

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 90 (1939)

Heft: 2

Artikel: Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in bezug auf ihre Gefährdung durch phytophage Insekten, auf Grund einiger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra

Autor: Schneider, F.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-764629>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 01.04.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen

Organ des Schweizerischen Forstvereins

90. Jahrgang

Februar 1939

Nummer 2

Aus dem Entomologischen Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.

Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in bezug auf ihre Gefährdung durch phytophage Insekten, auf Grund einiger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra. Von F. Schneider, dipl. Naturwissenschaftler.

Der tropische Regenwald ist vor allem das Produkt optimaler Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse; typisch ausgebildet findet er sich in niederschlagsreichen Äquatorialgebieten, welche durch eine grosse Gleichförmigkeit des Klimas ausgezeichnet sind. Vielerorts ist er noch unerschlossen und befindet sich in jenem ursprünglichen, hauptsächlich klimatisch bedingten Zustand, den wir als Urwald bezeichnen.

Wenn wir mit unserer europäischen Vorstellung vom Wald zum erstenmal mit dem tropischen Regenwald in nähere Berührung kommen, so fallen uns in erster Linie zwei Eigentümlichkeiten auf: Erstens der grosse Reichtum an verschiedenen Pflanzen- und Tierformen, das heisst die ausserordentliche Artenzahl, und zweitens die Intensität und Kontinuität des Wachstums, der Entwicklung und des Zerfalls, kurz, des gesamten Stoffumsatzes. Das pflanzliche und tierische Leben ist hier viel mannigfaltiger und intensiver als in der gemässigten Zone.

Sehr gross ist die Raum- und Lichtkonkurrenz unter den verschiedenen Pflanzenarten; sehr hoch ist auch die Zahl phytophager Insektenarten und jener Tierformen, welche in ihrer Entwicklung auf diese Phytophagen angewiesen sind. Es drängt sich uns hier vielmehr noch als in europäischen Wäldern die Frage auf: Wie kann diese verwinkelte Gemeinschaft verschiedenster Lebewesen, in welcher heftige Konkurrenz und gegenseitige Vernichtung eine so grosse Rolle spielen, Bestand haben? Welche Naturgesetze schützen diese überreiche Biozönose vor einer allmählichen Verarmung? Wir haben nur den Beweis, dass solche Gesetze bestehen müssen, denn der Urwald bleibt Urwald und sein Artenreichtum reicht weit in frühere geologische Perioden zurück. Wir sprechen deshalb von einem sogenannten natürlichen Gleichgewicht, einer natürlichen Stabilisation, wodurch den einzelnen Pflanzen- und Tierarten eine bestimmte Grenze in ihrer Entfaltung gesetzt sein soll; wie und warum ein solcher Gleichgewichtszustand auftritt, darüber sind wir jedoch heute noch sehr mangelhaft unterrichtet.

Ich möchte im folgenden einige Erfahrungen mitteilen, welche ich während meines dreijährigen Aufenthaltes an der Ostküste von Sumatra in den Jahren 1934 bis 1936 zu sammeln Gelegenheit hatte und die sich auf dieses sogenannte natürliche Gleichgewicht beziehen. Dabei werde ich mich auf die Insekten beschränken und aus den verschiedenartigen Phytophagen die Lepidopteren herausgreifen.

Bei einer ökologischen Betrachtungsweise interessiert uns das Schicksal des einzelnen Insektenindividuums nicht, sondern wir beschäftigen uns mit der Gesamtheit aller Individuen einer Art in einem bestimmten Raum, das heisst mit Populationen und speziell mit der Populations- oder Bevölkerungsdichte. Populationsdichten sind — genau genommen — nie konstant über grössere Zeiträume; stets schwanken sie in ihren Werten zwischen Maxima und Minima; Vermehrung und Sterblichkeit sind die massgebenden Faktoren dieser Populationsbewegungen, und zwar Faktoren äusserst komplexer Natur, welche durch eine Unzahl feiner Fäden mit dem klimatischen und biozönotischen Geschehen der Umwelt zusammenhängen. Die übliche Gliederung der Mortalitätsfaktoren ist diejenige in biotische und abiotische, das heisst sie stellt die Todesursache in den Vordergrund; ökologisch wenigstens so vorteilhaft wäre eine Einteilung nach Art der Wirkung in *populationsdichteabhängige und -unabhängige Mortalitätsfaktoren*; wie im folgenden gezeigt werden soll, sind es hauptsächlich dichteabhängige Faktoren, welche zum Beispiel im Urwald stabilisierend auf die Populationsbewegungen einwirken.

Es ist nicht leicht, sich ein Bild vom Insektenbestand des tropischen Urwaldes zu machen, weil sich die Entwicklung der meisten Arten in der hohen, nur schwer zugänglichen Kronenregion abspielt. Dazu kommt noch der Umstand, dass dem grossen Artenreichtum eine auffällige Individuenarmut der meisten Arten gegenübersteht. Möchte man im Urwald gar Untersuchungen über die Mortalitätsursache anstellen, so würde man bei den meisten Arten infolge der geringen Populationsdichte auf unüberwindbare Hindernisse stossen.

Von den Faktoren, welche im Urwald die Sterblichkeit phytophager Lepidopteren wahrscheinlich erhöhen und damit eine Massenvermehrung erschweren, können folgende angeführt werden: Die Durchmischung vieler verschiedener Pflanzenarten, die relative Blattarmut der einzelnen Pflanzenindividuen und die weite räumliche Ausdehnung durch starkes Längenwachstum oder lange, dünne Verzweigungen. Die dadurch bedingte dichte Verflechtung von Trägerbäumen, Lianen und Epiphyten (Bild 1) erschwert eine ausgiebige Eiablage der Phytophagen und eine vollständige Eibelegung des einzelnen Pflanzenindividuums, um so mehr, als die Aktivitätsdauer vieler Nachtfalter sehr beschränkt zu sein scheint. Noch viel ausgeprägter als in unsern Waldungen finden sich an einem Pflanzenindividuum Jung- und Altblätter, Licht- und Schattenblätter; der physiologische Zustand und die morphologischen Eigentümlichkeiten können ferner je nach Standort der Pflanze variieren, kurz, die Blattqualität einer einzelnen Pflanzenart kann sehr uneinheitlich sein und damit einer Überhandnahme blattfressender Rau-

pen Grenzen setzen, um so mehr als viele Arten spezifische Ansprüche an die Qualität ihrer Nahrung stellen.

Man darf jedoch nicht annehmen, das einzelne Pflanzenindividuum sei im Urwaldverband vor Angriffen phytophager Insekten geschützt. Im Gegenteil sind Fraßspuren sehr häufig und an den verschiedensten Pflanzenarten zu beobachten; starke Schädigung, das heisst Lichtfrass, gehört jedoch zu den Seltenheiten, und Kahlfrass an einem grössern Waldbaum konnte ich überhaupt nie feststellen. Die Insekten wirken hier nie katastrophal, der dichte Urwald bleibt dicht und scheinbar unverändert trotz des reichen Insektenbestandes; der Grad der Regenerationsfähigkeit ist ein so hoher, dass der Verlust durch Insektenfrass keine direkten auffälligen Folgen nach sich zieht.

Die angeführten Entwicklungshemmungen mögen wohl dazu beitragen, den Vermehrungskoeffizienten einer einzelnen Art herabzusetzen und das Ansteigen der Populationsdichte zu verlangsamem; es ist jedoch nicht denkbar, von Spezialfällen abgesehen, dass sie ihn durchschnittlich auf der Höhe von 1 halten und damit die Populationsbewegungen stabilisieren. Im Gegenteil benötigen wir dazu einen Sterblichkeitsfaktor, welcher geringe Populationsdichten mehr oder weniger unbeeinflusst lässt, jedoch an Wirksamkeit zunimmt, je höher die Populationsdichten der Pflanzenfresser ansteigen und damit das Überschreiten einer gewissen Schadgrenze überhaupt unterbindet. Diesen Faktor finden wir in den Parasiten und Raubinsekten und vielleicht auch in Krankheitserregern der Phytophagen.

Wie schon erwähnt wurde, ist eine direkte Untersuchung der Mortalitätsfaktoren im Urwald ausserordentlich schwierig, und ich müsste meine Ausführungen an dieser Stelle abschliessen, wenn ich nicht die Möglichkeit gehabt hätte, die Bedeutung und Gesetzmässigkeit der Parasitierung unter wesentlich vereinfachten Verhältnissen kennenzulernen, und zwar in den Gambirpflanzungen Negaga und Goenoeng Malajoe.¹ Die Gambirpflanze (*Uncaria gambir*) ist eine Liane aus der Familie der Rubiaceen, welche im Malayischen Archipel beheimätet ist; sie wird heute auf drei grösseren Pflanzungen an der Ostküste Sumatras in Strauchform angebaut; der Blattextrakt ist sehr gerbstoffreich und findet Verwendung in der Gerberei- und Färbereiindustrie und als Kaumittel der Malayen. Aus der grossen Zahl gambirblattfressender Lepidopteren werde ich im folgenden nur einen der Hauptschädlinge, die Drepanide *Oreta carnea*, anführen, über die mir besonders reichhaltiges statistisches Material zur Verfügung steht.

Die Jungraupe von *Oreta* beginnt einen charakteristischen Skelet-

¹Die Veröffentlichung der nachfolgenden Angaben über die beiden Gambirpflanzungen erfolgt unter verdankenswerter Zustimmung der United Serdang (Sumatra) Rubber Plantations Ltd., Harrisons & Crosfield Ltd., London (Direktor A. L. Mathewson). Auch möchte ich an dieser Stelle den Herren Pflanzern auf Goenoeng Malajoe und Negaga meinen besten Dank aussprechen für die vielfache Förderung, welche sie meiner Arbeit zuteil werden liessen.

tierfrass an der Spitze eines Gambirlaubblattes; von ältern Raupen wird das ganze Blatt bis auf kleine Reste des Mittelnervs verzehrt; die verpuppungsreife Raupe rollt ein grünes oder dürres Blatt am Strauch, worin sie oft noch einen losen Kokon verfertigt. Die Gesamtentwicklung nimmt durchschnittlich nur 36 Tage in Anspruch; in einem Jahr kommen deshalb etwa zehn aufeinanderfolgende Generationen zur Entwicklung. Vergleichen wir dieses Verhalten mit demjenigen europäischer Forstschädlinge, welche im Jahr meist nur eine einzige Generation hervorbringen, so ergibt sich eine zehnmal höhere Entwicklungsintensität und man begreift, dass unter solchen Bedingungen epidemiologische Studien in einem Jahr ausgeführt werden können, welche in unserem Klima zehn Jahre beanspruchen. Ferner erklärt sich aus dieser Tatsache, dass bei einer Änderung der Sterblichkeitsfaktoren die Populationsbewegungen einen viel heftigeren Verlauf nehmen als in Europa. Gradationen von *Oreta* können unter gewissen Bedingungen solche Ausmasse annehmen, dass Kahlfrass eintritt, sofern nicht die chemische Bekämpfung des Schädlings rechtzeitig eingesetzt wird (Bild 3).

Unter den Ursachen, welche ein epidemisches Auftreten von *Oreta* ermöglichen, lassen sich vor allem eine zeitlich und eine örtlich bedingte unterscheiden; die Gefahr einer Massenvermehrung ändert sich mit der Jahreszeit und mit der Lage des Gambirfeldes. Bei Betrachtung der jahreszeitlichen Änderung kann die Temperatur ausser acht gelassen werden; die Monatsmittel schwanken bloss innerhalb 25 bis 27 ° C; die mittlere jährliche Niederschlagsmenge beträgt auf Goenoeng Malajoe 305 cm, die durchschnittliche Zahl der Regentage 155. Obschon an der Ostküste der Insel eine typische jahreszeitliche Trennung in Regen- und Trockenzeit fehlt, tritt in den Monaten Oktober und November ein ausgeprägtes Niederschlagsmaximum auf; diese jährlichen Schwankungen in der Niederschlagsintensität teilen sich nun der Gambirpflanze mit, indem dadurch die Wachstumsgeschwindigkeit und die Qualität des Blattmaterials beeinflusst werden. Die Blattqualität kann durch eine längere Zeit andauernde Trockenheit dermassen verändert werden, dass die Jungraupen von *Oreta* abwandern, ohne mit dem Frass zu beginnen und ältere Stadien unter Erschöpfungserscheinungen zugrunde gehen; anderseits kann nach einer Regenperiode diese klimatisch bedingte Sterblichkeit soweit an Bedeutung einbüßen, dass eine Massenvermehrung des Schädlings eintritt.

Die zweite örtlich bedingte Ursache eines epidemischen Auftretens von *Oreta* ist auf Bild 5 zur Darstellung gebracht worden. Die Hauptschadgebiete (A) liegen im Zentrum der Pflanzung; hier muss jährlich im Durchschnitt zweimal mit Bleiarsenat gespritzt werden, um Kahlfrass zu verhüten; in den umliegenden Gebieten (B) genügt im allgemeinen eine Spritzung, während in den Randfeldern (C) *Oreta* überhaupt nicht bekämpft werden muss. Die Stabilität erreicht hier in diesen isolierten, dem Wald direkt benachbarten Feldern ihr Maximum, und wir stehen vor der paradox erscheinenden Tatsache, dass ein Schädling, welcher ursprünglich aus dem Urwald in die Pflanzung einwanderte und heute noch jederzeit einwandern kann, ausgerechnet die



Bild 3. *Gambirpflanzung* nach Kahlfrass durch *Oreta carnea*.



Bild 4. *Gambirpflanzung*. Einsammeln von Raupen und Puppen.

dem Wald benachbarten Gebiete mit heftigen Massenvermehrungen verschont.

Die eierlegenden Oretafalter sind flugfähig, und es muss deshalb mit einer aktiven oder zum Teil passiven Wanderung der Weibchen gerechnet werden, die sich über die eigentliche Pflanzfläche hinaus ausdehnen kann. Bei dieser Falterzirkulation erleiden die Randgebiete einen kontinuierlichen Verlust an Oretaweibchen, sofern die Auswanderung durch keine entsprechende Einwanderung kompensiert wird, was unter den vorliegenden Verhältnissen sehr unwahrscheinlich ist. Die Zentralfelder sind jedoch allseitig von Gambirpflanzfläche umgeben, die stets einen mehr oder weniger hohen Oretabefall aufweist, und der Abwanderung steht eine gewisse, wenn auch nicht immer gleichwertige Einwanderung gegenüber.

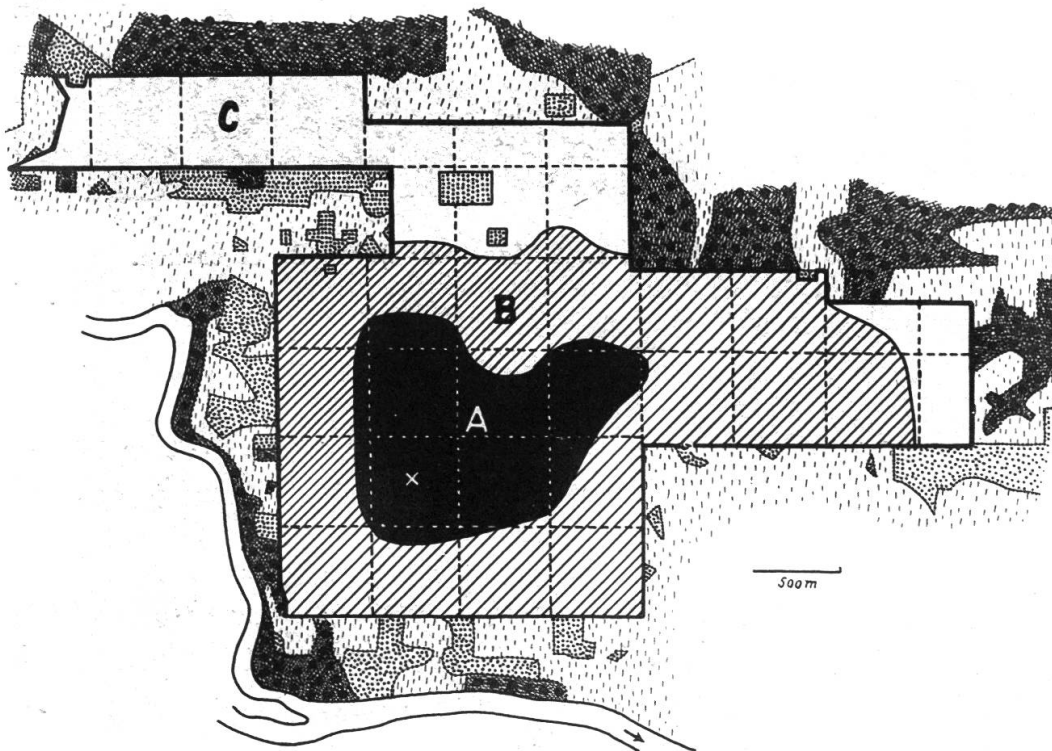


Bild 5. *Gambirpflanzung Goenoeng Malajoe*. Auftreten von *Oreta carnea*.

A Hauptschadgebiete	dunkel schraffiert: Wald.
B Gebiete schwacher Schädigung	punktiert: Mischpflanzungen.
C Stabile Gebiete	gestrichelt: Grasflächen und Heveapflanzungen.

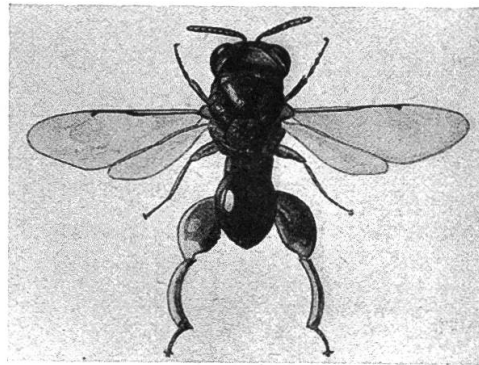
Die Hauptursache für die zentrale Lage der Hauptschadgebiete liegt jedoch auf einer ganz andern Ebene. In sehr niederschlagsreichen Jahren kann auch in den mit C bezeichneten Randgebieten ein ziemlich starker Oretabefall auftreten. Die Gradation bricht jedoch unter der Wirkung von Parasiten und Raubinsekten zusammen, bevor es zu grossem Blattverlust gekommen ist. Der Chalcidier *Brachymeria euploeae* und die Raubwanze *Cantheconidea acuta* spielen dabei die

grösste Rolle. Untersucht man ferner die kleinen Gambirsaatgärten, welche an verschiedenen Stellen zu Versuchszwecken mitten im Wald angelegt worden sind, so können hier auch in nassen Jahren überhaupt nie Massenvermehrungen von *Oreta* beobachtet werden; nur sehr selten entdeckt man einzelne *Oretaraupen*, und wenn in diesen Saatgärten durch Übertragen von Raupen ein künstlicher Befall erzeugt wird, so erreicht nur ein geringer Prozentsatz das Falterstadium; weitaus die meisten fallen Parasiten und Räubern zum Opfer. Die Bedeutung biotischer Mortalitätsfaktoren nimmt also mit der Entfernung vom Wald gegen das Zentrum der Pflanzung hin ab.

Die Frage der Schädlingsbekämpfung ist in erster Linie eine Frage der Ökonomie, und alle Massnahmen, welche mit wenig Mitteln zu einer dauernden Herabsetzung des Schädlingsbefalls führen, verdienen gegenüber der direkten chemischen und mechanischen Bekämpfung eine Bevorzugung. Im Jahre 1934 befasste ich mich eingehend mit dem wichtigsten Puppenparasiten von *Oreta*, dem Chalcidier *Brachymeria euplocae* (Bild 6), um die Frage zu lösen, ob die Lebensbedingungen

Bild 6.

Brachymeria euplocae, der wichtigste
Puppenparasit von *Oreta carnea*;
5× vergr.

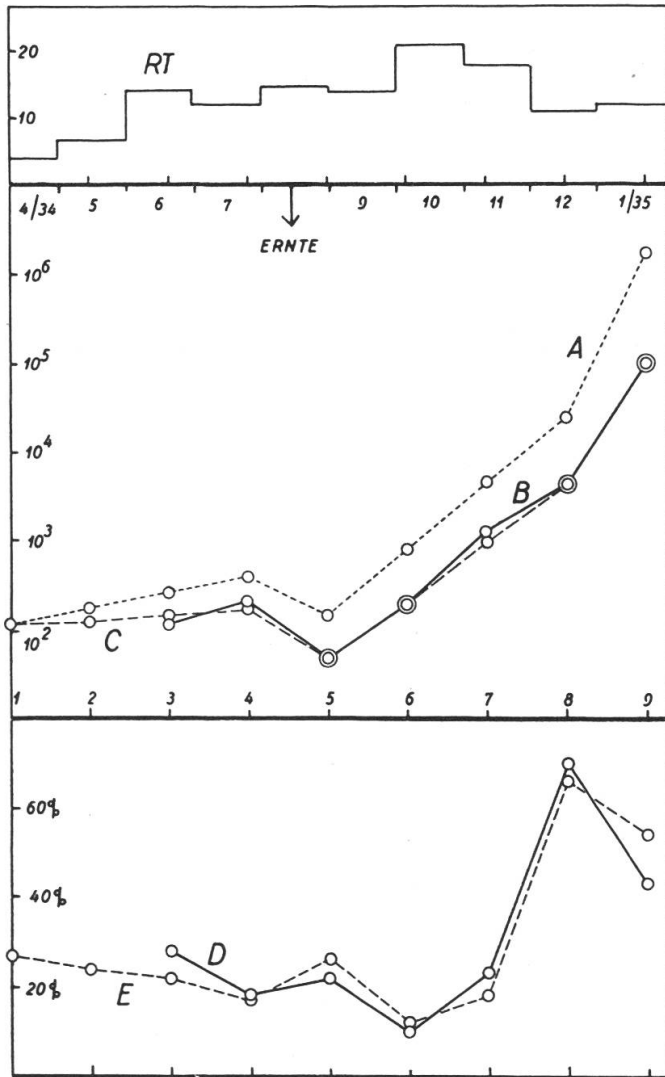


dieser Wespe und damit ihre Wirksamkeit in der Gambirpflanzung verbessert werden können. Es liess sich nachweisen, dass die Lebensdauer der Parasiten durch Verabreichung zuckerhaltiger Nahrung wesentlich gehoben werden kann. In der Folge gelang es auch, durch einen dauernden Bestand an verschiedenen nektarliefernden Pflanzen mit extrafloralen Nektarien *Brachymeria* weitgehend zu fördern. Die Methode lieferte unter gewissen Bedingungen sehr günstige Resultate und auf den Parasiten wurden grosse Hoffnungen gesetzt. Im Parasitierungsverlauf liessen sich jedoch bald eigentümliche Hemmungserscheinungen feststellen und nach dem Regenmaximum, als eine allgemeine Massenvermehrung von *Oreta* einsetzte, war *Brachymeria* nicht imstande, die *Oretagrada*tion wirksam einzudämmen. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse ist der Gradationsverlauf in einem Zentralfeld von Goe-noeng Malajoe auf Bild 7 (B, D) dargestellt.

Die Situation während der eigentlichen Trockenperiode zu Beginn des Jahres ist hier nicht angegeben, weil damals die *Oretapuppen* noch nicht gezählt und untersucht worden sind; auf Grund der Beobachtungen in den folgenden Jahren darf jedoch angenommen werden, dass sich *Oreta* in dieser Zeit nur schwach vermehrt und dass etwa

Bild 7. *Populationsbewegungen von Oreta carnea und Brachymeria euplocae in einem Zentralfeld der Gambirpflanzung Goenoeng Malajoe.*

RT Zahl der Regentage im Monat; A klimatisch bedingte Populationsbewegung von Oreta unter Ausschluss jeder Parasitenwirkung (Puppenzahl berechnet aus B und D); B wie A jedoch Parasitenwirkung einbezogen (wirklicher Befund); C wie B jedoch berechnet auf Grund der Parasitierungsgleichung (4); D Prozentsatz parasitierter Oretapuppen (wirklicher Befund); E wie D jedoch berechnet; 1-9: Generationen von Oreta (Puppenmaxima).



1-9: Generationen von Oreta (Puppenmaxima).

Berechnung von C und E: Als Ausgangspopulationen werden im April 120 Oretapuppen und 100 Brachymeriaindividuen eingesetzt; $r = 20$ cm; $v = 5$ cm/sec. (die genaue Bestimmung dieses v -Wertes erwies sich als ausserordentlich schwierig; es handelt sich in diesem Fall um einen Annäherungswert, welcher auf Grund zahlreicher Beobachtungen unter natürlichen Bedingungen gewonnen wurde); $t = 35 \cdot 10^8$ sec.; die Raumgrösse i schwankt je nach Höhe der Gambirsträucher zwischen $35 \cdot 10^{10}$ und $60 \cdot 10^{10}$ cm³; $F = \frac{1}{2}$; in jeder parasitierten Oretapuppe kommen durchschnittlich 3 Brachymeriaindividuen zur Entwicklung; die maximale Eiproduktion eines Weibchens während der 12-tägigen Einwirkungszeit beträgt 39; durch die Gambirernte wird die Oretapopulation auf 1:15 reduziert; der klimatisch bedingte Vermehrungskoeffizient von Oreta beträgt April-Juli 1934: 1,5, August-Dezember: 5,5, Januar 1935: 70; Dämpfungsfaktoren werden infolge des geringen Parasitierungsprozentsatzes keine eingesetzt.

20 bis 40 Prozent der Puppen durch Brachymeria infiziert werden. Die Kurven beziehen sich auf Ergebnisse fortlaufender, in grossem Mastab durchgefhrter Raupen- und Puppensammelgnge javanischer Kulis (Bild 4) und kontinuierlicher Puppenuntersuchungen, wobei es mglich war, auch sehr geringe Populationsdichten mit ausreichender Genauigkeit zu erfassen. Sie beginnen erst im Juni 1934. Die Generationen von Oreta waren hier ausnahmsweise scharf getrennt und die Puppenzahlen eines Monats entsprechen etwa einer einzelnen Generation; auffallend war auch in diesen Monaten, dass Brachymeria trotz verbesserter Lebensbedingungen nur einen geringen Teil der Oretapuppen parasitierte, stets blieb ein grosser Rest normaler Puppen im Feld zurck. Als Folge einer Niederschlagszunahme im Juni sank die

klimatisch bedingte Sterblichkeit und der Vermehrungskoeffizient — unter Ausschluss der Parasitenwirkung — betrug vom August bis Dezember durchschnittlich etwa 5,5; der Gambirschnitt (Ernte) im August verursachte einen bedeutenden Rückschlag in der Oretapopulation; *Brachymeria* wurde wenig beeinflusst, da sich zu dieser Zeit die meisten Individuen im Imaginalstadium befanden; trotzdem fiel im Oktober die Parasitierung auf zehn Prozent zurück; *Brachymeria* wurde somit praktisch wirkungslos. Mit steigender Populationsdichte von Oreta stieg im November auch die Parasitierung wieder auf 23 Prozent und dann im Dezember, bei einer Dichte von ein bis zwei Puppen auf zehn Sträucher, schnellte die Parasitierung unvermittelt auf 70 Prozent; schon im folgenden Monat setzte jedoch als Auswirkung des Regenmaximums im Oktober bis November die eigentliche Massenvermehrung von Oreta ein, und *Brachymeria* war infolge ihrer beschränkten Eiproduktion nicht imstande, Oreta einzuholen; der Vermehrungskoeffizient von Oreta betrug im Januar etwa 70; *Brachymeria* vermehrte sich ebenfalls, jedoch viel schwächer, und der Prozentsatz sank wieder zurück auf 43.

Wir haben also die merkwürdige Situation vor uns, dass der Parasit während der verhältnismässig stabilen Zeit, wenn er eigentlich günstige Gelegenheit hätte, seinen Wirt einzuholen, durch irgendeinen Hemmungsfaktor daran gehindert wird, hohe Parasitierungsziffern zu erreichen; dass später bei beginnender Gradation des Wirtes auch die Parasitenwirkung steigt und erst bei einer relativ hohen Populationsdichte explosionsartig emporschnellt. Es ist nun klar, dass durch dieses Verhalten die Bedeutung des Parasiten in der Schädlingsbekämpfung sehr fragwürdig werden muss. Die Abklärung des negativen Erfolges dieses biologischen Bekämpfungsversuches war jedoch von grossem theoretischen Interesse, und es wurden in den folgenden Jahren im Feld öfters direkte Beobachtungen an *Brachymeria* angestellt, um alle Parasitierungsphasen unter natürlichen Bedingungen kennenzulernen. Die Resultate sind kurz folgende :

Der weibliche Parasit benötigt Wirtstiere, welche sich im geeigneten Entwicklungsstadium befinden müssen, zur Eiablage; er ist jedoch nicht imstande, seine Wirte schon auf grosse Entfernungen wahrzunehmen und muss im allgemeinen weite Suchflüge ausführen. In der ersten Phase sind seine Suchbewegungen ungerichtet und zufallsmässig; sie stehen in keiner Beziehung zum Aufenthaltsort eines bestimmten Wirtsindividuums; sobald der Parasit jedoch imstande ist, seinen Wirt auf chemorezeptorischem (vielleicht auch optischem) Wege wahrzunehmen, wird seine Suchbewegung gerichtet, und er sucht sich der Reizquelle zu nähern; der Wahrnehmungsradius von *Brachymeria* für Oretapuppen beträgt nur etwa 10 bis 30 cm.²

Der Parasit gerät also nur zufällig in den Wahrnehmungsbereich

² Ein sehr beschränktes Wahrnehmungsvermögen lässt sich auch bei vielen andern Parasiten nachweisen, womit nicht gesagt sein soll, dass bei Spezialisten der Wahrnehmungsradius nicht auch bedeutend höhere Werte erreichen könne.

eines Wirtsindividuums, und die Wahrscheinlichkeit, dass er auf einen Wirt stösst, muss deshalb in direkter Beziehung stehen zur Populationsdichte des Wirtes und den Qualitäten des Parasiten. Die Frage nach dem Erfolg des Parasiten bei seiner Eiablage lässt sich mathematisch fassen:

P Parasiten (Weibchen-Anteil F), welche einen bestimmten Wirt in Entfernungen von 0 bis durchschnittlich r cm wahrzunehmen vermögen, fliegen mit einer Durchschnittsgeschwindigkeit v cm/sec. während der Zeit t sec. im Raum von i cm³; sofern die Wirte W gleichmässig im Raum verteilt sind, so können während der Zeit t sec.

$$1) \quad A_t = W \cdot P \cdot t \cdot \frac{v \cdot r^2 \cdot \pi \cdot F}{i}$$

Wirte wahrgenommen werden. Die in der Zeiteinheit wahrgenommene Wirtezahl bleibt konstant.

Bei der Parasitierung ist jedoch nicht die Anzahl der wahrgenommenen Wirte wesentlich, sondern die Anzahl der zum erstenmal durch die Parasiten wahrgenommenen Wirte, indem es meist nur in diesem Fall zu einer Vernichtung eines Wirtes und zu einer Vermehrung der Parasiten kommen kann. Steigt im Laufe der Zeit die Zahl infizierter Wirte, so werden auch die Begegnungen mit infizierten Wirten häufiger und die Begegnungen mit normalen seltener; je mehr sich die Zahl der infizierten Wirte J dem Grenzwert W (total vorhandene infizierbare Wirte) nähert, desto geringer wird die Dichte normaler Wirte und desto seltener werden Infektionen in der Zeiteinheit stattfinden. Dieses Verhalten kann durch folgende Gleichung ausgedrückt werden :

$$2) \quad dJ = (W - J) \cdot dt \cdot K \left(K = P \cdot \frac{v \cdot r^2 \cdot \pi \cdot F}{i} \right)$$

Durch Integration³ erhält man :

$$3) \quad J_t = W \cdot (1 - e^{-K \cdot t})$$

$$\text{oder } 4) \quad J_P = W \cdot (1 - e^{-k \cdot P}) \left(k = t \cdot \frac{v \cdot r^2 \cdot \pi \cdot F}{i} \right)$$

Die Kurve J auf Bild 8 veranschaulicht den Verlauf der Parasitierung; zu Beginn der Einwirkung sind die Parasiten noch erfolgreich; die Zahl infizierter Wirte nimmt rasch zu; später, gleichzeitig mit der Verminderung der normalen Wirte sinkt auch die Wirkung der Parasiten, das heisst die Zahl der in der Zeiteinheit parasitierten Wirte wird immer kleiner; auch bei relativ hohen t- und P-Werten entgeht stets ein kleiner Rest von Wirten der Parasitierung.

Sind die Qualitäten des Parasiten und der mittlere Vermehrungskoeffizient des Wirtes bekannt, so lassen sich mit dieser Gleichung leicht ganze Populationsbewegungen berechnen, sofern sich die aufeinanderfolgenden Generationen nicht überschneiden und die Ent-

³ Wertvolle Ratschläge bei der Integration dieser Gleichung sowie die Durchsicht der mathematischen Ableitung verdanke ich Herrn Dr. H. Muggli, Assistent an der Eidg. Techn. Hochschule.

wicklung des Wirtes mit derjenigen des Parasiten übereinstimmt. Man wählt die Ausgangspopulationen für Wirt und Parasit und lässt sie während einer bestimmten Zeit aufeinander einwirken; aus der Zahl

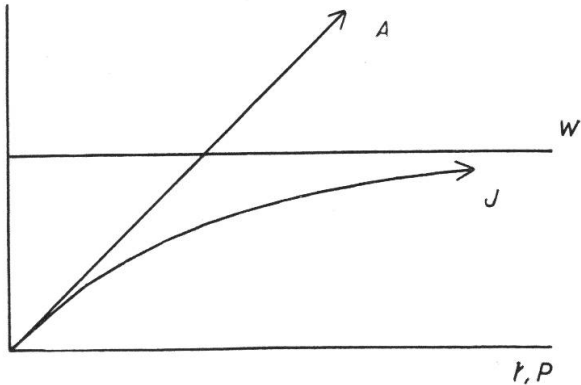


Bild 8.
Graphische Darstellung des
Parasitierungsverlaufs.

infizierter Wirte lässt sich die Parasitenpopulation und aus der Zahl nichtinfizierter die Wirtepopulation der nächstfolgenden Generation berechnen. Ein Beispiel findet sich auf Bild 9 unter A dargestellt.

Ausgegangen wird hier von einer Wirte- und Parasitenpopulation 10^5 . Das Geschlechtsverhältnis des Parasiten betrage 1 : 1, der k-Faktor 10^{-5} , die maximale Eizahl, welche während der Einwirkungs-
dauer zur Ablage gelangen kann, 200; pro Wirt ein Ei; Vermehrungs-
koeffizient des Wirtes 4. Die Kurven, welche die Populationsbewegungen von Wirt und Parasit wiedergeben, zeigen nun folgenden Verlauf :

Die Wirtepopulation ist anfangs noch zu gering, um eine Vermehrung der Parasiten zu ermöglichen, doch steigert sich die Parasitenwirkung mit steigender Populationsdichte des Wirtes; schliesslich werden die Entwicklungsbedingungen der Parasiten so günstig, dass es zu einer Massenvermehrung kommt, welche notgedrungen den Zusammenbruch der Wirtegradation zur Folge hat (sechste Generation). Die Wirtepopulation sinkt nun unter der Wirkung der überschüssigen Parasiten immer tiefer und erreicht schliesslich wieder Werte, welche eine Eiablage der Parasiten erschweren; dadurch sinkt der Vermehrungskoeffizient der Parasiten unter 1; die Parasitenpopulation nimmt ab und mit ihr auch die Hemmung der Wirtegradation; die Parasiten werden allmählich wirkungslos; die Wirtepopulation kann wieder mit dem Vermehrungskoeffizienten 4 ansteigen (achte Generation), die Parasitenpopulation sinkt jedoch immer tiefer, bis die Wirte wieder jenen minimalen Wert erreicht haben, der den Parasiten erlaubt, so viele Eier zu legen, dass ihre Dichte konstant bleibt. Die Parasitenpopulation hat jedoch durch das andauernde Absinken so geringe Werte erreicht, dass die Wirte sich auch weiterhin ungestört entwickeln können. Die Existenzbedingungen für die Parasiten werden dadurch immer günstiger und ihre Vermehrung wird stets rapider, bis sie jenen Grenzwert erreicht hat, welcher in der beschränkten Eiproduktion des Parasiten gegeben ist (14. Generation). Es folgt nun ein Entwicklungswettlauf von Wirt und Parasit, in welchem der Parasit seinen Wirt einholt,

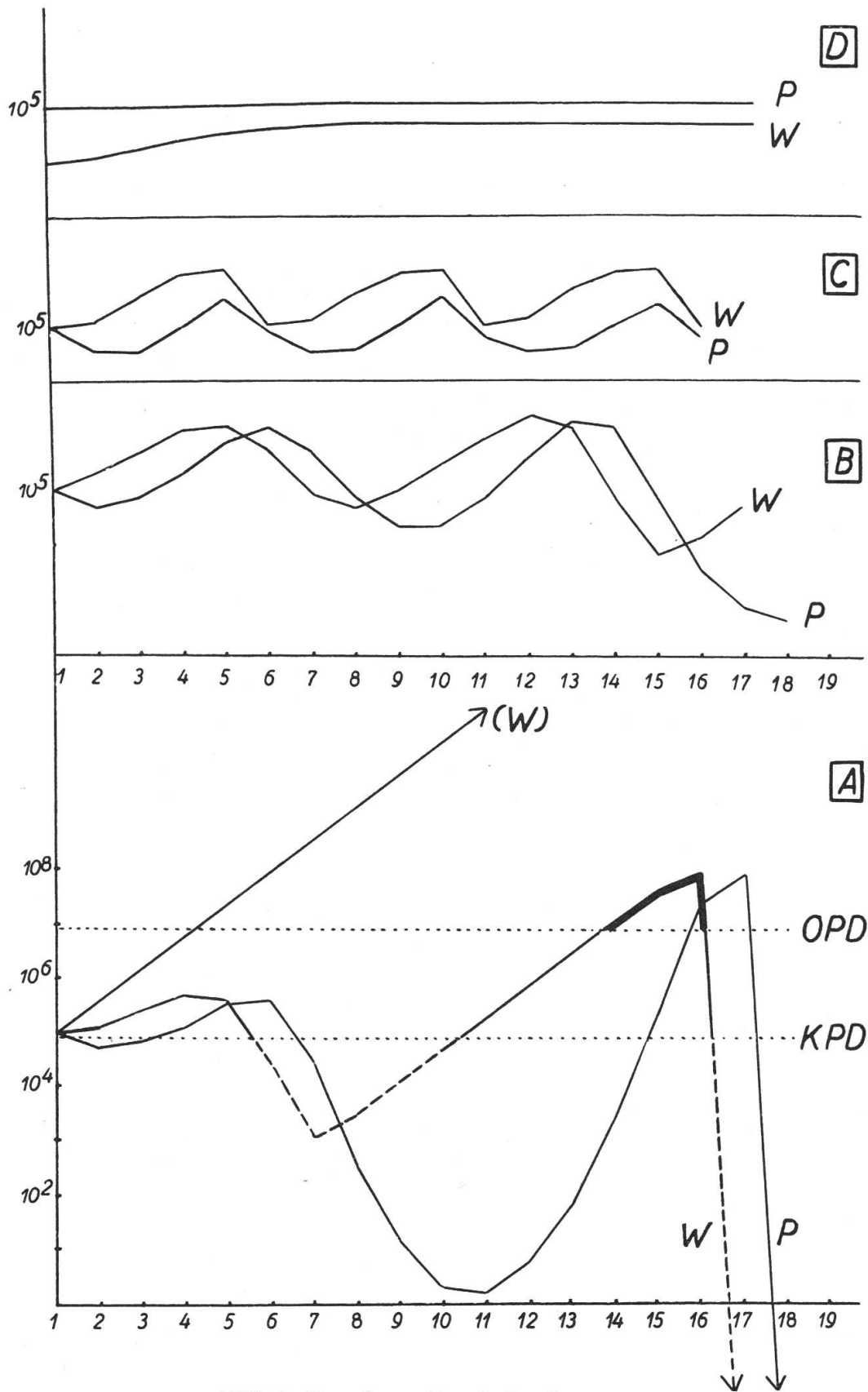


Bild 9. Berechnete Populationsbewegungen.

A Ungedämpfte Bewegung. OPD Optimale Populationsdichte. KPD Kritische Populationsd.
 B Dämpfung bei mangelnder Übereinstimmung der bevorzugten Räume von Wirt u. Parasit.
 C Dämpfung bei für den Parasiten tödlich verlaufender Überinfektion.
 D Stabilisation der Wirtepopulation bei Annahme einer konstanten minimalen Parasitenpopulation.

die Wirtegradation zum völligen Zusammenbruch führt und schliesslich selbst verschwindet, weil keine Wirte mehr zur Eiablage zur Verfügung stehen. Es besteht also eine wechselnde gegenseitige Beeinflussung von Wirt und Parasit. Der Parasit, sofern er zahlreich auftritt, bestimmt den Gradationsverlauf des Wirtes, während die Vermehrung des Parasiten weitgehend von der Populationsdichte seines Wirtes abhängig ist.⁴ Dabei erscheint ein Gleichgewichtszustand theoretisch möglich, wobei eine Vergrösserung der Wirtepopulation eine Hebung des Vermehrungskoeffizienten des Parasiten und damit seiner Populationsdichte zur Folge hat; die Erhöhung der Parasitenpopulation wirkt jedoch negativ auf den Vermehrungskoeffizienten des Wirtes, wodurch die Wirtepopulation wieder herabgesetzt und die primäre Änderung mehr oder weniger aufgehoben wird.

Wir können leicht eine kritische und eine optimale Populationsdichte des Wirtes unterscheiden; *die kritische Dichte* soll dem einzelnen Parasiten gestatten, durchschnittlich so viele Eier zu legen, dass die Parasitenpopulation konstant bleibt; man sieht, dass immer dann, wenn die Wirtepopulation diesen kritischen Wert überschreitet, die Parasitenpopulation entweder ein Maximum oder Minimum erreicht, das heisst in diesem Moment bleibt sie konstant; *die optimale Populationsdichte* soll einem einzelnen Parasiten gestatten, durchschnittlich so viele und nicht mehr normale Wirte anzutreffen, als er für eine maximale Eiproduktion benötigt. Eine weitere Steigerung der Wirtepopulation über den optimalen Wert bringt deshalb keine wesentliche Steigerung der Parasitenaktivität mit sich; erst oberhalb der optimalen Populationsdichte tritt die beschränkte Eiproduktion als Entwicklungshemmung des Parasiten in Erscheinung. (Die Definition der kritischen und optimalen Populationsdichte des Wirtes bezieht sich auf geringe Parasitenpopulationen, in welchen die gegenseitige Konkurrenz vernachlässigt werden darf; mit steigender Parasitenpopulation steigt auch die Konkurrenz und mit ihr die Wirtepopulation, welche zum Beispiel zur Stabilisierung der Parasitenpopulation nötig ist.)

Unter den Hemmungen, welche sich der Parasitenentwicklung entgegensetzen, können wir zwei verschiedene unterscheiden, nämlich den Raumwiderstand und den Vermehrungswiderstand. Der *Raumwiderstand* ist derjenige Hemmungsfaktor, welcher eine Parasitenpopulation daran hindert, den gesamten in Frage stehenden, mit Wirten besetzten Raum während der Einwirkungszeit in ihren Wahrnehmungs- und Wirkungsbereich einzubeziehen; uneingeschränkte Eiproduktion vorausgesetzt, lässt sich der Raumwiderstand mit dem Prozentsatz nicht parasitierter Wirte am Ende der Einwirkungsperiode ausdrücken. Solange die Parasiten den Raumwiderstand noch nicht überwunden haben, ist ihre *Raumbeherrschung* noch unvollkommen und sie sind nicht imstande, eine Wirtegradation zum völligen Zusammenbruch zu bringen; sie können jedoch ohne völlige Ueberwindung des Raumwiderstandes

⁴ Ähnliche Beziehungen werden für Krankheitserreger der Phytophagen gelten.

die Populationsbewegung des Wirtes stabilisieren, sofern sie gerade so viele Wirte unparasitiert lassen, als unter den herrschenden Vermehrungsbedingungen des Wirtes nötig sind, um in der folgenden Generation wieder die Höhe der Ausgangspopulation zu erreichen. Der Raumwiderstand wächst mit dem Raum und sinkt mit steigender Qualität und Populationsdichte des Parasiten; er ist direkt unabhängig von der Wirtepopulation.

Der *Vermehrungswiderstand* ist derjenige Hemmungsfaktor, welcher eine Parasitenpopulation daran hindert, alle erreichbaren Wirte und, nach Überwindung des Raumwiderstandes, die gesamte Wirtepopulation zur Fortpflanzung auszunützen, als Folge der beschränkten Eiproduktion des einzelnen Parasiten; das Einholen des Wirtes wird durch diesen Faktor verzögert oder, wie bei *Brachymeria* überhaupt erst möglich, sobald nichtparasitäre Ursachen die Gradation zum Stillstand oder Zusammenbruch führen.

Es lassen sich aus dieser Berechnung manche Erscheinungen ableiten und erklären, welche mit Beobachtungen an *Oreta* und *Brachymeria* vieles gemeinsam haben. Was uns an diesen berechneten Populationsbewegungen noch stört, ist weniger die periodische Schwankung, als vielmehr die Erscheinung, dass sich die Amplituden dieser Schwankungen rasch vergrössern und schliesslich unter den Wert 1 sinken. Um den natürlichen Verhältnissen näher zu kommen, sind wir gezwungen, Faktoren einzusetzen, welche diese rapide Amplitudenvergrösserung eindämmen. Ich will hier einige dieser *Dämpfungsfaktoren* anführen, welche wahrscheinlich auch in der Natur von grosser Bedeutung sind.

Bei der Berechnung ist angenommen worden, dass Wirte und Parasiten im Raum gleichmässig verteilt seien und dass sich die Suchbewegungen der Parasiten gleichförmig über den gesamten Raum ausdehnen; diese Voraussetzungen werden nun in vielen Fällen nicht zutreffen; so konnte zum Beispiel beobachtet werden, dass *Oretapuppen* im Innern hoher Gambirsträucher etwa dreimal schwächer parasitiert sind als an der Peripherie. Während *Oreta* bei der Verpuppung den Gambirstrauch in seiner ganzen Ausdehnung fast gleichmässig besetzt, bevorzugt *Brachymeria* die äussern, stark belichteten Strauchpartien, das heisst die bevorzugten Aufenthalts- und Aktivitätsräume von Wirt und Parasit decken sich nicht genau; die Uebereinstimmung wird mit einer Zunahme der Tiefengliederung des Wohnraumes noch geringer werden und im Urwald zweifellos ihr Minimum erreichen. Setzen wir diesen Faktor bei unserer Kurvenberechnung ein (B), so erreichen wir damit eine gewisse Phasenverschiebung der Populationsbewegungen in den verschiedenen Raumgebieten, welche auf den Gesamtverlauf stabilisierend einwirkt. Eine Dämpfung kann auch eintreten, sofern den Parasiten nicht nur psychische, sondern auch mechanische Hindernisse im Wege stehen, alle Wirte zu erreichen.

Wir haben ferner angenommen, dass der Parasit nur in normale Wirte Eier ablegt und dass er schon parasitierte als solche erkennt; dies kann, aber muss nicht zutreffen; bei *Brachymeria* zum Beispiel

schwankt dieses Unterscheidungsvermögen ausserordentlich je nach Art des Wirtes und seiner Umhüllung; die Folgen einer Überinfektion sind je nach Grad und Art der beteiligten Wirte und Parasiten verschieden. Durch eine für die Parasiten tödlich verlaufende Überinfektion wird nun eine Übervermehrung des Parasiten eingedämmt und seine Dichte sinkt gleichzeitig mit derjenigen seines Wirtes; dieses Verhalten zeigt die Kurve C; durch Einsetzen einer tödlich verlaufenden Überinfektion als Dämpfungsfaktor können wir sogar die Populationsbewegungen innerhalb bestimmter Grenzen stabilisieren. Als weitere Dämpfungsfaktoren kommen vielleicht auch die Hyperparasiten in Betracht. (Schluss folgt.)

Über die Schweizer Douglasienschütte.

Von Eug. A. Thomas.

(Aus dem Institut für spezielle Botanik der E. T. H.)

Wenige Jahre, nachdem sich die *Rhabdocline*-Schüttekrankheit der Douglastannen von Amerika kommend über England, Dänemark, Skandinavien und Holland bis ins westliche und nördliche Deutschland ausgebreitet hatte, trat im inneren Mitteleuropas eine neue, äusserst gefährliche Douglasienschütte auf, die jetzt den entgegengesetzten Weg zu beschreiten droht und die in der Heimat der Douglasie zum schlimmsten Schädling werden könnte, falls sie dort mit der gleichen Heftigkeit wie in Europa aufträte. Herr Kreisoberförster H. von Greyerz (Aarberg, Kanton Bern) entdeckte diese erstmals von Gäumann (1930) beschriebene Krankheit im Jahre 1925 an rund zwanzigjährigen grünen Douglasien in Hardern bei Lyss. Nach diesem Auftreten nannte man sie « Schweizer » Douglasienschütte (Burger, 1935. S. 62).

Krankheitsbild.

An Bäumen, die seit mehreren Jahren unter der Krankheit leiden, haben die Zweige einen grossen Teil der älteren Nadeln verloren, die bei gesunden Bäumen noch kräftig grün sind. In den schwersten Krankheitsfällen tragen die Bäume im Sommer nur den jüngsten Nadeljahrgang, den sie vor dem Erscheinen der neuen Nadeln verlieren können. « Ein geschlossener Douglasienbestand besitzt daher kein Nadeldach mehr, sondern nur noch ein lichtes, lockeres Gegabel von Ästen und Zweigen, die an ihrem Ende winzige Nadelbüschel tragen » (Gäumann, 1930).

An stark befallenen Douglastannen beobachtet man oft das Vorhandensein von Wasserreisern. Unter normalen Verhältnissen bleibt immer eine Anzahl von Knospen an den nicht austreibenden Ästen erhalten und rückt als schlafende Augen in das Innere der Krone. Solche Knospen treiben oft an den kranken Ästen und bilden die Wasserreiser, was Rohde (1937, a, S. 72) als eine durch den Nadelverlust bedingte Reaktion des Baumes auf die veränderten Lichtverhältnisse bezeichnet.

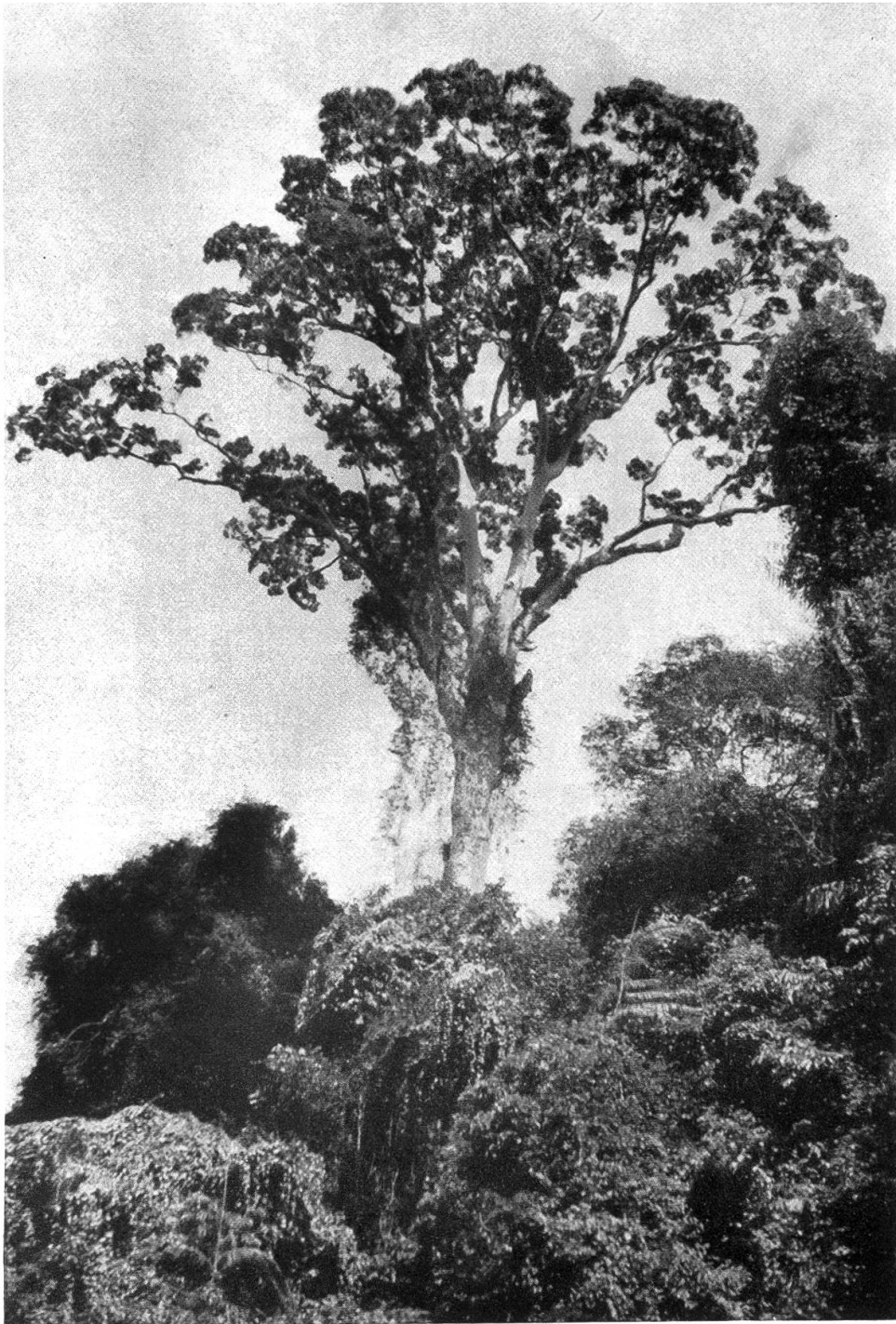


Bild 1. *Urwald an der Ostküste von Sumatra.*

Die Kronenregion bildet ein dichtes Geflecht verschiedenster Trägerbäume, Lianen und Epiphyten, aus welchem nur einzelne Baumriesen emporragen (zum Beispiel der Königsbaum *Koompassia parvifolia*); hier verläuft die Entwicklung der meisten Insektenarten.



Bild 2. *Urwald an der Ostküste von Sumatra.*
Lianen.