

Über Biocönosetypen, Populationstypen und Gradocöntypen

Ein Beitrag zur biocönologischen Fundierung der Massenwechsel-Erforschung der Insekten

Von W. SCHWENKE

Mit 1 Abbildung im Text

Die Grundlage meiner folgenden Erörterungen über den Massenwechsel der Insekten bilden die Biocönosen, jene kleinsten Landschaftseinheiten, die schon seit Jahrhunderten als „Kiefernwald“, „Erlenbruch“, „Flachmoor“ usw. physiognomisch gegeneinander abgegrenzt werden und — wie die Steine eines Mosaiks — die belebte Erdoberfläche zusammensetzen.

Zwischen diesen kleinsten Landschaftseigenschaften, den Biocönosen, und dem Massenwechsel (der Populationsdynamik) der Organismenarten, besteht insofern der engste Zusammenhang, als der Massenwechsel jeder Organismenart einen Teil der dynamischen Struktur der betreffenden Biocönose bildet, und die Massenwechsel-Vorgänge aller zu einer Biocönose gehörenden Arten zusammen die dynamische Gesamtstruktur der Biocönose ergeben.

Die Erkenntnis des Zusammenhanges zwischen Biocönose und Massenwechsel wurde schon bald nach dem Aufkommen der Biocönologie gewonnen. In der Forstentomologie, in der sie am stärksten Fuß faßte, resultiert daraus z. B. das sogenannte „Mischwald-Problem“, welchem die Erfahrung zugrunde liegt, daß das Artgleichgewicht von Forstschädlingen in Mischwäldern stabiler ist als in Einarten-Wäldern.

Um die Vertiefung unserer Erkenntnisse über den Zusammenhang zwischen Biocönose und Massenwechsel haben sich vor allem FRIEDRICHS und SCHWERTDFEGER verdient gemacht. Trotz ihrer wertvollen Arbeiten befinden wir uns aber auf diesem ebenso umfangreichen wie schwierigen Gebiete immer noch am Anfang. Vor allem fehlen praktische Untersuchungen, die bewußt zur Überprüfung und Weiterentwicklung des theoretischen Gebäudes angestellt wurden. Die ersten Untersuchungen dieser Art wurden von FRIEDERICHS und Schülern (1941, 1942) sowie von ENGEL (1942) auf der Grundlage eines Vergleiches von Biocönosetypen hinsichtlich des Massenwechsels ein- und derselben Insektenart durchgeführt. Seit 1950 bemühe ich mich um die Fortsetzung dieser hoffnungsvollen Ansätze in praktischer und theoretischer Hinsicht.

Mit meinen heutigen Ausführungen möchte ich einen weiteren Beitrag zu diesem Thema leisten und einige wesentliche Fragen im Zusammenhang von Biocönosen und Massenwechsel der Insekten erörtern. Beginnen möchte ich mit einer Gegenüberstellung der Probleme Individuum/Umwelt und Population/Umwelt, um damit das Wesen der populationsdynamischen Forschung zu kennzeichnen; und zwar möchte ich dies tun an Hand einer kurzen Auseinandersetzung mit der 1954 in der Deutschen Entomologischen Zeitschrift veröffentlichten Arbeit von F. PEUS: „Auflösung der Begriffe ‘Biotop’ und ‘Biozönose’“. In dieser Arbeit wird die Existenz von Biocönosen bestritten, die Biocönologie als gegenstandslos erklärt und der Populationsdynamik ein m. E. unbefriedigender Platz zugewiesen.

Ich möchte betonen, daß es mir im Rahmen dieses Vortrages nicht um eine Auseinandersetzung mit PEUS als solche geht, sondern daß vielmehr die genannte, sehr geistreiche, Arbeit, die zahlreiche neue, glänzend formulierte und meine volle Zustimmung findende, Gesichtspunkte enthält, mir die willkommene Gelegenheit bot, meine in den vergangenen Jahren vorgetragene Auffassung vom Verhältnis zwischen Individuum und Population sowie zwischen Ökologie und Biocönologie an Hand neuer Aspekte zu überprüfen und dabei zugleich die im Rahmen meines heutigen Themas notwendige Darstellung dieses Verhältnisses vorzunehmen.

Den Kernpunkt der von PEUS vertretenen Auffassung bildet die Forderung nach Schaffung einer Ökologie, die — wie der Autor sagt — „ganz allein in der Schau auf das Tier betrieben“ wird und die frei ist — wie es an anderer Stelle heißt — „von anthropozentrischem und anthropogenem Beiwerk“. Dieses Beiwerk wird in allen indirekt auf das Tier einwirkenden Faktoren erblickt, Faktoren, welche dadurch, daß sie nicht direkt (d. h. nicht erstgradig) auf das Tier einwirken, auch nicht zur „ökologischen Umwelt“ des Tieres, die seiner „Merkwelt“ entspricht, gehören. Die indirekten Wirkungen seien zwar vorhanden, jedoch der menschlichen Erkenntnis vorbehalten, und damit kein Objekt der Ökologie mehr, sondern der Physiographie und Geographie.

Ein Beispiel hierzu. Eine Kohlweißlingsraupe hungert, weil ihre älteren Artgenossen, die aus früher abgelegten Eigelegen entstammen, bereits alle verfügbare Nahrung weggefressen haben.

Nach PEUS Auffassung hat den Ökologen bei dem soeben genannten Zusammenhang nur die Tatsache zu interessieren: die Raupe hungert. Das ist eine direkte, erstgradige Umwelteinwirkung (Umweltfaktor: Nahrungsmangel). Die Frage nach dem ‘Warum’?, also der Kausalzusammenhang, der über den Kahlfraß der älteren Artgenossen (als zweitgradige Wirkung auf die hungernde Raupe) zu der zeitlichen Ungleichheit der Eiablage (als drittgradige Wirkung auf die Raupe) verläuft, bildet danach kein Objekt der Ökologie mehr, sondern ein Objekt der Physiographie oder Geographie.

Abgesehen davon, daß — nach meiner Ansicht — die Verfolgung eines Kausalzusammenhangs, der sich auf ein Lebewesen bezieht, stets ein Objekt der Biologie ist, glaube ich einen wesentlichen schwachen Punkt der genannten Auffassung darin zu erkennen, daß diese „Merkwelt-Ökologie“, wie sie genannt werden könnte, sich nicht auf diejenige biologische Einheit beschränkt, welche allein imstande ist

zu „merken“, also auf das Individuum, sondern sich auch auf die Population erstreckt. Das halte ich jedoch für eine unzulässige Ausdehnung, denn — wie die nähere Betrachtung zeigt — fügt sich die Population/Umwelt-Forschung im Gegensatz zur Individuum/Umwelt-Forschung nicht einer Beschränkung auf die direkten Umwelt-Einwirkungen oder mit anderen Worten: *die Populationsdynamik kann nicht ökologisch im Sinne PEUS' unter Ausschaltung der indirekten — der menschlichen Erkenntnis vorbehaltenen — Zusammenhänge betrieben werden.*

Das, was man „Population“ nennt, ist ja an sich schon ein der menschlichen Erkenntnis vorbehaltener Zusammenhang. Man sieht die „Population“ nicht; vielmehr muß man Individuen von oft völlig verschiedenartiger Gestalt und Lebensweise sowie verschiedenem zeitlichen und örtlichen Vorkommen erst durch — nicht selten eingehende — Untersuchungen als zur Population ein- und derselben Organismenart zugehörig feststellen. Selbst die Angehörigen eines bestimmten Entwicklungsstadiums einer bestimmten Generation einer Insektenart können auf Grund differierender Diapause-Länge in verschiedenen Jahren auftreten und zwar dann gleichzeitig mit Angehörigen des gleichen Stadiums, aber einer oder gar mehrerer anderer (schon folgender) Generationen. Worauf wirkt hier nun ein direkter Umweltfaktor? auf das Individuum? oder auf das betreffende — über mehrere Jahre verteilte — Entwicklungsstadium? oder auf die betreffende — gleichfalls über mehrere Jahre verteilte — Generation? oder etwa auf eine zeitlos betrachtete Gesamt-Population?

Die Antwort auf diese Frage kann m. E. nur lauten: der Faktor wirkt direkt auf ein Individuum und zugleich indirekt auf die Populationsdichte der betreffenden Generationen, das heißt: auf die Zahl der den Abschluß des Generationszyklus bildenden fortpflanzungsbereiten weiblichen Imagines.

Hierin kommt der Unterschied zwischen der ökologischen und der biocöologischen Betrachtungsweise einer Umwelt-Einwirkung zum Ausdruck: in der Ökologie gibt es nur eine, zugleich perzipierende als auch reagierende, Einheit, den individuellen Organismus. Die Reaktion desselben kann sehr mannigfaltig sein, z. B. in einer Ortsveränderung, einer Entwicklungsbeschleunigung, einer Gewichtsabnahme usw. bestehen. In der Biocönologie dagegen ist der Rezeptor ein Individuum, der Reaktor aber die Populationsdichte der betreffenden Generation. Eine vom Individuum rezerpierte direkte Umweltwirkung wird transformiert in eine indirekte Wirkung auf die Populationsdichte, und die Reaktion besteht einzig und allein in einer Erhöhung oder Senkung des Dichtewertes. Die ungezählten direkten Einzelwirkungen auf die Individuen der verschiedenen Entwicklungsstadien einer Population haben alle ihre spezifischen indirekten Wirkungen auf die Populationsdichte, die sie im Sinne einer Erhöhung oder Senkung beeinflussen. Die Resultierende all dieser indirekten Wirkungen ist dann die Populationsdichte, und es ist menschlicher Erkenntnis vorbehalten, den indirekten Einfluß, den eine irgendwo im Generations-Zyklus angreifende direkte Einwirkung auf die Dichte hat, zu verfolgen.

Abgesehen von diesem Zusammenhang erscheint es mir aber auch unmöglich, populationsdynamische Untersuchungen auf diejenigen Faktoren zu beschränken,

welche auf die Individuen einer Population direkt einwirken. Folgende zwei Beispiele mögen das erläutern.

Als erstes sei angenommen, daß die Populationsdichte einer Insektenart gegenüber derjenigen der vorangegangenen Generation dadurch in die Höhe schnellte, daß die in ihren Larven sonst als Hauptparasit schmarotzende Schlupfwespenart infolge Hyperparasitierung weitgehend ausfiel. Wo ist hier nun eine direkte Umwelt-Einwirkung? Sie fehlt offensichtlich. Die Larven wurden nicht parasitiert. Was aber nicht geschieht, interessiert den Ökologen hier nicht, wohl aber den Biocönologen, der dieses Nicht-Geschehen als Abweichung von der Norm zu erkennen hat. Er stellt fest: die Hyperparasitierung, also zweifellos eine indirekte Wirkung auf die betrachtete Insektenart, wirkte stark mortalitätssenkend (gegenüber dem langjährigen Mittel) auf das Larvenstadium. Diese indirekte Mortalitätsenkung wirkte sich nun — auf abermals indirekte Weise — steigernd auf die Dichte der künftigen weiblichen Imagines aus.

Als zweites Beispiel sei die bekannte Doppelwirkung der Temperatur auf das Ei des Apfelblütenstechers (*Anthonomus pomorum* L.) genannt. Der weibliche Rüsselkäfer legt seine Eier in die Blütenknospen des Apfelbaumes. Bei einer bestimmten Temperatur öffnet sich nun die Blüte eher als die Larve aus dem Ei schlüpft; in diesem Falle fällt das Ei aus der geöffneten Blüte und kommt um. Bei einer bestimmten tieferen Temperatur dagegen gewinnt das Ei den Wettlauf: die Larve schlüpft eher als sich die Blüte öffnet und verhindert nun ihrerseits durch Benagen der Innenseite der Blütenblätter deren Öffnung, wodurch ihre Weiterentwicklung gewährleistet ist.

Die Wirkung der Temperatur auf das Ei ist hier also einmal eine direkte (die Entwicklung beschleunigende bzw. verlangsamende) und als solche ein Gegenstand der Ökologie. Zum anderen ist die Wirkung derselben Temperatur auf das dasselbe Ei eine indirekte (als Mortalitätsfaktor auf das Eistadium wirkende) und als solche ein Gegenstand der Biocönologie. Nur diese indirekte — über den Blütenöffnungs-Mechanismus verlaufende — Temperaturwirkung auf das Ei ist für den Biocönologen und Massenwechsel-Forscher von Interesse, obwohl diese indirekte Wirkung sich hier auf eine — im populationsdynamischen Sinne — direkte Wirkung zurückführen läßt, nämlich auf diejenige, welche letzten Endes den Tod des einzelnen Eies (bzw. der gerade geschlüpften Eilarve) unmittelbar und erstgradig verursachte. Erstgradig wirkte hier wohl der Nahrungsmangel, der die am Boden liegende, frisch geschlüpfte, Eilarve verhungern ließ; zweitgradig wirkte wahrscheinlich der Wind, der das in der Blüte lose liegende Ei zu Boden warf; als drittgradiger Mortalitätsfaktor wirkte die Blütenöffnung, die das Ei dem Windstoß aussetzte und ihrerseits wieder bedingt wurde durch den viertgradig wirkenden Temperatur-Faktor. Nur letzterer interessiert, wie gesagt, in dieser Kausalkette den Biocönologen, der in dieser viertgradigen Wirkung den für die Mortalitätsrate des Eistadiums entscheidenden Faktor erkennt, ja, bei genauerer Betrachtung nicht einmal diesen Faktor an sich, sondern vielmehr die Temperatur/Entwicklungsdauer-Korrelation zwischen der Apfelblüte und dem Rüsselkäfer-Ei.

Damit glaube ich gezeigt zu haben, daß für die populationsdynamische Forschung eine Beschränkung auf die direkt wirkenden Umweltfaktoren nicht möglich ist, daß somit die Forderung nach einer nur die direkten Umwelteinflüsse berücksichtigenden Ökologie einerseits — und die Einbeziehung der Population in diese Ökologie andererseits — zwei sich widersprechende Dinge sind. Ich stimme PEUS darin zu, daß *der alleinige Gegenstand der Ökologie die Autökologie* ist, möchte jedoch hinzufügen, daß hierbei unter „Autökologie“ das Problem Indivi-

duum/ökologische Umwelt zu verstehen ist. Das Problem Population/biocönotische Umwelt ist kein Gegenstand der Autökologie mehr, sondern ein Gegenstand der Biocönologie.

Unter diesem Aspekt fällt auch eine von der Merkwelt des Tieres aus abgeleitete Auffassung, es gäbe keine Biocönosen, dahin. Zur Überzeugung von der Existenz der Biocönosen gelangt man nicht vom Individuum/Umwelt-Problem aus, sondern nur vom Population/Umwelt-Problem. In der Verfolgung der Kausalketten zeichnen sich immer wieder jene Korrelationskomplexe ab, die ich Biocönosen nannte und die deutlich genug ihre Existenz im Landschaftsbild beweisen.

So möchte ich als Ausgangspunkt für meine weiteren Darlegungen zusammenfassen: Die belebte Erdoberfläche bildet ein Mosaik physiognomisch abgrenzbarer kleinster Landschaftseinheiten, der Biocönosen. Der von Generation zu Generation einer Organismenart vor sich gehende Wechsel in der Populationsdichte, der sogenannte Massenwechsel, bildet die Grund-Komponente des komplizierten dynamischen Beziehungsgefüges der Biocönose. *Die zentrale Aufgabe der Biocönologie ist identisch mit der Aufgabe der Massenwechsel-Forschung*; es ist: die Analyse und Synthese dieser dynamischen Struktur mit dem Ziel der Typisierung, also der Auffindung von Gesetzmäßigkeiten.

Daß gerade in der Biocönologie — gegenüber den anderen biologischen Disziplinen — das Auffinden von Gesetzmäßigkeiten bisher nur in sehr geringem Umfang gelang, liegt an der hier besonders großen Kompliziertheit des Objektes. Darin etwa eine Notwendigkeit, im Sinne einer prinzipiellen Unexaktheit der Biocönologie, zu erblicken, liegt kein Anlaß vor. Auch die Biocönologie ist eine statistische Wissenschaft wie jede Naturwissenschaft und birgt als solche die Voraussetzungen für ein objektives, exaktes Arbeiten in sich. Ihre besonderen Schwierigkeiten, die sich aus der Nicht-Reproduzierbarkeit der abiotisch-biotischen Beziehungsabläufe ergeben, lassen sich durch eine besondere *Vertiefung der vergleichenden Untersuchung*, mit der ich mich bereits an anderen Stellen beschäftigte (SCHWENKE, 1952, 1954 1955), überwinden. Ich unterschied dabei drei Arten des biocönologisch-populationsdynamischen Vergleichs: den Ortsvergleich (der die Population zur selben Zeit in verschiedenen Biocönosetypen untersucht); er ist der wichtigste unter den drei Vergleichs-Methoden — den Zeitvergleich (der die Population am selben Ort zu verschiedenen Zeiten untersucht) und den Artenvergleich (welcher Populationen verschiedener Organismenarten am selben Ort und zur selben Zeit untersucht). Der Wert dieser vergleichenden Untersuchungen besteht darin, örtliche, zeitliche oder artliche Unterschiede in der Populationsdynamik aufzudecken und damit den Ansatzpunkt zu schaffen für eine exakte biocönologische Kausalforschung.

Zu welchen Typisierungen ist man nun bisher innerhalb des Zusammenhanges Biocönose/Massenwechsel gelangt bzw. in welcher Richtung liegen hier die künftigen Möglichkeiten?

Als erstes und grundlegendes Ergebnis einer Typisierung sind die Biocönosetypen selbst zu nennen. Schon der Laie abstrahierte aus physiognomisch gleichen konkreten Einzelbeständen die Typen terrestrischer Biocönosen wie den „Fichtenwald“, das „Erlenbruch“ oder das „Hochmoor“, welche Begriffe ja Abstraktionen, Typen, darstellen. Die wissenschaftlich-vergleichende Untersuchung bestätigt

diese Ergebnisse und verfeinerte sie, indem sie z. B. innerhalb des Sammel-Typs „Fichtenwald“ eine ganze Reihe von Fichtenwaldtypen unterschied, die sich durch spezifische Kombinationen konstanter und dominanter Pflanzenarten auszeichnen. Ich habe mich bereits an anderer Stelle (SCHWENKE, 1952, 1953a) näher mit dem Problem der Typisierung von Biocönosen befaßt und möchte daher hier nicht näher darauf eingehen.

Aus der Existenz der Biocönosetypen ist als nächstes nun notwendig die Existenz von Populationstypen für alle diejenigen Organismenarten zu folgern, die nicht in ihrem Vorkommen an einen bestimmten Biocönosotyp gebunden sind; und das dürften zweifellos die meisten, wenn nicht alle, Organismenarten sein. Unter „Populationstyp“ ist hierbei die Gruppierung von Populationen gleicher genetischer Struktur und damit gleichartiger Reaktionsnorm gegenüber den Umweltfaktoren zu verstehen.

Zugrunde liegt dieser Folgerung die Überlegung, die zugleich schon eine Erfahrung ist, daß eine in mehreren Biocönosetypen vorkommende Organismenart in jedem dieser Typen verschiedenartigen Umweltwirkungen ausgesetzt ist. Es kann nicht angenommen werden, daß dies ohne Einfluß auf die genetische Struktur der Population bleibt. Ich möchte vermuten, daß in vielen Fällen, wo man „Biotypen“ oder „ökologische Rassen“ einer Organismenart unterschied, derartige biocönotische Unterschiede zugrunde liegen.

Die zeit- und orts-ungebunden betrachtete Gesamtpopulation einer Organismenart setzt sich danach zusammen aus vielen zeit- und ortsgebundenen, d. h. an biocönotische Einheiten gebundenen, Teil-Populationen.

So umfaßt z. B. ein Flechten-Kiefernwaldbestand eine Teil-Population des Kiefernspanners, *Bupalus piniarius* L. In gleicher Weise, wie nun alle gleichartigen Flechten-Kiefernwaldbestände zusammen den Flechten-Kiefernwald-Typ bilden, bilden auch alle gleichartigen Flechten-Kiefernwald-Teilpopulationen des Kiefernspanners einen — diesem Waldtyp entsprechenden — Populationstyp, der wieder zusammen mit den Populationstypen des Heidekraut-Kiefernwaldes, des Himbeer-Kiefernwaldes usw. die zeit- und orts-ungebunden betrachtete Gesamtpopulation von *Bupalus piniarius* ergibt.

Dieses Gebiet der biocönologischen Fundierung der Population, auf das ich bereits an anderer Stelle (SCHWENKE, 1953b) aufmerksam machte, bildet ein neues und weites Untersuchungsfeld. Auf dem soeben vergangenen 10. Internationalen Entomologen-Kongreß in Montreal wies auch GILIAROW, UdSSR, in einem Diskussionsbeitrag zu einem populationsdynamischen Referat, auf die Notwendigkeit einer derartigen biocönologischen Fassung des Populationsbegriffes hin.

Für die Massenwechsel-Forschung haben die Populationstypen hinsichtlich der Unterscheidung genetisch bedingter, sogenannter endogener, Massenwechsel-Faktoren Bedeutung.

Die Biocönosetypen führen, wie soeben schon angedeutet, außer zur Typisierung der Populationen zugleich zur Typisierung der Umwelt der Populationen oder, da für diese Umwelt SCHWERTFEGER (1941) den Namen „Gradocön“ prägte, zur Typisierung der Gradocöne (Gradocönosen).

Um über die Typisierungsmöglichkeiten innerhalb der Gradocöne etwas aussagen zu können, muß man sich zuerst über den Inhalt dieses — für die Massenwechsel-Forschung überaus wichtigen — Begriffes im klaren sein. Unter dem Gradocön einer Organismenart ist (nach SCHWERTDFEGER) die Gesamtheit der endogen und exogen, direkt und indirekt wirkenden Faktoren zu verstehen, welche den Massenwechsel dieser Art regeln. Bei näherer Betrachtung zeigt sich, daß man damit den Gradocön-Begriff in zweierlei Fassung sinnvoll anwenden kann. Ein in Abbildung 1 dargestelltes Schema des Massenwechsels einer Insektenart soll das erläutern.

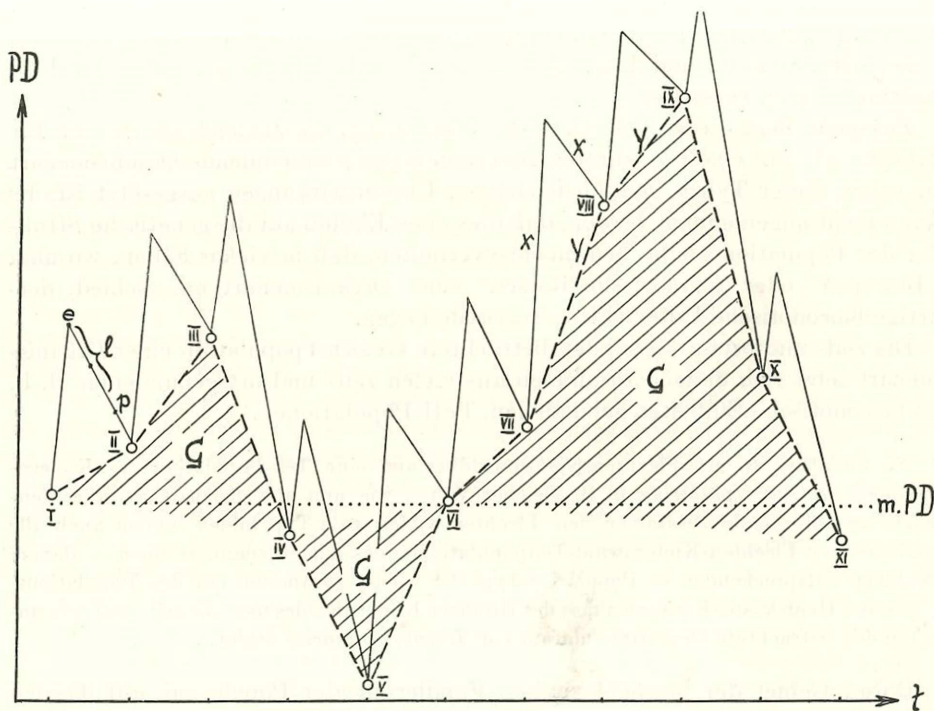


Abb. 1. Schema des intrazyklischen (x) und interzyklischen (y) Massenwechsels einer Insektenart. G = Gradation; PD = Populationsdichte; mPD = mittlere Populationsdichte; t = Zeit; e = Eistadium; l = Larvenstadium; p = Puppenstadium; I—XI = Generation I—XII

Den Ausgangspunkt der in Abbildung 1 enthaltenen Massenwechsel-Kurve bildet die Dichte der weiblichen Imagines einer Generation (d. h. also die Populationsdichte der Generation schlechthin) der betreffenden Insektenart. Infolge der Eiablage der Weibchen schnell die Individuenzahl auf ihren Maximalwert im Eistadium (e). Von diesem Maximalwert fällt unter der Einwirkung der Umweltwiderstands-Faktoren die Individuenzahl laufend (über die Larvenstadien l und das Puppenstadium p) bis zu ihrem Minimalwert, der bei den weiblichen Imagines der nächsten Generation (Generation II) erreicht wird. Entsprechend geht es weiter in der II., III., IV. usw. Generation.

Es ist somit ein doppelter „Wechsel der Masse“ (der Populationsdichte) erkennbar, einmal innerhalb des Generationszyklus (von den weiblichen Imagines der einen Generation zu den weiblichen Imagines der nächsten Generation); er heißt, nach SCHWERTFEGER (1941): die intrazyklische Bevölkerungsbewegung, — und zweitens der Wechsel der Masse von Generation zu Generation, der von SCHWERTFEGER als „eigentlicher Massenwechsel“ bezeichnet wurde. Man kann ihm auch — im Gegensatz zum intrazyklischen — den interzyklischen Massenwechsel nennen.

Das Bild dieses doppelten Massenwechsels läßt aber gleichzeitig erkennen, daß die bewirkenden Faktoren beidemale diesselben sind. Es gibt keine besonderen Faktoren für den intrazyklischen Massenwechsel, welche verschieden wären von den interzyklischen Massenwechselfaktoren. Der interzyklische Massenwechsel ist vielmehr nur die Resultierende aus den intrazyklischen Massenwechsel-Abläufen. Die Resultierende aus den interzyklischen Massenwechsel-Vorgängen wieder ist das mittlere Populationsdichte-Niveau, das sogenannte Artgleichgewicht (in Abb. 1 als Punktlinie angedeutet).

Das interzyklische, im Prinzip unendlich verlaufende, Auf und Ab der Populationsdichte läßt sich — wie die nähere Betrachtung zeigt — in einzelne Massenwechsel-Abschnitte (in Abb. 1 schraffiert) gliedern, wobei ein Abschnitt jeweils den Anstieg bzw. Abfall der Dichte von einem Punkt in der Nähe des mittleren Populationsdichte-Niveaus aus und die anschließende Rückkehr der Dichte wieder hin zu einem Punkt in der Nähe dieses Niveaus umfaßt.

STELLWAAG (1921) bezeichnete die Massenwechsel-Schritte von besonders großer Amplitude als „Übervermehrungen“ oder — weil sie oft schrittweise verlaufen — als „Gradationen“ (von gradus = Schritt). Von diesem Namen wurden später die Termini „Gradocön“ für die Populationsdichte-regelnde Umwelt sowie „Gradologie“ für die Massenwechsellehre schlechthin, abgeleitet. Da nun einerseits diese Bezeichnungen (Gradocön und Gradologie) generell für alle Massenwechsel-Schritte gelten und nicht nur für die sogenannten „Übervermehrungen“ — zum anderen die Grenze zwischen den sogenannten „übernormalen“ und „normalen“ Populationsdichte-Schwankungen rein subjektiver Natur ist und keine wissenschaftliche Notwendigkeit bedeutet und zum dritten schließlich ein generell für alle Massenwechsel-Abschnitte ohne Rücksicht auf die Größe der Amplitude gültiger Fachausdruck fehlt, schlug ich an anderer Stelle vor (SCHWENKE, 1952, 1954), den Terminus Gradation in diesem generellen Sinne zu gebrauchen und künftig dort, wo notwendig, von „kleinen“ und „großen“ oder „unschädlichen“ und „schädlichen“ Gradationen zu sprechen.

Nach all dem kann man also ein *Gradocön des intrazyklischen Massenwechsels* sowie ein *Gradocön der Gradation* (i. m. S.) unterscheiden, wobei das erstere sich zum letzteren verhält wie ein Teil zum Ganzen.

Nach dieser Klarlegung des Wesens des Gradocöns nunmehr zurück zur Frage der Typisierung.

Rein als Ordnungsprinzip, unabhängig von den biocönologischen Belangen, stellte SCHWERTFEGER (1954) Massenwechseltypen der Insekten auf, indem er einen „latenten“, einen „temporären“ und einen „permanenten“ Typus unterschied.

Beim latenten Typ tritt die Art ständig in niedriger, unauffälliger Dichte auf; beim temporären Typ steigen niedrige Dichte-Werte zu zeitweise sehr hohen an — und beim permanenten Typ kommt die Art dauernd in hoher, auffälliger Dichte vor. Innerhalb des temporären Typs unterschied SCHWERDTFEGER nach der Dauer bzw. Häufigkeit der Gradationen noch einige Untertypen.

Nach meiner Auffassung sind diese Typen nur im wirtschaftlichen Sinne brauchbar, dann, wenn eine bestimmte Schadensgrenze (z. B. Kahlfraß) diesen Begriffen objektiven Rang verleiht. In diesem Sinne spricht man dann von einem latenten Massenwechseltyp bei einer wirtschaftlich indifferenten Insektenart — vom temporären Typ bei einer Schadinsektenart mit zeit- und ortsweise schädlichen Massenvermehrungen — und vom permanenten Typ bei einer als wirtschaftlicher Dauerschädling wirkenden Insektenart. In generellem Sinne können wir diese Typen nicht verwenden, da ohne den Gesichtspunkt des Schadens ihre objektive Unterscheidungsmöglichkeit dahinfällt.

Will man die Populationsdichte, die Gradations-Amplitude und -Länge sowie die Häufigkeit besonders großer Gradationen für eine *generelle gradologische Typisierung* verwenden, so kann man dies — auf der Grundlage einer über möglichst viele Generationen verlaufenden Untersuchung — in folgenden zwei Schritten tun. Man ermittelt zuerst aus den einzelnen Populationsdichte-Werten der untersuchten Generationen die mittleren Dichte. Bei genügend großer Generationszahl kann man den so erhaltenen Mittelwert als angenähertes mittleres Populationsdichte-Niveau der betreffenden Art betrachten. Nunmehr verwendet man diesen Mittelwert zur Errechnung der genannten gradologischen Daten, und zwar derart, daß man jedes Ansteigen bzw. Abfallen der Dichte von diesem Mittelwert aus einschließlich der Rückkehr in die Nähe dieses Mittelwertes als einen Massenwechsel-Abschnitt (eine Gradation) betrachtet. Von den derart abgegrenzten Gradationen ermittelt man sodann

1. die mittlere Gradations-Amplitude mit der mittleren und maximalen Abweichung und
2. die mittlere Dauer einer Gradation (in Generationen) mit der mittleren und maximalen Abweichung.

Damit hätte man eine Grundlage zur objektiven und generellen Typisierung des Massenwechsels der Insekten hinsichtlich der Populationsdichte sowie der Amplitude, Dauer und Häufigkeit der Gradationen.

Legt man derartigen Untersuchungen die Biocönosotypen zugrunde, so wird man zweifellos finden, daß die unterschiedenen Massenwechsel-Typen einer Organismenart und die Biocönosotypen nicht unabhängig voneinander sind.

Die soeben genannte Typisierung auf der Grundlage der Populationsdichte und den aus ihr erkennbaren gradologischen Daten könnte man als eine synthetische Typisierung des Massenwechsels (der Gradocöne) bezeichnen, da ihr die Resultierende aller Massenwechsel-Vorgänge, eben die Populationsdichte, zugrunde liegt.

Ebenso gut denkbar ist aber auch eine analytische Typisierung, die irgendeinen vergleichbaren Teil der Massenwechsel-Struktur der Art (und damit der Struktur der Biocönose) zur Typisierung heranzieht, z. B. Relationen zwischen Wirt und Parasiten oder Relationen zwischen verschiedenen ökologischen oder systematischen Gruppen von Parasiten einer Insektenart. Ich möchte in den Tabellen 1 bis 4 einige in den letzten Jahren erzielte Ergebnisse zeigen, welche in dieser Richtung liegen. Es sei zuvor betont, daß es sich bei ihnen nicht um ausgewählte Ergebnisse handelt, sondern um alle, die mir in dieser Hinsicht vorliegen¹⁾.

Tabelle 1. Parasitierung von *Anarta myrtilli* L., 1955/56, in drei Biocönosetypen (Kiefernwälder)

Parasiten	Biocönosotyp					
	A (trocken)		B (frisch)		C (feucht)	
	1	2	1	2	1	2
aus Larven						
<i>Banchus volutatorius</i> L.	—	—	3	5	—	—
<i>Microplitis ruficola</i> LYLE	7	7	17	7	—	—
<i>Euplectrus bicolor</i> SWED.	—	—	6; 8	6; 9	6; 4	9
<i>Campylochaeta inepta</i> MG.	—	—	3	1	1	3
<i>Actia tibialis</i> R. D.	—	—	2	2	1	—
aus Puppen						
<i>Laborychus tenuicornis</i> GRAV.	2	8	4	10	6	—
Wirts-Imagines	3	4	9	8	10	4
Verhältnis $\frac{\text{Parasiten}}{\text{Wirts-Imagines}}$	$\frac{30}{10}$	$\frac{38}{10}$	$\frac{33}{10}$	$\frac{35}{10}$	$\frac{11}{10}$	$\frac{10}{10}$

Tabelle 2 Parasitierung von *Mamestra persicariae* L., 1955, in zwei Biocönosetypen (Gärten)

Parasiten (aus Larven)	Biocönosotyp			
	A (Sand)		B (Schlick)	
	1	2	1	2
<i>Phryxe nemea</i> MG.	18	15	1	2
<i>Enicospilus ramidulus</i> STEPH.	2	3	7	6
Wirts-Imagines	39	40	15	20
Verhältnis $\frac{\text{Parasiten}}{\text{Wirts-Imagines}}$	$\frac{5,1}{10}$	$\frac{4,5}{10}$	$\frac{5,3}{10}$	$\frac{4,0}{10}$
Verhältnis $\frac{\text{Tachiniden}}{\text{Ichneumoniden}}$	$\frac{90}{10}$	$\frac{50}{10}$	$\frac{1,4}{10}$	$\frac{3,3}{10}$

¹⁾ Nähere Angaben über die diesen Ergebnissen zugrunde liegenden Untersuchungen machte ich in dem von mir auf dem 10. Internationalen Entomologen-Kongreß in Montreal, August 1956, gehaltenen Vortrag: „Local dependence of parasitic insects and its importance for biological control.“

Tabelle 3 Parasitierung von *Evetria resinella* L., 1956, in zwei Biocönosotypen (Kiefernwälder)

Parasiten (aus Puppen)	Biocönosotyp			
	Flechten- Kiefernwald		Beerkraut- Kiefernwald	
	1	2	1	2
<i>Actia crassicornis</i> Mg.	4	2	5	3
<i>Glypta incisa</i> GRAV.	26	17	4	7
Wirts-Imagines	68	24	73	52
Verhältnis Parasiten	4,4	7,9	1,2	1,9
Verhältnis Wirts-Imagines	10	10	10	10
Verhältnis Tachiniden	1,5	1,2	12,5	4,3
Verhältnis Ichneumoniden	10	10	10	10

Tabelle 4 Parasitierung von *Acronycta aceris* L., 1953 und 1955, in zwei biocönotischen Standorttypen (Stadtinneres)

Prozentsatz der Parasitierung durch <i>Compsilura concinnata</i> Mg.					
	1953		1955		
Einzeln stehende Bäume in Höfen	1,2	2,2	1,2	2,9	3,5
Einige Bäume zusammen in Straßen oder Höfen	5,0	7,5	5,5		
Bäume in Parkanlagen	15,5	24,4	15,4	18,2	20,5

Aus den Tabellen geht hervor, daß zur gleichen Zeit, bei ein- und derselben Wirtsart, in verschiedenen Biocönosotypen die qualitativen und quantitativen, zumindest die quantitativen, Parasitierungsverhältnisse verschieden waren. Selbstverständlich reichen diese ersten Ergebnisse nicht aus, um Massenwechseltypen der betreffenden Wirtsarten danach aufzustellen; doch geben sie die Richtung an. Die in Tabelle 4 enthaltenen Ergebnisse über die *Acronycta aceris* — Parasitierung zeigen, daß die Parasitierungs-Unterschiede — zumindest zum Teil — zeitlich konstant sind, woraus sich eine Typisierungsmöglichkeit im genannten analytischen Sinne ergibt.

Beide soeben genannten Typisierungen des Gradocöns, die synthetische und die analytische, haben ein Gemeinsames: sie sind ihrem Wesen nach statisch, d. h. sie stehen mit der Aufzählung von Feindarten, der Errechnung von Mengenverhältnissen, der Ermittlung von Gradations-Amplituden usw. außerhalb des Massenwechsel-Geschehens, außerhalb der dynamischen Betrachtung. Sie betreffen die zeitlos betrachtete Struktur der Biocönose.

Ungleich schwieriger, aber wirtschaftlich weit wichtiger, erscheint das Problem einer Typisierung innerhalb der anderen Seite der Massenwechsel-Struktur, der dynamischen Seite. Die dynamische Typisierung des Gradocöns wäre eine

Typisierung populationsdynamischer Abläufe etwa derart, daß man an Hand einer derartigen Typisierung den Gang der Massenvermehrung einer Insektenart in seinen wesentlichen Phasen voraussagen könnte. So weit wir im Augenblick auch von ihrer Verwirklichung entfernt zu sein scheinen, dürfen wir doch — aus den biocönologischen Konzeptionen heraus — mit Sicherheit auf die Möglichkeit auch einer dynamischen Typisierung des Gradocöns schließen, und es ist das große Ziel der Biocönologie, in der Zukunft diese Erwartung zu erfüllen und damit den Kampf gegen die Schadinsekten einen großen Schritt weiterzubringen.

Literatur:

- ENGEL, H., (1942): Über die Populationsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in verschiedenen Bestandestypen. — Ztschr. angew. Ent., 29, 116—163.
- FRIEDERICH, K., SCHAEFFENBERG, B. & STURM, H., (1941): Über die Feinde des Kiefernspanners, mit Berücksichtigung des Mischwaldes. Ztschr. angew. Ent., 27, 621—641.
- FRIEDERICH, K. & STURM, H., (1942): Kiefernspanner und Bodenfeuchtigkeit. Mit Bemerkungen über die Kieferneule. — Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., 295—324.
- SCHWERDTFEGGER, F., (1941): Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. — Ztschr. angew. Ent., 28, 254—303.
- , (1954): Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Tiere, insbesondere der Insekten. — Allg. Forst. u. Jagdzeitg., 125, 200—209.
- SCHWENKE, W., (1952): Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* CL. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. I: Über die Abhängigkeit der Populationsdichte der beiden Spannerarten von Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima im Kieferngebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde. — Beitr. Ent., 2, 1—55.
- , (1953 a): Biozönotik und angewandte Entomologie. — Beitr. Ent., 3, Sonderheft: 86—162.
- , (1953 b): Beiträge zur Bionomie der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* CL. auf biozönotischer Grundlage. — Beitr. Ent., 3, 168—206.
- , (1954): Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* CL. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. II: Über die Faktoren, die die Populationsdichteunterschiede der beiden Spannerarten in verschiedenen Kiefernwaldtypen außerhalb einer Massenvermehrung verursachen. — Beitr. Ent., 4, 388—451.
- , (1955): Zur Grundlegung der vergleichenden Untersuchungsmethode in der Gradologie der Insekten. — Beitr. Ent., 5, 237—245.
- STELLWAAG, F., (1921) Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. — Monogr. angew. Ent., Nr. 6.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [100_Jahre](#)

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

Artikel/Article: [Über Bioeönotypen, Populationstypen und Gradocöntypen. Ein Beitrag zur biocönologischen Fundierung der Massenwechsel-Erforschung der Insekten 106-117](#)