) in geschätzter Höhe von etwa 10% (1952) und 30% (1953) der Gesamt-Puppenpopulation hinzu.

Als Hauptparasiten der *Bupalus*-Puppen und der Winterpuppen von *Semiothisa* fungierten die Schlupfwespen *Ichneumon nigrarius* Grav. und *I. bilunulatus* Grav. sowie die Tachinen *Carcelia rutilla* Rond. und *Blondelia nigripes* Fall.

Die beiden genannten Ichneumoniden sowie die Chalcidide *Dahlbominus fuscipennis* Zett. wurden als Zwischenparasiten von *Semiothisa liturata* festgestellt.

6 der 10 insgesamt gezogenen Parasitenarten waren beiden Kiefernspannerarten gemeinsam.

Die durch Freilandzucht ermittelte Zahl abgelegter Eier pro Weibchen betrug bei *Bupalus* nur etwa 50, bei *Semiothisa* 65. Als Grund dieser Eizahl-Senkung kommen nur Witterungsunbilden während der Eilegezeit in Frage. Die abiotisch bedingte Faltermortalität ergibt sich daraus zu 62% (*Bupalus*) und 38% (*Semiothisa*).

Als biotischer Vernichtungsfaktor der Falter wurde die Raubfliege *Neoitamus cyanurus* Loew. beobachtet, deren Wirkung aber aus bionomischen Gründen gering blieb.

Die Ei-Mortalität war praktisch gleich 0. Eiparasiten wurden nicht gefunden.

Mit etwa 97,5% (*Bupalus*) und 98,5% (*Semiothisa*) wurde die Gesamt-Mortalität im Raupenstadium berechnet. Durch vergleichende Raupenzuchten im Freiland, durch regelmäßige Untersuchung der Kronen gefällter Kiefern sowie durch Zucht gesammelter Raupen wurde versucht, innerhalb dieser hohen Vernichtungsquote Vernichtungsfaktoren bzw. -Gruppen gegeneinander abzugrenzen. Es wurde dabei gefunden, daß 1952 die abiotischen Faktoren und die Räuber etwa zu gleichen Teilen die Mortalität verursachten.

Bei *Semiothisa liturata* wurde ein spezifischer Raupenparasit, *Rhogas cantherius* Lyle, mit einem Parasitierungsprozent von etwa 2% der Gesamt-Raupenpopulation festgestellt.

In anschließender biocöologisch-synthetischer Betrachtung wurden die aus der Analyse gewonnenen Ergebnisse für einen gradologischen Orts-, Arten- und Zeitvergleich verwendet, der in Form von Antworten zu folgenden Fragenkomplexen durchgeführt wurde:

Welche Faktoren rufen Populationsdichte-Unterschiede hervor

1. innerhalb der Generation einer Art (intraannuäre Populationsdichte-Unterschiede)?,
2. bei einer Art zu verschiedenen Zeiten am selben Ort?,
3. bei einer Art zur selben Zeit an verschiedenen Orten? und
4. zwischen verschiedenen Arten am selben Ort und zur selben Zeit?

Zitierte Literatur

- BAER, W., Die Parasiten der Kieferneule. Ztschr. angew. Ent., **11**, 23—34, 1925.
- BÜRNER, C., Beiträge zur Kenntnis vom Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten. Arb. Biol. Reichsanst., **10**, 405—66, 1921.
- BREMER, H., Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. Ztschr. angew. Ent., **14**, 254—272, 1929.
- EIDMANN, H., Der Kiefernspanner in Bayern im Jahre 1925 mit besonderer Berücksichtigung des Parasitenproblems. Ztschr. angew. Ent., **12**, 51—90, 1927.
- ENGEL, H., Über die Populationsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in verschiedenen Bestandestypen. Ztschr. angew. Ent., **29**, 116—163, 1942.
- ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas, **3**, Berlin, 1931.
- FRIEDERICHS, K., Kiefernspanner und Parasiten nach der Gradation. Ztschr. angew. Ent., **19**, 130—143, 1932.
- , SCHAERFFENBERG, B. & STURM, H., Über die Feinde des Kiefernspanners, mit Berücksichtigung des Mischwaldes. Ztschr. angew. Ent., **27**, 624—644, 1941.
- & STURM, H., Kiefernspanner und Bodenfeuchtigkeit. Mit Bemerkungen über die Kieferneule. Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., 295—324, 1942.
- GÄBLER, H., Nadelmassen der Fichte und Kiefer, sowie kritische Ei-, Falter- und Kotzahlen der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzd. Berlin, **4**, 81—92 und 121—131, 1950.
- LYLE, G. T., Contributions to our knowledge of the British Braconidae. Nr. 4: Rhogadidae. Entomologist, **52**, 134—36 & 149—155, 1919.
- MARTINI, E., Zur Terminologie in der Lehre vom Massenwechsel der Organismen. Ztschr. angew. Ent., **18**, 440—459, 1931.
- MELIN, D., Contributions to the Knowledge of the Biology, Metamorphosis and Distribution of the Swedish Asilids. Zool. Bidr. Uppsala, **8**, 1—312, 1923.
- MEYER, E., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung der Forleule. Ztschr. angew. Ent., **18**, 1—56, 1931.
- RAMMNER, W., Gibt es eine Biozönose der Ackerbaulandschaft? Wiss. Ztschr. Karl Marx-Univ. Leipzig, **7/8**, 453—55, 1952/53.
- 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 Kieferengebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde. Beitr. Ent., **2**, 1—55, 1952 (a).
- , Unsicherheitsfaktoren bei der Kiefernspannerprognose und Möglichkeiten ihrer Überwindung. Beitr. Ent., **2**, 189—243, 1952 (b).
- , 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, p. 86—162, 1953 (b).
- SCHWERDTFEGER, F., Das Ende des Kiefernspannerfraßes in der Letzlinger Heide 1930. Ztschr. Forst- u. Jagdw., **63**, 273—293, 1931.
- , Untersuchungen über die Mortalität der Forleule (*Panolis flammea Schiff.*) im Krisenjahr einer Epidemie. Hannover 1935.
- , Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Ztschr. angew. Ent., **28**, 254—303, 1941.
- , Untersuchungen über den „Eisernen Bestand“ von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius L.*), Forleule (*Panolis flammea Schiff.*) und Kiefernswärmer (*Hyloicus pinastri L.*). Ztschr. angew. Ent., **34**, 216—283, 1952.
- STELLWAAG, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monogr. angew. Ent., Nr. 6, Berlin, 1921.
- SUBKLEW, W., Untersuchungen über die Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius L.*). Der Kiefernspanner 1937. Herausgeg. von F. SCHWERDTFEGER. Hannover, p. 10—51, 1939.
- THALENHORST, W., Zur Biologie des Kiefernspannerparasiten *Ichneumon nigritarius Grav.* Ztschr. angew. Ent., **26**, 185—208, 1939.
- , Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Ztschr. angew. Ent., **32**, 1—48, 1950.
- , Vergleichende Betrachtungen über den Massenwechsel der Kiefernbuschhornblattwespen. Ztschr. angew. Ent., **35**, 168—182, 1953.
- THOMPSON, W. R., A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests. Imp. Agric. Bureau, Inst. Ent., Parasite Service, Belleville, Ont., Sect. 1: Parasite Host Catalogue, Part. 5—10: Parasites of the Lepidoptera, 1944—1950.
- ZABEL, J., Die Kamelhals-Fliege. Natur und Volk, **71**, 187—196, 1941.
- ZWÖLFER, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kiefernleule *Panolis flammea Schiff.* Ztschr. angew. Ent., **17**, 475—562, 1931.

Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem großen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluß auf das Verhalten der Tiere

VON ERNST MERKER & MARIA WILD

Forstzoologisches Institut der Universität Freiburg i. Brg.

(Mit 8 Textfiguren)

Inhalt:

1. Einleitung	452
2. Der Bau der Gonaden	453
3. Das Reifen der Gonaden und die Farbe des Chitinpanzers	453
4. Der wechselnde Zustand der Gonaden im Laufe des Jahres	460
a) Die Beschaffenheit der Gonaden beim Erscheinen der Käfer im Frühjahr	460
b) Im Sommer	461
c) Im Herbst beim Aufsuchen der Winterverstecke	461
5. Die Abhängigkeit des Brutfluges der Käfer von der Gonadenreife und der Temperatur	463
6. Zusammenfassung	467
7. Literatur	468

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Schwenke Wolfgang

Artikel/Article: [Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. II. Über die Faktoren, die die Populationsdichteunterschiede der beiden Spannerarten in verschiedenen Kiefernwaldtypen außerhalb einer Massenvermehrung verursachen. 388-451](#)