

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 90 (1939)

Heft: 3

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

Autor: Schneider, F.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-764634>

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: 26.11.2024

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

wagenweisem Bezug stark reduzierte Engrospreise bewilligt werden. In Richtung Zürich kommt zur Zeit eine Lieferung nicht in Frage.

Absorbieren im transportgünstig gelegenen Staatswald St. Niklausen die Erntekosten der Buchen-Schlagbündeli bereits 51 % des Erlöses und bei Tannen-Schlagbündeli gar 60 %, so wird die Sache taleinwärts immer kritischer. In den Staatswaldungen Ragol, St. Peter und Schüelen sinkt der Nettoerlös aus Tannen-Bündeli auf ein Minimum, und im hochgelegenen Bläs müsste man sogar noch drauflegen. An solchen Orten sucht man das Astholz aus Schlägen möglichst unaufgearbeitet zu verkaufen.

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.

(Schluss.)

Wird im Urwald eine von der einzelnen Wirtsart unabhängige Parasitenpopulation angenommen, welche sich zum Beispiel für *Brachymeria euploae* tatsächlich leicht nachweisen lässt (durch künstlich erzeugten Oretabefall in Gambirsaatgärten), so lassen sich die Populationsbewegungen eines zusätzlichen Wirtes durch diesen Parasiten stabilisieren (D).

Eine theoretische Auslegung des Parasitierungsvorganges muss nun an Wert gewinnen, wenn sie mit der Wirklichkeit soweit übereinstimmt, dass natürliche Vorgänge rein rechnerisch dargestellt werden können. Es wurde deshalb versucht, auf Grund der Kenntnisse des *Brachymeria*parasiten die Populationsbewegungen von Oreta und *Brachymeria* im angeführten Beispiel zu berechnen.

Das Ergebnis ist auf Bild 7 durch C und E dargestellt. Im April 1934 wurde eine Parasiten- und Wirtepopulation von 100 bzw. 120 Individuen eingesetzt und alle folgenden Generationen liessen sich aus diesen Ausgangspopulationen berechnen; wie man sieht, ist die Übereinstimmung von Theorie und Natur keine vollkommene; sie ist jedoch so hoch, dass die Gesetzmässigkeiten in beiden Fällen als identisch betrachtet werden können. Vom April bis Juli ist das System Oreta-*Brachymeria* mehr oder weniger stabil, indem die Vermehrung von Oreta weitgehend durch die Parasitentätigkeit kompensiert wird; *Brachymeria* wird jedoch durch einen hohen Raumwiderstand daran gehindert, die Oretapopulation zum Sinken zu bringen. Mit der Gambirernte sinkt die Oretapopulation unter den kritischen Wert; der Raumwiderstand erreicht darauf sein Maximum. Der Wirt steigt dann in der Folge immer höher über die kritische Populationsdichte, wodurch sich die

Entwicklungsbedingungen für *Brachymeria* fortlaufend verbessern; schliesslich wächst *Oreta* mit sehr hohem Vermehrungskoeffizienten über die optimale Dichte hinaus und der Vermehrungswiderstand hindert *Brachymeria Oreta* einzuholen.

In den stabilen, dem Wald benachbarten Gebieten nimmt die Gradation insofern einen andern Verlauf, als die ständig einwandernden, im Wald sehr häufigen polyphagen Parasiten und Räuber das Populationsniveau von *Oreta* auf tiefer Stufe stabilisieren oder den Schädling zeitweise überhaupt ausrotten. Die Parasitenpopulation ist hier nicht von der *Oretapopulation* abhängig wie in den Zentralfeldern, und die Parasiten werden schon in den kleinsten Anfängen einer *Oretagradation* mit ihrer Legetätigkeit einsetzen und damit das Ansteigen des *Oretabefalls* dermassen verzögern, dass erst dann relativ hohe Befallszahlen erreicht werden, wenn die klimatisch bedingte Sterblichkeit wieder zunimmt; dadurch gelingt es den Parasiten trotz beschränkter Eiproduktion *Oreta* einzuholen.

Wahrscheinlich lässt sich diese in den Tropen gesammelte Erfahrung nicht vorbehaltlos auf europäische Verhältnisse übertragen. Die Lebensbedingungen der Insekten gleichen dort allzusehr denjenigen im Versuchsthermostaten. Im Laboratoriumsexperiment sucht man durch Konstanthalten aller äussern Faktoren bis auf einen einzigen die Wirkungsweise dieses variablen Faktors zur Geltung zu bringen. Die idealen, tropischen Klimabedingungen haben in unserm Beispiel die räumlich bedingten Beziehungen zwischen *Oreta carnea* und ihrem Parasiten *Brachymeria euploaeae* in besonderer Reinheit zum Ausdruck gebracht und eine einfache Gesetzmässigkeit erkennen lassen. Die Gesetzmässigkeit als solche ist in keiner Weise klimagebunden und wir müssen annehmen, dass sie auch in unserm Klima besteht, obschon sie sich hier bedeutend schwerer fassen lässt. So glaube ich, annehmen zu dürfen, dass alle in mehr oder weniger regelmässigen Perioden auftretenden Raupenkalamitäten in europäischen Wäldern, sofern sie unter der Wirkung von Schlupfwespen oder Raupenfliegen zusammenbrechen, in der periodischen Schwankung der Raumbeherrschung dieser Parasiten ihre Erklärung finden.

In A und B (Bild 10) sind die periodisch wiederkehrenden Kalamitäten des Kiefernspinners und der Forleule in einem preussischen Befallsgebiet nach einer Arbeit von *Eidmann (1934)* dargestellt. C stellt eine ungedämpfte Populationsbewegung dar, welche auf Grund der Parasitierungsgleichung berechnet wurde; als *k*-Wert wurde 10^{-5} , als Vermehrungskoeffizient des Wirtes 4 angenommen; ferner wurde vorausgesetzt, dass die Wirtepopulation nie unter den Wert 10^3 und die der Parasiten nicht unter 10 sinken könne. Solche, jedoch in ihren Werten wechselnde Minimumpopulationen werden sich infolge unvollkommener Parasitenwirkung, starker Überinfektion (Dämpfungsfaktor) oder nachträglicher Einwanderung aus der Umgebung, in welcher der Gradationsverlauf ein etwas anderer ist, leicht einstellen. In D ist neben der Populationsbewegung des Wirtes auch diejenige des Parasiten

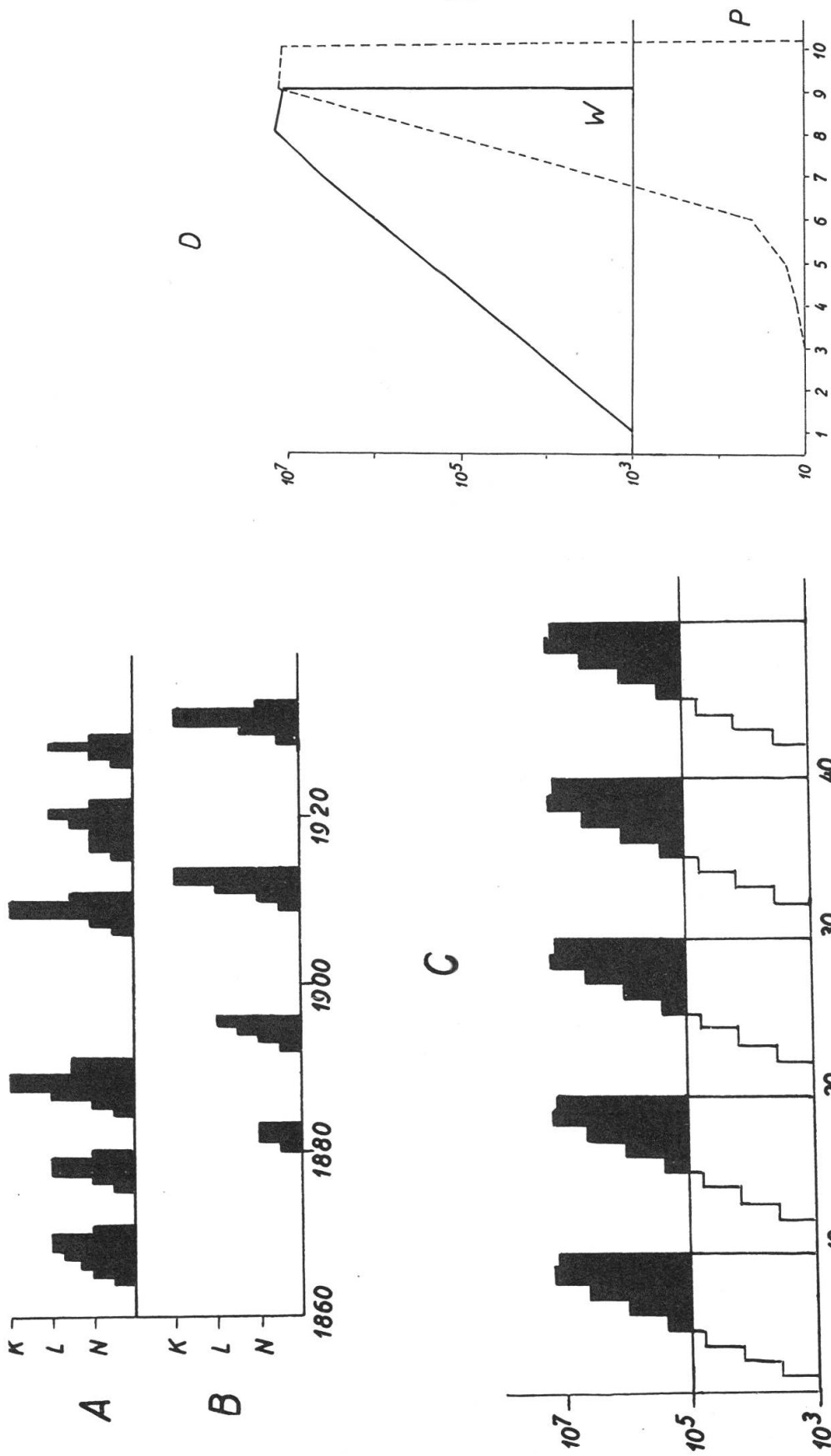


Bild 10. *Erklärungsversuch der periodisch wiederkehrenden Kalamitäten europäischer Forstschädlinge.*
 A, B Periodisches Auftreten des Kiefernspinners bzw. der Forleule in einem preussischen Befallsherd (nach Eidmann, 1934).
 K Kahlfress, L Lichtfress, N Naschfress.
 C, D Berechnete ungedämpfte Populationsbewegung (Orig.).

ingezeichnet. Sehr deutlich sieht man, wie der Parasit erst bei einer Wirtepopulation von $6 \cdot 10^4$ anzusteigen beginnt und seine Entwicklung immer rascher verläuft, bis er schliesslich in der neunten Generation die Vermehrung des Wirtes kompensiert und in der folgenden den Zusammenbruch der Wirtegradation verursacht. Nehmen wir an, dass das Insekt erst bei einer Populationsdichte 10^5 sichtbare Schädigungen verursacht und bei tiefern Dichten unserer Beobachtung entgeht, so ergibt sich ein Kurvenverlauf, welcher mit A und B vieles gemeinsam hat: Erstens die Periodizität, ferner das stufenweise Ansteigen, dann die Verzögerung des Anstieges im Kulminationspunkt und der plötzliche Abfall. Die berechnete Kurve zeigt natürlich eine viel grössere Regelmässigkeit, da wir nach jedem Zusammenbruch wieder mit einer konstanten Minimalpopulation einsetzen und wechselnde klimatische Einflüsse überhaupt nicht berücksichtigt haben. Die grosse Amplitude der Populationsbewegung, welche bis zur Schädigung der Wirtspflanze — in diesem Fall der Kiefern — emporsteigt, lässt auf einen hohen, mehr oder weniger konstanten Vermehrungskoeffizienten schliessen, welcher mit den vorhandenen, allzuschwach wirkenden Dämpfungsfaktoren nicht harmoniert; der Mangel an Dämpfungsfaktoren erklärt sich wahrscheinlich aus der Armut der Biocoenose des europäischen Waldes und aus der zu engen Bindung und Abhängigkeit der Parasiten vom betreffenden Forstschädling.

Wir haben nun zwei Typen von Populationsbewegungen phytophager Lepidopteren kennengelernt, welche beide hohe Amplituden aufweisen, die sich jedoch im Enderfolg des Parasiten wesentlich unterscheiden; die erste stammt aus einer ausgesprochenen Monokultur, die zweite aus einer biocoenotisch ebenfalls nicht sehr reichen europäischen Waldung. Wir kehren nun wieder zum tropischen Regenwald zurück, um den Verlauf der Populationsbewegungen in dieser reichsten aller Biocoenosen zu betrachten.

Bei epidemiologischen Studien im Urwald liefert die Lichtfangmethode brauchbare Resultate, und da sich der Falterflug auf die ersten Nachtstunden konzentriert, ist sie relativ leicht durchzuführen. Es wurde zu diesem Zweck mitten im Wald ein Fangschirm mit 4 m^2 Leuchtfläche erstellt; die Beleuchtung geschah mit einer starken Benzinlaterne; vom 20. Februar bis Ende April 1936 wurden alle während der ersten Nachtstunden anfliegenden Insekten durch drei Malayen eingesammelt; der Falteranflug war im allgemeinen nicht sehr stark; viel auffallender war jedoch die grosse Artenzahl; so konnten während dieser 70 Tage mehrere Hundert verschiedene Lepidopterenarten gesammelt werden.

Es lassen sich zwei Typen von Flugkurven unterscheiden (Bild 11). Unter D findet man den ersten dargestellt durch die Geometride *Plutodes cyclaria*. Diesem Typ gehören weitaus die meisten Arten an, so z. B. auch der Gambirschädling *Oreta carnea*; die nur vereinzelt und in ziemlich gleichmässiger Folge anfliegenden Falter lassen auf eine geringe Populationsdichte und eine weitgehende Kontinuität in der Entwicklung schliessen. Der zweite Typ B stellt einen Ausnahmefall dar und

trat nur bei der Noctuide *Simplicia caeneusalis*⁵ auf. Die Entwicklung scheint in scharf begrenzten Schüben vor sich zu gehen; nimmt man eine Entwicklungsdauer an, wie sie bei andern Lepidopteren und speziell bei Noctuiden hier häufig auftritt, d. h. etwa 30 Tage, so sind die Ende März und Ende April fliegenden Falter Nachkommen von solchen, welche am 3. März geflogen sind. Andererseits finden sich die beiden Mitte März auftretenden Maxima im April nicht wieder; die Diskontinuität erreicht in diesem Monat einen Höhepunkt, indem es hier zu einer vollkommenen Trennung der Generationen kommt; die ausserordentlich heftigen Flüge Ende April nehmen epidemischen Charakter an.

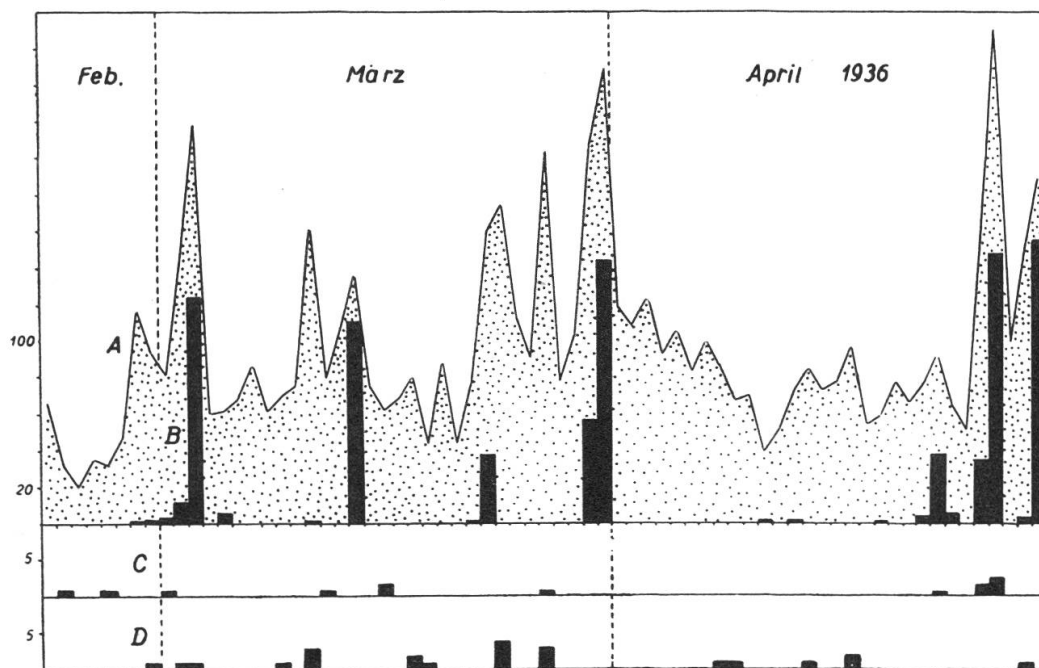


Bild 11. Falteranflug in einem Lichtfangversuch im Urwald bei Goenoeng Malajoe.

- A Total angeflogener Lepidopteren.
- B Flugkurve von *Simplicia caeneusalis* (Noct.).
- C Flugkurve von *Margaronia marginata* (Pyräl).
- D Flugkurve von *Plutodes cyclaria* (Geom.).

Die Diskontinuität muss uns hier besonders auffallen. Sie erinnert an die Entwicklungsverhältnisse in der gemässigten Zone, doch hier ist es die ausgeprägte, klimatische Periodizität, welche die meisten Lepidopteren zwingt, sich in einen bestimmten Entwicklungsrhythmus zu fügen; wir können hier im Urwald von Nord-Sumatra keinen Klimafaktor für diese Generationentrennung verantwortlich machen. Wir

⁵ Die Bestimmung von *Simplicia caeneusalis* und *Plutodes cyclaria* verdanke ich Sir Guy A. K. Marshall, Direktor des Imperial Institute of Entomology (British Museum), London; *Brachymeria euploeeae* wurde von Dr. Ch Ferrière, London, *Cantheconidea acuta* von Dr. W. Stichel, Berlin, determiniert.

können uns fragen, welche Wirkung diese Diskontinuität auf die Parasiten von *Simplicia* ausübe. Sehr wahrscheinlich eine nachteilige! In den Gambirpflanzungen tritt *Oreta carnea* kontinuierlich oder in getrennten Generationen auf. Durch eine Trennung wird jedoch ein Eiparasit (*Telenomus*), welcher sich dreimal rascher entwickelt als *Oreta*, praktisch ausgeschaltet, während er zu gleicher Zeit in Gebieten, wo die Entwicklung von *Oreta* kontinuierlich verläuft, über 70 % der Eier parasitieren kann. Auch die Raubwanze *Cantheconidea acuta* ist weitgehend auf eine kontinuierliche Nahrungszufuhr angewiesen; nur *Brachymeria euploaeae* überwindet bei Anwesenheit von Nektarpflanzen dieses Diskontinuum, obschon ihre Entwicklungszeit sich auch nicht mit derjenigen von *Oreta* deckt.

Man darf wohl annehmen, dass *Simplicia* normalerweise, wie die Mehrzahl anderer Lepidopteren, schwach auftritt und nur ausnahmsweise durch eine Verbesserung der Ernährungsbedingungen, z. B. Fruchtansatz, Blüte oder Jungtriebbildung einer Wirtspflanze ihre sehr hohe, konzentrierte Eiproduktion zur Geltung brachte. Die Parasiten haben sofort eingegriffen; ihre Eiproduktion wird jedoch bald voll in Anspruch genommen infolge der rapiden Vermehrung des Wirtes, und in den noch schwach ausgeprägten *Maxima* im Wirtevorkommen wird die Parasitenwirkung noch nicht ausreichen, um die Gradation zum Stillstand zu bringen; im Gegenteil geht eine heftige Entwicklung in der Folge gerade aus diesen wenigen Resten weiter; das Auftreten wird diskontinuierlich, und je mehr die Parasitenwirkung steigt, desto kleiner wird die Zahl dieser Einzelschübe; die schwachen versinken — bildlich gesprochen — in der Parasitenwirkung; durch die sich steigernde Diskontinuität werden die Parasiten immer mehr gehemmt; sie wandern vom Befallszentrum weg, wenn sie nach dem Schlüpfen keine infizierbaren Wirtsstadien vorfinden; einzelne Parasiten werden praktisch überhaupt ausgeschaltet. Unter Aufgabe der kontinuierlichen Entwicklung durchbricht *Simplicia* die Parasitensicherung und wird dadurch Urheber einer lokalen Kalamität; die Diskontinuität ist jedoch zugleich Ausdruck sehr intensiver Parasitenwirkung.

Wir können nun zum Schluss einen Vergleich ziehen zwischen den Verhältnissen im Urwald und in der Monokultur. Im Urwald finden wir einen sehr reichen Bestand an verschiedenen Pflanzen, phytophagen Insekten, Parasiten und Raubinsekten; die einzelne Pflanzenspezies wird von mehreren Insektenarten befallen, eine phytophage Insektenart wird von verschiedenen Parasiten und Raubinsekten angegriffen, während den einzelnen Parasiten und Räuberarten eine grosse Zahl verschiedener Wirte zur Verfügung steht. Die Lebensbedingungen der Parasiten sind hier besonders günstig und ausgeglichen; sie sind in ihrer Fortpflanzung vom einzelnen Wirt unabhängig; nicht die Populationsdichte eines einzelnen Wirtes ist hier massgebend, sondern die Summe der Populationsdichten aller Wirte, welche sich wenig über der mittleren kritischen Populationsdichte halten muss, damit die Parasitenpopulation keine Veränderung erleidet; daraus folgt, dass die Populationsdichte des einzelnen Wirtes nur einen Bruchteil der kritischen

Dichte in bezug auf seine Parasiten darstellt; die Dichte jeder Phytophagenart wird dadurch auf einer sehr tiefen Stufe gehalten.

Die einzelne phytophage Art wird von mehreren Parasiten befallen; der Anteil, welcher dem einzelnen Parasiten an der Gesamtvernichtung zufällt, ist jedoch sehr ungleich. Im einfachsten Fall werden diejenigen Parasiten den grössten Einfluss auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium des Wirtes ausüben, deren kritische Populationsdichte in bezug auf diesen Wirt den geringsten Wert aufweist.⁶ Das Insekt ist im Laufe seiner Entwicklung den verschiedensten Mortalitätsfaktoren ausgesetzt; die jüngsten Entwicklungsstadien sind deshalb viel stärker vertreten als die ältern; so werden Eiparasiten eine viel höhere Wirtepopulationsdichte vorfinden als z. B. Puppenparasiten und daher auch wirksamer sein als die letztern, sofern nicht stark vermindertes Lokomotions- oder Wahrnehmungsvermögen der Eiparasiten oder schwere Erreichbarkeit der Wirtseier diesen Vorteil aufhebt. Wir können demnach, je nach ökologischer Bedeutung, *Haupt- und Nebenparasiten* unterscheiden, wobei selbstverständlich ein Nebenparasit des einen Wirtes Hauptparasit eines andern sein kann und umgekehrt. Ein Wegfall eines einzelnen Parasiten ist im allgemeinen bedeutungslos, da durch geringes Ansteigen der Wirtepopulation automatisch die Wirksamkeit der andern Parasiten gesteigert wird.

Nehmen wir an, dass während längerer Zeit dichteunabhängige Mortalitätsfaktoren, z. B. ein ungünstiger Zustand der Wirtspflanze, auf den Wirt eingewirkt und zusammen mit der Parasitenwirkung zu einem stabilen Zustand geführt habe, und dass nun plötzlich ein Absinken dieses Mortalitätsfaktors eine Massenvermehrung des Phytophagen bewirke, so werden wir folgendes beobachten: Die Wirtepopulation steigt an, und damit verbessern sich die Fortpflanzungsbedingungen der Parasiten; eine Vermehrung der Hauptparasiten wird im Normalfall zu einem raschen Zusammenbruch der Gradation führen und zu einer Stabilisation auf einem etwas höheren Populationsniveau; erfolgt die Gradation jedoch dermassen rapid, dass nach kurzer Zeit der Wirt die optimalen Populationsdichten in bezug auf seine Hauptparasiten überschreitet und die Hauptparasiten infolge beschränkter Eiproduktion dem Wirt nicht mehr folgen können, so wird die Wirtepopulation allmählich in jene Regionen vorstossen, in welchen auch die Nebenparasiten an Bedeutung gewinnen; die kritischen und optimalen Populationsdichten für die Nebenparasiten werden nun sukzessive überschritten; dabei steigert sich die Eiproduktion der Gesamtheit der Parasiten derart, dass der Wirt überholt wird und die Gradation zusammenbricht. Die Haupt- und Nebenparasiten stellen also im Urwald eine *mehrfache Sicherung* dar, die einer Übervermehrung der Phytophagen entgegenwirkt. Bei sehr hoher und konzentrierter Eiproduktion des Wirtes und plötzlich erfolgendem Absinken dichteunabhängiger Sterblichkeitsfak-

⁶Die Bedeutung eines Parasiten steigt ferner mit der Zahl und der Dichte zusätzlicher Wirtsarten und ist deshalb gewissen Schwankungen unterworfen.

toren kann in seltenen Fällen diese Sicherung durchbrochen werden, wobei durch eine scharfe Trennung der Generationen und ein dadurch bedingtes stossweises Auftreten des Wirtes die Wirkung der Parasiten stark beeinträchtigt wird.

Wenn wir nun eine der zahlreichen Urwaldpflanzen aus ihrem Verbandsverband lösen und sie auf grosser Fläche unter stark veränderten Aussenbedingungen in Monokultur anpflanzen, so treten tiefgreifende Veränderungen in der Struktur und Dynamik der Biocoenose auf. Nur wenige phytophage Insekten, aber auch nur wenige Parasiten werden unter den neuen Verhältnissen bestehen können; die Phytophagen leiden unter den abnormen mikroklimatischen Bedingungen und dem dadurch veränderten physiologischen Zustand der Pflanzen; diejenigen unter ihnen, welche diese neue Lage ertragen können, finden jedoch in der überreich zur Verfügung stehenden Nahrung verbesserte Entwicklungsmöglichkeiten und werden zu den eigentlichen Schädlingen. Die Parasiten, welche sich trotz des veränderten Mikroklimas halten können, stossen in der Pflanzung noch auf weitere Entwicklungshemmungen, die ihnen die Existenz erschweren oder verunmöglichen. Zu diesen Hemmungen gehört vor allem auch die vermehrte Abhängigkeit von einem einzelnen Wirt. Das System Wirt-Parasit besitzt jedoch eine ausserordentliche Plastizität, und so kann sich auch in der Pflanzung unter der Wirkung einer verarmten Parasitenfauna ein Gleichgewichtszustand einstellen, sofern die äusseren Bedingungen eine grosse Gleichförmigkeit aufweisen; dieser Zustand kann z. B. durch einen einzigen Parasiten aufrechterhalten werden. Die Stabilität des ganzen Systems ist jedoch viel geringer als im Urwald; so muss die Populationsdichte des Wirtes — in diesem Fall des Schädlings — viel höher sein als im Urwald, damit der Parasit sich halten kann (denn dort ist ja die Summe aller Wirtepopulationen massgebend); bei Verminderung der z. B. klimatisch bedingten Sterblichkeit ist es dem Wirt leicht möglich, die schwache Parasitensicherung zu durchbrechen, vor allem, wenn die Eiproduktion des Parasiten gering ist; ein Schädling, welcher durch künstliche Massnahmen oder natürliche Veränderungen seiner Existenzbedingungen starke, periodisch wiederkehrende Schwankungen in seiner Populationsdichte erfährt, kann von seinen von ihm abhängigen Parasiten überhaupt nicht wirksam beeinflusst werden.

Durch die Monokultur ist ein labiler, biocoenotischer Zustand geschaffen worden, welcher nur durch kontinuierliche Bekämpfungsmassnahmen aufrechterhalten werden kann. Die Gambirinsekten stellen einen jener Faktoren dar, welche sich dieser widernatürlichen Vegetationsform entgegenstellen; würde man den Vegetationstyp Gambirpflanzung nicht mehr künstlich stützen und pflegen, so würde nach kurzer Sukzession der Wald wieder überhandnehmen oder die Pflanzfläche würde sich in eine Lalanggrassteppe verwandeln, welche auf Sumatra überall dort auftritt, wo infolge Humusmangels ein Vordringen des Waldes nicht mehr möglich ist.
