

**Die Entwicklung des großen Fichtenborkenkäfers  
Ips typographus L.  
im Hochschwarzwald (1000—1200 m ü. M.)  
und ihre Abhängigkeit vom Klima  
1947—1950 <sup>1)</sup>**

von

**M. Wild**

(aus dem Forstzoologischen Institut der Universität)

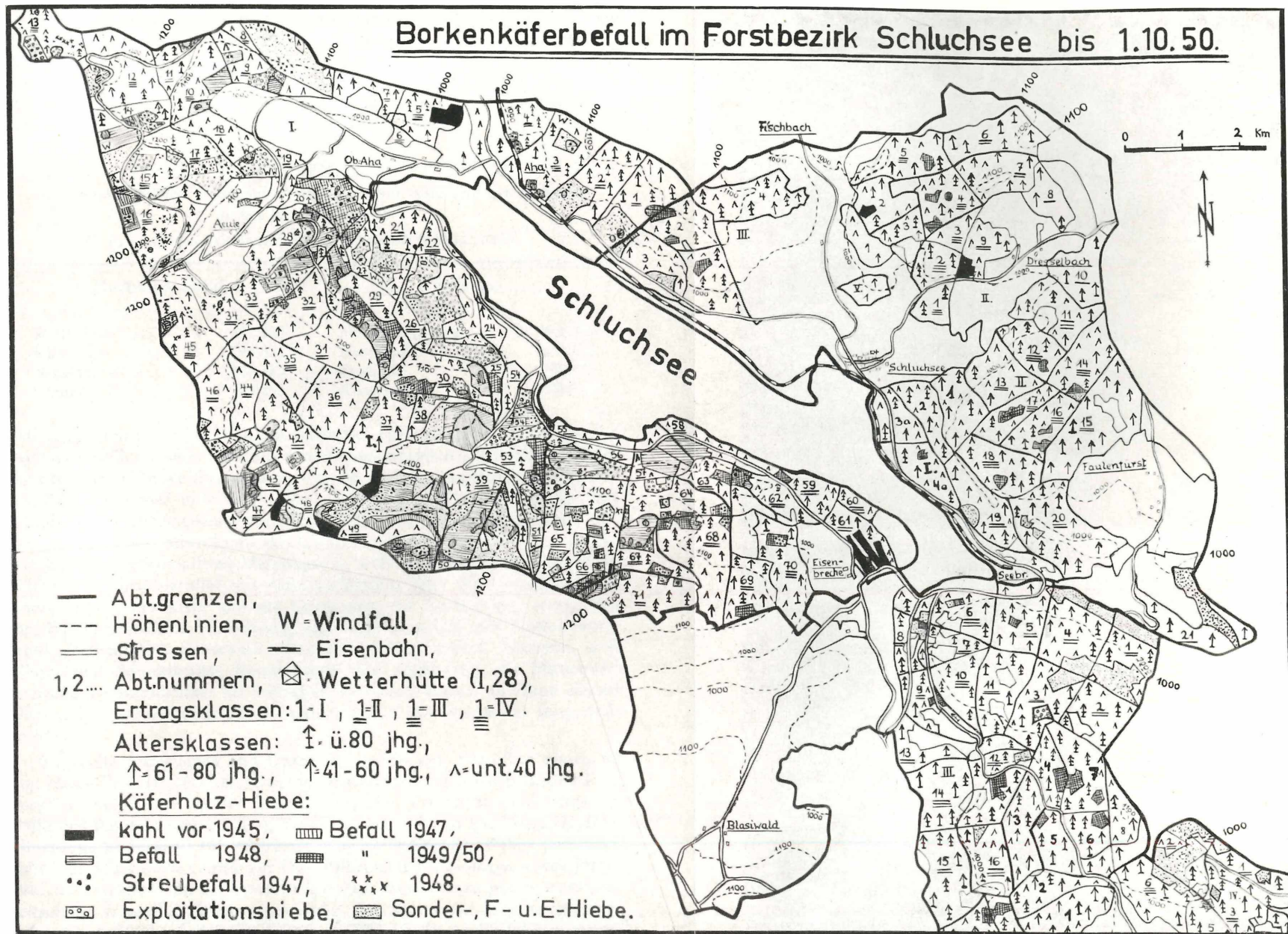
**Inhaltsübersicht**

I. Die Reviere des Forstamts Schluchsee	124
1. Geographische Lage	124
2. Die Pflanzendecke	126
II. Das Klima des Schluchseegebietes, im besonderen auf der Südwestseite des Sees im Raum von Aeule	128
1. Allgemeine Klimaangaben	128
2. Die Witterung in den Beobachtungsjahren 1947—1950	128
3. Die Meßergebnisse von Aeule, vgl. mit den Daten der meteorolo- gischen Stationen St. Blasien, Neustadt, Menzenschwand, Höchen- schwand und Schluchsee	129
a) Die Temperaturen und Wärmesummen	129
b) Die Niederschläge und relative Feuchte der Luft	132
III. Die Vorbedingungen für die Käferschäden im Schluchseegebiet	134
1. Klima und Käferbefall	136
2. Die Höhenlage der Käferherde und der Einfluß des Wasserhaushalts der Fichten auf die Übervermehrung der Buchdrucker	138

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Nath.-Math. Fakul-  
tät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br.

3. Wind- und Schneebruchholz als begünstigender Faktor bei der Ausbreitung der Käferherde	139
4. Borkenkäferbefall und Bestandsalter	140
5. Frühere und jetzige Schäden im Forstbezirk Schluchsee	140
IV. Der Einfluß des Kleinklimas auf die Entwicklung der Borkenkäfer	142
1. Das Kleinklima in einem Käferherd	142
a) Die Bodentemperaturen	144
b) Die Lufttemperaturen	145
c) Die Kambialtemperaturen	145
An stehenden Bäumen	145
An liegenden Stämmen	146
2. Die Entwicklung der Buchdrucker in Abhängigkeit vom Klima	150
a) Das Erscheinen der Käfer im Frühjahr auf dem Hochschwarzwald	150
b) Das Schwärmen der Buchdrucker im Gebiet von Aeule	154
c) Der Befall liegenden und stehenden Holzes im Frühjahr	155
d) Entwicklungsdauer und Verlauf einer Generation	156
V. Der Reifezustand der Borkenkäfer im Frühjahr und Herbst	161
VI. Die Überwinterung der Buchdrucker	162
1. Die Überwinterung Brutbaum und in den unteren Stammabschnitten befallener und gesunder Fichten	162
2. Die Überwinterung in Wurzelstöcken und unterirdischen Wurzeln	163
3. Die Überwinterung der Buchdrucker im Boden	164
VII. Die Bevölkerungsdichte der Borkenkäfer bei Aeule	168
1. Vermehrung und Vernichtung	168
2. Die Befallsdichte in den Jahren 1947—1950	171
VIII. Zusammenfassung	172
Literaturverzeichnis	175

# Borkenkäferbefall im Forstbezirk Schluchsee bis 1.10.50.





Die Borkenkäferkalamität des letzten Jahrzehnts führte auch auf dem Hochschwarzwald zu erheblichen Fichtenverlusten. Sie erreichten, obwohl das Klima als einer der wichtigsten, die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren im Gebirge besonders käferungünstig schien, ähnlich hohe Werte wie in den klimatisch bevorzugten Schadensrevieren des Bodenseeraumes (MERKER 1952).

Tabelle 1

**Borkenkäferschäden in fm auf dem Hochschwarzwald und am Bodensee  
in den Jahren 1942—1950**

(nach Daten der BADISCHEN LANDESFORSTVERWALTUNG)

Hochschwarzwald		Bodensee	
St. Blasien	291 213	Meßkirch (Staat)	292 736
Schluchsee	145 321	Radolfzell	158 229
Neustadt	123 583	Stockach	58 599
Bonndorf	85 295	Konstanz	50 812

Das Gebiet um Aeule im Forstamt Schluchsee (Abb. 1) gilt als ausgesprochen rau und kühl. Da dort ebenfalls starke Insektenschäden auftraten, wurden die besonderen Umweltbedingungen für die Buchdrucker im Gebirge in diesen Revieren näher untersucht. Vor allem interessierten die klimatischen Unterschiede der Umgebung von Aeule, und in welcher Abhängigkeit vom Groß-, Klein- und Mikroklima die Käferentwicklung stand. Hierzu wurden umfangreiche bioklimatische Messungen in befallenen Waldgebieten und auf Käferkahlf lächen parallel mit Untersuchungen über die Entwicklungsgeschwindigkeit, die Reife und die Generation der Borkenkäfer sowie über ihre Populationsdichte, Vermehrung und Vernichtung auf dem Hochschwarzwald durchgeführt. Inwieweit neben dem Klima andere Faktoren, z. B. Wind- und Schneebrüche, Bestandsalter und Höhenlage, die Massenvermehrung der Buchdrucker bei Schluchsee förderten, konnte an Hand eigener Untersuchungen wie auch durch Zahlenmaterial des Forstamtes festgestellt werden.

Wertvolle Anregungen und Unterstützung bei den Versuchen erhielt ich von Herrn Prof. Dr. MERKER (Direktor des Forstzoologischen Institutes Freiburg). Ferner danke ich den Herren Prof. Dr. LOSSNITZER (Direktor des Badischen Landeswetterdienstes), Prof. LANGBECK † und Dr. BUSSE (Kurortklimastelle St. Blasien) für zahlreiche meteorologische Ratschläge und wertvolle Klimadaten. Die Geräte zur Durchführung der Messungen waren Herrn Prof. Dr. MERKER von der FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT DER DEUTSCHEN WISSENSCHAFT freundlich überlassen worden. Die BADISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG stellte ebenfalls in dankenswerter Weise bedeutendes Zahlenmaterial

zur Verfügung. Auch die Herren Forstmeister DUMMEL und SAUER (Schluchsee) und Oberforstmeister Dr. SCHWEIGLER (St. Blasien) förderten die Untersuchungen durch ihren Rat und stellten Aufzeichnungen und Unterlagen der Forstämter zur Verfügung. Allen, die bei Messungen und Versuchen wertvolle Hilfe leisteten, sei hier herzlich gedankt.

## I. Die Reviere des Forstbezirks Schluchsee

### 1. Geographische Lage

Die Waldungen des Forstamts Schluchsee umgeben, in vier Distrikte eingeteilt, das langgezogene, nordwest-südöstlich ziehende Becken des Sees. Die gesamte Bodenfläche beträgt 3408,4 ha; davon waren 3184,7 ha bewaldet (FORSTEINRICHTUNGSWERK 1927).

Der größte und waldreichste Bezirk, D i s t r i k t I, umfaßt die Ahatal- und Ahamer-Haldenwaldungen im NW, W und SSW des Forstamts mit 1945,9 ha. Das Gebiet zeigt eine starke orographische Gliederung und weist die größten Höhenunterschiede im Bereich des Forstamts auf: von ca. 900 m Höhe am See steigt das Gelände bis auf 1297 m zur Schnepfhalde und auf 1277 m zum Kapellenkopf an (Abb. 1, 2). Morphologisch noch zum Hochflächengebiet des Feldbergs gehörend, stellen die ebengenannten Kuppen Reste der pliozänen Landschaft dar, die ihr Gepräge durch den Feldberggletscher erhielt. Sein südöstlich abfließender Teil hat Mulden und wannenförmige Täler in die Höhenzüge gehobelt, die seit dem Rückgang des Gletschers kaum eine Änderung erfahren haben (ERB 1948). In einem dieser Täler liegt das 1716 vom Kloster St. Blasien als Glasbläsersiedlung angelegte Aeule. Auf beiden Seiten umgeben Weidflächen und einige ertragsarme Felder, an die 40—100jährige Fichtenbestände grenzen, den Ort. Am Grund der Talsohle fließt ein vom Aeulemer Kreuz kommender kleiner Bach zum Schluchsee hin.

D i s t r i k t II umfaßt die Waldgebiete der nordöstlichen Seeseite am Dresselbach bei Hinterwald und Faulenfürst (Abb. 1). Auch hier erweist sich die Landschaft stark gegliedert, doch betragen die Höhenunterschiede maximal nur 150 m; die Kuppen steigen von 950 auf 1100 m.

D i s t r i k t III schließt sich südlich an Distrikt II an und grenzt, am südöstlichen Schluchseende gelegen, an das Gebiet von St. Blasien, während D i s t r i k t IV, Lanzendorf, im Süden in den Uhlinger Forstbezirk vorragt. Die Höhenunterschiede der letzten beiden Distrikte erreichen nahezu die des Distrikts I. Die Kuppen steigen von 680 auf 1100 m.

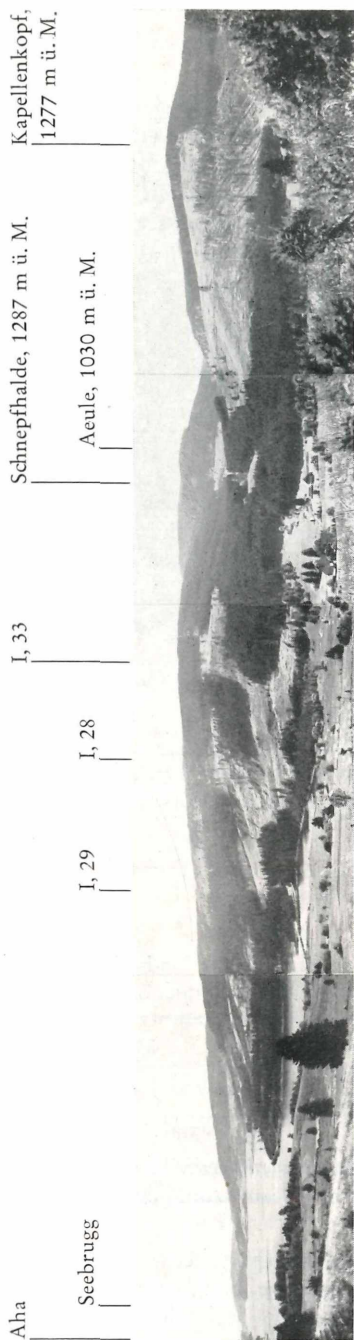


Abb. 2: Das SSW-Ufer des Schluchsees, Distrikt I

## 2. Die Pflanzendecke

Weite Flächen des Forstamts Schluchsee werden von der Fichte beherrscht, die größtenteils rein, mitunter aber auch mit Tanne und Buche zusammen vorkommt. Das Mischungsverhältnis der Holzarten in Prozent der überschirmten Fläche des Gesamtforstamts beträgt:

Fi 88; Ta 5; Bu 5; Fo 2; Lä, Dou, Esche in Streugruppen  
(FORSTEINRICHTUNGSWERK 1927).

Die Fichte ist hier standortsgemäß und meist von gutem Wuchs. Sie steht bis in nahezu 1300 m Höhe größtenteils rein, doch soll ihre Entwicklung in den höchsten Lagen langsamer sein. Die Fichte muß in diesen Gebieten schon früh dominiert haben, da in alten Urkunden des Klosters St. Blasien aus der Zeit der Glashüttengründungen (erstmal 1579) bereits ausgedehnte Fichtenwälder beschrieben wurden.

Die Tanne steht in Altholzmischbeständen der mittleren und unteren Lagen, in Hochlagen ist sie seltener eingesprengt.

Buchen treten hauptsächlich in mittleren Höhen als eingestreute Bestandteile in Erscheinung, stehen aber auch in einigen Abteilungen (I/48, 49) noch in 1200 m. Früher kamen sie in ausgedehnteren Gruppen vor.

Die übrigen Holzarten, wie Forle, Lärche, Douglasie, Esche, stocken nur in vereinzelten Streugruppen. An feuchten Orten und z. T. auch auf Geröllhalden steht Ahorn eingesprengt, der bisweilen die Buche vertritt, aber keine sauren Böden liebt. Dort ist eher die Linde in tiefwurzelnden Einzelexemplaren anzutreffen. Die Vogelbeere wächst in kleinen Gruppen teilweise bis in große Höhen (FORSTEINRICHTUNGSWERK 1927).

Über das Altersklassenverhältnis der Bestände gibt Tab. 2 Aufschluß:

Tabelle 2  
Altersklassenverhältnis in Prozent der Fläche im Gesamtforstamt  
(FORSTEINRICHTUNGSWERK SCHLUCHSEE, 1927)

0—20	21—40	41—60	61—80	81—100	100jährig
12	19	14	10	16	29

Die über 100 Jahre alten Bestände wiesen namentlich in den Distrikten I und IV einen starken Übervorrat auf zuungunsten der restlichen Altersklassen.

Die Vegetation ist den Bodenverhältnissen, der Höhenlage, den häufig ungünstigen Expositionen (zahlreiche Nord- und Nordosthänge) und vor allem dem ausgeprägten Gebirgsklima weitgehend angepaßt.



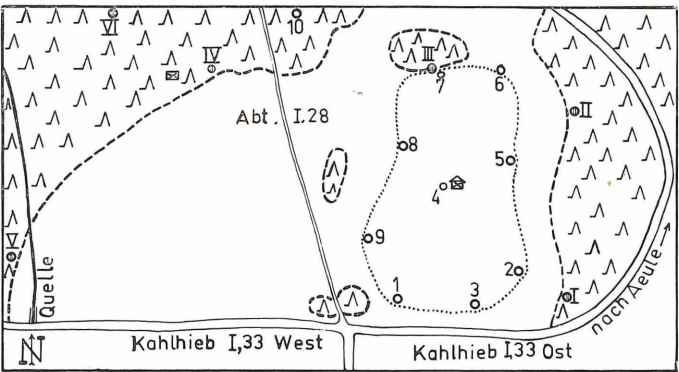


Abb. 3: Klima-Meßstelle bei Aeule

oben: Käferhieb in Abt. I/28. Kleine Kuppe mit Wetterhütte (1950 aufgen.)  
unten: Skizze der Meßstelle: Lage der Meßbäume

## II. Das Klima des Schluchseegebietes, im besonderen auf der Südwestseite des Sees im Raum von Aeule

### 1. Allgemeine Klimaangaben

Der Forstbezirk Schluchsee hat mit einer mittleren Jahrestemperatur von etwa  $5,5^{\circ}\text{C}$  und einer durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge von etwa  $1200\text{ l/m}^2$  (NACH WITTERUNGSBERICHTEN DES BADISCHEN LANDESWETTERDIENSTES) ein kühles, rauhes und niederschlagsreiches Gebirgsklima (vgl. „STATISTIK DES FORSTBEZIRKS ST. BLASIEN VON 1886“). Es herrschen langandauernde, schneereiche Winter mit kurzen Übergängen zu heißen Sommern, denen gewöhnlich ein langer, meist heiterer und warmer Herbst folgt. Temperatur und Witterung erfahren hier, wie überall im Gebirge, namentlich im Sommer rasche Änderungen.

Die stark wechselnden Hanglagen und die Höhenunterschiede des Gebiets bedingen örtliche Abweichungen von den obengenannten Jahresmitteln. Um den Temperatur- und Feuchtegang der Luft im Untersuchungsgebiet möglichst genau zu erfassen, wurde bei Aeule in Abt. I/28 eine Klimastation errichtet. Als Meßort diente ein im Frühjahr 1947 inmitten eines damals noch fast geschlossenen Fichtenrevieres entstandener kleiner Käferhieb, der auf einer schwachen, nur nach N und NO stärker abfallenden Kuppe 1087 m ü. M. liegt (Abb. 2 und 3).

Die Messungen erfolgten vom 16. 4. 1948 an und wurden nur im Winter, wenn der Thermohygrograph infolge starker Schneeverwehungen aus dem Revier in den Ort genommen werden mußte, unterbrochen. Die fehlenden Werte dieser Monate wurden nach Aufzeichnungen der Klimastation St. Blasien rekonstruiert (HANN-KNOCH 1932). Gelegentliche Ausfälle des Geräts im Sommer konnten auf die gleiche Weise ausgeglichen werden. Der bei Aeule stehende Thermohygrograph wurde von uns mittels eines ASSMANNschen Aspirationspsychrometers laufend kontrolliert und die nötigen Korrekturen bei Berechnung unserer Klimadaten berücksichtigt. Es ergab sich für die Temperatur eine durchschnittliche Abweichung von  $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ , für die relative Feuchte  $\pm 5,4\%$ , doch traten bei der letzteren Abweichungen bis zu  $12\%$ , namentlich bei niedrigen Feuchtegraden, auf.

Die Niederschläge wurden bei Aeule in rund 1030 m ü. M. und ca. 750 m Luftlinie von der Beobachtungsstelle im Walde entfernt täglich gemessen.

### 2. Die Witterung in den Beobachtungsjahren 1947—1950

Über die Wetterverhältnisse der letzten Jahre gaben amtliche Aufzeichnungen und Witterungsberichte der nächstgelegenen Stationen St. Blasien, Menzenschwand, Neustadt und Feldberg Aufschluß.

Der Beobachtungszeitraum von 1947—1950 umfaßt vier klimatisch stark unterschiedliche Jahre:

1947 folgte einem mäßig warmen, niederschlagsreichen Frühjahr ein heißer, trockener Sommer, der bis Ende September außergewöhnlich hohe Temperaturen und geringe Niederschläge brachte. Erst im November setzte trübes, aber mildes Winterwetter ein. Das Jahr 1948 war im ganzen gesehen nicht zu kühl bei durchschnittlichen Niederschlagsmengen (Tab. 3, 5). Nach einem z. T. sehr warmen Frühjahr begann der Sommer früh, wurde aber später kühl und naß. Erst der Spätsommer und Herbst brachten wieder warmes Wetter, das bis in den Dezember hinein anhielt. Es folgte das für die Käferentwicklung günstigere 1949, das mit milden Wintertemperaturen begann. Das Frühjahr war mit Ausnahme einiger Kälteperioden im März und April warm. Mai und Juni blieben kühl, und erst der nun einsetzende Sommer wurde heiß und sehr trocken. Es folgte ein milder, niederschlagsarmer Herbst und schließlich ein unfreundlicher, nasser Winter. Das Jahr 1950 brachte nach einem teilweise kalten Frühjahr (März und Mai waren warm) einen heißen, aber kurzen Sommer mit mehrfach außergewöhnlich hohen Temperaturen, die jedoch hinter denen von 1947 zurückblieben. Der Herbst begann früh, war kalt und niederschlagsreich und wich einem frühen Winter.

### 3. Die Meßergebnisse von Aeule, verglichen mit den Daten der meteorologischen Stationen St. Blasien, Neustadt, Menzenschwand, Höchenschwand und Schluchsee

Um das Klima der Reviere um Aeule gegenüber demjenigen der Umgebung klar herauszustellen, wurden die Temperatur-, Feuchte- und Niederschlagswerte des ganzen Gebietes miteinander verglichen. Die Meßstelle in St. Blasien diente hierbei als Basisstation.

#### a) Die Temperaturen und Wärmesummen

In den Waldgebieten um Aeule mit ihrem auffallenden Mangel an reinen Südhängen (nur nordwestlich von Aeule zum Kapellenkopf hinauf, gegen Aha hin, und auf der Nordostseite des Sees kommen einige nach Süden exponierte Hänge vor) bedingen die zahlreichen Nord- und Nordosthänge weitgehend die niedrigen Temperaturen dieser Gegend und erklären die langen Winter und die oft bis ins späte Frühjahr geschlossen bleibende Schneedecke. Die Eschen blühen meist um Aha zwei bis vier Tage früher als um das kaum 90 m höher gelegene Aeule, und auch die Buchen schlagen dort früher aus. Im Herbst schloß sich analog den Frühjahrsverhältnissen die Schneedecke zwei bis fünf Tage früher.

Die 300 m höher und freier als St. Blasien gelegene Meßstelle bei Aeule hatte in den Beobachtungsjahren 1948—1950 eine kleinere Temperatur-

amplitude als die Klimastation im Albtal. Das Maximum der Luftwärme lag in Abteilung I/28 durchschnittlich  $3^{\circ}\text{C}$  tiefer als in St. Blasien (Tab. 3).

Tabelle 3  
Mittelwerte der Lufttemperatur in  $^{\circ}\text{C}$

Jahr	Beobach- tungszeit	Maximum			Minimum			Monatsmittel		
		Aeule	St. Blasien	Dif. A-St.Bl.	Aeule	St. Blasien	Dif. A-St.Bl.	Aeule	St. Blasien	Dif. A-St.Bl.
1948	April—Okt.	13,6	16,9	—3,3	6,5	5,3	1,2	9,5	10,6	—1,1
	Ges. Jahr	—	12,4	—	—	1,6	—	—	6,4	—
1949	April—Okt.	16,2	19,3	—3,1	6,1	5,3	0,8	11,4	11,7	—0,3
	Ges. Jahr	10,6	13,2	—2,6	2,5	1,1	1,4	6,5	6,6	—0,1
1950	April—Okt.	14,7	17,9	—3,2	6,8	5,5	1,3	10,3	11,3	—1,0
	Ges. Jahr	—	—	—	—	—	—	—	—	—

In den Monaten April bis Oktober vergrößerte sich diese Differenz auf durchschnittlich  $3,2^{\circ}\text{C}$ , während im Winter bei ausgeglichenerem Temperaturgang der Unterschied auf  $1,5$  bis  $2^{\circ}\text{C}$  sank. Die größte Differenz der mittleren Monatsmaxima trat im September 1950 auf mit  $4,4^{\circ}\text{C}$ , die der Tageshöchstwerte mit  $8,1^{\circ}\text{C}$  am 3. 9. 1949.

Die Minima waren bei Aeule von April bis Oktober durchschnittlich  $1,1^{\circ}$  höher als in St. Blasien, das auf Grund seiner Tallage die nächtliche Kaltluft in einem Kältesee sammelte.

Die Tages- und Monatsmitteltemperaturen blieben in Abteilung I/28 von April bis Oktober um  $0,8^{\circ}\text{C}$  niedriger als in St. Blasien. In den Wintermonaten traten analog den Maximaltemperaturen geringere Unterschiede auf. Entsprechendes konnte beim Vergleich der Tagesmittel bei Strahlungswetter und Bewölkung beobachtet werden.

Gegenüber H ö c h e n s c h w a n d zeigten die Gebiete um Aeule trotz ähnlicher Höhenlage bedeutende Unterschiede. Die freigelegene Gipfelstation hatte höhere Extreme als sie um das bewaldete Aeule gemessen wurden. Die Mitteltemperaturen waren durchschnittlich  $0,9^{\circ}\text{C}$  höher als in Abt. I/28.

Im Vergleich zu M e n z e n s c h w a n d, das etwas ausgeglichene Temperaturen hat als St. Blasien, war Aeule von April bis Oktober durchschnittlich  $0,4^{\circ}\text{C}$  kälter. Auch die Wintermonate waren in Menzenschwand wärmer als in Aeule.

In S c h l u c h s e e wurde ebenfalls eine geringere tägliche Temperaturamplitude als in St. Blasien festgestellt (LANGBECK, BUSSE 1948). Sie war

hier durch den Einfluß des nahen Sees bedingt, der auch eine relativ hohe Luftfeuchte verursachte.

Zwischen dem entfernten Neustadt und Aeule ergaben sich größere Unterschiede, die im Mittel für die Monate April bis Oktober  $1,2^{\circ}\text{C}$  betrug. Neustadt hatte sogar etwas höhere Temperaturen als St. Blasien, war aber niederschlagsärmer und hatte eine geringere relative Luftfeuchte.

Das kühlere Klima von Aeule trat beim Vergleich der Wärmesummen besonders deutlich hervor. Die stündlich gemessenen Lufttemperaturen über  $7^{\circ}\text{C}$  wurden addiert; so erhielt man die Wärmemengen, die den Borkenkäfern bei ihrer Entwicklung verfügbar waren. Wir legten der Berechnung  $7^{\circ}\text{C}$  deshalb als Schwellenwert zugrunde, weil die Buchdrucker bei dieser Temperatur aktiv zu werden begannen (MERKER 1951, WILLMANN 1951).

Die so erhaltenen Stundengrade ermöglichten es, zusammen mit Niederschlägen und den beobachteten Entwicklungszeiten das durchschnittliche Wärmebedürfnis einer Käfergeneration zu erfassen (Abb. 9).

Das Jahr 1948, das nur eine Käfergeneration reifen ließ, stand in der Gesamtsumme der Wärmemengen während der hauptsächlichen Entwicklungsperioden von April bis Oktober weit hinter den beiden folgenden Jahren zurück (Tab. 4). Die hohen Herbsttemperaturen konnten die entwicklungshemmende Kühle des Sommers nicht mehr ausgleichen. — Das günstigere 1949 brachte bereits im April hohe Wärme; die Sommer- und Herbstsummen stiegen ebenfalls beträchtlich an und gestatteten den Borkenkäfern ein rasches Fortkommen. — 1950 wurden erst im Mai käfergünstige Wärmesummen erreicht. Die durch verspätetes Schwärmen (Kap. IV, 2) für die Entwicklung und Zahl der Generationen verlorene Zeit konnten die Buchdrucker trotz hoher Stundengrade im Sommer (Tab. 4) nicht mehr einholen, so daß auch 1950 auf dem Hochschwarzwald nur eine Käfergeneration reifte (Abb. 9).

Die Wärmesummen von April bis Oktober waren in den Jahren 1948 bis 1950 in Aeule gegenüber St. Blasien um durchschnittlich 3553 Stundengrade, gegenüber Neustadt um 3050 Stundengrade niedriger, das bedeutet einen monatlichen Unterschied von 507 bzw. 431 Stundengraden (Tab. 4). Die Differenzen der Gesamtjahressummen vergrößerten sich in der Regel noch (1949, Tab. 4). Ferner ergab sich, daß die Monatssummen der Tage, in denen die Temperaturen über  $7^{\circ}\text{C}$  stiegen, bei Aeule am niedrigsten blieben, und zwar waren sie gegenüber St. Blasien um 0 bis 21, im Durchschnitt um 1,6 Tage, und gegenüber Neustadt um durchschnittlich 2 Tage kleiner. Auch die Gesamtzahl der Stunden mit Temperaturen über  $7^{\circ}\text{C}$  blieb in Aeule in der Regel niedriger als in St. Blasien und Neustadt. Betrachtet man dagegen die mittlere tägliche Dauer der Temperaturen über  $7^{\circ}\text{C}$ , so erweist sich Aeule als begünstigt gegenüber den genannten Stationen.

Tabelle 4  
Die Wärmesummen über 7° C in Stundengraden

Jahr	Meßort	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.
1948	Aeule (1087 m)	—	—	—	709	2 645	3 015	3 419	5 131
	St. Blasien (785m)	37	62	976	1 321	3 464	3 883	4 317	5 042
	Neustadt (807 m)	237	201	1 558	2 005	3 312	3 870	4 437	5 555
1949	Aeule (1087 m)	0	13	210	2 266	1 590	3 634	6 854	5 374
	St. Blasien (785m)	1	96	456	2 558	2 356	4 391	6 769	6 309
	Neustadt (807 m)	8	173	291	2 350	2 373	4 819	5 891	5 488
1950	Aeule (1087 m)	—	—	—	223	2 728	6 053	6 982	5 381
	St. Blasien (785m)	3	30	647	454	3 755	5 849	7 256	5 954
	Neustadt (807 m)	4	55	641	499	3 583	5 934	7 025	5 488

Jahr	Meßort	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Summe	
						April—Oktober	Gesamt-Jahr
1948	Aeule (1087 m)	3 116	1 340	418	117	19 375	—
	St. Blasien (785m)	3 502	1 459	270	8	22 988	24 311
	Neustadt (807 m)	3 384	2 151	517	62	24 714	27 289
1949	Aeule (1087 m)	4 470	2 392	0	0	26 580	26 803
	St. Blasien (785m)	5 024	2 247	36	24	29 654	30 367
	Neustadt (807 m)	4 689	2 100	99	2	27 710	28 283
1950	Aeule (1087 m)	2 045	1 025	89	0	24 437	—
	St. Blasien (785m)	3 326	1 809	104	2	28 403	29 189
	Neustadt (807 m)	2 898	1 507	154	8	27 024	27 886

#### *b) Die Niederschläge und relative Feuchte der Luft*

Die Niederschlagsmessungen konnten in Aeule erst vom Mai 1950 an durchgeführt werden. Die fehlenden Monatssummen von Januar bis April sowie die der Jahre 1948 und 1949 wurden nach dem Reduktionsverfahren für Niederschläge (HANN-KNOCH 1932) als Mittel zwischen Schluchsee und Menzenschwand errechnet. Das im Lee des Feldbergs gelegene Gebiet um Aeule ist verhältnismäßig niederschlagsreich. Einen großen Teil der Jahresmengen bringen die Wintermonate durch den meist erheblichen Schneefall, doch sind auch die Sommermonate im Vergleich zur Umgebung nicht niederschlagsarm (Tab. 5).

Da für die Buchdrucker namentlich der von April bis Oktober gefallene Regen biologisch entscheidend ist, wird der begünstigende Einfluß der beiden trockenen Sommer 1947 und vor allem 1949 auf die Käfervermehrung im Gegensatz zur niederschlagsreicheren Zeit der Jahre 1948 und 1950 leicht verständlich. In den Wintermonaten trat die unterschiedliche Niederschlagsverteilung in den einzelnen Jahren meist nicht deutlich hervor: das nur während des Sommers nasse Jahr 1948 hatte im November und Dezember

Tabelle 5  
Die monatlichen Niederschläge von 1947—1950 in L/m<sup>2</sup>

Jahr	Station	m ü. M.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.
1947	St.Blasien	785 m	97	75	227	126	61	50	61	61
	Neustadt	807 m	68	54	133	53	68	44	67	123
1948	St.Blasien	785 m	254	152	50	110	75	163	174	141
	Neustadt	807 m	175	140	44	98	69	115	146	110
1949	Menzen- schwand	885 m	93	39	50	186	122	72	30	101
	St.Blasien	785 m	68	23	72	121	106	51	17	87
	Neustadt	807 m	90	37	86	115	87	70	12	94
	Aeule	1030 m	(48)	(208)	(31)	(151)	124	79	137	161
1950	Schluchsee	910 m	—	239	21	126	126	66	113	149
	M'z'schw.	885 m	50	323	25	166	150	92	152	168
	St.Blasien	785 m	38	198	21	141	101	75	91	164
	Neustadt	807 m	37	193	17	122	94	61	105	148

Jahr	Station	m ü. M.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Summe April—Okt.	Jahres- Summe
1947	St.Blasien	785 m	43	37	283	315	439	1 436
	Neustadt	807 m	37	30	202	197	422	1 076
1948	St.Blasien	785 m	30	52	63	37	745	1 301
	Neustadt	807 m	50	46	55	41	634	1 088
1949	Menzen- schwand	885 m	84	43	152	224	637	1 194
	St.Blasien	785 m	92	28	121	157	502	943
	Neustadt	807 m	72	17	88	100	468	867
	Aeule	1030 m	183	54	354	88	889	1 618
1950	Schluchsee	910 m	171	42	376	80	793	—
	M'z'schw.	885 m	228	58	471	120	1 014	2 004
	St.Blasien	785 m	177	43	397	79	792	1 525
	Neustadt	807 m	135	34	306	90	689	1 342

( ) Werte rekonstruiert nach HANN-KNOCH (1932)

geringere Niederschläge als die Jahre 1947, 1949 und 1950, wodurch sich die Gesamtjahressummen 1947—1950 weniger voneinander unterschieden, als die in den einzelnen Monaten gefallenen Mengen vermuten ließen (Tab. 5).

In Aeule fielen die Niederschläge in größerer Menge als in St. Blasien, Schluchsee und Neustadt, waren aber geringer als in Menzenschwand (Tab. 5).

Die relative Feuchte der Luft war, ähnlich den Niederschlägen, bei Aeule höher als in St. Blasien, Höchenschwand, Schluchsee und Neustadt, aber niedriger als in Menzenschwand. Sie erreichte im Mittel 80%; Niederschlagsreichtum und hohe relative Feuchtigkeit liefen somit parallel. Beim Vergleich der aus Tagesmitteln errechneten Monatsmittelwerte traten nur geringe Differenzen auf (Tab. 6), die im Winter gewöhnlich noch kleiner wurden als im Sommer. Im einzelnen Jahresverlauf wie auch in den verschiedenen Jahren 1948—1950 zeigte die mittlere relative Luftfeuchte keine großen Schwankungen. 1948 stieg sie in den Monaten April bis Oktober nur um 7 bzw. 2% höher als 1949 und 1950. Diese Zunahme war bei weitem nicht proportional der höheren Niederschlagsmenge von 1948 zu dieser Zeit. Analog hierzu wurde in den trockenen Sommerwochen eines Jahres eine nur um wenige Prozent geringere relative Feuchte verzeichnet als in den weitaus niederschlagsreicheren Wintermonaten (Tab. 6). Der Vergleich der um 14.00 Uhr MEZ gemessenen Werte an Stelle der Tagesmittel (auf Anraten von Dr. Busse, St. Blasien, durchgeführt) ergab größere Unterschiede. So war 1948 die um 14.00 Uhr MEZ gemessene relative Luftfeuchte der Monate April bis Oktober bei Aeule 10% höher als 1949 und 6% höher als 1950. Ebenso kam 1949 die niedrigere Feuchte der Sommermonate gegenüber dem Winter besonders deutlich zum Ausdruck: zwischen dem im Juli erhaltenen Wert von 51% und dem im November erhaltenen von 93% ergibt sich ein Unterschied von 42%.

### III. Die Vorbedingungen für die Käferschäden im Schluchseegebiet

Da in den Revieren um Aeule, trotz der seiner Umgebung gegenüber käferungünstigeren Klimalage, bedeutende Fichtenverluste eingetreten waren, mußten zu den großklimatischen Nachteilen für die Buchdrucker fördernde Faktoren gekommen sein, die die Höhe der Insektenschäden begreiflich machen.

Neben dem Großklima spielte vor allem das expositionsbedingte Kleinklima eine entscheidende Rolle. Bestände auf Hängen und Kuppen müssen als wärmebegünstigte, meist trockene Standorte hier besonders berücksichtigt werden. Auch die Frage des Zusammenhangs von Wind- oder Schneebruch und Käferentwicklung war zu erörtern. Ferner erwies sich im Laufe der Untersuchungen, daß das Bestandsalter den Befall stark beeinflusste. — Auch



Tabelle 6

**Monatsmittelwerte der relativen Luftfeuchte von Aeule und St. Blasien  
in den Jahren 1948—1950**

1 = Monatsmittel aus Tagesmitteln errechnet, 2 = Mittel der 14-Uhr-Messungen

Jahr	Meßort		Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.
1948	Aeule (1 087 m)	1	—	—	—	77	84	83	82	87
		2	—	—	—	69	73	71	74	76
	St. Blasien (785 m)	1	84	80	79	78	72	77	84	83
		2	87	67	44	60	53	59	71	66
1949	Aeule (1 087 m)	1	87	78	75	72	84	71	69	76
		2	90	75	80	62	77	60	51	66
	St. Blasien (785 m)	1	86	76	77	76	80	70	67	78
		2	76	55	60	54	63	50	40	49
1950	Aeule (1 087 m)	1	—	—	—	81	72	61	72	84
		2	—	—	—	74	59	52	57	67
	St. Blasien (785 m)	1	81	86		81	72	72	79	81
		2	72	78	54	66	51	49	50	61

Jahr	Meßort		Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Mittel	
							Apr.—Okt.	Ges.-Jahr
1948	Aeule (1 087 m)	1	84	86	93	83	83	—
		2	71	76	71	80	73	—
	St. Blasien (785 m)	1	81	82	83	88	79	81
		2	59	63	67	82	62	65
1949	Aeule (1 087 m)	1	82	80	97	93	76	80
		2	65	61	93	92	63	75
	St. Blasien (785 m)	1	80	81	88	88	75	79
		2	59	62	82	84	54	61
1950	Aeule (1 087 m)	1	89	85	94	89	81	—
		2	79	78	85	93	67	—
	St. Blasien (785 m)	1	85	83	91	86	78	—
		2	70	67	89	81	59	66

die früheren Käfernester, die denselben Bedingungen unterworfen waren wie die jetzigen und daher aus den gleichen Erwägungen heraus verständlich sind, sollen hier besprochen werden.

## 1. Klima und Käferbefall

Die niedrigen Temperaturen um Aeule bedingten häufig eine Verzögerung des Entwicklungsbeginns und der Entwicklungsgeschwindigkeit der Borkenkäfer (Kap. IV, 2). So setzte unter anderem das Schwärmen der Käfer um Aeule ein bis drei Tage später ein als bei St. Blasien oder an besonders begünstigten Fraßorten des Forstamtes Schluchsee (Abt. I/38, 48). 1947 kam es in diesen Abteilungen zur Anlage einer dritten Generation, die stellenweise noch Jungkäfer lieferte, während sich zur selben Zeit um Aeule nur zwei Generationen entwickelten. Einen schwachen Ausgleich für die Entwicklungsverzögerung im Frühjahr bot zuweilen ein warmer Herbst, wo die Käfer auf Kuppen und Hängen noch fressen konnten, während in den Tälern und in der Ebene die Temperatur- und Strahlungsverhältnisse höchstens während kurzer Mittagsstunden die Käfer noch aktiv werden ließen. 1948 z. B. wurden in Abt. I/48 ca. 1200 m ü. M. am 3. 12. noch Jungkäfer bei ca. 15° C Luft- und 19° C Kambialtemperatur lebhaft nagend angetroffen, während auf Nordhängen um Aeule, ca. 1080 m ü. M., am selben Tag bei Lufttemperaturen von 10 bis 12° C und Kambialtemperaturen um 12° C die Buchdrucker nicht mehr fraßen.

Auch die Zahl der Nachkommen war z. T. klimaabhängig. In kühleren und niederschlagsreicheren Gebieten des Hochschwarzwalds schlüpfen durchschnittlich weniger Jungkäfer pro m<sup>2</sup> Rinde als im wärmeren und trockeneren Bodenseeraum (MERKER 1949 und 1952). In heißen Sommern konnte eine Verminderung der genannten Unterschiede beobachtet werden, d. h. es traten in den bisher käferungünstigen Gebieten ähnlich hohe Befallszahlen auf wie in den begünstigten. Entsprechendes zeigte ein Vergleich der Befallsdichten an Bäumen aus der Umgebung des kühlen Aeule mit solchen aus den Revieren des wärmeren St. Blasien (Tab. 7). Die Vermehrungszahl der Käfer war im Bodenseegebiet höher als auf dem Hochschwarzwald und daselbst bei St. Blasien höher als bei Aeule. Die Vernichtung hingegen blieb in den wärmeren Gebieten jeweils niedriger als in den kühleren (Kap. VII).

Die Lage der Käfernester war weitgehend kleinklimatisch bedingt: Kuppen und Hänge boten die besten Wärme- und Strahlungsverhältnisse für die Buchdrucker und wurden auch zuerst befallen (MERKER 1949). 20 % der Käferherde von 1944—1947 gingen im Forstamt Schluchsee von Kuppen aus, die restlichen 80 % lagen auf Hängen des Forstbezirks. Die wenigen auf Talsohlen stockenden Bestände wurden kaum und erst spät befallen.

Die größere Wärmemenge, die ein Hang dem ebenen Boden gegenüber empfängt, hängt von seiner Exposition, der Jahres- und Tageszeit, der Strahlungsintensität und den jeweiligen Wind- und Bewölkungsverhältnissen

Tabelle 7  
**Der Borkenkäferbefall pro m<sup>2</sup> Rinde**  
 (Mittel aus je 10 Bäumen)

Jahr	Forstamt	Jungkäfer pro m <sup>2</sup>		Vernichtung %	Vermehrungs- koeffizient
		Durchschnitt	Maximum		
1946	Meßkirch	1311	2900	84,2	1,9
	St. Blasien	1553	2560	90,0	1,5
1947	Meßkirch	2313	3182	64,8	5,4
	Schluchsee- Aeule	1917	3283	83,1	2,7
1949	St. Blasien	1623	2416	82,0	1,5
	Schluchsee- Aeule	1306	1886	90,1	1,3

ab. Im Frühjahr und Herbst werden Südhänge bedeutend stärker bestrahlt als z. B. Nordhänge, während sich im Sommer die Expositionsunterschiede etwas ausgleichen. Den Südost- und Südwesthängen werden ähnlich hohe, mitunter sogar höhere Wärmemengen zugestrahlt als den Südhängen. Im allgemeinen wird mit größerer Neigung die Bestrahlung stärker und nehmen die Expositionsunterschiede zu (GEIGER 1942 und 1950). — Die Sonnenstrahlung, die ein Hang erhält, beeinflusst wesentlich die Temperatur des darauf stockenden Bestandes. Namentlich der Kronenraum der Bäume erfährt eine starke Erwärmung und bietet somit den Borkenkäfern günstige Angriffsflächen an den Stämmen.

Wie Populationsanalysen zeigten, war die Käferentwicklung auf Südhängen auch im Gebiet von Aeule besonders begünstigt gegenüber derjenigen in anders exponierten Schädlingsherden (Kap. VII). Ähnlich stark befallen wurden Südost- und Südwesthänge, was die großen Kahlflächen in Abt. I/17, 18, 2, 3, 16 beweisen. Auf Nordseiten blieb die Besiedelung im allgemeinen geringer. Die Verbreitung der Buchdrucker ging dort langsamer vonstatten, und die Käferlöcher blieben zunächst kleiner. Erst im heißen Sommer 1947 wurden auch auf den um Aeule besonders zahlreichen Nordost- und Nordhängen den Buchdruckern wärmegünstige Brutstätten geboten; der Befall verstärkte sich und führte hier ebenfalls zu größeren Kahlhieben. Da sich das Anwachsen der Käfermassen erst im folgenden Frühjahr auswirkte, traten die höchsten Schadholzzahlen im kühlen Gebiet um Aeule ein Jahr später auf als bei St. Blasien und am Bodensee.

Kuppen und Hänge schufen somit durch ihr käfergünstiges örtliches Kleinklima, das die Unzulänglichkeiten des Großklimas um Schluchsee z. T



Abb. 4: Kleine Kuppe in I/34, durch Käferbefall kahl

ausgleichen konnte, die Bedingungen zur stärkeren Vermehrung der Buchdrucker und machen die hohen Schadholzzahlen verständlich.

## 2. Die Höhenlage der Käferherde und der Einfluß des Wasserhaushalts der Fichten auf die Übervermehrung der Buchdrucker

Die großen Kahlflächen des Forstamts Schluchsee liegen fast alle in 1000 bis 1200 m Höhe; außerdem entwickelten sich auch noch Käfernester in 1300 m ü. M. auf der Schnepfhalde. Auf den steilen Hängen um Aeule mit den trockenen, meist wenig tiefgründigen Böden, deren wasserhaltende Kraft gering war, wurde der Wasserhaushalt der nur flachwurzelnden Fichten stark beeinträchtigt. Sie waren daher anfällig für Insekten (MERKER und MÜLLER 1951). Die langgestreckten Kämme und Felshalden der Abt. I/48, 49 z. B. hatten bereits 1945/46 hohe Käferschäden zu verzeichnen, während am Fuß dieser Hänge auf der flachen, von Wassergräben stark durchzogenen Talsohle im Eschenmoos erst 1948 drei kleine Käferherde entstanden, obwohl alle Bestände über 130 Jahre alt waren (BUTOVITSCH 1939: versumpfte Fichtenbestände wurden in Skandinavien weniger stark befallen).

Kleine Kuppen im Gelände, wo das Regenwasser rasch abfloß, wurden ebenfalls vom Käfer ausgesucht und die dort stockenden Bestände angegrif-

fen, während in den darumliegenden Abteilungen die Althölzer unangetastet blieben. Sie beweisen auf einem kleinen Raum dasselbe, wie der Befall ausgedehnter Kuppen und Hänge gegenüber demjenigen der Ebene (Abb. 3a, 4).

### 3. Wind- und Schneebruchholz als begünstigender Faktor bei der Ausbreitung der Käferherde

Wind- und Schneebruchholz fördern als ausgezeichnete Brutstellen für die Buchdrucker örtlich ihre Entwicklung und Übervermehrung stark. Bei der Kalamität um 1933 lagen die Befallsherde im Forstamt Schluchsee größtenteils dort, wo in den vorhergehenden Jahren starkes Bruchholz anfiel (Tab. 8, I/25, 26, 29), und zwar 1933 in 62 %, 1934 nur noch in 48 % der Fälle. Die Käfernester entwickelten sich, nachdem die Schädlingmassen zugenommen hatten, mehr und mehr unabhängig von Wind- und Schneebrüchen. Es gab jedoch auch Abteilungen mit hohen Insektenholzzahlen ohne vorausgegangene Sturmwürfe (Tab. 8, Abt. I/8, 58), und vielenorts folgte starken Wind- und Schneebrüchen nur schwacher oder gar kein Käferbefall (Tab. 8, Abt. I/39, 52).

Tabelle 8

Windfall-, Schneebruch- und Insektenholz in einigen Abteilungen des Distrikts I in den Hauptjahren der Massenvermehrungen um 1933 und 1947  
(nach Angaben des Forstamts Schluchsee)

W = Windfall, S = Schneebruch, I = Insektenholz

Abt. Nr.	1931		1932		1933		1934	
	W+S	I	W+S	I	W+S	I	W+S	I
I/8	25	—	—	—	—	77	—	301
25	246	—	60	—	—	61	—	114
26	336	—	43	—	—	183	—	693
29	288	5	287	—	166	—	—	567
39	116	—	110	—	—	—	—	—
52	73	—	402	—	—	—	—	—
58	—	—	—	—	—	—	—	108

Abt. Nr.	1943		1944		1945		1946		1947		1948	
	W+S	I	W+S	I	W+S	I	W+S	I	W+S	I	W+S	I
I/8	38	—	—	—	—	9	810	26	520	25	—	296
20	90	—	242	—	30	47	—	—	—	816	—	4194
28	50	—	442	—	290	—	—	134	—	578	—	1741
57	447	—	49	—	—	—	—	—	—	64	—	—
66	—	—	—	—	—	—	—	145	—	2360	—	2003

Ähnliches wurde 1947 beobachtet. Obwohl auf dem Gebirge laufend bedeutende, 1936 und 1942 besonders zahlreiche Sturmwürfe anfielen, blieb der Insektenschaden von 1936—1944 gering und stieg erst danach wieder auf über 1000 fm im Gesamtforstamt an. Etwa 80% der Käfernester entstanden dort, wo vor dem Befall Windbrüche aufgetreten waren (Tab. 8, I/8, 28). 1946 fiel die Prozentzahl auf 31, 1947 auf 14 und 1948 auf 2. Dies ist großenteils auf die Verwendung der Windfälle als Fangbäume (seit 1946) zurückzuführen.

Die Beobachtungen zeigen, daß die Insektenholzmenge im Laufe der Käferjahre die der Windfälle überstieg und mehr und mehr unabhängig von ihnen zunahm. Zu Beginn der Massenvermehrung war eine stärkere Förderung der Käferentwicklung durch Wind- und Schneebrüche festzustellen, doch blieb sie nicht auf die Abteilungen mit Fallholz beschränkt und wurde auch nicht an allen Orten durch diese begünstigt.

#### 4. Borkenkäferbefall und Bestandsalter

In der Regel befielen die Borkenkäfer ältere Bestände (ESCHERICH 1923). Auch im Forstamt Schluchsee zeigten die über hundertjährigen Fichten mit etwa 60% die höchsten Verluste. So wurden z. B. die meist über hundertdreißigjährigen Bestände auf den Kuppen und Hängen der Abteilungen I/48—50 schon zu Beginn der Massenvermehrung restlos vernichtet (Abb. 1). Im Jahre 1947 und später griff der Befall auf jüngeres Holz über, doch blieben die Schäden meist geringer: sie betrugen für achtzig- bis hundertjährige Bäume etwa 10%, für sechzig- bis achtzigjährige etwa 9% und unter sechzig Jahren stellenweise bis zu etwa 1%. — Die Bevorzugung der alten Fichten erfuhr bei Aeule auch bemerkenswerte Ausnahmen: in Abt. I/33 entwickelte sich auf einem Osthang in zwanzig- bis dreißigjährigem Stangenholz ein kleines isoliertes Käfernest etwa 300 m vom nächsten älteren Bestand entfernt, dessen Fichten nicht befliegen wurden. — In I/38 befielen die Buchdrucker 1947 siebzig- bis achtzigjährige Fichten und verschonten angrenzende durchschnittlich über hundertjährige Bäume, die heute noch am Leben sind. Beide Bestände schienen auf dem Südsüdosthang gleich käfergünstig. Vermutlich hatte eine bessere Wasserversorgung die alten Bäume gerettet.

#### 5. Frühere und jetzige Käferschäden im Forstbezirk Schluchsee

Fichtenborkenkäfer sind im Gebiet des Schluchsees schon seit langem heimisch. Sie richteten fast in jedem Jahr, auch zwischen den beiden stärksten Vermehrungen um 1933 und 1947, Schaden an (Tab. 9).

1933 wurde durch den Abzug der Holzfäller aus dem Walde zu Arbeiten am See die vorhandene Käfergefahr lediglich verschärft, aber nicht eigentlich verursacht. Denn auch die umliegenden Forstämter verzeichneten in

Tabelle 9

**Insektenholz der Forstämter Schluchsee, St. Blasien, Neustadt  
in den Jahren 1929—1950 in fm**

Forstamt	1929	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936
Schluchsee	—	90	33	15	1803	7383	2388	185
St. Blasien	324	209	224	243	1515	2542	1624	1135
Neustadt	1058	1290	939	861	1496	2391	1128	649
Forstamt	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Schluchsee	80	0	85	8	0	44	0	52
St. Blasien	1598	690	690	705	94	850	700	4700
Neustadt	528	75	75	475	244	600	810	2120
Forstamt	1945	1946	1947	1948	1949	1950	1929—50	
Schluchsee	1015	1905	35090	97650	16399	5291	169 498	
St. Blasien	31000	43000	102000	95000	13063	1075	302 977	
Neustadt	6600	23600	45000	35500	8639	837	134 916	

dieser Zeit höhere Insektenschäden als bisher, doch blieben diese in den schlimmsten Jahren 1933—1935 niedriger als im Forstamt Schluchsee (MERKER 1952 und Tab. 9). In keinem Falle wurden so starke Verluste erreicht wie in den Jahren um 1947. Bis 1945 blieben die Befallsherde um Schluchsee klein und beschränkten sich auf wenige Abteilungen der Distrikte I, II und III. 1945/46 entwickelten sie sich in 56% der Fälle dort, wo schon während der Vermehrung um 1933 Buchdrucker vorkamen, und zwar meist auf wärmegünstigen Kuppen und Hängen (I/47—49) oder an anderen trockenen Standorten (I/28); ein Zeichen dafür, daß die Lage der Käfernerster bereits damals kleinklimatisch bedingt war. Im stärksten Befallsjahr 1947, als weitere Käferherde hinzukamen, stieg die Zahl der aus früheren Nestern entstandenen auf 61%. In 11% der Fälle waren aus alten Herden in achtzig- bis über hundertjährigem Holz keine neuen mehr hervorgegangen. Dagegen entwickelten sich zahlreiche Befallsstellen autochthon (I, 33 Nordhang, I/10, 39, 50). Durch Überflug aus Nachbarrevieren entstanden die Käfernerster in I/13, 48 und 49 an der Grenze nach St. Blasien, ferner in III/11, 12, 18 usw.

1948 erreichten die Schadholtzzahlen in Schluchsee listenmäßig die höchsten Werte (Tab. 9), da die seit 1947 entstandenen Käfermassen z. T. im Frühjahr 1948 noch in den Stämmen saßen und außerdem noch nicht aufgearbeitetes Schadholz aus dem Vorjahr in die Meldungen von 1948 übernommen wurde. Biologisch gesehen war jedoch auch in Schluchsee das Jahr

1947 das der stärksten Vermehrung und brachte die höchsten Brutzahlen pro m<sup>2</sup> Rinde (Kap. VII). 1949 und 1950 ging der Befall zurück.

In St. Blasien und Neustadt begann der Anstieg zur letzten Übervermehrung bereits 1942 (MERKER 1952). Den Höhepunkt erreichte sie in beiden Forstämtern schon 1947, brachte 1948 nochmals starke Fichtenverluste und ging, wie in Schluchsee, in den folgenden Jahren zurück.

#### IV. Der Einfluß des Kleinklimas auf die Entwicklung der Borkenkäfer

Die hohen Fichtenverluste auf dem Hochschwarzwald hatten gezeigt, daß auch in großklimatisch ungünstigen Gebieten die Käfervermehrung auf kleinklimatisch begünstigten Standorten, wie Kuppen, Hängen, Südlagen, stark gefördert werden kann. Es lag daher nahe, das Mikroklima der Fraß- und Brutstellen näher zu untersuchen. Die Beobachtungen im Schwarzwald wurden gemeinsam von MERKER, AICHELE (BIOKLIMATISCHE ABTEILUNG DES BAD. LANDESWETTERDIENSTES FREIBURG) und WILD begonnen und von MERKER und WILD weitergeführt, nachdem BENDER bereits 1946/47 nach Anleitungen von MERKER bei Meßkirch Messungen gemacht hatte. Die Ergebnisse der Untersuchungen im Gebirge sollen zusammen mit den auf zwei Hochständen (Geisingen-Kirchenhausen und Grafenhausen-Stauffenberg) durchgeführten Messungen ausführlich gesondert veröffentlicht und hier nur vergleichsweise herangezogen werden.

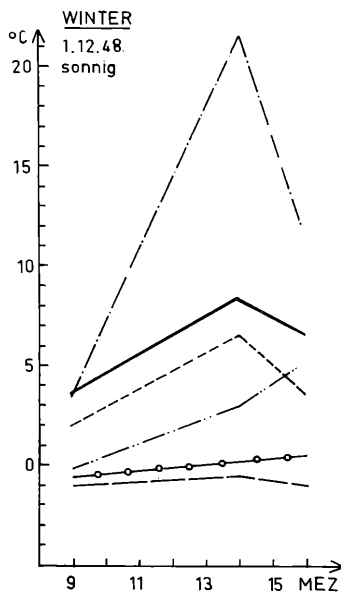
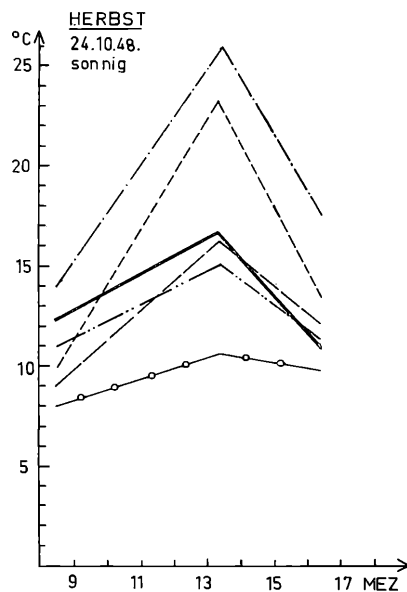
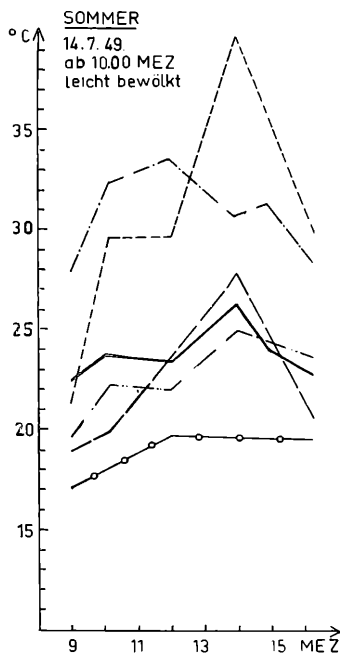
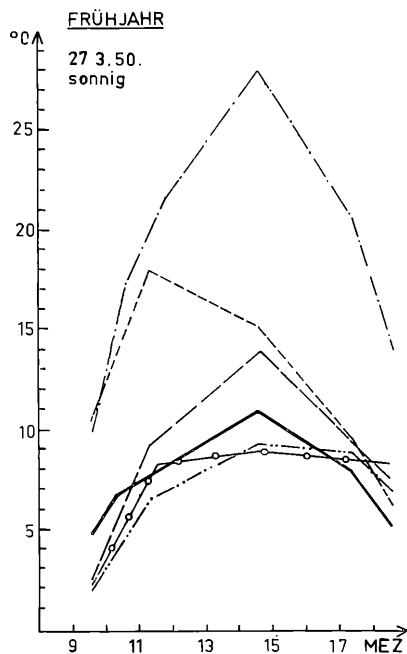
##### 1. Das Kleinklima in einem Käferherd

Zu unseren Beobachtungen diente ein kleiner Befallsherd in I/28 (Abb. 2, 3). Die Kambialtemperaturen maßen wir an Randbäumen auf der der Lichtung zu- und abgewandten Seite der Fichten in 1,5 und 3,5 m Höhe, beim freistehenden Baum III und an einer Fichte im Bestand nach allen Himmelsrichtungen. Hierzu wurden Thermometer mit dünnen, konischen Quecksilbergefäßen so eingeführt, daß die volle Rindenstärke über dem Quecksilber erhalten blieb und keine Luft Zutreten konnte (BENDER 1948). Die Bodentemperaturen beobachteten wir an der Erdoberfläche, in 3 und 10 cm Tiefe im Bestand, auf der Lichtung und vor den Randbäumen auf der der Lichtung zugekehrten Seite. Lufttemperatur und relative Feuchte registrierte der in 2 m Höhe aufgestellte Thermohygrograph (S. 128) laufend. Tagesmessungen in 60 bis 80 cm Höhe wurden mit Meteorographen durchgeführt. So konnten nicht nur Expositionsunterschiede zwischen besonnten und beschatteten Stellen, sondern auch der Einfluß verschiedener Höhen auf die Temperatur beobachtet werden.

---

*Nebenstehend:* Abb. 5: Baum-, Boden- und Lufttemperaturen am nördlichen Kahlhiebsrand im Laufe des Jahres in Abt. I/28





— 1.3 m Höhe: Lufttemperatur  
— 1 }  
— 3 } cm Tiefe: Bodentemperatur  
— ○ — 10 }

— S- }  
— N- } seite d. Baumes in 1,3 m Höhe

### a) Die Bodentemperaturen

Die Erdoberfläche wies als die Stelle des höchsten Energieumsatzes die größten Temperaturschwankungen auf (GEIGER 1950). Tagsüber wurden die oberen Schichten (1 und 3 cm) bedeutend wärmer als die tieferen (Abb. 5, 10 cm), nachts dagegen waren sie kühler. Die Temperaturumkehr zwischen 3 und 10 cm tiefen Bodenschichten erfolgte an heiteren Tagen bei Aeule im Frühjahr etwa zwischen 7 und 8 Uhr MEZ morgens und 19 bis 20 Uhr abends, im Sommer vor 7 und meist nach 20 Uhr MEZ und im Herbst gewöhnlich morgens etwas später und abends früher als im Frühjahr. An schattigen Orten trat die Inversion ebenfalls morgens später und abends früher ein als an besonnten (AICHELE 1948, GEIGER 1950). Die Wärmeunterschiede zwischen Schatten- und Sonnenstellen waren im Frühjahr, namentlich in der Tiefe (10 cm), geringer als im Sommer.

Die Maximalwerte wurden 3 cm tief um die Mittagszeit, 10 cm tief rund eine Stunde später erreicht. Die Höhe der Extremtemperaturen hing weitgehend von der Pflanzendecke ab: gras- und moosbewachsene Meßorte erreichten niedrigere Werte als z. B. Streu oder frischer Erdboden (GEIGER 1950). Im Sommer überstiegen die Temperaturen an der Erdoberfläche die der Luft um 20° C und mehr, in 10 cm Tiefe dagegen erreichten sie diese nicht (Abb. 5). Die Wärmeunterschiede zwischen den Schichten verschiedener Tiefen vergrößerten sich gegenüber dem Frühjahr.

Die Herbsttemperaturen interessierten besonders, weil die Buchdrucker Ende September — Anfang Oktober in den Boden einwanderten (MERKER 1946—1952, BENDER 1948). Die Erdoberfläche erreichte die hohen Sommerwerte nicht mehr (Abb. 5) und war häufig nur wenige Grade wärmer als die Luft. Ausnahmsweise wurden am 6. 9. 1949 noch 39° C an der Bodenoberfläche, in 3 cm 24,6° C und in 10 cm 18,8° C bei 27,2° C Lufttemperatur um 14.05 Uhr MEZ am nördlichen Lichtungsrand auf dem Ahornkopf bei St. Blasien (1100 m ü. M.) gemessen. Mitte Oktober trat bei Aeule mitunter noch bis zu 20° C maximale Wärme in der Streu bei 8 bis 12° C Lufttemperatur auf. Im November fielen die Werte bedeutend ab. — Das Maximum wurde an der Bodenoberfläche meist zwischen 13.00 und 14.00 Uhr MEZ erreicht, zu einer Zeit, in der die Borkenkäfer aus ihren Brutbäumen herauskamen. Sie konnten wegen zu niedriger Luftwärme nicht mehr fliegen (S. 162), fielen auf die Erde und wanderten rasch in tiefere Bodenschichten, die sich langsamer, aber nachhaltiger erwärmten. Von den Rindentemperaturen wurden die Erdtemperaturen nur noch auf der besonnten Stammseite und während weniger Stunden am Tage überstiegen.

Im Winter blieb die Bodenwärme unter der Schneedecke immer positiv. Bis zu 3 cm Tiefe maßen wir 0° C, in 10 cm ca. 1° C. Diese ausgeglicheneren Temperaturen waren gegenüber den häufig wechselnden Rindenwärmen der Käferbäume für überwinternde Insekten günstiger; sie erlitten hierdurch geringere Verluste.

### b) Die Lufttemperaturen

Die höchsten Extreme wurden in den bodennahen Luftschichten gemessen. Der bekannte Temperaturgang auf Lichtungen entlang des Bestandsrandes (GEIGER 1950) trat deutlich hervor. Er brachte morgens die höchsten Werte im Westen, mittags im Norden und abends im Osten des Kahlhiebs. Am kühlgsten blieb tagsüber der Bestand; nachts jedoch war er wärmer als die Lichtung. Im Sommer vergrößerten sich die Temperaturunterschiede zwischen den einzelnen Meßorten; im Bestand herrschte ausgeglichene Wärme als im Frühjahr. Die höchsten Werte zeigte um die Mittagszeit die Lichtungsmitte; ihr folgte der nördliche Lichtungsrand, der häufig so hohe Temperaturen aufwies, daß die Buchdrucker weniger warme Lichtungsänder anfliegen (MERKER 1949). Hieraus erklärt sich die Richtungsänderung des Befalls in einem Käferherd vom Frühjahr zum Sommer.

Im Herbst wurden 20° C nur im September noch mehrfach erreicht. Die mit fortschreitender Jahreszeit niedriger werdende Lufttemperatur verringerte die Aktivität der Borkenkäfer sehr, die bei Werten unter 15° C nicht mehr flogen und ihre Winterquartiere zu Fuß aufsuchen mußten (MERKER 1952 und Kap. VI).

### c) Die Kambialtemperaturen

#### a) An stehenden Bäumen

Tagsüber blieb die Nordseite am kältesten, da sie die geringste Strahlung erhielt. Hier entwickelte sich *Ips typographus* langsamer als in wärmeren Stammabschnitten (Abb. 10) oder mied sie sogar. Der Nordseite folgte in der Regel die Ostseite. Nachmittags war die Westseite am wärmsten. Die höchsten Wärmemengen wurden im Süden erhalten (Abb. 7). Die Bäume im Bestand zeigten ähnliche Verhältnisse, doch blieben die Temperaturunterschiede der einzelnen Baumseiten geringer. Mit steigender Baumhöhe nahm die Wärme zunächst bis in 5 bis 10 m Höhe ab, wurde dann nach der Krone zu wieder größer und erreichte unter der Krone die höchsten Werte. Daher bevorzugten die Borkenkäfer beim Frühjahrsanflug die oberen Rindenpartien (MERKER 1946—1952, BENDER 1948).

Im Frühjahr überstieg die Kambialtemperatur die Luftwärme mitunter schon um 10° morgens (gegen 10.00 Uhr MEZ) im Osten, um 15 bis 20° mittags im Süden. In dieser Zeit (12.00 bis 16.00 Uhr MEZ) wurden die stärksten Käferschwärme festgestellt, wenn unter der Rinde schon ca. 30° C herrschten. Das Wärmegefälle der Stämme entlang besonnener Lichtungsänder wurde von den Buchdruckern im Frühjahr so ausgenutzt, daß die Bäume am nördlichen Lichtungsrand zuerst und meist auf der warmen Süd- und Südwestseite am stärksten befliegen wurden, wenn rings um die Lichtung ähnliche Standortsbedingungen herrschten.

Im Sommer vergrößerten sich die Differenzen zwischen Lichtung und Bestand gegenüber dem Frühjahr, wenn man die Rindenwärmen nach Süden freistehender Bäume mit denen im Bestand stockender Fichten vergleicht. Da die Kambialtemperaturen häufig für die Käfer gefährlich hoch wurden ( $40$  bis  $50^{\circ}\text{C}$ ), wichen die erwachsenen Tiere in die kühleren Bestände aus, während die Brut großenteils zu Grunde ging. Die zweite Generation wurde im Sommer meist in den wärmegegeschützteren Bäumen der Süd-, Südwest- und Südostlichtungsråder untergebracht. — Die Populationsdichte änderte sich gegenüber dem Frühjahr, da eine Bevorzugung der wärmsten Rindenpartien unterblieb und die Besetzung der Brutbäume infolge der rings um den Stamm käfergünstigen Rindentemperaturen gleichmäßiger wurde (MERKER 1946—1949).

Im Herbst traten mitunter noch erstaunlich hohe Differenzen zwischen Luft- und Baumtemperaturen auf (Abb. 5—7): am 15. 10. 1951 z. B. war auf dem Stauffenberg bei Grafenhausen eine Fichte in 1,3 m Höhe auf der Südseite um 14.00 Uhr MEZ  $36,2^{\circ}\text{C}$  warm bei  $12^{\circ}$  Lufttemperatur. Der Unterschied betrug hier noch  $24,2^{\circ}$ , während andernorts mehrfach ein solcher von  $20^{\circ}\text{C}$  erhalten wurde. Bis zum späten Herbst boten somit die Kambialtemperaturen den Buchdruckern noch gute Fraß- und Entwicklungsmöglichkeiten bei hohen Wärmesummen unter der Rinde strahlungsbegünstigter Zonen, während die Luft sich schon stark abgekühlt hatte (Abb. 5, 7).

Die großen Unterschiede zwischen Baum- und Lufttemperaturen über das ganze Jahr betrachtet, werden in Abb. 6 deutlich. Die Wärmesummen im Kambium überstiegen die der Luft fast um ein Drittel. Sie können ausschlaggebend sein, ob eine weitere Käfergeneration noch reifen kann oder ob die Wärmemenge zu knapp bleibt (MERKER, unveröffentlicht, u. Abb. 6).

Die Temperaturunterschiede zwischen den einzelnen Baumseiten wurden im Herbst wieder größer als im Sommer (Abb. 7), Differenzen von  $10$  bis  $15^{\circ}\text{C}$  zwischen besonnener und beschatteter Stammhälfte waren an Strahlungstagen keine Seltenheit. Ähnliches konnte auch im Winter beobachtet werden, wo vor allem die Südseite überragend hohe Werte zeigte. So betrug z. B. am 3. 12. 1952 die Kambialtemperatur auf dem Stauffenberg noch  $30,8^{\circ}$  bei  $3,5^{\circ}\text{C}$  Lufttemperatur (vgl. Herbstwerte). Diese hohen Wärmegrade gestatteten den Buchdruckern auch im Winter kurzfristiges Weiterfressen während weniger Stunden am Tage.

#### b<sub>1</sub>) Temperaturen an liegenden Stämmen

Die Wärmeverhältnisse unter der Rinde liegender Stämme interessierten namentlich im Frühjahr sehr, da sie schwärmenden Borkenkäfern günstige Brutstätten schufen. Die Besonnung und Erwärmung unterschied sich stark von der des stehenden Baumes (Tab. 11, Abb. 7). Sie änderte sich sowohl mit der Lage der Fangbäume auf der Kahlfläche als auch mit der Fallrichtung. Liegende Fichten wurden bis zu  $30^{\circ}\text{C}$  (AICHELE 1949) wärmer als stehende.

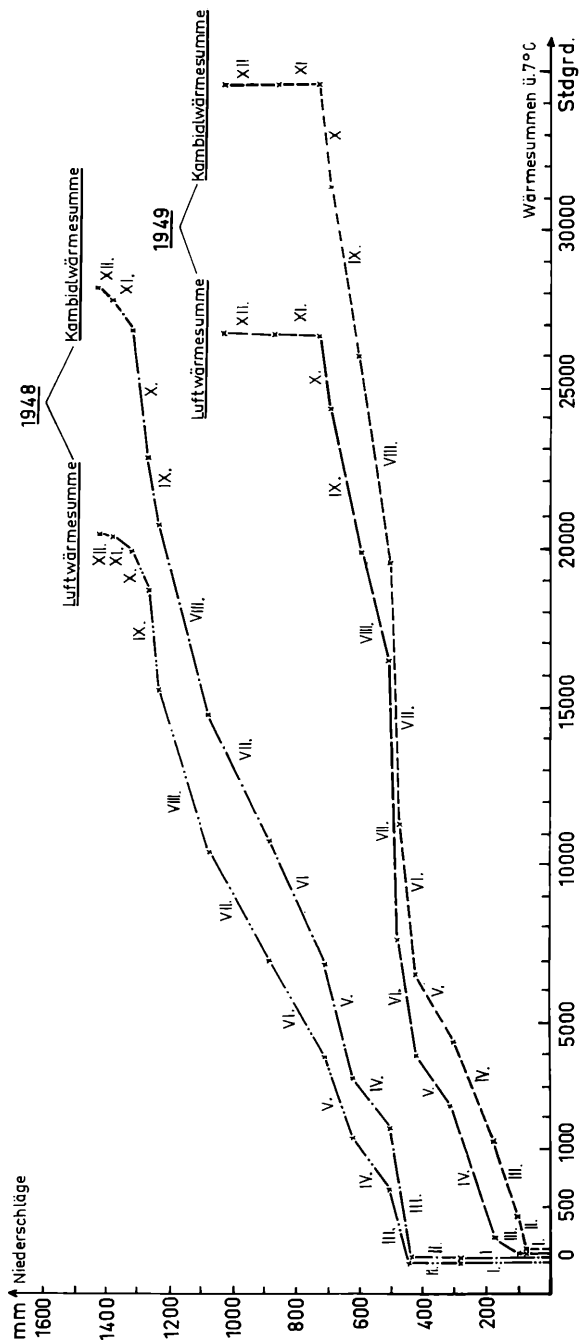


Abb. 6: Luft- und Kambialwärmesummen und Niederschläge bei Aeule (1087 m M.)

Der ostwestlich geworfene Fangbaum empfing die höchste Wärme auf dem nach Süden gewandten Stammviertel, der nordsüdlich liegende auf der Oberseite (Tab. 10). Am nördlichen Lichtungsrand gefällt Stämme zeigten auf Grund günstiger Strahlungs- und Wärmeverhältnisse bedeutend stärkeren Käferbefall als die an anderen Lichtungsändern geworfenen.

Tabelle 10

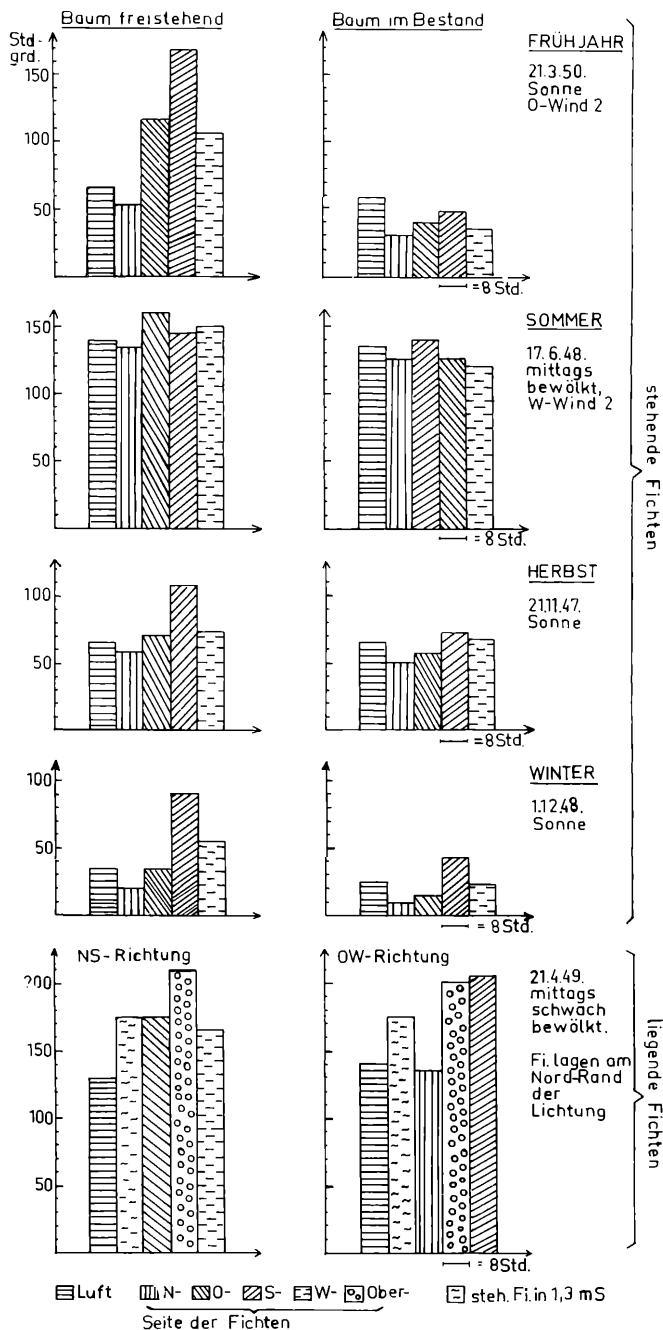
Wärmesummen über 7° C unter der Rinde nordsüd- und ostwestlich liegender  
Fangbäume am NO-Rand eines Kahlhiebs  
21. April 1949, Strahlungswetter

MEZ	Lage des Baumes	Wärmesummen über 7° C in Stdgrd.				
		liegender Stamm (Mitte)			steh. Stamm S-Seite in 1,3 m Höhe	Luft in 1,3 m
		oben	O-Seite	W-Seite		
9—16.00	NS-Richtung	158	120	112	119	82
		oben	N-Seite	S-Seite		
9—16.00	OW-Richtung	147	83	151		

Zwischen stehenden und liegenden Fichten wurden im Frühjahr die größten Differenzen des Jahres gemessen, Unterschiede von 20° C und mehr waren häufig zu beobachten. Im Sommer verkleinerten sie sich, wodurch die Fangbäume mehr und mehr den Vorzug der käfergünstigeren Rindentemperaturen verloren. Fangbäume im kühleren Bestand oder im Schatten gewannen nun an Bedeutung. — Im Herbst traten ähnliche Wärmeverhältnisse ein wie im Frühjahr. So wurde am 3. 10. 1947 ein stehender Stamm in 1,3 m Höhe auf der Südseite noch 24,2° C warm, eine daneben in Nord-Süd-Richtung geworfene Fichte auf der Oberseite dagegen 35,2° C. 30° C wurden bei Aeule an stehenden Stämmen im Oktober selten erreicht, an liegenden dagegen mehrfach (vgl. BENDER 1948).

Aus dem Vorangegangenen wird ersichtlich, wie stark der Borkenkäfer während seiner gesamten Entwicklungszeit im engsten Lebensraum speziellen mikroklimatischen Faktoren unterworfen ist. Diese wichen z. T. beträchtlich von den Verhältnissen der umgebenden Luft ab (Abb. 5—7) und schufen ein eigenes Wohnraumklima, das im Sommer nahezu tropisch werden konnte, im Winter dagegen ausgeglichene Bedingungen bot. Somit verbesserten

*Nebenstehend:* Abb. 7: Wärmesummen unter der Baumrinde, verglichen mit denen der Luft in Stdgrd. über 0° C



Klein- und Mikroklima eines Käferherds bei geeigneter Exposition das um Aeule für die Buchdruckerentwicklung ungünstige Großklima. Auf diese Weise lassen sich die großen Käferschäden im Hochschwarzwald verstehen.

Tabelle 11

**Temperaturen liegender und stehender Fichten bei gleicher Exposition**  
Fangbaumtemperatur gemessen auf der Oberseite in Stammitte; stehender Baum im S in 1,3 m; Luft in 1,3 m Höhe; sonnig, teilweise leicht wolkig

Datum	MEZ	Temperaturen in ° C		
		Fangbaum besonnt	stehender Baum besonnt	Luft
Fr ü h j a h r				
22. 3. 1949	14.00	17,0	10,5	— 0,2
29. 3. 1949	14.00	37,4	25,6	18,0
20. 5. 1948	14.00	43,0	26,8	21,0
S o m m e r				
10. 6. 1948	14.00	39,0	32,6	29,8
28. 7. 1948	14.00	39,8	35,8	26,5
27. 8. 1948	10.30	29,0	24,6	17,0
H e r b s t				
19. 9. 1948	10.30	30,3	27,6	18,0
3. 10. 1947	14.20	28,8	25,4	15,0
21. 10. 1947	14.00	28,0	—	19,5

## 2. Die Entwicklung der Buchdrucker in Abhängigkeit vom Klima

Kap. II und IV, 1 gaben einen Überblick über die klimatischen Bedingungen des Lebensraumes der Borkenkäfer im Hochschwarzwald. Im folgenden soll die Entwicklung der Buchdrucker in ihrer strengen Abhängigkeit von diesen Bedingungen besprochen werden.

### a) Das Erscheinen der Käfer im Frühjahr auf dem Hochschwarzwald

Bereits das Verlassen der Winterverstecke war hier wie in andern Gebieten stark klimabedingt. Die Käfer kamen zu ganz verschiedenen Zeiten aus ihrem Unterschlupf hervor. Am frühesten im Jahr erschienen die B o d e n k ä f e r, angelockt durch die hohe Wärme der Erdoberfläche. Da ihre Beweglichkeit infolge der im Frühjahr meist noch niederen Lufttemperaturen beschränkt war, suchten sie krabbelnd wärmegünstige Rindenstückchen, Reisig, Wurzelstöcke und sogar frische Stämme (MERKER 1949<sub>1</sub>) zum Reifungs-



fraß auf. Schwarze Altkäfer und dunkelbraune Jungkäfer kamen zuerst, dann braune, hellbraune und zuletzt die wenigen gelben, die den Winter in der Erde überstanden hatten (Kap. VI).

1948 begann das Auswandern aus dem Boden bei Aeule bereits am 9. bis 11. 3. bei schon hohen Erdtemperaturen an sonnigen Stellen. Im Frühjahr 1949 erschienen die Bodenüberwinterer um den 23. bis 25. 3. bei Oberflächentemperaturen bis zu  $20^{\circ}\text{C}$ ; in 3 cm Tiefe herrschten zur gleichen Zeit (24. 3. 1949)  $8,2^{\circ}$ , in 5 cm  $4,7^{\circ}$  bei  $13,5^{\circ}$  Lufttemperatur um 13.30 Uhr in Abt. I/2. Hieraus geht hervor, daß die Käfer aus einer geringeren Tiefe als 5 cm gekommen sein mußten, da sie erst bei Temperaturen über  $7^{\circ}\text{C}$  anfangen, sich zu bewegen (vgl. S. 7). Bei Versuchen mit braunen Jungkäfern sollte festgestellt werden, bei welchen Temperaturen sie den Boden verlassen. An vier Stellen wurden jeweils 100 bis 200 nahezu reife, aber kältestarre Buchdrucker 5 cm tief eingegraben. Der erste erschien in Abt. I/29 am 1. 4. bei  $7,8^{\circ}\text{C}$  in 5 cm und  $13,4^{\circ}\text{C}$  in 3 cm. Am 2. 4. kamen bei  $12^{\circ}\text{C}$  in 5 cm und  $15,8^{\circ}\text{C}$  in 3 cm Tiefe zwei Käfer in der Zeit von 11.00 bis 14.00 Uhr MEZ. Sie verkrochen sich sofort wieder in der Erde, als Wolken die Sonnenstrahlung kurzfristig einschränkten und die Temperatur sank. Der Beweis, daß die Käfer am 1. 4. tatsächlich aus 5 cm Tiefe gekommen sind, liegt in folgendem: Die Maximaltemperaturen der letzten Tage vor dem 1. 4. haben in 5 cm Tiefe  $7^{\circ}\text{C}$  nicht überstiegen, und da die Borkenkäfer sich erst von  $7^{\circ}\text{C}$  an zu regen beginnen, kamen sie sicher erst dann heraus, als diese Wärme vorhanden war. Die Zahl der den Boden verlassenden Buchdrucker steigerte sich rasch mit zunehmender Wärme (Abb. 8) und war jeweils zwischen 12.00 und 14.00 Uhr MEZ am größten bei Temperaturen über  $12^{\circ}\text{C}$  in 5 cm Tiefe. Das Auswandern dauerte auf den Versuchsflächen bis Ende April, an ungünstigen Stellen bis Ende Mai. An dem etwa 100 m höher gelegenen Beobachtungsort in I/33 erschien der erste Käfer erst am 13. 4., nachdem sich der Boden nun auch hier stärker erwärmte und in 5 cm mittags  $8,1^{\circ}\text{C}$ , in 3 cm  $12,2^{\circ}\text{C}$  bei  $9,5^{\circ}\text{C}$  Lufttemperatur erreichte. Auch hier konnte nachgewiesen werden, daß die Temperatur bis zum 13. in 5 cm Bodentiefe  $7^{\circ}\text{C}$  nicht erreichte, also tatsächlich erst am 13. 4. aus der genannten Tiefe Käfer auswandern konnten. Ende April, als die Temperaturen allgemein höherstiegen, kamen die meisten Buchdrucker an beiden Versuchsorten gleichzeitig aus dem Boden. — 1950 krochen die Käfer ebenfalls erst Ende März aus der Erde, nachdem der Schnee weggetaut war. — Die Untersuchungen bestätigen die Beobachtungen von MERKER, daß in den Winterlagern mindestens  $7^{\circ}\text{C}$  erreicht werden müssen, damit die Käfer bewegungsfähig werden und den wärmeren Schichten zuwandern können. Die Bewegungen bei 7 bis  $10^{\circ}\text{C}$  sind noch schwach; sie werden erst bei ca.  $12^{\circ}\text{C}$  normal.

Nach FRANZ (1948) erschienen die Buchdrucker bei  $9^{\circ}\text{C}$  in den oberen Schichten, was der Oberflächentemperatur von  $12^{\circ}\text{C}$  bei geeigneter Witte-

rung und Exposition etwa entspricht. Bei Aeule lagen die Schwellenwerte zwischen 7 bis 8° C in 5 cm und 12° C in 3 cm Tiefe.

Die in Bäumen überwinterten Buchdrucker bohrten sich im Frühjahr in der Regel erst bei Schwarmwetter zum Brutflug aus, da sie ihren Reifefraß am Überwinterungsort selbst durchführen konnten. In I/48 z. B. verließen die Borkenkäfer, die am 4. 4. 1949 bereits unter den äußersten Rindenschuppen von Windwürfen saßen, ihr Winterquartier erst am 14. 4., dem ersten Strahlungstag des Jahres mit Luftwärmen um 20° C. Sie flogen auf der klimatisch begünstigten Kuppe sofort stehendes Holz zum Brutfraß an. Im vorhergehenden Herbst hatten sie bis in den Dezember hinein bei z. T. noch hohen Kambialtemperaturen um 20° C ihren Ernährungsfraß fortsetzen können.

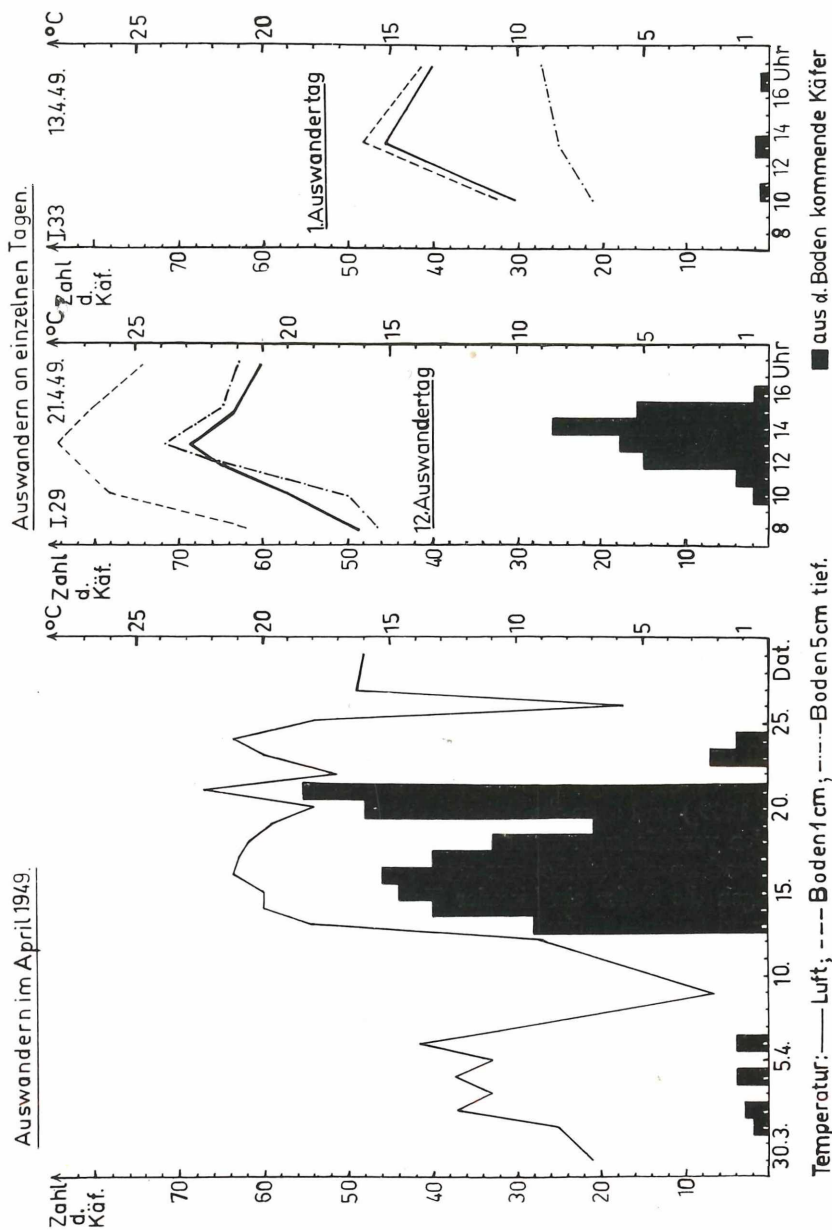
Aus Wurzelstöcken bohrten überwinterte Buchdrucker nach vollendetem Reifefraß zum Brutflug meist erst Ende April aus (24. bis 28. 4. 1949 in I/28). Die im selben Frühjahr von Borkenkäfern zum Ernährungsfraß frisch befallenen Stubben auf der gleichen Beobachtungsfläche wurden jedoch nicht vor Mai verlassen (Tab. 12).

Tabelle 12

**Das Ausbohren der Buchdrucker aus Wurzelstöcken**  
(Mittelwerte aus je 10 Untersuchungen)

Beobachtungs- datum	Befall vom	Abteilung Nr.	Zahl pro Stock	
			Ernährungs- fraßgänge	Ausfluglöcher
9. 5. 1949	Herbst 1948	I/29	26	13
	Frühj. 1949		85	0
10. 6. 1949	Frühj. 1949	I/29, 28	112	82

Der Käferfraß blieb bei niedrigen Temperaturen zunächst gering. Winterstarre Buchdrucker begannen in Laborversuchen erst bei 11 bis 12° C zu bohren, nachdem sie in zwei Tagen langsam von 0° C an erwärmt wurden. Diese Ergebnisse stehen in einem gewissen Gegensatz zu den bei weiteren Beobachtungen erhaltenen, wo die Käfer bereits bei anhaltenden Temperaturen um 7° C fraßen (vgl. WILLMANN 1951). Die hier verwendeten Tiere (Versuche in Freiburg 1952) kamen nicht aus der Winterstarre, sondern wurden künstlich auf tiefe Temperaturen zurückgebracht; sie waren nahezu brutreif. Hieraus folgt, daß die Buchdrucker im Frühjahr höhere Wärmegrade als 7° C zum „Anheizen“, d. h. zum Fraßbeginn, brauchen, in der



Vegetationsperiode dagegen erst Temperaturstürze unter  $7^{\circ}\text{C}$  das Bohren und Nagen der Käfer unterbrechen. — Die Fraßgeschwindigkeit der Buchdrucker betrug bei 7 bis  $9,5^{\circ}\text{C}$  durchschnittlich ca. 0 bis 0,1 mm/Std. und bei 11 bis  $13^{\circ}\text{C}$  ca. 0,1 bis 0,6 mm/Std. (Laborversuche), bei  $20^{\circ}\text{C}$  Luft- und  $36^{\circ}\text{C}$  Kambialtemperatur ca. 1,5 mm/Std. (Ernährungsfraß, Freilandbeobachtungen bei Aeule). In Freilandversuchen fanden wir bei Temperaturen unter  $10^{\circ}\text{C}$  nur vereinzelt Fraßspuren. An Knüppeln, in die sich die Buchdrucker eingebohrt hatten, waren bei  $7^{\circ}\text{C}$  kleinere Nagestellen zu beobachten als an Rindenstückchen, die von der weicheren Bastseite her befressen werden konnten.

### *b) Das Schwärmen der Buchdrucker im Gebiet von Aeule*

Die Abhängigkeit des Borkenkäferfluges von Temperatur und Witterung untersuchten MERKER (1946—1952) und BENDER (1948) genau. Als Schwellenwert für den Schwarmbeginn brutreifer Buchdrucker gelten  $20^{\circ}\text{C}$  Lufttemperatur (SCHIMITSCHEK 1931, MERKER 1946—1952, BENDER 1948), während die Körperwärme der Tiere zum Fliegen durch Sonnenstrahlung und Muskeltätigkeit auf  $23^{\circ}\text{C}$  gebracht werden muß (MERKER 1952). Später im Jahr schwärmten sie auch bei niedrigeren Werten als  $20^{\circ}\text{C}$ , während im März selbst bei hohen Lufttemperaturen (18 bis  $20^{\circ}\text{C}$ ) kein Flug beobachtet wurde, weil die Käfer zu dieser Zeit noch nicht reif waren (Kap. V). Die geringste Luftwärme, bei der ca. sechs Buchdrucker flogen, betrug  $16^{\circ}\text{C}$  (vgl. KUHN 1949) an einem besonnten Bestandsrand in Aeule I/29 im April 1949 um 16.00 Uhr MEZ, die Kambialtemperatur des beflogenen Baumes betrug  $24,8^{\circ}\text{C}$  (maximale Lufttemperatur  $20,8^{\circ}\text{C}$  um 14.00 Uhr MEZ). — Die Flugzeit der Borkenkäfer lag bei Aeule im April meist zwischen 13.00 und 17.00 Uhr MEZ; im Mai zwischen 12.00 und 18.00 Uhr MEZ. Da das Schwärmen in der Regel mit Beginn einer Schönwetterperiode einsetzte (MERKER 1949<sub>1</sub>) und diese großklimatisch bedingt ist, lagen die ersten Flugtage in den verschiedenen Gebieten des Landes nahe beisammen. Geländeeinflüsse machten sich hierbei nur wenig geltend. An kühleren Stellen bei Aeule flogen die Käfer ein bis vier Tage später als auf wärmegünstigen Kuppen und Hängen (Tab. 13). KUHN beobachtete 1947 und 1948 in der Schweiz Differenzen von drei bzw. vier Tagen zwischen dem ersten Flug an Sonnen- und Schattenstellen.

1950 verspätete sich das Schwärmen auf Grund ungünstiger Witterung im Hochschwarzwald bis Mitte Mai, wo erstmals Lufttemperaturen über  $20^{\circ}\text{C}$  auftraten und den Brutflug ermöglichten. 1951 verzögerte er sich aus demselben Grunde bis Ende Mai (Tab. 13). Dies bedeutete eine Verschiebung des Entwicklungsbeginns um vier bis sechs Wochen, die im Laufe des Jahres auch durch hohe Sommerwärme nicht mehr ausgeglichen werden konnte, so daß die Zahl der ausgereiften Käfergenerationen fast überall um Aeule auf eine beschränkt blieb (S. 158).

Tabelle 13  
Der erste Schwarmtag der Buchdrucker auf dem Hochschwarzwald

Beob.-Ort	m. ü. M.	1947	1948	1949	1950	1951
Schluchsee	932	—	17. 4.	15. 4.	15. 5.	24. 5.
Aha-Süd	1000—1200	—	17. 4.	14. 4.	15. 5.	24. 5.
Aeule	1000—1200	—	21. 4.	18. 4.	16. 5.	25. 5.
Sr. Blasien	785	15. 4.	17. 4.	14. 4.	1. 5.	24. 5.

c) *Der Befall liegenden und stehenden Holzes im Frühjahr*

Schwärmende Käfer befielen zunächst liegende Bäume, die günstigere kambiale Wärmeverhältnisse boten als stehende Stämme (Tab. 11, Abb. 7). Am 22. 4. 1948 bohrten sich in Abt. I/33 zwischen 15.50 und 16.00 Uhr MEZ auf ca. 4 m<sup>2</sup> Rinde von 43 anliegenden dunkelbraunen Jungkäfern am zweiten Flugtag 32 ein bei 17° C Luft- und 27,4° C Kambialtemperatur. Die vom Fangbaum 3 m entfernte stehende Fichte wurde bei 20° C Rindenwärme auf der Südseite nicht befallen. Dies bestätigt erneut die Beobachtungen von MERKER (1949), daß die Rinde an den ersten Schwarmtagen 27 bis 30° C erreichen muß, um befliegen zu werden.

Tabelle 14  
Frühjahrsbefall an Fangbäumen in Abt. I/29 bei Aeule  
(Lage der Bäume: NO-Rand des Käferhiebs)

Datum 1949	Beobachtungszeit	Zahl der Bohrlöcher			
		oben	unten	O	W
Baum 1, in NS-Richtung gefällt, besonnt					
20. 4.	15.00 — 15.15	3	3	6	3
23. 4.	14.00 — 14.15	35	31	36	40

Datum 1949	Beobachtungszeit	Zahl der Bohrlöcher			
		oben	unten	N	S
Baum 2, in OW-Richtung gefällt, Halbschatten					
20. 4.	15.45 — 16.05	7	1	6	6
23. 4.	14.45 — 15.00	13	1	8	24

Die meisten Bohrlöcher fanden sich an den ersten Befallstagen an nord-südlich liegenden Fichten auf der Ostseite (Tab. 14). Später wuchs ihre Zahl auf der Ober- und Westseite stärker an und endlich auf der Baumunterseite, wenn Ende April/Mai die übrige Rinde für die Buchdrucker schon zu heiß wurde (Kap. IV, 1c). Die Annahme der Fangbäume änderte sich in den Beobachtungsjahren stark (Tab. 15).

Tabelle 15

Der Befall an Fangbäumen in den Jahren 1948—1950 bei Aeule  
(nordsüdlich liegende Bäume, Mittel aus je 10 Untersuchungen)

Jahr	Erster Befall an		Zahl der Bohrlöcher an Fangbäumen			
	Fang- bäumen	stehend. Holz	Beob.- Datum	Beob.- Ort	pro m <sup>2</sup>	pro Baum
1948	21. 4.	12. 5.	14. 5.	I/28	360	12000
			14. 5.	18	1110	57000
			20. 4.	I/33	30	1000
1949	18. 4.	4. 5.	29. 4.	18	410	13000
			6. 6.	28	300	10000
1950	16. 5.	25. 5.	21. 5.	I/14	100	10000

Der Befall stehenden Holzes setzte bei Aeule je nach Witterung zwei bis drei Wochen nach dem ersten Schwarmtag ein (Tab. 15), wenn auch an senkrechten Stämmen käfergünstige Temperaturen auftraten (IV, 1c). 1950 und 1951 lagen nur zehn bzw. vier Tage dazwischen, da die Käferflüge erst im späten Frühjahr begonnen und Kahlhiebsränder und selbst Bestände sich schon stärker erwärmt hatten.

#### d) Entwicklungsdauer und Verlauf einer Buchdruckergeneration

Die verschieden warmen Jahre 1947—1950 mit den ungleich hohen Niederschlagsmengen (Kap. II) ließen durch die unterschiedliche Zahl der Borkenkäfergenerationen eindeutig den Witterungseinfluß auf die Käferentwicklung erkennen. — Die Methode der graphischen Witterungsdarstellung wurde von LOSSNITZER (1948) entwickelt und für die Schädlingsbekämpfung zugänglich gemacht. Zum Folgenden vergleiche man Abb. 9 (s. auch S. 131).

Im heißen und trockenen Jahr 1947 entstanden auch um Aeule auf warmen Hängen und Kuppen zwei Käfergenerationen und die dritte wurde noch angelegt, während sich an kühleren Stellen (Nordhänge) nur eine vollständig und die zweite bis zum Larven- bzw. Puppenstadium entwickelte.

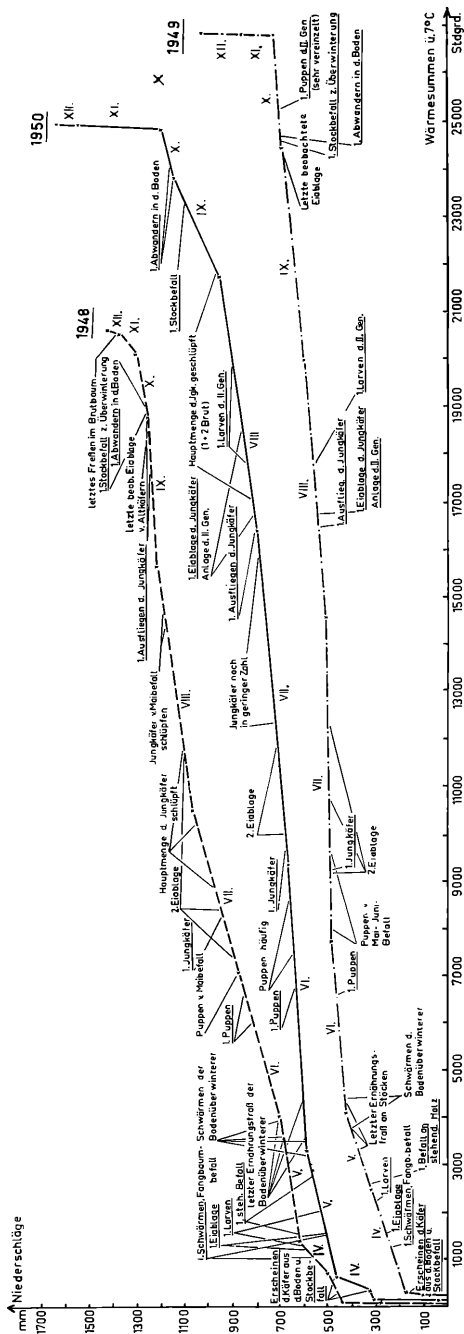


Abb. 9: Buchdruckerentwicklung und Witterung bei Aeule (1087 m ü. M.) in den Jahren 1948 bis 1950  
(Die Niederschläge vom Januar 1948 bis Mai 1950 wurden nach den Werten von St. Blasien mit Hilfe  
des Reduktionsverfahrens von HANN-KNOCH [1932] berechnet)

Im benachbarten käfergünstigeren Gebiet von St. Blasien und an vielen anderen Orten (Bodenseegebiet, MERKER 1952) wurden dagegen drei Generationen reif.

Im kühlen, nassen Sommer 1948 verlängerte sich die Entwicklungszeit bedeutend gegenüber derjenigen in den klimagünstigeren Jahren 1947 und 1949. Es entstand nur eine Buchdruckergeneration. Im ungewöhnlich trockenen Jahr 1949 (niederschlagsärmer als 1947, Tab. 5) reiften um Schluchsee vielenorts zwei Generationen, um Aeule dagegen nur eineinhalb. Im warmen Sommer 1950 wurde auf Grund schlechter Witterung im Frühjahr der Entwicklungsbeginn stark verzögert (S. 154). Da die hierdurch verlorene Zeit, wie erwähnt, auch durch hohe Sommerwärme nicht ausgeglichen werden konnte, reifte nur eine Generation; an klimagünstigen Befallsstellen entstanden bestenfalls eineinhalb. Dasselbe konnte 1951 festgestellt werden (IV, 2b). Es zeigte sich, daß die Entwicklung der Buchdrucker in nassen, kühlen Jahren bedeutend länger dauerte als in trockenen und heißen Sommern. Nach längeren Regenzeiten wurden nur kleine Fortschritte im Wachstum und in der Ausreifung festgestellt, um so mehr, je geringer die Wärme dabei war. Die Niederschläge verursachten durch ein Ansteigen des Feuchtegehalts im Stamm (MERKER 1952) und der meist dabei auftretenden Temperaturerniedrigung eine direkte Entwicklungsverzögerung. HENNINGS (1907/08) beobachtete bei Thermostatversuchen, daß sich mit steigender relativer Feuchte bei gleichbleibender Wärme die Entwicklungszeit verlängerte, und zwar um so mehr, je niedriger die Temperatur war. Bei den Versuchen mit gleicher Feuchte, aber verschieden hoher Temperatur, erfolgte das Reifen der Brut mit zunehmender Wärme schneller. Ein Optimum der Entwicklung liegt nach HENNINGS für *Ips typographus* L. bei 20 bis 25° C und 50 bis 60% relativer Feuchte (kürzeste Entwicklungsdauer 26 Tage).

Vergleichsmöglichkeiten zwischen der im Freiland und in den Versuchen verfügbar gewesenen Wärmemenge gaben die Temperatursummen über 7° C (S. 131), die für die Versuche von HENNINGS aus den Mitteltemperaturen, für das Freiland aus Thermohygrographenaufzeichnungen (II, 3a) berechnet wurden (Tab. 16).

Zu einem vollständigen Entwicklungszyklus benötigten die Buchdrucker zwischen 10000 und 20000 Stundengraden über 7° C (Abb. 9, Tab. 16). Bei Aeule wurden in klimatisch günstigen Jahren Werte von etwa 14700 Stundengraden gemessen. Im kühlen Sommer 1948 war die zur Ausreifung der einen Generation verbrauchte Wärmesumme bei langer Entwicklungszeit besonders hoch. In warmen Jahren (1949 und 1950) blieb sie bei kurzer Dauer geringer (Tab. 16). Freilandversuche in Freiburg (1952) ergaben infolge stark verlängerter Jungkäferreifezeit durch anhaltende Nässe und Kälte im Herbst die hohe Summe von ca. 19600 Stundengraden für eine Generation.



## FICHTENBORKENKÄFER

159

Tabelle 16 Wärmesummen und Entwicklungszeiten von *Ips typographus* L

Beobachtungs- ort	Jahr	Eizzeit		Larvenzeit		Puppenzeit		Jungkäferreifezeit		Gesamtentwicklungszeit	
		Tage	Stdgrd.	Tage	Stdgrd.	Tage	Stdgrd.	Tage	Stdgrd.	Tage	Stdgrd.
Radolfzell (Scheifele)	1946	6	1740	16	5450	15	2120	13	1560	50	10870
	1948	—	—	49	4601 $\pm$ 300	39	2184 $\pm$ 200	66	10117 $\pm$ 300	ca. 160	ca. 17000 $\pm$ 800
Aeule	1949	6	697 $\pm$ 40	60	4373 $\pm$ 350	16	2744 $\pm$ 100	31	6905 $\pm$ 100	113	14693 $\pm$ 590
	1950	6	854 $\pm$ 40	25	4295 $\pm$ 150	15	2939 $\pm$ 100	30	6646 $\pm$ 100	76	14734 $\pm$ 400
Aha-Süd	1948	7	542 $\pm$ 45	28	3239 $\pm$ 170	19	2270 $\pm$ 120	76	11009 $\pm$ 400	130	17063 $\pm$ 735
	1949	6	1188 $\pm$ 40	33	2088 $\pm$ 180	29	4148 $\pm$ 170	40	8428 $\pm$ 250	109	15852 $\pm$ 640
Freiburg	1952	6	1466 $\pm$ 40	13	3554 $\pm$ 80	7	2918 $\pm$ 50	62	11683 $\pm$ 360	88	19621 $\pm$ 530
Harz (Willmann)	1951	6	1610	22	4700	10	1900	22	5030	60	13240
		4,5	1870	17	4820	6	1965	18	5600	46	14255
Thermostat (Hennings)	1907	5,5	2250	5,5	2250	5,5	2250	9,5	3870	26	10600
	—08	6,5	2660	7	2870	6	2440	12,5	5100	32	13070
		8,5	2650	7,5	2340	11	3440	14	4370	41	12800
		8,5	2650	12	3750	12,5	3900	15	4680	48	14980
		11,5	2760	13	3120	14,5	3480	26,5	6380	65,5	15740
		12,5	3000	17,5	4200	15,5	3720	27	6500	72,5	17420
		16	2680	40,5	6820	16,5	2770	27	4520	100	16790
		18	3020	50	8420	17	2850	28	4700	113	18900

Aus Abb. 9 geht hervor, daß 1948 bei einer Gesamtjahressumme von nur 20 580 Stundengraden um Aeule niemals zwei Generationen reifen konnten. 1949 dagegen wurden die hierfür nötigen 28 000 bis 30 000 Stundengrade in besonders warmen Gebieten um Schluchsee (Kammlage in I/48) erreicht; es entstanden dort tatsächlich stellenweise auch zwei Käfergenerationen (S. 158). Ähnliche Verhältnisse herrschten 1950, wo an klimagünstigen Orten (I, 48) etwa 29 200 Stundengrade und bei Aeule 24 900 Stundengrade gemessen wurden (Tab. 4); so kam es manchenorts zur Anlage der zweiten Generation, doch schlüpften keine Jungkäfer mehr.

Die einzelnen Stadien einer Buchdruckergeneration benötigten verschieden hohe Wärmemengen bei ungleichen Entwicklungszeiten. Sie ergaben sich wie folgt (Tab. 16, Abb. 9):

Für die *E i z e i t* (von der Ablage des Eis bis zum Schlüpfen der Larve, durch Nachschneiden an Fangbäumen und bei Versuchen unter Glasscheiben beobachtet) wurden etwa 500 bis 1800 Stundengrade gemessen, bei den Versuchen von HENNINGS bis zu 3000. Bei Aeule waren die Wärmesummen am geringsten. Diese Reviere boten den Käfern, wie mehrfach erwähnt, namentlich im Frühjahr ein Minimum an Wärme.

Die *L a r v e n* beanspruchten bei Aeule zur Entwicklung durchschnittlich 4500 Stundengrade in etwa 50 Tagen. Nach HENNINGS dauerte das Larvenstadium bei ähnlich hoher (4200 Stundengrade), aber gleichmäßiger Wärme 17,5 Tage.

Die *P u p p e n z e i t* blieb meist kürzer bei Temperatursummen um 2000 Stundengrad auf dem Hochschwarzwald.

Die *J u n g k ä f e r r e i f e z e i t* zog sich über durchschnittlich 35 bis 40 Tage mit etwa 7 000 Stundengraden im Gebiet von Aeule hin, während sie nach HENNINGS ca. 20 Tage bei 5 000 Stundengraden dauerte.

Im allgemeinen waren die innerhalb der einzelnen Entwicklungsstadien „verbrauchten“ Wärmesummen ähnlich hoch. Beachtliche Unterschiede traten nur bei der Jungkäferreifezeit auf, die im frühen Herbst teilweise starke Verzögerungen durch ungünstige Witterung erfuhr (1952, Tab. 16).

Im Hochschwarzwald kann, wenn man für die Entwicklung einer Käfergeneration 14 000 bis 17 000 Stundengrade über 7°C rechnet, im allgemeinen eine vollständige Buchdruckergeneration und die Anlage der zweiten erwartet werden. Nur in heißen Sommern mit nachfolgendem langem mildem Herbst entstehen zwei und in käfergünstigen Revieren ausnahmsweise drei Generationen. Hierbei wirken kleinklimatische Faktoren für das andere Gebieten (Bodenseegegend) gegenüber ungünstige Großklima ausgleichend oder zumindest abschwächend (Kap. II und IV, 1). Die strenge Witterungsabhängigkeit der Käferentwicklung ergab sich bei allen Untersuchungen. Kühle Temperatur und hohe Feuchte hemmten die Lebensfunktionen der Buchdrucker, aber auch zu hohe Wärmegrade waren ihnen unzutraglich.

## V. Der Reifezustand der Borkenkäfer im Frühjahr und Herbst

Etwa ein Drittel der Gesamtentwicklungszeit benötigten die Buchdrucker zur Ausreifung ihrer Gonaden, die in den Larven und Puppen bereits angelegt, aber noch nicht funktionstüchtig waren. Über ihre morphologische Veränderung und über die Ausreifung in Abhängigkeit von Außenfaktoren wird an anderer Stelle ausführlich berichtet (MERKER und WILD 1954).

Im Frühjahr fand man zur Schwärmzeit der Buchdrucker häufig Brut- und Ernährungsfraßbilder nebeneinander (MERKER 1949). Dies ist auf Grund ihrer verschiedenen Reife leicht verständlich. Zunächst flogen im April die Käfer, die in Stöcken, Bäumen, Wurzeln überwintert und dort bereits im März gefressen hatten; sie waren früh brutreif und konnten gleich mit der Anlage der Muttergänge beginnen. Meist waren es braune bis dunkelbraune Jungkäfer und schwarze Käfer der vorletzten Generation mit stark entwickeltem Fettkörper und legereifen Eiern bzw. ausgereiften Hoden. Andererseits kamen zur selben Zeit noch unreife Bodenüberwinterer aus ihren Verstecken und befielen Fichten, Reisig und Wurzelstöcke zum Ernährungsfraß. Es waren hellbraune bis braune Jungkäfer oder auch ganz schwarze alte Tiere, die auf Grund ihrer Unreife trotz hoher Wärme noch nicht fliegen konnten (IV, 1a). Bei Laborversuchen begannen die Buchdrucker auch bei Temperaturen um 25 bis 30° C erst dann zu fliegen, wenn ihre Gonaden nahezu oder ganz reif waren (MERKER 1952). Daher fand man im März nur „Fußgänger“ und ihre Ernährungsfraßgänge.

Die im Herbst ihre Winterquartiere aufsuchenden Käfer hatten verschiedenen reife Gonaden. Zuerst wanderten schwarze Altkäfer ab, die alle Eier bis auf wenige resthafte oder verkümmerte abgelegt, aber noch keinen Regenerationsfraß begonnen hatten. Die etwas später den Boden aufsuchenden Jungkäfer waren braun bis dunkelbraun, aber noch unreif. Somit ergab sich, daß alle Bodenkäfer im Frühjahr noch des Ernährungs- bzw. Regenerationsfraßes bedurften. In den unteren Stammabschnitten stehender Fichten überwinterten meist braune bis dunkelbraune Jungkäfer; sie hatten den Ernährungsfraß bereits begonnen, aber noch nicht beendet und besaßen halb reife Gonaden. Helle Buchdrucker blieben in der Regel im Brutbaum, da sie auf Grund ihrer inneren Unreife und ihrer noch weichen Mundwerkzeuge kaum in der Lage waren, die Rinde selbständig zu verlassen. Sie konnten bei mildem Herbstwetter noch nachreifen und nachdunkeln. Zwischen den Käfern gleicher Farbe, die im Boden, Baum oder Stock überwinterten, waren keine Unterschiede im Reifezustand ihrer Gonaden zu beobachten. Weshalb die einen nun den Boden bzw. Bäume, Stöcke und Wurzeln (Kap. VI) als Winterquartiere bevorzugten, ist somit auf Grund ihrer Reife allein nicht zu klären (S. 167). Zum Verlassen der Brutbäume brauchten sie einen bestimmten Reifegrad, dessen äußeres Merkmal der braune bis dunkelbraune Chitinpanzer war. Im Herbst fand die Ausfärbung bei sinkender Tempera-

tur, im Frühjahr dagegen bei steigender statt; daher verließen die Buchdrucker im Februar-März die Bäume zu weiterem Ernährungsfraß nicht mehr, sondern blieben bis zur Geschlechtsreife an ihrer Geburtsstätte (MERKER 1952).

## VI. Die Überwinterung der Buchdrucker

Die Borkenkäfer überwinterten entweder im Brutbaum, an Stammansläufen befallener und gesunder Fichten, in Fichtenzöpfen, Wurzelstöcken und unterirdischen Wurzeln (MERKER 1953) oder gingen in den Boden (RATZBURG 1837, SEITNER 1923, MERKER 1946 bis 1953, SCHNEIDER-ORELLI 1947, BENDER 1948, FRANZ 1948, KUHN 1949). Zur Wahl der Winterquartiere trug die Temperatur entscheidend bei, die es im Herbst bei Luftwärmen unter 12 bis 15° C den Käfern unmöglich machte, sich noch in die Rinde einzubohren (s. S. 144). Von diesem Zeitpunkt an waren sie gezwungen, den Boden aufzusuchen. Auf dem Gebirge mit durchschnittlich nur einer Käfergeneration ergaben sich mehrfache Unterschiede im Befall der Winterverstecke gegenüber der Ebene mit meist zwei oder mehr Generationen pro Jahr (MERKER und BENDER 1948).

### 1. Die Überwinterung im Brutbaum und in den unteren Stammabschnitten befallener und gesunder Fichten

Das natürlichste Winterquartier stellte für die Buchdrucker der Brutbaum dar. Wenn die Wärmesumme des Sommers knapp zur Entwicklung der letzten Generation ausreichte, waren die noch unreifen hellen und wenige braune Jungkäfer sowie einige schwarze Altkäfer gezwungen, in der Rinde zu bleiben. Häufig fand man sie in noch nicht durchgebohrten Gängen dicht unter den Rindenschuppen sitzen, wo die sinkende Temperatur sie am letzten Ausbohren gehindert hatte. Die im Baum gebliebene Brut erlitt durch die Witterungseinflüsse hohe Verluste (MERKER 1949, BENDER 1948). Populationsanalysen aus dem März ergaben eine Vernichtung von 50 bis 70% für gelbe Jungkäfer, 98% für Puppen und 99,5% für Larven (vgl. ESCHERICH 1923: Larven überwinterten).

Das Aufsuchen aller weiteren Überwinterungsorte erforderte das Verlassen der Brutbäume, das im Hochschwarzwald Ende September bis Anfang Oktober einsetzte.

Die unteren Stammabschnitte der Käferfichten wurden im Hochschwarzwald seltener als im Bodenseegebiet (BENDER 1948) zur Überwinterung befallen. Nur da, wo keine geeigneten Fraßplätze in der Nähe waren oder die Käfer sich schon zu einer Zeit ausbohrten, wo ihnen das Eindringen in frische Rinde bei günstigen Temperaturen noch gelang, bohrten sie sich ein (I/33 Ost und I/29, MERKER 1948). Im Herbst 1948 wurden auch bei Aeule untere und vor allem mittlere Stammabschnitte gesunder Fichten in I/18 befallen, doch war die Besiedelung schwach.

## 2. Die Überwinterung in Wurzelstöcken und unterirdischen Wurzeln

Im Hochschwarzwald blieb der Stockbefall geringer als am Bodensee (MERKER 1949, BENDER 1948). Auf den großen Kahlf lächen der Ebene hatten die Buchdrucker keine andere Fraßmöglichkeit als die Stubben, während im Gebirge bei kleinen und kleinsten Käferherden wesentlich mehr Gelegenheiten zum Fressen geboten waren. Daher hatte der Stockbefall im Gebirge geringere Bedeutung als die Überwinterung im Boden (SCHNEIDER-ORELLI 1947 für die Schweiz). Auch bei Aeule beherbergten die Wurzelstöcke nur wenige Buchdrucker. Zunächst bohrten sich schwarze Altkäfer und erst im Spätherbst Jungkäfer ein. Bevorzugt wurden Stubben der im Sommer gefällten Fichten. Die in der Umgebung befallener Stöcke entnommenen Bodenproben waren meist negativ. Im Frühjahr fraßen bedeutend mehr Borkenkäfer an Wurzelstöcken, namentlich am Bestandsrand, da sich die Bodenüberwinterer nur zum Ernährungsfraß einbohrten (Tab. 12 und 17). Trotzdem blieb die Zahl der befallenen Stöcke gering gegenüber derjenigen der Ebene, da im Gebirge auch in der Erde weniger Käfer überwinterten als im Flachland (BENDER 1948, MERKER 1949).

Tabelle 17

Die Zahl der befallenen Wurzelstöcke im Herbst und Frühjahr

Beobachtungs- ort	untersuchte Stöcke, April 1949	davon befallen in %		
		insgesamt	Herbst 1948	Frühjahr 1949
I/29, NO-Hang	70	46	27	19
28, NO-Hang	75	24	11	13
33, N-Hang	25	40	8	32
26, W-Hang	30	47	20	27

Die Vernichtung der Buchdrucker konnte in den Stöcken beträchtlich hoch werden. In einer Wurzelachsel saßen z. B. ca. 10 cm unter der Schnittfläche auf 100 cm<sup>2</sup> Rinde 18 Käfer, davon lebten noch fünf braune Jungkäfer, und zehn braune Jung- und drei schwarze Altkäfer waren tot (72% vernichtet). Im restlichen Teil des Stockes lebten von 23 noch 16 braune Jungkäfer (32,1% tot). Der Stubben hatte bei Entnahme der Proben völlig durchnässte Rinde, so daß die Käfer wohl der Nässe und mehrmaligem Einfrieren zum Opfer gefallen waren. In zwei weiteren im Herbst besiedelten Stöcken mit ebenso nasser Rinde lebten im Januar noch 17 von 79 (78,5% tot) bzw. 13 von 72 Jungkäfern (82% tot), Altkäfer wurden keine gefunden.

Daß auch unterirdische Stock- und Fichtenwurzeln von *Ips typographus* zur Überwinterung nicht verschmäht wurden, beobachtete MERKER (1953)

in I/15, 16 und I/45 bei Aeule wie auch auf dem Sommerberg bei Aha. Bei Pflanzungen im Frühjahr ausgegrabene und abgehackte Wurzeln zeigten beträchtlichen Käferfraß (MEKREK 1953, Bild S. 140).

### Die Überwinterung der Buchdrucker im Boden

Wenn die Borkenkäfer auf Grund sinkender Temperaturen im Herbst keine Bäume mehr anbohren konnten (Kap. IV, 1a und V), gingen sie in den Boden zur Überwinterung. Um ihre Zahl und Verteilung dort zu bestimmen, entnahmen wir Proben von 500 cm<sup>2</sup> und 15 cm Tiefe im Umkreis von 2,5 m pro Käferfichte und zählten die darin befindlichen Kerfe aus (Methode aus dem Forstzool. Inst., BENDER 1948).

Auch im Gebirge konnte man an sonnigen Tagen im Herbst Käfer von den Bäumen herunterfallen und innerhalb kurzer Zeit in der Streu verschwinden sehen (MERKER 1949). Bei Radolfzell beobachtete MERKER 1946 bereits Mitte September in den Boden gehende Buchdrucker, die jedoch vielfach wieder verschwanden und erst im Oktober und November endgültig darin blieben. Entsprechendes zeigten Versuche bei Aeule im September 1947, wo die künstlich in die Erde gebrachten Käfer später wieder herauskamen. In den Jahren 1947 bis 1950 begannen sie auf dem Hochschwarzwald Anfang Oktober aktiv in den Boden zu gehen, und zwar 1947 am 7. Oktober, 1948 am 5. Oktober, 1949 am 3. Oktober und 1950 am 2. Oktober. Im Herbst und Winter 1946/47 wurden im Schwarzwald keine Käfer im Boden gefunden (MERKER und BARNER), während sie in der Ebene in großer Zahl dort zu beobachten waren (BENDER 1948).

Die Buchdrucker hielten sich bei Aeule durchweg in einer Tiefe von 2 bis 4 cm, ausnahmsweise bis zu 8 cm in Streu und Mull auf, selten drangen sie bis zum Mineralboden vor wie im Bodenseegebiet. Die Zahl der im Boden befindlichen Käfer wuchs Mitte Oktober meist rasch an, so daß im allgemeinen Ende November die Hauptmengen im Schwarzwald im Gegensatz zum Bodenseegebiet bereits eingewandert und nur vereinzelt noch Nachzügler zu erwarten waren. Versuche mit Leimpapieren erbrachten den Beweis, daß bei Aeule und St. Blasien 1948 Mitte November noch Käfer abwanderten. Bei Aeule wurden vom 24. Oktober bis 12. November zwei Käfer und bei St. Blasien keine mehr aufgefangen, während Bodenproben unter nahestehenden Käferfichten jeweils vier bis fünf Buchdrucker enthielten. Folglich hatten die meisten bereits vor Versuchsbeginn den Boden aufgesucht. Proben auf Mitte Oktober entstandenen Kahlhiebsen zeigten, daß die Mehrzahl der Käfer bereits früher eingewandert sein mußte und nur bei klimatisch ungünstig stehenden Fichten noch in der Rinde saß (Tab. 18, Baum 1, 12).

Im Oktober waren durchschnittlich 53% der eingewanderten Buchdrucker schwarze Altkäfer, Mitte November, wenn auch die Jungkäfer ihre Fraßbäume verlassen hatten (häufig nach Frostnächten beobachtet, vgl. FRANZ

1948), nur noch 0,5 bis 3%. Gelbe Käfer wurden im Boden nur dann gefunden, wenn sie mit abfallender Rinde oder durch Ausbohrlöcher reiferer Tiere herauskamen.

Tabelle 18

## Im Boden überwinternde Käfer bei Aeule

(berechnet auf eine Wurzelscheibe mit 2,5 m Radius und 40 cm Stockdurchmesser)

Beobachtungsort		Baum-Nr.	Käferzahl	Datum
Bestandsrand Süd	I/28	1	35	21. 10. 1947
			145	22. 10. 1947
			887	13. 11. 1947
			1215	23. 11. 1947
			1248	22. 1. 1948
		2	90	22. 1. 1948
Bestand	I/34	3	4775	12. 11. 1947
Südhang	I/38	4	6563	21. 11. 1947
N-Hang	I/28	5	4000	21. 11. 1947
		6	5629	21. 11. 1947
		7	2223	12. 11. 1947
O-Hang	I/29	8	1940	23. 11. 1947
	31	9	3255	13. 11. 1947
NO-Hang	I/18	10	3453	24. 1. 1947
Bestand	I/48	11	121	5. 10. 1948
O-Hang	I/17	12	443	6. 10. 1948
	26	13	6435	1. 12. 1948
	29	14	92	1. 12. 1948
NO-Hang	I/49	15	885	11. 11. 1948
Talsole	I/42	16	274	1. 12. 1948
<b>St. Blasien</b>				
SW-Hang	II/30	1	551	2. 12. 1948
		2	1036	12. 11. 1948
		3	852	12. 11. 1948

Die Zahl der Käfer pro Wurzelscheibe befallener Fichten blieb im Hochschwarzwald weit hinter der von BENDER (1948) bei Meßkirch beobachteten zurück. Er fand durchschnittlich 5 bis 6 000, maximal 23 000 Buchdrucker, während es bei Aeule durchschnittlich nur 3 bis 4 000, maximal etwa 7 000 waren. Auf Kuppen enthielten die Bodenproben meist weniger Käfer als auf nahe gelegenen Hängen. Die Buchdrucker reiften auf den wärmebegünstigten Gipfeln so frühzeitig, daß sie nach dem Verlassen der Brutbäume noch frische Fichten befallen konnten. In I/28 enthielten die Proben z. B. in den Wurzelachseln höchstens 1 bis 3 Käfer gegenüber 7 bis 10, maximal 50 in den Proben auf dem angrenzenden N-Hang. Entsprechendes wurde in I/48 und I/42, 49 beobachtet.

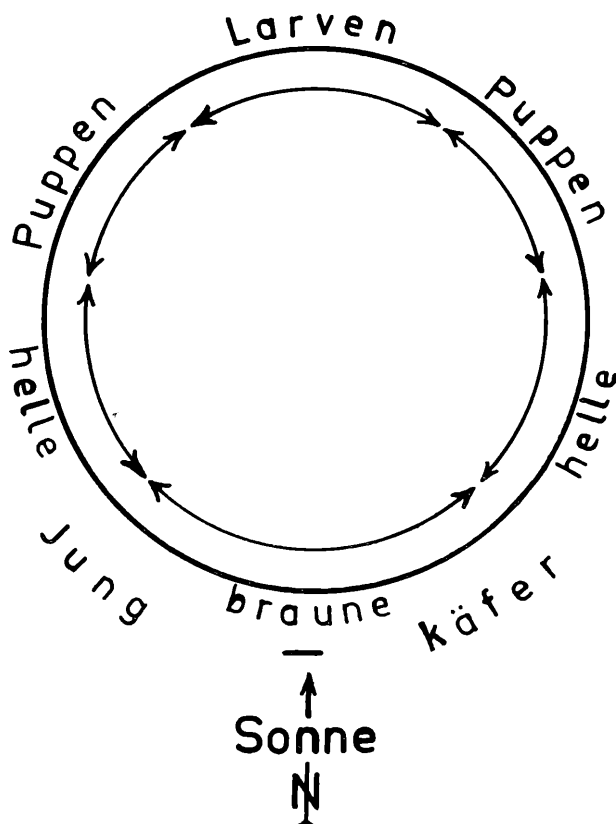


Abb. 10: Entwicklungsstadien von *Ips typographus* um einen Brutbaum am N-Lichtungsrand



Die Verteilung der Buchdrucker um den Stamm war unregelmäßig. Die meisten fanden sich, wie bekannt, in den Wurzelachseln. Mit wachsender Entfernung vom Stamm nahm die Zahl rasch ab, in 1,5 bis 2,5 m Abstand lagen nur noch einzelne. — Die Verteilung bezüglich der Himmelsrichtung war wind- und strahlungsabhängig. An der wärmsten Stammseite wanderten die Käfer auf Grund früheren Reifens noch aus (Abb. 10) und fanden sich dort in größerer Zahl im Boden als auf den sonnenabgewandten Seiten. — Das von BENDER (1948) beobachtete zonenweise Vorkommen innerhalb eines befallenen Bestandes wurde auch bei Aeule festgestellt. Ein am Kahlhiebsrand stehender Baum lieferte frühreife Käfer, die im September noch weitere Fichten befielen und kaum in der Wurzelscheibe zu finden waren, während der ca. 3 m weiter im Bestand stockende Baum erst Ende September ausbohrfähige Jungkäfer hatte, die in größerer Zahl den Boden aufsuchten (Tab. 19, Baum 1 und 2).

Die in der Erde überwinterten Buchdrucker erlitten auf Grund des ausgeglicheneren Mikroklimas gegenüber Baum- und Stocküberwinterern geringe Verluste. Braune Jungkäfer erwiesen sich am widerstandsfähigsten. Von ihnen wurden bei Aeule durchschnittlich 7,4%, bei St. Blasien 1,8% (SCHMIDT 1948), in der Umgebung von Meßkirch 7,3 % (BENDER 1948) vernichtet; FRANZ (1947) fand 2,5 % tote Käfer. Die S. 164 erwähnten Bodenversuche im September 1947 ergaben folgende Verlustzahlen (18 Versuche mit durchschnittlich fünftägiger Dauer, Beobachtungsfehler 3,2 %):

Durchschnittliche Vernichtung durch Feinde (Spinnen, Ameisen, Laufkäfer)	30%
Durchschnittliche Vernichtung durch Witterung (Trockenheit oder Regen)	10%

Demnach waren die Verluste im Spätsommer und Frühherbst bedeutend höher als im Spätherbst und Winter, wo die kältestarren Feinde nicht mehr räubern konnten. Auch im Frühjahr schadeten sie wenig, da die Borkenkäfer ihre Lebensfunktionen früher aufnahmen als die meisten Spinnen und Laufkäfer. Schädliche Witterungseinflüsse waren höchstens noch Nässe und Kälte, die die rund 70% Verluste verursachten.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß frühreife Käfer noch neue Fraßstellen aufsuchen konnten, spät reifende im Brutbaum blieben und nur die im Oktober/November ausbohrfähigen die Erde als Winterquartier aufsuchten, wenn die Chitinpanzer braun und ihre Gonaden nahezu reif waren. Somit bestätigte sich auch für Aeule die von MERKER (1946 bis 1952) angegebene Abhängigkeit von Temperatur und Reifegrad bei der Wahl der Winterquartiere.

Die Zahl der Käfer pro Wurzelscheibe befallener Fichten blieb im Hochschwarzwald weit hinter der von BENDER (1948) bei Meßkirch beobachteten zurück. Er fand durchschnittlich 5 bis 6 000, maximal 23 000 Buchdrucker, während es bei Aeule durchschnittlich nur 3 bis 4 000, maximal etwa 7 000 waren. Auf Kuppen enthielten die Bodenproben meist weniger Käfer als auf nahe gelegenen Hängen. Die Buchdrucker reiften auf den wärmebegünstigten Gipfeln so frühzeitig, daß sie nach dem Verlassen der Brutbäume noch frische Fichten befallen konnten. In I/28 enthielten die Proben z. B. in den Wurzelachseln höchstens 1 bis 3 Käfer gegenüber 7 bis 10, maximal 50 in den Proben auf dem angrenzenden N-Hang. Entsprechendes wurde in I/48 und I/42, 49 beobachtet.

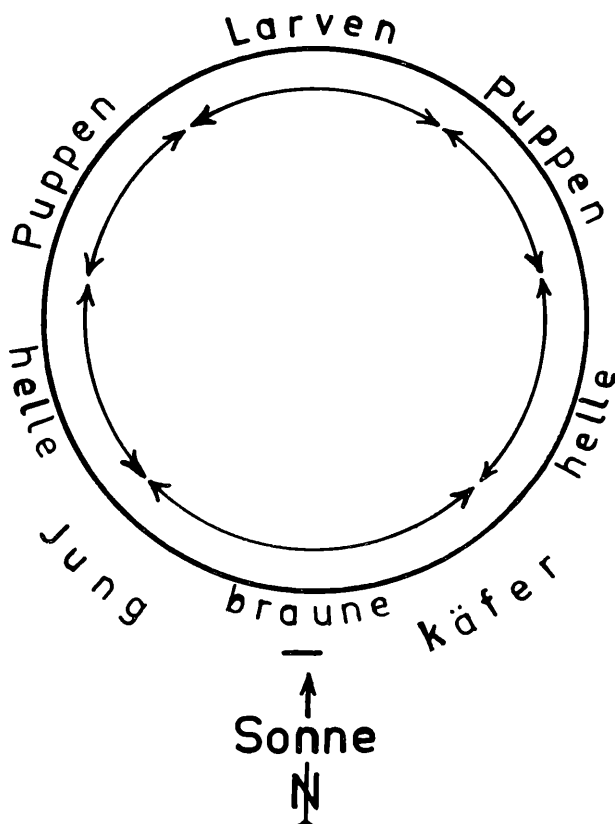


Abb. 10: Entwicklungsstadien von *Ips typographus* um einen Brutbaum am N-Lichtungsrand

Die Verteilung der Buchdrucker um den Stamm war unregelmäßig. Die meisten fanden sich, wie bekannt, in den Wurzelachseln. Mit wachsender Entfernung vom Stamm nahm die Zahl rasch ab, in 1,5 bis 2,5 m Abstand lagen nur noch einzelne. — Die Verteilung bezüglich der Himmelsrichtung war wind- und strahlungsabhängig. An der wärmsten Stammseite wanderten die Käfer auf Grund früheren Reifens noch aus (Abb. 10) und fanden sich dort in größerer Zahl im Boden als auf den sonnenabgewandten Seiten. — Das von BENDER (1948) beobachtete zonenweise Vorkommen innerhalb eines befallenen Bestandes wurde auch bei Aeule festgestellt. Ein am Kahlhiebsrand stehender Baum lieferte frühreife Käfer, die im September noch weitere Fichten befielen und kaum in der Wurzelscheibe zu finden waren, während der ca. 3 m weiter im Bestand stockende Baum erst Ende September ausbohrfähige Jungkäfer hatte, die in größerer Zahl den Boden aufsuchten (Tab. 19, Baum 1 und 2).

Die in der Erde überwinterten Buchdrucker erlitten auf Grund des ausgeglicheneren Mikroklimas gegenüber Baum- und Stocküberwinterern geringe Verluste. Braune Jungkäfer erwiesen sich am widerstandsfähigsten. Von ihnen wurden bei Aeule durchschnittlich 7,4%, bei St. Blasien 1,8% (SCHMIDT 1948), in der Umgebung von Meßkirch 7,3% (BENDER 1948) vernichtet; FRANZ (1947) fand 2,5% tote Käfer. Die S. 164 erwähnten Bodenversuche im September 1947 ergaben folgende Verlustzahlen (18 Versuche mit durchschnittlich fünftägiger Dauer, Beobachtungsfehler 3,2%):

Durchschnittliche Vernichtung durch Feinde (Spinnen, Ameisen, Laufkäfer)	30%
Durchschnittliche Vernichtung durch Witterung (Trockenheit oder Regen)	10%

Demnach waren die Verluste im Spätsommer und Frühherbst bedeutend höher als im Spätherbst und Winter, wo die kältestarren Feinde nicht mehr räubern konnten. Auch im Frühjahr schädeten sie wenig, da die Borkenkäfer ihre Lebensfunktionen früher aufnahmen als die meisten Spinnen und Laufkäfer. Schädliche Witterungseinflüsse waren höchstens noch Nässe und Kälte, die die rund 70% Verluste verursachten.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß frühreife Käfer noch neue Fraßstellen aufsuchen konnten, spät reifende im Brutbaum blieben und nur die im Oktober/November ausbohrfähigen die Erde als Winterquartier aufsuchten, wenn die Chitinpanzer braun und ihre Gonaden nahezu reif waren. Somit bestätigte sich auch für Aeule die von MERKER (1946 bis 1952) angegebene Abhängigkeit von Temperatur und Reifegrad bei der Wahl der Winterquartiere.

## VII. Die Bevölkerungsdichte der Borkenkäfer bei Aeule

Die Stärke des Borkenkäferbefalls, die Vermehrung und natürliche Vernichtung der Buchdrucker auf dem Hochschwarzwald und ihre Feinde wurden an Hand von Rindenuntersuchungen um Schluchsee und in einigen Käferherden bei St. Blasien festgestellt.

### 1. Vermehrung und Vernichtung

Die Vermehrung der Käfer wurde nach der Formel  $v = P_2 : P_1$ , die Vernichtung nach der Formel  $V = \frac{100 \times P_2}{Mg \times Lg}$  berechnet.  
(Rindenprobe 1 000 cm<sup>2</sup>;  $P_1 = 2 \times Mg$  = Parentalgeneration;  $P_2$  = Summe aller Larven, Puppen, Jungkäfer, Ausfluglöcher = auskommende Brut;  $Mg$  = Muttergänge;  $Lg$  = Larvengänge). In den folgenden Tabellen wurden jeweils Mittelwerte angegeben, deren Fehler nach der Formel

$$m = \pm \sqrt{\frac{Sx^2}{n(n-1)}} \text{ berechnet wurde.}$$

Tab. 19 gibt einen kurzen Überblick über die Vermehrung und Vernichtung der Buchdrucker bei Aeule in den stärksten Befallsjahren. Die im heißen Sommer 1947 zunehmende Vermehrung (Tab. 19, zweite Generation, Einzelwerte bis zu 5) brachte noch im Herbst desselben Jahres enorme Käfermassen, die im folgenden Frühjahr durch starken Befall die hohen Fichtenverluste des Jahres 1948 mit verursachten (Tab. 9). 1948 und vor allem 1949 fielen die Werte, stiegen jedoch 1950 wieder an, ein Zeichen, daß die starke Fortpflanzungsfähigkeit der Buchdrucker erhalten geblieben war.

Tabelle 19

#### Vermehrung und Vernichtung von *Ips typographus* bei Aeule

(Mittelwerte aus je 30—40 Rindenanalysen)

Jahr	Vermehrungs-		Vernichtungs-	
	koeffizient	‰	‰	
1947	2,7 ± 0,45	17,2	83,1 ± 3,7	1. Gen. (Boiselle)
	3,2 ± 0,09	21,9	78,3 ± 0,7	2. Generation
	3,1 ± 0,40	28,2	71,9 ± 2,9	3. Generation
1948	2,2 ± 0,17	23,1	77,0 ± 1,3	1. Generation
1949	1,3 ± 0,10	12,6	90,1 ± 2,6	1. Generation
1950	2,5 ± 0,12	30,7	73,2 ± 1,4	1. Generation

Die Vernichtung blieb Ende 1947 und im Frühjahr 1948 zur Zeit der größten vorhandenen Käfermassen gering, stieg dagegen 1949 bei fallender Vermehrung auf durchschnittlich 90% (Einzelwerte bis zu 98% wurden immer beobachtet). 1950 fiel sie erneut.

Vermehrung und Vernichtung hängen eng zusammen und ergänzen sich, wenn erstere ebenfalls prozentual berechnet wird, mit kleinen Abweichungen zu 100 (Tab. 19).

Die Vernichtung der einzelnen Entwicklungsstadien war verschieden groß: sie nahm vom Ei zur Larve zu und wurde bei Puppe und Jungkäfer wieder geringer. Vielleicht spielte bei der hohen Larvenvernichtung die Länge der Larvenzeit eine Rolle. Während der Ausreifung vom hellen zum dunklen Jungkäfer nahmen die Verluste ebenfalls ab. Die Eivernichtung betrug durchschnittlich 9 bis 10% und blieb in warmen Jahren bei günstiger Witterung geringer als bei kühlem und feuchtem Wetter (Tab. 20 und BENDER 1948).

Tabelle 20  
Die Eivernichtung in Prozent  
(Mittelwerte aus je 10 Rindenproben)

1947	1948	1949	1950	1951
6,3 ± 0,4	11,5 ± 0,5	3,9 ± 0,3	12,2 ± 0,5	5,0 ± 0,5

Für Larven konnten nach einer Schlechtwetterperiode im Juli 1948 27, für Puppen 10,1% Verluste beobachtet werden, für helle Jungkäfer 1% und für schwarze Altkäfer 0%. Insgesamt wurden 14,2% der Brut vernichtet, davon 5,3% durch tierische Parasiten. Die hohe Empfindlichkeit des Larven- und Puppenstadiums zeigten die Verluste während des Winters in den Brutbäumen (Nässe und Kälte, mehrmaliges Einfrieren, vgl. MERKER 1946, BENDER 1948). Sie erreichten fast immer 100%; nur in einer Ausnahme, wo die Brut tief in der 7 mm starken Rinde saß, betrug sie für Larven 99,5%, für Puppen 98,5% und für helle Jungkäfer 54,5%. Insgesamt waren 68% der überwinternden Brut, davon 16% durch Pilze zu Grunde gegangen. Die Vernichtung durch Feinde (Ichneumoniden und unter diesen vor allem Chalcididen-Arten, Staphyliniden, Nemosoma-Arten, Clerus formicarius, die Larven der Kamelhalsfliege Raphidia, Elateriden-Larven und kleine Nematoden, vgl. ESCHERICH 1923) änderte sich in den Käferjahren: mit steigender Käfermenge nahm die Zahl der Feinde zu (Tab. 21), erreichte jedoch ihr Maximum ein Jahr

Tabelle 21  
Zahl der Feinde des Buchdruckers aus dem Insektenreich

	1947	1948	1949	1950
Feinde je 100 Käfer	1,6	3,6	0,9	1,4



Abb. 11: Von *Ips typographus* L. befallener Wurzelstock mit Spechthieben  
(I/48, Aufn. März 1951)

später als die der Buchdrucker. Im allgemeinen war ihre Menge der Schädlingszahl gegenüber viel zu gering, und Raumnot (BENDER 1948) und Klima wirkten auf natürliche Sterblichkeit und Vermehrung bedeutend stärker ein als räuberische Insekten. Von Vögeln stellten die Spechte, namentlich Bunt- und Schwarzspecht den Borkenkäfern nach (vgl. MERKER und BENDER 1948) und hackten im Winter sogar das Moos von Wurzelanläufen und Stämmen weg (MERKER 1948 und Abb. 11) oder wühlten die Erde auf und pickten die Käfer heraus.

Die Abhängigkeit der Käferverschichtung und Vermehrung von der Exposition des Herdes wird in Tab. 22 gezeigt. Auf Kuppen und Süd-Hängen war die Vermehrung im allgemeinen höher als in käferungünstigen Lagen und die Vernichtung blieb niedriger.

Tabelle 22

Vermehrung und Vernichtung der Borkenkäfer auf verschieden exponierten Hängen

Exposition	Abt.-Nr.	1947		1948		1949		1950	
		Verm.	Vern.	Verm.	Vern.	Verm.	Vern.	Verm.	Vern.
Kuppe	I/28	3,3	78,8	2,0	79,7	2,1	79,6	—	—
S-Hang	38	3,2	73,2	—	—	—	—	—	—
SW-Hang	St. Blasien	—	—	—	—	2,3	77,0	—	—
NW-Hang	I/49	—	—	2,7	73,6	—	—	—	—
NO-Hang	18	—	—	—	—	—	—	1,4	93,0
N-Hang	33	—	—	1,5	87,4	1,3	91,2	1,0	70,0

Tabelle 23  
Die Befallsdichte in den Jahren 1947—1950  
(Mittel aus je 50 Rindenproben)

Jahr	Muttergänge		Larvengänge		auskommende Brut		Genera- tion
	pro m <sup>2</sup>	Länge cm	pro Muttergang	pro m <sup>2</sup>	pro Muttergang		
1947	470 ± 6	7 ± 0,3	31 ± 0,9	2 500 ± 150	5 ± 0,3		2
	210 ± 4	6 ± 0,2	22 ± 0,8	1 270 ± 79	7 ± 0,4		3
1948	420 ± 5	7 ± 0,4	16 ± 0,5	1 587 ± 98	4 ± 0,25		1
1949	430 ± 6	7 ± 0,4	24 ± 0,6	1 306 ± 81	3 ± 0,2		1
1950	170 ± 3	8 ± 0,4	36 ± 0,9	755 ± 46	4 ± 0,25		1

## 2. Die Befallsdichte in den Jahren 1947—1950

In heißen Sommern lagen die Brutbilder der Borkenkäfer enger beisammen als in kühleren Jahren und die Muttergänge blieben kürzer (CAESAR 1952). 1947 kamen bei der zweiten und dritten Generation bei geringerer Befallsdichte mehr Jungkäfer aus als bei der Sommergeneration. Die Muttertiere waren weniger fortpflanzungstüchtig (geringere Eizahl), die Vernichtung der Brut bei ausreichendem Raum jedoch kleiner. — Im käferungünstigen Jahr 1948 ist die ortsweise hohe Befallsdichte darauf zurückzuführen, daß sich die im Herbst 1947 noch entstandenen Käfermassen an klimagünstigen Stellen zusammendrängten. 1949 stieg die Populationsdichte wieder an, erreichte aber die hohen Werte von 1947 nicht mehr (Tab. 23). 1950 sank sie bedeutend, obwohl der einzelne Mutterkäfer nichts von seiner Bruttauglichkeit eingebüßt hatte und lange Muttergänge mit zahlreichen Einischen erzeugte (Tab. 23).

Auch auf dem Hochschwarzwald hatten die Fichten, wie mehrfach erwähnt, in den warmen Jahren und an käfergünstigen Orten starken Buchdruckerbefall, der mitunter ähnlich hohe, stellenweise sogar höhere Vermehrungszahlen brachte wie im Bodenseegebiet. Was jedoch die Kalamität in den Bergen gegenüber der Ebene einschränkte, war das Ausreifen von weniger Generationen pro Jahr in den kühleren Gebieten. Im Schwarzwald kam in der Regel nur eine zur vollen Entwicklung, die zweite lieferte meist keine Käfer mehr (s. S. 160). Hier bestätigt sich der Gedanke von MERKER (1953), daß eine späte Generation durch die Einflüsse des Herbstes und Winters stark beeinträchtigt wird und man am besten die zweite Generation ausreifen lassen und dann mit der Herbstbekämpfung einsetzen sollte.

### VIII. Zusammenfassung

Die Waldgebiete um Aeule mit ihrem besonders käferungünstigen Klima waren kühler und niederschlagsreicher als die Reviere um St. Blasien, Neustadt und Schluchsee. Die Tagesmittel der Lufttemperatur blieben um durchschnittlich  $0,8^{\circ}\text{C}$ , die Maxima um  $3^{\circ}\text{C}$  niedriger und die Minima um  $1,1^{\circ}\text{C}$  höher als in St. Blasien. Die Tiefstwerte hatten keinen sichtbaren Einfluß auf die Käferentwicklung, während sich die um Aeule niedrigeren Maxima und Tagesmittel erheblich auswirkten. Die für die Buchdrucker wesentlichen Wärmesummen über  $7^{\circ}\text{C}$  waren bei Aeule am geringsten und ließen zusammen mit den höheren Niederschlägen und der größeren relativen Feuchte des Gebiets weniger Generationen als in andern Revieren reifen (Kap. II). Die großklimatischen Nachteile wurden durch stellenweise günstiges Kleinklima auf Kuppen und strahlungsbegünstigten Hängen abgeschwächt, so daß manchenorts ähnlich hoher Befall wie im wärmeren St. Blasien oder Bodenseegebiet auftrat, was von vornherein nicht verständlich war (Tab. 7). Die Bergrücken zeigten die ersten Buchdruckerschäden des Gebiets, Talsohlen wurden zuletzt befallen. — Die meisten Käferherde lagen auf den um Aeule besonders häufigen Nordosthängen in 1000 bis 1200 m Höhe, einzelne auch bis in 1300 m ü. M.

Das im Gebirge stets reichlich anfallende Bruchholz bot den Borkenkäfern vielenorts günstige Brutstätten (Tab. 8). — Die alten Fichten erlitten auch im Hochschwarzwald die höchsten Verluste: über 100jährige etwa 60 %, 60- bis 100jährige ca. 9 bis 10 % und die unter 60jährigen in Ausnahmefällen bis zu 1 %. Aus ungleichaltrigen Beständen wurden vielfach die alten Bäume herausgefressen. — Häufig traten die ersten Schäden der letzten Gradation in Randgebieten früherer Borkenkäferherde auf (61 % 1948). Auf Grund der großen Schädlingmassen kamen viele neue Befallsnester hinzu (Kap. III).

Die Entwicklung der Buchdrucker war weitgehend vom Kleinklima ihres Lebensraumes abhängig. Die Wärme des Bodens, der Luft, des Baumes beeinflussten schon das Erscheinen der Borkenkäfer aus den Winterverstecken. Zuerst kamen Bodenkäfer aus 1 bis 5 cm Tiefe bei  $7$  bis  $12^{\circ}\text{C}$  Bodentemperaturen (Kap. IV, 1 und 2) und begannen ihren Ernährungsfraß an Rindenstücken, Stubben, Reisig. Baum- und Stocküberwinterer blieben an ihren Verstecken bis zur Schwarmzeit und flogen bei Hochdruckwetter mit Lufttemperaturen um  $20^{\circ}\text{C}$  zum Brutfraß an etwa  $30^{\circ}\text{C}$  warme Fangbäume an (Kap. IV, 2; MERKER 1946—1952, BENDER 1948). Bedeutende Verzögerungen des Schwärmens durch ungünstige Witterung wurden 1950 und 1951 beobachtet. Stehende Fichten befielen die Borkenkäfer 1 bis 3 Wochen später als liegende (Tab. 15), wenn ihre Temperaturen ebenfalls  $30^{\circ}\text{C}$  erreicht hatten (BENDER 1948). Im Sommer gingen die Buchdrucker auch in die Bestände hinein, da ihnen Temperaturen über  $42$  bis  $45^{\circ}\text{C}$



schadeten (SCHIMITSCHECK 1931, BENDER 1948, MERKER 1949 und 1953). Erst anhaltende Hitze von  $47^{\circ}\text{C}$  und mehr (länger als sechs bis zehn Stunden wirksam) tötete die Käfer. Schwarze Altkäfer starben schon bei etwa  $45^{\circ}\text{C}$ , während braune Jungkäfer kurzdauernde Temperaturschocks selbst über  $50^{\circ}\text{C}$  überstehen konnten.

Die Entwicklungsdauer einer Generation hing stark von den zur Verfügung gewesenen Wärmemengen und den Niederschlägen ab. Die zur Ausreifung nötige Wärmesumme über  $7^{\circ}\text{C}$  (Entwicklungsnullpunkt von *Ips typographus*) schwankte zwischen 10 000 bis 20 000 Stundengraden, bei *Aeule* betrug sie in käfergünstigen Jahren ca. 14 000 Stundengrade. Schlechtwetterperioden wirkten entwicklungshemmend. — Die *E i r u h e* dauerte bei *Aeule* 5 bis 6 Tage bei 500 bis 1500 Stundengraden, die *L a r v e n z e i t* ca. 50 Tage bei durchschnittlich 4500 Stundengraden, die *P u p p e n z e i t* 20 Tage bei ca. 2000 Stundengraden und die *J u n g k ä f e r r e i f e z e i t* 35 bis 40 Tage bei durchschnittlich 7000 Stundengraden über  $7^{\circ}\text{C}$  (Tab. 16). Die Zahl der reif gewordenen Generationen pro Jahr zeigte klar den Einfluß der klimatisch stark unterschiedlichen Jahre 1947—1950 auf die Entwicklung der Buchdrucker. Im heißen Jahr 1947 entstanden auch bei *Aeule* zwei bis stellenweise drei, im niederschlagsreichen Sommer 1948 nur eine, 1949 bei höheren Temperaturen eineinhalb und im ebenso warmen, aber kurzen Sommer 1950 eine Buchdruckergeneration (Kap. IV, 2). Auf dem Hochschwarzwald können in normalen Sommern auf Grund der knappen Wärmemengen nur eine, bestenfalls eineinhalb Generationen entstehen.

Das Reifen der Jungkäfer erforderte etwa ein Drittel der gesamten Entwicklungszeit. Die im März aus dem Boden kommenden Buchdrucker waren alle unreif und mußten, um bruttauglich zu werden, Ernährungsfraß an Stöcken, Reisig, Rindenstückchen ausüben, während die Rindenüberwinterer an ihren Verstecken fressen konnten. Deshalb flogen selbst bei hohen Temperaturen im März noch keine Borkenkäfer und fand man im April noch Ernährungsfraßgänge neben Brutbildern (MERKER 1953). Zur Überwinterung bohrten sich im Herbst nur die Käfer aus den Brutbäumen aus, die bereits einen bestimmten Reifegrad erreicht hatten (Kap. V). Flogen sie im September aus, so konnten sie sich bei noch günstigen Temperaturen in neue Bäume einbohren. Im Oktober oder noch später reifende Tiere mußten infolge niedriger Lufttemperaturen in den Boden gehen. Die Reife der Gonaden war stark temperaturabhängig. Sie beeinflusste die Wahl der Winterverstecke weitgehend. Im Brutbaum blieben alle hellen Jungkäfer, wenige braune und einige schwarze Altkäfer, die beim Ausbohren von rasch absinkenden Temperaturen überrascht wurden. Die unteren Stammabschnitte befallener und unbefallener Fichten sowie Wurzelstöcke und Wurzeln spielten als Überwinterungsorte auf dem Schwarzwald nur eine untergeordnete Rolle. Auch im Boden fanden sich bedeutend weniger Käfer als im Bodenseegebiet, weil die eine in den Bergen meist nur reif werdende Generation

weniger spät nachreifende Käfer liefert und die frühreifen noch in Fichten einbohren können. Durchschnittlich saßen 3000 bis 4000 Buchdrucker in der Wurzelscheibe, auf Kuppen jedoch erheblich weniger. Das Auswandern in den Boden begann gewöhnlich Anfang Oktober. Die meisten Buchdrucker fanden sich am Stammanlauf auf der wärmsten Seite, ihre Zahl nahm mit wachsender Entfernung vom Baum rasch ab (Kap. VI).

Die V e r n i c h t u n g der Borkenkäfer während des Winters war in der Rinde am größten mit ca. 70 % Verlust bei hellen Jungkäfern, 98 bis 100 % bei Larven und Puppen (BENDER 1948, MERKER 1946—1952). Im Boden wurden etwa 7 % bei *Aeule* getötet (Kap. VII). — Die Vernichtung in den verschiedenen Entwicklungsstadien betrug für die Eizeit 3 bis 12 %, für die Larvenzeit 30 bis 40 %, für die Puppenzeit 10 bis 20 % und für die Jungkäferreifezeit 1 bis 10 %. — Die V e r m e h r u n g war 1947 mit durchschnittlich 3,2 am größten, 1949 mit 1,3 am geringsten (Kap. VII). 1950 stieg sie wieder auf 2,5 an, ein Zeichen, daß die Käfer nichts von ihrer Bruttauglichkeit eingebüßt hatten. — Vermehrung und Vernichtung stehen in enger Beziehung: fällt erstere, so steigt letztere und umgekehrt. Sie änderten sich mit der Exposition der Bestände: Kuppen und wärmebegünstigte Hänge wiesen höhere Vermehrungs- und niedrigere Vernichtungszahlen auf als käferungünstige Nordhänge und Tallagen (Tab. 22).

So wuchs selbst im Hochschwarzwald und im kühlen, rauen Gebiet um *Aeule* die Käfermenge stark und forderte hohe Fichtenverluste. Die meisten Kuppen wiesen große Bestandslücken auf oder waren völlig kahl. Bis in 1300 m Höhe entstanden überall eingestreute kleine und große Käferherde, die auch um *Aeule* das für die Kalamität auf dem Hochschwarzwald charakteristisch gewordene Bild des „Streubefalls“ boten.

## Literaturverzeichnis

- AICHELE, H.: Beitrag zum Mikroklima eines Käferkahlschlages. Arch. d. Wiss. Ges. 1, 1949.
- BENDER, K.: Studien über die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers aus dem Raum Meßkirch (Südbaden) während der Jahre 1946 und 1947. Diss. der nat.-math. Fakultät, aus dem Forstzool. Institut der Universität Freiburg, 1947.
- BUSSE, W.: Das Klima des südlichen Hochschwarzwaldes und der Baar. Wiss. Arbeit d. Deutsch. Meteor. Dienst. 1, 1947.
- BUTOVITSCH, V. v.: Über die Ökologie und das Forstliche Verhalten von *Ips typographus*. Verh. d. VII. Int. Kongr. f. Ent., Bd. III, Berlin 1939, S. 1922.
- ESCHERICH, K.: Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. II, 1923.
- FRANZ, J.: Über die genetischen Grundlagen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen. Ztschr. f. ang. Ent., Bd. 31, H. 2, 1949.
- Zur Lebensweise des Buchdruckers *Ips typographus* L. Anz. f. Schädlkde., 1950.
- FRIEDRICHS, K.: Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der Land- und Forstwirtschaftlichen Zoologie, Bd. I, Verlag Paul Parey, 1930.
- GÄBLER, H.: Beitrag zur Überwinterung des Buchdruckers *Ips typographus* L. A. F. Z. 1948.
- GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Göttingen, Verlag Vieweg u. Söhne, 1942 und 1950.
- GRAHAM, H. A.: Temperature as a limiting Factor in the life of subcortical insects. Journ. Ec. Ent. 17, 1924.
- HANN-KNOCH: Handbuch der Klimatologie, 1932.
- HENNINGS, C.: Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern. Nat. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtsch., 1907/08.
- KRAEMER, G. D.: Die Brutbaumdisposition bei Borkenkäferbefall. Anz. f. Schädlkde. 22, 1949.
- KRENN, K.: Die Bestrahlungsverhältnisse stehender und liegender Stämme. Wiener allg. Forst- u. Jagdztg. 51, 1933.
- KUHN, W.: Das Massenaufreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. nach Untersuchungen in schweizerischen Waldungen 1946—1949. Mitt. d. Schweiz. Anst. f. d. forstl. Vers.-Wes., Bd. 26, 1949.
- LANGBECK: Die klimatischen Verhältnisse des südlichen Schwarzwaldes. Wiss. Arb. d. Deutsch. Met. Dienst., 1947.
- LOSSNITZER, H.: Eine einfache graphische Witterungsdarstellung. Wetter u. Klima, 9/10, 1948.
- MERKER, E.: Nachrichten aus dem Forstzoologischen Institut zur Borkenkäferbekämpfung, Nr. 1—14, 1946—1948.
- Die Bekämpfung und Vermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südbaden. Des. u. Schädlbk., Jg. 41, H. 2, Ausgabe B, 1949.
- Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. Arch. d. Wiss. Ges. f. Land- u. Forstwirtsch., H. 1, 1949.
- Der Wert der Bekämpfungsmaßnahmen gegen den Fichtenborkenkäfer. Arch. d. Wiss. Ges. f. Land- u. Forstwirtsch., H. 1, 1949.
- Fortschritte der Schädlingsbekämpfung im Walde. A. F. Z. Sonderh. Frbg. Hochschulw., 121. Jg., 1950.

- MERKER, E.: Das Wetter der Jahre 1939 bis 1950 und sein Einfluß auf die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südbaden. Allg. Forst- u. Jagdztg., H. 8/9, 1952.
- Lockstoffe und Nährstoffe in Wirtspflanzen einiger Waldschädlinge. Allg. Forst- u. Jagdztg. 1953, S. 140.
- MERKER, E., BRAUER, I., ZINECKER, E.: Die Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer und die vom Bodenzustand beeinträchtigte Waldgesundheit. — Des. u. Schädlbek. Ausgabe B, 41. Jg., 1949.
- MERKER, E., und MÜLLER, H.: Die Abhängigkeit des Fraßes der Fichtenborkenkäfer vom Bodenklima. — Allg. Forst- u. Jagdztg. 1951
- MERKER, E., und SATTLER, G.: Überblick über Lebensweise und Bekämpfungsmöglichkeiten des Fichtenbastkäfers. — Des. u. Schädlbek., 43. Jg., 1951.
- MERKER, E., und WILD, M.: Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem großen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluß auf das Verhalten der Tiere. — Beitr. Ent., Bd. 4, 1954, S. 451—468.
- MÜLLER, K.: Der Feldberg. Bielefeld-Verlag 1948.
- NÜSSLIN, O.: Aus dem Leben der Borkenkäfer. Verh. Naturw. Ver. Karlsruhe 1906.
- Leitfaden der Forstinsektenkunde. Verlag Paul Parey, Berlin 1913.
- POLSTER, H.: Bewegungsvermögen und Flugfähigkeit des Fichtenborkenkäfers. Forstw.-Hw. 1948.
- SCHIMITSCHEK, E.: Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiete von Lunz.
- I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. Journ. f. angew. Ent. 1931.
- II. Der Nordhang, Bestand und Kahlfläche. Verhältnisse an verschiedenen exponierten Bestandsrändern. — Zentralbl. Ges. Forstw. 1932.
- SCHNEIDER-ORELLI, O.: Untersuchungen über Auftreten und Überwinterung des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Schweiz. Ztschr. f. Forstw., 98. Jg., Nr. 3, 1947.
- SCHWERTFEGER, F.: Über Herdtheorie und Massenwechsel der Insekten. — Anz. f. Schädlkde. 1942.
- Die Ursachen von Borkenkäfer-Epidemien in Fichtenwäldern. Ztschr. f. Weltforstw. 1948.
- SEITNER, M.: Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.) in Oberösterreich und in der Steiermark in den Jahren 1921 und 1922. — Zbl. f. d. ges. Forstw. 1923 u. 1924.
- THALENHORST, W.: Über die Ursachen der Entstehung von Neuinfektionen durch den Buchdrucker. — 1948.
- Die derzeitige Borkenkäferkatastrophe in Deutschland. — Ztschr. f. Pflkrankh. u. Pflschutz. 1948.
- WAGNER, E.: Die Borkenkäferstatistik. — A. F. Z. Nr. 23, 1950.
- WELLENSTEIN, G.: Die wichtigsten Gesichtspunkte zur Borkenkäferabwehr im Winter. Forstw.-Hw. 1948.
- Die Borkenkäferbekämpfung in Württemberg. Forstw.-Hw. 1948.
- WILLMANN, H.: Studien über die durch den großen Fichtenborkenkäfer *Ips typographus* im Forsthaus Oderhaus von 1943 bis 1949 hervorgerufene Kalamität. Diss. Freiburg 1951.
- ZWÖLFER, W.: Zur Lebensweise und Bekämpfung unserer wichtigsten Fichtenborkenkäfer. A. F. Z. 1946.