Zur Flugaktivität und Brutherdentwicklung des Buchdruckers Ips typographus (L.)

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von Rainer Hurling geboren in Oldenburg i. O.

Der Satz des Dokuments, die Datenhaltung, Datenanalyse und Datenaufbereitung erfolgten unter dem UNIX®-Betriebssystem-Derivat FreeBSD 1998) mit dem Textsatzsystem IATE/2c (KNUTH 1984), dem Datenbanksystem POSTGRESQL (POSTGRESQL 1999), dem Statistik- und Grafikanalyseprogramm R(P-RO)ICET 2000) und dem Vektorgrafikprogramm SKETCH (HERZOG 1998). Unter UNIX übliche Hilfsmittel wie XEMACS, dvips und GHOSTSCRIPT wurden eingesetzt. Als Schrift wurde PalatinoLT von HERMANN ZAPF 1950/51 verwendet. Das Dokument liegt in den Formaten PostScript Level 2 sowie PDF Version 1.3 vor. Die eingesetzte Software unterliegt entweder der Lizenz der Berkeley Software Distribution (BSD-LICENSE 1999) oder einer Form der GNU General Public License (GNU 1998b). Für alle Programme lag der vollständige Quellcode vor (OPENSOURCE 1998).

Umschlagmotiv: © 2002 Wibke Himmelsbach

Dieses Dokument wurde elektronisch veröffentlicht unter der Internetadresse:

http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2003/hurling/index.html

D7

Berichterstatter: Prof. Dr. W. Sanders
 Berichterstatter: Prof. Dr. A. Festetics

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Oktober 2002



Inhaltsverzeichnis

Ta	belle	nverze	ichnis	V
Al	bild	ungsve	erzeichnis	VII
Al	okürz	zungsv	erzeichnis	Х
1.	Einl	leitung		1
2.	Mat	erial u	nd Methoden	5
	2.1.	Das U	Intersuchungsgebiet	5
		2.1.1.	Der Nationalpark Harz	11
		2.1.2.	Die Versuchsfläche Bruchberg-Süd	14
	2.2.	Numr	merierung und Kartierung der Fichten	17
		2.2.1.	Kennzeichnung durch Baumnummern	17
		2.2.2.	Vermessung und kartographische Darstellung	17
	2.3.	Wette	rdatenerhebung	25
	2.4.	Fallen	ıfänge	31
		2.4.1.	Monitorfallen	32
		2.4.2.	Kreuzfallen	34
			Prinzip der Photoeklektoren	
		2.4.4.	Stammeklektoren	39
		2.4.5.	Emergenzfallen	
			Bodeneklektoren	
	2.5.	Besiec	dlungsfortschritt im Bestand	47

	2.6.	Aktivi	itätsmodell durch Rückverteilung von Fangdaten	50
		2.6.1.	Voraussetzungen zur Modellbildung	50
		2.6.2.	Parametrisierung des Modells	52
		2.6.3.	Verteilung der Fangdaten	56
	2.7.	Bruthe	erdabgrenzung	59
		2.7.1.	Nächste-Nachbarn-Methode	59
		2.7.2.	Gruppenbildung	62
	2.8.	Bruthe	erddynamik	66
		2.8.1.	Ermittlung von Schwerpunkten	66
		2.8.2.	Verlagerung von Schwerpunkten	67
	2.9.	Daten	management	70
3.	Erge	bnisse		73
	0		Wetterverlauf im Oberharz 1996 bis 1999	73
		3.1.1.	Lufttemperaturen	74
		3.1.2.	Bodentemperaturen	78
		3.1.3.	Niederschläge	80
		3.1.4.	Relative Luftfeuchte	84
		3.1.5.	Globalstrahlung	87
		3.1.6.	Windgeschwindigkeiten und -richtungen	90
	3.2.	Übers	icht der Fangjahre und Fallentypen	94
	3.3.	Verlas	sen der Winterquartiere	97
		3.3.1.	Stammüberwinternde Buchdrucker	97
		3.3.2.	Bodenüberwinternde Buchdrucker	102
	3.4.	Flugal	ktivität des Buchdruckers	104
		3.4.1.	Aktivitätsdichte im Jahresverlauf	107
		3.4.2.	Frühjahrsflugphase und Witterungsverlauf	113
	3.5.	Übers	icht zur Besiedlung der Fichten	119
		3.5.1.	Ausgangsstruktur des Fichtenbestandes	119
		3.5.2.	Veränderung der Bestandesstrukturen	120
	3.6.	Die Be	esiedlungsphasen in den Untersuchungsjahren .	126
	3.7.	Bruthe	erdphasen	132
		3.7.1.		132
		3.7.2.		135
		3.7.3.	Strukturen der Brutherdphasen	137
	3.8.	Dynar		150
				150

		3.8.2.	Räumliche Verlagerung der Brutherde	156
		3.8.3.	Flugaktivitäten in den Brutherden	163
4.	Diel	cussion		169
4.	4.1.		emstellung	169
	4.2.		endigkeit neuer Methoden	173
	4.2.	4.2.1.	Existierende Ansätze	173
		4.2.1.	Integrativer raumzeitlicher Ansatz	175
			e e e e e e e e e e e e e e e e e e e	173
		4.2.3.	Eignung des Aktivitätsmodells	
	4.0	4.2.4.	Eignung der Brutherdmethoden	179
	4.3.		ugaktivität	185
		4.3.1.	Flugbeginn	185
		4.3.2.	Dispersion	188
		4.3.3.	Aggregation und Wirtsbaumfindung	193
		4.3.4.	Lokale Unterschiede der Flugaktivitäten	196
	4.4.		erdbildung und -entwicklung	203
		4.4.1.	Epidemischer Charakter der Besiedlung	203
		4.4.2.	Verteilung und Konzentration der Besiedlung	207
		4.4.3.	Abhängigkeit von den Ausgangsstrukturen .	209
		4.4.4.	Besiedlungsverlauf und Flugaktivität	214
		4.4.5.	Der verbleibende Bestand	217
		4.4.6.	Standortabhängige Befallsbereitschaft	218
	4.5.	Künfti	ige Anforderungen an die Methodik	220
	4.6.	Schluß	Bbemerkungen	224
5.	Zusa	ammen	fassung	227
Α.	Anh	ang		231
		0	orfänge, Einzeltermine fallenweise	233
			fallen-Standorte	
			fallenfänge je Standort und Jahr	
			fallenfänge je Termin	
			fallen je Besiedlungs- und Brutherdphase	
			neklektoren je Falle und Termin	
			genzfallen je Falle und Termin	
		_	eklektoren je Falle und Termin	249

T 1	1.		
Inh	altsve.	r70101	nnie
11111	artov C.		шиз

Literaturverzeichnis	251
Index	271

Tabellenverzeichnis

2.1.	Eingesetzte Monitorfallen von 1996 bis 1999	33
2.2.	Kreuzfallen an stehenden Fichten	36
2.3.	Kreuzfallen an Windwürfen	38
2.4.	Stammeklektoren an Windwürfen	41
2.5.	Rindenflächen unter Stammeklektoren	41
2.6.	Emergenzfallen an stehenden Fichten	43
2.7.	Ausgewiesene Besiedlungsphasen	48
3.1.	Jahreswerte der Lufttemperaturen	74
3.2.	Jahreswerte der Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe	78
3.3.	Jahreswerte der Niederschläge	81
3.4.	Jahreswerte der relativen Luftfeuchte	84
3.5.	Jahreswerte der Einstrahlung	87
3.6.	Jahreswerte der Windgeschwindigkeiten	90
3.7.	Borkenkäfer-Fänge, jahresweise	95
3.8.	Absolute und relative Buchdruckerfänge	95
3.9.	Fangsummen der Stammeklektoren	97
3.10.	Fangsummen der Emergenzfallen	98
3.11.	Buchdruckerfänge je Monitor	104
3.12.	Eingrenzung der Flugaktivitätszeiten	109
3.13.	Vergleich Schlupf- und Flugbeginn	109
3.14.	Anzahl Tage mit hoher Flugaktivität	111
3.15.	Wetterbedingungen der Flugaktivitätszeiten	112
3.16.	Wetterbedingungen für Frühiahrsflugspitzen	117

Tabellenverzeichnis

3.17. Jahresweise Besiedlung der Fichten	121
3.18. Strukturen verschiedener Baumgruppierungen	124
3.19. Besiedelte Fichten je Phase	126
3.20. Fallenfänge je Besiedlungsphase	131
	134
3.22. Kennziffern der Brutherdphasen bei Suchradius 30 m	146
3.23. Zuweisungskriterien für Einflussstärken	151
3.24. Phasen- und Fichten-Kenndaten der Brutherde	154
	159
00 0	162
3.27. Kreuzfallenfänge je Brutherdphase	164
O O	211
0	211
4.3. Allgemeine Brutherdcharakteristika	212
A.1. Buchdruckerfänge der Monitore, Bruchberg 1996	233
	234
	235
	236
	237
	238
	239
	240
	241
	242
	243
	244
	245
· ·	246
e e e e e e e e e e e e e e e e e e e	247
<u> </u>	248
	249
11.1. Duction delicitude in Douchementoren 1770	

Abbildungsverzeichnis

2.1.	Naturräumliche Haupteinheiten im Harz	6
2.2.	Untersuchungsgebiet im Nationalpark	11
2.3.	Lage der Versuchsfläche Bruchberg-Süd	15
2.4.	PVC-Plättchen als Baumnummer	17
2.5.	Bruchberg-Süd im CIR-Luftbild	19
2.6.	Nummernfähnchen auf Luftbildausdruck	20
2.7.	Übersichtskarte der Baumstandpunkte	22
2.8.	Rasterkarte zur Baumdichte je $100 m^2 \dots \dots$	23
2.9.	Verteilung der Baumdichten, Bruchberg-Süd	24
2.10.	Große Wetterstation Bruchberg-Süd	28
2.11.	Beispieldiagramm für Windrichtungsverteilung	29
2.12.	Monitorfalle auf Freifläche	32
2.13.	Kreuzfallen an stehenden Fichten	35
2.14.	Verteilung der Kreuzfallen	36
2.15.	Kreuzfallen an Galgen entlang eines Windwurfes	37
2.16.	Einsatz eines Stammeklektors am Windwurf	40
2.17.	Emergenzfalle an stehender Fichte	43
2.18.	Bodeneklektor neben Wurzelanlauf einer Fichte	44
2.19.	Anordnung der Bodeneklektoren	46
2.20.	Farbkombination einer Besiedlungsphase	49
2.21.	Schematische Darstellung der Rückverteilung	51
	Gewichtung der Klimaparameter	53
2.23.	Gewichtung der Tageszeiten	55
2.24.	Beispielhafte Verteilung von Fangdaten	57

2.25.	Auffinden von Fichten im Suchradius	63
2.26.	Zusammenfassung von Bäumen über Suchradien	64
2.27.	Konvexe Hülle um eine Punktwolke	65
2.28.	Bildung eines Massenmittelpunktes	67
2.29.	Verlagerung eines Schwerpunktes	68
		76
		79
		83
	Relative Luftfeuchtigkeit, Bruchberg-Süd	86
	Einstrahlung, Bruchberg-Süd	89
3.6.	Windgeschwindigkeiten, Bruchberg-Süd	92
	Windrichtungsverteilung, Quitschenberg	93
		99
3.9.	Überwintererschlupf aus Emergenzfallen	101
3.10.	Verteilung der Bodeneklektorfänge	102
		103
3.12.	Monitorfänge im Jahresverlauf	106
3.13.	Rückverteilung der Monitorfänge	108
3.14.	Windrichtungen während der Flugaktivitäten	114
3.15.	Frühjahrsflugaktivitäten und Temperaturverläufe	115
3.16.	Windrichtungen während der Frühjahrsflugtage	118
3.17.	Baumabstände im Untersuchungsgebiet	120
3.18.	Besiedlungszustand Ende 1996	122
3.19.	Besiedlungszustand Ende 1997	122
3.20.	Besiedlungszustand Ende 1998	123
3.21.	Besiedlungszustand Ende 1999	123
		125
3.23.	Wetterbedingungen während der Besiedlungsphasen	128
		130
		135
		136
		138
		138
		139
		139
		140
	2.26. 2.27. 2.28. 2.29. 3.1. 3.2. 3.3. 3.4. 3.5. 3.6. 3.7. 3.8. 3.9. 3.10. 3.11. 3.12. 3.13. 3.14. 3.15. 3.16. 3.17. 3.18. 3.20. 3.21. 3.22. 3.23. 3.24. 3.25. 3.26. 3.27. 3.28. 3.29. 3.30.	2.26. Zusammenfassung von Bäumen über Suchradien 2.27. Konvexe Hülle um eine Punktwolke 2.28. Bildung eines Massenmittelpunktes 2.29. Verlagerung eines Schwerpunktes 3.1. Mittlere Lufttemperaturen, Bruchberg-Süd 3.2. Mittlere Bodentemperaturen, Bruchberg-Süd 3.3. Niederschlagssummen, Bruchberg-Süd 3.4. Relative Luftfeuchtigkeit, Bruchberg-Süd 3.5. Einstrahlung, Bruchberg-Süd 3.6. Windgeschwindigkeiten, Bruchberg-Süd 3.7. Windrichtungsverteilung, Quitschenberg 3.8. Überwintererschlupf aus Stammeklektoren 3.9. Überwintererschlupf aus Emergenzfallen 3.10. Verteilung der Bodeneklektorfänge 3.11. Einfluss des Bodeneklektorfänge 3.12. Monitorfänge im Jahresverlauf 3.13. Rückverteilung der Monitorfänge 3.14. Windrichtungen während der Flugaktivitäten 3.15. Frühjahrsflugaktivitäten und Temperaturverläufe 3.16. Windrichtungen während der Frühjahrsflugtage 3.17. Baumabstände im Untersuchungsgebiet 3.18. Besiedlungszustand Ende 1996 3.19. Besiedlungszustand Ende 1997 3.20. Besiedlungszustand Ende 1999 3.21. Besiedlungszustand Ende 1999 3.22. Baumdichte lebender Fichten nach 1999 3.23. Wetterbedingungen während der Besiedlungsphasen 3.24. Fallenfänge während der Besiedlungsphasen 3.25. Relative Anzahl an Baumgruppen je Suchradius 3.26. Zusammensetzung einer Brutherdfläche 3.27. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/1 3.29. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/2 3.30. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/3

3.32.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/5	140
3.33.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/1	141
3.34.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/2	141
3.35.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/3	142
3.36.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/4	142
3.37.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 98/1	143
3.38.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 98/2	143
3.39.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 98/3	144
3.40.	. Brutherdphasen in Besiedlungsphase 99/1	144
3.41.	. Brutherdphasen und Flugaktivitäten	149
3.42.	. Zeitliche Dynamik der Brutherde	153
3.43.	. Schwerpunktverlagerungen in den Brutherden 🦪	158
3.44.	.Richtungen der Brutherdpasen-Verlagerungen	160
3.45.	.Kreuzfallenfänge der Brutherde >grün< und >rot< :	166
3.46.	. Besiedlung und Aktivität im Brutherd	167
4.1.	0	198
4.2.	Korrelation der Original-Monitorfänge 1997	198
4.3.	O O	199
4.4.		199
4.5.		206
4.6.	Monitorfänge und Besiedlungsverlauf	208
4.7.	Besiedlungsdichte je $100 m^2 \dots \dots \dots \dots \dots$	210

Abkürzungsverzeichnis

Δ Differenz von Zeiten oder Fangzahlen

Ø Durchschnitt oder >im Mittel«

Abt. Abteilung (forstliche Bestandeseinheit)

Anz. Anzahl (gezählter Käfer)

ASCII American Standard Code for Information Interchange,

einfacher standardisierter Computer-Zeichensatz, gut

geeignet für Datenhaltung und -austausch

BBS Untersuchungsgebiet Bruchberg-Süd

BE Bodeneklektor

BH Brutherd

BHD Brusthöhendurchmesser, auch $d_{1,3}$ (in 1,3 m Höhe)

CIR Color-Infrarotfilm (im Luftbildwesen)

EF Emergenzfalle

Entw. Entwickelte Larven (in Brutbildern)

FM Volumenangabe für Holz in ›Festmeter‹

gew Gewichtete Faktoren des Rückverteilungsmodells

Abkürzungsverzeichnis

GPS Global Positioning System

Inst. Installationstermin einer Falle

Ips t. Ips typographus (L.) (Buchdrucker)

LT Lufttemperatur

MESZ Mitteleuropäische Sommerzeit

MEZ Mitteleuropäische (Winter-)zeit

Mon. Monitor (pheromonbeköderte Schlitzfalle)

NN Nächster Nachbar

NS Niederschläge

Pit. ch. Pityogenes chalcographus (L.) (Kupferstecher)

SE Stammeklektor

SQL Structured Query Language, Programmiersprache zum

Erstellen und Manipulieren relationaler Datenbanken.

ST Globalstrahlung

Temp. Temperatur in $^{\circ}C$

WG Windgeschwindigkeit

Danksagung

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. Werner Sanders, möchte ich sehr herzlich danken für die Bereitstellung des Themas, die angenehme fachliche und menschliche Zusammenarbeit, die anregenden Diskussionen sowie die mir gewährte großzügige Handlungsfreiheit bei der Bewältigung des Themas. Unserem Institutsleiter, Herrn Prof. Dr. Jörg Lunderstädt, danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und der institutseigenen Werkstatt.

Mit Norbert Menke habe ich immer wieder spannende ökologische und zoologische Diskussionen führen können. Er hat besonders viel Mühe und Sorgfalt bei der Korrekturlesung walten lassen und mit seinen konstruktiven Anmerkungen erheblich zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen. Dafür sei ihm herzlich gedankt.

In den ersten Jahren hat mir Michaela Pape und später Martina Kosmalla endlose Käferzählungen und -bestimmungen überhaupt erst ermöglicht. Beide wurden oft unterstützt durch Kerstin Sauerland, Angela Reipert, Julia Jeep und Kira Duntemann. Dr. Michael Groß hat eine illustrierte Arbeitsanweisung zur Geschlechtsbestimmung geschaffen. Zum Fang der Käfer wurden in der institutseigenen Werkstatt hunderte von Fallen von Herrn Albrecht zusammen mit Reinhard Dankwort und Stefan Rath, später auch mit Jörg Berger gebaut. Allen Institutsmitgliedern für ihre gute Arbeit vielen Dank.

Die Diplomanden Andreas Prenzel und Knut Sübert untersuchten Randgebiete meines Themenkomplexes und erbrachten damit wertvolle Hinweise auf ökologische und populationsbedingte Zusammenhänge. Für die gute Zusammenarbeit sei ihnen sehr gedankt.

Für die Bereitstellung des Untersuchungsgebiets auf dem Bruchberg im Nationalpark Harz danke ich Frau BOR Hullen, zuständig für den Bereich Forschung und Naturschutz, sowie der Nationalparkleitung, namentlich Herrn FD Dr. Barth, Herrn FOR Hennecke und Herrn FOR Hooge. Herr FOI Ludwig von der Funktionsstelle Waldschutz der Nationalparkverwaltung war unser Ansprechpartner für viele

Borkenkäferprobleme. Insbesondere danken möchte ich Herrn FOI Ohmes für seinen mehrjährigen Einsatz zum Erhalt "unserer" Fläche als Versuchsfläche in Zeiten großer betrieblicher Nöte mit dem Borkenkäfer. Informationen über Käferaktivitäten außerhalb des Untersuchungsgebiets wurden uns durch die Nationalparkforstbeamten Herren Reimers, Richter, Schulze und Weinert zuteil.

Die Abteilung Waldschutz der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, dort insbesondere die Herren Dr. Hans Niemeyer und Georg Watzek, waren wiederholt zur Erörterung forstschutzrelevanter Probleme bereit und ergänzten mein Wissen über den Einsatz von Pheromonen zu Monitoringzwecken. Jörg Ackermann, ebenfalls dort tätig, danke ich für die wiederholte Bereitstellung von CIR-Luftbildern des Gradationsgebietes.

Herrn Dr. Ulrich Weihofen vom Institut für Numerische und Angewandte Mathematik bin ich sehr verbunden. Er ermöglichte es mir, von den detaillierten Daten seiner an vielen Orten im Oberharz betriebenen, automatisch aufzeichnenden Wetterstationen zu profitieren. Ohne diese Daten hätte das Aktivitätsmodell nicht entwickelt werden können.

Ohne zeitraubende Literaturarbeiten können umfangreichere Themen nicht bearbeitet werden. Frau Kollmeyer und Herrn Spang von der Fakultätsbibliothek hatten viel Geduld mit mir und konnten fast jeden Bücherwunsch erfüllen.

Vielen Dank an die freie Programmierergemeinde für die Bereitstellung hochwertiger »OpenSource-Software« vom Betriebssystem über das Datenbankmanagement bis hin zur Statistiksoftware.

Zuletzt und vor allem möchte ich meiner Freundin Ulrike danken, die großes Verständnis für die langwierigen Freilandversuche und Auswertungstätigkeiten zeigte und über Jahre mit meiner eingeschränkten Freizeit zurechtkommen musste. Mit ihren Korrekturvorschlägen trug sie außerdem erheblich zur Verständlichkeit der Niederschrift bei. Ohne ihre Geduld und ihr Verständnis wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

KAPITEL 1

Einleitung

»Nie war Natur und ihr lebendiges Fließen Auf Tag und Nacht und Stunden angewiesen. Sie bildet regelnd jegliche Gestalt, Und selbst im Großen ist es nicht Gewalt.« Goethe, Faust II

Fichtenwälder haben ihr natürliches Verbreitungsgebiet in Mitteleuropa im Wesentlichen oberhalb von $700\,m$ ü. NN (ELLENBERG 1986; HARTMANN & JAHN 1967). Mit zunehmender Höhe verlieren sich Mischungsanteile anderer Baumarten. In diesen Höhenlagen herrschen raue Witterungsbedingungen vor. Exogen eStörungen kerscheinungen. Es- und Schneebruch sind häufig auftretende Begleiterscheinungen. Basenarme Gesteine und die anfallende Nadelstreu vermindern die Umsetzungsrate des Bodens. Die Folge sind längere Zerfallsphasen und verzögert anlaufende Naturverjüngung. Zahlreiche Verlichtungen ermöglichen die zeitweise Präsenz von Eberesche, Birke, Aspe und Erle. Ihre Laubstreu beschleunigt die Streuzersetzung und sorgt so durch verstärkte Mineralisierung

für notwendige Bodenverbesserungen. Gleichzeitig kann die langsamere Fichtennaturverjüngung bereits Fuß fassen.

Die Fichte (*Picea abies* KARST.) und der Buchdrucker (*Ips typographus* (L.)) leben seit sehr langer Zeit in Koevolution. In den Lebensgemeinschaften natürlicher Fichtenwälder haben sich beide in enger Wechselbeziehung einander angepasst.

Auch wenn der Buchdrucker die meiste Zeit latent und unbemerkt im Fichtenwald überdauert (SCHWERDTFEGER 1981: POST-NER 1974), so tritt er doch in unregelmäßigen Abständen immer wieder deutlich sichtbar in Erscheinung. Meist macht er sich zunächst frische Windwürfe zunutze, um seine Population zu vergrößern (SCHRÖTER ET AL. 1998). Das hohe Wachstumspotenzial seiner Art führt schnell zu einer Gradation, für die der Brutraum der Windwürfe bald nicht mehr ausreicht. Durch die nun einsetzende Besiedlung stehender, meist geschwächter Fichten entstehen unterschiedlich große Brutherde; der Käfer wird zur endogenen S t ö r u n g. Die anfänglich durch Windwurf verursachten strukturellen Veränderungen des Fichtenbestandes werden nun durch den Buchdrucker fortgeführt. Dabei entstehen Waldbilder, die ökologische Fehldeutungen begünstigen (SANDERS 1997). Oft bereits noch im selben Jahr, spätestens aber nach wenigen Jahren kommt die Massenvermehrung wieder zum Erliegen (BERRYMAN 1987). Sie hinterläßt umstrukturierte Bereiche, in denen Sukzession einsetzt und die Eigendynamik der Prozesse verstärkt wird.

Der Buchdrucker gilt als der aggressivste europäische Waldbewohner. Immer wieder verursacht er durch die Besiedlung stehender Fichten hohe Ausfälle in bewirtschafteten Wäldern (SCHWERDT-FEGER 1981; MERKER 1950). In seinem angestammten Lebensraum ist er jedoch kein 'Schädling«, sondern systemerhaltendes Mitglied der Lebensgemeinschaft, dessen ökologische Bedeutung u. a. in der Einleitung der Verjüngung zu sehen ist (SCHOPF & KÖHLER 1995). Schon seit Generationen werden Fangmethoden erforscht und weiterentwickelt (SCHWENKE 1996; WESLIEN 1992a; VAUPEL & DUBBEL 1985) und Techniken beschrieben, dem Käfer seine Brutmöglichkeiten zu entziehen (JOHANN 1984; ZWÖLFER 1946). Seit die erste Identifizierung und Synthese eines artspezifischen Populationslockstof-

fes für Borkenkäfer gelang (SILVERSTEIN ET AL. 1966), steht die Sekundäranlockung im Zentrum der Borkenkäferforschung (z. B. BABUDER ET AL. 1996; BAKKE 1970). Kaum eine Arbeit befasst sich mit den vom Buchdrucker geschaffenen Strukturveränderungen (NIEMEYER ET AL. 1995; FURUTA 1989; WOLLENHEIT 1987; BAKKE ET AL. 1977; MERKER 1955) und ihrer ökologischen Bedeutung für die betroffenen Wälder (SANDERS 1997; OTTO 1994; LOHBERGER 1993).

Zahlreiche unbeantwortete Fragen in der Lebensgemeinschaft von Fichte und Buchdrucker bedürfen dringend einer Klärung. Von besonderer Bedeutung für die anstehende ökologische und wirtschaftliche Neubewertung des Buchdruckers sind zum Beispiel folgende Fragestellungen:

- Ist der Buchdrucker für das dauerhafte Bestehen hochmontaner Fichtenwaldgesellschaften ein notwendiger Systembestandteil?
- Lässt sich hinter der Besiedlung von Fichtenwäldern eine ökologische (Lebensraum-)Strategie des Buchdruckers finden?
- Stehen die jüngst auftretenden Massenvermehrungen zunehmend in Zusammenhang mit anthropogener (bzw. ökosystemfremder) Beeinflussung der Wälder?
- Ist eine Massenvermehrung des Buchdruckers prinzipiell vorhersagbar? Wenn ja, in welchem Rahmen?

Ökosysteme sind experimentell nur sehr schwer zu manipulieren. Deswegen sind natürliche Versuchssituationen für die moderne Ökologie so wichtig (PIANKA 1988, S. 364). In den Hochlagen des Nationalpark Harz wurde ein Untersuchungsgebiet zur Verfügung gestellt, in dem keine wirtschaftlichen Maßnahmen mehr durchgeführt werden. Insbesondere die Bedeutung dieser Fläche als forstschutzfreie, relativ naturnahe Fichtenwaldregion ist hervorzuheben. Nur in diesem angestammten Lebensraum von Fichte und Buchdrucker können kausale Abhängigkeiten, Gesetzmäßigkeiten

und Prozesse zwischen der Besiedlung der Fichten und den resultierenden Bestandesveränderungen aufgedeckt werden. Zu diesem Zweck müssen der Charakter sowie die Quantifikation, Dauer und Geschwindigkeit der Entstehung und Entwicklung von Brutherden ermittelt werden.

Die vorliegende Arbeit untersucht die Brutherdentwicklung des Buchdruckers unter epidemischen Bedingungen in einer natürlichen Fichtenwaldregion, in der der Lebenszyklus der Käfer nicht durch forstliche Maßnahmen beeinträchtigt wird. Es werden Methoden vorgestellt, mit denen erstmals in der Beziehung Fichte-Buchdrucker die Muster auftreten der Brutherde als raumzeitliche, dynamische Strukturen auf individueller Ebene untersucht und das Brutgeschehen einer Kausalanalyse zugänglich gemacht werden können.

Durch Vergleich der auftretenden Brutherddynamiken sollen Gemeinsamkeiten und Besonderheiten der einzelnen Brutherde herausgestellt werden. Die Gegenüberstellung zeitgleich registrierter Fallenfänge innerhalb und außerhalb der Bestände ermöglicht Rückschlüsse auf Zusammenhänge zwischen den Aktivitäten des Buchdruckers und strukturellen Bestandesveränderungen. So sollen weitere verläßliche Kenntnisse über die Wechselbeziehungen von Fichte und Buchdrucker und über die Dynamik natürlicher Fichtenwaldstrukturen zum Fortschritt der fachlichen Diskussion beitragen.

Im Kontext dieser Arbeit bezieht sich der Begriff >Struktur < auf alle raumbezogenen und zeitlichen Eigenschaften des untersuchten Fichtenbestandes. Über qualitative und quantitative Strukturmerkmale werden die im Rahmen der Fragestellung wichtigsten Bestandeseigenschaften beschrieben. In diesem Zusammenhang wird der Begriff der Dynamik für die Fichte als >Dynamik der Strukturveränderungen < verwendet.

Einige der Abbildungen enthalten zusätzliche Informationen, die nicht schon bei ihrer Einführung, sondern erst zu einem späteren Zeitpunkt verwendet werden.

KAPITEL 2

Material und Methoden

»Two roads diverged in a wood and I I took the one less travelled bye And that has made all the difference...« Robert Frost

2.1. Das Untersuchungsgebiet

Der Harz ist das höchste norddeutsche Mittelgebirge. Er umfasst eine Fläche von rund $250.000\,ha$ und berührt drei Bundesländer. Zum größten Teil liegt er in Sachsen-Anhalt, zu geringen Teilen in Thüringen. Der niedersächsische Anteil beträgt mit rund $94.100\,ha$ knapp $38\,\%$ der Gesamtfläche. Die in Abbildung 2.1 rechts oben eingeblendete Deutschlandkarte gibt die Lage des Harzgebirges in Dunkelgrau wieder.

G e o l o g i s c h stellt der Harz eine gekippte Pultscholle dar, die bei einer Ausdehnung von $90 \times 30 \, km$ mit von West-Nordwest nach Ost-Südost geneigter Längsachse verläuft (MELF 1992, S. 3).

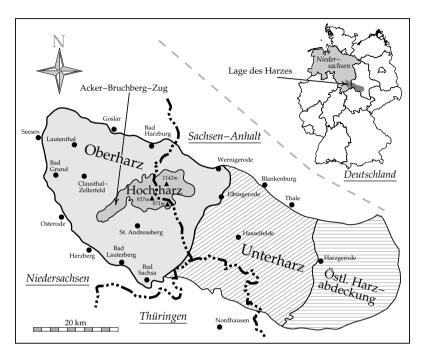


Abb. 2.1: Naturräumliche Haupteinheiten im Harz

Der Nord- und Nordwestrand des Gebirges steigen besonders steil aus dem etwa 200–300 m hohen Harzvorland auf. Zum Osten werden die Erhebungen zunehmend flacher und gehen allmählich in das Deckgebirge über. Die höchste Erhebung ist der in Sachsen-Anhalt gelegene Brocken mit 1.142 m.

Aufgrund seiner geologischen, klimatischen, biologischen und kulturellen Eigenarten unterscheidet sich der Harz deutlich von seinem Umland (VON DRACHENFELS 1990, S. 6). Er wird daher als eigene Naturräumliche Region getrennt vom Weser- und Leinebergland betrachtet.

Insgesamt wird der Harz in vier Naturräumliche Haupteinheiten gegliedert: den Hochharz, den Oberharz, den Unterharz und

die Östliche Harzabdeckung (Abbildung 2.1, Hauptskizze). Die vorliegende Arbeit geht nur auf die Haupteinheiten des niedersächsischen Harzes (Westharz) ein.

Der Westharz besteht im Wesentlichen aus zwei Naturräumlichen Haupteinheiten (HÖVERMANN 1963; SPÖNEMANN 1970): Zum Oberharz zählen die große Hochfläche um Clausthal-Zellerfeld sowie zahlreiche Bergrücken und kleinere Plateaus. Die Höhen erreichen 500 bis 700 m ü. NN, maximal 800 m ü. NN und werden durch tiefe Täler voneinander getrennt. Die wesentlich kleinere Fläche des Hochharzes liegt im Zentrum des Oberharzes und umfasst mit dem von Südwest nach Nordost verlaufenden Acker-Bruchberg-Zug die höchsten Erhebungen Niedersachsens, den Wurmberg (971 m), den Bruchberg (927 m), die Achtermannshöhe (926 m) sowie das Torfhausplateau. Das östlich (in Sachsen-Anhalt) gelegene Brockenmassiv gehört ebenfalls zum Hochharz.

Die den Harz aufbauenden Gesteine entstanden im Paläozoikum, als das Gebiet unterhalb des Meeresspiegels lag. Die maritimen Ablagerungen bildeten zahlreiche Sedimentgesteine. An der Wende vom Unter- zum Oberkarbon faltete sich quer durch Europa ein riesiges Gebirge auf. Der Harz stellt ein Teilstück dieses variskischen Gebirges dar (MOHR 1998; JENSEN 1987). Nach komplexen Gesteinsbildungen, Abtragungen und erneuten Ablagerungen kam es im Tertiär und Pleistozän zur Herausformung des heutigen Reliefs. Den geologischen Aufbau des Oberharzes prägen vorwiegend Schiefer, Grauwacken und stellenweise magmatische Gesteine. Im Hochharz wird der Bereich des Acker-Bruchberg-Rückens von harten Quarziten und das Brockenmassiv von Graniten gebildet.

Der Harz befindet sich im Übergangsbereich vom subatlantischen zum subkontinentalen Klim a. Der Westharz weist jedoch aufgrund seiner nordwestlichen Exposition eher ein atlantisch geprägtes Gebirgsklima auf. Kennzeichnend sind sehr hohe Niederschläge, hohe Luftfeuchtigkeit, viele Nebel- und nur wenige Sonnentage (OTTO 1991, S. 374). Außerdem treten, verglichen mit anderen deutschen Mittelgebirgen, lange und schneereiche Winter und durchschnittlich geringere Temperaturen auf (SCHWIETERT 1989).

Während die Jahres-Mitteltemperatur von Bad Harzburg, am Harzrand auf $260 \, m$ ü. NN, noch bei $8.9 \, ^{\circ} C$ liegt, sinkt sie auf dem Brocken auf $2.8 \, ^{\circ} C$. Am Brocken hat Schnee einen Anteil von $30 \, ^{\circ} C$ am Gesamtniederschlag von rd. $1.600 \, mm$, am Harzrand (Goslar) dagegen nur $15 \, ^{\circ} C$ von $900 \, mm$. In Lagen oberhalb $600 \, m$ ü. NN, insbesondere im Bereich des Acker-Bruchberg-Zuges, kommt es häufig zu Eisbruchschäden an den Bäumen. Der Harz ist ein bedeutendes Wasserüberschussgebiet. Dadurch wird die Entstehung weiter Moorlandschaften begünstigt. Moore finden sich im Harz vor allem oberhalb von $700 \, m$ ü. NN auf niedersächsischem Gebiet.

Höhenstufung, Exposition und Relief führen zu teilweise erheblichen Unterschieden im Lokalklima. Die Südhänge sind allgemein trockener und wärmer als die Nordhänge, Luvlagen der Berge niederschlagsreicher als Leelagen.

Nach ihren klimatischen Unterschieden werden die Höhenlagen des Westharzes in vier klimabe dingte Höhenstu-fen eingeteilt (u. a. Schwietert 1989): Die kolline Stufe wird meist vom Harzrand bis in Höhen von 250–350 m ü. NN angegeben. Die submontane Stufe umfasst die unteren Lagen des Oberharzes mit Höhen zwischen 250–350 und 400–500 m ü. NN. Es folgt die montane Stufe mit Lagen zwischen 400–500 und 700–800 m ü. NN. Den Abschluss der Höhenstufung bildet die hochmontane Stufe mit den höchsten Lagen oberhalb von 700–800 m ü. NN. Schwietert gliedert noch eine obermontane Stufe zwischen 650–750 und 750–850 m ü. NN ein, der andere Autoren für den Harz nicht folgen (z. B. Haeupler 1970).

Die Lagen der oberen montanen und der hochmontanen Stufe werden in Niedersachsen nur im Harz, nicht aber in anderen Mittelgebirgen erreicht.

Die bodenbildenden H a u p t s u b s t r a t g r u p p e n im Westharz werden von basenarmen Silikatgesteinen (z. B. Grauwacken und Schiefer) mit 77 % Anteil angeführt. Basenreiche Silikatgesteine (u. a. Gabbro, Diabas und kalkhaltige Grauwacken) folgen mit 11 %, dann Moore mit 5 % Anteil. Die restlichen 7 % teilen sich Kalkgesteine, Kolluvionen, Alluvionen, Lösslehme sowie ärmste Substrate und Tongesteine (OTTO 1991, S. 380).

Die letztgenannten Substratgruppen aus Kalkgesteinen und Lössen stellen in der *kollinen Stufe* etwa 25 % des bodenbildenden Materials. Daraus entwickeln sich häufig reichere Kalk-Lössmischlehme sowie ziemlich gut versorgte Lösse. Insgesamt überwiegen in dieser Höhenstufe jedoch mittel bis gut versorgte schluffig-lehmige Böden aus basenarmen Silikatgesteinen. Der Anteil basenarmer Silikatgesteine erreicht in der *submontanen Stufe* 75 %. Auch hier bilden sich mittlere oder ziemlich gut nährstoffversorgte schluffig-lehmige Böden. Die basenarmen Silikatgesteine haben ihre größte Verbreitung mit 82 % innerhalb der *montanen Stufe*, wo sie hauptsächlich schluffig-lehmige Böden mittleren Nährstoffgehaltes bilden.

Der die hochmontane Stufe prägende Acker-Bruchberg-Zug und dessen Verlängerung nach Osten bis zur Ecker (inkl. Torfhausplateau) ist durch Podsol-Braunerden und Podsole mäßig trockener bis frischer, steiniger und sandig-lehmiger Provenienz gekennzeichnet. Im hochmontanen Bereich herrschen feuchte bis nasse, oft stark staunasse, steinige, lehmige Schluff- und schluffige Lehmböden vor. Sie zeigen oft bereits deutliche Pseudo- und Stagnogleydynamik. An sehr nassen Stellen tragen sie Torfdecken mit Übergängen zu Moor-Stagnogleyen und Hochmooren (OTTO 1991, S. 383ff). Bergland-Moore sind an der Fläche der obermontanen Stufe zu etwa einem Viertel, an der Fläche der hochmontanen Stufe sogar zu etwa einem Drittel vertreten. Dabei dominieren mit 80 % die nährstoffärmeren Formationen.

Rund 73.400 ha (78%) des niedersächsischen Harzes sind bewaldet. Große Teile der Bestockung entsprechen nicht der potentiell natürlichen Vegetation (BFN 1997, S. 190). Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts war die Forstwirtschaft des Harzes vom Bergbau bestimmt. Nach dem 2. Weltkrieg erzwangen starke Reparationshiebe großflächige Wiederaufforstungen. Die meisten obermontanen Fichten-Buchenwälder wurden dabei durch reine Fichtenbestände aus oftmals standortsfremden Herkünften ersetzt. Auch die autochthonen Fichten der hochmontanen Stufe mussten weitgehend der Fichtenwirtschaft der Bergbauzeit weichen.

HARTMANN (1974) beschreibt innerhalb der klimabedingten Höhenstufung des Harzes die wichtigsten potentiell natürlichen Wald-

gesellschaften. Hier sollen nur die Gesellschaften der obermontanen sowie der hochmontanen Höhenstufe charakterisiert werden.

Während in den darunter befindlichen Höhenstufen verschiedene Assoziationen von Buchenwäldern als natürliche potentielle Waldgesellschaften vorherrschen, würden in der *obermontanen Stufe* (650–750 und 750–850 m ü. NN) die Buchen-Fichtenwälder (*Fago-Piceetum*) dominieren, da mit zunehmender Seehöhe und Staufeuchte des Bodens die Konkurrenzkraft der Fichte wächst. Diese Waldgesellschaften finden sich jedoch meist nur noch vereinzelt auf gut durchlüfteten Böden an sonnseitigen Hängen und in geschützten Tälern, da sie in der Vergangenheit weitgehend in reine Fichtenbestände umgewandelt wurden (HARTMANN 1974, S. 33).

In der hochmontanen Stufe (oberhalb 700–800 m ü. NN) ist die Fichte auf nahezu allen Standorten die potentiell natürliche und tatsächlich vorhandene Hauptbaumart. Hier deckt sich das ursprüngliche und das aktuelle Verbreitungsgebiet (STÖCKER 1997, S. 32). Vor allem im unteren Bereich der Stufe herrschen Woll-Reitgras-Fichtenwälder (Calamagrostio villosae-Piceetum) vor. Während deren tvpische Subassoziation und deren Heidelbeerausbildung (Vaccinium myrtillus) meist auf Podsolen, Pseudogleyen, oligotrophen Braunerden sowie auf hängigen Fließerden stocken, findet sich der Fichtenwald mit Sauerklee-Ausprägung (Oxalis acetosella) eher auf etwas frischeren Standorten. Mit zunehmender Pseudovergleyung des Bodens bis hin zum oligotrophen Moor-Gley wechseln die Subassoziationen in höhere Anteile an Pfeifengras (Molinia caerulea) und Torfmoose (Sphagnum nemoreum, russowii, fallax u.a.). Auf den Klippen und Blockhalden der hochmontanen Lagen treten selten Karpaten-Blockhaldenfichtenwälder (Betulo carpaticae-Piceetum) mit den Nebenbaumarten Karpaten-Birke (Betula carpatica) und Eberesche (Sorbus aucuparia) auf (VON DRACHENFELS 1990, S. 25).

In den nassen bzw. feuchten Bereichen der Hochlagen finden sich Fichtenbestände, die auf ehemals baumfreien, teilentwässerten Moorböden stocken (*Piceo-Vaccinietum-uliginosi* u. a.). Stärker vernässte Bereiche der Hochlagen sind häufig waldfrei und von Hochund Übergangsmooren besetzt. JENSEN (1987, 1990, 1961) beschreibt die Harzer Moore ausführlicher.

2.1.1. Der Nationalpark Harz

Der Nationalpark Harz wurde am 1. Januar 1994 gegründet und hat eine Größe von ca. 15.800 ha, was 17 % der Gesamtfläche des niedersächsischen Harzes entspricht. Er erstreckt sich in Form zweier sich ergänzender Transekte (Abbildung 2.2, Hauptskizze) vom Südwestrand des Harzes bei Herzberg (250 m ü. NN) sowie etwa vom Südrand bei Bad Lauterberg (400 m ü. NN) über die Hochlagen (Acker-Bruchberg-Zug bis etwa 930 m ü. NN) bis zum ›Nordabfall‹ des Harzes bei Bad Harzburg (260 m ü. NN) (BFN 1997, S. 190).

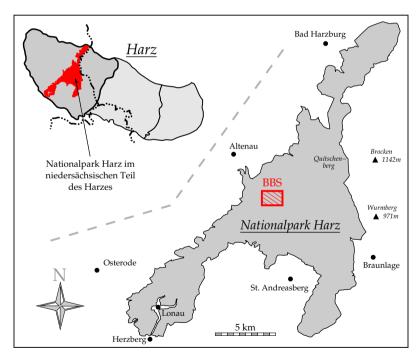


Abb. 2.2: Lage des Untersuchungsgebiets Bruchberg-Süd (BBS) im Nationalpark Harz

Seine Lage innerhalb des Westharzes kann aus der Nebenskizze entnommen werden (Abbildung 2.2, links oben). Auf niedersächsischer Seite ist der Nationalpark bis auf wenige Siedlungslagen von Wäldern umgeben, die zum Naturpark Harz gehören und als Landschaftsschutzgebiete eingestuft sind. Auf östlicher Seite grenzen ebenfalls Waldgebiete an, vor allem ist hier der Nationalpark Hochharz zu nennen.

Der Nationalpark Harz repräsentiert mit seiner Form und Lage alle Höhenstufen, Expositionen und die wichtigsten charakteristischen Lebensräume des niedersächsischen Harzes. Er ist mit 14.770 ha zu etwa 93 % bewaldet. Moore stellen etwa 2 % der Fläche, Freiflächen etwa 1,5 % und Verkehrs- und Siedlungsflächen nochmals 2–3 % (NATIONALPARK HARZ 1999a, S. 7).

Die Wälder des Nationalparks wurden bestandesweise nach Naturnähe und beabsichtigter, unterschiedlich intensiver Waldbehandlung in die Naturbereiche Zone Ia (4.718 ha) und Zone Ib (2.263 ha) sowie in den Waldumbaubereich Zone II (7.788 ha) eingeteilt (NATIONALPARK HARZ 1999a, S. 25ff).

Dieses Zonierungskonzept sieht einen Maßnahmenkatalog vor, der über die Zonen Ia, Ib bis II zunehmend in die vorhandenen Strukturen eingreift:

Während im Naturbereich Zone Ia alle Waldbestände sich selbst überlassen bleiben sollen, kommen im Naturbereich Zone Ib kurzfristige Erstinstandsetzungsmaßnahmen« zum Einsatz. Darunter fallen Laubbauminitialpflanzungen, die Anlage von Kleingattern, Förderung von Laubbäumen, Strukturverbesserungen in der Berg-Fichtenwaldstufe, Pflanzung autochthoner Fichten, Zurückdrängen von Fichtennaturverjüngung in der Bergmischwald- und Buchenwaldstufe sowie an Fließgewässern. Das in den Flächen anfallende Holz soll nicht genutzt werden.

Im Waldumbaubereich Zone II sind über einen längeren Zeitraum Entwicklungsund Waldumbaumaßnahmen vorgesehen, um einen Naturnähezustand zu erreichen, von dem aus die Waldbestände der natürlichen Entwicklung überlassen werden können. Zu den Maßnahmen zählen Konkurrenzregulierung zur Förderung von Laubbäumen, Strukturverbesserungen in strukturarmen Fichtenreinbeständen, Walderneuerung durch Pflanzung von Laubbäumen, Fließgewässerentwicklung und Waldrandbelebung. Das anfallende Holz kann generell genutzt werden.

In Zone Ia wurden forstschutzfreie Zonen ausgeschieden, in denen jegliche Eingriffe unterbleiben sollen, auch Maßnahmen gegen Borkenkäfer. Betroffen sind große Bereiche des Acker-BruchbergZuges bis hinunter an den Oderteich sowie westlich des Brockens der zentrale Bereich des Quitschenberges. Die Fläche dieser Zonen betrug 1999 insgesamt 975,3 ha, das entspricht 6,2 % der Nationalparkfläche. Knapp 73 % der forstschutzfreien Zonen (709,9 ha) werden zu den über 80-jährigen Fichtenbeständen gezählt (NATIONALPARK HARZ 1999c, S. 11). Allerdings finden sich in diesen Flächen ebenfalls die Hoch- und Übergangsmoore, so dass die bestockte, forstschutzfreie Zone deutlich kleiner ausfällt.

Im Januar und Februar 1990 stürmten vor allem in Süddeutschland die als ›Vivian‹ und ›Wiebke‹ bekannt gewordenen Tiefdruckgebiete in orkanartiger Stärke. Ihre Ausläufer erreichten auch den Harz. Auf dem Quitschenberg fielen auf 63 ha knapp 700 Fichten den Stürmen zum Opfer. Die Bestände waren zwischen 128 und 140 Jahre alt (NIEMEYER ET AL. 1995).

Im Hinblick auf die anstehende Ausweisung zum Nationalpark Harz entschied sich die Forstverwaltung 1991, in diesem zukünftigen Kernbereich keine Forstschutzmaßnahmen mehr einzuleiten. Die vom Sturm betroffene Fläche und einige Randbereiche wurden zum etwa 100 ha großen >Forstschutzfreien Gebiet Quitschenberg</br>
erklärt, in welchem die natürliche und vom Menschen ungestörte Entwicklung einer Borkenkäfergradation beobachtet werden sollte (NIEMEYER ET AL. 1995).

Nach den Windwürfen durch die Orkane setzte wie erwartet eine Massenvermehrung von *Ips typographus* (L.) (Buchdrucker) und weiterer Borkenkäferarten wie *Pityogenes chalcographus* (L.) (Kupferstecher) und *Polygraphus polygraphus* (L.) (Doppeläugiger Fichtenbastkäfer) ein. Sie weitete sich auf mehrere Bereiche des Oberharzes aus. Der Hochharz entwickelte sich wegen des Verzichts auf Forstschutzmaßnahmen schnell zu einem wertvollen Untersuchungsgebiet für Borkenkäferbeobachtungen. Seit dem Frühjahr 1992 wurden vom Göttinger Institut für Forstzoologie und Waldschutz zahlreiche Beobachtungen festgehalten sowie Versuche zur Windwurfbesiedlung, Brutherdbildung und -ausweitung durchgeführt.

2.1.2. Die Versuchsfläche > Bruchberg-Süd < (BBS)

Die Entstehung und Entwicklung von Brutherden den kann nur im Freiland untersucht werden. Daher wurde 1995 außerhalb aktuell vom Buchdrucker besiedelter Bereiche nach einer geeigneten Versuchsfläche gesucht. Diese musste vorab mehreren Kriterien genügen: Um möglichst arttypische Verhaltensweisen zu beobachten, sollte sich die Fläche innerhalb des natürlichen Lebensraums des Buchdruckers und seines Wirts, der Fichte, befinden. Die Fläche musste groß genug sein, um sowohl verschiedene zeitgleiche Brutherde als auch ihre Veränderungen über mehrere Jahre zu beherbergen. Außerdem sollten unterschiedliche Strukturen in einzelnen Bestandesabschnitten vorliegen, um mögliche Präferenzen des Käfers bei der Baumwahl untersuchen zu können. Nicht zuletzt durften auf dieser Fläche keine Forstschutzmaßnahmen durchgeführt werden, um die Entwicklung der Brutherde nicht zu beeinflussen.

Da die Borkenkäfergradation in vielen Bereichen des Hochharzes 1995 nicht beendet schien, jedoch die Entstehung von Brutherden in aktuell unbesiedelten und bisher weitgehend vom Buchdrucker verschonten Bereichen beobachtet werden sollte, wurde eine geeignet erscheinende Fläche im Bereich des Bruchberges ausgewählt.

Der Bruchberg erstreckt sich in Höhen von 770 bis 927 m ü. NN. Bis 840 m Höhe sind >Wollreitgras-Fichtenwälder ($Piceetum\ hercynicum\ calamagrostidetosum$) verbreitet. Darüber schließen sich >Moor-Fichtenwälder ($Piceetum\ hercynicum\ sphagnetosum$) an, bevor ab etwa 900 m waldfreie >Hoch- und Übergangsmoore auftreten. Alle Moorflächen sind heute größtenteils mit Fichte bestockt. Der Anteil der Baumart Fichte im Bereich der potentiell natürlichen Fichtenwälder beträgt mehr als 90 %. Daher wurden diese Wälder als $sehr\ naturnah\ eingestuft\ (MELF\ 1992, Karte\ 17)$.

Die sogenannte ›forstschutzfreie Zone ‹ des Bruchberges erstreckt sich mit 314,6 ha über die Revierförsterei Acker und mit 438,6 ha über die Revierförsterei Bruchberg auf insgesamt 753,2 ha. Davon

sind 545,3 ha (257,5 ha und 287,8 ha) mit über 80 jährigen Fichten bestockt (NATIONALPARK HARZ 1999c).

Der für die Untersuchungen gewählte Abschnitt des Bruchbergs weist als Südsüdost-Hang Neigungen von 10 bis 25 % auf. Er umfasst die mittleren Lagen von 805 bis 870 m ü. NN der Abteilungen 314 bis 316, jeweils oberhalb des *Clausthaler Flutgrabens* beginnend (rote Umrandung um ›BBS‹ in Abbildung 2.3). Der äußere westliche Bereich von Abteilung 313 sowie die Nordostecke von Abteilung 336 zählen ebenfalls dazu. Insgesamt beträgt die Fläche etwa 20 ha. Sie wird im Folgenden als >Bruchberg-Süd < (BBS) bezeichnet.

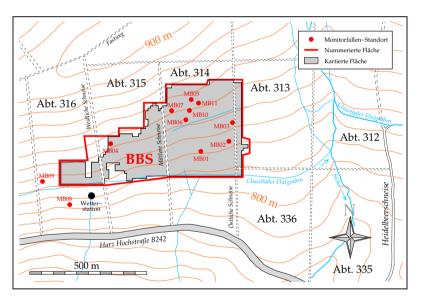


Abb. 2.3: Lage der Versuchsfläche Bruchberg-Süd (BBS) (Einige dargestellte Details zum Untersuchungsgebiet werden erst in späteren Abschnitten erläutert)

Oberhalb der Versuchsfläche schließt sich das ›Bruchbergmoor‹ und östlich der ›Sieberbruch‹ an. Im Westen liegt das ›Stieglitzmoor‹

(JENSEN 1990, S. 7ff). Das Gebiet ist durch Waldvegetation geprägt und überwiegend mit Wollreitgras-Fichtenwald besiedelt. Nur wenige kleine Einsprengungen von Moorfichtenwald in 840 bis 860 m unterbrechen diesen Vegetationstyp. Direkt nordwestlich oberhalb der Versuchsfläche findet sich ein kleiner Niedermoor-Stufenkomplex mit Molinia caerulea (JENSEN 1990, Karte 6). Die Versuchsfläche liegt im Naturschutzgebiet ›Oberharz‹ und gehört damit vollständig in den forstschutzfreien Bereich der Revierförsterei ›Acker‹. Nach Süden wird sie begrenzt durch den ›Clausthaler Flutgraben‹ und ist von West nach Ost durch drei Schneisen unterteilt (Abbildung 2.3).

Bis 1993 waren im gesamten Bereich des Südhanges teilweise starke Borkenkäferaktivitäten beobachtet worden. Zahlreiche besiedelte Fichten wurden bis 1994 gefällt und aufgearbeitet. Durch diese und vorhergehende Forstschutzmaßnahmen, aber auch wegen zum Teil stark vernässter Bereiche und gelegentlicher Windwürfe werden in den Abteilungen 313 bis 316 sehr unterschiedliche Bestandesstrukturen angetroffen. Untersuchungen wurden im Bereich Bruchberg-Süd von 1996 bis 1999 durchgeführt.

2.2. Nummerierung und Kartierung der Fichten

2.2.1. Kennzeichnung durch Baumnummern

Für die Versuchsdurchführung war es notwendig, Baumindividuen zu kennzeichnen und zu beschreiben. Durch die Anbringung fester Nummern konnte jeder Baum zweifelsfrei identifiziert werden. Dazu wurden kleine PVC-Kunststoffplättchen (>STE-Nummerier-Haftscheiben<, Fa. Flügel, Osterode am Harz) mit aufgedruckten vierstelligen Nummern mittels verzinkter, breitköpfiger Dachpappnägel in die Fichtenborke eingeschlagen (Abbildung 2.4). Die Fichten zeigten auf diesen Eingriff keine sichtbare Wundreaktion.



Abb. 2.4: PVC-Plättchen als Baumnummer

Auf der Versuchsfläche Bruchberg-Süd wurden im Jahr 1996 zunächst 883 Bäume, im Jahr 1997 weitere 1.724 Bäume, 1998 389 Bäume und im Jahr 1999 nochmals 100 Bäume nummeriert. Insgesamt wurden 3.096 Fichten auf diese Weise individuell gekennzeichnet. In Abbildung 2.3 wurde der Bereich nummerierter Fichten rot umrandet.

2.2.2. Vermessung und kartographische Darstellung

Für strukturelle Untersuchungen im Gebiet Bruchberg-Süd erwies es sich als notwendig, auch die *Standorte* der einzelnen Fichtenindividuen zu kennen. Die räumliche Anordnung der Fichten wurde durch Vermessung großer Bereiche der Fläche in Gauß-Krüger-Koordinaten ermittelt. Dabei konnte der Einsatz herkömmlicher Vermessungsinstrumente durch die Entwicklung einer weitgehend neuen Kartierungsmethode stark reduziert werden. Ein digitalisiertes Luftbild diente als Grundlage der Kartierung im Gelände.

Zunächst wurde über das Computer-Konstruktionsprogramm CAD/DRAW (TOMMYSOFTWARE 2000) ein leeres Kartenblatt der Größe DIN A0 erzeugt, welches vorab auf den Gauß-Krüger-Koordinatenbereich des Untersuchungsgebiets mit den Rechtswerten $^{57}38000$ bis $^{57}39000$ sowie den Hochwerten $^{36}02000$ bis $^{36}04000$ eingegrenzt wurde.

Da das topographische Vermessungsnetz des Harzes im Bereich des Bruchberg-Zuges von Nord nach Süd einen ›Bruch‹ aufweist, grenzen zwei unterschiedliche Kartenlagen mit leichter Drehung aneinander. So enden von Westen kommend die Rechtswerte des Gauß-Krüger-Koordinatensystems bei etwa ³⁶03500 und gehen nach Osten ab ⁴³96700 weiter. Die Breite dieses ›Bruchs‹ nimmt nach Norden hin zu. Um leichter statistische Methoden auf das Datenmaterial anwenden zu können, wurden projektintern für das Untersuchungsgebiet BBS nur 36er Rechtswerte verwendet. Diese wurden in Richtung Osten über den Bruch hinaus extrapoliert.

Der ›leeren‹ Karte wurde ein Ausschnitt der topographischen Forstkarte ›Nationalpark Harz Blatt 11‹ im Maßstab 1:10.000 unterlegt. Die darauf befindlichen Passkreuze ermöglichten ein genaues Einpassen des topographischen Ausschnitts in das Koordinatensystem von CAD/DRAW[®]. Aus der topographischen Information wurde darauf Lage und Verlauf vorhandener Wege, Schneisen, Wasserläufe und Höhenlinien digitalisiert.

Im nächsten Schritt wurden die Außenränder der Fläche im Freiland auf herkömmliche Weise mittels Theodolit vermessen, um Anhaltspunkte (Wegekreuzungen, Wasserläufe etc.) für das spätere Einhängen von Luftbildinformationen in das digitale System zu erhalten. Diese Vermessungsdaten der Abgrenzung des Untersuchungsgebiets konnten hinreichend genau in das Gauß-Krüger-Koordinatensystem des CAD-Systems übertragen werden.

Die Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt (NFV) in Göttingen stellte das *CIR*-Luftbild Nr. 299 vom 14. August 1993 zur Verfügung, welches eine Infrarot-Aufnahme des Untersuchungsgebiets

Bruchberg-Süd enthielt. Vom Luftbild wurde ein digitaler Scan angefertigt, orthogonalisiert und in das Konstruktionssystem eingepasst (Abbildung 2.5). Dabei dienten die Lage der Schneisen und der Verlauf des Clausthaler Flutgrabens als wichtige Orientierungsmarken. Sowohl der dem CAD-System unterlegte topographische als auch der Luftbild-Scan konnten in der neuen Karte nach Bedarf ein- und ausgeblendet werden.



Abb. 2.5: Bruchberg-Süd im CIR-Luftbild (farblich verändert) (Die westliche, mittlere und östliche Schneise sind erkennbar. Ebenso die Lage der Freiflächen. Im unteren Bildbereich verläuft der Clausthaler Flutgraben leicht geneigt von West nach Ost)

Zur Kartierung der Baumstandpunkte im Freiland wurde ein auf Styropor[®] montierter Ausdruck des Luftbildscans mitgeführt. Vor Ort nummerierte Bäume wurden im Luftbild identifiziert und ihre Position auf dem Ausdruck mittels Nummernfähnchen festgehalten (Abbildung 2.6).

Alle bereits vor 1996 toten, nummerierten Fichten konnten in die Kartierung einbezogen werden. Auch der größte Teil der in den Jah-



Abb. 2.6: Nummernfähnchen auf Luftbildausdruck

ren 1996 bis 1999 besiedelten Fichten wurde erfasst. Da aus zeitlichen Gründen nicht alle vom Buchdrucker unbesiedelten Fichtenareale kartiert werden konnten, entstand eine Differenz kartierter zu nummerierter Fläche. Nummerierte, jedoch nicht kartierte Bereiche enthielten entweder Freiflächen oder unbesiedelte, nach Versuchsabschluß noch lebende Fichten. Innerhalb der kartierten Fläche wurden alle Bäume erfasst. Insgesamt wurden von 3.096 nummerierten Fichten 2.759 zusätzlich kartiert. Nachfolgende Untersuchungen konzentrieren sich auf den Anteil kartierter Fichten.

Für jede im Luftbildausdruck kartierte Fichte wurde im CAD-System auf dem digitalisierten Luftbild die entsprechende Position markiert. Das Programm setzte diese Markierungen in gültige Gauß-Krüger-Koordinaten um, erfragte die zugehörigen Baumnummern und speicherte diese Punktinformationen ab. Die Daten wurden von CAD/DRAW[®] objektorientiert in einer ASCII-Datei abgelegt und als Baumstandpunkttabelle in ein POSTGRESQL Datenbanksystem (POSTGRESQL 1999) integriert.

Nach Bedarf konnten nun Datenbereiche aus der Baumstandpunkttabelle der Datenbank importiert und weiterverarbeitet werden. Statistische Auswertungen und die Generierung kartographischer Darstellungen erfolgten mittels des Statistik- und Grafikanalyseprogramms >R< (R-PROJECT 2000). Anhand der Kartierungsinformationen konnten raumzeitliche Zusammenhänge untersucht werden. Im Folgenden werden zwei zu unterscheidende Kartentypen verwendet, um räumliche Sachverhalte zu Baumstandpunkten, daraus abgeleiteten Strukturen und Brutherden darzustellen:

- Die ›Übersichtskarte‹ bildet das gesamte Untersuchungsgebiet ab. Sie kann Baumstandpunkte, Brutherdflächen sowie weitere Punkt- und Liniendaten enthalten.
- Die ›Rasterkarte‹ zeigt ebenfalls das gesamte Untersuchungsgebiet, fasst aber die Informationen in gleichgroßen Quadraten (Rasterzellen) zusammen und ermöglicht damit die Darstellung räumlich-statistischer Sachverhalte.

Abszisse und Ordinate aller Kartentypen geben die Rechts- und Hochwerte der Gauß-Krüger-Koordinaten an. Karten-Nord ist, soweit nicht anders vermerkt, in Leserichtung der Karten stets oben.

Übersichtskarten

Abbildung 2.7 gibt auf einer Übersichtkarte die Lage aller kartierten Fichten als Punktdaten wieder. Dieser Kartentyp umfasst einen Ausschnitt von insgesamt $800 \times 430\,m$ (knapp $35\,ha$). Er umschließt vollständig den Bereich nummerierter Fichten (rote Umrandung um BBS, Abbildung 2.3, Seite 15). Der weiß hervorgehobene Bereich der Übersichtskarte repräsentiert die kartierte Fläche (graue Unterlegung in BBS, Abbildung 2.3) und umfasst in seiner unregelmäßigen Ausformung $17,26\,ha$ und somit knapp $50\,\%$ der dargestellten Gesamtfläche.

Die Rechts- und Hochwerte des Koordinaten sind in Gauß-Krüger-Notation mit 100 m Auflösung angegeben. Auf Höheninformationen wurde verzichtet. Bei Bedarf können die Neigungsverhältnisse Abbildung 2.3 entnommen werden. Da die Lage von Objekten übersichtsweise dargestellt wird, eignet sich dieser Kartentyp kaum für zusammenfassende und statistische Betrachtungen. Zusätzlich

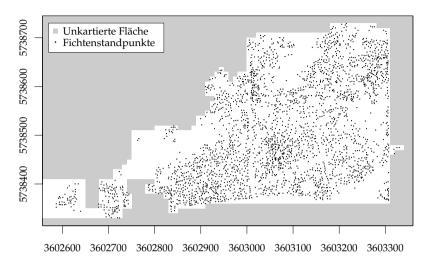


Abb. 2.7: Übersichtskarte der Baumstandpunkte

zu den Baumstandpunkten kann die Übersichtkarte weitere Informationen wie die Hervorhebung besonderer Fichten oder die Lage und Ausdehnung von Brutherden enthalten.

Rasterkarten

Die *Rasterkarte* umfasst wie die Übersichtskarte den Bereich von $800 \times 430\,m$. Ihre Anfertigung erfolgte in drei Schritten. Zunächst wurde der untersuchte Bereich in quadratische Flächen von $10 \times 10\,m$ untergliedert. Bei der Bildung der Quadrate, im Folgenden R a s t e r z e l l e n genannt, orientiert sich das Verfahren am vorliegenden Gauß-Krüger-Koordinatensystem. Darauf wurden die Objekte (z. B. Fichten) je Rasterzelle gezählt und abschließend wurde jede Rasterzelle aufgrund ihrer Zählgröße einer Klasse zugewiesen.

Je nach Verteilung von Daten im Raum – zufällig, unregelmäßig, an einem gleichmäßigen Gitter orientiert usw. – finden unterschiedliche Auswertungsverfahren Anwendung Legendre & Legendre (1998); Cressie (1991); Ripley (1981); Kaluzny

ET AL. (1997). Durch Zusammenfassung in Rasterzellen entsteht eine an einem regelmäßigen Gitter orientierte Datenmenge. Solche Datenmengen können für viele Aspekte mit einfacheren Auswertungsmethoden bearbeitet werden als das bei Vorliegen unregelmäßig oder zufällig verteilter Daten der Fall wäre. Im Rahmen der Untersuchungen konnten diese Daten daraufhin mit statistischen Standardverfahren untersucht werden.

Abbildung 2.8 veranschaulicht das Prinzip der Rasterkarte am Beispiel der Baumdichte (Anzahl der Fichten je Rasterzelle).

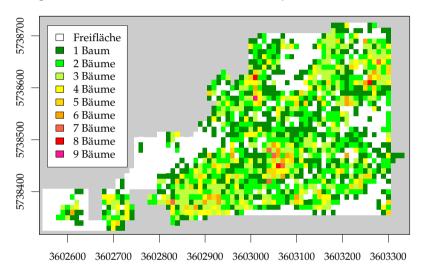


Abb. 2.8: Rasterkarte zur Baumdichte je 100 m²

Jede der Rasterzellen enthielt bis zu neun Bäume. Daher wurden zehn Klassen gebildet, um die Zählungen zuweisen zu können. Jede Rasterzelle wurde entsprechend der Zugehörigkeit zu einer Klasse eingefärbt. Dichteunterschiede können auf diese Weise leicht flächenweise quantifiziert und veranschaulicht werden. Da die Karte von einem statistischen Analysesystem zusammengestellt wurde, lassen sich zugehörige Informationen abrufen: Von den insgesamt 1.726 Rasterzellen (17,26 ha) entfallen 536 Zellen auf die Freiflächen (31 %). Für mit Fichten bestandene Flächen verbleiben 1.190 Rasterzellen, also 11,90 ha oder knapp 69 %. 400 Rasterzellen sind mit einer

Fichte besetzt. Weiter sind 338 Rasterzellen mit zwei, 252 mit drei, 121 mit vier, 47 mit fünf, 22 mit sechs, 6 mit sieben, 3 mit acht sowie 1 Rasterzelle mit neun Fichten besetzt¹.

Die Verteilung der Rasterzellen auf die zehn Klassen lässt sich in einem Histogramm darstellen (Abbildung 2.9). Während die Rasterkarte die räumliche Lage der Freiflächenanteile sowie der mit mehr als fünf Fichten bestückten Rasterzellen (zunehmend rote Farben) besonders gut veranschaulicht, wird im Histogramm die Beziehung zwischen abnehmender Anzahl von Rasterzellen je Klasse bei zunehmender Anzahl von Fichten je Rasterzelle deutlicher. Die einfache statistische Auswertbarkeit der ›Klassen‹ stellt den Hauptvorteil rasterartig zusammenfassender Darstellungen gegenüber Karten mit lagetreuen Objektstandpunkten dar.

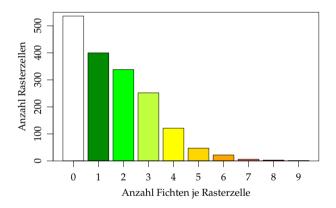


Abb. 2.9: Verteilung der Baumdichten, Bruchberg-Süd (Farbsystem laut Abbildung 2.8)

24

 $^{^1}$ Das angewandte rechnerische Verfahren kann zu kleinen Rundungsfehlern führen. In diesem Fall beträgt die Summe der Fichten 2.758 statt 2.759.

2.3. Wetterdatenerhebung

Insekten sind als wechselwarme Tiere in ihren Leistungen von der Umgebungstemperatur abhängig (SCHWERDTFEGER 1981, S. 286). Auch die Luftfeuchtigkeit nimmt starken Einfluss auf die Entwicklungsfähigkeit und Sterblichkeit der Käfer. Sich tages- und jahresweise ändernde Lichtverhältnisse bestimmen die Aktivität sowie die Entwicklungsdauer der Tiere mit. Die Wetterabhängigkeit wird umso deutlicher, wenn die beobachtete Art aus klimatischer Sicht einen eher extremen Lebenraum besiedelt. Die Untersuchungsgebiete im Oberharz stellen, wie im Abschnitt 2.1 erörtert wurde, solche extremeren Habitate dar. Sie sind vor allem durch besonders hohe Niederschläge in der forstlichen Vegetationszeit, niedrige Lufttemperaturen bei kurzen, kühlen Sommern und durch kurze Vegetationszeiten geprägt. Die winterlichen Extreme liegen im Untersuchungsgebiet bei Temperaturen bis unter $-20\,^{\circ}C$ und Schneehöhen von über einem Meter.

Neben der unmittelbaren Wirkung des Wetters auf die Insekten ist auch der Einfluss auf die Pflanzen sehr hoch. Viele Krankheiten der Bäume sind durch Wettermerkmale bedingt (SCHWERDTFEGER 1981, S. 41ff). So treten Schäden auf infolge von Licht, Hitze, Frost, Wind und Sturm, Schnee- und Eisbruch, aber auch durch Wasserüberschuss und -mangel.

Amtliche Wetterdaten charakterisieren die allgemeine meteorologische Situation recht gut. Für das Untersuchungsgebiet standen Daten der Station Braunlage zur Verfügung (DEUTSCHER WETTERDIENST 1996–1998). Diese befand sich etwa 10 km entfernt auf einer Höhe von 607 m ü. NN.

Messungen amtlicher Wetterstationen weichen häufig deutlich von kleinstand örtlichen Bedingungen ab, welche am Aufenthaltsort untersuchter Tiere herrschen (SCHWERDTFEGER 1981, S. 289). Daher wurden zusätzlich klimatische Faktoren durch versuchsflächennahe Wetterstationen kontinuierlich erfasst. Um das lokale Mikroklima für ausgesuchte Orte (Mikrohabitate) weiter zu differenzieren, kamen zusätzlich Minimum-Maximum-Thermometer zum Einsatz.

Alle Zeitangaben werden in mitteleuropäischer Zeit (MEZ) angegeben. Soweit sie in MESZ (Sommerzeit) erfasst worden sind, wurden sie umgerechnet. Häufig werden bei Zeitangaben die Minuten mit dargestellt, z. B. 12^{50} Uhr.

Das Wetter wurde von lokalen, automatischen Wetterstationen¹ (Fa. Thies GmbH+Co. KG, Göttingen) aufgezeichnet. Die Station Bruchberg-Süd war in direkter Nachbarschaft der Versuchsfläche auf einer Freifläche in Abteilung 316 installiert (Abbildung 2.3, Seite 15), die Station Quitschenberg auf der Hochebene des Quitschenberges. Eine dritte Station, Bruchberg-Nord (BBN) genannt, befand sich nordöstlich der Fläche Bruchberg-Süd, jenseits der Kuppe im Bereich der >Wolfswarte (Abteilung 214).

Kontinuierlich gemessen wurden Luft- und Bodentemperatur, Luftfeuchte, Niederschlag, Windgeschwindigkeit sowie Strahlung. Messungen des Luftdrucks konnten nicht durchgeführt werden. An der Station Quitschenberg wurde zusätzlich die Windrichtung registriert. Aufgrund des Standorts der Station kann dieser Parameter als Hauptwindrichtung für das gesamte Untersuchungsgebiet herangezogen werden. Alle Wetteraufzeichnungen wurden von den Stationen zu stündlichen Mittelwerten, Maximalwerten oder Summen zusammengefasst.

Zur Messung der L u f t t e m p e r a t u r wurden Pt 100-Widerstandsthermometer verwendet, die eine Toleranz von ± 3 °C bei einem Messbereich von -25 °C bis +70 °C besitzen. Bei diesem Bautyp handelt es sich um eine in einen Glasstab eingeschmolzene Platinwendel, deren Widerstand sich von $100\,\Omega$ bei 0 °C auf $103,90\,\Omega$ bei 10 °C ändert (Thies Clima (1988) und Van Eimern & Häckel (1984, S. 105)). Durch ganzjährige Messungen konnten sowohl die Tages- als auch die Jahrestemperaturgänge erfasst werden.

Die Bodente mperatur wurde an allen Stationen mit einem in 10 cm Bodentiefe eingeführten Sensor, ebenfalls ein Pt 100-Widerstandsthermometer, gemessen. Daher gelten dieselben technischen Eigenschaften wie für die Lufttemperaturmessung.

 $^{^1{\}rm Entwicklung}$ und Betreuung der Wetterstationen durch U. Weihofen vom Göttinger Institut für Numerische und Angewandte Mathematik.

Bis auf nachfolgend genannte Zeiten liegen vollständige Bodentemperatur-Datensätze für alle vier Jahre vor: Die Station Bruchberg-Süd lieferte am 25. Juni 1996 um 19⁵⁰ Uhr einen fehlerhaften Wert. Dieser wurde durch den Mittelwert seiner Nachbarn ersetzt. Der Quitschenberger Bodentemperaturgeber in 10 cm Tiefe war vom 16. Januar bis zum 12. März 1997 defekt. Danach wurde ein neuer Geber eingebaut.

Die relative Luftfeuchte ist definiert als prozentualer Anteil des real vorhandenen zum (temperaturabhängigen) höchstmöglichen Dampfdruck. Bei steigender Temperatur sinkt die relative Luftfeuchte. Der Dampfdruck wird in hPa (Hektopascal) gemessen und kennzeichnet den absoluten Gehalt der Luft an Wasserdampf. Die automatischen Wetterstationen erfassten die relative Luftfeuchte über Haar-Hygrogeber von 10 % bis 100 % bei einem Messfehler von ± 5 %.

Der auf die Erdoberfläche fallende Niederschlag wurde von Niederschlagsgebern gemessen. Über eine $200\,cm^2$ große Auffangfläche gelangte der Niederschlag auf eine Kippwaage. Bei exakt $20\,cm^3$ Wassermenge wurde ein Kippvorgang und damit ein elektrischer Impuls ausgelöst, was einer Niederschlagsmenge von $0.1\,mm$ entsprach. Der Niederschlagsgeber konnte maximal $7\,mm$ Regen je Minute auflösen. Eine Niederschlagshöhe von $1\,mm$ entspricht einer Niederschlagsmenge von $1\,l/m^2$.

Die Windgeschwindigkeiten Beräten zwischen 0,0 und 0,3 m/s. Der Bereich zwischen Die Schalenkeise Windgeschwindigkeiten konnten nur mit einer Genauigkeit von $\pm 24\,\%$ gemessen werden.



Abb. 2.10: Große Wetterstation Bruchberg-Süd

Messungen der Windrichtung erfolgten nur an der Station Quitschenberg. Die Messergebnisse werden eingeschränkt als *Hauptwindrichtungen* auch für die anderen Flächen verwendet. Es wurde ein Windrichtungsgeber mit einem Messbereich von 0° bis 360° bei einer Genauigkeit von $\pm 1,5^{\circ}$ verwendet.

Die Darstellung mittlerer Windrichtungen erfolgt für definierte Zeiträume über »Windrichtungsverteilungs-Diagramme« (verändert nach HÄCKEL 1993, S. 197f u. 288f). Sie bestehen aus einer vereinfachten, in sechzehn Sektoren unterteilten Windrose. Jede gemessene Windrichtung wird einem der Sektoren zugeordnet. Das Beispiel in Abbildung 2.11 hebt drei Teilsektoren mit stärkerer Linienführung und grauer Füllung hervor. Die Hervorhebungen geben die relative Häufigkeit dieser Windrichtungen an.

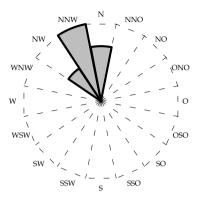


Abb. 2.11: Beispieldiagramm für Windrichtungsverteilung

Der Sektor Nordwestnord (NWN) ist auf seiner gesamten Länge vom Mittelpunkt bis zum Außenkreis gefüllt. Dies ist die Windrichtung mit den häufigsten Messungen (\triangleq 100%). Sektor Nord (N) ist – vom Mittelpunkt des Kreises gesehen – auf 70% Länge seines Radius gefüllt. Diese Windrichtung trat also zu 30% weniger häufig auf als Nordwestnord. Sektor Nordwest (NW) ist nur bis zum halben Radius gefüllt. Von hier wehte der Wind genau halb so oft wie aus Sektor Nordwestnord. Aus allen anderen Richtungen wurde in diesem Beispiel kein Wind registriert.

Strahlung stellt die wichtigste Einflussgröße für das Verhalten der Temperaturen dar (FLEMMING 1995, S. 26). Tagsüber gelangt die kurzwellige Strahlung der Sonne als Globalstrahlung auf die Erdoberfläche. Besonders nachts nimmt die effektive Ausstrahlung, d. h. die Differenz zwischen der Gegenstrahlung bzw. atmosphärischen Wärmestrahlung und der nach oben gerichteten Ausstrahlung der Erdoberfläche Einfluss auf die Temperaturen.

Die Strahlung wurde an allen Wetterstationen als Strahlungsstärke (Intensität) in W/m^2 (Watt pro Quadratmeter) mittels eines Helligkeitsgebers (Fa. Siemens, Silizium-Fotoelement TP 60 P) gemessen. Der Messfehler liegt bei bis zu $\pm 10\,\%$.

2. Material und Methoden

Es wurde der kurzwellige solare Spektralbereich von ca. 0,3– $3,0\,\mu m$ (UV- bis Infrarot) des atmospährischen Strahlungsfeldes erfasst. Er weist eine charakteristische spektrale Verteilung auf (LILJEQUIST & CEHAK 1979, Seite 12ff). Gewöhnlich wird unter diesem Begriff auch die skalare Messgröße G dieses Vektorfeldes, die Bestrahlungsstärke, verstanden. Die Globalstrahlung setzt sich aus zwei Teilfeldern zusammen, der direkten Sonnenstrahlung S und der diffusen Himmelsstrahlung H, die durch Streuung von S an den Molekülen der Atmosphäre entsteht. Es gilt G = S + H. Photosynthetisch aktive Strahlung umfasst den Wellenlängenbereich von 400 bis $700\,nm$ und ist von einer bestimmten Strahlungsquelle unabhängig.

2.4. Fallenfänge

Die Besiedlung von Fichten durch *Ips typographus* (L.) steht oft in enger Beziehung zur Populationsdichte des Buchdruckers und seiner Aktivitäten. Daher sind Kenntnisse über Abundanzen des Käfers im Untersuchungsgebiet von besonderer Bedeutung.

Da sich Abundanzen als Dichtemaß jeweils auf eine bestimmte Raumeinheit beziehen, lassen sie sich für ganze Kontinente, für Untersuchungsgebiete, für Straten, aber auch z.B. für einzelne Stämme oder Stammabschnitte angeben. Die meiste Zeit seines Lebens hält sich *Ips typographus* (L.) jedoch unter Borkenschuppen oder unter der Rinde im Verborgenen auf bzw. entwickelt sich dort. Hier lassen sich a b s o l u t e A b u n d a n z e n ermitteln, indem abgeschlossene Fallentypen verwendet werden. Absolute Häufigkeiten sich am oder im Fichtenstamm aufhaltender Buchdrucker wurden an einzelnen, definierten Stammabschnitten durch die Verwendung von Photoeklektoren (Abschnitt 2.4.3) ermittelt. Absolute Abundanzen bodenüberwinternder Käfer wurden mittels Bodeneklektoren registriert (Abschnitt 2.4.6).

Für fliegende Buchdrucker lassen sich nur schwer Aussagen zu absoluten Abundanzen treffen. Die Käfer zeigen phasenweise hohe Dispersions- und Aggregationsneigung, sind also räumlich und zeitlich sehr ungleichmäßig in der Luft verteilt. Oft ist jedoch die Kenntnis der Veränderung der Populationsgröße wichtiger als ihre absolute Größe (ODUM 1999, S. 192). Das Fangergebnis einer einzelnen eingesetzten Falle hängt von der Flugaktivität der Tiere ab. Es repräsentiert dagegen nicht etwa Anzahlen von Tieren pro Raumeinheit (MÜHLENBERG 1993, S. 57). Unter der Annahme, dass höhere Fangzahlen höhere Dichten repräsentieren, lässt sich über die Fangsumme aller eingesetzten Fallen angenähert die relative Ab und anz herleiten. Über die mehrjährige Erfassung relativer Abundanzen können jahresweise Vergleiche geführt werden.

Um relative Abundanzen fliegender Käfer herleiten zu können, wurden außerhalb der Fichtenbestände standardisierte Lockfallen (Monitore, Abschnitt 2.4.1) an gleichbleibenden Standpunkten und innerhalb der Bestände unbeköderte Kreuzfallen (Abschnitt 2.4.2) über alle Versuchsjahre verwendet. Durch regelmäßige Kontrollen kann auch die Flugphänologie der Tiere innerhalb eines Jahres beschrieben werden.

2.4.1. Monitorfallen

Die Flugaktivität von *Ips typographus* (L.) schwankt innerhalb und über die Jahre außerordentlich. Besonders während der Frühjahrsflüge treten stellenweise erhebliche Dichten auf. Durch den Einsatz von Lockstofffallen, im Folgenden ›Monitore‹ genannt, wurden auch in Zeiten sehr schwacher Flugaktivitäten noch Nachweise geführt.

Jeder Monitor bestand aus einer Borkenkäfer-Schlitzfalle (Theysohn-GmbH, Salzgitter, Art.-Nr. 0032512) und war stets mit Pheromon-Lockstoff bestückt. Die Fallen wurden an 2 *m* hohen Eisenständern (>Galgen<) befestigt im Gelände aufgestellt (Abbildung 2.12).

Im Untersuchungsgebiet kamen neun mit PheroPrax®-Dispensern (Cyanamid Agrar, Schwabenheim) bestückte Monitore (MB01



Abb. 2.12: Monitorfalle auf Freifläche

bis MB09) zum Einsatz. Sie waren durchgängig über vier Jahre fängisch und können daher für jahresweise Vergleiche herangezogen werden (Tabelle 2.1).

Mon.	Pheromon	1996	1997	1998	1999
MB01	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB02	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB03	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB04	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB05	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB06	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB07	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB08	PheroPrax [®]	×	×	×	×
MB09	PheroPrax [®]	×	×	×	×
Anzahl Fallen		9	9	9	9
MB10	ChalcoPrax [®]	×			
MB11	ChalcoPrax [®]	×			
Anzahl Fallen		2			

Tab. 2.1: Eingesetzte Monitorfallen von 1996 bis 1999

Durch Begehung der Versuchsfläche wurden Standorte ermittelt, die für die Aufstellung mehrjähriger Monitore in Frage kamen. Die Fallen mussten möglichst repräsentativ über die Fläche verteilt und vor allem in ausreichendem Abstand zu lebenden Fichten plaziert werden, damit sie nicht selbst eine Besiedlung benachbarter Stämme auslösen (NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT 1990) (Abildung 2.3, Seite 15).

Da der Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* (L.)) als Konkurrent bei der Fichtenbesiedlung auftreten kann, wurden 1996 für ein Jahr zusätzlich zwei Monitore (MB10 und MB11) zum Fang des Kupferstechers mit ChalcoPrax[®]-Dispensern (Fa. Cyanamid Agrar) bestückt eingesetzt.

Besonderer Wert wurde auf möglichst konstante Lockwirkung der Monitore gelegt, um die Fänge zur Einschätzung von Abundanz und Aktivitätsdichte verwenden zu können. Die Erneuerung der Dispenser soll laut Hersteller nach acht bis zehn Wochen erfolgen (JENTZSCH ET AL. 1999). Alle Dispenser wurden stets rechtzei-

tig ausgetauscht. Die ermittelten Fangzahlen lassen keine Hinweise auf abgeschwächte Fangleistung einzelner Monitore erkennen.

Als Leerungsintervall war eine wöchentliche Leerung vorgesehen. In Zeiten besonders hoher Flugaktivitäten wurden die Abstände der Fallenkontrollen auf zwei bis drei Tage verkürzt. Regen- und Kälteperioden ermöglichten eine Verlängerung des Intervalls auf bis zu zwei Wochen. 1996 wurden die Monitore am 11. Mai installiert, in den folgenden drei Jahren am 28. April. Die Fallen wurden 1996 insgesamt an 29 Terminen kontrolliert, 1997 an 41 Terminen, 1998 an 31 Terminen und schließlich 1999 an 22 Terminen.

2.4.2. Kreuzfallen

Mit der Besiedlung von Fichten gehen starke Konzentrationen des Buchdruckers einher. Monitorfallen sind ungeeignet, diese Aktivitäten der Käfer im Bestand zu verfolgen. Daher wurden unbeköderte *Kreuzfallen* eingesetzt, um die kleinräumigen Verteilungen der Flugaktivität im Bestand und ihre Verlagerungen zu erfassen.

Kreuzfallen gehören von ihrer Bauart her zu den Lufteklektoren. Der Anflugbereich der Fallen bestand aus im rechten Winkel zueinander stehenden, $60 \times 25\,cm$ großen Prallflächen aus dunkel beschichteten Sperrholzplatten, die die Baumsilhouette nachahmten. Es wurden keine künstlichen Lockstoffe verwendet. Die Prallflächen endeten in einem Trichter, an dessen Hals eine Fangflasche (Fa. Schütt, PE-Weithalsflasche $100\,ml$) montiert war. Ein engmaschiges Drahtgitter ersetzte den Flaschenboden. Alle Fangflaschen wurden ohne Fangflüssigkeit betrieben und trockneten nach Niederschlägen leicht durch. Die Fallen wurden meist an stehenden Fichten installiert, in wenigen Fällen auch an liegenden Windwürfen.

Dieser Fallentyp fing zwei Fraktionen schwärmender Käfer. Zum einen waren es Buchdrucker, die auf ihrem Dispersionsflug eher zufällig unbesiedelte Fichten vorübergehend anflogen. Zum anderen fingen die Kreuzfallen Buchdrucker, die in ihrer Suchphase von besiedelten Fichten gezielt angelockt wurden und aggregierten.

Stehende Fichten wurden i.d.R. mit zwei Kreuzfallen bestückt. Die obere Falle wurde stets im Kronenansatz eingehängt, der je nach Fichte eine Höhe zwischen acht und fünfzehn Metern aufwies. Der Kronenansatz stellt den beim Initialbefall bevorzugt angeflogenen Abschnitt der Fichten dar (Sanders 1997; Schimitscher 1969; Merker 1949). Die untere Falle wurde in etwa 2,2 m Höhe vom Boden am Stamm befestigt (Abbildung 2.13).

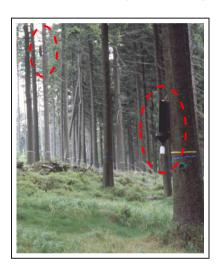


Abb. 2.13: Kreuzfallen an stehenden Fichten

1996 wurden sechs Fichten mit einer dritten, an der Stammmitte montierten Kreuzfalle versehen. Im gleichen Jahr erhielten zwei andere Fichten lediglich eine Falle im Kronenansatz (Tabelle 2.2). Die Anzahl der an stehenden Fichten eingesetzten Kreuzfallen erhöhte sich im Zeitraum 1996 bis 1998 von 106 über 120 auf 142 Stück. 1999 wurden keine Kreuzfallen eingesetzt.

Wegen begrenzter Fallenkapazität wurden vor allem Brutherdränder und Bestandesteile mit zu erwartendem Befall mit Kreuzfallen ausgestattet. Dies hatte eine unregelmäßige, geklumpte Vertei-

	Anzahl Fic			
	oben+			Summe
Jahr	oben+unten	mittig+unten	nur oben	Fallen
1996	43	6	2	106
1997	60			120
1998	71			142

Tab. 2.2: Kreuzfallen an stehenden Fichten

lung der Fallen zur Folge (Abbildung 2.14).

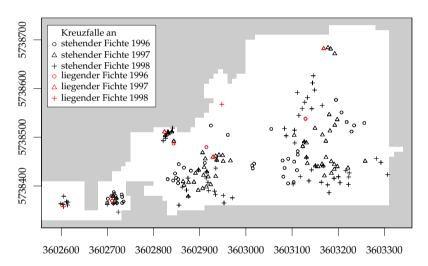


Abb. 2.14: Verteilung der Kreuzfallen

Bis auf zwei Ausnahmen befanden sich alle Kreuzfallenstandorte im kartierten Bereich der Versuchsfläche. Einige Fichten trugen wiederholt Kreuzfallen, so dass insgesamt 163 verschiedene Standorte für Kreuzfallen vorlagen.

Sind vom Winter frisch gefallene Windwürfe vorhanden, beginnt der Initialbefall im Bestand meist am liegenden Holz. Dabei wird auch am Windwurf zunächst der Bereich des Kronenansatzes bevorzugt. Im Laufe der weiteren Besiedlung werden auch die restlichen Stammbereiche angenommen.

Die Anflugaktivität an den Stamm lässt sich für liegende Fichten räumlich feiner differenzieren, da entlang des Stammes leicht eine größere Anzahl von Fallen installiert werden kann. Es wird zwischen »stammnebenseitigen« und »stammoberseitigen« Fallenpositionen unterschieden. Die stammnebenseitigen Fallen waren an 2m hohen Galgen parallel zum Windwurf mit etwa 2m Abstand installiert (Abbildung 2.15).



Abb. 2.15: Kreuzfallen an Galgen entlang eines Windwurfes

Pro untersuchtem Windwurf wurden mindestens drei stammnebenseitige Kreuzfallen aufgestellt (Tabelle 2.3). Stärker dimensionierte oder besonders lange Stämme erhielten 1996 sechs nebenseitige Fallen. Entlang der Windwürfe von 1997 wurden zusätzlich je drei stammoberseitige Kreuzfallen aufgehängt. Die Mitte der Prallfläche war jeweils 2 m vom Stamm entfernt.

Aufgrund der hohen Anzahl an Kreuzfallen erstreckte sich die Installation in jedem Jahr über mehrere Tage. Für die Montage der oberen Fallen im Kronenansatz stehender Fichten wurde fast wind-

		Anzahl Fallen mit Position zum Stamm		
Fichte	Jahr	nebenseitig	oberseitig	
4601	1996	6		
4681	1996	3		
4684	1996	3		
4687	1996	6		
6100	1997	3	3	
6256	1997	3	3	
6701	1997	3	3	
1199	1998	3		
6766	1998	3		
Summe F	allen	33	9	

Tab. 2.3: Kreuzfallen an Windwürfen

stilles Wetter benötigt. 1996 waren insgesamt fünf Installationstermine vom 10. Mai bis zum 25. Juni erforderlich. 1997 konnten alle Fallen an drei Terminen vom 9. bis 13. Mai angebracht werden. 1998 waren wiederum fünf Termine im Zeitraum vom 22. April bis zum 8. Mai notwendig.

Die Leerung der Kreuzfallen, besonders an stehenden Fichten, war ebenfalls von relativ guten Wetterverhältnissen mit geringen Windgeschwindigkeiten abhängig. Daher ergaben sich im Vergleich mit den Kontrollen der Monitore deutlich weniger Termine. 1996 wurden 20 Leerungen durchgeführt, 1997 24 Leerungen und 1998 sogar 28 Leerungen.

2.4.3. Prinzip der Photoeklektoren

Im Gegensatz zu den bisher behandelten ›offenen‹ Fallentypen befangen nachfolgend beschriebene einen begrenzten, abgeschlossenen Bereich entweder auf der Stammoberfläche von Fichten oder auf der Bodenoberfläche. Die ›geschlossenen‹ Fallentypen, Stammeklektor, Emergenzfalle und Bodeneklektor, arbeiten nach dem Prinzip des Photoeklektors. Phototaktisch orientierte Käfer, zu denen Ips typographus (L.) gezählt wird (CHOUDHURY & KENNEDY 1980), folgen dem Licht in sonst dunklen Fallen und gelangen so in den Fangbehälter.

Alle drei Eklektortypen fangen Käfer ab, welche in einem genau definierten Bereich den Stamm bzw. den Boden verlassen. Als geschlossene Fallensysteme geben sie quantitative und zeitliche Einblicke in das Verhalten beim Verlassen des Substrats und ermöglichen die Angabe von Schlupfdichten. Nicht auszuschließen ist die Möglichkeit, dass es innerhalb der durch Eklektoren abgedeckten Bereiche zu verändertem Käferverhalten kommt, da die Stoffe der Fallen ein eigenes, teilweise von der Umgebung abweichendes Mikroklima schaffen können.

Nachfolgend wird zwischen zwei den Stamm verlassenden Fraktionen des Buchdruckers unterschieden: Als <u>Ab</u>wanderer werden Altkäfer bezeichnet, welche den Stamm, zumeist nach erfolgter Besiedlung, wieder verlassen. Als <u>Aus</u>wanderer gelten Jungkäfer, die nach Schlupf und Reifungsfraß vom Brutbaum dispergieren.

2.4.4. Stammeklektoren

Allgemein sollen in geschlossenen Baumphotoeklektoren endotrunkale Insekten abgefangen werden (MÜHLENBERG 1993, S. 152). Die Stammeklektoren wurden an Windwürfen aufgesetzt, um für definierte Stammabschnitte Anhaltspunkte über das Ab- und Auswanderungsverhalten sowie die Schlupfphänologie des Buchdruckers zu erhalten.

BEHRE (1989) beschreibt den Aufbau eines Stammeklektors für liegende Stämme. Abweichend von der Beschreibung wurde eine

kostengünstigere Konstruktion eingesetzt (MENKE 1995). An Stelle von zwei Kopfdosen (Fa. Ecotec, Bonn) wurde nur eine, statt einer Fußflasche (Fa. Schütt, PE-Weithalsflasche 500 ml) wurden zwei eingesetzt (Abbildung 2.16). Es wurde keine Fangflüssigkeit verwendet. Innerhalb der Falle wurde ein rauer Zweig als Brücke vom Stamm in die Kopfdose vorgesehen, um den Käfern den Zugang zu erleichtern.



Abb. 2.16: Einsatz eines Stammeklektors am Windwurf

Bei einem Durchmesser von $70\,cm$ konnten die Fallen auch auf stärker dimensionierte Fichten aufgesetzt werden. Bei einheitlicher Länge \bar{l} der Eklektoren von einem Meter war die eingeschlossene Mantelfläche der Fichtenrinde M_R nur von den Außendurchmessern d_1 und d_2 am Fallenrand abhängig (Formel 2.1). Die Außendurchmesser wurden mittels eines Umfangmessbandes erfasst.

$$M_R = \pi \times \bar{l} \times \left(\frac{d_1}{2} + \frac{d_2}{2}\right) \quad \text{mit} \quad \bar{l} = 1m$$
 (2.1)

Die Stammeklektoren wurden unmittelbar nach vollendeter Besiedlung eines Stammabschnittes aufgesetzt. Ließen es Länge, Beschaffenheit und Lage des Windwurfes zu, so wurden zwei Fallen

installiert. Der untere Eklektor (SE1) befand sich etwa $3–5\,m$ oberhalb der Stammbasis, der obere (SE2) unterhalb des Kronenansatzes bei etwa $9–11\,m$ Stammlänge. Konnte nur ein Eklektor angebracht werden, dann stets im unteren Bereich (Tabellen 2.4 und 2.5).

	Fangzeitraum			
Fichte	1996	1997	1998	1999
4601	2	2		
6100		1	1	
6701		2	2	
1199			1	1
6766			2	2
Summe	2	5	6	3

Tab. 2.4: Stammeklektoren an Windwürfen

Nicht alle Buchdrucker verlassen im Jahr der Besiedlung ihren Brutbaum. Ein Teil überwintert unter der Rinde und wandert erst im nächsten Jahr aus. Jeder Stammeklektor blieb daher auch im Folgejahr der Besiedlung solange installiert, bis keine Fänge mehr auftraten. 1996 wurden zwei Fallen am Windwurf 4601 aufgesetzt, 1997 drei Fallen an den Windwürfen 6100 und 6701 und 1998 weitere drei Fallen an den Windwürfen 1199 und 6766. 1999 waren auf dem Bruchberg nur noch die drei vorjährigen Eklektoren im Einsatz.

	Stammeklektor		Außen-		Rindenfläche	
		Position		durchmesser		unter Eklektor
Fichte	Bez.	von (m)	bis (<i>m</i>)	d ₁ (<i>cm</i>)	$d_2(cm)$	$\mathbf{M}_{\mathbf{R}}$ (m^2)
4601	SE1	3,5	4,5	42,0	45,3	1,3713
4601	SE2	10,0	11,0	33,2	34,8	1,0681
6100	SE1	5,0	6,0	39,5	40,1	1,2504
6701	SE1	4,0	5,0	40,1	41,4	1,2802
6701	SE2	9,0	10,0	30,2	30,9	0,9598
1199	SE1	3,0	4,0	43,3	47,8	1,4310
6766	SE1	3,5	4,5	44,6	48,2	1,4577
6766	SE2	11,0	10,0	32,3	35,2	1,0603

Für die Aufsetzbereiche der Eklektoren ergaben sich Rindenflächen M_R zwischen 0,96 und 1,46 m^2 (Tabelle 2.5). Die Fangergebnisse werden zwecks besserer Vergleichbarkeit stets umgerechnet auf $1.000\,cm^2$ Rindenfläche angegeben.

Die Stammeklektoren an Fichte 4601 wurden am 17. Juli 1996 installiert und an 14 Terminen sowie 1997 an 25 Terminen kontrolliert. Die Montage des Eklektors an Windwurf 6100 erfolgte am 4. Juni 1997. Danach folgten 27 Leerungstermin und 1998 nochmals 15. An Windwurf 6710 wurde der untere Eklektor am 3. Juni und der obere am 4. Juni 1997 aufgesetzt. Es folgten 29 bzw. 28 Leerungstermine sowie 1998 nochmals 14 Leerungen. An Windwurf 6766 erfolgte die Installation am 20. Mai 1998, an Windwurf 1199 genau sieben Tage später. 1998 folgten 22 bzw. 21 Leerungstermine. 1999 wurden alle Eklektoren dieser beiden Windwürfe nochmals an 9 Terminen geleert.

2.4.5. Emergenzfallen

An ausgesuchten stehenden Fichten wurden Emergenzfallen (MEN-KE 1995) eingesetzt, um die Besiedlungsdichte und den Bruterfolg abzuschätzen. Anders als bei den Stammeklektoren umfassen die Emergenzfallen nur einen Teil des Stammumfangs (Abbildung 2.17).

Die Fallenkonstruktion bestand aus zwei je $50\,cm$ langen Seitenwänden aus Sperrholz, einem rechteckigen, lichtundurchlässigen Stoff sowie einem im Stoff befestigen Gewinde, in welches die Fangflasche (Fa. Schütt, PE-Weithalsflasche $100\,ml$) eingeschraubt wurde. Die Seitenwände waren auf einer der beiden Längsseiten mit einem Federstahlmesser versehen. Sie wurden im Abstand von $30\,cm$ vertikal in den Stamm eingeschlagen. Das Tuch wurde mit Aluminium-Schienen an den Seitenwänden befestigt. Damit es an der Ober- und Unterseite der Falle gut mit der Stammoberfläche abschloss, wurde dort die raue Borke nivelliert und mit etwas Silikon bestrichen. Das Tuch wurde angepresst und mit Spanndraht fixiert. Jede Falle deckte einen Rindenbereich von $50 \times 30\,cm$ und damit eine Fangfläche von $0.15\,m^2$ ab. Die vertikale Verletzung des Baumes



Abb. 2.17: Emergenzfalle an stehender Fichte

führte nicht zu einer Unterbrechung des Saftstromes und zeigte keine sichtbare Wundreaktion. An den ausgewählten Fichten wurden je zwei Emergenzfallen in $2,5\,m$ Höhe installiert (Tabelle 2.6).

Tab. 2.6: Emergenzfallen an stehenden Fichten

	Anzahl Fallen im Fangzeitraum				
Fichte	1996	1997	1998	1999	
4733	2				
4734	2				
4735	2				
4683	2	2			
4752	2	2			
4765	2	2			
7196		2	2		
7221		2	2		
7461		2	2		
7465		2	2		
7936		2	2		
7940		2	2		
6396			2	2	
7253			2	2	
Summe	12	18	16	4	

Jeweils eine Falle war nach Norden (EF1), die andere nach Süden (EF2) orientiert, um den Einfluss der Himmelrichtung berücksichtigen zu können. Um auch die überwinternde Fraktion der Jungkäfer abzufangen, wurden die Fallen in allen Fällen über zwei Jahre am Stamm belassen. Eine Ausnahme bildeten lediglich die Fallen der Fichten 4733 bis 4735. Diese Bäume wurden bereits vor Versuchsbeginn 1995 besiedelt, die Fallen jedoch erst im Folgejahr der Besiedlung aufgesetzt, um noch überwinternde Käfer abzufangen. 1996 wurden an sechs Fichten insgesamt 12 Emergenzfallen kontrolliert: Sechs vorjährige Fallen sowie zwölf neue. 1998 wurden alle vorjährigen sowie vier neue Fallen eingesetzt, 1999 nur noch die vier vorjährigen.

2.4.6. Bodeneklektoren

Ips typographus (L.) überwintert entweder im alten Brutbaum, im neu besiedelten Brutbaum, in Wurzelstöcken oder in der Bodenstreu bis in 10 cm Tiefe (BRAUNS 1991, S. 285). Um die letztere Fraktion der überwinternden Tiere abzufangen, wurden vor Ende der Überwinterungsphase Bodeneklektoren über ausgesuchten Bodenbereichen installiert (Abbildung 2.18). Da der Fallentyp einen definierten Bereich überdeckt, ermöglicht er neben schlupfphänologischen Angaben auch solche zur Dichte der Käfer im Boden.



Abb. 2.18: Bodeneklektor neben Wurzelanlauf einer Fichte

Der Bodenring des Eklektors bestand aus der oberen Hälfte eines aufgeschnittenen Maurerkübels, welcher plan auf den Boden gelegt und von außen mit Erdreich abgedichtet wurde. Der innen besandete Bodenring ermöglichte den Käfern den Aufstieg. An dessen Oberkante schloss ein mit Klettband befestigtes schwarzes, lichtundurchlässiges Baumwollzelt an. Die Zeltspitze führte in eine Kopfdose, die sowohl über die Zeltwand als auch über einen rauen Ast vom Boden aus (Brücke) für die Buchdrucker erreichbar war. Innerhalb der Fallen wurden Luft- und Bodentemperatur über digitale Minimum-Maximum-Thermometer (Fa. Conrad Elektronik, Hannover, Best.-Nr. 102547-RR) gemessen. Die vom Bodenring umfasste Fläche betrug $0,2827\,m^2$ bei einem Durchmesser von $60\,cm$.

Untersuchungen mittels Bodeneklektoren wurden im Frühjahr 1998 durchgeführt. Der für die Aufstellung der Fallen gewählte Bereich im Südosten der Versuchsfläche war ab Mitte Juni 1997 in seiner nordwestlichen Hälfte und ab Mitte Juli bis in den Südosten hinein vom Buchdrucker besiedelt worden (Abbildung 2.19).

Insgesamt wurden elf Bodeneklektoren aufgestellt. Die ersten fünf wurden am 1. April 1998, zwei weitere am 1. Mai 1998 und die restlichen vier am 6. Mai 1998 installiert. Es wurde stets ein Abstand von einem Meter zu nächsten besiedelten Fichte eingehalten. Die Ausrichtung der Falle zum Baum variierte.

Durch den Einsatz der Bodeneklektoren kann es in diesen Bereichen zu leichten Veränderungen des Mikroklimas und damit zu verfrühtem oder verspätetem Verlassen des Bodensubstrates gekommen sein.

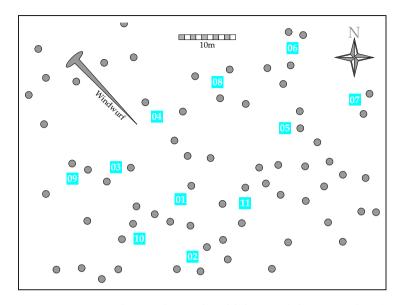


Abb. 2.19: Anordnung der Bodeneklektoren (Blaue Quadrate)

2.5. Besiedlungsfortschritt im Bestand

Nach Abschluss seiner Dispersionsphase geht der Buchdrucker in die Suchphase über, um einen geeigneten Wirtsbaum zu finden. Die entscheidende Tätigkeit, mit der er auch seinen eigenen Lebensraum verändert, ist die gemeinschaftliche Besiedlung einer bruttauglichen Fichte. Diese Besiedlungen führen zu strukturellen und funktionellen Veränderungen des Fichtenbestandes. Die räumliche Ausbreitung des Befalls wird geprägt durch den Zeitpunkt und die Intensität der Neubesiedlung.

Um diese Raum-Zeit-Dynamik der Befallsausbreitung untersuchen zu können, musste die Besiedlung der Fichten möglichst zeitnah erfasst werden. Dazu wurde die gesamte Versuchsfläche über mehrere Jahre wiederholt untersucht. Als besiedelt wurde eine Fichte eingestuft, wenn Einbohrlöcher, Bohrmehlauswurf oder Rindenabschlag durch Spechte sichtbar waren. In der Neubesiedlung wurde unterschieden zwischen Fichten mit frischer Besiedlung (Käfer beim Einbohren, starker Bohrmehlauswurf bei der Anlage von Brutsystemen) und solchen mit zumindest abschnittsweise abgeschlossener Besiedlung (Einbohrlöcher ohne Bohrmehlauswurf, teilweise schon Spechtschlag). Der Kronenansatz der Fichten konnte nur bei nicht zu dunklem Wetter mit Hilfe eines guten Fernglases auf Befall kontrolliert werden. Bohrmehl konnte auch bei schlechten Sichtbedingungen im Stammfußbereich nachgewiesen werden. Jede neubesiedelte Fichte wurde mit PVC-Markierungsband (Fa. Flügel, Osterode, Art. 11041) farbmarkiert.

Diese als Markierungs durchgänge bezeichneten Untersuchungen nahmen aufgrund der Flächengröße stets mehrere Tage in Anspruch. Daher konnte die Fläche nicht öfter als einmal pro Woche auf Neubesiedlung untersucht werden. Es traten auch Markierungsdurchgänge auf, in denen keine Neubesiedlung festgestellt wurde.

Aufgrund von Schlechtwetterphasen mussten wiederholt Markierungsdurchgänge ausgesetzt werden. Daraus entstanden teilweise Ausfallzeiträume von bis zu drei Wochen. Bei mehr als einer Woche Ausfallzeit ließ sich meist nicht mehr bestimmen, in welcher Woche neue Brutbäume besiedelt worden waren. Für viele Fichten wurde daher die zeitliche Zuweisung der Besiedlung aufgrund ausgefallener Markierungsdurchgänge unscharf.

Zusammenhängende Zeiträume, in denen durchgehend Neubesiedlungen stattfanden, wurden zu Besiedlungsphase nzusammengefasst. Jede Phase konnte mehrere Markierungsdurchgänge und Ausfallzeiträume enthalten. Das Ende einer Besiedlungsphase war durch einen Markierungsdurchgang ohne Neubesiedlung gekennzeichnet. Der Beginn einer Besiedlungsphase wurde definiert über den ersten Markierungsdurchgang mit neubesiedelten Fichten nach Beendigung der letzten Besiedlungsphase. Nach einer Ausfallzeit galt alternativ auch ein Markierungsdurchgang mit ausschließlich frischer Besiedlung als Beginn einer neuen Besiedlungsphase. Das Ende einer Besiedlungsphase blieb meist unscharf.

Jede Besiedlungsphase wurde über die Jahreszahl und eine fortlaufende Nummer eindeutig bezeichnet, z.B. 97/4 für die vierte Phase 1997 (Tabelle 2.7).

Bezeich-	Besiedlungsphase				
nung	Beginn	Ende			
95/1	Beginn und Ende unbekannt, am Jahresende markiert				
96/1	ab 15.05.1996	spätestens 10.06.1996			
96/2	ab 17.06.1996	spätestens 23.07.1996			
96/3	ab 31.07.1996	spätestens 03.08.1996			
96/4	ab 09.08.1996	spätestens 21.08.1996			
96/5	ab 01.09.1996	spätestens 09.09.1996			
97/1	ab 01.05.1997	spätestens 02.06.1997			
97/2	ab 09.06.1997	spätestens 11.06.1997			
97/3	ab 17.06.1997	spätestens 01.07.1997			
97/4	ab 10.07.1997	spätestens 11.08.1997			
98/1	ab 11.05.1998	spätestens 29.05.1998			
98/2	ab 17.06.1998	spätestens 01.07.1998			
98/3	ab 20.07.1998	spätestens 22.09.1998			
99/1	Beginn und Ende unbekannt, am Jahresende markiert				

Tab. 2.7: Ausgewiesene Besiedlungsphasen

Ebenso wurde im Freiland bei der Farbmarkierung der Fichten mit PVC-Band für jede Besiedlungsphase eine eindeutige Farbkombination verwendet, z. B. *>orange über grün<* für Besiedlungsphase 97/4 (Abbildung 2.20).



Abb. 2.20: Farbkombination einer Besiedlungsphase

Bei Versuchsbeginn 1996 wurden im ersten Markierungsdurchgang sechs Fichten gefunden, die bereits 1995 besiedelt worden sein mussten, aber noch lebende Reste der Käferbrut enthielten. Da die Zeitpunkte der Besiedlung unbekannt waren, wurde für 1995 eine einzige Besiedlungsphase 95/1 ausgeschieden. Ebenfalls wurde 1999 nur in eine Besiedlungsphase 99/1 zusammengefasst, da in diesem Jahr nur ein Markierungsdurchgang nach Ende der Saison durchgeführt wurde.

»Often studies are observational rather than designed, and there is no replication because there is just one unit: the earth!« Noel A. C. Cressie

2.6. Aktivitätsmodell durch Rückverteilung von Fangdaten

Meistens lagen zwischen den Fallenkontrollen mehrere Tage. Die Fangergebnisse lassen daher zunächst nur Aussagen über die Flugaktivitäten der vorangegangenen Fangperiode als Ganzes zu. Um die zeitliche Auflösung der Aktivitäten für die einzelne Fangperiode zu verfeinern, wurde eine neue Rückverteilungsmethode entwickelt.

Die aus den Kontrollterminen stammenden Fangsummen sind zeitlich unregelmäßig verteilt. Sie sollen als stündliche Fangdaten auf die zwischen den Kontrollterminen liegenden Fangperioden zurückverteilt werden. Da die Fallenleerungen jeweils in den frühen Tagesstunden durchgeführt werden konnten, wird als Fangperiode im Rückverteilungsmodell jeweils der Zeitraum vom letzten Kontrolltermin bis einen Tag vor dem aktuellen Kontrolltermin gezählt. Abbildung 2.21 stellt die Rückverteilungsproblematik schematisch dar.

Die Fangzahlen der drei Kontrolltermine 2., 5. und 9. Juni 1998 sind als Balken eingeblendet. Das Modell soll die Fangsumme vom 9. Mai auf die 96 Stunden der vier vorhergehenden Tage 5. bis 8. Juni verteilen, die Fangsumme vom 5. Juni auf die 72 Stunden der drei vorhergehenden Tage 2. bis 4. Juni usw.

2.6.1. Voraussetzungen zur Modellbildung

Die Entwicklung und Anwendung des Modells ist an folgende Voraussetzungen gebunden:

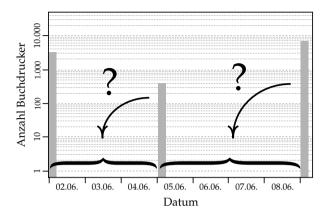


Abb. 2.21: Schematische Darstellung der Rückverteilung

- Für die verwendete Fallenart, die Fangregion und den Fangzeitraum müssen lückenlose und gleichartige Fallendatensätze vorliegen.
- Kenntnisse zur Tagesrhythmik der Tiere sind zwingend notwendig. Für den Buchdrucker sind diese z. B. bei MEYLING (1988) angegeben.
- Aus der Literatur und aus eigenen Beobachtungen ist bekannt, dass die Flugaktivitäten maßgeblich von der Temperatur, der Einstrahlung und den Windverhältnissen abhängen (NIEMEY-ER ET AL. (1995); THALENHORST (1958)).

Die Kenntnis über Art und Stärke dieser Abhängigkeiten sowie die Erfassung von Lufttemperatur, Strahlung, Windgeschwindigkeit und Niederschlag mit stundenweiser Auflösung sind entscheidend für die Qualität des Modells. Das Rückverteilungsverfahren stützt sich auf Fangdaten von Monitorfallen und von Kreuzfallen an stehenden Fichten.

2.6.2. Parametrisierung des Modells

Im Folgenden wird der Verteilungsalgorithmus skizziert. Dabei dienen stundenweise Wetterdaten der Station Bruchberg als Grundlage für die Entwicklung des Modells. Dem eigentlichen Verteilungsvorgang der Fangdaten geht eine rechnerische Gewichtung der Modellparameter voraus, deren Grundzüge kurz charakterisiert werden sollen. Eingang in das Modell finden >von Hand</br>
parametrisierte Gewichtungsfaktoren.

Während Lufttemperatur und Strahlung in weiten Bereichen positiv mit der Flugaktivität korrelieren, wirken Windgeschwindigkeit und Niederschlag dämpfend auf die Aktivität.

Ips typographus (L.) beginnt mit seinen Flugaktivitäten je nach Autor ab einer L u f t t e m p e r a t u r von $16\,^{\circ}$ C (LOBINGER 1994) über $18\,^{\circ}$ C (JOHANN 1984, S. 55ff) bis $20\,^{\circ}$ C (SCHWERDTFEGER (1981, S. 191), BRAUNS (1991, S. 286), ANDERBRANT (1986) und BAKKE (1992)). Eigene Beobachtungen zeigten vereinzelte Anflüge bereits unterhalb von $15\,^{\circ}$ C. Da die stündlichen Mittelwerte der Wetterstationen keine Wärmespitzen (>Flugfenster<) ausweisen können, fließt die Gewichtung der Lufttemperatur mit einer unteren Schwelle von $12\,^{\circ}$ C in das Modell ein (Abbildung 2.22 links oben). Der optimale Schwärmbereich liegt zwischen $20\,^{\circ}$ C und $30\,^{\circ}$ C mit dem Maximum bei $27\,^{\circ}$ C bei Messung auf der Freifläche. Oberhalb von $30\,^{\circ}$ C gehen die Flugaktivitäten sehr schnell zurück (LOBINGER 1994). Als Gewichtungsfaktor für die Lufttemperatur LT_{gew} ergibt sich:

$$LT_{gew} = 0.53 \times \sin\left(\frac{LT}{6} - 3\right) + 0.46$$
 (2.2)

Viele Borkenkäferarten besitzen während der gesamten Flugphase eine ausgeprägte Präferenz für weiße, helle Zonen (SANDERS & HORN 1982). Für mehrere Arten wurde eine positive Phototaxis festgestellt (CHOUDHURY & KENNEDY 1980). In Versuchen mit unterschiedlicher Lichtintensität lagen die Fangzahlen des Buchdruckers aus Pheromonfallen in Sonnenscheinphasen um den Faktor 1,71 höher als bei Bewölkung (LOBINGER & SKATULLA 1996). Da eine erhöhte Lichtintensität i. d. R. auch mit einer erhöhten Helligkeit des

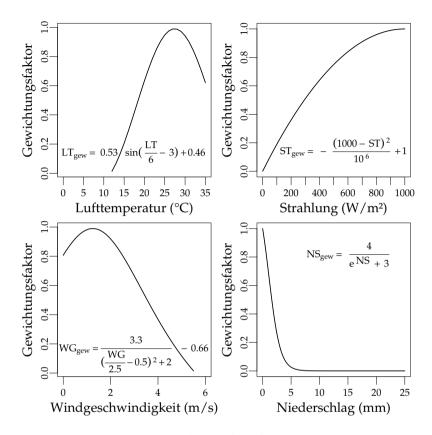


Abb. 2.22: Gewichtung der Klimaparameter

Bestandesinneren einhergeht, werden bei Sonnenschein ebenfalls erhöhte Schwärmaktivitäten im Bestand unterstellt. Im Modell wird die an der Wetterstation BBS gemessene S t r a h l u n g anstelle der Lichtintensität verwendet, da beide tagsüber annähernd proportional verlaufen. Schwache Flugaktivität wurde im Freiland bereits bei Strahlungswerten ab $100\,W/m^2$ registriert (Abbildung 2.22 rechts oben). Für Strahlungswerte zwischen 100 und $600\,W/m^2$ wird vereinfachend ein beinah linearer Zusammenhang zwischen der Strah-

lung und dem Schwärmverhalten angenommen. Der in das Modell einfließende Gewichtungsfaktor ST_{gew} lautet:

$$ST_{gew} = -\frac{(1000 - ST)^2}{10^6} + 1 \tag{2.3}$$

Echte Windstille tritt während des Sommers im Hochharz nur selten auf. Häufig ist dann eine verminderte Flugaktivität zu beobachten. Leichte Windbewegungen scheinen sich positiv auf das Schwärmen auszuwirken. *Ips typographus* (L.) kann über längere Zeit eine mittlere Fluggeschwindigkeit von 1,9 m/s aufrecht erhalten (GRIES 1984, S. 95). Bei niedrigen Windgeschwindigkeit ei ten unterhalb von 2 m/s ist der Käfer daher in der Lage, gegen den Wind Lockquellen anzufliegen. Größere Windgeschwindigkeiten führen schließlich zu einem deutlichen Rückgang der Flugaktivitäten. Im Modell erreicht die Gewichtung der Windgeschwindigkeit ihr Maximum zwischen 1 und 2 m/s (Abbildung 2.22 links unten). Windstille wird mit 80 % des Maximums bewertet. Windstärken oberhalb von 5,5 m/s führen zur Einstellung des Schwärmens. Der Gewichtungsfaktor für die Windgeschwindigkeit WG_{gew} beträgt:

$$WG_{gew} = \frac{3,3}{\left(\frac{WG}{2.5} - 0.5\right)^2 + 2} - 0.66$$
 (2.4)

N i e d e r s c h l ä g e hemmen grundsätzlich die Flugaktivitäten. Während kleine stündliche Niederschlagsmengen von bis zu $2\,mm$ jedoch nur geringen Einfluss ausüben (Abbildung 2.22 rechts unten), dämpft der Gewichtungsfaktor die Rückverteilung bereits ab $4\,mm$ Niederschlag fast auf Null. Oberhalb von $5\,mm$ je Stunde findet danach kein Schwärmen mehr statt. Die Dämpfung wird erreicht über den Faktor NS_{gew} mit:

$$NS_{gew} = \frac{4}{e^{NS} + 3} \tag{2.5}$$

Unter Langtagbedingungen im Labor beginnt die Auswanderung von Jungkäfern des Buchdruckers aus Fichtenstreu und Brutstämmen morgens zwischen 8^{00} und 10^{00} Uhr und endet zwischen

20³⁰ und 22³⁰ Uhr (MEYLING 1988, S. 26ff). Unter Freilandbedingungen werden Flugaktivitäten i. d. R. zwischen 8³⁰ und 21³⁰ Uhr verzeichnet (FUNKE & PETERSHAGEN 1991). Schwärmaktivitäten nach 19³⁰ Uhr bilden die Ausnahme (LOBINGER 1994; BYERS 1983). Dieses zeitliche Fenster konnte im Vorhaben für das Freiland bestätigt werden. Aktivitätsmaxima traten bei etwa 20 °C zwischen 13⁰⁰ und 15⁰⁰ Uhr auf, bei etwa 24 °C lag das Maximum um etwa eine Stunde früher zwischen 12⁰⁰ und 14⁰⁰ Uhr (s. a. MEYLING 1988, S. 93). Die Gewichtung der Tageszeiten ist im Rückverteilungsmodell als Treppenfunktion mit stundenweisen Werten realisiert (Abbildung 2.23). Über den Parameter ¬Tageszeitgew findet die Gewichtung Eingang in Formel 2.6.

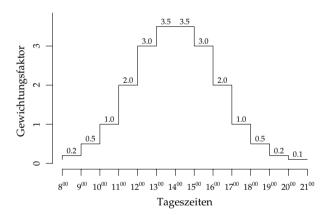


Abb. 2.23: Gewichtung der Tageszeiten

Aus den Gewichtungen der Wetterparameter (${}^{\backprime}LT_{gew}{}^{\backprime}$, ${}^{\backprime}ST_{gew}{}^{\backprime}$, ${}^{\backprime}WG_{gew}{}^{\backprime}$ und ${}^{\backprime}NS_{gew}{}^{\backprime}$) sowie der Tageszeit (${}^{\backprime}Tageszeit_{gew}{}^{\backprime}$) wird ein gemeinsamer Gewichtungsfaktor durch Multiplikation gewonnen:

$$Tageszeit_{gew} \times LT_{gew} \times ST_{gew} \times WG_{gew} \times NS_{gew}$$
 (2.6)

2.6.3. Verteilung der Fangdaten

Die Rückverteilung erfolgt im Wesentlichen in vier aufeinander folgenden Schritten: (a) Nachdem die Wetterdatensätze des betreffenden Jahres nach den Formeln 2.2 bis 2.5 stundenweise gewichtet wurden, wird (b) die Gesamtgewichtung nach Formel 2.6 für jede Stunde des Jahres berechnet. Erst jetzt folgt die Bearbeitung der Fangdaten. (c) Die Fangperioden, d. h. Zeiten zwischen jeweils zwei Kontrollterminen, werden gesucht und als Rückverteilungszeiträume festgelegt. (d) Abschließend wird die Fangsumme je Fangperiode entsprechend der bereits stundenweise vorhandenen Gewichtungen auf die Stunden der Fangperiode aufgeteilt.

Am Beispiel der 23. Kalenderwoche 1998 (2. bis 8. Juni) wird ein Ergebnis des Rückverteilungsalgorithmus dargestellt. Ein komplexer Diagrammtyp ermöglicht die gemeinsame Beurteilung der originalen sowie rückverteilten Fangdaten und der vier berücksichtigten Wetterdatensätze (Abbildung 2.24).

In der unteren Diagrammhälfte repräsentieren umgekehrt parabelförmige Kurven die Tageszeit-Gewichtung Tageszeit_{gew}. Nur innerhalb dieser Bereiche kann überhaupt eine Rückverteilung stattfinden. Weiter fallen in der unteren Diagrammhälfte graue Balken auf. Diese beschreiben in logarithmischer Darstellung die Fallenfänge. Als breite Balken sind die Original-Fangdaten der Monitor-Kontrolltermine aufgetragen. Die schmalen Balken zeigen stundenweise rückverteilte Fangsummen.

Die obere Diagrammhälfte ist horizontal geteilt und wird verwendet, um in linearer Skalierung die vier Wetterdatensätze zu veranschaulichen. Windgeschwindigkeit *WG* und Niederschlag *NS* teilen sich den oberen, Lufttemperatur *LT* und Strahlung *ST* den unteren Abschnitt des linearen Teils.

Innerhalb der Kurve der ›Tagesaktivität‹ resultiert die Rückverteilung der Fallenfänge (schmale Balken) vor allem aus den Gewichtungen der Lufttemperatur und, etwas abgeschwächt, der Strahlung.

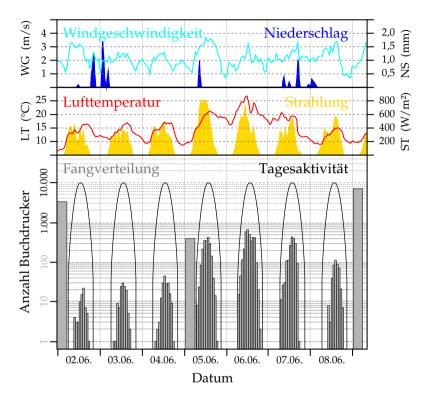


Abb. 2.24: Beispielhafte Verteilung von Fangdaten für die 23. Kalenderwoche 1998 (Testdaten)

Die in der dargestellten Kalenderwoche auftretenden mittleren Windgeschwindigkeiten von 2 m/s üben allenfalls hemmenden Einfluss auf die Rückverteilung aus. Selbst die etwas stärkeren Winde von 3,5 m/s am 5. Mai werden durch besonders hohe Strahlungswerte um $800\,W/m^2$ sowie Temperaturen von knapp oberhalb 20 °C kompensiert.

Ebenso begrenzen schwache Niederschläge von 1 mm (in den Abendstunden des 2. Mai, vormittags am 5. Mai und am frühen

Abend des 7. Mai) die Flugaktivität nur wenig. Erst der etwas stärkere Niederschlag am 3. Juni von bis zu 1,7 mm hätte eine Dämpfung der Gesamtgewichtung zur Folge haben können. Da er in der Nacht fiel, kommt er jedoch nicht zum Tragen.

Dieser Diagrammtyp dient nur der visuellen Überprüfung der Anpassungsgüte der Modellparameter. Bei der Anwendung rückverteilter Fangdaten in dieser Arbeit wurde eine stundenweise Darstellung nicht benötigt.

2.7. Brutherdabgrenzung

Die Entwicklung von Brutherden kann beurteilt werden, indem einerseits vorgefundene Besiedlungsstadien beschrieben und andererseits ihre räumlichen und zeitlichen Änderungen untersucht werden.

Ausgehend von einem besiedelten Baum werden bei hohen Käferdichten benachbarte Bäume unter Umständen ebenfalls zügig besiedelt. Es kommt zu mehr oder weniger ausgedehnten Gruppen besiedelter Fichten, deren Anordnung konzentrisch, aber auch unregelmäßig geformt oder stark zersplittert sein kann.

Brutherde vergrößern sich räumlich oder in der Zahl der betroffenen Individuen durch Neubefall bisher verschonter Bäume innerhalb der Gruppe oder in ihrer Nachbarschaft. Diese Änderungen können innerhalb eines Jahres abgeschlossen sein, sich aber andererseits auch über mehrere Jahre erstrecken. Über die Jahre 1996 bis 1999 existieren für das Untersuchungsgebiet Bruchberg-Süd ausreichend Daten, um Aspekte dieser Brutherdentstehung und -verlagerung (Dynamik) untersuchen zu können.

Im Freiland wurde versucht, während der Markierung besiedelter Fichten Brutherde auszuweisen und gegeneinander abzugrenzen. Dies erwies sich als nicht durchführbar, da die meisten Brutherde einer starken Raum-Zeit-Dynamik unterlagen und sich häufig unscharf überlappten. Eine objektivere, nachvollziehbare Methode musste gefunden werden.

Nachfolgend wird ein Verfahren vorgestellt, das eine rechnerische Abgrenzung mit Hilfe einer Nächste-Nachbarn-Methode und, darauf aufbauend, weitergehende Analysen der Brutherde erlaubt.

2.7.1. Nächste-Nachbarn-Methode

Bei *Quadratmethoden* werden die Beobachtungen in einem Raster definierter Flächen gemacht (Anwendung von Rasterkarten in Abschnitt 2.2.2). Sie haben den Nachteil, von der willkürlichen Wahl

der Größe der Quadrate oder Flächen abhängig zu sein (CRESSIE 1991, S. 602).

Die präzise Information in den Koordinaten der Beobachtungen wird dagegen von *Abstandsmethoden* genutzt. CLARK & EVANS (1954) haben auf Grundlage der Messung des nächsten Nachbarn eines Individuums Methoden entwickelt, um räumliche Muster von mit Koordinaten versehenem Datenmaterial analysieren zu können. In KREBS (1998, S. 192ff) werden einige dieser Methoden für ökologische Fragestellungen erläutert.

Die Entfernung zwischen zwei Nachbarn (n und n+1) kann über deren Koordinaten (x für Rechtskoordinate sowie y für Hochkoordinate) nach dem Satz des Pythagoras ($a^2 + b^2 = c^2$) folgendermaßen ermittelt werden:

Entfernung =
$$\sqrt{(x_n - x_{n+1})^2 + (y_n - y_{n+1})^2}$$
 (2.7)

Wird die Entfernung eines Individuums (hier: Baumes) zu seinem nächsten Nachbarn für *alle* Individuen dieser Region ermittelt, können statistische Probleme vermieden werden, die sonst bei Verwendung von zufälligen Stichproben auftreten würden.

Die gemessene mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn (*NN*) wird über folgende Formel ermittelt:

$$\overline{r}_A=$$
 Mittlere Entfernung zum NN

$$\overline{r}_A=\frac{\Sigma r_i}{n} \qquad r_i= \text{ Entfernung zum } NN \text{ für Individuum } i \qquad (2.8)$$

$$n=\text{ Individuenanzahl der Region}$$

Ist die Größe der Region bekannt, wird nun die Individuendichte ρ (>griech. Rho<) ermittelt:

$$\rho = \text{Individuendichte} = \frac{\text{Individuenanzahl der Region}}{\text{Größe der Region}}$$
(2.9)

Für große Populationen kann dann auf die zu er wart en de Entfernung zum nächsten Nachbarn geschlossen werden. Bei völlig zufälliger räumlicher Verteilung der Individuen wäre die Entfernung \overline{r}_E :

$$\overline{r}_E = \text{Erwartete Entfernung zum } NN = \frac{1}{2\sqrt{\rho}}$$
 (2.10)

Der Aggregationsindex R gibt Auskunft über das Verhältnis der tatsächlichen mittleren Entfernung \overline{r}_A zur erwarteten mittleren Entfernung \overline{r}_E :

$$R = \text{Aggregationsindex} = \frac{\overline{r}_A}{\overline{r}_E}$$
 (2.11)

Bei völlig zufälligem räumlichen Muster beträgt R=1, bei geklumpter Verteilung nähert sich R Null. In regelmäßigen Mustern kann R eine Obergrenze von bis zu ca. 2,15 erreichen.

Da die Standardabweichung s_r der erwarteten Entfernung \overline{r}_E im betrachteten Fall aus vollständig vorliegenden geographischen Daten abgeleitet werden kann, existiert ebenfalls ein einfacher Signifikanztest (z-Test) auf Abweichung von zufälliger Verteilung:

$$z=\text{normale Standardabweichung}$$

$$z=\frac{\overline{r}_A-\overline{r}_E}{s_r} \qquad s_r=0,26136\,/\sqrt{n\rho}$$

$$n=\text{Anzahl Individuen der Region}$$

$$\rho=\text{Individuendichte der Region}$$

Den obigen Gleichungen liegt die Bedingung zu Grunde, dass die zu untersuchende Region von einem ebenfalls kartierten Grenzstreifen (boundary strip) umgeben ist. Liegt dieser nicht vor, ist der Test mit einem systematischen Fehler (Bias) behaftet. Weil kein zusätzlicher Grenzstreifen kartiert wurde, die aufgenommene Region jedoch auch nicht um die Fläche eines Grenzstreifens verringert

werden sollte, wurde behelfsmäßig mit einer Modifikation der Gleichung nach DONNELLY (1978) gearbeitet:

$$\overline{r}_{c} = \overline{r}_{E} + \left[\left(0,051 + \frac{0,041}{\sqrt{n}} \right) \left(\frac{L}{n} \right) \right]$$
 (2.13)

Mit dieser korrigiert en erwarteten Entfernung \overline{r}_c bei Fehlen eines Grenzstreifens kann bei Kenntnis der Länge L der (auch unregelmäßigen) Grenze um die betroffene Region (Umfang) die Standardabweichung s_r aus Gleichung 2.12 korrigiert werden:

$$s_r = \frac{\sqrt{0.07A + \left(0.037L\sqrt{\frac{A}{n}}\right)}}{n} \tag{2.14}$$

wobei A = Fläche der Region

L =Länge der Grenze der Region (Umfang)

n = Individuenanzahl in der Region

Daraus ergibt sich ein korrigierter z-Test, der ab n > 7 angewandt werden kann:

$$z_c=$$
 korrigierte Standardabweichung $z_c=\frac{\overline{r}_A-\overline{r}_c}{s_r}$ $s_r=$ korrigiert aus Gleichung 2.14 $n=$ Anzahl Individuen der Region $\rho=$ Individuendichte der Region

2.7.2. Gruppenbildung

Als Gruppenbildungsmethode wird im Folgenden ein Verfahren bezeichnet, welches zu einem besiedelten Baum alle benachbarten besiedelten Bäume sammelt, die sich innerhalb eines

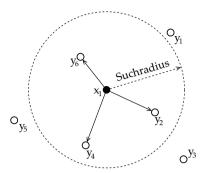


Abb. 2.25: Auffinden von Fichten im Suchradius (Für Baum x_1 werden hier die Nachbarn y_6 , y_2 und y_4 gefunden. Diese bilden gemeinsam eine Baumgruppe. Z. B. Baum y_3 liegt bereits außerhalb des Suchradius von Baum x_1 und wird erst im nächsten Schritt gefunden, wenn von Baum y_2 aus gesucht wird.)

vorgegebenen Suchradius befinden (Abbildung 2.25). Die Entfernungen zwischen den Nachbarbäumen werden durch Anwendung von Formel 2.7 berechnet.

Der Vorgang wird für jeden neuen Baum der so entstehenden B a u m g r u p p e wiederholt. Können keine weiteren Bäume mehr zugeordnet werden, wird eine neue Baumgruppe eröffnet. Der Vorgang wiederholt sich für die verbleibenden Fichten, bis alle (besiedelten) Bäume einer Gruppe zugeordnet sind.

Je größer der vorgegebene Suchradius eingestellt wird, umso mehr (besiedelte) Fichten werden als zusammengehörig betrachtet und umso weniger Gruppen werden ausgewiesen. Der Zusammenhang ist nicht linear und vor allem abhängig von der Kreisflächenzunahme bei größerem Suchradius sowie von der vorgefundenen Baumverteilungsstruktur (regelmäßig, zufällig, geklumpt etc.). In Abbildung 2.26 repräsentieren rote Linien die Entfernungen zwischen Bäumen, welche innerhalb des Suchradius liegen. Bäume mit verbundenen Linien gehören zur selben Gruppe.

Unterschiedliche Suchradien ergeben unterschiedliche Muster. Zur Entscheidung für die geeignetste Gruppenbildung werden die

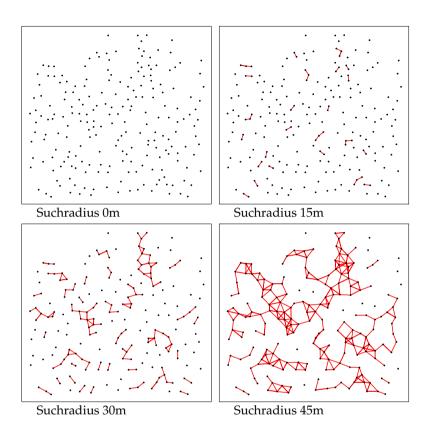


Abb. 2.26: Zunehmende Suchradien führen zu stärkerer Zusammenfassung von Bäumen in Gruppen (Darstellung hier mittels Zufallsdaten, daher sind die Baumabstände sowie sich bildende Baumgruppen nur bedingt realistisch.)

Baumgruppen je Suchradius in Karten dargestellt und mit Freilandbeobachtungen verglichen.

Diese Vorgehensweise ermöglicht nur *baumstandpunktbezoge*ne Auswertungen. *Flächenbezogene* Aussagen sind erst möglich, wenn zusätzlich A u ß e n g r e n z e n um zusammengehörige Bäume gezogen werden. Aus Gründen der rechnerischen Vereinfachung werden sie ermittelt, indem für die Baumgruppen ›konvexe Hüllen‹ berechnet werden (z. B. LEGENDRE & LEGENDRE (1998, S. 751ff) und KALUZNY ET AL. (1997, S. 60f und 100ff)).

Unter einer k on v e x e n Hülle wird ein Polygonzug verstanden, welcher nur die äußersten Punkte einer Punktmenge verbindet (Abbildung 2.27). Liegen einzelne Punkte von der Punktwolke entfernt, ergibt sich eine deutlich größere Polygonfläche und eine entsprechend kleinere Punktdichte.

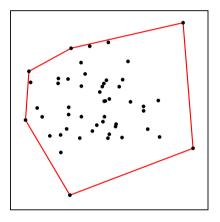


Abb. 2.27: Konvexe Hülle um eine Punktwolke

Der eingesetzte Algorithmus zur Findung des ›Nächsten Nachbarn‹ entstammt dem Zusatzpaket *SPLANCS*, der Algorithmus zur Berechnung der ›konvexen Hülle‹ dem Basispacket der Software ›*R*‹ (R-PROJECT 2000). Das selbstentwickelte Verfahren der ›Gruppenbildungsmethode‹ wurde in ›*R*‹ geschrieben.

2.8. Brutherddynamik

2.8.1. Ermittlung von Schwerpunkten

Der Ausgangspunkt eines Brutherdes lässt sich im Nachhinein nur selten bestimmen. Ein Brutherd kann sich mit der nächsten Käfergeneration in der Nähe fortsetzen. Um diese Entwicklung in Richtung, Entfernung und Stärke quantifizieren zu können, wird ein mathematisches Verfahren vorgestellt, welches für jedes in sich abgegrenzte Stadium eines Brutherdes, also für die >Brutherdphase<, einen Befallsmittelpunkt oder S c h w e r p u n k t berechnet. Die ermittelten Schwerpunkte zeitlich aufeinander folgender Befallsbereiche können dann in Beziehung gesetzt werden, um die Dynamik der Brutherdentwicklung aufzuzeigen.

Aus dem Bereich der Mechanik ist der \gt Schwerpunktsatz \lt bekannt (HÖFLING (1978, S. 188ff), KUCHLING (1977, S. 43)). Dieser leitet den Schwerpunkt S oder Massenmittelpunkt zweier Massenpunkte mit den Massen m_1 und m_2 her, indem die Verbindungslinie der beiden Massenpunkte im umgekehrten Verhältnis der beiden Massen geteilt wird. Nimmt man einen dritten Massenpunkt mit der Masse m_3 hinzu, lässt sich in analoger Weise ein gemeinsamer Schwerpunkt der Massenpunkte ermitteln (Abbildung 2.28). Dann ergeben sich nach Formel (2.16) für den Schwerpunkt von drei Massenpunkten die Koordinaten:

$$x_S = \frac{m_1 x_1 + m_2 x_2 + m_3 x_3}{m_1 + m_2 + m_3}, \quad y_S = \frac{m_1 y_1 + m_2 y_2 + m_3 y_3}{m_1 + m_2 + m_3}.$$
 (2.16)

Wird das Verfahren in gleicher Weise fortgesetzt, können die Koordinaten des Schwerpunktes für beliebig viele Massenpunkte errechnet werden.

Da die Datenmatrix der Baumstandpunkte einen euklidischen Vektorraum repräsentiert (GELLERT ET AL. 1977, S. 402), stellen in unserem Fall die Rechts- und Hochwerte des Gauß-Krüger-Koordinatensystems die x- und die y-Koordinaten dar. Die Massen der

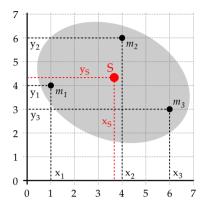


Abb. 2.28: Bildung des Schwerpunktes von drei Massenpunkten

einzelnen Massenpunkte können durch Gewichtungen wie z. B. Befallsparameter besetzt werden. So könnten z. B. unterschiedliche Befallsstärken oder Baumzustände gewichtend einbezogen werden. Da für das Untersuchungsgebiet BBS nicht für alle besiedelten Fichten derartige Daten vorliegen, werden die Massen jedoch auf eins gesetzt, d. h. alle Baumstandpunkte werden gleichgewichtig berücksichtigt.

Im Bereich der hierarchischen Clusteranalysen existiert ein agglomeratives Verfahren, welches ebenfalls als >Schwerpunktmethode< oder >Zentroid-Methode< (*Unweighted Pair-group Centroid Method*) bezeichnet wird (MUCHA 1992, S. 103). Der grundlegende Algorithmus entspricht dem hier vorgestellten Verfahren mit Massenmittelpunkten.

2.8.2. Verlagerung von Schwerpunkten

Ist die Lage der Schwerpunkte bekannt, kann aus ihren Richtungen und Entfernungen untereinander die Verlagerung des Befallsfortschritts errechnet werden. Die Entfernungen und gentspricht dem Vektor von einem Schwerpunkt auf den nächstjüngeren und wird nach Formel 2.7 (Seite 60) ermittelt. Vereinfachend wird nur für die

Ebene gerechnet, d. h. die Hangneigung des Bruchberges bleibt unberücksichtigt.

Die Richtung wird über in der Vermessung übliche trigonometrische Funktionen hergeleitet. Letztere arbeiten jedoch nur in einem Bereich von 0° bis 90°, danach erfolgen Vorzeichenwechsel. Stellt man sich einen Vollkreis vor, so kann dieser in die Quadranten I bis IV aufgeteilt werden (Abbildung 2.29).

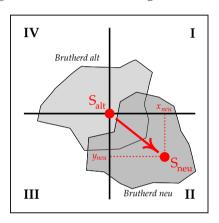


Abb. 2.29: Verlagerung eines Schwerpunktes

In der Mitte des Vollkreises befindet sich der alte Schwerpunkt S_{alt} . Anhand der Größenverhältnisse der x- und y-Koordinaten wird entschieden, zu welchem Quadranten der neue Schwerpunkt S_{neu} gehört. Über folgende vier Fälle ist die Richtung des Verlagerungsvektors bestimmbar:

für Quadrant I mit $x_{neu} > x_{alt}$ und $y_{neu} > y_{alt}$ gilt

$$Richtung = arcsin\left(\frac{x_{neu} - x_{alt}}{Entfernung}\right) \times \frac{180}{\pi}$$
 (2.17)

für Quadrant II mit $x_{neu} > x_{alt}$ und $y_{alt} > y_{neu}$ gilt

$$Richtung = arcsin\left(\frac{y_{alt} - y_{neu}}{Entfernung}\right) \times \frac{180}{\pi} + 90$$
 (2.18)

für Quadrant III mit $x_{alt} > x_{neu}$ und $y_{alt} > y_{neu}$ gilt

$$Richtung = arcsin\left(\frac{x_{alt} - x_{neu}}{Ent fernung}\right) \times \frac{180}{\pi} + 180$$
 (2.19)

für Quadrant IV mit $x_{alt} > x_{neu}$ und $y_{neu} > y_{alt}$ gilt

$$Richtung = arcsin\left(\frac{y_{neu} - y_{alt}}{Entfernung}\right) \times \frac{180}{\pi} + 270$$
 (2.20)

Im dargestellten Fall der Abbildung 2.29 liegt der Schwerpunkt S_{neu} im Quadranten II. Der Verlagerungsvektor zeigt etwa in Richtung 135° (90°+45°), dass entspricht einer südöstlichen Himmelsrichtung.

2.9. Datenmanagement

Die Auswertung komplexer ökologischer Datensätze erzwingt fast immer den Einsatz eines Computers (LEGENDRE & LEGENDRE 1998, S. 26). Dank ausgereifter Programme fällt die Bearbeitung umfangreicher Datensätze zunehmend leichter. Nur selten kann die gesuchte Information in ökologischen Daten mittels einer einzelnen Analyse erschlossen werden. Meist müssen mehrere, unterschiedliche Techniken beherrscht und angewandt werden, um die Daten verwalten und auswerten zu können.

Bei fast allen im Vorhaben eingesetzten Computerprogrammen handelt es sich um sogenannte »Open Source Software» (OPENSOURCE 1998; GNU 1998a) mit offenem Quellcode. Der Programmcode wird mitgeliefert. Er kann überprüft und geändert werden, um an eigene Anforderungen angepasst zu werden. Diese Software konnte vollständig über das Internet bezogen werden. Damit stehen Ökologen heute professionelle, leistungsfähige Analyseprogramme kostenlos zur Verfügung.

Für die Datenaufnahme im Freiland wurden die Urlisten so aufgebaut, dass eine möglichst direkte Umsetzung der Daten in Datenbank-Tabellen möglich war. Die Datenverwaltung erfolgte mittels des Datenbanksystems *PostgreSQL* 7.2.1 (POSTGRESQL 1999). Dieses objekt-relationale System ist leistungsfähig, ressourcenschonend und besonders *SQL*-konform. Es beherrscht u. a. Transaktionen, Rollback, Trigger und viele weitere moderne Datenbanktechniken. Ende 2000 erschien eine ausgezeichnete Einführung und Referenz von MOMIIAN.

Die Datenbank generierte die gewünschten Zusammenstellungen von Daten über Abfragen mittels der Sprache *SQL* (TAYLOR 1998) und speicherte sie wiederum in ASCII-Dateien. Dadurch blieben die Daten für verschiedenste Programme und Systeme lesbar und übertragbar.

Die rechnerische Auswertung und Darstellung konnte weitgehend mit der Programmierumgebung für statistisches Rechnen und

Grafikanalyse >R< (zuletzt Version 1.5.1, R-PROJECT (2000)) durchgeführt werden. Es stellt eine freie Variante des verbreiteten Statistikprogramms >S< bzw. >S-PLUS< dar. Verbindungen zum Datenbanksystem >PostgreSQL< werden über eine Schnittstelle hergestellt, welche als >RPgSQL<-Paket Version 1.0.0 durch TIMOTHY H. KEITT gepflegt wird. Weiter wurden für Auswertungen räumlicher Muster die Pakete >SPLANCS<, >SPDEP<, >SPATIAL< und >TRIPACK< eingesetzt.

Zur Bildbearbeitung wurden die vektororientierten Grafikprogramme *›Sketch‹* und *›xfig‹* sowie das Bitmap-orientierte Programm *›GIMP‹* eingesetzt.

Mit Hilfe des Konstruktionsprogrammes CAD/DRAW $^{(8)}$ 4 Level 2 (TommySoftware $^{(8)}$ 2000) wurden Baumstandpunktkoordinaten erzeugt und ebenfalls in die Datenbank importiert.

Als Betriebssystem wurde das UNIX[®]-Derivat ›FREEBSD‹, zuletzt in Version 4.6 eingesetzt (FREEBSD 1998). Dieses zeichnet sich durch hohe Stabilität, Skalierbarkeit, Geschwindigkeit sowie ressourcenschonendes Verhalten aus.

Der Textsatz wurde mit Hilfe des Makropaketes $\nearrow L^{*}T_{E}X^{2}$ aus dem unter UNIX® verbreiteten Satzsystem $\rightarrow teT_{E}X^{c}$ (Dante 1998) durchgeführt.

KAPITEL 3

Ergebnisse

»Niemand kann Entomologe genannt werden – das Thema ist viel zu umfangreich für einen einzigen menschlichen Verstand ...« Oliver Wendell

3.1. Zum Wetterverlauf im Oberharz 1996 bis 1999

Für die wichtigsten Wetterparameter der Stationen Bruchberg-Süd, Bruchberg-Nord und Quitschenberg (Abschnitt 2.3, Seite 25ff), können aus Platzgründen nur jahresweise Übersichten gegeben werden. Für die Jahre 1996 bis 1998 liegen zusätzlich Angaben der amtlichen Wetterstation Braunlage vor. Etwas ausführlicher werden lediglich die Lufttemperaturen der Fläche Bruchberg-Süd vorgestellt. Soweit erforderlich, erläutern zusätzliche Diagramme Besonderheiten. In späteren Abschnitten werden teilweise differenziertere Wetterdaten angegeben.

3.1.1. Lufttemperaturen

Das Klima des Harzes wird mit zunehmender Höhe geprägt von sinkenden Durchschnittstemperaturen (MELF 1992, S. 5). Für die vier in die Untersuchungen einbezogenen Wetterstationen fällt zunächst auf, dass die mittlere Jahrestemperatur 1996 deutlich unter denen der nachfolgenden Jahre lag (Tabelle 3.1). Dafür war vor allem die lange Kälteperiode vom Anfang des Jahres bis etwa Anfang April verantwortlich (Abbildung 3.1).

Tab. 3.1: Jahreswerte der Lufttemperaturen

		1996	1997	1998	1999
Jahresmittel-	Bruchberg-Süd	4,1	5,8	5,5	6,1
temperatur	Bruchberg-Nord	3,7	5,1	4,7	5,4
(°C)	Quitschenberg	3,8	5,5	5,2	5,9
	(WST) Braunlage	4,6	6,4	6,4	
Wärmster	Bruchberg-Süd	27,8	28,2	29,6	26,9
Tag (°C)	Bruchberg-Nord	28,2	26,9	28,7	25,7
	Quitschenberg	27,4	27,4	29,1	26,5
	(WST) Braunlage	27,9	28,1	31,4	
Kältester	Bruchberg-Süd	-19,0	-16,4	-16,8	-13,4
Tag (°C)	Bruchberg-Nord	-19,5	-17,2	-15,9	-13,0
	Quitschenberg	-18,1	-16,4	-16,4	-13,4
	(WST) Braunlage	-17,9	-18,3	-15,7	
Sommertage	Bruchberg-Süd	4 (17 h)	7 (36 h)	7 (37 h)	6 (22 h)
(Maximum	Bruchberg-Nord	4 (17 h)	7 (23 h)	5 (23 h)	4 (10 h)
>25 °C)	Quitschenberg	4 (12 h)	7 (24 h)	7 (36 h)	7 (17 h)
	(WST) Braunlage	7	11	8	
Frosttage	Bruchberg-Süd	138	133	108	116
(Minimum <0 °C)	Bruchberg-Nord	140	143	122	122
	Quitschenberg	135	136	110	114
	(WST) Braunlage	148	143	98	
Eistage	Bruchberg-Süd	77	35	41	54
(Maximum	Bruchberg-Nord	77	35	41	54
<0 °C)	Quitschenberg	77	35	41	54
	(WST) Braunlage	77	32	40	

Bereits in der zweiten Aprilhälfte 1996 wurde, anders als in den drei nachfolgenden Jahren, die Schwelle von 20 °C Lufttemperatur

sogar überschritten, um Anfang Mai nochmals einen heftigen Einbruch zu erleiden. Am 9. Mai 1996 fiel bei Temperaturen von ca. $-1^{\circ}C$ bis zum Mittag letztmalig etwa 5 cm Neuschnee. Knapp eine Woche später herrschten endgültig Frühlingsverhältnisse bei 10 °C bis 18 °C Lufttemperatur und oft wolkenlosem Himmel.

Der wärmste Tag des Jahres 1996 wurde für die Versuchsfläche Bruchberg-Süd am 7. Juni mit einer Spitzentemperatur von 27,8 °C gemessen (Tabelle 3.1 sowie Maxima in Abbildung 3.1). Insgesamt wurden in diesem Jahr vier Sommertage registriert. Die sommerliche Phase setzte erst ab dem 22. Juli ein und dauerte gut fünf Wochen an. Einem abschließenden Wärmehoch für 1996 mit Temperaturen bis zu 17,6 °C am 3. und 4. September folgte dann der Herbst.

Im folgenden Jahr 1997 stiegen die Lufttemperaturen nach lang anhaltender Kälteperiode vom 2. bis zum 4. Mai erstmals über 15 °C. Am 5. Mai folgte wiederum ein Kälteeinbruch von etwa einer Woche, bis am 11. Mai der Frühling einsetzte. Am 17. Mai wurden sommerliche 25 °C überschritten. Schon am 21. Mai brachen die Temperaturen wieder drastisch ein mit Tagesmaxima teilweise unter 10 °C. Eine zweite Wärmeperiode begann Anfang Juni und dauerte bis Mitte des Monats an. Ab dem 27. Juni begann der eigentliche Sommer, der sich mit starken Schwankungen der Temperaturen bis in die erste Septemberwoche halten konnte. 1997 wurden sechs Sommertage gemessen; der wärmste Tag war der 25. August mit 28,2 °C. Ab Mitte September folgten häufige Kälteeinbrüche mit Temperaturen unterhalb von 10 °C, nur selten wurden 15 °C noch überschritten.

1998 erreichte die mittlere Lufttemperatur erstmals am 29. März mehr als 10 °C. Diese kurze Vorwärmephase dauerte bis zum 1. April an. Erst am 9. Mai wurden 20 °C überschritten. Nach einer Kältephase vom 21. bis 25. Mai wurden am 29. Mai für einen Tag wiederum mehr als 20 °C gemessen. Sommerliche 26,9 °C wurden am 6. Juni registriert. Danach folgte eine weitere Kältephase, die am 12./13. Juni einen Tiefpunkt von deutlich unter 10 °C durchlief. Ein Temperaturmaxima von 26,1 °C wurde kurzzeitig am 21. Juni erreicht. Sommerliche Bedingungen stellten sich jedoch erst wieder ab dem 17. Juli

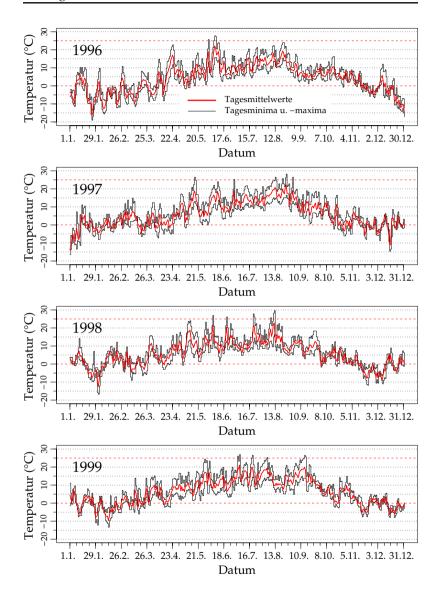


Abb. 3.1: Mittlere Lufttemperaturen, Bruchberg-Süd

ein und hielten bis zum 20. August an. Für den Sommer 1998 wurden sieben Sommertage gemessen, der wärmste Tag war der 12. August mit 29,6 °C. Nach Abschluß des Sommers folgten kältere Tage unter 10 °C bis zum 30. August. Zwei herbstlich Wärmeperioden währten vom 31. August bis zum 11. September sowie vom 19. bis zum 29. September. Beide erreichten Temperaturen zwischen 10 °C und 15 °C. Schon drei Tage später sanken die Temperaturen unter 0 °C.

1999 traten bereits in der zweiten Märzhälfte, dann von Mitte April bis Mitte Mai maximale Temperaturen von über 15 °C auf. Nach einem kurzen Einbruch von unter 5 °C stieg die Höchsttemperatur am 28. Mai auf bis zu 24,4 °C, bevor sie wieder abfiel. Die nächste Wärmeperiode verlief etwa vom 25. Juni bis in die erste Augustwoche. In dieser Zeit wurden sechs Sommertage verzeichnet. Ab dem 11. August gingen die Temperaturen schnell auf 8 °C bis 15 °C zurück. Eine intensive herbstliche Wärmephase setzte ab dem 24. August ein. Mehrmals wurden ungewöhnlich hohe Temperaturen zwischen 20,9 °C und 26,5 °C (14./15. September) registriert. Danach sanken die Temperaturen stetig. Am 19. September wurden letztmalig 20 °C, am 24. September 15 °C überschritten. Ab dem 1. Oktober wurden auch tagsüber 10 °C meist nicht mehr erreicht.

Die Anzahl der Frosttage lag innerhalb der Jahre 1996 und 1997 auf allen Flächen um etwa 140 Tage, 1998 und 1999 waren es knapp zwei Wochen weniger (Tabelle 3.1). Ausgeprägter waren die Unterschiede in der Anzahl der Eistage. Sie waren 1996 mit 77 Tagen mehr als doppelt so häufig wie 1997 mit 35 Tagen. In den nächsten beiden Jahren stieg ihre Zahl leicht wieder an. Der kältes te Tag des Versuchszeitraums wurde am 25. Januar 1996 mit bis zu $-19,5\,^{\circ}\mathrm{C}$ an der Station Bruchberg-Nord gemessen.

Am Winter 1995/96, von dem hier nur Daten der zweiten Hälfte vorliegen, fällt die lange Kälteperiode auf. Ab Jahresanfang 1996 bis zum 10. Mai traten insgesamt 92 Frosttage mit 24 Eistagen auf. Im Winter 1996/97 wurden in der Zeit vom 25. Oktober bis zum 7. Mai an 128 Tagen Temperaturen unter 0 °C mit 17 Eistagen gemessen. Deutlich gemäßigter verlief der Winter 1997/98. In der Zeit vom 16. Oktober bis zum 4. Mai traten Minusgrade an insgesamt

110 Tagen mit nur 5 Eistagen auf. Ebenfalls recht gemäßigt verlief der Winter 1998/1999 mit 118 Frosttagen inklusive 10 Eistagen. Für den Winter 1999/2000 gegen Ende des Untersuchungszeitraums liegen nur Werte bis zum Jahresende vor. Erste Minusgrade traten am 16. Oktober auf. Bis zum Jahresende wurden 47 Frosttage, jedoch keine Eistage verzeichnet. 1999 lagen die kältesten Tage etwa 6 °C über den Werten von 1996.

3.1.2. Bodentemperaturen

Mit Ansteigen der Bodentemperaturen zwischen März und Mai verlässt die sich in der Bodenstreu aufhaltende Buchdruckerfraktion ihren Überwinterungsort. Der Verlauf der Bodentemperaturen und die Schlupfphänologie der Bodenüberwinterer stehen in enger Beziehung. An den drei Wetterstationen Bruchberg-Süd, Bruchberg-Nord und Quitschenberg wurden von 1996 bis 1999 Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe gemessen.

Die jahresweisen Mittelwerte der Bodentemperaturen bewegen sich für die Station Bruchberg-Süd zwischen $5,3\,^{\circ}\text{C}$ und $6,3\,^{\circ}\text{C}$. Für den Quitschenberg liegen diese Mittelwerte zwischen $4,8\,^{\circ}\text{C}$ und $6,2\,^{\circ}\text{C}$ (Tabelle 3.2).

		1996	1997	1998	1999
Jahresmittel-	Bruchberg-Süd	5,3	6,3	6,1	6,3
temperatur	Bruchberg-Nord	4,5	5,4	5,8	6,1
(°C)	Quitschenberg	4,8		5,9	6,2
Wärmster	Bruchberg-Süd	12,1	13,8	13,1	13,1
Tag (°C)	Bruchberg-Nord	13,8	13,4	12,8	12,4
	Quitschenberg	14,1	17,9	16,5	15,5
Kältester	Bruchberg-Süd	0,3	0,6	0,9	0,3
Tag (°C)	Bruchberg-Nord	-2,0	0,3	1,3	1,3
	Quitschenberg	-3,0	0,3	0,3	0,3

Tab. 3.2: Jahreswerte der Bodentemperaturen in 10cm Tiefe

Die lange Frostperiode Anfang 1996 wird auch von den Bodentemperaturen mitgezeichnet (Abbildung 3.2).

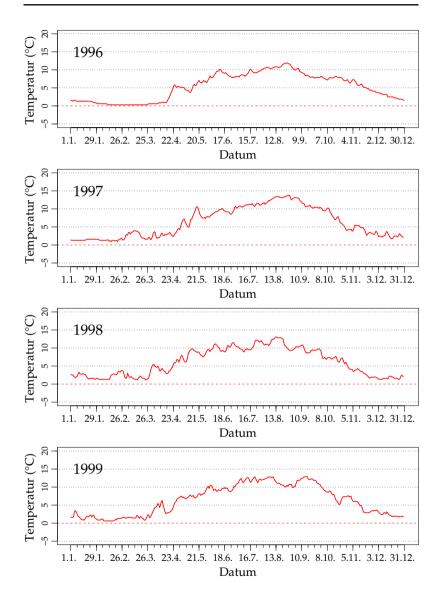


Abb. 3.2: Mittlere Bodentemperaturen, Bruchberg-Süd

1996 lagen alle Mittelwerte niedriger als in den folgenden Jahren; die Bodentemperaturen blieben bis Mitte April unter 2 °C. Die minimalen Bodentemperaturen sanken nur 1996 unter 0 °C, mit Ausnahme des Sonnenhangs Bruchberg-Süd. Der Frost konnte in den anderen Jahren offenbar nicht weit genug in den Boden eindringen. An der Station Bruchberg-Süd erreichten die Bodentemperaturen maximale Werte zwischen 12,1 °C und 13,8 °C. Bruchberg-Nord zeigt vergleichbare Werte. Die Maxima der Quitschenberger Station liegen mit 14,1 °C bis 17,9 °C deutlich höher. Dies kann ein Hinweis auf nicht korrekt justierte Messfühler der Quitschenberg Station sein. Es wäre zu erwarten gewesen, dass der besonnte Hang des Bruchberges mehr Bodenwärme aufnimmt als die ebene, stets kühlere Lage des Quitschenberg.

3.1.3. Niederschläge

Nur bei ausreichendem Niederschlag kann die Wasserversorgung und damit der Harzdruck der Fichten aufrechterhalten werden. Für den Buchdrucker sind stärkere Niederschläge dagegen hinderlich, er muss seine Flugaktivitäten einschränken oder sogar einstellen. Um beide Sachverhalte für die Befallssituation am Bruchberg beurteilen zu können, werden kurz der Jahresverlauf und wichtige Kennwerte der Niederschläge 1996 bis 1999 vorgestellt.

Die Jahres niederschlagssummen der Station Bruchberg-Süd liegt in allen Jahren fast immer oberhalb der Werte der anderen Stationen (Tabelle 3.3). Mit 911 mm bis 1.872 mm Niederschlag bewegen sich die Werte zwischen $-28\,\%$ und $+48\,\%$ des für die amtliche Station Braunlage angegebenen langjährigen Niederschlags derschlags mittels von 1264 mm. Im Vergleich mit den von Seifert (1972) für den Acker-Bruchberg-Kamm als mittlere Jahressumme angegebenen 1.750 mm liegen die Werte für Bruchberg-Süd zwischen $-52\,\%$ und $+7\,\%$. Insgesamt wurden 1996 die geringsten und 1998 die höchsten Niederschlagssummen verzeichnet (Abbildung 3.3).

Niederschläge von Mai bis September liegen innerhalb der Käferaktivitätsphasen. Für diesen Zeitraum waren die

Tab. 3.3: Jahreswerte der Niederschläge

		1996	1997	1998	1999
Jahresnieder-	Bruchberg-Süd	911	1.399	1.872	1.330
schlagssumme	Bruchberg-Nord	854	1.163	1.587	851
(mm)	Quitschenberg	910	1.308	1.677	1.085
	(WST) Braunlage	930	1.291	1.771	
Niederschlag	Bruchberg-Süd	429,0	580,9	715,6	445,9
Mai-September	Bruchberg-Nord	418,5	522,3	649,1	424,5
(mm)	Quitschenberg	437,2	582,3	756,6	405,7
	(WST) Braunlage	388,2	486,2	605,9	
Niederschlags-	Bruchberg-Süd	Okt.	Jul.	Okt.	Mär.
reichster Monat		197,9	243,6	343,7	174,6
(mm)	Bruchberg-Nord	Okt.	Jul.	Okt.	Jun.
		162,8	201,9	349,8	109,4
	Quitschenberg	Okt.	Jul.	Okt.	Dez.
		188,9	278,5	358,0	127,4
	(WST) Braunlage	Okt.	Feb.	Okt.	
		166,6	206,1	432,9	
Niederschlags-	Bruchberg-Süd	Jan.	Jan.	Feb.	Jul.
ärmster Monat		1,7	18,7	61,0	59,1
(mm)	Bruchberg-Nord	Jan.	Jan.	Feb.	Jan.
		14,4	24,5	28,3	6,9
	Quitschenberg	Jan.	Jan.	Feb.	Mai
		10,3	18,2	31,4	55,9
	(WST) Braunlage	Jan.	Jan.	Feb.	
		4,4	17,0	42,0	
Höchster Stun-	Bruchberg-Süd	12,1	23,5	19,1	16,2
denniederschlag	Bruchberg-Nord	17,6	16,9	21,1	12,7
(mm)	Quitschenberg	12,1	14,3	20,3	16,9

Niederschlagssummen 1996 und 1999 relativ gering, 1997 dagegen deutlich höher und 1998 auf allen Flächen am höchsten. Der niederschlagsreichste Monat war 1996 und 1998 jeweils der Oktober und 1997 der Juli. 1999 registrierten alle Stationen in verschiedenen Monaten die höchsten Niederschläge. Der niederschlage Der niederschlage verschiedenen Monaten die Monaten die Stationen der Flächen für 1999 in unterschiedlichen Monaten die Minima.

Während s t u n d e n w e i s e N i e d e r s c h l ä g e von 0,1 mm bis 1,0 mm im Bereich Bruchberg-Süd in den Jahren 1996 bis 1998 einen Anteil um 70 % am Gesamtniederschlag hatten, lag ihr Anteil 1999 nur bei 42 %. Dagegen fiel der Anteil der stundenweisen Niederschläge von 1,1 mm bis 5,0 mm für 1999 mit 54 % sehr hoch aus. In den drei vorangegangenen Jahren lag dieser Anteil knapp unter 30 %. Niederschläge von 10 mm oder mehr traten nur noch an einer oder wenigen Stunden der Jahre auf. Während des gesamten Untersuchungszeitraums wurde nur einmal, am 22. Juli 1997, ein Niederschlag von mehr als 20 mm in einer Stunde registriert.

1996 beträgt der Anteil der Tage am Jahr, an denen von der Station Bruchberg-Süd Niederschläge verzeichnet wurden, 46 %. In den nachfolgenden Jahren ist dieser Anteil mit 60 %, 64 % sowie 57 % deutlich höher (Abbildung 3.3). Die ausdauernde Frostperiode bis Mitte April 1996 dürfte der wesentliche Grund für die relativ geringeren Niederschläge in diesem Jahr gewesen sein.

Abgesehen von der bereits genannten langen Frostperiode verteilen sich Tage mit Niederschlägen auffällig gleichmäßig über die Jahre. Nur selten treten längere niederschlagsfreie Phasen auf (z. B. Mitte November bis Anfang Dezember 1998).

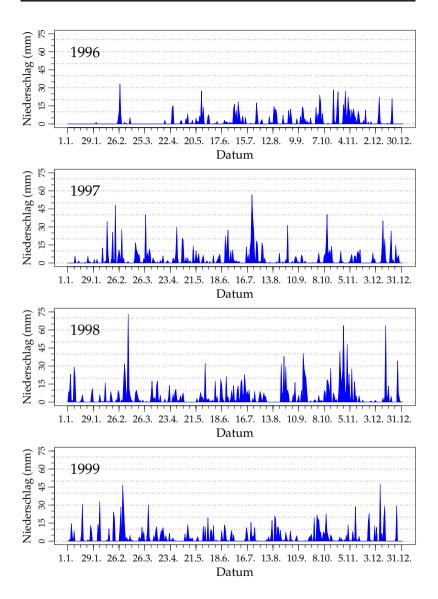


Abb. 3.3: Niederschlagssummen, Bruchberg-Süd

3.1.4. Relative Luftfeuchte

Die Luftfeuchtigkeit ist neben der Temperatur der wichtigste abiotische Faktor für ein Insekt (WEBER 1966, S. 360). Wasserverluste treten bei Insekten hauptsächlich durch Verdunstung auf und hängen somit vom Sättig ung sde fizit der umgebenden Luft ab. Als Sättigungsdefizit wird die Differenz zwischen dem Partialdruck des Wasserdampfes bei Sättigung und dem tatsächlich vorhandenen Wasserdampfdruck bezeichnet. Diese Größe stelllt damit das Gegenteil der relativen Luftfeuchte dar.

Die Anwendung des Sättigungsdefizits ist für ökologische Fragestellungen vorteilhaft, weil die Verdunstung eher diesem proportional ist als der relativen Feuchtigkeit (ODUM 1999, S. 149). Da an den Wetterstationen jedoch nur Sensoren für die Erfassung der relativen Feuchte vorhanden waren, werden im Folgenden ersatzweise deren Werte herangezogen.

Die von den Wetterstationen ermittelten Werte gelten für Freiflächen. Im kühleren und feuchteren Waldinneren liegt die Luftfeuchte rund 5 % höher (FLEMMING 1995, S. 75). Auf der Freifläche der Station Bruchberg-Süd betrug die mittlere Luftfeuchte in den Versuchsjahren zwischen 79,9 % und 83,6 % (Tabelle 3.4). Die Mittelwerte der Stationen Bruchberg-Nord und Quitschenberg sind diesen sehr ähnlich.

		1996	1997	1998	1999
Mittelwert	Bruchberg-Süd	81,1	79,9	83,6	81,4
(%)	Bruchberg-Nord	82,0	80,8	83,2	80,9
	Quitschenberg	81,0	80,7	83,2	80,2
Maximum	Bruchberg-Süd	99,0	98,0	98,0	98,0
(%)	Bruchberg-Nord	99,0	99,0	98,0	98,0
	Quitschenberg	99,0	99,0	99,0	98,0
Minimum	Bruchberg-Süd	9,0	10,0	10,0	21,0
(%)	Bruchberg-Nord	9,0	10,0	10,0	21,0
	Quitschenberg	9,0	10,0	9,0	20,0

Tab. 3.4: Jahreswerte der relativen Luftfeuchte

Die maximale Luftfeuchte befand sich stets nahe unter 100 %, also am Sättigungsbereich der Messsonde. Maximalwerte treten z. B. bei kühlfeuchtem Nebel oder stärkeren Niederschlägen auf. Die minimale Luftfeuchte lag 1996 bis 1998 durchweg um Werte von 10 %, nur 1999 wurden mit 20 % bzw. 21 % gut doppelt so hohe Werte gemessen.

Die Feuchtigkeit ist in der Natur im allgemeinen einem Tagesrhythmus unterworfen, wobei meist die Nachtwerte höher liegen als die Tageswerte (ODUM 1999, S. 149). Die Betrachtung tagesweiser Werte der relativen Feuchte soll die Unterschiede verdeutlichen (Abbildung 3.4).

Der überwiegende Teil mittlerer Tages werte bewegt sich zwischen 50 % und 99 %. Nur an wenigen Tagen im Jahr sinkt die mittlere, tagesweise Luftfeuchte unterhalb von 50 %. Schwankungen der Feuchte vor allem zwischen Tag und Nacht, aber auch während stärkerer Wetterveränderungen innerhalb eines Tages gehen in Mittelwerten weitgehend verloren.

Die tagesweisen Minima und Maxima verdeutlichen, dass sehr kleine Feuchtewerte vor allem in der Vegetationsperiode bei höheren Temperaturen auftreten (vgl. Abbildung 3.1), aber u.a. auch während plötzlicher Kälteeinbrüche im Winterhalbjahr. Besonders große Unterschiede zwischen den Minimum- und Maximumwerten eines Tages treten ebenfalls gehäuft in der Vegetationsperiode auf.

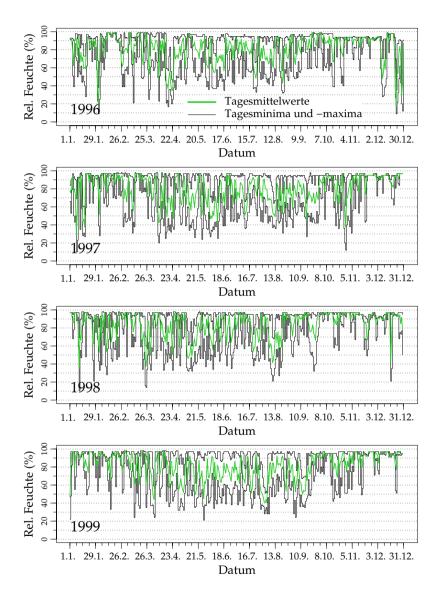


Abb. 3.4: Relative Luftfeuchtigkeit, Bruchberg-Süd

3.1.5. Globalstrahlung

Strahlung ist sowohl für die Fichte als auch für den Buchdrucker von großer Bedeutung. Bei Pflanzen übt sie Einfluss auf deren Wärmehaushalt, auf die Verdunstung, auf das Wachstum (morphogenetische Effekte) und vor allem auf die Photosynthese aus (FLEMMING 1995, S. 62f). Bei Insekten liegt die Bedeutung eher beim sichtbaren Teil des Spektrums der Strahlung, beim Licht. Es beeinflusst die Orientierung im Raum (inkl. Phototaxis) und in erheblichem Maße die Aktivität (u. a. Tages- und Jahresrhythmik) der Insekten (WEBER 1966, S. 364).

Globalstrahlung (die Summe direkter und diffuser Sonnenstrahlung) und Licht stehen zwar nicht in linearer, aber dennoch in enger Beziehung zueinander. Der überwiegende Anteil der an den Wetterstationen stundenweise gemessenen Einstrahlung bestand aus Globalstrahlung. Nicht berücksichtigt wurden die Strahlungswerte bei Dunkelheit, also vor Sonnenaufgang und nach Sonnenuntergang. Diese betragen Null oder liegen nahe bei Null und hätten die Mittelwerte erheblich nach unten gedrückt.

Die jahres weisen Mittelwerte lagen für alle Stationen um $200\,W/m^2$ bei einer Standardabweichung von $15,1\,W/m^2$ (Tabelle 3.5). Bruchberg-Süd wies stets die höchsten, Quitschenberg die niedrigsten Mittelwerte auf.

		1996	1997	1998	1999
Mittelwert	Bruchberg-Süd	205	223	195	218
(W/m^2)	Bruchberg-Nord	199	212	187	217
	Quitschenberg	180	192	177	200
Maximum (W/m^2)	Bruchberg-Süd	900	855	890	945
	Bruchberg-Nord	880	835	915	950
	Quitschenberg	885	900	890	820
Summe (W/m^2)	Bruchberg-Süd	840.243	868.290	724.570	888.310
	Bruchberg-Nord	788.855	831.795	753.545	877.685
	Quitschenberg	727.010	791.815	720.725	834.978

Tab. 3.5: Jahreswerte der Einstrahlung

Innerhalb des Aufzeichnungszeitraums wurden $1.000\,W/m^2$ bei den stunden weisen Strahlung smaxima nicht überschritten. Die höchste Einstrahlung wurde 1999 an der Station Bruchberg-Nord mit $945\,W/m^2$ gemessen. Das geringste Maximum trat im selben Jahr an der Station Quitschenberg mit $820\,W/m^2$ auf.

Strahlung der Jahre zu vergleichen. Die kleinste Strahlungssumme ergibt sich für Quitschenberg 1998, die größte für Bruchberg-Süd 1999. An allen Stationen wurde 1999 die meiste Strahlung gemessen. Ein Jahr vorher erreichte die Strahlung nur 81 % bis 86 % der Summen von 1999.

Über Tagesweise Strahlungsmittel kann die jahreszeitliche Rhythmik der Werte veranschaulich werden. Allgemein nehmen die Mittelwerte im Sommerhalbjahr zu, im Winterhalbjahr dagegen ab (Abbildung 3.5). Häufig treten einzelne oder mehrere Tage mit Strahlungsmitteln auf, die erheblich unter dem Durchschnitt liegen. Verantwortlich ist starke Bewölkung, oft begleitet von Niederschlägen. Derartige strahlungsarme Phasen finden sich z. B. vom 8. bis 25. Februar 1996, vom 12. bis 30. März 1997, vom 30. Juni bis 16. Juli 1998 sowie vom 26. September bis 11. Oktober 1998.

Weitere Hinweise auf Schlechtwetterphasen innerhalb des Tagesverlaufs geben die tagesweisen Strahlungsmaxi-ma. Treten besonders große Abweichungen zwischen Maximum und Mittelwert eines Tages auf, ist dafür wahrscheinlich ein deutliche Wetterveränderung verantwortlich (z.B. am 10. Juni 1996 und am 13. August 1998).

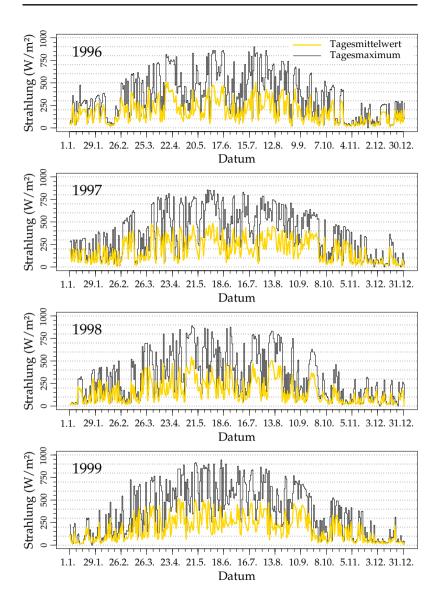


Abb. 3.5: Einstrahlung, Bruchberg-Süd

3.1.6. Windgeschwindigkeiten und -richtungen

Im Westharz kommen die Winde überwiegend aus westlichen Richtungen, insbesondere aus Südwest, gefolgt von West und Nordwest (VON DRACHENFELS 1990, S. 10). Vor allem im April und Mai, den niederschlagsärmsten Monaten, herrschen dagegen häufig ausgeprägte Ostwinde vor. Stürme werden meist aus Südwest bis Nordwest beobachtet. Auf dem Brocken werden höhere Windgeschwindigkeiten gemessen als auf der Zugspitze (MELF 1992, S. 8).

Treten starke, drehende Winde auf, kann es zu Windwürfen kommen, die besonders geeignetes Brutmaterial für Borkenkäfer bieten. Das Auftreten schwacher Winde erleichtert dem Buchdrucker während seiner Suchphase, gegen den Wind fliegend einen geeigneten Wirtsbaum zu finden (GRIES ET AL. 1989).

Über alle Beobachtungsjahre hinweg waren die mittleren Windstärken am Bruchberger Südhang geringer als in den Bereichen Bruchberg-Nord und Quitschenberg (Tabelle 3.6).

		1996	1997	1998	1999
Mittelwert	Bruchberg-Süd	1,8	1,8	1,9	1,8
(m/s)	Bruchberg-Nord	2,4	2,9	3,4	2,7
	Quitschenberg	2,8	3,1	3,6	3,5
Maximum	Bruchberg-Süd	5,7	5,4	5,9	5,5
(m/s)	Bruchberg-Nord	8,6	10,7	12,2	10,1
	Quitschenberg	12,2	13,4	11,9	13,4
Jahressumme	Bruchberg-Süd	15.863	15.691	17.005	15.414
(m/s)	Bruchberg-Nord	20.777	24.567	29.845	23.919
	Quitschenberg	24.274	27.447	31.570	30.306

Tab. 3.6: Jahreswerte der Windgeschwindigkeiten

1998 und 1999 waren die Mittelwerte am Quitschenberg fast doppelt so hoch wie am Bruchberg-Südhang. Die Unterschiede treten noch deutlicher in Erscheinung bei Betrachtung der stunden – weisen Maximalwerte je Jahr und Fläche. Während am Südhang in keinem Jahr Windgeschwindigkeiten von 6 m/s erreicht wurden, lagen diese für den Nordhang zwischen 8,6 und 12,2 m/s,

für den Quitschenberg sogar zwischen 11,9 und 13,4 m/s. Auch die Jahressummen der Windgeschwindigkeiten bestätigen diese Tendenz.

Die Betrachtung der Jahresverläufe für die Station Bruchberg-Süd zeigt, dass die mittleren Tageswindgeschwindigkeiten in der kalten Jahreszeit besonders häufig wechselten (Abbildung 3.6). Innerhalb der Vegetationsperiode wurden einheitlichere Mittelwerte gemessen. Längere Zeiten der Windstille traten relativ selten und nur im Winter auf. Dagegen zeigen die minimalen Tageswerte, dass über das gesamte Jahr verteilt zumindest stundenweise Windstille auftrat. Interessanterweise wurde in den Sommern 1997 und 1998 fast keine Windstille registriert, im Sommer 1999 dagegen recht häufig.

Für den Buchdrucker ist die Windricht ung während seiner Suchphase eine entscheidende Wettergröße. Vom Wind werden ihm Duftstoffe zugetragen, die ihn zum bruttauglichen Substrat führen. Anhand von *Windrichtungsverteilungs-Diagrammen* (Einführung Seite 27*f*) werden die gemessenen Windrichtungen der Station Quitschenberg charakterisiert.

Die Verteilung der Windrichtungen der Gesamtjahre zeigt, dass im Untersuchungszeitraum kaum nördliche bis östliche Winde vorhanden waren (Abbildung 3.7).

1996 und 1997 herrschten meist südsüdöstliche Winde vor, mit einem abgeschwächten Gegenpol von nordnordwestlichen bis nordwestlichen Winden. Die nachfolgenden Jahre 1998 und 1999 zeigen eine Verschiebung der Hauptwinde in südsüdwestliche Richtung. Nordnordwestliche bis nordwestliche Winde traten nun noch abgeschwächter auf. Westliche bis westsüdwestliche Windrichtungen waren an der Station Quitschenberg nur schwach vertreten.

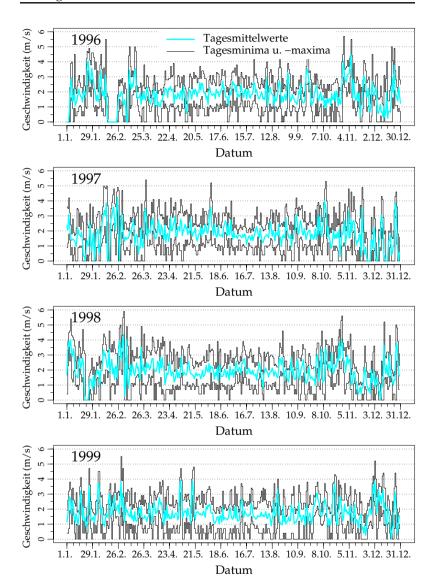


Abb. 3.6: Windgeschwindigkeiten, Bruchberg-Süd

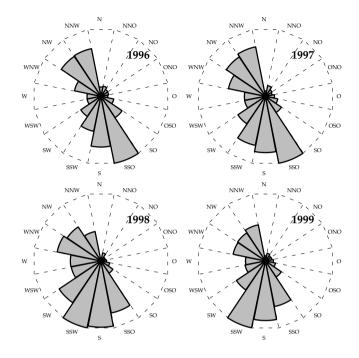


Abb. 3.7: Windrichtungsverteilung, Quitschenberg

3.2. Übersicht der Fangjahre und Fallentypen

Alle eingesetzten Fallentypen sind danach ausgewählt worden, den Buchdrucker *Ips typographus* (L.) möglichst optimiert zu fangen. Folgende Borkenkäferarten, -gattungen bzw. -familien wurden bei der Auszählung der Fallenfänge berücksichtigt:

- Ips typographus (L.) (Buchdrucker oder Großer achtzähniger Fichtenborkenkäfer)
- *Ips amitinus* (EICHH.) (Kleiner achtzähniger Fichtenborkenkäfer)
- Pityogenes chalcographus (L.) (Kupferstecher oder Sechszähniger Fichtenborkenkäfer)
- Xyloterus lineatus (OL.) (Gestreifter Nutzholzborkenkäfer)
- Polygraphus poligraphus (L.) (Städteschreiber oder Kleiner bzw. doppeläugiger Fichtenbastkäfer)
- Hylastes cunicularius ER.
 (Schwarzer Fichtenbastkäfer)
- Hylurgops palliatus (GYLL.) (Gelbbrauner Fichtenbastkäfer)

Die jahresweisen Fangzahlen wichen teilweise erheblich voneinander ab (Tabelle 3.7). Verantwortlich für die Unterschiede waren die jahresweise wechselnde Anzahl eingesetzter Fallen und wechselnde Anteile der verwendeten Fallentypen. Gleichzeitig veränderte sich die Aktivitätsdichte der untersuchten Borkenkäfer.

Die hohen Fangzahlen von *Pityogenes chalcographus* (L.) im Jahr 1996 kamen vor allem durch den Einsatz von zwei mit ChalcoPrax[®] bestückten Monitoren zustande. Diese beiden Fallen fingen knapp 74 % der Kupferstecher.

Die extrem hohe durchschnittliche Fangzahl je Falle bei *Ips ty-pographus* (L.) für 1999 sind in erster Linie darauf zurückzuführen, dass im Wesentlichen Monitorfallen zum Einsatz kamen. In den vorangegangenen Jahren setzte sich die Gesamtanzahl an Fallen zu einem Großteil aus Kreuzfallen zusammen.

Fangzahlen gesamt 1996 1997 1998 1999 140.112 249.148 83.262 128.117 Ips typographus Pityogenes chalcographus 29.796 999 2.740 1.163 Xyloterus lineatus 1.916 936 8.101 46 Polygraphus poligraphus 0 13 Hylurgops u. Hylastes 4.507 8.356 18.152 25 278.141 129,364 Summe 119.481 150.403 Gesamtanzahl Fallen 153 174 192 16 mittlere Fangzahlen je Falle 805 1.298 8.007 Ips typographus 544 Pityogenes chalcographus 195 6 14 72 Xyloterus lineatus 13 42 3 6 1 Polygraphus poligraphus 0 0 0 Hylurgops u. Hylastes 29 48 95 2

Tab. 3.7: Borkenkäfer-Fänge, jahresweise

Tab. 3.8: Absolute und relative Buchdruckerfänge

	Fangzahlen gesamt					
Fallentyp	1996	1997	1998	1999		
Monitorfalle	62.896	94.656	199.202	127.645		
Kreuzfalle	20.115	33.170	32.447			
Stammeklektor	96	11.548	14.069	467		
Emergenzfalle	155	738	1.862	5		
Bodeneklektor			1.568			
Summe	83.262	140.112	249.148	128.117		
	n	nittlere Fanga	zahlen je Fall	e		
Monitorfalle	5.718	10.517	22.134	14.183		
Kreuzfalle	162	240	219			
Stammeklektor	48	2.310	2.345	156		
Emergenzfalle	10	37	116	1		
Bodeneklektor			143			

Für *Ips typographus* (L.) soll nun die wechselnde Aktivitätsdichte je Jahr genauer betrachtet werden. Dazu werden die Fänge nach Fallentypen gegliedert (Tabelle 3.8).

Die pheromonbestückten Monitorfallen enthielten wie erwartet die größten Fänge. Viele Kreuzfallen waren an Fichten befestigt,

3. Ergebnisse

die im Laufe des Jahres besiedelt wurden. Die dadurch entstandene Lockwirkung hatte zur Folge, dass die zweitgrößte Fangsumme in jedem Jahr auf die Kreuzfallen entfiel. Ein jahresweiser Vergleich der absoluten Fangzahlen wird durch die unterschiedliche Anzahl eingesetzter Fallen erschwert. Erst die Angabe mittlerer Fangzahlen je Falle ermöglicht direkte Vergleiche zwischen den Jahren sowie zwischen den Fallentypen. Die zur Herleitung der relativen Fangzahlen benötigte Anzahl Fallen kann Abschnitt 2.4 (Seite 31ff) entnommen werden.

Die relativen Monitorfänge verdeutlichen, dass die Flugaktivität von 1996 bis 1998 zunächst um 84 % und dann nochmals um 110 % anstieg, bevor sie 1999 wieder abfiel und nur noch 64 % des Vorjahres erreichte. Die Kreuzfallenfänge erreichten ihr Maximum je Falle 1997. Stammeklektoren und Emergenzfallen fingen wie die Monitore 1998 die größten Käfermengen.

3.3. Verlassen der Winterquartiere

Der in Fichtenstämmen, -stubben oder im Boden überwinternde *Ips typographus* (L.) muss zunächst sein Winterquartier verlassen, bevor er seine Flugtätigkeit aufnehmen kann. Dieser Straten wechsel wurde für Stammüberwinterer mittels Stammeklektoren und Emergenzfallen und für Bodenüberwinterer mittels Bodeneklektoren registriert.

3.3.1. Stammüberwinternde Buchdrucker

Der Einsatz von Stammeklektoren und Emergenzfallen ermöglicht für besiedelte Fichten die Beobachtung der Schlupfphänologie abwandernder Altkäfer nach erfolgter Brutanlage sowie auswandernder Jungkäfer nach erfolgreicher Entwicklung. Da nicht alle Jungkäfer noch im ersten Jahr ihren Brutstamm verlassen, können durch Belassen der Fallen am Stamm überwinternde Käfer beim Schlupf im Folgejahr abgefangen werden.

Über drei Winter waren acht Stammeklektoren an fünf Brutstämmen installiert und im folgenden Frühjahr auf schlüpfende Käfer kontrolliert worden (Tabelle 3.9). Eine terminweise Auflistung der Stammeklektorfänge kann im Anhang nachgelesen werden (Tabellen A.13 bis A.15, Seite 245ff).

Fichte	Falle	1996	1997	1998	1999
4601	SE1	23	280		
4601	SE2	73	1.453		
6100	SE1		2.262	429	
6701	SE1		5.124	1.086	
6701	SE2		2.429	1.513	
1199	SE1			2.108	73
6766	SE1			2.251	172
6766	SE2			5.682	222

Tab. 3.9: Fangsummen der Stammeklektoren

Für Fichte 4601 lagen die Fänge beider Stammeklektoren nach Überwinterung deutlich über denen des Besiedlungsjahres 1996. Dagegen wurden 1998 an den Fichten 6100 und 6701 nach Überwinterung erheblich weniger Käfer gefangen als im Besiedlungsjahr 1997. Nach Überwinterung 1998/99 schlüpften sogar weniger als 10 % der Käfer des Besiedlungsjahres.

Der Schlupfbeginn sowie die maximale Auswanderung zeigen eine starke Bindung an die Lufttemperaturen (Abbildung 3.8).

Im Wesentlichen schien der Schlupfbeginn vom Überschreiten der Schwelle von 9 °C mittlerer Lufttemperatur abzuhängen. Die Durchschnittstemperaturen der dem Schlupfbeginn vorausgegangenen Woche lagen in allen drei Jahren zwischen 9,1 °C und 9,3 °C. Der maximale Fang trat 1997 am 23. Mai, 1998 am 11. Mai sowie 1999 am 14. Mai auf.

Während Stammeklektoren die Ab- und Auswanderung von *Ips typographus* (L.) an liegenden Stämmen registrierten, wurden für stehende Stämme E m e r g e n z f a l l e n eingesetzt. Insgesamt waren über vier Jahre 28 Emergenzfallen an 14 Fichten installiert (Tabelle 3.10).

	19	96	19	97	19	98	19	99
Fichte	EF1	EF2	EF1	EF2	EF1	EF2	EF1	EF2
4733	1	24						
4734	17	45						
4735	0	31						
4683	3	3	54	44				
4752	9	10	46	40				
4765	7	5	15	13				
7196			28	5	29	21		
7221			14	40	350	462		
7461			18	144	44	150		
7465			108	66	221	193		
7936			29	16	38	150		
7940			20	37	14	133		
6396					1	13	0	1
7253					17	26	0	4

Tab. 3.10: Fangsummen der Emergenzfallen

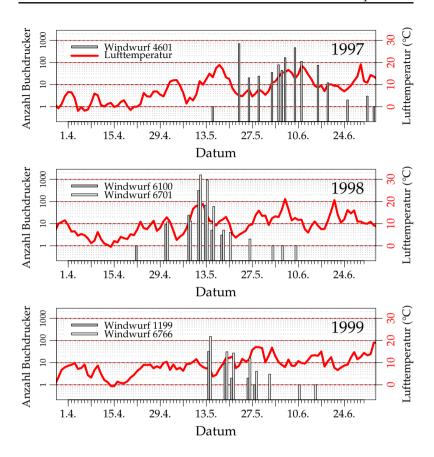


Abb. 3.8: Überwintererschlupf aus Stammeklektoren

Zu Beginn des Untersuchungszeitraumes wurden sechs bereits 1995 besiedelte Fichten vorgefunden. An drei dieser Fichten (4733 bis 4735) wurden zu Versuchsbeginn je zwei Emergenzfallen installiert, um überwinternde Buchdrucker abzufangen. Daher konnte bei stehenden Stämmen der Überwintererschlupf für alle vier Spätwinter des Untersuchungszeitraums beobachtet werden.

Die Fangzahlen nach Überwinterung lagen in fast allen Fällen erheblich über denen des Besiedlungsjahres. Neben Falle EF1 an Fichte 7940 bildeten lediglich die Fichten 6396 und 7253 Ausnahmen. Für letztere wurden bereits im Besiedlungsjahr nur geringe Fänge registriert, die nach Überwinterung fast auf Null zurückgingen.

Der Beginn des Schlupfes ähnelt sehr den bei Stammeklektoren beobachteten Zeiten (Abbildung 3.9). 1996 wurden erste Fänge in den Emergenzfallen am 31. Mai registriert, 1997 am 13. Mai, 1998 bereits am 1. April und 1999 erst wieder am 3. Mai. Der größte Fang trat 1996 am 6. Juni auf. Für 1997 kann kein eindeutiges Maximum festgestellt werden. Drei ähnlich hohe Fangzahlen lieferten die Fallen am 12. und 23. Mai sowie am 9. Juni. 1998 traten die höchsten Fänge an den Terminen 11. und 13. Mai auf. 1998 konnten fast keine Fänge mehr verzeichnet werden.

Der Schlupf überwinterter Buchdrucker an stehenden Stämmen zieht sich, zumindest bei Verwendung von Emergenzfallen, weit in das Jahr hinein. Nur der Schlupfbeginn lässt sich klar abgrenzen.

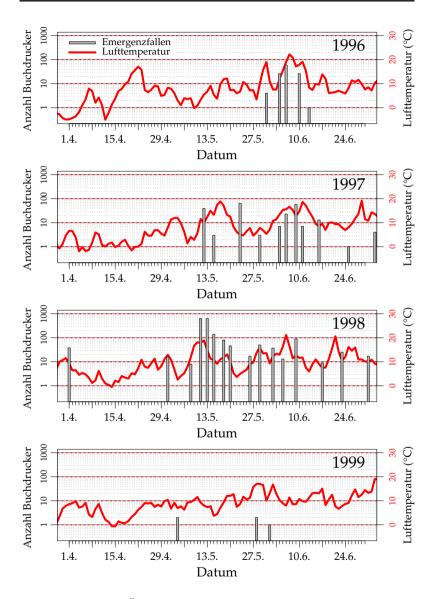


Abb. 3.9: Überwintererschlupf aus Emergenzfallen

3.3.2. Bodenüberwinternde Buchdrucker

Ein erheblicher Anteil der Buchdrucker überwintert im Boden. Mit Hilfe von Bodeneklektoren können Aussagen über die Anzahl der den Boden verlassenden Käfer sowie den Schlupfverlauf getroffen werden. Von Anfang April bis Mitte Juni 1998 wurden elf Bodeneklektoren eingesetzt. Eine Aufführung der Fangsummen nach Termin und Falle findet sich im Anhang, Tabelle A.17 (Seite 249).

Die Schlupfrate aus dem Boden stand in enger Beziehung zum Verlauf der Bodentemperaturen (Abbildung 3.10).

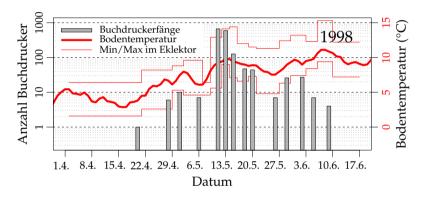


Abb. 3.10: Verteilung der Bodeneklektorfänge, Bruchberg-Süd 1998

Die von der Station Bruchberg-Süd gemessenen Temperaturen lagen am 1. April noch unter 14 °C in der Luft sowie nur knapp über 5 °C im Boden (10 cm Tiefe). Der erste Buchdrucker wurde am 20. April bei nur 3,8 °C mittlerer Bodentemperatur registriert. Als bisheriges Maximum seit Installation der Bodeneklektoren wurden 6,4 °C verzeichnet. Acht Tage später verließen einige weitere Käfer den Boden bei nun 6,7 °C Bodentemperatur. Während der nächsten Kontrolltermine lagen die Verhältnisse nicht viel anders. Erst am 11. Mai hatte sich der Boden bei einer Lufttemperatur von bis zu 17,2 °C auf bereits 9,3 °C erwärmt. Nun wurden Schlupfraten von

mehreren hundert Tieren je Kontrolltermin erreicht. Die Bodentemperatur stieg bis zum 9. Juni noch bis auf 10,9 °C an. Die Mehrzahl der Käfer hatte jedoch bis zum 15. Mai den Boden verlassen.

In den Eklektoren installierte digitale Minimum-Maximum-Thermometer erfassten die Bodentemperaturen unter den Fallen in 10 cm Tiefe (Abbildung 3.10). Diese jeweils für die Zeiträume zwischen den Kontrollterminen berechneten Werte verdeutlichen die tagesweisen Schwankungen. So traten in der Zeit maximaler Schlupfraten Mitte Mai kurzzeitige Höchstemperaturen im Boden von 13,0 bis 14,4 °C auf. Am 9. Juni wurden im Boden sogar Temperaturen von 15,3 °C erreicht. Messungen im Boden unterhalb der Eklektoren zeigten außerdem, dass die Bodentemperaturen durch die Fallen kaum beeinflusst wurden (Abbildung 3.11).

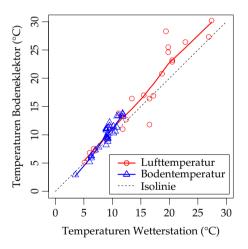


Abb. 3.11: Einfluss des Bodeneklektors auf Temperaturen

Für die Lufttemperaturen innerhalb der Bodeneklektoren ergab sich dagegen mit zunehmender Außentemperatur eine stärkere Erhöhung im Fallenzelt. Während unterhalb von 17,5 °C Außentemperatur im Zelt nur etwa 1 °C mehr gemessen wurde, betrug der Unterschied oberhalb von 17,5 °C etwa 3 °C.

3.4. Flugaktivität des Buchdruckers

Die Verwendung von Monitorfallen diente der Erfassung der Flugaktivität von *Ips typographus* (L.). Über die Jahre 1996 bis 1999 wurden im Untersuchungsgebiet neun mit PheroPrax[®] bestückte Monitore MB01 bis MB09 eingesetzt (Abbildung 2.3, Seite 15). 1996 wurden zusätzlich zwei mit ChalcoPrax[®] bestückte Monitore (MB10 und MB11) zum Nachweis von *Pityogenes chalcographus* (L.) betrieben.

Die Fangsummen je Monitorstandort zeigten jahresweise viele Ähnlichkeiten (Tabelle 3.11). Eine nach Fangterminen detaillierte Auflistung findet sich in den Tabellen A.1 bis A.4 (Seite 233ff) des Anhangs.

Falle	1996	1997	1998	1999	Summe
MB01	7.635	15.280	18.226	20.257	61.398
MB02	5.572	5.182	24.865	14.669	50.288
MB03	8.172	5.804	38.428	20.658	73.062
MB04	5.259	8.208	24.158	14.978	52.603
MB05	16.025	19.749	33.102	12.668	81.544
MB06	6.281	19.703	30.366	18.640	74.990
MB07	7.513	11.499	17.434	15.517	51.963
MB08	1.837	2.847	5.852	4.110	14.646
MB09	4.585	6.384	6.771	6.148	23.888
MB10	6				6
MB11	11				11
Summe	62.896	94.656	199.202	127.645	484.399

Tab. 3.11: Buchdruckerfänge je Monitor

Fast alle Fangsummen waren 1998 am größten. Nur Monitorfalle MB01 fing 1999 am meisten. Die kleinsten Fänge wurden im Allgemeinen 1996 registriert, mit Ausnahme der Monitore MB02 und MB03, die ihr Minimum 1997 durchliefen sowie des Monitors MB05 mit seinem Minimum 1999.

Die Flugaktivitäten im südöstlichen Bereich des Untersuchungsgebiets wurden durch die Monitore MB01 bis MB03, die Aktivitäten im oberen Bereich des östlichen Versuchsabschnitts durch die Monitore MB05 bis MB07 mitgezeichnet (Abbildung 2.3). Aufgrund der

vorgefundenen Bestandesstrukturen konnte nur ein Monitor (MB04) im oberen Bereich des mittleren Versuchsabschnitts installiert werden. Der nahe der Wetterstation installierte Monitor MB08 wies mit Abstand die geringsten Fangsummen auf. Diese und die Fangzahlen des ebenfalls auf der großen Freifläche isoliert stehenden Monitors MB09 bestätigen für das Untersuchungsgebiet, dass Buchdrucker während ihrer Dispersionsphase auch größere Freiflächen überqueren und außerhalb von Fichtenbeständen anzutreffen sind (z. B. Sanders 1987; Nilssen 1984, 1978; Platonoff 1940).

Ein Vergleich der Jahresverläufe lässt weitere Details erkennen (Abbildung 3.12). 1996 können zwei Aktivitätsphasen voneinander getrennt werden. Die erste Phase erstreckte sich von etwa Mitte Mai bis Ende Juni, die zweite von Mitte Juli bis Mitte September. Für die nachfolgenden Jahre waren derartige zeitliche Trennungen nicht mehr feststellbar. Lediglich die Fangzahlen schwankten erheblich. In den Diagrammen wird ein deutlicher Zusammenhang zwischen den Fanghöhen und der Lufttemperatur ersichtlich. Zeiten stärkerer Niederschläge haben ebenfalls geringere Flugaktivitäten zur Folge.

Hohe Fangzahlen wurden 1996 am 31. Mai (1 Fangtag), 4. Juni (4 Fangtage) und 31. Juli (6 Fangtage) ermittelt. Der größte Fang des Jahres wurde am 13. August (7 Fangtage) mit 13.164 Buchdruckern registriert (20 % der Jahresfangsumme). 1997 wurden wiederum vier hohe Fänge verzeichnet (15., 16. und 19. Mai und 14. Juli mit 3, 1, 3 sowie 3 Fangtagen). Mit 13.336 Buchdruckern war der Fang vom 19. Mai der größte des Jahres (14 % der Jahresfangsumme). 1998 traten drei hohe Fänge am 11. Mai (3 Fangtage), 23. Juni (6 Fangtage) und 1. Juli (8 Fangtage) auf. Bei Betrachtung des gesamten Untersuchungszeitraumes wurde das größte Fangaufkommen am 11. Mai 1998 mit 123.099 Buchdruckern registriert (62 % der Jahresfangsumme). Dieser Wert liegt noch erheblich über den Summen von 1996 und 1997 (Tabelle 3.11). 1999 folgten nur noch zwei höhere Fangsummen am 28. Mai (2 Fangtage) und 8. Juli (9 Fangtage). Mit 64.920 Buchdruckern am 28. Mai (51 % des Jahresfangs) und einer Jahressumme von 127.645 Buchdruckern lagen die Fänge deutlich über dem Niveau von 1996 und 1997.

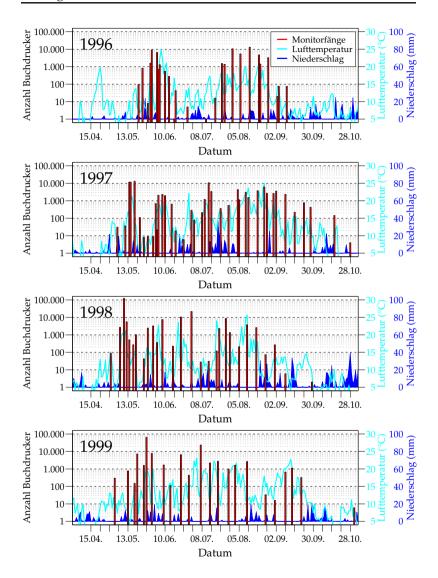


Abb. 3.12: Monitorfänge im Jahresverlauf

3.4.1. Aktivitätsdichte im Jahresverlauf

Eine Beurteilung der Flugaktivitäten über den Jahresverlauf wird durch die ungleichmäßige Verteilung der Monitorleerungstermine erschwert. Eine feinere, gleichmäßige zeitliche Auflösung der Fangzahlen kann im Nachhinein unter bestimmten Bedingungen über eine R ü c k v e r t e i l u n g erreicht werden. Als Grundlage einer Rückverteilung der Fallenfänge dient das Aktivitätsmodell (Abschnitt 2.6, Seite 50ff).

Für die bereits eingeführten Monitorfangdaten der Jahre 1996 bis 1999 werden im Folgenden rückverteilte Fangzahlen vorgestellt. Je Fallenleerungstermin wurde die Summe aller Monitorfänge verwendet. Die Rückverteilung erfolgte *stundenweise*. Die folgenden Darstellungen und Bewertungen werden dagegen in *Tagessummen* zusammengefasst (Abbildung 3.13). Soweit nicht anders angegeben, erfolgen die Angaben zu Monitorfängen im Folgenden aus rückverteilten Daten.

Im jahresweisen Vergleich ist der Verlauf der rückverteilten Aktivitätswerte dem der Originalfänge sehr ähnlich (Abbildung 3.12). Unterschiede treten vor allem in der genauen Lage von Spitzenwerten, aber auch in der Lage und Dauer inaktiver Phasen auf.

Die dargestellten Temperaturen wurden über die Stunden möglicher Flugaktivitäten zwischen 8⁰⁰ und 22⁰⁰ Uhr gemittelt. Die Niederschläge stellen Tagessummen dar. Globalstrahlung und Windgeschwindigkeit wurden ebenfalls vom Rückverteilungsalgorithmus berücksichtigt, aus Gründen der Übersichtlichkeit jedoch nicht abgebildet.

Spanne der Flugaktivitätszeiten nach Rückverteilung

Der Beginn der Flugaktivität setzte 1996 witterungsbedingt erst am 14. Mai, in den drei folgenden Jahren dagegen bereits etwa zwei Wochen früher ein (Tabelle 3.12). Die letzten Flugtage des Jahres zeigten größere Abweichungen. 1996 und 1998 endete die Flugaktivität gegen Ende der ersten Septemberwoche und damit

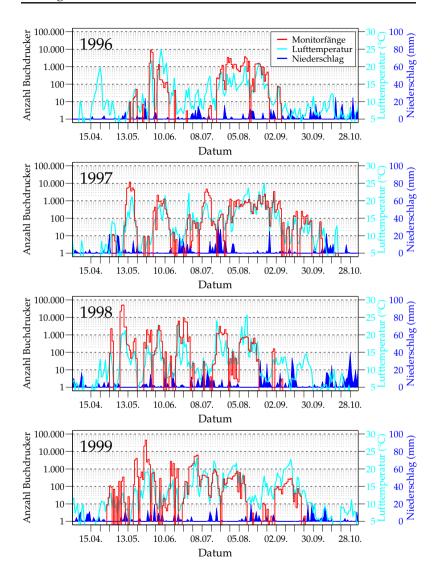


Abb. 3.13: Rückverteilung der Monitorfänge

gut sechs Wochen früher als 1997. 1999 endeten die Flugaktivitäten am 24. September.

Flugaktivität	1996	1997	1998	1999
Beginn	14.05.	02.05.	30.04.	28.04.
Ende	05.09.	19.10.	07.09.	24.09.
Flugzeit	114 Tage	170 Tage	130 Tage	149 Tage
Davon Flugtage	68 Tage	122 Tage	87 Tage	118 Tage
Anteil an Flugzeit	60 %	72 %	70 %	79 %

Tab. 3.12: Eingrenzung der Flugaktivitätszeiten

Klimatische Faktoren wie Luft- und Bodentemperaturen üben nicht nur großen Einfluss auf das Schlupfverhalten der Überwinterer aus (BIERMANN 1977; BENDER 1948), sondern bestimmen ebenso den Zeitpunkt des Flugbeginns. Die G e g e n ü b e r s t e l l u n g v o n F l u g b e g i n n u n d S c h l u p f b e g i n n aus den Überwinterungsstraten (Abschnitt 3.3, Seite 97ff) erbrachte für die meisten Jahre keine zufriedenstellende Klärung, so dass ungewiß bleibt, woher der Großteil flugbereiter Käfer stammte (Tabelle 3.13).

1996 1997 1998 1999 Tag Diff. Tag Diff. Diff. Tag Diff. Tag Flugbeginn 14.05. 02.05. 30.04. 28.04. Emergenzfallen 31.05. 12.05. +1001.05. 01.05. +3+17+1+13Stammeklektoren 15.05. 22.04. -814.05. +16-10Bodeneklektoren 20.04.

Tab. 3.13: Vergleich Schlupf- und Flugbeginn

Nur 1998 lagen die Zeiten des Schlupfbeginns entweder deutlich vor Flugbeginn ($-8\,$ bzw. $-10\,$ Tage) oder, bezogen auf Emergenzfallenfänge, zumindest im Bereich des Flugbeginns ($+1\,$ Tag). In den anderen Jahren registrierten die Fallen den Schlupfbeginn erst deutlich nach Beginn der Flugaktivität ($+3\,$ bis $+17\,$ Tage).

Als eine mögliche Ursache kommt in Betracht, dass es sich bei den Eklektordaten nicht um rückverteilte, sondern originale Fangdaten handelt. Daher kann der tatsächliche Schlupftermin jeweils einige Tage vorher stattgefunden haben. Von einer Rückverteilung auch dieser Fangdaten wurde abgesehen, da die notwendigen Modellparameter nicht ausreichend bestimmt werden konnten.

Eine zweite mögliche Ursache für die zeitlichen Unstimmigkeiten kann in der räumlichen Verteilung der Eklektorfallen liegen. Vermutlich hätte eine umfangreiche Bestückung von besiedelten Bestandesrändern zur Ermittlung früherer Schlupftermine geführt.

Die Dauer der Käferflugsaison war 1996 mit nur 114 Tagen (16,3 Wochen) besonders kurz. Diese Saison startete als späteste der vier Jahre und wurde wegen schnell sinkender Temperaturen frühzeitig beendet. Obwohl die Flugaktivität 1997 etwa zur selben Zeit wie in den Folgejahren 1998 und 1999 begann, dauerte sie mit 170 Tagen (24,3 Wochen) 40 bzw. 21 Tage länger, da sie sich weiter in den Herbst hineinzog.

Ein wesentlicher Vorteil rückverteilter Fänge gegenüber Originalfangdaten liegt in der Möglichkeit, gezielt Aktivitätswerte für kleinere Zeitspannen oder sogar für einzelne Tage zu ermitteln. So kann jetzt zusätzlich zur Zeitspanne die Anzahl Tage angegeben werden, an denen tatsächlich Flugaktivitäten stattfanden. Diese Werte schwankten im Untersuchungsgebiet erheblich von nur 68 Flugtagen im Jahr 1996 bis zu 122 Flugtagen 1997. Der Anteil der Flugtage an der Flugzeit lag zwischen 60 % und 79 %.

Lage der Flugaktivitätsspitzen

Zeiten hoher Dispersion des Buchdruckers sind von besonderem Interesse. Zum einen stellen sie meist die Zeiträume dar, in denen es zu starken Befallsschüben im Fichtenbestand kommen kann. Zum anderen ermöglichen sie engere Rückschlüsse auf Wetterpräferen zen der Käfer während der Flugaktivitäten.

Die Häufigkeit von Flugtagen, an denen bestimmte Aktivitätswerte überschritten wurden, unterscheidet sich ebenfalls für die einzelnen Jahre (Abbildung 3.14). Für 1999 wurden vom Aktivitätsmodell nur 26 Flugtage mit mehr als 500 Buchdruckern berechnet, deutlich weniger als in den vorangegangenen Jahren. Die meisten

Flugtage wurden1997 mit 41 Tagen erreicht. Mindestens 5.000 Buchdrucker je Flugtag entfielen noch auf zwei bis sieben Tage je Jahr, wobei das Maximum 1998 erreicht wurde.

	Anzahl Flugtage				
Höhe der Flugaktivität	1996	1997	1998	1999	
Gesamtanzahl Flugtage	68	122	87	118	
Tage ≥ 500 Buchdrucker	31	41	36	26	
Tage ≥ 1.000 Buchdrucker	23	22	25	17	
Tage ≥ 2.000 Buchdrucker	7	13	13	12	
Tage ≥ 5.000 Buchdrucker	2	4	7	5	
Tage ≥ 2% an Gesamtflug	19	14	7	9	
Tage ≥ 5% an Gesamtflug	4	4	3	2	
Tage ≥ 10% an Gesamtflug	2	1	3	2	

Tab. 3.14: Anzahl Tage mit hoher Flugaktivität

Bei Betrachtung *relativer* Anteile an der Gesamtflugaktivität zeigen sich aufgrund der sehr unterschiedlichen Jahresfangsummen andere Verhältnisse. Das von seiner Jahresfangsumme (62.896 Buchdrucker) schwächste Jahr 1996 hatte 19 Flugtage aufzuweisen, an denen mindestens 2 % des Gesamtflugaufkommens registriert wurden. 1998 verzeichnete mit 199.202 Buchdruckern die stärkste Jahresfangsumme, jedoch traten nur noch sieben Tage mit mindestens 2 % des Gesamtflugaufkommens auf. Bei 10 % Anteil am Flugaufkommen führt dagegen das Jahr 1998 mit drei Tagen. Die Masse der Flugaktivität konzentrierte sich auf diese Tage.

Wetterbedingungen während der Flugaktivitätszeiten

Für die in Tabelle 3.12 aufgeführten Flugaktivitätszeiträume können ebenfalls die Wetterbedingungen eingegrenzt werden (Abbildung 3.15). Alle Werte wurden aus den Tagesstunden zwischen 8^{00} und 22^{00} Uhr ermittelt.

Jeweils die minimalen, mittleren und maximalen Luftem peraturen peraturen Jahre ähneln einander. Gegenüber den mittleren Jahreswerten von 4,1 °C bis 6,1 °C (Tabelle 3.1, Seite 74) lagen die Temperaturen der Aktivitätszeiten um etwa 8 °C höher.

			Flugaktiv	itätszeiten	
		14.05	02.05	30.04	28.04
		05.09.96	19.10.97	07.09.98	24.09.99
Lufttemperatur	min.	1,3	-1,0	1,3	1,9
(°C)	Ø	13,0	13,3	13,0	14,2
	max.	27,8	28,2	29,6	26,9
Strahlung	Ø	227	225	221	265
(W/m^2)	max.	900	855	890	945
	Σ	391.725	577.895	433.585	596.525
Niederschlag	Ø	0,1	0,2	0,2	0,1
(mm)	max.	12,1	23,5	13,8	16,2
	Σ	246	480	377	259
Rel. Feuchte	min.	32	24	21	21
(%)	Ø	72	69	73	66
Windgeschwin-	Ø	2,1	2,0	2,0	1,8
digkeit	max.	4,5	5,3	4,2	4,6
(m/s)	Σ	3.552	5.246	3.933	4.097

Tab. 3.15: Wetterbedingungen der Flugaktivitätszeiten

Die mittleren Strahlungs werte der Aktivitätszeiten lagen nur wenig oberhalb der mittleren Ganzjahreswerte (Tabelle 3.5, Seite 87). Der Vergleich von Strahlungssummen ermöglicht indirekte Schlüsse auf die relative Sonnenscheindauer und den Grad der Bewölkung. Werden die Strahlungssummen der Aktivitätszeit ins Verhältnis zu den ganzjährigen Summen gesetzt, fällt auf, dass 1996 nur 47 % der Jahresstrahlungssumme in den Aktivitätszeitraum fiel. Dagegen betrug dieser Anteil für 1998 60 %, für 1997 und 1999 sogar 67 %. Entsprechend dürfte der durchschnittliche Grad der Bewölkung 1996 höher ausgefallen sein als in den anderen Jahren.

Im Vergleich der Niederschlagssummen wahrend der Aktivitätszeiten fällt auf, dass letztere trotz der fast deckungsgleichen Zeiträume erheblich niedriger ausfielen. Da die Niederschläge während der Aktivitätszeiten nur aus den Tagesstundendaten berechnet wurden, erklärt sich die Diskrepanz überwiegend aus Niederschlägen während der Nachtzeit.

Während der Aktivitätszeit lag die mittlere relative Luft-

f e u c h t e der Tagesstunden zwischen 66 % und 73 % und damit erheblich unter den ganzjährigen Werten von 80 % bis 84 % (Tabelle 3.4, Seite 84). Die Minimumwerte erreichten zwischen 21 % und 32 % und lagen damit, außer 1999, wesentlich oberhalb der ganzjährigen Angaben. Insgesamt ist die relative Luftfeuchte in den Aktivitätszeiträumen geringer, erreicht aber nicht die besonders kleinen Werte winterlicher Frostperioden.

Gegenüber ganzjährigen mittleren Windgeschwindigkeiten leicht erhöhte Werte registriert (Tabelle 3.6, Seite 90). Statt bei durchschnitlich $1.8\,m/s$ lagen die mittleren Windgeschwindigkeiten in der Flugzeit bei etwa $2.0\,m/s$. Mit 4.2 bis $4.6\,m/s$ wurden in den Aktivitätszeiten der Jahre 1996, 1998 und 1999 deutlich geringere maximale Windgeschwindigkeiten gemessen als in den Ganzjahreszeiträumen (5.5 bis $5.9\,m/s$). Nur 1997 traten auch in der Flugzeit Windgeschwindigkeiten bis $5.3\,m/s$ auf. Anhand der Windgeschwindigkeitsummen wird ersichtlich, dass die Aktivitätszeiträume insgesamt nur 22 % bis 33 % der Winde der Gesamtjahre enthalten.

Deutliche Verschiebungen ergeben sich für die an der Station Quitschenberg gemessenen häufigsten W i n d r i c h t u n g e n gegenüber den ganzjährigen Angaben (Abbildung 3.7, Seite 93). Durch Ausschluss von Messungen bei Nacht (22^{00} bis 8^{00} Uhr), bei Windstärken von mehr als $4\,m/s$ und bei Niederschlägen über $2\,mm$ pro Stunde wurde den tatsächlichen Aktivitätszeiten der Käfer besser Rechnung getragen (Abbildung 3.14).

Für alle Jahre herrschten während der Flugzeit etwa nordwestliche Winde vor. Alle anderen Windrichtungen wurden, außer 1998, nur noch selten gemessen. 1998 traten während der Aktivitätszeit zusätzlich oft Nebenwindrichtungen von West bis Südwest auf.

3.4.2. Frühjahrsflugphase und Witterungsverlauf

Innerhalb der Flugaktivitätszeit kommt den Frühjahrsflügen eine herausragende Bedeutung zu. In diesen Zeiten ist die Anzahl in der

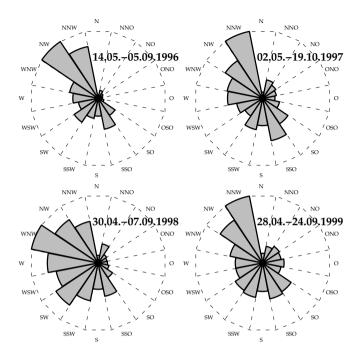


Abb. 3.14: Windrichtungsverteilung während der Flugaktivitätszeiten, Quitschenberg 1996–1999

Luft anzutreffender Buchdrucker i. d. R. besonders hoch. Diese hohen Aktivitäten sowie sein Aggregationsvermögen ermöglichen es dem Buchdrucker vor allem im Frühjahr, bei entsprechender Disposition der Fichten, gezielte und umfangreiche Besiedlungen durchzuführen. Die rückverteilten Fänge des Aktivitätsmodells erlauben eine eingehendere Untersuchung der tagesweisen Verteilung der Frühjahrsflüge.

Die zeitliche Lage der Frühjahrsflugtage war in jedem Jahr verschieden und hing in starkem Maße von den Temperaturbedingungen ab (Abbildung 3.15).

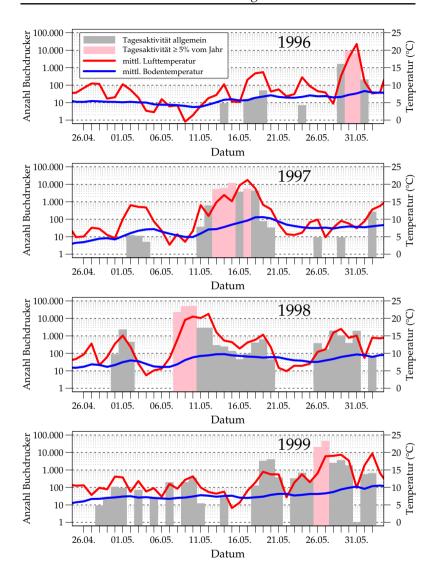


Abb. 3.15: Frühjahrsflugaktivitäten und Temperaturverläufe

1996 berechnet das Aktivitätsmodell für den 14. Mai bei Durchschnitts-Lufttemperaturen unterhalb von 14 °C erste schwache Flugaktivitäten. Mit einem deutlichen Anstieg der Temperaturen ab dem 28. Mai traten starke Aktivitäten auf. Bereits am 30. und 31. Mai wurden die stärksten Flüge der Frühjahrstage verzeichnet. Ihr Tagesanteil lag bei 14,7 % bzw. 10,7 % des Jahresflugaufkommens.

1997 fanden schwache Flugaktivitäten bereits knapp zwei Wochen vor Flugbeginn des Vorjahres statt, ebenfalls bei Temperaturen von unter 14 °C. Nach einer kurzen Pause setzten die großen Frühjahrsflüge bei steigenden Temperaturen ab dem 11. Mai ein. Am 13. bis 15. sowie 17. Mai kam es zu den stärksten Aktivitäten mit 5,5 %, 6,3 %, 12,4 % und 5,8 % Anteil an der Jahresflugsumme. Nach dem 18. Mai sanken die Temperaturen deutlich und brachten die Aktivitäten vorübergehend fast vollständig zum Erliegen.

1998 setzten bereits am 30. April für drei Tage erste mittelstarke Flugaktivitäten ein, bevor durch sinkende Temperaturen wieder Inaktivität herrschte. Nur sechs Tage nach der ersten ›Welle‹ stiegen die Temperaturen rasch an, was ab dem 8. Mai die drei stärksten Flugtage der Saison zur Folge hatte. In diesen Tagen wurden 11,4 %, 24,7 % und 26,6 % der Jahresfangsumme verzeichnet. Auch absolut waren die Tagesfänge vom 9. und 10. Mai die größten des gesamten Untersuchungszeitraumes. Bis zum 20. Mai herrschten bei Temperaturen um 15 °C weiterhin Bedingungen für ein mittleres Flugaufkommen. Nachdem sich die Temperatur fünf Tage unterhalb von 10 °C bewegte, traten mit zunehmender Erwärmung wiederum mittlere Flugaktivitäten auf.

1999 stiegen die Temperaturen nach einer Regenphase ab Mitte April auf durchschnittlich 12 °C an, was in diesem Jahr besonders frühe Aktivitäten ab dem 28. April zur Folge hatte. Allerdings handelte es sich bis zum 14. Mai um kleinere Fänge von kaum mehr als 100 Buchdruckern pro Tag. Zum 15. Mai sank die mittlere Temperatur nochmals unter 5 °C, woraufhin der Käferflug zum Erliegen kam. Ab dem 16. Mai stiegen die Temperaturen schnell an, am 19. Mai waren durchschnittlich 15 °C erreicht. Vom 17. Mai an waren stärkere Aktivitäten zu verzeichnen. Ein nochmaliger Anstieg

der Temperaturen ab dem 25. Mai auf 20 °C löste die stärksten Flugaktivitäten der Saison aus. Am 26. und 27. Mai wurden 16,0 % bzw. 34,9 % der Jahresaktivität verzeichnet. Abgeschwächtere Aktivitäten hielten noch bis Ende Mai an.

Die stärksten Flugaktivitäten fanden in allen Jahren innerhalb der Frühjahrsflugzeiten statt. Die 5%-Schwelle wurde im Allgemeinen nur im Frühjahr überschritten. Die einzige Ausnahme bildete der 9. August 1996 mit einem Flugaufkommen von 5,9%. Für diese Frühjahrstage mit mehr als 5% Flugaktivität lassen sich alle bisher behandelten Wetterfaktoren ebenfalls weiter eingrenzen (Tabelle 3.16 und Abbildung 3.16):

Tab. 3.16: Wetterbedingungen für Frühjahrsflüge $\geq 5 \%$

			Flugaktiv	itätszeiten	
		30.05	13.05	08.05	26.05
		31.05.96	17.05.97	10.05.98	27.05.99
Lufttemperatur	min.	14,4	10,5	9,8	9,2
(°C)	Ø	19,8	17,6	18,0	16,5
	max.	25,7	26,5	23,6	22,4
Strahlung	Ø	373	344	373	464
(W/m^2)	max.	830	780	810	885
	Σ	11.175	25.805	16.765	13.910
Niederschlag	Ø	0,0	0,2	0,0	0,0
(mm)	max.	0,0	11,0	0,0	0,0
	Σ	0	17	0	0
Rel. Feuchte	min.	36	26	32	21
(%)	Ø	53	55	43	39
Windgeschwin-	Ø	2,1	2,2	1,9	1,8
digkeit	max.	2,9	3,8	2,9	2,4
(m/s)	Σ	64	166	84	55

In allen vier Jahren lagen die mittleren Temperaturen in diesen Tagen zwischen 16,5 °C und 19,8 °C. Die maximalen Temperaturen stiegen nicht über 26,5 °C. Gegenüber den Strahlungssummen der gesamten Käferflugsaison (Tabelle 3.15, Seite 112) lagen die der stärksten Frühjahrsflugtage 6% bis 9% tiefer. Diese Tage blieben weitgehend frei von Niederschlägen, nur 1997 wurden insgesamt 17,1 mm gemessen. Die mittleren, relativen Luftfeuchten verliefen

deutlich oberhalb der Werte für die gesamten Flugzeiten. Während die mittleren Windgeschwindigkeiten denen der Saison auffallend ähnlich waren, blieben die maximalen Windstärken deutlich hinter ihnen zurück.

Die Windrichtungsverteilung wurde wiederum nur für die Tageszeiten zwischen 8^{00} und 22^{00} Uhr ermittelt.

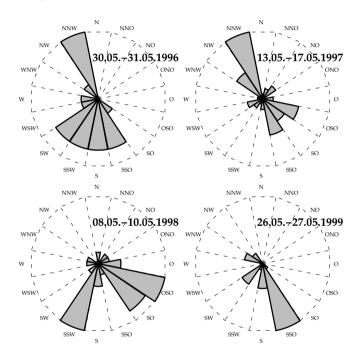


Abb. 3.16: Windrichtungsverteilung während der Frühjahrsflugtage, Quitschenberg 1996–1999

Zunächst fällt auf, dass besonders die beiden Jahre 1996 und 1997 sowie 1998 und 1999 Gemeinsamkeiten zeigten. Die vorherrschenden Winde der ersten beiden Jahre kamen aus Nordnordwest, in den nachfolgenden Jahren fast entgegengesetzt aus Ostsüdost bis Südsüdwest bzw. aus Südsüdost. 1998 zeigte dabei eine deutliche Aufspaltung in die zwei Richtungen Ostsüdost und Südsüdwest, betrachtet auf einen Zeitraum von nur drei Tagen. Auch 1996 traten neben der Hauptwindrichtung noch die vier Richtungen von Südwest bis Südsüdost in gleicher Häufigkeit auf. 1999 wurde die Windrichtung besonders konstant eingehalten.

3.5. Übersicht zur Besiedlung der Fichten

3.5.1. Ausgangsstruktur des Fichtenbestandes

Die bereits vorgestellten, teilweise sehr intensiven Flugaktivitäten von *Ips typographus* (L.) in den Jahren 1996 bis 1999 hatten eine rege Besiedlungstätigkeit im Untersuchungsgebiet zur Folge. Die damit einhergehenden Veränderungen der Bestandesstrukturen sollen zunächst für die gesamte Fläche vorgestellt werden.

Die Lage der Baumstandpunkte geht aus Abbildung 2.7 (Seite 22) hervor. Alle nachfolgenden Angaben beziehen sich auf die 2.759 kartierten Fichten, welche 90 % der 3.096 mit Baumnummern versehenen Bäume ausmachten. Einige grundlegende Kennziffern zur Charakterisierung der Fläche wurden bereits in Abschnitt 2.2 (Seite 17ff) vorgestellt.

Die Abstände der Bäume zu ihrem nächsten Nachbarn wurden über die Koordinaten der Baumstandpunkte ermittelt (Abschnitt 2.7.1, Seite 59ff). Der kleinste Baumabstand betrug 0,93 m, der größte 22,28 m. Die häufigsten Entfernungen lagen zwischen drei und fünf Metern bei durchschnittlich 4,2 m (Abbildung 3.17).

Bei 17,26 ha kartierter Gesamtfläche ergaben sich im Mittel knapp 160 Fichten je Hektar und damit 62,6 m^2 Standraum je Fichte. Die Verteilung der Baumdichten war über die Fläche jedoch sehr ungleichmäßig (Abbildung 2.8, Seite 23). Bezogen auf Rasterzellen von jeweils $10 \times 10 \, m$ traten unbestockte Flächen am häufigsten auf, gefolgt von einer bis zu neun Fichten je Rasterzelle mit abnehmender Häufigkeit (Abbildung 2.9, Seite 24).

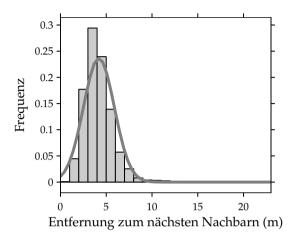


Abb. 3.17: Baumabstände im Untersuchungsgebiet

3.5.2. Veränderung der Bestandesstrukturen

Bereits vor Versuchsbeginn 1996 waren vor allem im Norden und Nordosten des Untersuchungsgebiets flächenweise, in sonstigen Teilen der Fläche einzeln bis gruppenweise Fichten abgestorben. Insgesamt handelte es sich um 404 Bäume, also 14,6 % der 2.759 kartierten Fichten (Tabelle 3.17 sowie Abbildung 3.18). Noch aus dem Vorjahr erkennbare Besiedlung fand sich 1996 nur an drei Stellen mit insgesamt sechs Fichten. Die Neubesiedlung erfolgte überwiegend konzentriert im Südwesten, im Zentrum der Fläche sowie in mittlerer Höhe des östlichen Versuchsabschnitts mit 365 Bäumen. Das entsprach 13,2 % der kartierten Fichten bzw. 15,5 % der lebenden Fichten. 1.984 Fichten (84,5 %) der Anfang 1996 vorhandenen 2.349 lebenden Fichten entgingen in diesem Jahr einer Besiedlung.

1997 kamen zu den bereits toten Fichten nur die sechs Bäume der Vorbesiedlung aus 1996 hinzu (Abbildung 3.19). Die Neubesiedlung von 647 Fichten (32,6 % der noch lebenden Bäume) war die stärkste

Jahr	Bereits tot	Besiedlung aus Vorjahr	Aktuelle Besiedlung	Lebend & Unbefallen
1995	404	0	6	2.349
1996	404	6	365	1.984
1997	410	365	647	1.337
1998	775	647	349	988
1999	1.422	349	3	985
2000	1.771	3	0	985

Tab. 3.17: Jahresweise Besiedlung der Fichten

des gesamten Untersuchungszeitraumes. Ende des Jahres 1997 blieben 1.337 Fichten unbesiedelt.

1998 hatte der Anteil an toten Fichten mit 775 Bäumen (28,1 % des Bestandes) bereits deutlich zugenommen (Abbildung 3.20). Die Neubesiedlung fiel mit 349 betroffenen Fichten (26,1 % vom lebenden Bestand) noch unter das Niveau von 1996 zurück. 988 Fichten blieben von einer Besiedlung verschont.

1999 traten mit nur drei neubesiedelten Fichten keine nennenswerten Veränderungen mehr auf (Abbildung 3.21). Im Jahr 2000 wurde kein Neubefall mehr verzeichnet. Die Befallsentwicklung war für den Untersuchungszeitraum beendet. Nach vier Befallsjahren blieben von 2.349 ehemals unbesiedelten Fichten 985 (41,9%) unversehrt.

Die Berechnung der Abstände zum nächsten Nachbarn erfolgte ebenfalls für die Gruppen der toten, besiedelten sowie lebenden Fichten über den gesamten Untersuchungszeitraum (Tabelle 3.18). Die Standräume je Fichte Abeziehen sich auf die Gesamtfläche von 17,26 ha und sind für sich genommen nicht sinnvoll anwendbar. Sie werden jedoch benötigt, um erwartetek Entfernungen und Indizes ableiten zu können.

Bei Betrachtung der Gesamtheit aller Fichten ergab sich eine mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn $\bar{r}_A=4,20\,m$, eine erwartete Entfernung $\bar{r}_E=3,95\,m$. Der aus dem Verhältnis der mittleren zur erwarteten Entfernung hergeleitete Aggregationsindex betrug

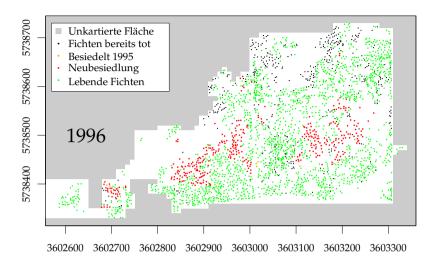


Abb. 3.18: Besiedlungszustand Ende 1996

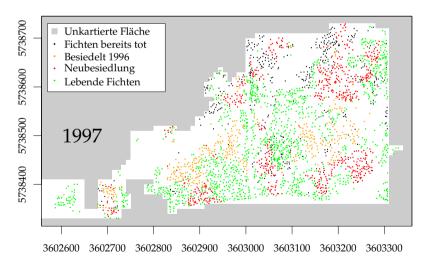


Abb. 3.19: Besiedlungszustand Ende 1997

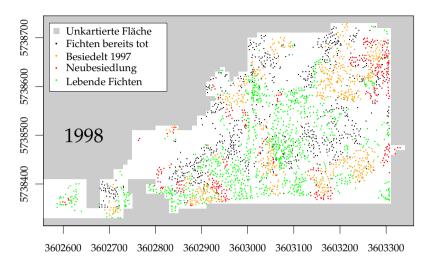


Abb. 3.20: Besiedlungszustand Ende 1998

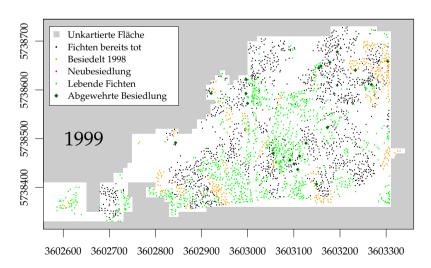


Abb. 3.21: Besiedlungszustand Ende 1999

	Auswahl an Fichten					
	Gesamt	Tot	Besiedelt	Lebend		
	Anzahl	Fichten und Fl	äche je Fichte			
n	2.759 Stk.	404 Stk.	1.370 Stk.	985 Stk.		
Α	62,6 m ²	$427,2 m^2$	$126,0 m^2$	$175,2 m^2$		
	Mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn					
r_A	4,20 m	7,11 m	4,47 m	4,85 m		
r_E	3,95 m	10,33 m	5,61 m	6,62 m		
		Aggregationsi	ndex			
R	1,06	0,69	0,80	0,73		
Test auf Abweichung von zufälligem Muster						
z	6,20	-12,01	-14,39	-16,07		
z_c	5,92	-10,92	-13,56	-15,03		

Tab. 3.18: Strukturen verschiedener Baumgruppierungen

R=1,06. Er wies damit auf eine weitgehend zufällige Baumverteilung mit leichter **Tendenz zu regelmäßigen Mustern** hin, welche auf vorhandenen Reststrukturen ehemaliger (Reihen-)Pflanzungen beruhen dürfte.

Bereits aus den Abbildungen 3.18 bis 3.21 ergibt sich ein optisch wahrnehmbares, geklumptes Auftreten der Standorte der toten, besiedelten sowie überlebenden Fichten. Aufgrund der unregelmäßigen Form des Untersuchungsgebiets sind die Aggregationsindizes und ihre Gütewerte nur eingeschränkt anwendbar (Abschnitt 2.7.1, Seite 59ff). Bei zufälliger Verteilung zeigten sie jedoch eine **Tendenz zu geklumpter Verteilung** auf, da sie unterhalb von $R=1,0\,$ lagen. Die toten Fichten wiesen mit $R=0,69\,$ den kleinsten Wert und damit die größte Klumpungstendenz auf. Alle z-Tests deuteten mit ihren negativen Werten ebenfalls auf eine Abweichung vom zufälligen Muster zum geklumpten Vorliegen der Gruppen hin.

Für die Gruppe der überlebenden Fichten entstanden räumlich mehr oder weniger klar getrennte Grüne Inseln. Sie unterschieden sich in Größe, Ausformung und Baumdichte teilweise erheblich voneinander (Abbildung 3.22).

Bezogen auf die Rasterzellengröße von $10 \times 10~m$ entfiel von den 17,27 ha Gesamtfläche der Großteil von 12,31 ha (71,3 %) auf Freiflä-

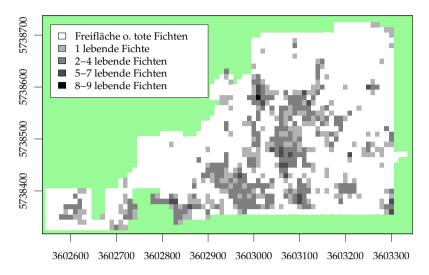


Abb. 3.22: Baumdichte der verbliebenen lebenden Fichten (>Grüne Inseln<) nach 1999

chen bzw. abgestorbene Bereiche. Nur 2,31 ha (13,4%) waren zum Ende der Untersuchungen mit einer einzelnen lebenden Fichte besetzt. Etwa 2,42 ha (14,0%) wiesen zwei bis vier Fichten auf und nur 0,22 ha (1,3%) fünf bis sieben Fichten. Eine einzige Rasterzelle (0,01 ha bzw. 0,06%) war mit acht bis neun lebenden Fichten besetzt.

Vereinzelt fanden sich Fichten, welche Besiedlungsversuchungszeitraumes wurden insgesamt zwanzig derartige Fichten kartiert (Abbildung 3.21). Sie wiesen ebenfalls eine Tendenz zur Klumpung auf und verteilten sich im Wesentlichen auf drei Bestandesteile. Häufig fanden sie sich in Übergangsbereichen besiedelter Flächen zu Grünen Inselnk oder nahe kleiner Lichtungen. Viele dieser Fichten wiesen nennenswerte Stammverletzungen und teilweise stark harzende Wunden auf. Weitere Besonderheiten waren eine oft besonders tiefe Beastung oder eine ausgeprägt schwache soziale Stellung.

3.6. Die Besiedlungsphasen in den Untersuchungsjahren

Nachdem die jahresweisen, strukturellen Bestandesveränderungen des Untersuchungsgebiets vorliegen, soll nun das zeitliche Auftreten der Besiedlung innerhalb der Jahre vorgestellt werden. Bereits in Abschnitt 2.5 (Seite 47ff) wurde zu diesem Zweck das Konzept der Besiedlungsphasen und ihre zeitliche Abgrenzung eingeführt.

Die Anzahlen besiedelter Fichten wurden bisher nur als jahresweise Summen aufgeführt (Tabelle 3.17, Seite 121). Nun sollen sie dem Zeitraum der jeweiligen Erst- bzw. Neubesiedlung, d.h. einer Besiedlungsphase zugeordnet werden (Tabelle 3.19).

		Besiedl	ung	Fich	nten
	Besie	dlung	Dauer in	Anzahl	% der un-
Phase	ab	bis	Tagen, max.	besiedelter	besiedelten
95/1	unbe	kannt	unbekannt	6	0,3
96/1	15.05.	10.06.	26	11	0,5
96/2	17.06.	23.07.	36	203	8,7
96/3	31.07.	03.08.	3	69	3,2
96/4	09.08.	21.08.	12	60	2,9
96/5	01.09.	09.09.	8	22	1,1
Gesamt 1	1996		85	365	15,5
97/1	01.05.	02.06.	32	129	6,5
97/2	09.06.	11.06.	2	213	11,5
97/3	17.06.	01.07.	14	59	3,6
97/4	10.07.	11.08.	32	246	15,5
Gesamt 1	997		80	647	32,6
98/1	11.05.	29.05.	18	267	20,0
98/2	17.06.	01.07.	14	54	5,0
98/3	20.07.	22.09.	64	28	2,8
Gesamt 1998			96	349	26,1
99/1	unbe	kannt	unbekannt	3	0,3
Gesamt 1	1995–1999	-		1.370	58,2

Tab. 3.19: Besiedelte Fichten je Phase

Im Nachhinein wurden für 1995 sechs besiedelte Fichten gefunden. Ab 1996 setzte zunächst nur schwacher, in der zweiten Besied-

lungsphase ab Mitte Juni dann starker Befall ein. In nur einer Woche wurden 203 Fichten besiedelt, dass entspricht 8,7 % des lebenden, unbesiedelten Bestandes. Aufgrund der bis in den September abgeschwächt, aber rege anhaltenden Besiedlung wurden im weiteren Verlauf des Jahres nochmals 151 Fichten befallen. Insgesamt konnte der Buchdrucker in diesem Jahr 15,5 % des lebenden Bestandes erfolgreich besiedeln.

1997 wurden bereits im Mai 129 Fichten $(6,5\%)^1$ besiedelt. Ab dem 9. Juni kamen innerhalb von nur drei Tagen nochmals 213 Fichten (11,5%) hinzu. In der zweiten Junihälfte verlief die Besiedlungstätigkeit abgeschwächter, bevor sie ab dem 10. Juli innerhalb von vier Wochen nochmals 246 Fichten (15,5%) vereinnahmte.

1998 waren nur noch 1.337 unbesiedelte Fichten vorhanden. Davon wurde jeder fünfte Baum bereits im Mai besiedelt. Im Verlauf des restlichen Jahres kamen nochmals 82 neubesiedelte Fichten hinzu. Schon im folgenden Jahr 1999 kam die Siedlungstätigkeit der Käfer fast vollständig zum Erliegen.

Die Neubesiedlung der Fichten beschränkte sich in den Beobachtungsjahren nicht hauptsächlich auf Frühjahr und Frühsommer, sondern zog im Verlauf des Sommers und Spätsommers noch zahlreiche Fichten in Mitleidenschaft.

Intensität und Verlauf der Neubesiedlung hängen in starkem Maße von der Anzahl verfügbarer, flugfähiger Buchdrucker ab. Neben den Entwicklungszuständen der Tiere dürften vor allem die Wetterbeit din gungen, insbesondere Lufttemperaturen und Niederschläge von Bedeutung sein (Abbildung 3.23).

Die zeitliche Lage der Besiedlungsphasen wies zunächst keine deutlichen Zusammenhänge zu den genannten Wetterfaktoren auf. Die mittleren Temperaturen schwankten erheblich und stiegen innerhalb der Phasen nur selten über 15 °C. In insgesamt sechs Fällen konnte der Beginn einer Besiedlungsphase bei Überschreiten der Temperaturschwelle von 15 °C beobachtet werden (96/2 bis 96/4,

¹Prozentuale Angaben in Klammern entsprechen hier dem Anteil bisher unbesiedelter, lebender Fichten.

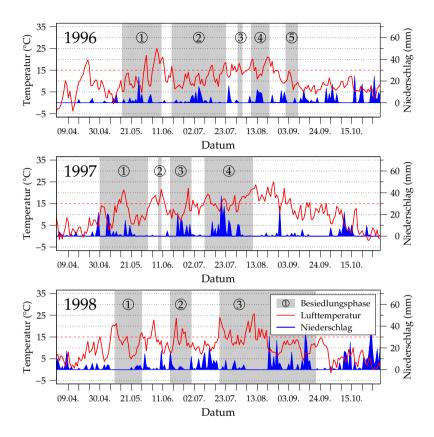


Abb. 3.23: Temperatur und Niederschlag während der Besiedlungsphasen

97/4, 98/1 und 98/3). Häufig traten auch innerhalb der Phasen längere und stärkere Niederschläge auf.

Um den Zusammenhang zwischen Flugaktivität der Käfer und Neubesiedlung von Fichten zu prüfen, wurden die rückverteilten Fänge der Monitore und der Kreuzfallen (Tabelle 3.8, Seite 95) verwendet. Gegenüber den auf Freiflächen installierten Mo-

nitorstandorten zeichneten sich die Kreuzfallen vor allem durch ihre Nähe zu den besiedelten Fichten aus: 1996 bis 1998 wurden von 182 mit Kreuzfallen bestückten Fichten 116 (64 %) besiedelt. Beim Vergleich der rückverteilten Monitor- und Kreuzfallenfänge fällt zunächst auf, dass beide meist korrelierten (Abbildung 3.24). Das zugrunde gelegte Aktivitätsmodell verteilte beide Fallentypen entsprechend gleicher Kriterien. Abweichungen ergaben sich durch die unterschiedlichen Fangtermine und Fanghöhen (Amplituden) der Fallentypen.

Teilweise verzeichneten die Kreuzfallenfänge starke Aktivitäten in Zeiten, die laut der Monitorfänge nur geringe allgemeine Flugaktivitäten aufwiesen. Hier sind besonders die Mitte der Phase 96/2 sowie Saisonanfang und -ende von 1998 zu nennen.

Die absoluten Fangzahlen der Kreuzfallen lagen bei nur 16% bis 35% des Umfangs der Monitorfänge (Jahressummen in Tabelle 3.20). Die Tabelle führt zusätzlich zu den Fallenfängen der Besiedlungsphasen (grau unterlegt) auch Fänge auf, die zwischen den Besiedlungsphasen lagen. Für gut die Hälfte aller Phasen und Zwischenphasen liegt der relative Jahresanteil der Kreuzfallenfänge höher als der entsprechende Anteil der Monitorfänge (z. B. Phase 96/1, die Zeit zwischen Phasen 97/1 und 97/2 sowie die Zeit zwischen Phasen 98/1 und 98/2).

In den Jahren 1996 und 1997 begann die Besiedlung der Fichten zeitgleich mit dem ersten Auftreten von Monitorfängen. 1998 gingen dem ersten Befall fast zwei Wochen allgemeiner Flugaktivität voraus. Während Kreuzfallenfänge 1996 ebenfalls zeitgleich mit der ersten Besiedlung beobachtet wurden, verzögerten sich deren Fänge 1997 um zehn Tage gegenüber der Besiedlung. 1999 gingen die Kreuzfallenfänge dagegen um fast drei Wochen der Besiedlung voraus. Sie erschienen noch deutlich vor den ersten Monitorfängen.

Besonders gering erscheint der Zusammenhang zwischen beobachteter Flugaktivität und der Neubesiedlung in Phase 96/2. Eine kaum ausgeprägte Monitor-Flugaktivität ging mit der Besiedlung von 203 Fichten einher (Tabelle 3.19). Ursache für diese Diskrepanz ist vermutlich, dass die Käfer der Phase 96/1 überwiegend inner-

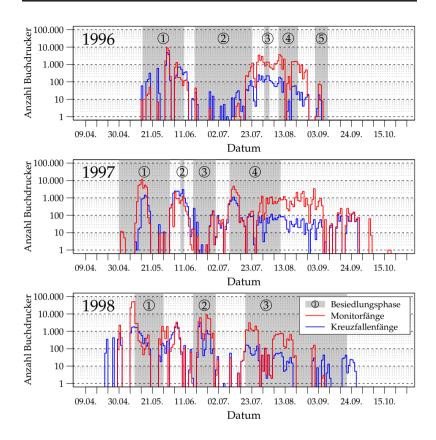


Abb. 3.24: Monitor- und Kreuzfallenfänge während der Besiedlungsphasen

halb des Bestandes verblieben und somit nicht für die Monitore sichtbark waren.

1997 wurden noch mehr als acht Wochen nach der letzten Besiedlung Flugaktivitäten registriert. 1996 und 1998 lagen das Ende der Besiedlungstätigkeiten und das der Flugaktivitäten nahe beieinander. In beiden Jahren konnten Neubesiedlungen bis Anfang bzw.

Tab. 3.20: Fallenfänge je Besiedlungsphase

	Monito	Monitorfänge Kreuzfaller					
Phase	Anzahl	Anteil	Anzahl	Anteil			
	10	<0,1	76	0,4			
96/1	20.974	33,3	14.255	70,8			
	170	0,3	1.177	5,8			
96/2	2.806	4,5	789	3,9			
	10.890	17,3	1.079	5,4			
96/3	4.243	6,7	755	3,8			
	4.934	7,8	660	3,3			
96/4	16.486	26,2	951	4,7			
	2.258	3,6	337	1,7			
96/5	125	0,2	17	0,1			
	0	0	19	0,1			
Gesamt	62.896	100,0	20.115	100,0			
	0	0	0	0			
97/1	37.232	39,4	5.813	17,5			
	4.879	5,2	10.370	31,3			
97/2	2.314	2,4	5.533	16,7			
	309	0,3	531	1,6			
97/3	318	0,3	2.325	7,0			
	762	0,8	510	1,5			
97/4	25.262	26,7	6.113	18,4			
	23.580	24,9	1.975	6,0			
Gesamt	94.656	100,0	33.170	100,0			
	109.314	54,9	6.473	19,9			
98/1	26.877	13,5	6.956	21,4			
	10.953	5,5	8.763	27,1			
98/2	32.564	16,3	8.206	25,3			
	180	0,1	234	0,7			
98/3	19.312	9,7	1.705	5,3			
	2	< 0,1	110	0,3			
Gesamt	199.202	100,0	32.447	100,0			

Mitte September beobachtet werden. Insgesamt lassen sich über die Fangverteilungen beider Fallentypen keine engen Bindungen der Besiedlungsphasen an die Flugaktivitäten nachweisen.

3.7. Brutherdphasen

Nachdem das zeitliche Muster der Besiedlung von Fichten in den vorhergehenden Abschnitten vorgestellt wurde, wird es nun um räumliche Aspekte erweitert. Die Verteilung neubesiedelter Fichten orientiert sich an vorhandenen Bestandesstrukturen, am physiologischen Zustand der Fichten (auf den hier nicht eingegangen wird) sowie an bereits vorhandener Besiedlung.

In der forstlichen Praxis werden die in einem Waldgebiet vorgefundenen, vom Borkenkäfer besiedelten Baumgruppen meist als Brutherde bezeichnet. Der Begriff benennt in dieser Verwendung lediglich den aktuellen, sichtbaren Zustand einer Entwicklung. Der dynamische Aspekt des zeitlichen und räumlichen Ablaufs der fortschreitenden Besiedlung bleibt verborgen. Deshalb werden derartige Baumgruppen in der vorliegenden Arbeit als Brutherd phasen wird hier als Brutherd verstanden. Brutherde sind über die Zeit häufig starken räumlichen Änderungen unterworfen.

Bevor diese Brutherddynamik für das Untersuchungsgebiet analysiert werden konnte, mussten die betroffenen Baumgruppen zunächst isoliert und gegeneinander abgegrenzt werden. Dazu wurde das im Abschnitt 2.7 (Seite 59ff) beschriebene Verfahren der Gruppenbei dung angewandt, welches sich einer Nächste-Nachbarn-Methode bediente.

3.7.1. Baumgruppen unterschiedlicher Suchradien

Um die geeignetsten Baumgruppen (im Sinne von Brutherden) zu finden, wurde der Algorithmus zur Gruppenbildung auf insgesamt 24 unterschiedliche ›Suchradien‹ angewandt. Tabelle 3.21 gibt die je Suchradius und Besiedlungsphase ermittelte Anzahl an Baumgruppen wieder. Mit ›Radius 0m‹ wird der Grundzustand bezeichnet, in welchem jeder Baum eine eigene Baumgruppe darstellt. Dann entspricht die Anzahl der Baumgruppen – wie erwartet – der je Be-

siedlungsphase gefundenen Anzahl besiedelter Fichten (Spalte 5 in Tabelle 3.19).

In den weiteren Zeilen der Tabelle wird der Suchradius zunächst um je $5\,m$ erhöht, bis ein Radius von $100\,m$ erreicht wird. Die stärksten Zusammenfassungen von Bäumen in Gruppen treten bei den kleineren Suchradien von $5\,m$, $10\,m$ und $15\,m$ auf. Die Zusammenfassung ist umso stärker, je stammzahlreicher eine Besiedlungsphase vertreten ist.

Anhand der in Tabelle 3.21 aufgeführten Suchradien wurde nach dem äußeren Grenzwert gesucht, welcher alle Fichten einer Besiedlungsphase in je eine einzige Baumgruppe zusammenfasst. Diese größtmögliche Gruppenbildung kommt für die gegebene Baumverteilung der Fläche Bruchberg-Süd erst ab einem Radius von $325\,m$ zustande. Der gesuchte Radius, der die Fichten am plausibelsten in Baumgruppen zusammenfasst, liegt demnach zwischen etwa $5\,m$ und maximal $325\,m$.

Der Zusammenhang zwischen abnehmender Baumgruppenanzahl bei zunehmendem Suchradius wird deutlicher, wenn die Gruppenbildung über alle Besiedlungsphasen zusammengefasst und der gesamte Untersuchungszeitraum betrachtet wird (Abbildung 3.25).

Für das Untersuchungsgebiet Bruchberg-Süd reduziert der Algorithmus bereits bei $22\,m$ Suchradius die Anzahl der Baumgruppen auf $10\,\%$, d. h. die anfänglich 1.370 Einzelfichten bei $0\,m$ Radius wurden in 137 Gruppen zusammengefasst. Ein Suchradius von $60\,m$ reduziert bereits auf 69 Baumgruppen, das entspricht $5\,\%$ der Ausgangsmenge.

Die Entscheidung für den Suchradius mit möglichst plausibler Gruppenbildung (im Sinne von Brutherden) erfolgte durch Vergleich der sich ergebenden Baumgruppen je Besiedlungsphase – kartographisch dargestellt – mit Eindrücken und Beobachtungen aus dem Freiland. Suchradien um $30\,m$ haben rechnerisch bereits die stärkste Zusammenfassung erfahren. Bei $30\,m$ Radius traten 108 Baumgruppen auf bzw. die Anzahl möglicher Gruppen war bereits auf $7.9\,\%$ reduziert. Die Baumgruppen zeigten bei $30\,m$ Radius noch große Ähnlichkeiten zu den Beobachtungen in der

Bis 100 m wurden die Suchradien im 5 m-Abstand berechnet. Über 100 m werden nur die letzten Radien gezeigt, Tab. 3.21: Abgrenzbare Baumgruppen je Besiedlungsphase bei unterschiedlichen Suchradien. bis in allen Besiedlungsphasen alle Fichten in nur noch einer Baumgruppe zusammengefasst werden.

96/1 96/2 96/3 96/4
11 203 69 60
125 48
18 12
15 9
10 11 4 1.
10 3
7 3
6 3
6 3
6 3
4 3
4 3
4 3
4 3
4
4 3
2 3
2
2 3
2 1 3 1
1 1 1
1 1 1 1
1 1 1

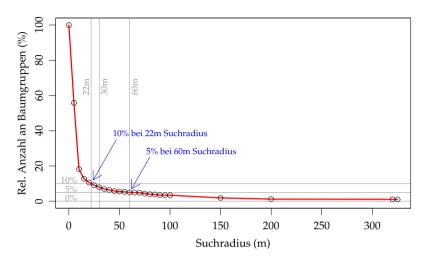


Abb. 3.25: Abnahme der relativen Anzahl an Baumgruppen mit zunehmendem Suchradius
Die relative Anzahl Baumgruppen je Suchradius wurde aus den absoluten Angaben der Tab. 3.21 errechnet. Bei Radius 0 m ist die Anzahl der Baumgruppen gleich der Anzahl besiedelter Fichten: Jeder Baum stellt eine eigene Gruppe dar.

Fläche und erzeugten die wenigsten Widersprüche. Daher werden nachfolgend nur noch Baumgruppen verwendet, die sich bei einem Suchradius von 30 m ergaben.

3.7.2. Abgrenzung von Brutherdphasen

Um die vorgefundenen Baumgruppen auch in Bezug auf ihre Flächen auswerten zu können, erhielten sie Außengren zen über ihre ›konvexen Hüllen‹ (Abschnitt 2.7.2, Seite 62ff). Diese wurden zunächst nur um die *neubesiedelten* Fichten herum gebildet (Abbildung 3.26 links: Bereich der Neubesiedlung).

Die abgegrenzten Baumgruppen bedürfen noch einiger Erweiterungen, bevor sie den wichtigsten Charakteristika von Bruther-

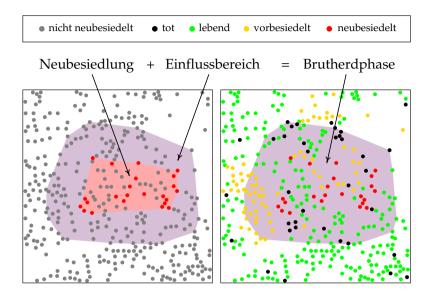


Abb. 3.26: Zusammensetzung einer Brutherdfläche

den entsprechen. So enthalten die Baumgruppen innerhalb der Fläche der neubesiedelten Fichten in den meisten Fällen weitere Fichten mit anderen Zuständen: ›bereits tot‹, ›in vorhergehender Phase besiedelt‹ (vorbesiedelt) oder ›unbesiedelt‹ (lebend). Diese werden ebenfalls – unter Berücksichtigung ihres Zustandes – der Fläche der Neubesiedlung zugerechnet.

Jeder Brutherd übt auf bestimmte Distanz lockenden Einfluss aus Gründen rechnerischer Vereinfachung, ausgehend von den neubesiedelten Fichten, ebenfalls ein Radius von 30 m angenommen. Alle in diesem Einfluss bereich enthaltenen Fichten werden der Baumgruppe hinzugezählt. Gemeinsam bilden der Bereich der Neubesiedlung und der Einflussbereich die Brutherdphase repräsentiert den zeitlichen Ausschnitt einer einzelnen Besiedlungsphase des sich über die Jah-

re räumlich verändernden Brutherdes. Ihre Außengrenze entspricht derjenigen des Einflussbereiches.

3.7.3. Strukturen der Brutherdphasen

Die über den Algorithmus der Gruppenbildung gefundenen und um den Einflussbereich ergänzten Brutherdphasen können nun, getrennt für alle vierzehn Besiedlungsphasen, in Karten dargestellt werden (Abbildungen 3.27 bis 3.40). Die Brutherdphasen erscheinen als unregelmäßige, violettfarbige Flächen mit Nummer. Innerhalb dieser Flächen sind die Fichten ihrem jeweiligen Zustand entsprechend eingezeichnet, außerhalb wurden sie nur abgeblendet dargestellt. Die einer Brutherdphase zugehörige Nummer wurde vom Suchalgorithmus bei der Zusammenstellung der Baumgruppen als laufende Nummer vergeben. Sie dient lediglich der Identifikation innerhalb einer Besiedlungsphase und ist im Regelfall in anderen Besiedlungsphasen – auch bei gleicher Lage der Brutherdphasen – verschieden.

In den Karten sind außerdem die Lagen sogenannter >Schwerpunkte< sowie der vorhandenen Kreuzfallenstandorte vermerkt. Sie werden erst in einem späteren Abschnitt benötigt.

Viele der abgebildeten Brutherdphasen überlappen sich innerhalb einer Besiedlungsphase deutlich. Jedoch sind hiervon lediglich deren Einflussbereiche betroffen. Dies ist nur an der Färbung der Baumstandpunkte zu erkennen, da der neubesiedelte Bereich aus Gründen der Übersichtlichkeit farblich nicht vom Einflussbereich getrennt wurde. Die Eneubesiedelten Bereiche liegen jeweils soweit auseinander, dass sie vom Suchalgorithmus als eigenständige Gruppen angesehen wurden.

Die ausgewiesenen Brutherdphasen unterscheiden sich in ihrer Anzahl je Besiedlungsphase sowie in ihrer Lage und Ausformung zum Teil erheblich. Es treten zwischen zwei und fünfzehn Brutherdphasen je Besiedlungsphase auf. Die Brutherdphasen enthalten Anzahlen von einer bis 121 neubesiedelten Fichten.

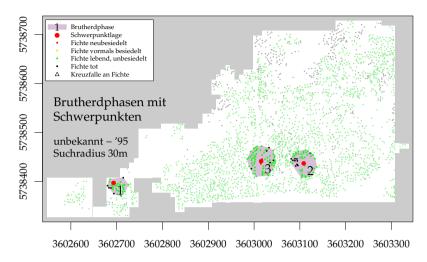


Abb. 3.27: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 95/1

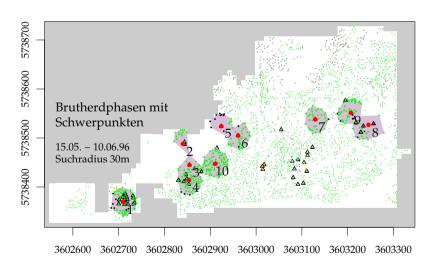


Abb. 3.28: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/1

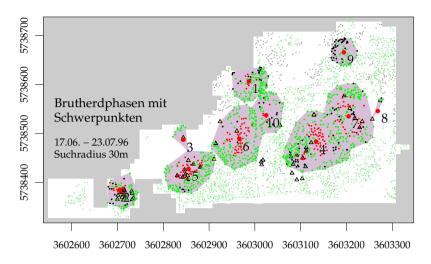


Abb. 3.29: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/2

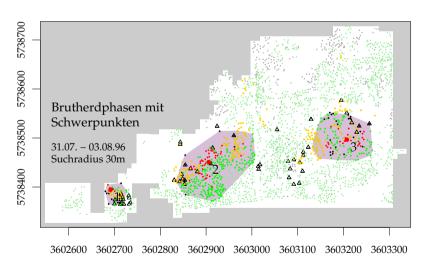


Abb. 3.30: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/3

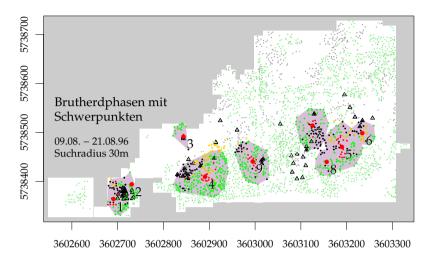


Abb. 3.31: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/4

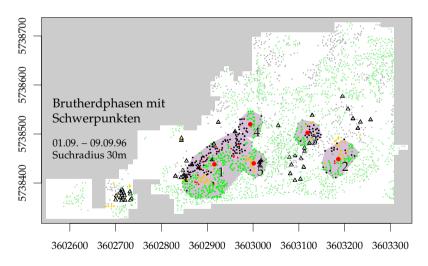


Abb. 3.32: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 96/5

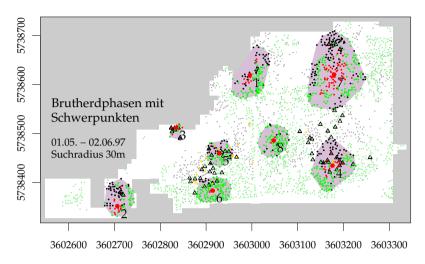


Abb. 3.33: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/1

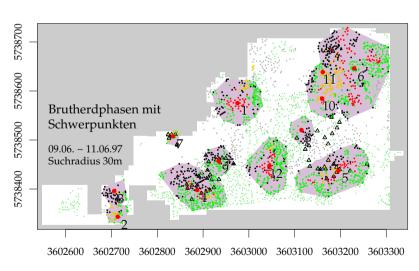


Abb. 3.34: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/2

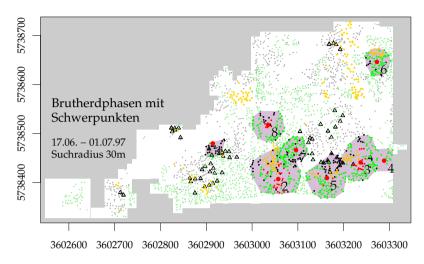


Abb. 3.35: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/3

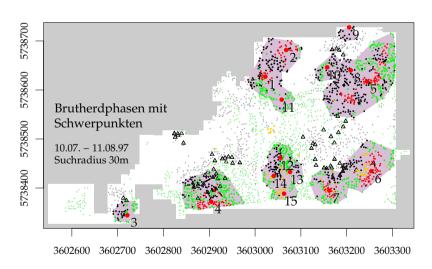


Abb. 3.36: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 97/4

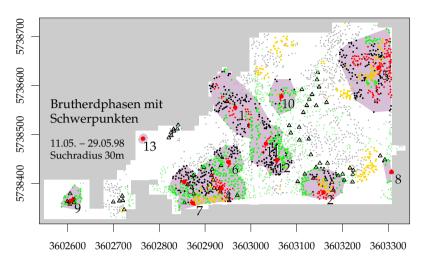


Abb. 3.37: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 98/1

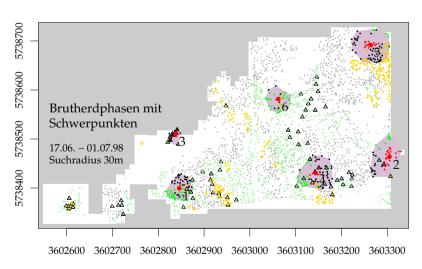


Abb. 3.38: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 98/2

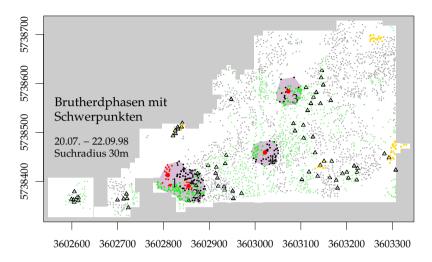


Abb. 3.39: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 98/3

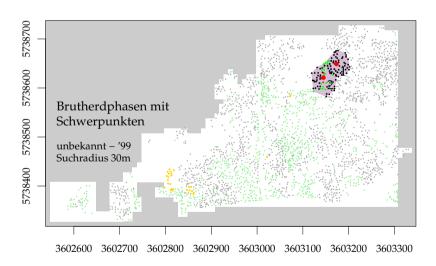


Abb. 3.40: Brutherdphasen in Besiedlungsphase 99/1

Die Auswertung der in den Karten dargestellten Informationen über die Anzahl enthaltener Fichten und die Flächengrößen zeigt die Variabilität der Brutherdphase verden die Baumstrukturen sowohl innerhalb des neubesiedelten Bereiches (Abbildung 3.26) als auch für die Gesamtfläche vorgestellt.

Besteht eine Brutherdphase lediglich aus ein oder zwei besiedelten Fichten, erzeugt der Algorithmus zur Gruppenbildung nur einen Punkt bzw. eine Linie, jedoch keine Fläche, da er hierfür mindestens drei Fichten benötigt. Daher finden sich in den Tabellen für derartige Brutherdphasen keine Angaben bei den Flächen des neubesiedelten Bereichs«. Den Extremfall stellt die von einer Freifläche umgebene Brutherdphase 13 der Besiedlungsphase 98/1 mit nur zwei neubesiedelten Fichten und keinem weiteren Baum in der näheren Umgebung dar (Abbildung 3.37).

Von 107 Brutherdphasen enthielten 85 maximal 20 neubesiedelte Fichten. Nur sieben Brutherdphasen enthielten mehr als 50 neubesiedelte Fichten. Nur sieben Brutherdphasen enthielten mehr als 50 neubesiedlungen. Dieser nordöstliche Bestandesteil wurde ab Besiedlungsphase 97/1 im westlichen Bereich und in der folgenden Phase auch im östlichen Bereich vom Buchdrucker besiedelt (Abbildungen 3.33ff). Nach einer kurzen Verzögerung ab der zweiten Junihälfte 1997 setzte sich diese Besiedlung ab Mitte Juli rasant fort und erreichte ihren Höhepunkt in Besiedlungsphase 98/1.

Die Gesamtfläche der Brutherdphase 6 in 97/2 betrug annähernd 2 ha Größe. Bei zwei weiteren Brutherdphasen betrug die Flächengröße mehr als 1,5 ha: Nr. 2 in 96/3 und Nr. 5 in 97/4. Ingesamt erreichten zwölf Brutherdphasen eine Fläche von mehr als 1,0 ha.

Tab. 3.22: Kennziffern der Brutherdphasen bei Suchradius 30 m

		Neubesiedelter Bereich						Brutherdphase					
Phase		An	zahl l	Bäur	ne	Fläche (m ²)		Anzahl Bäume			Fläche (m ²)		
Be-	Brut-	besie-	vor-		le-	Be-	je	vor-		le-	Be-	je	
siedl.	herd	delt	bes.	tot	bend	reich	Baum	bes.	tot	bend	reich	Baum	
95/1	1	2						0	6	29	1.153	31,2	
	2	1						0	10	41	2.293	44,1	
	3	3	0	0	0	13	4,4	0	5	64	2.949	41,0	
96/1	1	1						1	8	61	2.369	33,4	
	2	1						0	1	15	994	58,4	
	3	1						0	1	33	1.578	45,1	
	4	1						0	3	64	2.192	32,2	
	5	1						0	10	6	1.553	91,4	
	6	1						0	2	36	1.835	47,0	
	7	1						0	1	36	2.036	53,6	
	8	2						0	6	17	2.672	106,9	
	9	1						0	7	41	2.144	43,7	
	10	1						0	0	77	2.398	30,7	
96/2	1	6	0	3	6	373	24,9	0	23	88	4.246	36,3	
	2	17	0	2	6	475	19,0	1	13	49	3.509	43,9	
	3	1						1	1	12	904	60,3	
	4	53	0	6	28	3.704	42,6	1	27	179	13.019	50,1	
	5	36	2	0	5	1.791	41,7	3	6	123	7.090	42,2	
	6	50	1	1	12	2.941	46,0	2	3	150	10.604	51,7	
	7	31	1	8	19	3.702	62,8	3	20	130	11.146	60,6	
	8	1						1	3	3	258	32,3	
	9	2						0	34	31	2.552	38,1	
	10	6	0	0	0	246	41,1	0	11	78	4.678	49,2	
96/3	1	4	1	1	0	85	14,2	17	10	13	1.589	36,1	
	2	42	29	2	87	6.021	37,6	76	8	221	16.613	47,9	
	3	23	9	4	17	2.862	54,0	43	24	76	10.377	62,5	
96/4	1	6	0	7	0	542	41,7	4	31	34	2.966	39,6	
	2	2						0	13	22	1.467	39,7	
	3	1						0	3	14	1.006	55,9	
	4	17	7	1	14	1.267	32,5	25	36	161	8.063	33,7	
	5	16	0	3	1	803	40,2	12	25	55	5.835	54,0	
	6	1						12	12	12	2.087	56,4	
	7	4	0	5	0	230	25,6	0	39	49	4.557	49,5	
	8	1						0	9	28	2.240	59,0	
								Fors	tsetz	ung au	f nächst	er Seite	

Fortsetzung von vorheriger Seite												
		Neubesiedelter Bereich Brutherdp								dphase		
Pha	ise	Anzahl Bäume Fläche (m ²)				Anzahl Bäume Fläche (m			e (m²)			
Be-	Brut-	besie-	vor-		le-	Be-	je	vor-		le-	Be-	je
siedl.	herd	delt	bes.	tot	bend	reich	Baum	bes.	tot	bend	reich	Baum
	9	12	0	0	1	270	20,7	1	20	76	4.763	43,7
96/5	1	16	15	31	65	4.532	35,7	22	104	209	13.453	38,3
,	2	3	1	0	0	53	13,3	13	15	49	3.904	48,8
	3	1					ŕ	4	27	29	2.299	37,7
	4	1						0	15	33	2.096	42,8
	5	1						12	4	40	2.322	40,7
97/1	1	13	0	4	2	515	27,1	0	44	73	5.833	44,9
,	2	16	0	6	0	691	31,4	0	40	38	3.706	39,4
	3	6	0	0	5	250	22,7	0	3	8	601	35,3
	4	15	2	2	4	924	40,2	3	39	85	6.795	47,9
	5	1	-	-	-		,-	6	23	40	2.325	33,2
	6	5	0	0	0	32	6,4	1	8	110	3.159	25,5
	7	69	0	21	20	4.563	41,5	0	101	121	14.271	49,0
	8	4	0	0	1	37	7,3	0	13	90	3.413	31,9
97/2	1	32	0	1	2	1.558	44,5	10	40	92	7.816	44,9
,	2	1					ŕ	15	7	19	1.446	34,4
	3	3	0	0	0	13	4,3	3	34	9	1.941	39,6
	4	21	3	19	15	1.642	28,3	5	77	155	8.985	34,8
	5	28	12	6	9	2.400	43,6	15	33	148	11.304	50,5
	6	77	9	50	73	9.616	46,0	37	115	174	19.693	48,9
	7	2					,	6	3	6	601	35,3
	8	1						0	20	20	2.171	52,9
	9	3	0	0	0	21	6,9	1	34	43	2.862	35,3
	10	9	0	0	0	167	18,6	35	22	33	4.594	46,4
	11	1					,	28	21	19	2.039	29,6
	12	35	0	5	4	1.157	26,3	4	33	154	7.419	32,8
97/3	1	1						2	23	5	1.076	34,7
	2	26	8	6	7	2.084	44,3	33	35	106	7.879	39,4
	3	17	3	0	1	743	35,4	17	18	82	5.729	42,9
	4	1					,	0	2	29	1.901	59,4
	5	5	3	7	10	803	32,1	11	28	84	5.640	44,1
	6	1					,	17	9	65	2.377	25,8
	7	1						0	23	62	2.079	24,2
	8	7	0	2	0	134	14,9	0	15	57	3.533	44,7
97/4	1	17	0	3	2	497	22,6	0	61	37	4.483	39,0
	2	26	0	5	0	1.453	46,9	0	47	5	4.354	55,8
	3	2						0	22	23	1.714	36,5
	4	47	0	23	30	2.650	26,5	0	68	134	7.765	31,2
	5	68	1	55	23	5.172	35,2	1	151	144	15.871	43,6
	6	53	13	5	3	2.539	34,9	18	35	49	7.712	49,8
		1						Fors		ung au		
Forstsetzung auf nächster Seite												

3. Ergebnisse

Fortsetzung von vorheriger Seite														
		Neubesiedelter Bereich							Brutherdphase					
Pha	ise	An	zahl l	Bäur	ne	Fläch	e (m ²)	Anzahl Bäume Fläche (m²			e (m²)			
Be-	Brut-	besie-	vor-		le-	Be-	je	vor-		le-	Be-	je		
siedl.	herd	delt	bes.	tot	bend		Baum	bes.	tot	bend	reich	Baum		
	7	23	2	1	1	578	21,4	5	26	57	4.597	41,4		
	8	1						0	40	12	2.125	40,1		
	9	1						0	19	0	830	41,5		
	10	3	0	0	0	14	4,6	0	45	15	2.121	33,7		
	11	1						0	6	34	1.966	48,0		
	12	1						4	42	68	2.464	21,4		
	13	1						9	28	42	2.329	29,1		
	14	1						11	33	20	2.087	32,1		
	15	1						15	3	23	1.645	39,2		
98/1	1	31	0	30	15	3.620	47,6	0	96	49	10.687	60,7		
	2	28	18	3	1	1.457	29,1	23	26	45	4.841	39,7		
	3	4	0	0	0	65	16,1	4	48	47	3.109	30,2		
	4	45	9	9	6	1.789	25,9	37	46	99	7.354	32,4		
	5	121	39	52	15	7.563	33,3	45	107	35	14.290	46,4		
	6	7	0	0	0	86	12,2	0	29	65	3.457	34,2		
	7	4	0	0	0	32	7,9	22	6	38	2.088	29,8		
	8	1						0	1	8	580	58,0		
	9	6	0	0	0	89	14,9	0	0	32	1.493	39,3		
	10	4	0	0	0	29	7,2	1	8	45	3.180	54,8		
	11	9	0	0	0	135	15,0	1	50	61	4.569	37,8		
	12	5	0	0	0	27	5,4	3	62	55	2.971	23,8		
	13	2						0	0	0				
98/2	1	1						4	34	38	2.183	28,3		
	2	23	0	0	0	777	33,8	1	14	11	3.874	79,1		
	3	5	0	2	0	93	13,3	0	11	1	601	35,3		
	4	7	0	0	0	153	21,9	4	39	24	4.013	54,2		
	5	17	0	0	0	319	18,7	21	47	6	4.559	50,1		
	6	1						4	7	30	2.121	50,5		
98/3	1	17	0	0	0	634	37,3	1	16	37	3.087	43,5		
	2	8	0	0	0	142	17,8	1	60	56	3.729	29,8		
	3	2						1	12	33	2.447	51,0		
	4	1						0	35	20	2.327	41,6		
99/1	1	1						0	57	8	2.110	32,0		
	2	2						0	56	21	2.971	37,6		

Zwischen der Anzahl von Brutherdphasen je Besiedlungsphase sowie der jeweils beobachteten Anzahl neubesiedelter Fichten besteht ein relativ enger Zusammenhang (Abbildung 3.41). Der Korrelationskoeffizient beider Größen beträgt r=0,823.

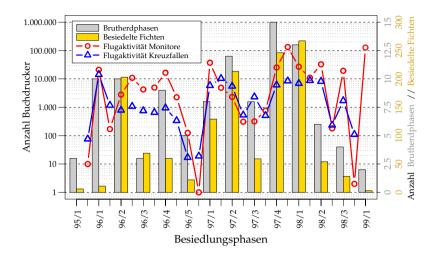


Abb. 3.41: Brutherdphasen und Flugaktivitäten

Auch die mittels Monitoren und Kreuzfallen ermittelten Aktivitäten weisen einen Zusammenhang zur Besiedlungstätigkeit auf, der jedoch deutlich schwächer ausfällt. Zu beachten ist, dass auch die zwischen den Besiedlungsphasen vorhandenen Aktivitäten abgebildet sind. Während die Änderungen der Aktivität denen der Neubesiedlung in den Besiedlungsphasen 96/1, 96/2, 97/2, 97/4 und 98/1 relativ gut entsprechen, scheint für andere Phasen kein Zusammenhang vorhanden zu sein (z. B. 96/3, 97/1, 98/2 bis 99/1).

Zwischen der letzten Besiedlungsphase 1996 unter der ersten 1997 gingen die Aktivitäten stark zurück, ebenso zwischen der letzten und ersten Phase 1998/99. Nach der erstgenannten Aktivitätslücke setzte unvermittelt wieder hohe Flugaktivität ein, verbunden mit der Besiedlung zahlreicher neuer Fichten. Der zweiten Aktivitätslücke folgten 1999 wiederum sehr starke allgemeine Flugaktivitäten. Der Besiedlungsfortschritt ging dagegen fast auf Null zurück. Im Folgejahr 2000 wurden keine weiteren Fichten mehr besiedelt.

3.8. Dynamik der Brutherdentwicklung

Im vorhergehenden Abschnitt wurden Grundlagen zu den Strukturen der Brutherdphasen aufgeführt. Nun soll die Dynamik aufeinanderfolgender Brutherdphasen untersucht und dann das daraus resultierende raumzeitliche Muster vorgestellt werden.

3.8.1. Zeitliche Abfolge der Brutherdphasen

Aus der räumlichen Lage von Brutherdphasen aufeinanderfolgender Besiedlungsphasen (Abbildungen 3.27 bis 3.40, Seite 138ff) lässt sich feststellen, ob und in welcher Relation diese zueinander standen. Lag ein Einfluss einer Phase auf eine der folgenden vor, so wurde angenommen, dass es sich um eine Fortsetzung desselben Brutherdes handelte. Dabei wurden vier Einfluss stärken der Brutherdphasen unterschieden (Tabelle 3.23). Der Einfluss nahm mit räumlicher und zeitlicher Entfernung der Phasen voneinander ab. Zur Ermittlung des starken Einflusses wurde die Unterscheidung zwischen innerem >neubesiedelten

Für alle Einflussstärken konnten rechnerisch abgrenzbare Kriterien angewendet werden. Die Beziehungen basieren auf den Lockwirkungen bestehender Brutbäume, die mit größerer Entfernung zunehmend geringeren Einfluss auf ihre Umgebung ausüben. Windrichtungen und Windstärken wurden nicht berücksichtigt. Daher wurde der räumliche Abstand vom Lockzentrum stark vereinfachend nur als durchschnittlicher, in alle Richtungen gleich wirkender Effekt einbezogen. Als maximale Distanz, über die zumindest zeitweise noch sehr schwacher Einfluss wirkte, wurde eine Entfernung von drei Suchradien außerhalb bestehender Brutherde angenommen.

Die gefundenen Beziehungen lassen sich in einem Diagramm veranschaulichen (Abbildung 3.42). Als zeitliche Dimension verlaufen die Besiedlungsphasen spaltenweise von links nach rechts. Jedes

Starker Einfluss Kriterien Der >neubesiedelte Bereich< der alten Brutherdphase muss mindestens den Einflussbereich der neuen Brutherdphase überlappen. Außerdem müssen die Brutherdphasen unmittelbar zeitlich aufeinander folgen. Beispiele $95/1:1 \Rightarrow 96/1:1$; $96/5:2 \Rightarrow 97/1:4$; $97/1:1 \Rightarrow 97/2:1$ Mäßiger Einfluss Kriterien Der räumliche Abstand zwischen alter und neuer Brutherdphase beträgt maximal einen Suchradius (30 m) bei direkter zeitlicher Folge. Beispiele $96/\overline{5}:3 \Rightarrow 97/1:8;$ $97/4:1 \Rightarrow 98/1:10;$ $96/3:3 \Rightarrow 96/4:8$ Schwacher Einfluss Kriterien a) Es liegt räumliche Überlappung wie beim >starken Einfluss< vor, jedoch wird eine Besiedlungsphase zeitlich übersprungen. Beispiele $95/1:2 \Rightarrow 96/2:4;$ $97/2:11 \Rightarrow 97/4:10$ Kriterien b) Der räumliche Abstand zwischen den Brutherdphasen beträgt ein bis zwei Suchradien bei direkter zeitlicher Folge. Beispiele $97/2:4 \Rightarrow 97/3:1$; $98/1:4 \Rightarrow 98/2:1$ Sehr schwacher Einfluss Kriterien a) Der räumliche Abstand beträgt zwei bis drei Suchradien bei direkter zeitlicher Folge. $97/4:3 \Rightarrow 98/1:9$ Beispiele Kriterien b) Der zeitliche Abstand zwischen zwei sich überlappenden Brutherdphasen beträgt mehr als zwei Besiedlungsphasen. $96/2:9 \Rightarrow 97/1:7$ $97/2:7 \Rightarrow 98/1:13$ Beispiele $96/2:1 \Rightarrow 97/1:1$ Kriterien c) Bei einem Abstand von einem bis zwei Suchradien wird eine Besiedlungsphase übersprungen.

Tab. 3.23: Zuweisungskriterien für Einflussstärken

Symbol enthält die Nummer der Brutherdphase, wie sie in den Abbildungen 3.27 bis 3.40 vergeben wurden. Oberhalb des Symbols ist die Anzahl besiedelter Fichten aufgeführt.

 $98/2:5 \Rightarrow 99/1:1$

Beispiele

Mit Hilfe dieses Verfahrens konnten sechs Brutherde gegeneinander abgegrenzt werden. Zur besseren Unterscheidung wurden sie farbig umrandet dargestellt: schwarz, grün, blau, grau, braun und rot. Pfeile zwischen den Brutherdphasen symbolisieren den Einfluss der älteren Phase auf die jüngere. Die Einflussstärke der Beziehung wird durch Strichart und -dicke der Pfeile verkörpert. Symbo-

le von Brutherdphasen mit mindestens zwanzig besiedelten Fichten sind zusätzlich gelb ausgefüllt.

Die sechs Brutherde weisen Merkmale auf, die sie deutlich voneinander unterscheiden. Drei der sechs Brutherde (schwarz, grün und rot) wurden bereits 1995, also direkt vor Versuchsbeginn, initiiert. Die nächsten zwei Brutherde (grau und braun) folgten erst in Besiedlungsphase 96/2, bevor schließlich der letzte Brutherd (blau) Anfang 1997 startete (Abbildung 3.42 und Tabelle 3.24).

Die Tabelle führt neben Angaben für ›alle‹ am Brutherd beteiligten Brutherdphasen bzw. Fichten auch solche auf, die nur Brutherdphasen oder Fichten berücksichtigen, für die ein ›starker Einfluss‹ der Phasen untereinander festgestellt wurde. Bei den Fichten werden zusätzlich Werte für besiedelte Bäume ausgewiesen.

Im grünen und roten Brutherd waren die meisten Brutherdphasen und auch besonders viele der besiedelten Fichten enthalten. Der braune Brutherd war durch seinen späten Beginn von relativ kurzer Dauer und enthielt daher nicht halb so viele Brutherdphasen wie der grüne und rote Brutherd. Er umfasste jedoch die meisten besiedelten Fichten (371 Stück).

Der schwarze Brutherd hatte 1996 seinen größten Zuwachs in Phase 2 mit 17 neubesiedelten Fichten. Er setzte in Phase 5 aus, um Anfang 1997 mit 16 neubesiedelten Fichten fortzufahren. Danach fiel die Intensität stark ab. Ende des Jahres tauchte eine weitere Brutherdphase auf, die Anfang 1998 einen sehr schwachen Einfluss auf die westlich gelegene Phase 9 ausübte. Keine Brutherdphase konnte zwanzig oder mehr besiedelte Stämme vereinnahmen. Der schwarze Brutherd verlosch als erster bereits nach 98/1.

Der grüne Brutherd begann 1995 mit einer Dreiergruppe besiedelter Fichten. Diese übte nur schwachen Einfluss auf eine (Nr. 6) von sechs Brutherdphasen aus, die Anfang 1996 in einiger Entfernung erschienen. Sie enthielten jeweils nur eine besiedelte Fichte. Fünf dieser Initialphasen aus 96/1 konnten sich bereits in der folgenden Besiedlungsphase auf zwei Brutherdphasen (Nr. 5 und 6) mit 36 bzw. 50 neubesiedelten Fichten konzentrieren. Im nächsten Schritt wurde der Bereich zwischen diesen beiden Brutherdphasen

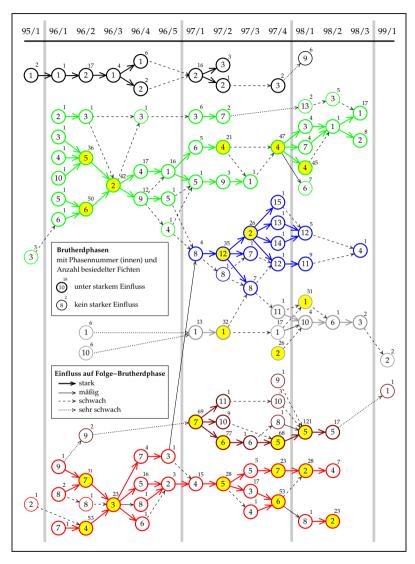


Abb. 3.42: Zeitliche Dynamik der Brutherde (bei 30 m Suchradius)
Die Lage benachbarter Brutherdphasen zueinander wurde nach
Möglichkeit berücksichtigt. Gelb ausgefüllte Brutherdphasen
enthalten mindestens zwanzig neubesiedelte Fichten.

Nur besiedelte

5,5

10.7

Brutherd-Brutherd phase schwarz grün blau grau braun rot Besiedlungsphasen 1/95 1/95 2/96 2/96 1/95 Erste 1/98 3/98 3/98 1/99 1/99 2/98 Letzte 12 Spanne 12 12 11 13 Anzahl Brutherdphasen 13 Alle 11 12 Einfluss stark 10 24 12 18 Anzahl Brutherdphasen mit mehr als 20 Fichten Alle Einfluss stark 0 6 2 1 7 Mittlere Anzahl Brutherdphasen je Besiedlungsphase Alle 2,6 1,9 1,0 2,1 Einfluss stark 0.9 1.8 1.7 0.5 1.5 0.7 Anzahl Fichten Alle 127 330 312 425 483 Einfluss stark 89 500 310 127 409 439 Nur besiedelte 60 365 93 141 371 340 Mittlere Anzahl Fichten je Brutherdphase 17,5 25,4 32,7 19.3 11,5 26.0 Einfluss stark 14,7 23.8 31.5 8.1 10.6 17,6

Tab. 3.24: Phasen- und Fichten-Kenndaten der Brutherde

besiedelt; sie ›verschmolzen‹ zu Brutherdphase 2. Erst ab Besiedlungsphase 96/4 zerfiel die Brutherdphase in drei neue. Bis in die 2. bzw. 3. Phase 1997 erschienen Brutherdphasen unterschiedlicher Intensität. Nach einer kurzen Verzögerung kam es in 97/4 zu einer starken Konzentration auf 47 besiedelte Fichten. Leicht räumlich versetzt konnte sich die Fortsetzung dieser Brutherdphase Anfang 1998 nochmals mit 45 besiedelten Fichten behaupten. Zur selben Zeit fand bereits eine deutliche räumliche Aufsplitterung in kleinere Brutherdteile statt. Über einen ›Brückenkopf‹ von nur einer besiedelten Fichte (Nr. 1 in 98/2) im grünen Brutherd wurden nochmals zwei eng benachbarte Bereiche von 17 und 8 Fichten besiedelt, bevor die Entwicklung ein schlagartiges Ende fand. Mit 13 Besiedlungsphasen vom ersten Auftreten in 95/1 bis zum Ende in 98/3 konnte dieser Brutherd länger als alle anderen überdauern.

7,2

11,8

28,5

13,6

Der **blaue Brutherd** begann als spätester erst Anfang 1997 in unmittelbarer Nähe der Brutherdphasen 3 des roten Brutherdes sowie

4 und 5 des grünen Brutherdes aus Phase 96/5. Daher hatte er seinen Ursprung vermutlich in den nachbarlichen Einflüssen anderer Brutherde. Nach schwachem Anfang mit nur vier besiedelten Fichten kam es in der zweiten Phase zu starkem Neubefall von 35 Bäumen. Dieser gliederte sich in 97/3 in drei Brutherdphasen unterschiedlicher Stärke auf. Nur die stärkste Brutherdphase Nr. 2 konnte sich nochmals aufteilen, verlor dabei aber deutlich an Intensität. Nach der Winterpause, in Phase 98/1, zeigte sich neuer Befall nur noch in zwei Brutherdphasen mit fünf bzw. neun besiedelten Fichten. Nach kurzer Pause wurde gegen Ende der Saison 1998 nochmals eine Fichte besiedelt. Mit einer Spanne von nur sieben Besiedlungsphasen überdauerte dieser Brutherd den kürzesten Zeitraum.

Bereits in Phase 96/2 lagen zwei Brutherdphasen vor, die dem grauen Brutherd zugeordnet wurden. Obwohl beide jeweils sechs besiedelte Fichten aufwiesen, reichte ihr Einfluss nicht aus, die Besiedlung noch im gleichen Jahr fortzusetzen. Erst Anfang 1998 wurden im Bereich der vorherigen Brutherdphase 1 aus 96/2 insgesamt 13 neubesiedelte Fichten gefunden. Schon eine Phase später erhöhte sich die Anzahl der Neubesiedlungen auf 32 Fichten bei leicht südlicher Verlagerung. Wie bei einigen anderen Brutherden auch, wurde Phase 97/3 übersprungen. In der vierten Phase 1997 traten im nördlichen Bereich des Brutherdes drei Brutherdphasen auf; zwei davon mit siebzehn bzw. 26 Neubesiedlungen. Nach Überdauern des Winters konnten sich im Wesentlichen nur die vorherigen Brutherdphasen Nr. 1 und 11, wiederum räumlich verlagert, fortsetzen. Ab Phase 98/2 trat in diesem Bereich kaum noch Neubefall auf. Bis 98/3 kamen nur noch drei neue Fichten hinzu. Die Brutherdphase 3 aus 98/3 zeigte als einzige einen schwachen Einfluss auf die Neubesiedlung 1999 (Nr.2 mit zwei Fichten).

Der **braune Brutherd** wurde wie der graue in Besiedlungsphase 96/2 initiiert. Er zeigte ebenfalls nur einen schwachen Beginn, der mit großer Unterbrechung erst Anfang 1997 fortgesetzt wurde. Mit 69 besiedelten Fichten besaß dieser Brutherd die stärkste (verzögerte) Intitialphase aller beobachteten Brutherde. In Phase 97/2 zergliederte sich die Brutherdphase in drei eng benachbarte neue Befallsbereiche. Die Neubesiedlung konnte sich in Nr. 6 mit 77 Fich-

ten nochmals steigern. Über die letztgenannte Brutherdphase setzte sich die Entwicklung am deutlichsten fort. Brutherdphase 5 in Phase 97/4 enthielt 68 frischbesiedelte Fichten. Deren Folgephase in 98/1 konnte insgesamt 121 besiedelte Fichten aufweisen und stellte damit den größten beobachteten Neubefall aller Brutherde dar. Stark abgeschwächt setzte sich die Entwicklung nochmals mit 17 Fichten fort. Der sehr schwache Einfluss dieser Brutherdphase bildete die einzige Verbindung zur Phase 1 in 99/1.

Mit Brutherdphase 2 hatte der rote Brutherd 1995 einen schwachen Vorläufer, wie er bereits beim grünen Brutherd beobachtet werden konnte. Die eigentliche Initialphase setzte Anfang 1996 mit drei ebenfalls sehr kleinen Brutherdphasen ein. Schon in der Folgephase entstanden neben einer Einzelbesiedlung zwei umfangreichere Neubesiedlungen, die im dritten Abschnitt 1996 in eine gemeinsame Phase >zusammenflossen (Nr. 3 mit 23 Neubesiedlungen). Der Brutherd setzte sich räumlich leicht verlagert in der vierten und fünften Phase im Wesentlichen in zwei Linien fort, bevor er Anfang 1997 wiederum auf eine Brutherdphase (Nr. 4 mit 15 Fichten) zusammenfiel. Diese wurde in 97/2 um 28 weitere Fichten verstärkt, teilte sich dann aber in zwei eng benachbarte Linien, die beide mehr oder weniger ausgeprägt bis in die zweite Phase 1998 erhalten blieben. Ende 1997 wurden 53 bzw. 23 Fichten besiedelt, was beinahe dem Umfang von 96/2 entspricht. In 98/2 endeten beide Linien dieses Brutherdes.

3.8.2. Räumliche Verlagerung der Brutherde

Die Beschreibung der zeitlichen Abfolge und des räumlichen Nebeneinanders von Brutherdphasen erfolgte bisher ohne genauere Angabe von Entfernungen, Richtungen und Flächen.

Entfernungen und Richtungen der Verlagerungen wurden über die Änderung der Schwerpunktlage der Brutherdphasen ermittelt (Abschnitt 2.8, Seite 66ff). Die Lage der Schwerpunkte aller Brutherdphasen war bereits in den Abbildungen 3.27 bis 3.40 (Seite 138ff) enthalten. Meist lag der Schwerpunkt einer

Brutherdphase relativ zentral innerhalb der Fläche. Er konnte je nach Verteilung der besiedelten Fichten auch deutlich vom optischen Zentrum abweichen, z. B. Nr. 4 in Phase 97/2, Nr. 2 in Phase 97/3 oder Nr. 4 in Phase 97/4.

Die raumzeitlichen Änderungen der Schwerpunktlagen wurden übersichtsweise als Karte zusammengefasst (Abbildung 3.43). Dabei fällt zunächst auf, dass sich die Flächen der sechs bereits bekannten Brutherde weitgehend voneinander abgrenzten. Scheinbare räumliche Überlappungen ergaben sich durch Inanspruchnahme gleicher Flächenanteile in verschiedenen Besiedlungsphasen, also zu unterschiedlichen Zeiten.

Die Einflussstärke einer Brutherdphase auf die folgende wurde durch Pfeile unterschiedlicher Strichart und -dicke veranschaulicht, wie sie bereits in Abbildung 3.42 (Seite 153) Verwendung fanden. Im Gegensatz zum genannten Diagramm konnten nun Entfernungen und Richtungen maßstabsgetreu abgebildet werden. Innerhalb der Brutherde schwankte die Anzahl der Verlager u n g e n zwischen 11 (schwarz) und 44 (grün), für »starke Einflüsse< zwischen 4 (grau) und 23 Verlagerungen (grün). Die Entfernungen der Verlagerungen variierten außerordentlich (Tabelle 3.25). Es traten Abstände von 6 m (grüner und grauer Brutherd) bis 84 m bzw. 90 m (roter und grüner Brutherd) auf. Auch die mittleren Entfernungen reichten von 35 m bis 62 m bei Betrachtung aller Verlagerungen bzw. 19 m bis 43 m für Verlagerungen unter starkem Einfluss. Anhand der Summen der Verlagerungsentfernungen werden die Unterschiede zwischen den Brutherden noch deutlicher: Bezogen auf die Gesamtheit der Summen traten Entfernungen von 381 m bis 2.200 m auf. Unter starkem Einfluss lagen die Summen zwischen 74 m und 858 m.

Die Richtungen der Verlagerungen wichen ebenfalls stark voneinander ab. Jeder Brutherd besaß seine eigene Dynamik der Richtungswechsel. Diese kann in einem *Richtungsdiagramm* dargestellt werden (Abbildung 3.44). Das Diagramm führt für jeden Übergang zwischen zwei Brutherdphasen (z. B. von Phase 95/1 nach 96/1) alle unter >starkem Einfluss</br>
aufgetretenen Verlagerungen auf. Die Teildiagramme tragen keine Skalierung, um die

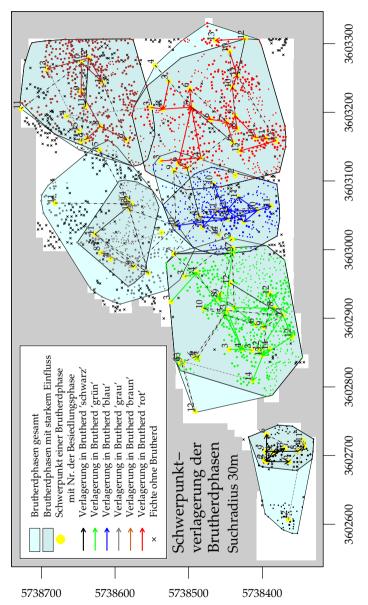


Abb. 3.43: Schwerpunktverlagerungen innerhalb der Brutherde (Schwache Einflüsse auf nachfolgende Brutherdphasen sind ungefärbt und nur gestrichelt bzw. gepunktet eingezeichnet)

	Brutherd											
	schwarz	grün	blau	grau	braun	rot						
Minimale Entfernungen der Schwerpunktverlagerungen (m)												
Alle	7,5	3,4	19,6	6,1	8,5	13,3						
Einfluss stark	11,1	5,8	19,6	6,1	25,8	13,3						
Mittlere Entfernung der Schwerpunktverlagerungen (m)												
Alle	34,7	50,0	46,0	62,1	61,6	49,1						
Einfluss stark	27,1	38,6	38,1	18,5	43,4	35,0						
Maximale Entfernungen der Schwerpunktverlagerungen (m)												
Alle	115,5	108,1	80,0	103,9	121,6	115,0						
Einfluss stark	44,1	89,5	70,8	48,2	58,1	84,2						
Summe der Entfernungen der Schwerpunktverlagerungen (m)												
Alle	381	2.200	920	869	923	1.569						
Einfluss stark	190	858	419	74	304	730						
		Bruthe	rdfläche (m²))								
Gesamt	9.603	36.365	18.441	29.810	26.012	38.045						
Einfluss stark	4.384	32.082	15.096	10.386	25.413	34.697						
Anteil	46 %	88 %	82 %	35 %	98 %	91 %						
		Fichten je	Brutherd (S	tk.)								
Gesamt	127	594	330	312	425	483						
Einfluss stark	89	509	310	127	409	447						
Anteil	70 %	86 %	94 %	41 %	94 %	93 %						
Nur Besiedelte	60	365	93	141	371	340						
Anteil Besiedelte	47 %	61 %	28 %	45 %	87 %	70 %						
		Fläche	je Fichte (m ²)								
Gesamt	75,6	61,2	55,9	95,5	61,2	78,8						
Einfluss stark	49.3	63.2	48.7	81.8	62.1	77.6						

Tab. 3.25: Gegenüberstellung der abgegrenzten Brutherde

Übersicht zu erleichtern. Die Darstellung einer Verlagerung verläuft stets vom jeweiligen Mittelpunkt in Richtung der berechneten Himmelsrichtung (Norden ist oben). Die Entfernung der Verlagerung wird durch die Länge des Pfeils ausgedrückt, wobei eine Senkrechte vom Mittelpunkt bis zum Rahmen einer Entfernung von $90\,m$ entspricht.

Der Diagrammtyp zeigt, dass die Richtungen der Verlagerungen ebenso variierten wie die bereits besprochenen Entfernungen. In neun Fällen fanden besonders kurze Verlagerungen statt, für die Richtung und Entfernung im Diagramm kaum zu erkennen sind (z. B. Brutherd schwarz in Phasenübergang 96/1–96/2 oder grau in 97/4–98/1). In 13 Fällen traten gleich mehrfache Verlagerungen mit

Brutherd schwarz grün blau grau braun rot 95/1 - 96/1 96/1 - 96/2 Verlagerung von Besiedlungsphase zu Besiedlungsphase 96/2 - 96/3 96/3 - 96/496/4 - 96/596/5 - 97/197/1 - 97/297/2 - 97/397/3 - 97/497/4 - 98/198/1 - 98/298/2 - 98/398/3 - 99/1

Abb. 3.44: Richtungen der Brutherdpasen-Verlagerungen (Nur Verlagerungen mit »starken Einfluss« sind dargestellt. Erläuterungen im Text, ab Seite 157)

großen Entfernungen auf. Nur selten wiesen diese Verlagerungen in dieselbe Richtung (z.B. Brutherd blau in 97/3–97/4). Auch dieser Diagrammtyp zeigt nochmals, in welcher zeitlichen Verteilung die »stark beeinflussten« Verlagerungen auftraten. Insgesamt ist kein gemeinsames Muster ersichtlich, das allen Brutherden zugrunde liegen könnte.

Die Flächen der Brutherde wurden – wie bei der Abgrenzung der Brutherdphasen – über die Bildung von Außengrenzen mittels ›konvexer Hüllen‹ ermittelt (Abschnitt 2.7.2, Seite 62ff). Je Brutherd wurden zwei Flächenbereiche unterschieden: Unter ›Gesamt‹ wurden alle Brutherdphasen eines Brutherdes eingeschlossen, während unter ›Einfluss stark‹ nur Brutherdphasen mit starker Beziehung zur nachfolgenden Phase verstanden wurden (siehe innere, leicht abgedunkelte Brutherdflächen in Abbildung 3.43).

Die starke Variabilität der Brutherdeigenschaften setzt sich auch beim Vergleich der Flächengrößen fort (Abbildung 3.43 und Tabelle 3.25). Die größten Gesamtflächen belegten der grüne und der rote Brutherd mit $36.365\,m^2$ bzw. $38.045\,m^2$, während der schwarze Brutherd mit $9.603\,m^2$ die geringste Fläche einnahm. Mit $98\,\%$ wies der braune Brutherd den größten Flächenanteil mit starkem Einfluss auf. Von 425 Fichten waren hier $371~(87\,\%)$ besiedelt. Ganz anders stellte sich die Situation für den blauen Brutherd dar. Während der Flächenanteil mit starkem Einfluss mit $82\,\%$ ebenfalls recht hoch lag, wurden von 330 Fichten nur $93~(28\,\%)$ besiedelt. Den geringsten Anteil der Fläche mit starkem Einfluss an der Gesamtfläche wies der graue Brutherd mit $35\,\%$ auf.

Bei Betrachtung der Fläche je Baum sind die Unterschiede zwischen den Brutherden deutlich kleiner. Verhältnismäßig dicht standen die Fichten im blauen Brutherd ($55,2\,m^2$), gefolgt vom grünen und braunen Brutherd (beide $61,2\,m^2$). Besonders viel Fläche nahmen die Fichten der grauen Sequenz mit $95,5\,m^2$ in Anspruch. Bezogen auf den Bereich starken Einflusses stand meist noch weniger Fläche je Baum zur Verfügung, insbesondere für den schwarzen Brutherd mit $49,3\,m^2$. Nur der braune Brutherd zeigte innerhalb des Bereiches mit starkem Einfluss geringfügig weitständigere Bestandesstrukturen als im Gesamtbereich.

Eine Untersuchung der Verteilung der Baumstrukturen, wie sie bereits für die Gesamtfläche durchgeführt wurde (Abschnitt 3.5.1, Seite 119ff), ist nun auch in Bezug auf die Brutherde möglich, da Angaben über Flächen und Baumzahlen vorliegen (Tabelle 3.26). Fläche, Umfang und Aggregationswerte beziehen sich zum einen auf die gesamten Brutherdflächen, zum anderen auf Flächen, deren Verlagerungen unter starkem Einfluss standen. Da die Areale der Brutherde regelmäßiger geformt waren als die Fläche des Untersuchungsgebiets, besitzen diese Indizes eine höhere Aussagekraft.

Brutherd, >gesamt< schwarz grau grün blau braun rot Fläche (m²) 9.603 36.365 18.441 29.810 26.012 38.045 723 659 Umfang (m) 405 518 613 721 4.42 4,22 4.00 4.29 4.00 4.69 r_A 3.79 4.16 3.27 3.95 3.40 4.03 R 1,06 1,11 1,22 1,09 1,18 1,16 5,45 7,95 z1,44 8,77 3,66 7,63 z_c 1.31 5.18 8.27 3.46 7.54 7.25 Brutherd, nur >starker Einfluss< schwarz grün blau grau braun rot

15 096

453

3.87

3,15

1,23

8,63

8.13

10.386

403

3.91

3,40

1,15

4,34

4,01

25 413

610

4,00

3,41

1.17

7,78

7.37

31 457

647

4,63

3,79

1.22

9.90

9.40

Tab. 3.26: Aggregation der Fichten in Brutherden

Die mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn r_A lag in allen Fällen über der erwarteten Entfernung r_E . Somit betrug der Aggregationsindex R stets mehr als Eins. Innerhalb jedes Brutherdes zeigte sich, ähnlich wie für die Gesamtfläche unter Berücksichtigung aller Bäume, eine **zufällige Baumverteilung mit Tendenzen zu regelmäßigen Mustern**. Diese war für den schwarzen und grauen Brutherd noch relativ schwach, für den roten, braunen und blauen jedoch deutlicher ausgeprägt. Die z-Tests auf Abweichungen von zufälliger Verteilung sowie deren Korrekturen z_c bestätigten sowohl die Richtung als auch die Stärke der Aggregationsindizes.

Fläche (m²)

Umfang (m)

R

4 384

249

4.25

3,33

1.28

5,30

4.78

29 090

652

4,19

3,48

1,20

9,60

9.12

Zusammenfassend bestand für die Gesamtfläche des Untersuchungsgebiets eine zufällige Verteilung der Fichten mit leichter Tendenz zu regelmäßiger Anordnung. Für die Gruppen toter, besiedelter und lebender Fichten innerhalb der Gesamtfläche bestand eine deutliche Tendenz zu geklumptem Auftreten. In den Brutherden lag wiederum eine zufällige Verteilung der Fichten mit Tendenz zu regelmäßiger Anordnung vor, jedoch deutlicher ausgeprägt als für die Gesamtfläche.

3.8.3. Flugaktivitäten in den Brutherden

Nachdem sowohl die allgemeine Flugaktivität für die Gesamtfläche untersucht (Abschnitt 3.4.1) als auch allgemeine und bestandesinterne Flugaktivitäten während der Besiedlungsphasen verglichen wurden (Abschnitt 3.6), sollen nun bestandesinterne Flugaktivitäten einzelner Brutherde betrachtet werden.

Im Idealfall bestünde die Möglichkeit einer kleinflächigen Auswertung und Darstellung des Verlaufs der Käferaktivitäten für das gesamte Untersuchungsgebiet. Die dafür notwendige *gleichmäßige* und engmaschige Fallenverteilung lag jedoch nicht vor (Abschnitt 2.4.2). Stattdessen konnten nur Aktivitäten für wichtige Bestandesbereiche über eine dem Besiedlungsverlauf jahresweise folgende, *ungleichmässige* Fallenverteilung registriert werden (Abbildung 2.14, Seite 36).

Trotz nur lückenhaft vorliegender Kreuzfallenfänge soll im Folgenden demonstriert werden, wie mit Hilfe des Aktivitätsmodells bestandesinterne Flugaktivitäten g e t r e n n t n a c h B r u t h e r d e n ermittelt werden können. Bevor die Fallenfänge für einzelne Brutherde rückverteilt werden, müssen die Fallenstandorte zunächst einzelnen Brutherdphasen zugeordnet werden. Die Positionen der Kreuzfallen sind, getrennt nach Besiedlungsphasen, den bereits eingeführten *Karten der Brutherdphasen* zu entnehmen (Abbildungen 3.28 bis 3.39, Seite 138ff). Die Beziehung der Kreuzfallen zur nächstgelegenen Brutherdphase ist im Anhang aufgeführt (Tabellen A.10 bis A.12, Seite 241ff).

Die Anzahl je Brutherdphase z u w e i s b a r e r K r e u z f a l l e n variierte außerordentlich. Insgesamt 33 der 103 Brutherdphasen konnte keine Kreuzfalle zugeordnet werden, in 17 Fällen fand sich eine einzelne Kreuzfalle im Bereich des Brutherdes (vgl. Tabellen A.10 bis A.12). Aufgrund der überwiegend schlechten Abdeckung der Fläche mit Fallen wird auf eine Aufführung der Kreuzfallenfänge für jede einzelne Brutherdphase verzichtet und nur die zusammenfassende Darstellung je Brutherd und Besiedlungsphase vorgestellt (Tabelle 3.27).

Tab. 3.27: Kreuzfallenfänge je Brutherdphase (Spalte >ohne<: Fänge, die keiner Brutherdphase zugeordnet wurden)

	Fänge	Fanganteil je Brutherd						
	gesamt	ohne	schwarz	grün	blau	grau	braun	rot
Phase	(Stk.)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
96/1	14.255	6,4	16,6	52,3				24,7
96/2	789	0,8	24,7	50,3		0,0	_	24,2
96/3	755	29,8	24,0	29,7				16,5
96/4	951	25,3	39,5	29,2				6,0
96/5	17	80,5	_	19,5				0,0
97/1	5.813	7,5	0,5	15,1	_	_	23,3	53,6
97/2	5.533	0,3	0,4	26,3	0,0	_	30,4	42,6
97/3	2.325	66,8	_	1,8	_		0,0	31,5
97/4	6.113	18,4	0,0	71,1	_	_	0,0	10,4
98/1	6.956	24,6	17,6	22,2		0,0	_	35,6
98/2	8.206	25,7	_	49,1	_	0,0	_	25,2
98/3	1.705	97 , 5	_	2,5		0,0		_

Je Besiedlungsphase ist zunächst die Fangsumme aufgeführt. Die Verteilung auf Brutherde wird in relativen Anteilen dieser Summen angegeben: So wies Phase 96/1 die größte absolute Fangsumme auf, wovon der grüne Brutherd 52,3 % der Fänge, der rote 24,7 % und der schwarze 16,6 % enthielten. Die Spalte >ohne< enthält Kreuzfallenfänge, die keiner Brutherdphase zugeordnet werden konnten: Von diesen insgesamt 10.011 Buchdruckern (18,7 % des Kreuzfallengesamtfangs) entfielen 6,4 % bzw. 7,5 % auf die Jahre 1996 und 1997, 1998 waren es bereits 24,6 %.

Die Tabelle ist nicht vollständig mit Werten besetzt. Bei leerer Tabellenposition war der jeweilige Brutherd in der Besiedlungsphase nicht vertreten. Enthält eine Position einen Strich, so wurde im Umfeld des betreffenden Brutherdes keine zugehörige Kreuzfalle gefunden. Bei einem Wert von 0,0 waren zwar Kreuzfallen, aber keine Fänge vorhanden.

Dem blauen und dem grauen Brutherd konnten über alle Jahre keine Kreuzfallenfänge zugeordnet werden. 1996 waren im Bereich des blauen und braunen Brutherdes nicht einmal Kreuzfallen installiert, im Bereich des grauen Brutherdes genau eine Falle. Die betroffenen Brutherdphasen 1 und 10 des grauen Brutherdes übten in Phase 96/2 (Abbildungen 3.29 und 3.33, Seite 139 bzw. 141) lediglich einen sehr geringen Einfluss auf die Entstehung der Brutherdphase 1 in 97/1 aus (Abbildung 3.42, Seite 153).

Nennenswerte Kreuzfallenfänge enthielten der schwarze, grüne und rote Brutherd, wobei der schwarze mehrere Lücken aufwies. Ausreichend Kreuzfallen über alle Jahre waren lediglich im Bereich des grünen und roten Brutherdes vorhanden. Hier konnte die Aktivität der Buchdrucker während der Besiedlungstätigkeiten durchgehend mitgezeichnet werden. Daher wird die Anwendung rückverteilter Kreuzfallenfänge nur für die beiden letztgenannten Brutherde vorgestellt (Abbildung 3.45).

Der Rückverteilungsalgorithmus kann Beziehungen von Kreuzfallen zu den Brutherdphasen nur innerhalb der Besiedlungsphasen feststellen. Da für die Beurteilung des Zusammenhangs von Flugaktivität und Besiedlung auch Flugaktivitäten vor den Besiedlungsphasen wichtig sind, wurden den >Zwischenphasen jeweils die Kreuzfallen der nachfolgenden Besiedlungsphase zugewiesen. Aufgrund der für die beiden Brutherde stets termingleich durchgeführten Fallenkontrollen verteilte das Aktivitätsmodell die Fänge für beide Brutherde auf dieselben Tage. Abweichungen ergaben sich daher nur aufgrund unterschiedlicher Fangzahlen je Leerungstermin.

Hohe Aktivitäten mit über 100 Buchdruckern pro Tag und Brutherd wurden 1996 nur bis Mitte Juni, 1997 bis Mitte Juli und 1998 bis Anfang Juli verzeichnet. Die Aktivitäten des roten Brutherdes überwogen 1996 nur an einem Tag innerhalb der ersten Phase sowie geringfügig in der ersten >Zwischenphase<. 1997 überwogen sie bis

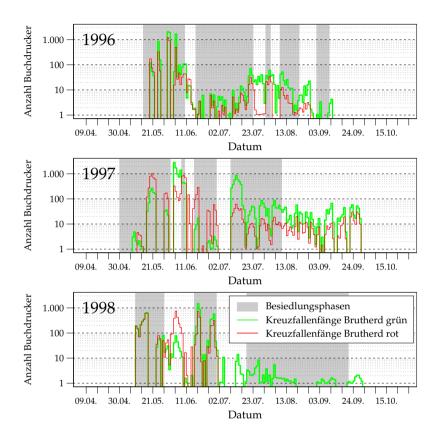


Abb. 3.45: Kreuzfallenfänge der Brutherde ›grün‹ und ›rot‹

Anfang Juli und 1998 nur zwischen der ersten und zweiten Besiedlungsphase. Ab Juli konnte der grüne Brutherd in allen drei Jahren stets höhere Aktivitäten verzeichnen.

Die Kreuzfallenfänge des grünen und roten Brutherdes entsprechen mit 35.973 Buchdruckern etwa 67 % des gesamten Fangaufkommens dieses Fallentyps. Im Vergleich zur Verteilung der Kreuzfallenfänge der Gesamtfläche (Abbildung 3.24, Seite 130) fallen viele

Ähnlichkeiten auf. Allerdings werden im Bereich der beiden Brutherde einige allgemeine Aktivitätszeiten nicht mitgezeichnet. Insbesondere fehlen die Aktivitäten zu Beginn der Phase 96/1 sowie vor Beginn der Phase 98/1.

Für das Gesamtgebiet wurden die phasen weisen Zusammenhänge zwischen Käferaktivitäten und Besiedlungsverlauf bereits untersucht (Abbildung 3.41, Seite 149). Innerhalb des roten und grünen Brutherdes zeigen sich davon deutlich abweichende Verhältnisse (Abbildung 3.46).

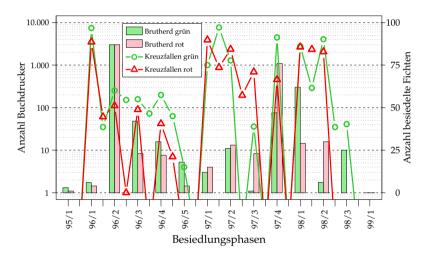


Abb. 3.46: Besiedelte Fichten und Flugaktivitäten im grünen und roten Brutherd

Sowohl der grüne als auch der rote Brutherd waren an der Initialbesiedlung des Untersuchungsgebiets 1995 mit drei bzw. einer Fichte beteiligt (vgl. Abbildung 3.42, Seite 153). Den umfangreichsten Besiedlungszuwachs erfuhren beide Brutherde in Phase 96/2 mit jeweils 87 Fichten. In den anderen Phasen kamen kaum mehr als je zwei Dutzend besiedelte Bäume hinzu. Eine Ausnahme bildeten lediglich die Phasen 97/4 und 98/1. In 97/4 verzeichnete der

rote Brutherd nochmals einen Zuwachs von 76 Fichten. In 98/1 vergrößerte sich dagegen der grüne Brutherd um 62 Fichten. Insgesamt traten damit nur zwei größere Besiedlungsschübe auf. In der übrigen Zeit erfolgte moderate, aber stetige Besiedlung.

Die Flugaktivitäten zeigten innerhalb der Brutherdbereiche überwiegend keinen Zusammenhang zum beobachteten Befallsverlauf. Für beide Brutherde traten insgesamt vier Zeiträume mit Aktivitäten von mehr als 1.000 Buchdruckern auf: In Phase 96/1, von Phase 97/1 bis 97/2, in Phase 97/4 sowie von 98/1 bis 98/2. Die erhöhten Flugaktivitäten beider Brutherde in Phase 94/4 sowie des grünen Brutherdes in Phase 98/1 könnten für die stärkeren Besiedlungen in diesen Phasen verantwortlich sein.

1996 wurde ab der zweiten Phase nur noch geringes Flugaufkommen registriert. Vermutlich wurde der überwiegende Anteil an Käfern aufgrund der hohen Anzahl besiedelter Fichten in den Stämmen gebunden. Ein ähnlich deutliches Absinken der Flugaktivität nach stärkerer Besiedlung ist in den folgenden Zeiträumen nicht mehr erkennbar.

In beiden Brutherden kam es 1996 bei hohen Frühjahrflugaktivitäten zu eher frühzeitigem Befall und 1997 bei ebenfalls hohen Frühjahrflugaktivitäten zu verzögertem, spätem Befall.

KAPITEL 4

Diskussion

»Der größte Teil der Naturphänomene ... bleibt uns unser Leben lang verborgen. Gerade soviel Schönheit in der Landschaft eröffnet sich uns, wie wir aufzunehmen bereit sind, kein Körnchen mehr ... Ein Mensch sieht nur das, was ihn angeht.« Henry David Thoreau

4.1. Problemstellung

Langjährigkeit, Großflächigkeit und Beständigkeit kann als wesentliches G r u n d p r i n z i p aller Lebensgemeinschaften und so auch der Waldökosysteme betrachtet werden. Vom Menschen unberührte Wälder zeigen seit tausenden von Jahren im Wesentlichen die heutige Zusammensetzung. Diese Beständigkeit ist das Resultat einer sehr langen Entwicklung, die bei geringer Intensität ständig fortgesetzt wird. Durch andauernde Wechselbeziehungen der Organismen, die alle der natürlichen Auslese (Selektion) unter-

liegen, bilden jene Arten eine Lebensgemeinschaft, welche sich den Standortbedingungen anpassen konnten.

Die Stabilität der artiger Waldökosysteme hängt neben der Beständigkeit der Baumarten vor allem von ihrem Vermögen ab, auf sich verändernde Strukturen reagieren zu können. Ziel der Anpassungen ist ein ökologisch stabiler Wald mit konsolidierten, dynamisch ausgewogenen Beziehungen zwischen Klima, Boden und Organismen. Ökosysteme führen diese Anpassungen über Selbstorganisation und Selbstregulation durch. "Die natürliche Waldgemeinschaft als System lebendiger Organismen auf höchstem Niveau in der Hierarchie offener Systeme offenbart ausgeprägte Tendenzen zum dynamischen Gleichgewicht ausgeprägte Tendenzen zum dynamischen Gleichgewicht und Gleich und Gleichgewicht und Gleichgewicht und Gleich und Gleichgewicht und Gleichgewichten und Gleichgewichte und Gleichgewicht und Gleich und Gleichgewicht u

Eine der wichtigsten Eigenschaften natürlicher Wälder ist ihre Autoregenerations fähigkeit zur natürlichen Verjüngung stellt die Grundvoraussetzung für die Entwicklung dieser Wälder dar, für ihre Dauerhaftigkeit und ihr dynamisches Gleichgewicht. Durch Zerfall, Absterben oder Einwirkung von Störungen werden ständig Orte geschaffen, an denen sich die natürliche Verjüngung ansiedeln kann.

Die Fichtenwälder der Hochlagen des Harzes siedeln auf klimatisch relativ extremen Standorten. Sie erstrecken sich am Brocken bis an die Baumgrenze. Der Hochharz gehört zu ihrem natürlichen Verbreitungs gebiet. Neben Witterungsextremen sind verlangsamte Umsetzungsprozesse im Boden sowie eine relative Artenarmut sowohl in der Baum- als auch in der Krautschicht kennzeichnend. Große Teile dieser Hochlagenwälder wurden wegen ihrer ökologischen Bedeutung in den 1994 geschaffenen Nationalpark Harz integriert und sollen den sogenannten burwald von morgen mitbegründen.

Schon seit jeher werden weltweit und auch in Mitteleuropa heftige Stürme beobachtet, die zu mehr oder weniger großen Wind-wurfflächen. Sie beschränken sich nicht auf herkömmliche Wirtschaftswälder, sondern suchen ebenfalls Urwälder und Naturwaldreservate heim (FISCHER 1998, S. 2). Die Stürme von 1990

haben im Harz teilweise erheblichen Windwurf verursacht, der dem B u c h d r u c k e r, *Ips typographus* (L.), in den Folgejahren zahlreiche Entwicklungsmöglichkeiten bot. So wurden in vielen Bereichen des Hochharzes unterschiedlich ausgedehnte Befallsherde beobachtet, von denen einige größere Ausmaße annahmen. Aufgrund der für 1994 bevorstehenden Ausweisung zum Nationalpark wurden Flächen auf dem Quitschenberg bereits vorher von den eingeleiteten Bekämpfungsmaßnahmen ausgenommen.

Die intensive Nutzung der Wälder führteim Laufe der Jahrhunderte zu deutlichen Veränderungen. Der natürliche Lebensraum des Buchdruckers wurde zergliedert und insgesamt stark verkleinert. Die (natürliche) Ausbreitung von Fichte und Buchdrucker wird zunehmend behindert. Fichtenstandorte werden heute meist vom Menschen bestimmt. Da die Größe der natürlichen Lebensräume oftmals bereits kritische Grenzen unterschritten hat und die Isolation zunimmt, wird die *Ausbreitung* (Dispersion) nicht nur für den Buchdrucker zur Überlebensvoraussetzung (nach TISCHENDORF 1995, S. 1).

Die Wechselbeziehung en zwischen Fichte und Buchdrucker beruhen auf einer sehr langen gemeinsamen Entwicklung. Sie müssen – in natürlichen Fichtenwäldern – langfristig ausgewogen sein, sonst könnten nicht beide koexistieren. Über die Koevolution der gegenseitigen Abhängigkeiten liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor (z. B. STENSETH 1987; WILBERT 1963).

Störung en in Waldökosystemen werden immer noch meist nur als Katastrophe, Krankheit und Daseinsbedrohung des bestehenden Systems aufgefasst (SCHWERDTFEGER 1981). Die darin liegende Chance, vielleicht sogar zwingende Notwendigkeit zur Umstrukturierung von Systembestandteilen als Anpassung an eine veränderte Situation wird selten diskutiert (z. B. SCHERZINGER 1996; Otto 1994; Bibelriether 1989).

Ist der Borkenkäfer an den Störungen beteiligt, wenn auch nur in Folge, konzentrieren sich die Untersuchungen auf dessen Besiedlungs- und Vermehrungstätigkeiten. Die Bemühungen zielen meist auf wirksamere Bekämpfungsmaßnahmen ab. Ökologische Folgen

der Siedlungstätigkeiten für die Bestandesentwicklung bleiben unberücksichtigt. Ausnahmen finden sich bei LWF (2000), JEHL (1995) und BIBELRIETHER (1989). Nur wenige Autoren befassen sich mit der ökologischen Funktion des Buchdruckers im Fichtenwald (z. B. SANDERS 2001; MARROW ET AL. 1996). Nur "langfristige Beobachtungen über die Aktivitätsdichten der Käfer sowie Anzahl und Verteilung der Brutbäume vermitteln zusammen entscheidende Einblicke in die Überlebensstrategie der Käfer und den Zustand der Fichtenbestände, sofern Bekämpfungsaktionen unterbleiben" (SANDERS 2001).

Der Buchdrucker soll im folgenden Zusammenhang als »strukturierendes Element« verstanden werden. Sein Wirken folgt häufig einer abiotischen Störung. Er nutzt angefallenes Brutmaterial, um seine Population zu vergrößern und wirkt meist selektiv auf vorliegende Bestandesstrukturen. Dabei greift Einzelbefall aufgrund des entstandenen Lockzentrums sehr oft auf Nachbarbäume über, es kommt zur Bildung von Brutherden. Jeder Brutherd trägt individuelle Merkmale und ist einer ihm eigenen Dynamik unterworfen, die zu Größen- und Intensitätsänderungen sowie zu raumzeitlichen Verlagerungen führt. Am Ende einer Gradation liegen deutlich von der Ausgangssituation unterscheidbare Strukturen vor, die meist innerhalb weniger Jahre von der Sukzession genutzt werden. Eigendynamische Prozesse werden beschleunigt, Selbstorganisation und Selbstregulation führen zu neuen Anpassungen.

In dem von der Nationalparkverwaltung Harz zur Verfügung gestellten Untersuchungsgebiet ›Bruchberg-Süd‹ konnte eine Gradation in ihrem Ablauf vermutlich vollständig beobachtet werden. Flugaktivitäten des Buchdruckers wurden registriert und mit dem individuellen Besiedlungsverlauf der einzelnen Bestandesabschnitte in Zusammenhang gebracht. Besonderer Wert wurde auf eine Beschreibung und Analyse der sich verändernden Bestandesstrukturen durch Brutherde gelegt.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sollen einen Beitrag zum besseren Verständnis der Zusammenhänge zwischen dem Ausbreitungsverhalten des Buchdruckers und den Strukturveränderungen der Fichtenbestände liefern.

4.2. Notwendigkeit neuer Methoden

4.2.1. Existierende Ansätze

In der Literatur liegen bereits zahlreiche Arbeiten zu *Ips typographus* selbst, zu seiner Populationsdynamik sowie zu seinen Verhaltensweisen während der Dispersion, Aggregation, Besiedlung, Entwicklung und Überwinterung vor. Seit der Entdeckung und Produzierbarkeit sekundärer Lockstoffe konzentriert sich die Mehrzahl der Bestrebungen auf eine Weiterentwicklung der Fangmethoden zur Bestandsreduktion, zum Monitoring und sogar zur vermeintlichen Kontrolle des Buchdruckers. Ebenfalls wurden physiologische Eigenschaften des Käfers, insbesondere seine vorhandenen Energievorräte und deren Abbau während des Fluges bereits unter vielen Gesichtspunkten bearbeitet. Dagegen wurden Reaktionen der Wirtsbaumart Fichte auf die Besiedlung deutlich seltener (BAIER 1996; FÜHRER 1981; MERKER 1956) und die vom Käfer verursachte Brutherddynamik bisher kaum analysiert.

Unter den umfangreichen Untersuchungen zu unterschiedlichen Borkenkäferarten sind nur einige modellhafte Ansätze zu finden, die sich mit der Entwicklung und den Aktivitäten der Tiere auseinandersetzen. Einige von ihnen seien hier stellvertretend genannt:

Von Safranyik et al. (1989) wurde empirisch ein Modell entwickelt, mit dem der lokale Dispersionsflug bei *Dendroctonus ponderosae* HOPK. in Abhängigkeit von der Lockstoffquelle, der Windrichtung sowie der Windgeschwindigkeit bestimmt werden kann. Mit Hilfe dieses ›Dispersionsmodells‹ sollen bereits Vorhersagen über die Dispersionsrichtung und Aussagen zur Verteilung der neuen Brutbäume getroffen werden können.

Für *Dendroctonus frontalis* ZIMM. wurde ebenfalls ein Dispersionsmodell entwickelt, indem durch Messung der bestandesinternen Dispersion mittels Wiederfangmethode markierter Käfer ein einfacher formaler Zusammenhang abgeleitet wurde (TURCHIN & THOENY 1993).

In beiden Modellansätzen wurden ausgesetzte Käfer verwendet. Die Zusammenhänge mit der allgemeinen Flugaktivität und den Wetterbedingungen wurden nicht eingehender untersucht. WESLIEN (1992b) verwendet ein sehr einfaches Vorhersagemodell, um anhand pheromonbeköderter Fallen oder pheromonbeköderter Bäume Ausssagen zum erwarteten Schaden machen zu können. Dazu beurteilt er ebenfalls ausschließlich Fangergebnisse und zieht keine weiteren Faktoren hinzu.

Die folgenden drei Modellansätze betrachten die Entwicklung der Borkenkäfer unter dem Einfluss unterschiedlicher Temperaturen. So analysierten WERMELINGER & SEIFERT (1998) die temperaturabhängige Entwicklungsdauer insbesondere der Ei-, Larvenund Puppenstadien sowie des Reifungsfraßes der adulten Tiere bei *Ips typographus*. Die gefundenen Zusammenhänge konnten über ein lineares >Entwicklungsmodell
nur teilweise, über ein nichtlineares dagegen vollständig erklärt werden.

In einem temperaturbasierten Modell zur Vorhersage univoltiner Brutverhältnisse für *Dendroctonus rufipennis* KIRBY stellen HANSEN ET AL. (2001) die Temperatur ebenfalls als wichtigsten Regulator der Lebenszyklen heraus. Ihr Modell dient der Vorhersage des Wachstums univoltiner Borkenkäferpopulationen und damit einhergehender Fichtenmortalität.

Unter ähnlicher Zielsetzung versucht COELN (1997) in seinem ›Thermoenergetischen Modell zur Fernüberwachung der Borkenkäferentwicklung‹ den Grad der generellen und momentanen Gefährdung bzw. des zu erwartenden Befallsdruckes auf Fichtenbestände über ein ›Topoklimamodell‹ abzuschätzen und zu visualisieren. Dazu wird wiederum die temperaturbedingte Entwicklungsdynamik der Brut von *Ips typographus* modelliert, jedoch noch ohne Berücksichtigung der Befallsdisposition der Fichten.

Erst BOUHOT ET AL. (1988) beziehen zusätzlich zu Aktivitäten der beobachteten Käferarten *Tomicus piniperda* L. und *Ips sexdentatus* BOERN auch die Dynamik der Besiedlung an gefällten Einzelstämmen ein, indem sie die räumlich-zeitliche Verteilung der Einbohrlöcher an *Pinus sylvestris* untersuchen. Unterschiede in der Be-

fallsverteilung werden in Zusammenhang mit abweichenden Temperaturpräferenzen der Käferarten sowie mit der Wirkung von Aggregationspheromonen gebracht.

Im Bereich der Wechselbeziehungen von Fichte und Buchdrucker existieren bisher kaum weitergehende Arbeiten, die die Aktivitäten oder die Entwicklung der Tiere und daraus folgende strukturelle Auswirkungen auf ganze Bestandesteile in einen gemeinsamen Kontext stellen. Vor allem für den Nationalpark Bayerischer Wald liegen einige Untersuchungen vor, die den Versuch unternehmen, die genannten Aspekte im Zusammenhang zu bewerten (z. B. LOHBERGER 1993; FRANK 1992; PREEN 1991).

4.2.2. Integrativer raumzeitlicher Ansatz

Aus der Statistik, der Geoinformatik, aber auch aus dem Fach der Ökologie selbst konnten sich in den letzten Jahrzehnten zahlreiche Methoden etablieren, die für eine Analyse komplexer ökologischer Datensätze geeignet sind (LEGENDRE & LEGENDRE 1998).

Die bisher im Bereich der Borkenkäferforschung durchgeführten Modellansätze lassen sich nur schwer zusammenführen. Im Bereich der Freilanderhebungen fehlt es meist an einheitlichen raumzeitlichen Bezugssystemen hoher Auflösung, an der aufeinanderfolgenden mehrjährigen Erfassung der Abläufe sowie an der Einbeziehung der Veränderungen betroffener Bestände.

Gerade der Bereich der Brutherd dynamik ermöglicht zum einen direkte Einblicke in die Auswirkungen beobachteter Käferaktivitäten und zum anderen in die damit einhergehenden Veränderungen des betroffenen Bestandes. Bevor Besiedlungsmuster auf Bestandesebene untersucht werden können, müssen die räumlichen Strukturen des Bestandes bekannt sein. Räumliche Muster von Fichtenbeständen können nur im Freiland erhoben werden. Um ihre raumzeitliche Dynamik zu untersuchen, werden immer häufiger modellhafte Ansätze entwickelt (PASTOR ET AL. 1999).

Aus den Eigenschaften der Käfer- und Befallsausbreitung ergeben sich grundlegende Anforderungen an Modelle,

die diese Dynamiken nachbilden sollen: Sie müssen raumzeitlich organisiert werden und sie sollten auf einem individuenbasierten Ansatz aufbauen, da dieser das Verhalten der Ausbreitung bzw. der Besiedlung am besten beschreiben kann. Damit bestand für die vorliegende Arbeit die Notwendigkeit eines neuen met hodischen Rahmens für die Modellierung. Um die Datenstrukturen möglichst einfach zu halten, wurden von Beginn an getrennte Modelle für die Flugaktivität und die Brutherdentwicklung beschrieben.

In der vorliegenden Arbeit wurden erstmals für ein größeres zusammenhängendes Untersuchungsgebiet über einen vollständigen Gradationsverlauf sowohl jeglicher Besiedlungsfortschritt als auch die allgemeine und bestandesinterne Flugaktivität erhoben und in einen raumzeitlichen Zusammenhang mit dem Witterungsverlauf gesetzt. Es wurden neue Auswertungsverlauf einer größeren Fläche differenziert darstellen und analysieren zu können und zum anderen unter Freilandbedingungen nur unregelmäßig erfassbare Fallenfänge in ein zeitlich hochauflösendes Muster der Flugaktivitäten umzurechnen.

Bisher angewandte Methoden erwiesen sich in Bezug auf eine Kausalanalyse des Brutherdgeschehens als unzulänglich. Mit den neu vorgestellten raumzeitlichen Methoden lassen sich sowohl Abläufe in der Aktivität der Käfer als auch in den Veränderungen der Bestandesstrukturen situationsgerecht bewerten. Durch eine vergleichsweise objektive Charakterisierbarkeit der lokalen Befallsmuster lassen sich u. a. folgende Aspekte genauer untersuchen:

- 1. Beurteilung der Entwicklung und der Aktivitäten des Buchdruckers durch kombinierten Einsatz bewährter Fallentypen;
- 2. Zusammenhänge zwischen dem Witterungsverlauf und den Flugaktivitäten;
- 3. Zusammenhänge zwischen der Käferdichte und der Besiedlungsstärke;

4. Zusammenhänge zwischen der Ausgangsdichte der Bestände und der Besiedlungsdichte;

Da die Entwicklung der Methoden von einer eingehenden Analyse des Gradationsgeschehens auf dem Bruchberg begleitet war, dient die vorliegende Arbeit auch einer Demonstration der Anwendbark eit dieses neuen methodischen Potenzials.

4.2.3. Eignung des Aktivitätsmodells

Bereits aus den Verteilungen der Original-Fangdaten war erkennbar, dass, abgesehen von Schlechtwetterphasen, Flugaktivitäten innerhalb beinahe der gesamten Käfersaison zu verzeichnen waren (Abbildung 3.12, Seite 106). Die Rückverteilungen des Aktivitätsmodells bestätigen diese allgegen wärtige Präsenz des Buchdruckers (Abbildung 3.13, Seite 108). Die Fangquoten wurden vor allem durch Witterungseinflüsse, durch Bindung der Käfer an Brutverrichtungen und durch frühzeitiges Aufsuchen der Winterquartiere verringert.

In den Hochlagen des Harzes war die Einhaltung regelmäßiger Fallenleerungen aufgrund plötzlicher und manchmal auch länger andauernder Schlechtwetterphasen schon prinzipiell nicht möglich. Das Aktivitätsmodell stellt auch eine rechnerische Hilfe zur Rationalisierung des Falleneins atzes dar, mit der die notwendige Anzahl an Fallenleerungen im Freiland sowohl reduziert als auch in ihren Terminen variabel gehalten werden kann. Um diese relative Unabhängigkeit im Freiland zu erhalten, ist ein sehr hoher Rechenauf unterschiedliche Klimadaten ganzer Jahre müssen gewichtet werden, unterschiedliche Fallenleerungstermine müssen auf davorliegende Zeiträume fallenweise und stundenweise verteilt werden, bevor die Stundendaten abschließend zusammengeführt werden können.

Die Rückverteilung von Fallenfängen arbeitet mit der eingestellten, vorläufigen Parametrisierung des Modells für kurze Zeiträume von bis zu zwei Wochen bereits zufriedenstellend. Wie Freilandbeobachtungen wiederholt zeigten, ist der Buchdrucker während

schlechterer Wetterbedingungen in der Lage, auch kurze Schönwetterphasen zu nutzen (>Flugfenster<). Das stundenweise arbeitende Aktivitätsmodell berücksichtigt diese kurzzeitigen Flugmöglichkeiten. So kann Neubesiedlung auch für Tage erklärt werden, an denen vermeintlich keine Flugbedingungen herrschten.

Besonders starke Aktivitäten, Entwicklungspausen der Käfer sowie außerhalb der Saison liegende Zeiträume können jedoch noch nicht ausreichend durch die bisherige Parametrisierung beschrieben werden. Eine Verbesserung der Gewichtung sowie die Einbeziehung weiterer Parameter für die Käfer-Jahresaktivitätsrhythmik (z. B. Kurz- und Langtage) und die Entwicklungsphasen der Käfer (z. B. Ab- und Auswanderungszeiten der Alt- und Jungkäfer aus besiedelten Stämmen sowie Brutbildanalysen) steht noch aus. Um das Maß der Anpassung des Modells an die tatsächlichen Flugaktivitäten besser beurteilen zu können, muss eine statistische Methode entwickelt werden.

Am Beispiel der Monitor- und der Kreuzfallenfänge wurde gezeigt, dass unterschiedliche Fallensysteme bereits jetzt getrennt voneinander rückverteilt werden können (vgl. Abschnitte 3.4 und 3.6). Damit ist der tagesweise Vergleich allgemeiner und bestandesinterner Flugaktivitäten möglich. Von einem stundenweisen Vergleich wurde bei der bisherigen Parametergewichtung abgesehen, um die resultierenden Fangverteilungen nicht überzuinterpretieren. Bisher werden beide Fallentypen nach dem gleichen Algorithmus rückverteilt. Für die Zukunft ist anzustreben, bei verschiedenen Fallensystemen auch getrennte Modelloptimierungen zu entwickeln und anzuwenden.

Das Modell kann ebenfalls für unterschiedliche räumliche Ausschnitte aus dem Gesamtdatenmaterial verwendet werden. Wie gezeigt wurde, ist es u.a. möglich, die Rückverteilung getrennt für einzelne Brutherd edes Gebietes durchzuführen und deren Muster zu vergleichen (Abschnitt 3.8.3). In der zukünftigen Weiterentwicklung sollten die Daten zum Entwicklungszustand der Käfer dem jeweiligen Brutherd entstammen.

Durch ausreichende Anpassung des Modells an die Flugaktivitäten der Käfer wurden auch engere Zusammenhänge zwischen verschiedenen Wettergrößen und dem Käferverhalten sichtbar. Neben bekannten Abhängigkeiten des Käferfluges von Lufttemperaturen, Niederschlägen und Windgeschwindigkeiten fiel vor allem die Bedeutung der Globalstrahlung auf (Abschnitt 2.6.2). Ohne Berücksichtigung der Globalstrahlung ließ sich keine befriedigende Anpassung der Rückverteilung erzielen.

BAKKE (1992) stellte eine gute Korrelation des Flugaufkommens von *Ips typographus* mit den Mai-Juni-Temperaturen des Vorjahres fest. Die Korrelation wurde noch besser, als zusätzlich die Mai-August-Temperaturen des Fangjahres einbezogen wurden. Hier könnte ein wertvoller Hinweis liegen, dass auch im Aktivitätsmodell höhere Anpassungsgüten erreicht werden können, indem zusätzlich Wetterbedingungen des Vorjahres berücksichtigt werden.

Es ist bereits jetzt möglich, für zeitlich begrenzte Phasen aus der Parameterkonstellation Schlüsse auf zukünftige Flugaktivitäten der Käfer zu ziehen. Stammt ein Teil der Wetterdaten aus Vorhersagen, kann – mit allen Unsicherheiten behaftet – auch vorausschauend gerechnet werden. Diese Möglichkeiten könnten Eingang in ein zukünftiges Prognos es ystem finden und eventuell pheromongestützte Borkenkäferüberwachungssysteme (NIEMEYER 1989) in kritischen Regionen effektiver gestalten helfen.

4.2.4. Eignung der Brutherdmethoden

Zur Untersuchung allgemein vorliegender Baumstrukturen wurde ebenso wie zur Ermittlung besiedelter, zusammengehöriger Baumgruppen eine Abstandsmethode angewandt (Abschnitt 2.7). Die Abgrenzung der gefundenen Baumgruppen wurde über die Bildung konvexer Hüllen durchgeführt. Die Dynamik der raumzeitlichen Verlagerungen konnte über Schwerpunkte ermittelt und beschrieben werden (Abschnitt 2.8).

Abstandsmethode und Randeffekte

Sobald für die Individuen einer Population genaue Standortangaben vorliegen, lassen sich die ihnen zugrunde liegenden räumlichen Strukturen über Abstandsmethoden untersuchen (KREBS 1998, S. 191*f*). Speziell für Waldgebiete sieht RIPLEY (1981, S. 130) Vorteile in der Verwendung von Abstandsmethoden gegenüber Quadratund Rastermethoden. Nach Vermessung der Lage der Bruchberger Fichten wurde über eine N ä c h s t e - N a c h b a r n - M e t h o d e, die zu den Abstandsmethoden gezählt wird, Entfernung und Richtung eines jeden Baumes zu seinem nächsten Nachbarn ermittelt. Auf der Grundlage dieser nachbarschaftlichen Beziehungen aufbauend können weitreichende raum-statistische Analysen erfolgen (z. B. CRESSIE 1991).

BYERS (1984) verwendet Nächste-Nachbarn-Methoden auf der Ebene von Einzelbäumen von *Picea abies* KARST., indem er anhand der Lage der Einbohrlöcher von *Ips typographus* (L.) die Verteilung der Besiedlung am Einzelstamm analysiert. Dabei stellt er auch ein Simulationsmodell auf, mit dem er nachweisen kann, dass diese Besiedlungen dichteabhängig vorhersagbare Verteilungsmuster der Einbohrlöcher erzeugen.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden die nachbarschaftlichen Beziehungen der Fichten zunächst dazu verwendet, die vorgefundenen Strukturen des Fichtenbestandes zu analysieren. Vor allem dienten sie jedoch dazu, Baumgruppen zu isolieren, deren Besiedlungen unabhängiger voneinander verliefen als dies innerhalb der Gruppen der Fall war.

Die Gruppen wurden über einen selbstentwickelten Suchalgorithmus zusammengestellt, indem einem besiedelten Baum alle benachbarten besiedelten Fichten zugeordnet wurden, die sich innerhalb eines bestimmten Abstandes befanden. Dieser als Suchradius bezeichnete Abstand konnte nach zahlreichen Berechnungsdurchläufen auf 30 m eingegrenzt werden. Bei dieser Entfernung stellte der Algorithmus Baumgruppen zusammen, die den im Freiland beobachteten besiedelten Gruppen am ähnlichsten waren.

Inwieweit der Suchradius von 30 m in Zusammenhang mit einem von den Brutherden ausgehenden e f f e k t i v e n L o c k r a d i u s steht, konnte nicht geklärt werden. Es darf jedoch angenommen werden, dass die Lockwirkung umfangreicher, frisch besiedel-

ter Brutherde bei günstiger Wetterlage in Windrichtung noch bedeutend weiter als 30 *m* reicht. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist die Lockwirkung schlagartig besiedelter Brutbäume derjenigen künstlicher Pheromonquellen weit überlegen.

Versuche, den effektiven Lockradius künstlicher Lockstoffe für *Ips typographus* herauszufinden, brachten bei BYERS ET AL. (1989) keine abschließenden Ergebnisse. Eine nachweisbare Wirkung auf die Käfer war zumindest bis 12 *m* Entfernung vorhanden. Dieser Abstand entspricht weitgehend den Einschätzungen zur Lockwirkung PheroPrax[®]-beköderter Schlitzfallen. Beim Aufstellen dieses Fallentyps am Rande der Fichtenbestände wird ein >Sicherheitsabstand</br>
von 10–15 *m* angegeben (NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT 1990). Bei SCHLYTER (1992) zeigen sich Fänge an passiven, unbeköderten Fallen in bis zu 35 *m* Entfernung von Pheromonfallen.

Räumlich-mathematische Methoden haben große Schwierigkeiten mit Randeffekten (LEGENDRE & LEGENDRE 1998; RIPLEY 1981). So gilt insbesondere für mobile Individuen am Rande einer Untersuchsfläche, dass ihre Aufenthaltswahrscheinlichkeit in der Fläche oft deutlich geringer ist als für Individuen im inneren derselben (KREBS 1998, S. 168ff). Die effektive Größe der Aufnahmefläche gegenüber der physisch vorhandenen nimmt dann umso mehr zu, je größer der vom Individuum beanspruchte Lebensraum bzw. seine Mobilität ist. Das hat zur Folge, dass Populationsgrößen einer Aufnahmefläche noch relativ genau eingeschätzt werden können, nicht jedoch die Populationsdichten. Um diese Dichten zuverlässiger ermitteln zu können, wird um die Aufnahmefläche herum ein zusätzlicher Grenzstreifen (boundary strip) bestimmter Breite aufgenommen. Nach BONDRUP-NIELSEN (1983) lässt sich die Breite des Grenzstreifens und damit die effektive Größe der Aufnahmefläche oftmals über die tatsächlichen Lebensräume der Individuen (home range sizes) herleiten.

Bei der Analyse von Fichtenstrukturen stellt sich das Problem der Randeffekte für einzelne Fichten nicht in dem soeben besprochenen Maße, da zum einen Fichten immobil sind und zum anderen die Aufnahmefläche Bruchberg-Süd im Verhältnis zum Standraum einer Fichte sehr groß gewählt wurde. Daher stehen nur relativ wenige Fichten tatsächlich im Bereich der Aufnahmegrenze. Bezogen auf Brutherde treten Randeffekte schon deutlicher in Erscheinung. Vom Algorithmus war nicht abschätzbar, ob sich ein vorgefundener Brutherd außerhalb der Aufnahmefläche fortsetzte. Daher wurde die kartierte Fläche im Untersuchungsgebiet so gewählt, dass im Süden (unterhalb des Clausthaler Flutgrabens) jüngere Bestände angrenzten und im Osten auf mehr als 100 m kein besiedelbarer Baum mehr vorhanden war. Im Westen wurde der Bestand durch große Freiflächen und Bestandeslücken unterbrochen. Oberhalb der Versuchsfläche war dagegen in größerer Entfernung potentieller, zum Teil auch genutzter Siedlungsraum vorhanden. Bei der Kartierung wurde darauf geachtet, dass alle Brutherdflächen vollständig erfasst wurden.

Die unregelmäßige Form der kartierten Fläche stellte ein besonderes Problem für weitere Auswertungen dar. Sie ließ sich bei der Datenerhebung jedoch nicht vermeiden. Während über die Auswahl eines relativ großen Untersuchungsgebietes versucht wurde, Randeffekte zu minimieren sowie die Anzahl beobachtbarer Brutherde zu vergrößern, konnten die Außengrenzen des Aufnahmebereichs aus Zeitgründen nicht mehr arrondiert werden. Statt eines idealerweise quadratischen Umfangs von 1.662 m bei einer kartierten Fläche von 17,26 ha lag ein tatsächlicher, unregelmäßiger Umfang von 2.850 m vor. Dieser Umfang war damit um 71,5 % länger als der ideale.

Die Flächen er mittlung sowohl der Brutherdphasen als auch der Brutherde erfolgte über konvexe Hüllen und war somit sehr grob. Häufig dürfte die Flächengröße zu hoch ermittelt worden sein, da der Algorithmus auch innerhalb der Hüllen gelegene, nichtbesiedelte Bereiche einbezog. Außerdem wurden über konvexe Hüllen zwischen den Flächen der Brutherde (bzw. Brutherdphasen) und der Umgebung künstliche, scharfe Grenzen hergestellt. Sie stimmten mit ökologisch wirksamen Grenzen vermutlich nur bedingt überein. Der tatsächliche Brutherdrand dürfte sich oft inner- bzw. außerhalb der sich durch die konvexe Hülle ergebenden Linie bewegt haben. Realistischere Brutherdgrenzen könn-

ten vermutlich ermittelt werden durch Einsatz von Grenzfindungsalgorithmen, welche sich von auf die Gesamtfläche angewandten Clustermethoden ableiten (>boundary detection methods< nach LEGENDRE & LEGENDRE 1998, S. 760ff). Aufgrund des hohen zusätzlichen Rechenaufwandes konnten derartige Berechnungen in dieser Arbeit nicht zusätzlich durchgeführt werden.

Die bisherige Vorgehensweise der Flächenabgrenzung berücksichtigt keine geländebedingten Abweichungen. Die Oberfläche des Untersuchungsgebiets wurde als plane Ebene behandelt. Bei stärkeren Geländeneigungen kam es zwangsläufig zu Flächenangaben, die unterhalb der tatsächlichen Größe liegen.

Schwerpunktmethode

Mit der Schwerpunktmethode wurde erstmals ein einfaches, statistisch auswertbares Verfahren angewandt, um die Dynamik des Besiedlungsfortschriben (Abschnitt 2.8). Die Methode stellt ein rechnerisches Hilfsmittel dar, mit dem die mittlere räumliche Verlagerung von Brutherdphasen angegeben werden kann. Abhängig von der Anzahl besiedelter Fichten und ihrer Position ergaben sich Massenmittelpunkte, deren Koordinaten stellvertretend für die Brutherdphase weiterverwendet wurden. Auch für dieses Verfahren war es daher notwendig, den Standort der Bäume und den Zeitpunkt der Besiedlung zu kartieren. Sobald für jede Brutherdphase ein Schwerpunkt berechnet war, konnten Richtungen und Entfernungen zusammengehöriger Brutherdphasen unterschiedlicher Besiedlungsphasen verglichen werden, um die Verlagerung exakt zu beschreiben.

Die Lage des Schwerpunktes innerhalb der Brutherdphase war in dieser Arbeit nur abhängig von der Lage und Anzahl besiedelter Fichten. Um die biologische Situation besser abzubilden, erscheint zukünftig eine Einbeziehung der Befallsfläche und -dichte des Einzelbaumes sinnvoll. Diese Attribute könnten die Massen jeder in den Algorithmus eingehenden Fichte genauer gewichten. Gering besiedelte Fichten gingen schwächer in die Schwerpunktbildung ein

als von oben bis unten in großer Dichte besiedelte Bäume. Eine relativ genaue Erfassung des Befallsverlaufs je Einzelstamm wäre notwendig, um diese zusätzlichen Informationen berücksichtigen zu können.

Bei dem in dieser Arbeit angewandten Verfahren der Schwerpunktbildung sind alle Schwerpunkte, abgesehen von ihrer Lage, untereinander gleichgewichtig. Denkbar wäre auch eine Gewichtung des Schwerpunktes selbst statt seiner Massenpunkte. Dann bestünden unter den ausgewiesenen Schwerpunkten zusätzliche qualitative Unterschiede, die eine weitere Differenzierung der Brutherddynamik ermöglichten. Neben der Einbeziehung der Anzahl besiedelter Fichten sowie der Befallsintensität für die Gewichtung des in seiner Lage bereits bestimmten Schwerpunktes erscheint auch die Berücksichtigung der Struktur der Fichtengruppen interessant. Einzeln stehende, zu einer Brutherdphase gehörige Fichten dürften einen anderen Einfluss auf den weiteren Befallsverlauf ausüben als besonders eng stehende Fichten.

4.3. Die Flugaktivität

Borkenkäferpopulationen befinden sich meist in Phasen sogenannter Laten z. In diesen Zeiten treten sie kaum in Erscheinung und sind nur schwer zu beobachten. Im Nationalpark Harz stand mit dem Untersuchungsgebiet Bruchberg-Süd (Abschnitt 2.1.2) eine Fläche zur Verfügung, auf der der Buchdrucker in seinem angestammten Lebensraum unter forstschutzfreien Bedingungen beim Durchlaufen einer Gradation beobachtet werden konnte.

Nach SOUTHWOOD (1978, S. 7) gibt es keine allgemeingültige Methode zum Schätzen von Insektenpopulationen. Die Datenerhebung für eine bestimmte Insektenpopulation sollte durch ihre (statistische) Verteilung sowie ihre Entwicklungsbedingungen (Life-Table u. a.) unterstützt werden.

Da es in dieser Arbeit vor allem um Zusammenhänge zwischen der Flugaktivität der Käfer und der Besiedlung der Fichten ging, wurde auf die aufwendigen Methoden zur Schätzung von Populationsgrößen verzichtet. Über standardisierte Fallen konnten relative Angaben zur Dichte gemacht werden, für die ein enger Zusammenhang zur Aktivität unterstellt wurde. Die Änderungen der (relativen) Aktivitäten werden im Folgenden diskutiert.

4.3.1. Flugbeginn

Die Flugaktivität des Buchdruckers ist stark von den Wetterbed in gungen abhängig, insbesondere von den jeweils herrschenden Temperaturverhältnissen. Zu den Temperatur- und Windpräferenzen des Buchdruckers liegen zahlreiche Arbeiten vor.

Schon Merker (1949) untersuchte Zusammenhänge zwischen dem Wettergeschehen und der Käferaktivität. Er führte auch Ergebnisse zum Schlupf im Boden überwinternder Tiere auf. Diese verließen den Boden erst, nachdem die maximalen Bodentemperaturen in $5\,cm$ Tiefe die $12\,^\circ\text{C-Grenze}$ überschritten hatten. Messungen am Bruchberg ergaben dagegen, dass einige Käfer den Boden bereits bei mittleren Temperaturen von $3,8\,^\circ\text{C}$ in $10\,cm$ Tiefe

verließen (Abschnitt 3.3.2). Zu dieser Zeit bewegten sich die maximalen Temperaturen nicht über 7 °C (Abbildung 3.10, Seite 102). Ab einer mittleren Bodentemperatur oberhalb von 9 °C setzte r eg er Schlupf aus dem Boden ein. Zu diesem Zeitpunkt wurden maximale Temperaturen von 13 °C und mehr gemessen, während MERKER sie mit etwa 17 °C angibt. Annila (1969) führt Bodentemperaturen zwischen 10 und 12 °C in 7 cm Bodentiefe auf, ab denen der Buchdrucker mit dem Schwärmen beginnt.

Die Bodenüberwinterer verließen das Überwinterungssubstrat zum Teil bereits deutlich bevor sich Flugbedingungen einstellten. Noch nicht brutreife Tiere nutzen den Zeitraum bis zum Fluge, um ihren Reifungsfraß durchzuführen (MERKER 1949).

Für die stammüberwinternde Fraktion der Käfer werden in der Literatur ebenfalls unterschiedliche Temperaturen angegeben, ab denen sie wieder aktiv werden. Da noch kein Flug möglich ist, bewegen sie sich zu Fuß. Noch nicht brutreife Tiere nehmen ihren Reifungsfraß zwischen 0°C und 10°C wieder auf (ANNILA 1969). Bereits bei 5°C bis 10,5°C sind langsame Bewegungen möglich (VITÉ 1952). ANNILA (1969) beobachtete langsame Bewegungen sogar bei 0°C und normale ab 5°C.

An allen besiedelten, mit Stammeklektoren versehenen Windwürfen konnte beobachtet werden, dass ein Teil der Jung-käfer population im Stamm überwinterte und erst im nächsten Frühjahr abwanderte. Es kann davon ausgegangen werden, dass es sich bei diesen Käfern hauptsächlich um ehemalige Jungkäfer handelt. Auffallend war, dass der Umfang der Abwanderung nach Überwinterung teilweise erheblich über dem des Vorjahres lag (Tabelle A.13 bis A.15, Seite 245ff).

Auf dem Bruchberg zeigten sich im Frühjahr erste, vereinzelte Flugaktivitäten des Buchdruckers bei mittleren (stündlichen) Lufttemperaturen von 12 °C mit Maxima bei 13,8 °C (Abbildung 3.15, Seite 115). Reger Flugverkehr wurde ab mittleren Temperaturen von 15 °C beobachtet. Dabei wurden Maxima von 20 °C oft deutlich überschritten. MERKER (1957) gibt als unterste Temperaturschwelle für den Flugbeginn 17,5 °C, LOBINGER (1994) 16,5 °C an.

Zu häufigeren Abflügen kommt es nach ANNILA (1969) erst ab 22 bis 23 °C. Diese Abweichungen zu den eigenen Messungen können vermutlich über die Maximaltemperaturen erklärt werden. Offensichtlich ist der Buchdrucker in der Lage, bei noch sehr niedrigen Temperaturen kurzzeitig auftretende Temperaturspitzen für Flüge zu nutzen (›Flugfenster‹). In den Höhenlagen des Hochharzes ist es dem Käfer so möglich, innerhalb der relativ kurzen Saison bereits frühzeitig zu reagieren und nur kurze Zeit andauernde günstige Umweltkonstellationen zu nutzen.

Neben der Temperaturschwelle existiert für den Buchdrucker offenbar noch eine S u m m e n s c h w e l l e. Bei Wegensteiner & Führer (1991) finden sich Angaben, wonach bei *Ips typographus* das Erreichen bzw. Überschreiten eines wöchentlichen Durchschnittsmaximums von 11 °C für den Anflugbeginn notwendig ist. Der Flug setzte nach ihren Beobachtungen ein, wenn die durchschnittlichen wöchentlichen Temperatur-Minima und -Maxima 1,7 °C bzw. 11,7 °C betrugen. Für den Bruchberg lagen diese Werte 1996 bei -1 °C bzw. 13 °C, 1997 bei 2,9 °C bzw. 17,2 °C, 1998 bei 4,8 °C bzw. 16,5 °C und 1999 schließlich bei 1,9 °C bzw. 13,8 °C. Damit schwankten die Summenschwellen von Jahr zu Jahr erheblich. Außerdem lagen sie fast durchweg oberhalb der von Wegensteiner & Führer angegebenen Werte. Der Flugbeginn soll nach Beobachtungen der beiden Autoren auch von der Seehöhe abhängig sein.

Auch hohe Temperaturen treten als limitieren der Faktor der Schwärmaktivität auf. LOBINGER (1994) weist einen oberen Schwellenwert von 30°C aus, ab dem *Ips typographus* seinen Flug spontan einstellt. Derartig hohe Lufttemperaturen wurden auf dem Bruchberg in den Untersuchungsjahren nicht erreicht. Als Maximum konnten in drei Stunden des 12. August 1998 zwischen 29,1 und 29,6°C gemessen werden. Im allgemeinen dürfte der Flug im Hochharz nur in Ausnahmefällen wegen zu hoher Temperaturen unterbrochen werden. Im Aktivitätsmodell zur Rückverteilung der Fallenfänge wurde diese obere Schwelle als dämpfender Einfluss berücksichtigt (Abbildung 2.22, Seite 53).

Die Tagesrhythmik in Abhängigkeit von Licht und Temperatur wurde unter Laborbedingungen bereits eingehend unter-

sucht (MEYLING 1988). Die Angaben decken sich im Wesentlichen mit entsprechenden Ergebnissen im Freiland von LOBINGER (1994) und FUNKE & PETERSHAGEN (1991). Sie konnten durch eigene Beobachtungen bestätigt werden. Danach begann der Flug etwa zwischen 9^{00} und 10^{00} Uhr, an besonders günstigen Tagen setzten die Aktivitäten bereits ab 8^{00} Uhr ein. Das tägliche Ende des Schwärmens wurde bei normaler Wetterlage gegen 21^{00} erreicht. Unter besonders günstigen Bedingungen konnten noch nach 22^{00} Uhr Käfer in der Luft beobachtet werden.

4.3.2. Dispersion

Im allgemeinen haben Insekten, die in temporären Habitata ten leben, eine größere Ausbreitungstendenz als solche in dauerhafteren Habitaten (BEGON ET AL. 1991, S. 183ff). Die Ausbreitung ist bei diesen Insekten eine Überlebenschance, um die temporären Stadien sich wandelnder Gesellschaften nutzen zu können (>Gesellschaftssukzession<). In ihren lokalen Habitaten wären die Nachkommen dieser Insekten zum Untergang verurteilt: Sie müssen abwandern.

Nach PIELOU (1979, Kap. 8) werden drei Arten von Disspersion unterschieden: die Diffusion, die sprunghafte Dispersion und die säkulare Migration. Die letztgenannte Ausbreitungsform läuft auf Artenebene in evolutionären Zeiträumen ab, die erstgenannte beschreibt die sukzessive Bewegung einer Population durch für sie bewohnbares Terrain über mehrere Generationen. Beide sind nicht Gegenstand dieser Diskussion.

Unter der sprunghaften Dispersion, im folgenden nur noch als ›Dispersion‹ bezeichnet, wird eine kurzfristige, innerhalb einer Generation stattfindende Ausbreitungsform verstanden. Dabei bewegen sich einzelne Individuen über große Distanzen und begründen in der neuen Region erfolgreich eine Population. Die Bewegung dieser Individuen weg von ihrer ehemaligen Population hinein in die neue Region erfolgt gewöhnlich über nicht besiedelbares Terrain.

So ergibt sich das Dispersionsverhalten einer Buchdruckerpopulation aus dem Verhaltensmuster seiner Individuen (GRIES 1984, S. 89). Die ausgeprägte Dispersion befähigt den Buchdrucker zu einer flächender Größe der Population, in Zeiten der Gradation, findet er jede disponierte Fichte, auch inmitten von Laubwäldern und Städten. Seine Flugpräsenz lässt sich ebenfalls für Fichtenbestände nachweisen, die gänzlich vom Käfer unversehrt bleiben. *Ips typographus* wird außerdem weit entfernt von Fichten vorgefunden. In wechselnden Dichten kommt er u. a. auch in Laubwäldern, Heckenlandschaften und im freien Feld vor (SANDERS 1987; FORSSE & SOLBRECK 1985).

Räumliche Verteilung und Flugentfernung

GRIES (1984) beobachtete, dass mit größerer Lebensdauer der Buchdrucker auch die Dauer ihrer Dispersionsphase ansteigt. Aufgrund methodischer Schwierigkeiten konnte er jedoch nicht nachweisen, dass mit längerer Dispersionsphase dieser Tiere auch deren Dispersions en sentfern ung zunimmt. In seinen Laborversuchen ist nur ein Drittel der Buchdrucker ortstreu, bohrt sich also in direkter Umgebung wieder ein, während der Rest der Käfer zunächst fliegen muss. Dabei ist das Hungervermögen der ortstreuen Tiere geringer.

Größe und Fettgehalt der Käfer korrelieren negativ mit der Besiedlungsdichte (BOTTERWEG 1983). Daher wäre zu erwarten, dass mit zunehmender Besiedlungsdichte (z. B. während eines Gradationsablaufes) sich auch die Flugentfernungen der Käfer entsprechend reduzieren. Da sich der Fettgehalt überwinternder Käfer bis zu 50 % verringert, müssten sich zumindest die Flugentfernungen der Frühjahrsgeneration deutlich reduzieren (BOTTERWEG 1982).

Hieraus resultiert eine Fraktionierung der Population in Teilpopulation in Teilpopulation in Teilpopulation in direkter Umgebung auf der Suche nach neuem Brutmaterial verweilt, verlässt der andere Teil die Region.

Flugbereite Buchdrucker starten bevorzugt in windstillen Augenblicken. Die Flugrichtung wird in gleichförmig heller Umgebung vor allem vom Wind beeinflusst (SANDERS 1987). Bei Windstärken oberhalb von 1 m/s fliegen die Käfer mit dem Wind (BOTTERWEG 1982). Nach Modellüberlegungen von GRIES (1985, 1984) und Fettkörperuntersuchungen von REDDEMANN (1993) kann davon ausgegangen werden, das für Buchdrucker ein aktiver Flug von nur um 100 m oder bis zu 20 km möglich ist, ehe er in Brutstimmung gerät und auf Wirtsbaumreize anspricht. Dabei legt GRIES stark vereinfachende Annahmen zugrunde, um auf die Verteilung in der Modellpopulation vorkommender Flugentfernungen zu schließen. Er geht aus von einer festen Flugdauer, einer durch seine Labortiere vorgegebenen Verteilung der Ausgangskörpergewichte sowie vor allem von einem in Geschwindigkeit und Richtung linearen Flug weg vom Abflugpunkt. Bei ZUMR (1992) konnten von markierten und ausgesetzten Käfern mittels Pheromonfallen bis etwa 200 m Entfernung 11 % der Tiere wiedergefangen werden. Bis 1.000 m Entfernung waren es noch zwischen 2,8 % und 3,4 %.

Etwa 10% der dispergierenden Population überfliegen die Bestände oberhalb der Baumkronen (FORSSE & SOLBRECK 1985). Dabei können stärkere Windgeschwindigkeiten zu einer passiv en Verdrift ung und damit zu großen Flugentfernungen führen. Die Käfer können passiv mindestens $50\,km$ weit verfrachtet werden (NILSSEN 1984; PLATONOFF 1940). Die passive Windverdriftung wurde von BYERS (2000) simuliert. In seinem Modell waren 90% der vom Wind erfassten Käfer bereits nach einer Stunde Flug über eine Fläche von knapp $32\,km^2$ verteilt. Dieses Ausbreitungsverhalten wurde durch Berücksichtigung eines Baumbestandes um etwa 11% vermindert, durch abwärts gerichtete Winde um 18%.

Nach wie vor fehlt es an Methoden und an durchgeführten Versuchen, das Ausbreitungsverhalten von Borkenkäfern differenzierter beschreiben zu können. Wie TISCHENDORF (1995, S. 1) aus seiner landschaftsökologischen Sicht allgemein zur Ausbreitung von Populationen feststellt, besteht ein Missverhältnis zwischen der experimentellen Erfassbarkeit und den naturschutzpraktisch interessanten Dimensionen der Ausbreitung.

SCHWENKE (1996) spricht sich entschieden g e g e n die Überflug-These bzw. Herdtheorie aus. Es gäbe keinerlei Nachweise dafür, dass sich von einem bestehenden Brutherd durch Überflug von Käfern an anderer Stelle neue Besiedlung etablieren kann. Insofern wären auch die 'Sicherheitszonen der Nationalparke Bayerischer Wald und Harz unnütz. Er begründet seine Haltung mit der Vorstellung, das jede Massenvermehrung autochthon sei. Es käme nicht darauf an, ob Käfer in ein anderes Gebiet fliegen, sondern ob sie dort in das Populationsgeschehen eingreifen können. Und das sei nicht der Fall.

Die Vorstellungen SCHWENKES sind mit den vorliegenden Ergebnissen nicht völlig vereinbar. Es wurde betont, dass der Buchdrucker in der Natur, insbesondere in Wäldern, stets anzutreffen ist. Insofern kann dem Einwand gefolgt werden, dass an jedem zur Besiedlung potentiell tauglichen Standort auch eine Buchdruckerpopulation etabliert sein müsste. Bezüglich seiner Dichte befindet sich der Käfer an den meisten Standorten die überwiegende Zeit im Stadium der Latenz. Trifft nun durch Dispersionflug eine 'fremde', konzentrierte Teilpopulation an einem solchen Standort ein und liegt weiterhin eine kurzzeitige Disposition von Fichten vor, die die örtliche Population mangels Dichte nicht intensiv nutzen konnte, so dürfte die einwandernde Teilpopulation sehr wohl in der Lage sein, sich in diesen Fichten zu etablieren.

Anders ist es kaum vorstellbar, dass einerseits auf dem Bruchberg 1995 nur sechs Brutbäume mäßig bis schwach besiedelt wurden und andererseits schon im nächsten Jahr im selben Gebiet mehr als das 60fache an Fichten massiv besiedelt werden konnte. Der überwiegende Anteil an Käfern muss aus größerer Entfernung angeflogen sein.

Befallserhebungen der Niedersächischen Forstlichen Versuchsanstalt im Harz lassen sich ebenfalls nicht mit den Vorstellungen SCHWENKES in Einklang bringen (NIEMEYER 1999, S. 126).

Genetische Untersuchungen an Buchdruckerpopulationen ergaben Hinweise, dass die Dispersion die Käfer in natürlichen Fichten waldre gionen trotzihres Flugvermögens nicht au-

ßerhalb des angestammten Lebensraumes führt. Die Tiere verbleiben innerhalb der natürlichen Fichtenwaldstufe. Auf k ü n s t l i c h g e p f l a n z t e n Fichtenstandorten außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets zeigten sich statt dessen vermutlich eingeschleppte Arten (STAUFFER ET AL. 1992), die sich von den zuvor erwähnten klar unterschieden. Die Käferpopulationen natürlicher Standorte sind an ihren speziellen Lebensraum über einen langen Zeitraum (seit der Eiszeit) stark adaptiert, es besteht ein enges Beziehungsgefüge. Beide Arten sind auf ein langfristiges Miteinander ausgerichtet.

Die auf dem Bruchberg eingesetzten Monitore und Kreuzfallen waren nicht geeignet, zwischen den Fraktionen dispergierender Käfer zu unterscheiden. Sie lassen nicht einmal eine Aussage zu, wie hoch die Anteile dispergierender oder bereits in der Suchphase befindlicher Käfer sind. Derartige Schätzungen können allenfalls durch genauen Vergleich der Fänge beider Fallentypen in Kombination mit Besiedlungsbeobachtungen getroffen werden.

1995 führten (nicht beobachtete) Käferaktivitäten zu einer sehr verhaltenen Besiedlungstätigkeit (Tabelle 3.19, Seite 126). 1996 kam es dann nach ähnlich zögerlichem Anfang ab Mitte Juni zur schlagartigen Besiedlung zahlreicher Fichten. Dabei muss davon ausgegangen werden, dass die Buchdrucker über weite Strecken angeflogen kamen, da innerhalb des Untersuchungsgebiets sowie im gesamten näheren Umfeld praktisch kein Käferpotenzial vorhanden war. Zumindest 1996 könnten entsprechende Lockzentren jedoch von der sehr kleinen, ab 1995 vor Ort vorhandenen Population initiiert worden sein. Für die Folgejahre 1997 und 1998 ist es wahrscheinlich, dass der Großteil der Besiedlung durch die ortstreue Teilpopulation verursacht wurde, auch wenn in diesen Jahren für weite Teile des Hochharzes Aktivitäten gemeldet wurden. Dafür spricht insbesondere, dass sich die Neubesiedlungen meist in der direkten Umgebung bereits vorhandener Brutherde fortsetzten. Im Jahr 1999 konnten nochmals sehr hohe Flugaktivitäten verzeichnet werden (Abbildung 3.13, Seite 108), die praktisch keinen Neubefall mehr auslösten (nur drei vereinzelte Fichten). Beinahe die gesamte Käferpopulation müsste daher den Bereich des Untersuchungsgebiets

verlassen haben. Dann wäre allerdings zu erwarten gewesen, dass nach den Frühjahrsflügen kaum noch weitere Aktivitäten im Untersuchungsgebiet registriert werden. Diese hielten jedoch bis weit in den September an. Die Ursachsen dieser hohen Aktivitäten können vermutlich nicht aus dem Untersuchungsgebiet heraus erklärt werden. Das es zu keiner Neubesiedlung mehr kam, dürfte auch einem allgemein besseren Zustand der Fichten zuzuschreiben sein.

4.3.3. Aggregation und Wirtsbaumfindung

Fichten werden vom Buchdrucker nicht nur zur Besiedlung angeflogen. So dienen Z w i s c h e n l a n d u n g e n während längerer Dispersionsflüge der Regeneration, in denen u. a. Fettkörperreserven abgebaut und dem Flugapparat der Käfer zur Verfügung gestellt werden (z. B. BOHLANDER 1996, S. 161ff). Danach werden solche Fichten i. d. R. wieder verlassen. Dieses Verhalten konnte auf dem Bruchberg über den gesamten Untersuchungszeitraum zu verschiedenen Jahreszeiten immer wieder beobachtet werden.

Nach der Dispersion setzt die in dividuelle Suchphas e der Buchdrucker ein, welche auf Populationsebene als Aggregationsverhalten sichtbar wird, wenn die Population entsprechend groß ist und die Lockquellen ausreichendes Konzentrationsvermögen besitzen. SCHWERDTFEGER (1981, S. 279f) sieht als wichtigste Voraussetzung für die Konzentration das Suchverhalten der Tiere, ihre gute Flugfähigkeit auch über größere Strecken sowie ihre Ortungsmöglichkeiten für bruttaugliches Material. In Laborversuchen erfolgten bei GRIES (1984) positive Reaktionen auf wirtsbaumbürtige Reize erst, nachdem das Energieaufkommen der Käfer auf ein bestimmtes Niveau abgebaut war. Er hebt gleichzeitig die Eigenschaft des Buchdruckers hervor, auf pheromonale Reize bereits reagieren zu können, obwohl sein Dispersionspotenzial noch nicht vollständig verbraucht ist. Ohne sie wäre kein Aggregationsverhalten möglich. Nicht einschätzbar ist bisher die Größenordnung weit dispergierender Käfer, die aufgrund noch zu hoher Energievorräte keine Reaktion auf Pheromonfallen zeigen (GRIES 1985).

BOTTERWEG (1982) fand beim Vergleich der Geschlechter des Buchdruckers heraus, dass Männchen und Weibchen ein identisches Dispersionsverhalten zeigen und das die sekundären Lockstoffe nicht geschlechtsspezifisch wirksam werden.

Die für *Ips typographus* unterstellte Auftrennung in Teilpopulationen abweichenden Dispersionsverhaltens ermöglicht ihnen sowohl räumlich als auch zeitlich keine einheitliche Konzentration. Daher kann für größere Gebiete erwartet werden, dass es zu unterschiedlichen Ausprägungen der Brutherde kommt.

Die Wirtsbaumfindung wird nach GRIES (1984, S. 6) sowohl olfaktorisch als auch optisch durchgeführt. Er weist dazu auf SCHAEFER (1984) hin, der am Kupferstecher das Farbsehvermögen nachgewiesen hat und geht davon aus, dass dieses auch beim Buchdrucker vorzufinden ist. In einer umfangreichen, computerunterstützen Simulation zur Wirtsbaumfindung wurden verschiedene Suchstrategien des Käfers geprüft (GRIES ET AL. 1989). Unter vier Varianten stellte sich für die ›Gegenwindsuche mit primärer Attraktivität‹ der größte Fortpflanzungserfolg ein. Diese Strategie war anderen, besonders der reinen Zufallssuche, weit überlegen.

Das Orientierungsvermögen des Buchdruckers dürfte noch stark unterschätzt werden. Neben optischen Reizen vermag *Ips typogra-phus* nach neueren Ergebnissen auch olfaktorische Orientierungen nicht nur von seiner Wirtsbaumart zu empfangen. Für *Betula pendula*, *B. pubescens* und *Populus tremula*, drei häufige Baumarten im nördlichen Verbreitungsgebiet des Käfers, ist der Nachweis gelungen, dass der Buchdrucker sie als Nicht-Wirtsbäum umfliegen kann (ZHANG ET AL. 2000). Innerhalb seiner Dispersion kann er so nicht zur Brut geeignete Regionen gezielt und effektiv überfliegen.

Zur Überwindung der Besiedlungs-bzw. Angriffsschwelle einer Fichte besteht für den Käfer die Notwendigkeit der räumlichen Konzentration. Vor allem geschwächte Fichten mit noch frischem Bast (HOQUE 1990; KRAEMER 1953) bieten optimale Fraß- und Brutbedingungen und können als pheromonale Lockzentren die Entwicklung von Brutherden einleiten. Über die dazu notwendige Höhe und Verteilung der Siedlungsschwellen im Fichtenbestand ist wenig bekannt. Eine Untersuchung von Christiansen (1985) wies bei Fichten mit 20 cm BHD eine meist letale Schwelle von 150–200 Käferangriffen nach. Die Mehrzahl der Fichten im Untersuchungsgebiet wies wesentlich größere Stammdurchmesser auf.

Der Buchdrucker bildet nur in frisch besiedelten Fichten seine Aggregationspheromone, die zu den wirksamsten Lockstoffen zählen. Sie bieten starke Reize für andere brutgestimmte Käfer und können zu sehr hohen räumlichen Konzentrationen führen. Pheromonale Duftquellen werden sehr gezielt angeflogen und lösen den Massenanflug bei der Besiedlung der Wirtsbäume aus. Mitunter führen sie zu Siedlungsdichten, die kaum noch Platz für die Bruttätigkeit lassen. Ihre Reichweite und Anziehungskraft in Kombination mit rindenbürtigen Duftstoffen ist weit größer als die der Duftstoffe der Rinde allein (JOHANN 1984). Damit kann unter dem Lockzentrum eines Brutherdes – zumindest unter epidemischen Bedingungen - eine unterschiedlich große Anzahl frisch besiedelter, meist benachbarter Bäume verstanden werden. Dann setzt sich die Lockkraft aus der Anzahl in einer Brutherdphase befindlicher Männchen zusammen, in der sie die Pheromonkomponenten produzieren, die eine Aggregation auslösen.

Eine hohe Attraktivität des Brutbaumes führt aber nicht nur zu hoher räumlicher Konzentration der Käfer. Die Dispersion endet nicht mit dem Beginn der Fraß- und Bruttätigkeit. Eine Unterbrecht nicht mit dem Beginn der Fraß- und Bruttätigkeit. Eine Unterbrecht nicht mit dem Beginn der Fraß- und Bruttätigkeit. Eine Unterbrecht ein Abbruch dieser Tätigkeiten ist jederzeit möglich, ausgelöst z. B. durch hohe Siedlungsdichten, durch austrocknende oder verharzende Brutsubstrate, wie vorzeitige Abwanderungen der Altkäfer aus besiedelten Stämmen verdeutlichen, die mit Hilfe der Stammeklektoren bestimmt wurden (Tabelle A.13 bis A.15, Seite 245ff).

¹Zur Beurteilung der Zeiträume wurden die je Windwurf registrierten Einbohrungen hinzugezogen. Die jeweiligen Entwicklungsstadien der Brutsysteme konnten über zusätzlich den Windwürfen entnommene Rindenproben ermittelt werden. Sowohl die Besiedlungsdaten der Windwürfe als auch die Auswertungen ihrer Rindenproben werden im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht vorgestellt.

Gegen Ende der Brutzeit nach drei bis vier Wochen sind stets relativ hohe Abwanderungsraten zu beobachten, die manchmal, aber keineswegs immer zu einem Befall stehender Fichten in der näheren Umgebung der Brutbäume führen. Aggregationspheromone locken an, verhindern aber nicht ein Abwandern. Zu- und Abwanderung können sich an starken natürlichen Lockzentren überschneiden.

LOBINGER & FEICHT (1999, S. 66) beschreiben, dass das Anflugverhalten an Lockzentren sowie die Fangquote im Verhältnis zur tatsächlichen Populationsdichte durch zahlreiche (weitere) Faktoren wie die natürliche Brutraumsituation in der Umgebung oder die Witterungsverhältnisse beeinflusst werden. Die Aggregationspheromone bestimmen somit nicht allein über die räumliche Konzentration. Aber sie bestimmen auch nicht allein über die Stärke der Lockwirkung. Das Mikroklima (Windexposition, Temperatur) und sich verändernde Anteile baumbürtiger Duftstoffe können die Lockwirkung steigern oder hemmen.

Annähernd diese hohe Lockwirkung läßt sich auch mit den im PheroPrax[®] enthaltenen künstlichen Pheromonkomponenten erzielen, die in den Monitorfallen zum Einsatz kamen. Ob eine Steigerung durch das Hinzufügen bestimmter Rindeninhaltsstoffe möglich ist, bleibt umstritten (REDDEMANN 1993; NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT 1990). Ob die Lockwirkung des PheroPrax[®] voll zur Geltung kommt, ist auch vom jeweiligen Standort der Falle abhängig.

Über die Wirksamkeit pheromonbeköderter Schlitzfallen bestehen unterschiedliche Ansichten. Während die im Rahmen des Projekts auf dem Bruchberg eingesetzten Fallen durchweg eine hohe Fängigkeit aufwiesen, bewegten sich die Fangergebnisse der von der Nationalparkverwaltung eingesetzten Monitore 1999 insgesamt auf sehr niedrigem Niveau (NATIONALPARK HARZ 1999c, S. 20). Nur 56 % dieser Schlitzfallen wurden von der Nationalparkverwaltung mehr als einmal beködert. Und dies auch nur dort, wo nennenswerter Fang oder Stehendbefall vorausging. Es ist sehr fraglich, ob dieses Fallensystem in der betreuten Form damit ausreichende Monitoring-Fähigkeiten aufwies.

4.3.4. Lokale Unterschiede der Flugaktivitäten

Im Untersuchungsgebiet Bruchberg-Süd waren neun Monitore so aufgestellt worden, dass sie die Flugaktivitäten des Buchdruckers in nichtbestockten Bereichen der Fläche erfassen konnten, ohne Gefahr zu laufen, sich gegenseitig oder die Besiedlung an Bestandesrändern zu beeinflussen (Abbildung 2.3, Seite 15).

Bereits die jahresweisen Fangergebnisse zeigten eine Variation zwischen einzelnen Standorten der Monitorfallen (Tabelle 3.11, Seite 104). Offenbar gibt es lokale Unterschiede, die nicht durch die standardisierte Falle selbst verursacht werden. Bei Betrachtung je Leerungstermin und Monitor zeigt sich, dass diese Änderungen der Fangquoten terminweise noch deutlicher in Erscheinung treten (Tabellen A.1 bis A.4, Seite 236ff). Abweichungen zwischen verschiedenen Terminen können hauptsächlich über wetterbedingte Schwankungen sowie jahreszeitliche Rhythmen der Tiere erklärt werden (Abbildung 3.12, Seite 3.12). Jedoch zeigten sich je Termin sehr deutliche Unterschiede zwischen den Fallen, deren Anteile sich im Laufe der Zeit mehr oder weniger stark veränderten. Diese variierenden Fangquoten je Standort lassen vermuten, dass auch die von pheromonbeköderten Monitoren erfassten, allgemeinen Aktivitätsdichten starken lokalen Schwankungen unterworfen sind.

Durch jahresweisen Korrelations vergleich aller Leerungstermine jeder Monitorfalle soll die Dynamik der Aktivitätsschwankungen charakterisiert werden. Vor allem wird damit der Frage nachgegangen, ob die beobachteten Aktivitäten über mehrere Monitore hinweg Gemeinsamkeiten aufwiesen und wo diese Gemeinsamkeiten im Untersuchungsgebiet auftraten. Die gefundenen Korrelationen wurden zur leichteren Lesbarkeit in entsprechende Karten eingetragen (Abbildungen 4.1 bis 4.4). Die zugehörige Korrelationsmatrix des betreffenden Jahres ist jeweils als obere Dreiecksmatrix im freien Bereich der Karten eingeblendet.

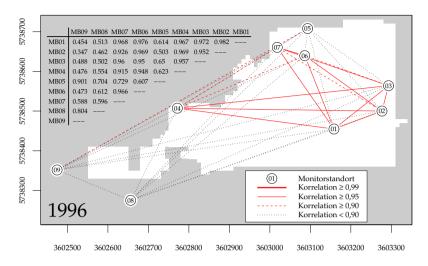


Abb. 4.1: Korrelation der Original-Monitorfänge 1996

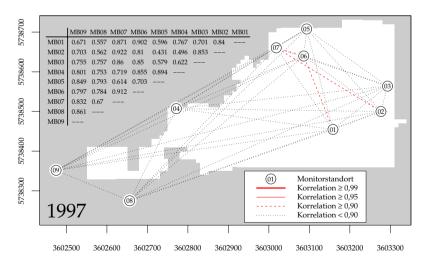


Abb. 4.2: Korrelation der Original-Monitorfänge 1997

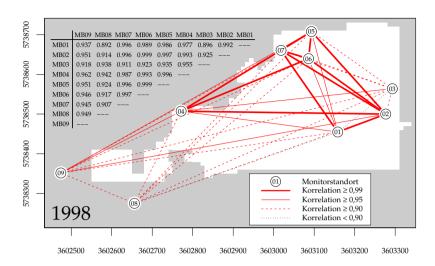


Abb. 4.3: Korrelation der Original-Monitorfänge 1998

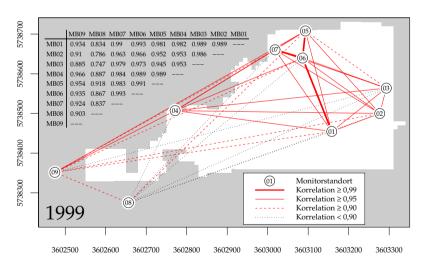


Abb. 4.4: Korrelation der Original-Monitorfänge 1999

Jeder Korrelationswert zwischen zwei Monitoren wurde als Linienverbindung angedeutet. Farben und Strichtypen symbolisieren den jeweiligen Grad der Korrelation. Korrelationskoeffizienten von r < 0,90 wurden nur gepunktet abgebildet. Es sei darauf hingewiesen, dass die Korrelationskoeffizienten nicht etwa mit der Höhe der Fangquoten gekoppelt sind, sondern lediglich die Ähnlichkeit der jahresweisen Dynamik veranschaulichen.

In allen Jahren zeigten sich die stärksten Zusammenhänge für den östlichen Bereich des Untersuchungsgebiets. 1996 zeigten die Monitore MB01 bis MB03, MB06 und MB07 des >mittleren Ostens< starke Gemeinsamkeiten. Der Monitor MB04 korrelierte besonders mit dem Südostrand und deutlich weniger mit dem Nordosten. Abgeschwächtere Zusammenhänge wurden noch zwischen den gesamten oberen Monitoren sichtbar, wovon besonders der weit entfernte MB09 zu erwähnen ist. 1997 bestanden zwischen allen Monitoren besonders geringe Gemeinsamkeiten. Mit r > 0,90 korrelierten nur die Monitore MB06 und MB07, die Monitore MB06 und MB01 sowie die Monitore MB07 und MB02. Die stärksten Korrelationen zwischen Monitorfängen traten 1998 auf. Für Monitor MB06 zu MB02 und MB05 betrug die Korrelation sogar $r \geq 0,999$. Als einziger wies Monitor MB08 keine Verbindung zu einem anderen Monitor mit r > 0,95 auf. Monitor MB03 am Ostrand des Gebiets zeigte eine einzige starke Korrelation zum weit entfernten Monitor MB04. Nur zwischen den Monitoren MB01 und MB03 und zwischen MB08 und MB01 lag ein Korrelationswert unterhalb von r = 0.90 vor, alle anderen lagen darüber. 1999 zeigten sich noch relativ ähnliche Verhältnisse zum Vorjahr. Die meisten Zusammenhänge oberhalb r = 0,95 konnten erhalten werden, abgeschwächt wurde vor allem die sehr weite Verbindung zwischen MB09 und MB02. Die einzige schwache Verbindung des Vorjahres zwischen MB01 und MB03 lag nun ebenfalls oberhalb von r=0,95. Etwa die Hälfte der ehemals guten Korrelationen von r > 0,90 waren in diesem Jahr schwächer.

Über die beobachteten Ähnlichkeiten lassen sich vor dem Hintergrund der Gradation und des Besiedlungsverlaufs einige Folgerungen ableiten: 1996 befand sich die Gradation noch eher im Aufbau. Von außerhalb eintreffende Käfer wurden in den mittleren Bereich der Fläche zu vermutlich befallsbereiten Fichten gelenkt und damit schnell an die rasch wachsenden Brutherde gebunden. Von diesen Brutherden weiter entfernt stehende Monitore konnten derartige Aktivitäten nicht mitzeichnen.

1997 wurde der größte Befallszuwachs verzeichnet (Tabelle 3.19, Seite 126). In diesem Jahr hatten große Mengen an Buchdruckern, die sich erfolgreich innerhalb der Brutherdphasen des Vorjahres entwickeln konnten, offensichtlich nur kurze Dispersionsstrecken zurückgelegt und so innerhalb des Untersuchungsgebiets vorhandene Brutherdphasen erweitert und neue geschaffen. Da dies auch in anderen Teilen des Hochharzes der Fall gewesen sein dürfte, kamen an den Monitoren kaum noch entfernt dispergierende Käfer vorbei. Nur die sich innerhalb der Bestände bewegenden Teilpopulationen kamen auch in den Einflussbereich der Monitore. Da diese Bewegungen der eigenen Teilpopulationen zu unterschiedlichen Zeiten und Orten stattgefunden haben dürften, zeigten die Fallenfänge wenig Ähnlichkeiten trotz relativ hohen Fangaufkommens.

1998 wurde zwar noch Besiedlungsfortschritt verzeichnet, der Höhepunkt an Neubesiedlungen war jedoch nach der ersten Besiedlungsphase überschritten. In diesem Jahr wurden gleichzeitig die umfangreichsten Flugaktivitäten der gesamten Gradation registriert. Da die Anzahl an Neubesiedlungen stark nachließ, müssen im Laufe des Jahres bereits große Teile der Population aus der Fläche abgewandert sein. Diese gleichmäßigeren, ähnlichen Flugaktivitäten ausschwärmender Teilpopulationen könnten die besonders starken Korrelationen der Monitore verursacht haben.

Entsprechend zeigten sich 1999 nochmals starke Korrelationen unter den meisten Monitoren, obwohl praktisch keine Neubesiedlung mehr stattfand.

Offensichtlich nehmen die Ähnlichkeiten zwischen Monitorfallen eher zu, wenn es sich bei den abgefangenen Käfern um die weit dispergierende Fraktion einer Population handelt. Darauf aufbauend könnten Auswertungsmethoden für ein dauerhaft installiertes

4. Diskussion

M o n i t o r i n g - S y s t e m entwickelt werden, mit denen sich der **Bindungsgrad einer Teilpopulation** an den Ort der Beobachtung einschätzen ließe. Diese auch für die Praxis bedeutsamen Zusammenhänge, vor allem die Abhängigkeiten zwischen Flächengröße, Bestandesstruktur und Aktivitätsdichte der Buchdrucker, müssten im Freiland genauer untersucht werden. Dazu ließen sich die bereits bestehenden Monitorerhebungen z. B. im Harz gezielt ausbauen.

4.4. Brutherdbildung und -entwicklung

4.4.1. Epidemischer Charakter der Besiedlung

Auf dem Bruchberg konnte im Verlauf des Untersuchungszeitraumes von 1996 bis 2000 die vollständige Entwicklung einer Gradation von *Ips typographus* (L.) mitverfolgt werden. Die Besiedlungstätigkeit begann bereits 1995 mit insgesamt nur sechs Fichten, die 1996 bei Untersuchungsbeginn erfasst wurden. Eine Suche nach vorhandener Besiedlung im Umfeld des Untersuchungsgebiets ergab keine weiteren besiedelten Fichten aus 1995, die Einfluss auf die anfängliche Brutherdentwicklung in der Versuchsfläche hätten nehmen können.

Oberhalb und östlich des Untersuchungsgebiets waren die meisten Fichten bereits vor Untersuchungsgebiets waren die meisten Fichten bereits vor Untersuch ungsbeginn nabgestorben. Verantwortlich waren Besiedlungen, die von 1992 bis 1994, teilweise aber auch deutlich vorher stattgefunden hatten. In den oberhalb der Versuchsfläche gelegenen Bereichen fiel auf, dass der Anteil der Fichtennaturverjüngung deutlich hinter dem tieferer Lagen zurückstand. Altfichten waren dagegen in hoher Zahl vorhanden. Dies ist vor allem historisch bedingt, da die Flächen künstlich entwässert und danach bepflanzt wurden. Seit mehreren Jahren wachsen die Entwässerungsgräben allmählich wieder zu, sodass die Flächen zunehmend vernässen. Die Moorbildung setzt wieder ein und Fichtennaturverjüngung kann kaum noch Fuß fassen.

Schon im ersten Versuchsjahr, dem zweiten Jahr der Gradation, wurden 365 von 2.349 lebenden Fichten besiedelt. Die stärkste Neubesiedlung wurde 1997 mit 647 Fichten erreicht. Bereits im vierten Gradationsjahr 1998 sank die Anzahl weiterer Besiedlungen mit 349 Bäumen noch unter den Umfang von 1996. Etwa 58 % der vor der Gradation lebenden Fichten war nun vom Borkenkäferbefall betroffen.

1998 wurden Besiedlungen in benachbarten Flächen des Untersuchungsgebiets festgestellt. Betroffen waren meist verstreut in jüngeren Beständen stehende Altfichten südlich des Clausthaler Flutgrabens bis zur Bundesstraße (Abbildung 2.3, Seite 15).

Im Juni wurden in diesem Abschnitt von der Nationalparkverwaltung etwa 500 Fichten als besiedelt markiert. Direkt südlich der Bundesstraße waren zu diesem Zeitpunkt 130 besiedelte Fichten vorhanden. Die Nationalparkverwaltung entschloss sich, ihre Bekämpfungsmaßnahmen auszudehnen und auch oberhalb der Bundesstraße bis direkt an den Clausthaler Flutgraben alle besiedelten Fichten zu fällen. Den Maßnahmen fielen bedauerlicherweise auch mehrere Fichten nördlich des Flutgrabens, in der brostschutzfreien Versuchfläche zum Opfer. Dadurch wurden die Bestandesstrukturen am südlichen Rand des grünen Brutherdes nachhaltig beeinträchtigt. Insbesondere die Brutherdphase 7 aus 98/1 war in ihrer weiteren Entwicklung betroffen. Die Kartierung der Besiedlung des gestörten Areals war zu diesem Zeitpunkt bereits abgeschlossen.

Die letzten drei Fichten wurden 1999 besiedelt. Im Folgejahr fand keine Besiedlungsausdehnung mehr statt. Damit konnte die Gradation für den Bereich des Untersuchungsgebiets als abgeschlossen betrachtet werden. Auch in anderen Bereichen des Harzes wurden nach Angaben der Nationalparkverwaltung nur noch sehr geringe Aktivitäten des Käfers registriert.

Ips typographus (L.) und Picea abies KARST. stehen zueinander in einer Parasit-Wirt-Beziehung. Nach BEGON ET AL. (1991, S. 429ff) kann Parasitis mus vor allem durch drei Aspekte charakterisiert werden:

- Es besteht eine enge Beziehung zwischen Parasit und Wirt;
- Der Parasit ist in Bezug auf die Regulation seiner Umweltbedingungen stark vom Wirt abhängig;
- Die parasitischen Interaktionen führen auf vorhersehbare Weise zu einem bestimmten Schaden. Dieser kann bei geringer Parasitendichte ebenfalls gering ausfallen.

Seit einigen Jahren werden Parasiten aus praktischen Gründen in Mikro- und Makroparasiten unterschieden (MAY & ANDERSON 1979). Eine gute Gegenüberstellung der wichtigsten Charakteristika beider Gruppen findet sich bei PIANKA (1988, S. 295). Danach

lässt sich *Ips typographus* (L.) am ehesten den Makroparabus it en zuordnen. Diese wachsen in ihrem Wirt heran. Sie vermehren sich, indem ihre Nachkommen den Wirt verlassen und neue Wirte infizieren. Beim Buchdrucker findet eine direkte Übertragung der Infektion statt. Er benötigt keinen Vektor oder Zwischenwirt.

Die Wachstumsrate von Epidemien ohne Übertragungslücken und ohne auftretende Immunität wird durch eine einfache Differenzialgleichung beschrieben (PIANKA 1988, S. 298):

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot P \qquad \text{mit} \qquad P = \frac{K - N}{N} \tag{4.1}$$

Dabei beinhaltet N die Anzahl besiedelter Fichten, P die Anzahl >befallsbereiter \ bzw. anfälliger Fichten und r ist eine Konstante, die meist als >spezifisch natürliche Zuwachsrate \ bezeichnet wird. Im zeitlichen Verlauf dieses logistischen Modells ergibt sich ein s i g - m o i d e r (s-förmiger) Kurvenverlauf, der sich asymptotisch einer oberen Sättigungsgrenze K nähert.

Haben zwei Populationen eine längere gemeinsame Entwicklung in einem relativ stabilen Ökosystem hinter sich, sind die negativen Wechselwirkungen sehr gering. Treten jedoch Veränderungen größeren Ausmaßes im Ökosystem auf, können plötzlich starke negative Beeinflussungen einer Population auf die andere einsetzen (ODUM 1999, S. 254). Nur selten durchlaufen Buchdruckergenerationen eine Gradation, meist befinden sie sich in der sogenannten Latenzphase, in der sie kaum wahrgenommen werden.

In einer etablierten Wirt-Parasit-Beziehung kann sich ein relativ stabiles Gleichgewicht zwischen den Arten einstellen, indem sich nach heftigen Oszillationen beider Populationen durch genetische Selektion eine Homöostase herausbildet. Beide Populationen treten dann mit geringerer Individuenzahl auf (ODUM 1999, S. 256).

Auf dem Bruchberg konnten durch Differenzierung nach Besiedlungsphasen Einblicke in den jahresweisen Befallsverlauf gewonnen werden (Abschnitt 3.6). Nun war auch eine Beurteilung innerhalb der Jahre möglich. In allen Jahren wurden die meis-

ten Fichten im Rahmen der Frühjahrsflüge des Buchdruckers besiedelt (Tabelle 3.19, Seite 126). Nur 1997 wurde außerdem von etwa Mitte Juli bis Mitte August erheblicher Befall registriert.

Wird aus der Anzahl besiedelter Fichten je Besiedlungsphase eine kumulative Summe gebildet, so weist diese in ihrem Zeitverlauf große Ähnlichkeit zu den sigmoiden bzw. s-förmigen Kurven epidemischer Abläufe auf (Abbildung 4.5).

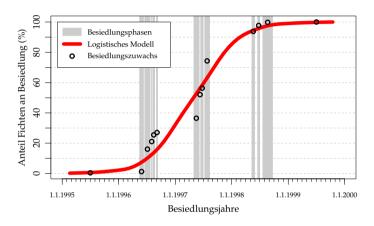


Abb. 4.5: Annähernd sigmoider Zuwachs der Besiedlung

Die Summenpunkte verdeutlichen, dass nach anfänglich sehr zögerlicher Besiedlung bereits im zweiten Jahr (1996) fast 30 % der insgesamt besiedelten Fichten betroffen waren. Im dritten Jahr erfolgte der größte Besiedlungschub, wodurch der Anteil an der Gesamtbesiedlung nach 1997 bei fast 75 % lag. Im vierten Jahr konnten die Frühjahrsbesiedlungen den Anteil auf über 90 % anheben, bevor in den letzten beiden Phasen des Jahres 1998 kaum noch Neubefall hinzu kam. 1999 wurden abschließend nochmals drei Fichten besiedelt, 2000 war kein Neubefall mehr zu verzeichnen.

Im Gegensatz zum sigmoiden Verlauf sonstiger epidemischer Darstellungen können Befallszuwächse bei der Besiedlung von Fichten nur innerhalb der Käferflugzeiten auftreten. Sie weisen somit einen sais on alen Effekt auf. Dieser hat zur Folge, das sich die Besiedlungsphasen auf etwa die Hälfte der Tage jeden Jahres beschränken müssen. Läge dagegen eine gleichmässige zeitliche Verteilung der Besiedlung innerhalb der Jahre vor, wäre eine links-bzw. rechtsseitige Verschiebung einiger Summenpunkte zu erwarten gewesen. Dadurch würden die horizontalen Abweichungen von der (ideellen) sigmoiden Kurve deutlich geringer, die Anpassung wäre somit besser. Der saisonale Effekt kann also einen nennenswerten Teil der Abweichungen der Besiedlungsdaten vom s-förmigen Kurvenverlauf erklären. Insgesamt kann der epidemische Charakter im zeitlichen Muster des untersuchten Besiedlungsverlaufs nachgewiesen werden.

Wird unterstellt, dass der Besiedlungsverlauf eines größeren Befallsgebietes über die gesamte Gradationszeit annähernd dem sigmoiden Kurvenverlauf entspricht, so tritt die höchste Wachstumsrate dN/dt bei einer Dichte von K/2 (halbe Sättigungsdichte) auf. Bei zeitnaher Registrierung des Neubefalls könnte abgeschätzt werden, wann die Gradation ihren Höhepunkt überschritten hat. Davon könnten zukünftige Prognosesysteme profitieren.

4.4.2. Verteilung und Konzentration der Besiedlung

Die Besiedlung von Fichten des Untersuchungsgebiets setzte 1995 im einem schmalen Höhenbereich zwischen 820 und 840 m ü. NN ein (Abbildung 4.6). Betroffen waren drei je $300\,m$ bzw. $100\,m$ voneinander entfernte Initialbereiche der Fläche. Vom westlichen Initialbereich aus setzte sich die Besiedlung 1996 in südöstlicher R i c htung fort, vom mittleren Initialbereich in westlicher bis nordwestlicher Richtung und vom östlichen Initialbereich in nordöstlicher Richtung. Für die Folgejahre sind Richtungsangaben kaum mehr sinnvoll, da sich zunehmend weitere Richtungen und Aufspaltungen ergaben.

Es war keine einheitliche oder einer gesetzmäßigen Abhängigkeit folgende A u s b r e i t u n g s r i c h t u n g des Besiedlungsfortschritts erkennbar. Jeder Befallsbereich entwickelte sich von Jahr zu

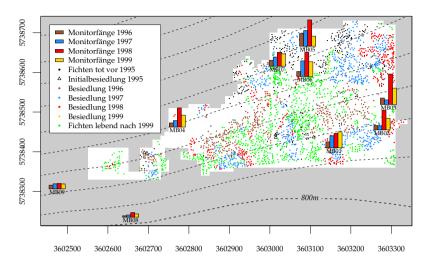


Abb. 4.6: Monitorfänge und Besiedlungsverlauf

Jahr in unterschiedliche Richtungen fort. In NATIONALPARK HARZ (1999b, S. 9) wird dagegen von einem Zusammenhang zwischen der Befallsausbreitung und der Hauptwindrichtung ausgegangen. Dann hätten die Neubesiedlungen gleicher Phasen ähnliche Richtungen zur Altbesiedlung aufweisen müssen. Dies war jedoch nicht der Fall. Auch konnten für die Flugtage sehr unterschiedliche, häufiger wechselnde Windrichtungen nachgewiesen werden (vgl. z. B. Abbildung 3.16, Seite 118).

Nach SCHWERDTFEGER (1981, S. 279) zeigen die Fraßplätze von Borkenkäfern eine Tendenz zur zentrifugalen Ausweit ung. Diese Ausbreitungsform war auf dem Bruchberg nur in wenigen Fällen und dann nur ansatzweise erkennbar: z. B. im nordöstlichen Bereich von 1997 auf 1998 sowie im Bereich südwestlich von Monitor MB04 von 1996 auf 1997. Dagegen zeigte sich bei jahresweiser Betrachtung meist unregelmäßig geformtes, geklumptestendenz trat für die Gruppen toter, besiedelter und lebender Fichten

über das gesamte Untersuchungsgebiet (Tabelle 3.18, Seite 124) auf. Die betrachteten Baumgruppen grenzten sich meist relativ klar gegeneinander ab (Abbildung 4.6).

Innerhalb der beobachteten Gradation wurde E i n z e l - b z w . S t r e u b e f a l l im Untersuchungsgebiet nur in seltenen Fällen beobachtet. Ganz überwiegend trat gruppenweise Besiedlung auf. In anderen Teilen des Hochharzes konnten nach eigenen Beobachtungen, insbesondere in den Jahren 1998 und 1999, ausgedehnte Streubefallsflächen gefunden werden (z. B. Abteilungen 224 und 237 auf dem Quitschenberg sowie große Abschnitte des Brocken-Westhanges). In verschiedenen Quitschenberger Bereichen ebenfalls betriebene, in dieser Arbeit nicht hinzugezogene Monitore deuten auf eine in den Beobachtungsjahren allgemein geringere Käferdichte als am Bruchberg hin. Diese könnte die deutlich lockeren Befallsmuster verursacht haben.

4.4.3. Abhängigkeit von den Ausgangsstrukturen

Organismen bilden zufällige, gleichmäßige oder auch geklumpte räumliche Verteilungs muster in der Natur (LEGENDRE & LEGENDRE 1998). Im vorherigen Abschnitt wurde gezeigt, dass die auf dem Bruchberg beobachteten Besiedlungsmuster des Buchdruckers überwiegend geklumpt auftraten.

In landschaftsökologischen Modellvorstellungen wird die Ausbreitung von Populationen als raumzeitlicher Prozess direkt durch die Struktur des Lebensraumes beeinflusst (TISCHENDORF 1995). Für die heterogenen Standortverhältnisse des Bruchberges wird im Folgenden untersucht, ob in den unterschiedlichen Bestandesstrukturen ebenfalls abweichende Befallsverläufe vorlagen.

Die Verteilung der Baumdichte der Fläche Bruchberg-Süd ergab einen Anteil von 31 % an nicht bestockter Fläche (Abbildung 2.8, Seite 23). Mehr als zwei Drittel der Fläche war dagegen mit Fichten bestockt. Dabei traten bis zu neun Fichten je $100\,m^2$ (Rasterzelle) auf. Im Mittel waren 1,6 Fichten je $100\,m^2$, bezogen auf

die Gesamtfläche, bzw. 2,3 Fichten je $100\,m^2$, bezogen auf die bestockte Fläche, vorhanden. Mehr als vier Fichten je $100\,m^2$ waren nur auf $11,5\,\%$ der Gesamtfläche bzw. $16,8\,\%$ der bestockten Fläche vorhanden.

Die Verteilung der Besiedlungsdichte, also der Anzahl besiedelter Fichten je $100 m^2$, zeigt ein völlig anderes Bild (Abbildung 4.7).

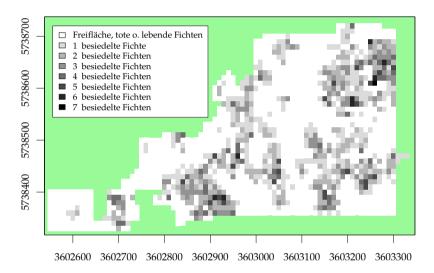


Abb. 4.7: Besiedlungsdichte je 100 m²

Besiedelte Bereiche traten überwiegend geklumpt auf. Höhere Besiedlungsdichten ab fünf Fichten je $100\,m^2$ konzentrierten sich auf die großen, zusammenhängenden Befallsbereiche (vgl. Abbildung 3.43, Seite 158), insbesondere auf die Areale des grünen und braunen Brutherdes. Nur wenige Rasterzellen besiedelter Fichten lagen isoliert; Streubefall war also selten. Fast zwei Drittel der Fläche (60,8%) waren nicht von der Besiedlung betroffen, d. h. von den $17,26\,ha$ des Untersuchungsgebiets trat nur in $6,76\,ha$ Besiedlung auf (Tabelle 4.1).

Besiedelte Fichten je 100 m² 7 3 22 1.050 290 197 111 Anzahl Rasterzellen Anteil an Gesamtfläche (%) 0,5 60,8 16,8 11,4 6,4 2,7 1,3 0,1 Anteil an besied. Fläche (%) 42.9 29,1 16.4 7.0 3,2 1,2 0,1

Tab. 4.1: Verteilung der Besiedlungsdichten

Besiedlungsdichten ab vier Fichten je $100\,m^2$ machten weniger als fünf Prozent (4,6%) der Gesamtfläche und 11,5% der besiedelten Fläche aus. Das bedeutet umgekehrt, dass mehr als 88% der besiedelten Fläche eine Dichte von weniger als vier besiedelten Fichten je $100\,m^2$ aufwiesen. Eine Zuordnung von Besiedlungsdichten zu den Baumdichten gibt Aufschluß über bevorzugt besiedelte Bestandesbereiche (Tabelle 4.2).

Tab. 4.2: Besiedlungsdichte und Baumdichte

Fichten je 100 m ²		Besiedelte Fichten je $100 m^2$ (%)								mittl.
Dichte	Zellen	0	1	2	3	4	5	6	7	Dichte
0	536	100,0								_
1	400	53,3	46,7							1,0
2	338	41,7	17,2	41,1						1,7
3	252	34,9	11,9	15,9	37,3					2,4
4	121	38,8	5,0	11,6	12,4	32,2				3,2
5	47	31,9	10,6	4,3	2,1	14,9	36,2			3,9
6	22	31,8	9,1	4,5	4,5	0,0	18,3	31,8		4,6
7	6	33,1	16,7	16,7	0,0	0,0	16,7	16,7	0,0	3,5
8	3	33,3	0,0	0,0	0,0	33,3	0,0	0,0	33,3	5,5
9	1	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0

In allen Bereichen mit Baumdichten von einer bis zu sieben Fichten je $100\,m^2$ ist etwa zwischen einem Drittel und der Hälfte der Bäume vollständig besiedelt (z. B. auf 36,2 % der mit fünf Fichten je $100\,m^2$ bestockten Bereiche wurden alle fünf Fichten besiedelt).

Der Anteil unbesiedelter Fichten sinkt bei Baumdichten von einer bis zu acht Fichten je $100 \, m^2$ von zunächst $53,3 \, \%$ bis auf $31,8 \, \%$. Lockerer bestandene Bereiche mit Baumdichten zwischen einer und vier Fichten wurden weniger stark besiedelt als die engständigeren Bereiche von fünf bis zu acht Fichten. Im Bereich der höchsten

Baumdichte von neun Fichten je $100 m^2$ fand keine Besiedlung statt.

In der rechten Spalte sind die mittleren Dichten besiedelter Fichten je Baumdichte aufgeführt. Danach werden im Mittel zunehmend weniger Fichten besiedelt, als es von der Baumdichte her möglich wäre: Z. B. von acht besiedelbaren Fichten im Mittel 5,5.

Der Gruppenbildungsalgorithmus hat im Untersuchungsgebiet auf 17,26 ha s e c h s B r u t h e r d e voneinander abgrenzen können (Abschnitt 3.8). Diese unterschieden sich sowohl in den in Anspruch genommenen Flächengrößen als auch in den vorgefundenen Baumstrukturen. Durch Vergleich relativer Brutherdkennwerte lassen sich wichtige Unterschiede besser herausstellen (Tabelle 4.3).

Kennwerte für	r	Abweichungen der Brutherde vom Mittel (%)							
Gesamtfläche	Fläche /6	schwarz	grün	blau	grau	braun	rot		
Fläche (172.600 m ²)	$28.767 m^2$	-66,6	+26,4	-35,9	+3,6	-9,6	+32,3		
2.759 Fichten	460 Stk.	-72,4	+29,1	-28,3	-32,2	-7,6	+5,0		
Fläche je Fichte (<i>m</i> ²)	$62,6 m^2$	+20,8	-1,6	-10,7	+52,6	-2,2	+25,9		
1.370 Besiedelte	228 Stk.	-73,7	+60,1	-59,2	-38,2	+62,7	+49,1		
Anteil Besiedelte (%)	41,9 %	-52,8	-38,6	-71,8	-54,8	-12,7	-29,6		
Mittlere Entf. r_A (m)	4,20 m	+5,2	+0,5	-4,8	+2,1	-4,8	+11,7		
Erwartete Entf. r_E (m)	3,95 m	+5,3	-4,1	-17,2	0,0	-13,9	+2,0		
Aggregationsindex R	1,06	0,0	+4,7	+15,1	+2,8	+11,3	+9,4		
R unter >starkem Einfluss<	1,06	+20,8	+13,2	+16,0	+8,5	+10,4	+15,1		

Tab. 4.3: Allgemeine Brutherdcharakteristika

Um Bezugswerte für eine Beurteilung der sechs Brutherde zu erhalten, wurden neben den Angaben für die Gesamtfläche zusätzlich relative Werte bezogen auf ein Sechstel dieser Fläche aufgeführt.

Die Flächen des grünen und roten Brutherdes liegen deutlich oberhalb des Mittelwertes von $28.767\,m^2$, die des schwarzen Brutherdes dagegen besonders weit unterhalb. Die Anzahl der vorhandenen Fichten war im grünen Brutherd am größten, im schwarzen wiederum am geringsten. Durch die geringe Anzahl Fichten im grauen Brutherd bei durchschnittlicher Flächengröße (+3,6 %) konnten diese den größten Standraum je Baum beanspruchen. Den Fichten des blauen Brutherdes stand der kleinste Standraum zur Verfügung.

Bei gleichmäßiger Aufteilung der Besiedlung über die gesamte Fläche würden sich 228 besiedelte Fichten je Sechstel der Fläche ergeben. Von diesem Mittelwert weichen alle Brutherde erheblich ab. Der schwarze Brutherd liegt mit -73.7% besonders weit darunter, der grüne und der braune Brutherd mit +60% weit darüber. Bezogen auf die Gesamtfläche wurden insgesamt 41.9% der Fichten im Laufe der Gradation besiedelt. Im blauen Brutherd wurde nicht einmal jede dritte Fichte besiedelt (-71.8%), im braunen Brutherd dagegen fast neun von zehn Fichten (-12.7%).

Die Aggregationsindizes des schwarzen, grünen und des grauen Brutherdes wichen weniger als 5 % vom Index der Gesamtfläche ab. Die Verteilungsstruktur dieser Brutherde entsprach weitgehend der der Gesamtfläche: zufällige Baumverteilung mit Tendenz zu regelmäßigen Mustern. Für den blauen, braunen und roten Brutherd ist die Tendenz zu regelmäßigen Mustern etwas ausgeprägter. Nochmals verstärkt sich diese Tendenz, wenn innerhalb der Brutherde nur die Flächen unter »starkem Einfluss« betrachtet werden.

Auch die Ausformungen der Brutherde wichen voneinander ab. Alle Flächen lagen mehr oder weniger arrondiert vor, wofür jedoch vor allem der verwendete Algorithmus zur Bildung konvexer Hüllen« verantwortlich sein dürfte. Bei Verwendung anderer Abgrenzungsalgorithmen wäre es denkbar, dass die baumfreien Flächenanteile im schwarzen, grünen, grauen und roten Brutherd überwiegend ausgespart worden wären. Dann würden sich für die betroffenen Brutherde ebenfalls die Flächengrößen verringern.

Die zu beobachtende räumliche (jedoch nicht zeitliche) Überlappung der Brutherde ist dagegen ein Charakteristikum des Gruppenbildungsalgorithmus. Sie dürfte weitgehend biologischen Gegebenheiten entsprechen. Schwach besiedelte Areale können durchaus mehrere Besiedlungsphasen später von einem anderen Brutherd nochmals in Mitleidenschaft gezogen werden.

In den verschiedenen Ausgangsstrukturen der Brutherdareale verlief die Besiedlung jeweils unterschiedlich. Es ist wahrscheinlich, dass die Ausgangsstruktur für den Verlauf der Besiedlung mitverantwortlich war. Jedoch dürfte erst eine Berücksichtigung weiterer Faktoren wie der Bodenverhältnisse, der Wasserversorgung und

Krautvegetation deutlichere Hinweise auf Zusammenhänge vorgefundener Besiedlungsmuster mit den Ausgangsstrukturen liefern. Nach MERKER (1952) besteht insbesondere ein Zusammenhang zwischen 'Spritzbefall' (Streubefall) und kleinräumiger Geländeausprägung. So wirken sich seiner Einschätzung nach ein übermäßiges Wasserangebot, blocküberlagerte Bodenstrukturen und zunehmende Baumdichten eher begünstigend auf eine Besiedlung aus.

4.4.4. Besiedlungsverlauf und Flugaktivität

Der zeitliche Vergleich der allgemeinen und bestandesinternen Flugaktivitäten mit dem Besiedlungsfortschritt zeigte bereits, bezogen auf die Besiedlungsphasen, nur schwache Zusammenhänge (Abbildung 3.41, Seite 149):

So führten in der Progradation die hohen allgemeinen Flugaktivitäten der Phase 96/1 nur zu zerstreutem Befall sehr weniger Fichten (11 Fichten in 10 Brutherdphasen). Die Kreuzfallenfänge gaben ebenfalls regen Flug in den einzelnen Bestandesteilen wieder. Diese Aktivitäten zeigten ihre Auswirkungen jedoch erst in Besiedlungsphase 96/2 mit 203 befallenen Fichten in wiederum 10 Brutherdphasen. Offenbar fand zunächst eine Konzentration auf wenige attraktive Bäume statt, erst danach erfolgte die Expansion. Die hohe allgemeine Flugaktivität konnte sich noch über die Phasen 96/3 und 96/4 erhalten, während die bestandesinternen Aktivitäten deutlich absanken. 1996 kamen kaum noch Neubesiedlungen hinzu.

Vor Beginn der ersten Phase 1997 wurde außerhalb der Bestände (Monitore) praktisch keine Aktivität registriert. Erst zur Phase 97/1 stiegen beide Aktivitäten sprunghaft an. Während die allgemeine Flugaktivität bald darauf wieder absank, zeigten die noch ansteigenden Kreuzfallenfänge einen Zusammenhang zum starken Neubefall in den Phasen 97/1 und 97/2. Danach sanken beide Aktivitäten etwa auf ein Zehntel ihres bisherigen Niveaus. Ende 1997 war nochmals ein starker Anstieg sowohl der Aktivitäten als auch der Neubesiedlung zu verzeichnen, was vermutlich auch an den für diese Jahreszeit ungewöhnlich hohen Temperaturen gelegen haben

dürfte (Abbildung 3.23, Seite 128). In Phase 97/4 wurde die größte Anzahl an Brutherdphasen im gesamten Untersuchungszeitraum erreicht.

1998 kam es bereits vor der ersten Besiedlungsphase zu starken Aktivitäten außerhalb und innerhalb der Bestände. Diese dürften für die insgesamt umfangreichste Neubesiedlung der Gradation in Phase 98/1 verantwortlich gewesen sein. Obwohl sich nach dieser Phase besonders die allgemeinen Aktivitäten weiter auf hohem Niveau halten konnten, ging die Rate der Neubesiedlungen stark zurück. 1999 kam es nochmals zu außergewöhnlich hohen allgemeinen Aktivitäten, die im Untersuchungsgebiet jedoch keinerlei Befall mit sich brachten.

Auch ein räumlicher Vergleich allgemeiner Flugaktivitäten mit der jahresweisen Befallsverteilung ergibt kein einheitliches Bild (Abbildung 4.6, Seite 208):

Im ersten Jahr des Monitoreinsatzes (1996) wurden an allen Fallenstandorten meist schwächere Aktivitäten verzeichnet. Nur Monitor MB05 im Norden auf größter Höhenlage (etwa $855\,m$ ü. NN) registrierte mittlere Aktivitäten. Er war überwiegend von bereits toten Fichten umgeben, noch lebende standen in relativ großem Abstand zueinander.

Besiedelt wurden 1996 jedoch im Wesentlichen drei voneinander getrennte Bereiche in Höhenlagen von 820 bis $840\,m$ ü. NN. Oberhalb dieser Lagen trat 1996 nur leichter Streubefall auf, unterhalb kam es zu keinem Befall.

1997 stieg die Flugaktivität an den meisten Monitorstandorten nur moderat an. Oberhalb des Flächenzentrums, an Monitor MB06, wurden dagegen mehr als dreimal höhere Fangzahlen gegenüber 1996 registriert (Tabelle 3.11, Seite 104). Obwohl 1997 Neubesiedlungen überwiegend im östlichen Viertel des Untersuchungsgebiets auftraten, verzeichneten die Fallen MB02 und MB03 weniger Fänge als im Vorjahr. Neben den großen Befallsbereichen im Osten der Fläche traten 1997 weitere Befallsherde im mittleren und westlichen Teil auf, die jedoch deutlich kleiner ausfielen.

1998 erreichten ausnahmslos alle Monitore ihre bislang größten Fänge. Mehr als die Hälfte der Fallen zeigte sogar einen sprunghaften Anstieg der Flugaktivitäten. Die Neubefallsbereiche waren meist deutlich kleiner und lagen zerstreuter als noch im Vorjahr. Nur im Nordosten, wo im Vorjahr der insgesamt weitläufigste Befall auftrat, bildete sich auch 1998 wiederum die größte zusammenhängende Neubesiedlung. Die westlich davon positionierten Monitore MB05 und MB06 registrierten, obwohl mehr als 100 m entfernt, starkes Flugaufkommen. Erstmals reagierten auch die 50 m bis 100 m südlich vom größten Befallsbereich gelegenen Monitore MB03 und MB02 spürbar auf Neubefall. Diese Reaktion rührte vermutlich zumindest teilweise auch aus dem östlich von MB02 befindlichen Neubefall her. Der überwiegende Anteil an Monitorfängen kam 1998 an nur zwei Flugtagen im Frühjahr zustande (vgl. Abbildung 3.15, Seite 115). Im weiteren Jahresverlauf 1998 wurde wesentlich weniger Aktivität als im gleichen Zeitraum des Vorjahres beobachtet (Abbildung 3.13, Seite 108).

Bis auf Monitor MB01 zeigten 1999 alle Fallen wieder geringeres Flugaufkommen, das in seinem Gesamtniveau jedoch noch oberhalb der Jahre 1996 und 1997 lag. Der Neubefall von nur drei Fichten entsprach einem Rückgang gegenüber dem Vorjahr von 99 % und zeigt eine starke Diskrepanz zur beobachteten Flugaktivität.

Offensichtlich bestand keine enge Korrelation zwischen der Anzahl fliegender Käfer und der Anzahl an Brutbäumen. Dies scheint sowohl für die Summe aller Monitorfänge, bezogen auf das gesamte Untersuchungsgebiet, als auch für die einzelnen Monitorstandorte, bezogen auf ihre nähere Umgebung, zu gelten. Hier könnte der Zustand der Fichten als eigenständiger Faktor die entscheidende Rolle gespielt haben.

In windwurffreien Bestandesteilen – die Lage der Windwürfe kann Abbildung 2.14, Seite 36 entnommen werden – setzte Neubefallmeist am Rande bestehender Brutherde ein. Offenbar ist hier die Nähe zu den Orten des Reifungsfraßes mit seinen vorhandenen Lockzentren ausschlaggebend. Außerdem ist es wahrscheinlich, dass der Befall von der ortstreuen Teilpopulation ausgelöst wurde, während die stärker dispergierenden Käfer

das Untersuchungsgebiet verlassen haben dürften. Die Brutherde, an denen diese Art des Befallsfortschritts beobachtet wurde, lagen sowohl in geschlosseneren, homogeneren Bestandesteilen (grüner Brutherd) als auch in reicher strukturierten, oftmals sogar in Auflösung begriffenen Arealen (grauer und roter Brutherd). Eine durchgehende Bevorzugung lockerer Bestände bestand offenbar nicht. JOHANN (1984, S. 74f) konnte in seinen Fallenversuchen ebenfalls keine generelle Bevorzugung verlichteter oder geschlossener Bestandesteile beobachten. Dagegen zeigten sich jahresweise Abweichungen in den Präferenzen für unterschiedlich bestockte Bestände.

4.4.5. Der verbleibende Bestand

Wie bereits erwähnt, verblieben nach Ende der Gradation im Untersuchungsgebiet 985 lebende Fichten, dass entspricht 41,9 % des lebenden Ausgangsbestandes. Ihre räumliche Verteilung kann bei einem Aggregationsindex von 0,73 als zufällig verteilt mit Tendenz zur Klumpung bezeichnet werden (vgl. Abbildung 3.22, Seite 125).

Diese als »G r ü n e I n s e l n vezeichneten Fichtengruppen stehen oft arrondiert und zeigen ebenso wie die Gruppen besiedelter Fichten überwiegend relativ klare Außengrenzen. In einigen Fällen treten sie an Standorten mit deutlicher Staunässe und Neigung zur Vermoorung auf (unterhalb von Monitor MB07, westlich von MB01 sowie nördlich von MB03). In anderen Bereichen fällt besonders das mächtige, geschlossene Kronendach mit dunkelfeuchtem Bestandesinneren und ein nach Niederschlägen reichlich fließendes Hangwasser auf (gesamter mittlerer, südlicher Bereich). Die überlebenden Fichten südlich von Monitor MB06 stehen relativ vereinzelt innerhalb eines Abschnitts oberflächennaher Granitblöcke, ebenso wie die Bäume im äußersten Westen des Gebiets.

Bei MERKER (1949, S. 3) wird der Begriff ›Grüne Inseln‹ dagegen noch als Bezeichnung für größere befallsfreie Regionen innerhalb eines ›Großfraßgebietes‹ verwendet. Das auch von ihm beobachtete Phänomen relativ weniger verschonter Fichten unter tausenden von toten Bäumen erhält keine Bezeichnung.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen zwanzig der überlebenden Fichten, welche einmalige oder sogar mehrmalige Besiedlungsversuche überlebten. Diese Fichten, die Besiedlungsgebiet verstreut (Abbildung 3.21, Seite 123). Nach MERKER (1949, S. 8) handelt es sich bei solchen Fichten sämtlich um unterdrückte Exemplare. Auch auf dem Bruchberg hat eine genauere Ansprache dieser Bäume ergeben, dass sie sich durch einige Besonderheiten von den anderen Bestandesmitgliedern abhoben: Die Mehrzahl der Fichten trug stärkere, oft schon Jahre alte Verletzungen. In mehreren Fällen kam eine besondere Starkastigkeit oder eine besonders tiefreichende Beastung hinzu.

4.4.6. Standortabhängige Befallsbereitschaft

Es fiel auf, dass Fichten mit größeren Rindenverletzungen nur selten besiedelt wurden, selbst wenn sie eng benachbart zu befallenen Fichten standen. Hier scheinen von der Rinde Duftstoffe abgegeben zu werden, die als Hemmstoffe einen Anflug der Käfer verhindern (u. a. EL-SAYED & BYERS 2000; BYERS 1995; VASECHKO 1978; RUDINSKY ET AL. 1971).

Dagegen wurden besonders 1997 auf dem Bruchberg auch etliche vom Erscheinungsbild her besonders vital wirkender besonders vital wirkender Besiedlung wehrten sich die Bäume häufig mit erheblichem Harzfluss, der durch austretende Harztröpfehen über große Bereiche der Borke äußerlich sichtbar wurde. Diese Fichten standen in relativ homogenen, strukturarmen und dichtstehenden Bestandesteilen (z. B. im mittleren, südlichen Bereich). Aufgrund der (unterstellten) starken Abwehrkraft dürfte diese schlagartige Besiedlung durch viele Käfer zwingend notwendig gewesen sein, um die Abwehrschwelle zu überwinden.

In diesem Vorhaben konnten direkte Messungen zur Physiologie der Fichte nicht durchgeführt werden. GRIES (1984, S. 7) stellt im Zusammenhang mit dem Abwehrvermögen der Fichte gegen-

über Angriffen durch Borkenkäfer jedoch fest: "Es besteht eine Beziehung zwischen Wasserbilanz, Turgor, Harzdruck und Widerstandskraft der Bäume gegenüber Borkenkäferangriffen ..." Die Gründigkeit und Wasserversorgung des Standortes soll insbesondere während der Latenz und Progradation von entscheidender Bedeutung für eine mögliche Disposition der Fichtenbestände sein (Kraemer 1953). Bei fortgeschrittener Gradation verliert sich dann aber der Zusammenhang zwischen Standort und Befallsrisiko sehr schnell (Cyanamid Agrar 2000).

Als zusätzlicher Hinweis auf standortabhängige Unterschiede im Befallsverlauf könnte die Beobachtung dienen, dass Freiflächen auf dem Bruchberg, die aus den Befallsbekämpfungen vor 1995 stammen und teilweise große Flächen aufweisen, auf eher trockenen, felsigen Standorten, selten dagegen auf anmoorigen oder vermoorten Arealen auftreten.

Problematisch dürften sich die anthropogen bedingten Schädigungen des Bodens auf den Zustand der Fichten auswirken. Für große Bereiche des Hochharzes liegen die pH-Werte im Boden deutlich zu niedrig (EBERL 1998; BÜTTNER 1997). Wenn durch diese >Versauerung< auch nicht mit einer ständigen Befallsdisposition der Bestände zu rechnen ist, so dürften entsprechende Phasen doch häufiger auftreten, als es ohne die zusätzliche Bodenversauerung der Fall wäre.

Die in großen Zügen annähernd gleichaltrigen Bestände bilden relativ hom ogene Bestande is strukturen. Wenn durch die herrschenden Boden- oder Temperaturverhältnisse eine Dispositionsneigung der Fichten hervorgerufen wird, so betrifft sie in diesen weitgehend homogenen Strukturen wahrscheinlich gleich größere Bestandesteile und nicht nur Einzelindividuen.

Die deutlich voneinander abweichende Dynamik der sechs Brutherde resultierte anfänglich vor allem aus der direkten Reaktion von *Ips typographus* (L.) auf vorhandene Bestandesstrukturen sowie auf den Zustand der Fichten, der hier jedoch nicht näher untersucht werden konnte. Die sich ändernden Bestandesstrukturen sowie unterschiedliche Entwicklungsmöglichkeiten der Käfer hatten regional differenzierte Käferaktivitäten im Bestand zur Folge.

4.5. Künftige Anforderungen an die Methodik

Das Potenzial der im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Methoden zur Brutherd abgrenz ung über Nächste-Nachbarn-Methoden, zur Herleitung der Brutherd dyn amik über die Schwerpunktmethode sowie zur Beurteilung der Flugaktivitäten über das Aktivitätsmodell konnten nicht ausgeschöpft werden. Es erschien vorrangig, zunächst überhaupt einen neuen, für die Bearbeitung der Brutherdproblematik geeigneten Methodenapparat vorzustellen, mit dem Musterbildungen und Dynamiken einer Gradation analysiert werden können.

Im Folgenden werden einige Verbesserungsvorschläge für einen zukünftigen Einsatz der verwendeten Methoden gemacht. Außerdem zeichnen sich bereits Weiterentwicklungen ab, die im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr eingebracht werden konnten.

Insgesamt bedeuteten die zahlreichen parallel durchgeführten Freilandarbeiten einen hohen personellen und zeitlichen Erhebungsaufwand, der jedoch in einigen Punkten zukünftig rationalisiert werden könnte:

In den Abschnitten 2.7.1 und 4.2.4 wurden bereits Probleme der A b g r e n z u n g e i n e s U n t e r s u c h u n g s g e b i e t e s beschrieben, wenn eine Analyse räumlicher Muster vorgesehen ist. Es wird vorgeschlagen, in zukünftigen Untersuchungen zur Brutherddynamik einen zusätzlichen Grenzstreifen (boundary strip) von mindestens der Breite des durchschnittlichen Baumabstandes r_A um die Fläche herum vorzusehen. Um statistische Auswertungsprobleme zu vermeiden, ist dieser Streifen in derselben vollständigen Weise zu kartieren und zu beobachten wie die Hauptfläche.

Die durchgeführte Vermessung konnte mittels der eigens entwickelten L u f t b i l d - K a r t i e r m e t h o d e bereits so weit rationalisiert werden, dass die Vermessung des Untersuchungsgebietes im Wesentlichen durch eine einzelne Person ausgeführt werden konnte. Eine weitere Rationalisierung der Vermessung der Baumstandpunkte kann durch Einsatz von G P S - G e r ä t e n (Global

Postitioning System) im Freiland erreicht werden. Die Baumkoordinaten inklusive zugehöriger Baumnummer könnten noch vor Ort in eine Datenbank eingetragen werden. Dadurch würden die Zwischenschritte der Positionsbestimmung im Luftbild und der Übertragung in die Datenbank über das Konstruktionsprogramm entfallen (vgl. Abschnitt 2.2.2). Eine Ergänzung der Strukturdaten der Bestände durch Standort- und Vegetationskartierung der Ausgangssituation verbessern helfen.

Die Verteilung der Monitorfallen nutzte bereits alle möglichen Aufstellungsorte innerhalb des Untersuchungsgebietes aus. Im Hinblick auf eine höhere Aussagekraft der Korrelation unter den Monitoren (Abschnitt 4.3.4) wäre es wünschenswert gewesen, außerhalb der Fläche weitere Fallen zu positionieren.

Die Verteilung der Kreuzfallen an stehenden Fichten hatte zum Ziel, die Flugphänologie in den Brutherden möglichst genau zu registrieren. Dabei konnte eine durchschnittliche Fallendichte von sechs (1996) bis acht (1998) Fallen je Hektar erreicht werden, allerdings in unregelmässiger, geklumpter Anordnung (Abschnitt 2.4.2). Im Rückblick wies die Verteilung der Fallen insbesondere Mängel in der flächenweisen Repräsentation der Flugaktivitäten auf. Zukünftig ist die Kreuzfallenanordnung gleichmässig oder zufällig zu verteilen und die räumliche Auflösung ist möglichst durch eine noch höhere Fallenzahl zu verbessern.

Die Erfassung des Besiedlungszustands der Fichten (>lebend<, >neubesiedelt<, >vorbesiedelt< und >tot<) erfolgte sehr schematisch. Eine weitergehende Differenzierung sollte zukünftig insbesondere für die in der vorgehenden Phase besiedelten Fichten erfolgen, da qualitative Unterschiede in der >Vorbesiedlung< bestehen. Je weiter die Vorphase zurücklag, desto geringer müsste sich deren Einfluss auf die aktuelle Phase auswirken. Diesem Umstand wurde mit dem einfachen Modell noch nicht Rechnung getragen.

Bei der Abgrenzung der Einflussbereich (\'außere Brutherdbereiche\') wurde wie für den Bereich der Neubesiedlung als Entfernung der \'Suchradius\' (30 m) verwendet. Durch Freilandversuche zur Lockwirkung oder durch statistische Schätzung

sollte überprüft werden, inwieweit diese Entfernung des äußeren Wirkungsbereiches variiert werden muss.

Der Initialbefall einzelner Fichten ist grundsätzlich schwer fassbar, da nicht vorhersehbar ist, wann und wo der nächste Baum besiedelt wird. Bisher wurden besiedelte Fichten mit ähnlichem Befallszeitpunkt als Besiedlungsphasen über das gesamte Gebiet zusammengefasst. Die Unterscheidung in bruther dweise Besiedlungsphasen zu er könnte abweichende Dynamiken der Teilflächen vermutlich besser erklären. Um brutherdweise Besiedlungsphasen zu ermitteln, müssen die Befallszeitpunkte je Baum noch genauer bestimmt werden, was einen höheren personellen Aufwand nach sich zieht.

Unter der Annahme, dass auch andere zeitliche Abgrenzungskriterien als die in dieser Arbeit gefundenen Besiedlungsphasen geeignet sind, den Befallsverlauf raumzeitlich ausreichend abzubilden, könnten die aus Infrarot-Luftbildern entnehmbaren Befallsfortschritte eine deutliche Rationalisierung der bestandesweisen Erfassung mit sich bringen.

Es erscheint notwendig, der Besiedlung von Windwürfen und - brüchen in zukünftigen Untersuchungen besondere Aufmerksamkeit zu widmen, da sie häufig als Initialpunkte beim Entstehen eines neuen Befallsbereichs wirken. Ob sie bei der Brutherdabgrenzung mittels Nächster-Nachbar-Methoden eine Sonderrolle einnehmen und daher angepasste Suchradien benötigen, muss noch festgestellt werden.

Zwingend notwendig erscheint die eingehende Beobachtung des Buchdruckers im Latenzst als auch Gradationsphase grundsätzlich gleichen Interaktionen zwischen Wirt und Phytophage laufen in der Latenzphase zeitlich gestreckt auf einem Niveau ab, auf dem sie beobachtet werden können. Nur in diesem Stadium können die Ursachen einer Massenvermehrung untersucht werden. Schon bei SCHWERDTFEGER (1981, S. 283) wird von der nie unterbrochenen Dynamik der Populationen gesprochen, auch wenn sie sich in Latenz befinden. Eine Gradation ist dann letztlich nichts anderes als ein besonders starker Ausschlag der stets hin und her pendelnden Abundanzkurve.

In dem Bestreben, das Beziehungsgefüge zwischen Flugaktivitäten und Besiedlungsverlauf sowie zwischen Besiedlungsdichte und Bestandesstrukturen zu deuten, traten Erklärungsdefizite auf. Diese dürften zu einem hohen Grade dem – unbekannten – Dispositionsgrad der Fichten zuzuschreiben sein (Abschnitte 4.3.2, 4.4.4 und 4.4.6). Ursachen einer Disposition der Fichte können u.a. in der Wasserversorgung, im Harzungsvermögen oder in vorausgegangenen abiotischen Störungen liegen (SCHWERDTFEGER 1981; SCHIMITSCHEK & WIENKE 1966; CHARARAS 1962; SEDLAC-ZEK 1921). Das Harzungsvermögen stellt nach neuer Sicht vermutlich nicht den wichtigsten Resistenzfaktor der Fichte gegenüber Borkenkäferbefall dar (NIHOUL & NEF 1992). Praktikable, auf alle Fichten eines Untersuchungsgebietes anwendbare Untersuchungsmethoden müssen noch erarbeitet werden. Anhaltspunkte für mögliche Vorgehensweisen finden sich z. B. bei DUTILLEUL ET AL. (2000), Baier (1996), Rohde (1995, 1994) und Kraemer (1953).

Die Zusammenführung der erhobenen Daten führte zu relativ komplexen Datenstrukturen, deren Auswertung nur unter hohem rechnerischen Aufwand möglich war. Das Überführen unregelmässiger, raumzeitlicher Ausgangsdaten in einen gemeinsamen, höher auflösenden Datenpool konnte mit Hilfe der unter Abschnitt 2.9 genannten Programme zuverlässig durchgeführt werden. Insbesondere die gute Programmierbarkeit, Rechen- und Grafikleistung der Analysesoftware R sei noch einmal hervorgehoben.

An die neu entwickelten Methoden des Aktivitätsmodells und der Brutherdanalyse lassen sich moderne Verfahren der räumlichen Statistik und der Ökologie anschließen (ausführlicher in den Abschnitten 4.2.3 und 4.2.4). Durch genauere Einstellung der Gewichtungsparameter und die Einbeziehung der bisher gänzlich unberücksichtigten Entwicklungszustände der Buchdrucker lässt sich für das Aktivitätsmodell eine noch bessere Bindung an das Wettergeschehen erwarten. Dabei nähme der bereits hohe Rechenaufwand weiter zu.

4.6. Schlußbemerkungen

Um neue Einblicke in das Beziehungsgefüge von Fichte und Buchdrucker zu erhalten, war es notwendig, den Betrachtungsund Bewertungsmaßstab zu wechseln. Die in der Buchdruckerthematik meist eingenommenen Blickwinkel » Wald als Wirtschaftsfaktor« und » Borkenkäfer als Schädling« wären nicht zweckdienlich gewesen. Das gilt umso mehr, als auch Schädlingsprobleme ihre Ursachen zunehmend in ökologischen Störungen haben (SAA-RENMAA 1992).

Die Besiedlung geschwächter Fichten darf nicht nur als Schaden für den wirtschaftenden Menschen bewertet werden. Sie wirkt vor allem als A n p a s s u n g s p r o z e s s innerhalb der Lebensgemeinschaft, der eine geschwächte Primärproduktion durch eine gesündere, eingepasstere ersetzt. Jede Anpassung an die Umwelt findet im Rahmen ökosystemarer Beziehungen statt. Dabei greift der Buchdrucker selektiv in den Fichtenbestand ein: Besiedelt werden überwiegend über 60jährige Fichten, die befallsdisponiert sind. Die von ihm eingebrachten Störungen strukturieren das System, setzen Initialbereiche für Sukzession und schützen so vor großflächiger Überalterung. Infolge der zunehmenden Strukturierung der Bestände werden dem Borkenkäfer schließlich immer mehr Ansatzmöglichkeiten entzogen. Durch negative Rückkoppelung tritt die Population in die Retrogradation ein. Dem Buchdrucker kommt in natürlichen Fichtenwäldern, die in Mitteleuropa vor allem in den Hochlagen verbreitet sind, eine Regulationsfunktion zu (SANDERS 2001, 1997). Langfristig führt diese Selektion der Fichten zu angepassteren und widerstandsfähigeren Beständen.

Auf dem Bruchberg wurde eine weitgehend ungestörte, vollständige Gradation beobachtet. Um die während der Brutherdentwicklung auftretenden Strukturveränderungen beschreiben zu können, mussten ihnen zugrundeliegende Muster analysiert werden. Mit dem Aktivitätsmodell sowie den Methoden zur Beschreibung der Brutherddynamik stehen Instrumente zur Verfügung, die eine Bewertung dieser Muster für ganze Untersuchungsgebiete in feiner raumzeitlicher Auflösung zulassen. Durch die neu-

en Methoden wurden weitere Aspekte der Eigendynamik sichtbar, ließen sich beteiligte Ursachen genauer bestimmen und charakterisieren.

Über den Gesamtverlauf der Gradation hinweg traten in verschiedenen Teilbereichen des Untersuchungsgebiets zahlreiche neue Varianten der beobachteten Strukturveränderungen auf. Es kann davon ausgegangen werden, dass nach vier bzw. fünf Jahren nur einige der möglichen Aktivitäts- und Besiedlungsmuster zur Ausprägung kamen. Für viele Fragestellungen war der Untersuchungszeitraum noch zu kurz.

Nur unter den naturbelassenen Bedingungen eines Waldnationalparks lassen sich die notwendigen Langzeitversuche durchführen.

> »A thing is right when it tends to preserve the integrity, stability and beauty of the biotic community. It is wrong when it tends otherwise.« Aldo Leopold

KAPITEL 5

Zusammenfassung

In den Lebensgemeinschaften der natürlichen Fichtenwaldregionen haben sich die Fichte (*Picea abies* KARST.) und der Buchdrucker (*Ips typographus* (L.)) im Laufe einer langen gemeinsamen Entwicklung stark aneinander angepasst. Ihr Wirt-Parasit-Verhältnis weist ein enges Beziehungsgefüge auf. Dem Buchdrucker wird dabei auch eine Regulationsfunktion zugeschrieben. In den von langsamen Umsetzungsprozessen geprägten Fichtenwaldregionen der Hochlagen sorgt der Käfer für eine starke Strukturierung der Bestände, indem vorrangig alte, geschwächte Bäume besiedelt werden. So wird einer Überalterung dieser Wälder vorgebeugt und Sukzessionsprozesse setzen rechtzeitig ein. Der Fichtenwald kann sich den rauen Bedingungen seines natürlichen Verbreitungsgebiets ständig anpassen.

Während zu Physiologie, Verhalten und Bekämpfungsmöglichkeiten des Buchdruckers bereits viele Aspekte geklärt wurden, liegen über seine ökologische Beziehung zur Fichte überwiegend Vermutungen vor. Die Auswirkungen seiner Aktivitäten in natürlichen Fichtenwäldern wurden bisher nur wenig untersucht.

Diese Arbeit analysiert die durch *Ips typographus* während einer Gradation verursachten Veränderungen von Bestandesstrukturen. Dazu wurden von 1996 bis 2000 in den Hochlagen des Nationalparks Harz Erhebungen zur Flugaktivität der Käfer und zur Besiedlung der Fichten durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet am Südhang des Bruchberges lag im Höhenbereich von 800 bis 870 *m* ü. NN und hatte eine Größe von 17,26 *ha*. In diesem Gebiet wurden alle vorgefundenen 2.759 Fichtenstandpunkte vermessen. In unmittelbarer Nähe der Fläche zeichnete eine automatische Wetterstation alle wichtigen Wetterdaten stündlich mit.

Allgemeine Flugaktivitäten wurden über neun pheromonbeköderte Schlitzfallen (Monitore) an durchschnittlich 32 Terminen je Jahr erfasst, bestandesinterne Flugaktivitäten über im Mittel 122 unbeköderte Kreuzfallen an durchschnittlich 26 Terminen je Jahr. Das eigens entwickelte »Aktivitätsmodell« führte, hauptsächlich orientiert am Witterungsverlauf, eine rechnerische Rückverteilung der Fallenfänge durch. Im entstehenden raumzeitlichen Muster der Aktivitäten spiegelte sich deren Dynamik wieder.

Neben bekannten Abhängigkeiten der Flugaktivitäten von Lufttemperatur, Niederschlag und Windgeschwindigkeit zeigte sich bei der Entwicklung des Aktivitätsmodells eine unerwartet starke Bindung an die Globalstrahlung.

Das Flugaufkommen war in allen Jahren hoch, aber deutlich voneinander verschieden. Die niedrigsten Aktivitäten wurden 1996 verzeichnet, die höchsten 1998. Alle Aktivitätsspitzen traten im jeweiligen Frühjahr an nur sehr wenigen Tagen auf.

Korrelationen der Monitorfänge untereinander ergaben deutliche Hinweise auf Zusammenhänge zwischen dem Stadium der Gradation und dem Dispersionsverhalten der Buchdrucker. Besonders während des Übergangs von der Pro- zur Retrogradation scheint die Dispersionsneigung für weite Entfernungen wenig ausgeprägt.

Im Untersuchungsgebiet lagen heterogene Ausgangsstrukturen der Fichten bei zufälliger Baumverteilung mit Tendenz zu regelmäßigen Mustern vor. Bereits vor Untersuchungsbeginn waren knapp 15 % der Fichten aus vorherigen Besiedlungen abgestorben, rund

42 % überlebten die Gradation. Der Anteil bereits abgestorbener und der verbliebener, lebender Fichten wiesen bei zufälliger Verteilung eine Tendenz zur Klumpung auf.

Der sigmoide Zuwachs an besiedelten Fichten über die gesamte Gradationszeit entsprach dem anderer epidemischer Entwicklungen.

Die Besiedlung der Fichten wurde möglichst zeitnah registriert und in *Besiedlungsphasen* eingeteilt. Über eine weiterentwickelte Nächste-Nachbarn-Methode wurden innerhalb dieser Phasen Gruppen besiedelter Fichten abgegrenzt, sogenannte *Brutherdphasen*. Mit Hilfe des *Gruppenbildungsalgorithmus* konnte die Gesamtbesiedlung in 108 Brutherdphasen unterteilt werden. Die plausibelste Gruppenbildung ergab sich bei einem Suchradius von 30 *m*. Hier liegt vermutlich ein Zusammenhang zum Lockbereich der Brutherdphasen vor.

Zur Ermittlung der räumlichen Verlagerungen der Brutherdphasen wurde eine *Schwerpunktmethode*< entwickelt. Darauf konnten die Brutherdphasen zeitlich und räumlich in sechs *Brutherde*
zusammengefasst werden. Der Begriff Brutherd wurde hier in einem umfassenderen Kontext als in der Praxis üblich verwendet. Die
im Gradationszeitraum beobachtete schubweise Entwicklung der Brutherde unterlag unterschiedlichen Mustern, die eine Charakterisierung aller Brutherdphasen und Vergleiche verschiedener Brutherde miteinander ermöglichten. Auf diese Weise konnten Unterschiede und Gemeinsamkeiten in der Dynamik herausgestellt werden. Die Brutherdentwicklung wurde damit einer Kausalanalyse zugänglich.

Die Befallsausbreitung erfolgte völlig unabhängig von der jeweiligen Hauptwindrichtung. Jede Brutherdphase verlagerte sich in Richtung und Entfernung stets eigenständig.

Eine starke Abhängigkeit der Besiedlungsdichte von den Ausgangsstrukturen bestand nicht. Jedoch blieben Bereiche besonders hoher Baumdichten unbesiedelt. Außerdem wurden stark vernässte Bereiche oder blocküberlagerte Bodenstrukturen eher gemieden.

Bei zwanzig Fichten wurde beobachtet, dass sie eine bereits initiierte Besiedlung erfolgreich abwehren konnten. Diese Bäume wiesen allesamt Besonderheiten wie eine tiefe Beastung, alte Verletzungen oder Grobastigkeit auf. Sie standen über die Fläche verstreut.

Nur zeitweise bestanden deutlichere Zusammenhänge zwischen den Flugaktivitäten und dem Besiedlungsfortschritt. Insbesondere am Beginn und Ende der Gradation wurde bei hoher Flugaktivität nur sehr wenig Neubesiedlung festgestellt. Innerhalb des Untersuchungsgebietes wichen die Orte beobachteter Flugaktivitäten häufig von den Bereichen der Besiedlung ab.

Die gemeinsame Anwendung des Aktivitätsmodells und der Methoden zur Brutherddynamik ermöglichte eine Beschreibung und Analyse der raumzeitlichen Muster, die während einer Gradation von *Ips typographus* auftraten. Damit konnten erstmals genauere Untersuchungen der Zusammenhänge zwischen Aktivitäten des Buchdruckers und den damit verbundenen strukturellen Veränderungen der Fichtenbestände durchgeführt werden. Um in zukünftigen Untersuchungen noch tiefere Einblicke in das Beziehungsgefüge von Fichte und Buchdrucker erhalten zu können, werden Möglichkeiten zur Weiterentwicklung der neuen Methoden vorgeschlagen.

Der Buchdrucker war auf dem Bruchberg offensichtlich zur Besiedlung nur fähig, solange ausreichend disponierte Fichten zur Verfügung standen. Die starken strukturellen Veränderungen dieser natürlichen Fichtenwaldregion dürften überwiegend zu einem Selektionsdruck auf geschwächte Fichten geführt haben. Damit hätte auch diese Gradation einen notwendigen Anpassungsprozess in der Lebensgemeinschaft Fichte – Buchdrucker eingeleitet.

KAPITEL A

Anhang

Inhaltsübersicht

A.1 Monitorfänge, Einzeltermine fallenweise

Monitorfänge je Falle und Leerungstermin über die Jahre 1996 bis 1999, inklusive der Installationstermine.

(Tabellen A.1 bis A.4, Seite 233ff)

A.2 Kreuzfallen-Standorte

Bestückung stehender Fichten mit Kreuzfallen über die Jahre 1996 bis 1998. Dabei Trennung nach Anzahl und Position der Falle.

(Tabelle A.5, Seite 237)

A.3 Kreuzfallenfänge je Standort und Jahr

Jahresfangsummen aller Kreuzfallen über die Jahre 1996 bis 1998. Die Fangsumme je Leerungstermin ist hier nicht entnehmbar.

(Tabellen A.6 und A.7, Seite 238f)

A.4 Kreuzfallenfänge je Termin

Jahresweise Auflistung der Kreuzfallenkontrolltermine mit Fangzahlen über die Jahre 1996 bis 1998.

(Tabelle A.8, Seite 240)

A.5 Kreuzfallen je Besiedlungs- und Brutherdphase

Jahresweise Auflistung je Besiedlungs- und Brutherdphase betroffener Kreuzfallenstandorte. Auch nicht zuweisbare Kreuzfallen sind aufgeführt.

(Tabellen A.9 bis A.12, Seite 241ff)

A.6 Stammeklektorfänge nach Termin und Falle

Fangsummen aller Stammeklektoren nach Kontrollterminen über die Jahre 1996 bis 1999.

(Tabellen A.13 bis A.15, Seite 245ff)

A.7 Emergenzfallenfänge nach Termin und Falle

Fangsummen aller Emergenzfallen nach Kontrollterminen über die Jahre 1996 bis 1999.

(Tabelle A.16, Seite 248)

A.8 Bodeneklektorfänge nach Termin und Falle

Fangsummen aller Bodeneklektoren nach Kontrollterminen für 1998.

(Tabelle A.17, Seite 249)

A.1. Monitorfänge, Einzeltermine fallenweise

Tab. A.1: Buchdruckerfänge der Monitore, Bruchberg 1996

	Monitore MB								
	01	02	03	04	05	06	07	08	09
14.05.	Inst.	Inst.	Inst.						
20.05.				Inst.	Inst.	Inst.	Inst.		
21.05.	95								
24.05.	27	195	184	422				Inst.	Inst.
28.05.	1	5	2						
30.05.	94	58	71	1.163	65	70	79		
31.05.	259	501	1.061	973		1.824	2.634	368	1.445
04.06.	360	203	327	263	3.627	373	371	346	690
05.06.	56	43	72	10	2	111	99	64	233
06.06.	199	87	118	41	47	221	142	185	263
10.06.	59	28	18	12	19	46	45	174	148
13.06.	43	9	13	6	95	29	21	31	30
18.06.	2	1	0	1	21	2	1	1	15
27.06.	0	0	0	0	3	1	0	0	1
11.07.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
18.07.	1	2	0	1	9	0	0	0	3
23.07.	194	44	143	35	886	108	71	32	17
25.07.	204	107	218	38	356	154	239	22	24
31.07.	1.255	845	1.529	373	4.018	772	1.098	198	670
06.08.	676	200	565	187	2.593	186	454	82	461
13.08.	2.509	2.094	2.211	865	2.009	1.547	1.478	227	224
20.08.	825	769	741	384	1.047	330	358	31	234
21.08.	315			169	475	246	220		
27.08.	447	374	877	299	676	250	191	75	118
03.09.	2	0	1	6	5	1	1	0	4
04.09.	11	4	11	9	33	3	4		
10.09.	1	3	10	2	38	7	7	1	5
16.09.	0			0	0	0	0		

 Tab. A.2: Buchdruckerfänge der Monitore, Bruchberg 1997

	Monitore MB								
	01	02	03	04	05	06	07	08	09
30.04.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.
06.05.	1	0	1	11	4	4	1	0	9
12.05.	12	1	8	3	6	4	2	0	0
15.05.	2.000	1.062	711	750	2.262	1.759	2.213	54	924
16.05.	2.815	1.214	682	518	1.320	2.280	1.498	304	536
19.05.	1.293	967	1.284	803	2.357	2.793	1.985	779	1.075
23.05.	8	25	7	1	19	2.793	6	0	23
26.05.	1	1	1	0	0	0	0	0	5
29.05.	3	0	2	0	1	0	1	1	1
02.06.	1	1	1	1	1	0	0	1	3
04.06.	108	91	58	10	130	136	84	18	54
05.06.	100	71	56	22	130	130	04	10	J 4
06.06.	180	243	195	23	220	497	382	57	296
09.06.	165	321	756	34	251	527	245	24	12
11.06.	101	123	68	104	135	353	404	180	509
	101	1123	27	74	43	106	75	77	218
16.06.	4	11	0	1	2	3			
19.06. 25.06.	0	0	2	0	1	1	0	3 1	5 1
01.07.	52	23	14	24	19	15	104	9	29
1		8	8	5	7			9	8
03.07. 09.07.	11 48	8 11	10	11	16	10 42	13 10	19	8 44
11.07.	48 240	30	68	83	487	167	42	34	63
14.07.	1.208	148	478	03	6.420	1.760	807	34	63
1	1.208	3	8	1 407	14	23		C4E	1.199
16.07. 23.07.	51	13	38	1.487 67	35	100	20 31	645 12	1.199
29.07.	115	13	38 15	122		76	22	10	101
			265		68 527	1.060	394		287
05.08.	902 248	135 18	60 60	665 132	318	1.060	394 119	131 54	37
06.08. 11.08.	607		200	404	612	676			66
13.08.	334	83 46	121	113	279	396	333 252	121 2	10
20.08.	918	85	232	495	482	960	437	50	136
25.08.	1.340	159	195	753	1.080	1.558	841	94	157
27.08.	380	27	66	343	619	864	290	42	67
01.09.	770	52	65	343	446	623	290	30	56
03.09.	715	74	94	436	677	1.125	383	42	38
10.09.	435	119	18	294	527	499	227	35	187
17.09.	433 62	9	6	0	51	499 87	3	2	2
24.09.	76	26	14	41	249	200	27	5	138
29.09.	42	26	22	19	52	230	12	1	25
17.10.	6	12	4	19	11	49	4	1	47
	1	0	0	9	11	0	0	0	2
29.10.	1	U	U	9	1	U	U	U	

Tab. A.3: Buchdruckerfänge der Monitore, Bruchberg 1998

				Mo	onitore N	ИΒ			
	01	02	03	04	05	06	07	08	09
01.04.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.
20.04.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28.04.	0								
01.05.	1	7	32	2	7	36	3	0	0
08.05.	159	277	871	77	339	630	312	28	11
11.05.	11.452	17.057	17.615	14.988	23.349	21.747	11.831	2.297	2.763
13.05.	371	468	359	1.004	902	1.125	439	696	265
15.05.	43	53	58	30	76	164	74	16	9
18.05.	16	48	14	3	61	91	34	3	2
20.05.	150	200	42	31	125	226	131	33	89
26.05.	8	5	5	2	2	9	1	2	9
29.05.	583	656	323	190	184	283	95	95	63
02.06.	285	418	509	509	394	322	177	72	594
05.06.	90	79	49	23	26	5	2	13	80
09.06.	523	1.079	1.330	898	882	858	536	617	742
17.06.	20	38	79	12	27	18	15	3	13
23.06.	588	582	3.712	1.042	1.853	968	809	611	444
01.07.	442	1.951	8.651	3.218	3.113	2.379	732	798	621
08.07.	1	2	7	4	3	3	3	1	4
14.07.	0	6	9	1	3	1	1	0	10
20.07.	43	29	16	1	1	7	3	1	20
22.07.	233	213	636	250	312	191	319	62	129
27.07.	1.382	971	2.874	663	761	879	834	212	92
30.07.	42	64	289	400	99	64	158	71	173
06.08.	32	56	51	23	7	6	11	8	16
12.08.	960	371	512	430	322	228	540	115	283
19.08.	663	211	319	330	239	117	371	85	274
26.08.								10	63
02.09.	138	23	55	27	15	9	2	1	1
10.09.	1	0	2	0	0	0	0	2	1
22.09.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30.09.	0	1	0	0	0	0	1	0	0
15.10.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

 Tab. A.4: Buchdruckerfänge der Monitore, Bruchberg 1999

		Monitore MB							
	01	02	03	04	05	06	07	08	09
28.04.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.
04.05.	23	23	93	66	6	5	8	43	31
14.05.	133	135	149	93	37	42	76	24	81
19.05.	22	41	27	14	6	5	7	2	27
21.05.	1.447	2.068	1.907	367	417	385	336	55	264
26.05.	254	320	238	137	87	183	121	33	234
28.05.	10.700	7.613	12.843	6.265	5.743	10.388	8.380	1.099	1.889
01.06.	1.010	442	1.103	932	1.020	1.116	1.619	268	268
10.06.	416	228	490	133	68	217	88	24	40
15.06.	40	5	15	20	9	12	6	2	4
23.06.	1.103	799	505	968	799	683	707	318	648
29.06.	54	23	19	99	83	57	47	16	38
08.07.	3.679	2.329	2.555	2.840	3.004	4.206	2.727	1.205	1.098
15.07.	291	92	191	173	379	290	366	307	143
21.07.	422	219	228	381	410	462	370	164	97
29.07.	111	84	59	179	86	105	113	98	156
03.08.	154	116	76	555	182	128	168	141	112
12.08.	308	82	112	752	253	206	238	145	571
26.08.	5	3	1	9	3	2	0	1	9
02.09.	2	0	0	6	1	1	1	0	5
10.09.	43	21	20	277	18	43	36	49	156
15.09.	34	21	22	541	46	75	83	86	221
22.09.	6	5	5	168	11	29	20	29	54
01.11.	0	0	0	3	0	0	0	1	2

A.2. Kreuzfallen-Standorte

Tab. A.5: Kreuzfallen an stehenden Bäumen von 1996 bis 1998 (Die Fallen 4694 und 1459 lagen außerhalb des vermessenen Bereichs. Daher sind für beide Bäume keine Gauß-Krüger-Koordinaten bekannt)

Jahr	Stehende Fichten	Anz.
1996	Bäume nur mit oberer Falle 4649, 4652	2
	Bäume mit oherer und unterer Falle	_
	4619, 4620, 4622, 4623, 4625, 4632, 4635, 4639, 4642, 4650, 4653,	86
	4654, 4660, 4661, 4679, 4682, 4683, 4685, 4686, 4688, 4689, 4690,	
	4691, 4693, 4694 , 4695, 4701, 4710, 4714, 4721, 4725, 4730, 4732,	
	4733, 4734, 4735, 4738, 4739, 4742, 4744, 4750, 4769, 6173	
	Bäume mit oberer, mittlerer und unterer Falle	
	4751, 4773, 4789, 4903, 4942, 4948	18
1997	Bäume mit oberer und unterer Falle	
	4625, 4653, 4679, 4786, 4800, 4841, 4844, 4852, 4861, 4873, 4875,	120
	4876, 4880, 4912, 4924, 4934, 6089, 6090, 6093, 6094, 6135, 6150,	
	6155, 6173, 6186, 6190, 6191, 6192, 6234, 6252, 6253, 6254, 6260,	
	6276, 6281, 6301, 6314, 6319, 6353, 6414, 6421, 6423, 6440, 6443,	
	6445, 6451, 6456, 6461, 6462, 6464, 6465, 6482, 6514, 6539, 6558,	
1000	6739, 6740, 6741, 6811, 6966	
1998	Bäume mit oberer und unterer Falle	4.40
	1201, 1459, 4618, 4620, 4623, 4625, 4731, 4781, 4875, 4880, 6011,	142
	6087, 6088, 6089, 6090, 6093, 6094, 6096, 6101, 6106, 6117, 6150,	
	6186, 6191, 6197, 6273, 6276, 6315, 6321, 6398, 6402, 6456, 6478,	
	6489, 6508, 6516, 6549, 6558, 6618, 6630, 6650, 6657, 6673, 6765,	
	6768, 6771, 6781, 6782, 6783, 6796, 6805, 6808, 6823, 6850, 6854,	
	6863, 6889, 6896, 6909, 6914, 6915, 6923, 6927, 6986, 7399, 7421,	
	7453, 7457, 7475, 7478, 7491	

A.3. Kreuzfallenfänge je Standort und Jahr

Tab. A.6: Kreuzfallenfänge, Jahressummen, Bäume 1199–6106

Baum	1996	1997	1998	Baum	1996	1997	1998
1199			56	4732	0		
1201			5	4733	21		
1459			4	4734	47		
4601	766			4735	122		
4618			18	4738	1		
4619	5			4739	1		
4620	8		4	4742	37		
4622	4			4744	69		
4623	9		2	4750	215		
4625	11	16	13	4751	475		
4631			2	4752			
4632	0			4765			
4635	3			4769	423		
4639	7			4773	63		
4642	3			4786		705	
4649	231			4789	82		
4650	25			4800		64	
4652	505			4841		111	
4653	564	97		4844		54	
4654	774			4852		1.303	
4660	778			4861		511	
4661	370			4873		29	
4679	71	33		4875		11	60
4681	625		20	4876		17	
4682	601			4880		35	15
4683	1.518			4903	205		
4684	161			4912		6	
4685	3.160			4924		6	
4685	2.310			4934		13	
4687	959			4942	279		
4688	1.339			4948	168		
4689	1.368			6011			1.004
4690	923			6087			34
4691	26			6088			4
4693	2			6089		37	3.253
4694	0			6090		64	2.089
4695	770			6093		1.573	533
4701	2			6094		124	1.191
4710	1			6096		505	1.198
4714	0			6100		595	
4721	1			6135		2	1
4725	0 4			6101			1
4730	4			6106			1

Tab. A.7: Kreuzfallenfänge, Jahressummen, Bäume 6117–7940

Baum	1996	1997	1998	Baum	1996	1997	1998
6117			0	6618			2.152
6150		13	2	6630			794
6155		5		6650			797
6173	3	2		6657			1.253
6186		8	2	6673			13
6190		6		6701		673	
6191		112	1.813	6739		998	
6192		689		6740		1.948	
6197			2.097	6741		3.458	
6234		110		6765			1.135
6252		8		6766			58
6253		7		6768			38
6254		1.352		6771			753
6256		427		6781			907
6260		18		6782			2.084
6273			35	6783			923
6276		8	47	6796			16
6281		15		6805			0
6301		47		6808			1
6314		16		6811		2	_
6315			830	6823		_	1
6319		4		6850			2
6321		_	970	6854			3.315
6353		6	,,,	6863			13
6396				6889			1.993
6398			165	6896			21
6402			4	6909			5
6414		8	1	6914			2
6421		3		6915			0
6423		4		6923			1
6440		1.798		6927			1
6443		523		6966		185	1
6445		751		6986		100	9
6451		2.616		7196			
6456		84	12	7221			
6461		2.017	12	7253			
6462		1.506		7399			6
6464		1.195		7421			3
6465		943		7453			1
6478		743	1	7457			1
6482		680	1	7461			1
6489		000	4	7465			
6508			592	7465			3
6514		1.567	394	7475			1
6514		1.30/	26	7478	1		5
6539		3.912	20	7491			3
6549		3.914	12	7936			
		40	21	/940			
6558		40	21				

A.4. Kreuzfallenfänge je Termin

Tab. A.8: Kreuzfallenfänge 1996 bis 1998, Kontrolltermine

19	996	19	997	19	1998		
Datum	Fänge	Datum	Fänge	Datum	Fänge		
11.05.	Inst.	28.04.	Inst.	22.04.	Inst.		
14.05.	0	09.05.	0	08.05.	0		
20.05.	0	12.05.	3	11.05.	6.456		
21.05.	108	15.05.	141	18.05.	6.153		
24.05.	645	23.05.	5.751	26.05.	453		
30.05.	1.847	29.05.	34	02.06.	743		
31.05.	5.781	04.06.	756	09.06.	8.177		
04.06.	4.123	09.06.	418	17.06.	320		
06.06.	662	11.06.	15.364	23.06.	5.347		
10.06.	2.400	16.06.	54	01.07.	2.779		
13.06.	966	19.06.	2.136	08.07.	0		
18.06.	71	25.06.	45	14.07.	100		
27.06.	43	01.07.	4	20.07.	109		
11.07.	42	03.07.	422	22.07.	1		
18.07.	93	09.07.	150	27.07.	659		
25.07.	334	11.07.	7	30.07.	2		
29.07.	97	16.07.	4.513	06.08.	363		
31.07.	12	23.07.	394	12.08.	297		
06.08.	1.814	29.07.	289	19.08.	134		
13.08.	708	06.08.	465	26.08.	0		
20.08.	196	11.08.	5	02.09.	51		
27.08.	117	13.08.	522	10.09.	81		
03.09.	27	20.08.	264	22.09.	114		
10.09.	29	25.08.	3	30.09.	86		
		27.08.	261	15.10.	22		
		01.09.	4				
		03.09.	156				
		10.09.	135				
		17.09.	176				
		24.09.	288				
		29.09.	412				

A.5. Kreuzfallen je Besiedlungs- und Brutherdphase

Die Tabellen A.10 bis A.12 enthalten eine Auflistung der Kreuzfallenbäume nach Besiedlungs- und Brutherdphasen. Je nach Art der nachbarschaftlichen Beziehung einer Kreuzfalle zum nächstgelegenen Brutbaum des Brutherdes wurden drei Bezieh ung stypen unterschieden:

- Fett und unterstrichen: Die Kreuzfalle war an einer während des Fangzeitraums besiedelten, also aktiv lockenden Fichte, installiert (entspricht Entfernung 0 m);
- 2. **Nur Fett:** Die Entfernung der Kreuzfalle zur nächsten in Besiedlung befindlichen, also lockenden Fichte, war geringer als 30 *m* (≜ Suchradius);
- 3. **Normal:** Die Entfernung der Kreuzfalle zum nächsten besiedelten Baum betrug mehr als 30 *m*. Die Falle wurde daher keinem Brutherd zugeordnet (Spalte >ohne<).

So enthält Phase 96/1 in Tabelle A.10 insgesamt elf Zeilen, davon zehn für die Brutherde 1 bis 10 sowie eine für keinem Brutherd zuweisbare Kreuzfallen (Beziehungstyp 3). Z. B. Brutherd 1 enthält insgesamt 17 Kreuzfallen-Baumnummern vom Typ 2. Die Verteilung der Beziehunges typen verdeutlicht die jahresweise veränderten Beziehungen zwischen Kreuzfallen und besiedelten Arealen des Untersuchungsgebiets (Tabelle A.9).

	т т)	_	
	E	Beziehungsty	P	_
Jahr	1	2	3	Summe
1996	30	125	98	253
1997	21	110	118	249
1998	18	44	152	214
Summe	69	279	368	716

Tab. A.9: Kreuzfallen je >Beziehungstyp< und Jahr

Während die Typen 1 und 2 von 1996 bis 1998 stets weiter abnehmen, steigt Typ 3 stark an. D. h. von Jahr zu Jahr wurden mehr Kreuzfallen in großer Entfernung vom nächsten Lockzentrum installiert. Als Gründe kommen zum einen die subjektive Art der Verteilung im Gelände, zum anderen die zunehmende Anzahl bereits toter und damit nicht mehr besiedelbarer Fichten in Betracht. Insgesamt ist Typ 3 am stärksten vertreten, gefolgt von Typ 2.

Tab. A.10: Benachbarte Kreuzfallen je Brutherd und Phase 1996

Phase	BH	Kreuzfallenbäume
96/1	ohne	4693, 4695, 4701, 4714, 4721, 4725, 4730, 4732, 4733, 4734, 4735
	1	4619, 4620, 4622, 4623, 4625, 4632, 4635, 4639, 4642, 4649, 4650, 4652, 4653,
		4654, 4660, 4661, 4601
	2	4679, 4681
	3	4682
	4	<u>4683</u>
	5	<u>4685</u>
	6	4686
	7	4687
	8 9	4688, 4689 4690
	10	4691, 4684
96/2	ohne	4725, 4730, 4732, 4733, 4734, 4735
90/2		4725, 4750, 4752, 4755, 4755
	1 2	4640 4652 4652 4654 4660 4661 4610 4620 4622 4622 4625 4622
		4649, 4652, 4653, 4654, 4660, 4661, 4619, 4620, 4622, 4623, 4625, 4632, 4635, 4639, 4642, 4650, 4601
	3	4679, 4681
	4	4695, 4710, 4738, 4701, 4714, 4721, 4739, 6173, 4687
	5	4742, 4744, 4750, 4751, 4769, 4773, 4789, 4682, 4683, 4691
	6	4685, 4686, 4684
	7	<u>4903</u> , <u>4942</u> , <u>4948</u> , 4689, 4690
	8	4688
	9	
	10	4693
96/3	ohne	4623, 4632, 4635, 4639, 4642, 4679, 4685, 4693, 4733, 4734, 4735, 4751, 4690, 4695, 4701, 4710, 4714, 4721, 4725, 4730, 4732, 4738, 4739, 4903, 6173
	1	4619, 4620, 4622, 4625, 4649, 4650, 4652, 4653, 4654, 4660, 4661, 4601
	2	4682, 4683, 4686, 4742, 4744, 4750, 4769, 4773, 4789, 4681, 4684
06/4	3	4688, 4689, 4942, 4948, 4687
96/4	ohne	4682, 4685, 4686, 4688, 4690, 4693, 4695, 4701, 4710, 4714, 4721, 4725, 4730,
		4732, 4769, 4903, 4942
	1	4650, 4619, 4620, 4622, 4623, 4625, 4649, 4652, 4653, 4654, 4660, 4601
	2 3	4632, 4635, 4639, 4642, 4661 4679, 4681
	4	4683, 4742, 4744, 4750, 4751, 4773, 4789, 4684
	5	1000, 11 12, 11 11, 11 00, 11 01, 11 10, 11 07, 1001
	6	4689, 4948,
	7	4738, 4739, 6173, 4687
	8	
	9	4733, 4734, 4735
96/5	ohne	4619, 4620, 4622, 4623, 4625, 4632, 4635, 4639, 4642, 4649, 4650, 4652, 4653,
		4654, 4660, 4661, 4679, 4682, 4685, 4688, 4689, 4690, 4693, 4695, 4701, 4710,
1		4714, 4721, 4725, 4730, 4732, 4738, 4739, 4742, 4942, 4750, 4751, 4903, 4948
	1	4683, 4686, 4744, 4769, 4773, 4789, 4601, 4681, 4684
	2	(450, 4605
	3	6173, 4687
	4 5	4723 4734 4735
	3	4733, 4734, 4735

Tab. A.11: Benachbarte Kreuzfallen je Brutherd und Phase 1997

Phase	BH	Kreuzfallenbäume
97/1	ohne	4786, 4800, 4841, 4844, 4873, 4875, 4880, 4912, 4924, 4934, 6135, 6150, 6155, 6173, 6186, 6190, 6301, 6314, 6319, 6414, 6421, 6423, 6514, 6558, 6811
Ì	1	
	2	4625, 4653
	3	<u>6093</u> , 4679, 6089, 6090, 6094, 6100
	4	6440, 6445, 6462, 6464, 6465, 6191, 6192, 6443, 6451, 6456, 6461, 6482,
	5 6	4876, 6234, 6252, 6253, 6254, 6260, 6276, 6281, 6256 4852, 4861, 6353, 6539
	7	6741, 6739, 6740, 6701
	8	0/41, 0/37, 0/40, 0/01
97/2	ohne	4880, 4924, 4934, 6135, 6150, 6155, 6173, 6186, 6319, 6414, 6421, 6423
	1	
	2	4625, 4653
	4	4786, 4844, 4852, 6514, 6539, 4800, 4841, 4861, 4873, 4875, 6314, 6353, 6558
	5	6451, 6461, 6190, 6191, 6192, 6440, 6443, 6445, 6456, 6462, 6464, 6465, 6482
	6	6739, 6740, 6741, 6701
	7	6090, 4679, 6089, 6093, 6094, 6100
	8	6811
	9	<u>6254</u> , <u>6276</u> , 4876, 6234, 6252, 6253, 6260, 6281, 6301, 6256
	10	4912
	11	
07./2	12	4/05 4/50 4/50 4/50 4000 4041 4044 4050 40(1 4070 4070 4070 4000 4010 4004 4004 400
97/3	ohne	4625, 4653, 4679, 4786, 4800, 4841, 4844, 4852, 4861, 4873, 4875, 4876, 4880, 4912, 4924, 4934, 6089, 6099, 6093, 6094, 6135, 6150, 6155, 6173, 6186, 6190, 6252, 6253, 6276, 6281, 6301, 6314, 6319, 6414, 6421, 6423, 6739, 6740, 6741, 6333, 6514, 6539, 6558, 6811
i	1	6234, 6254, 6260, 6100, 6256
	2	
	3	<u>6482</u> , 6464
	4	
	5	6191, 6192, 6440, 6443, 6445, 6451, 6456, 6461, 6462, 6465
	6 7	6701
	8	
97/4	ohne	4653, 4679, 4800, 4876, 4880, 4912, 4924, 4934, 6089, 6090, 6093, 6094, 6135, 6150, 6155, 6173, 6186, 6190, 6234, 6252, 6253, 6254, 6260, 6276, 6281, 6301, 6414, 6421, 6423, 6440, 6443, 6445, 6456, 6739, 6740, 6741, 6811
ì	1	
	2	
	3	4625
1	4	4786, 4841, 4844, 4852, 4861, 4873, 4875, 6314, 6319, 6353, 6514, 6539, 6558, 6100, 6256
1	5	(0// (4/0 (4/4 (4/7 (400
1	6 7	6966, 6462, 6464, 6465, 6482 6191, 6192, 6451, 6461
1	8	0171, 0174, 0231, 0201
1	9	
1	10	6701
1	11	
1	12	
1	13	
	14	
	15	

Tab. A.12: Benachbarte Kreuzfallen je Brutherd und Phase 1998

Phase	BH	Kreuzfallenbäume
98/1	ohne	1201, 4618, 4620, 4623, 4625, 4731, 6087, 6088, 6089, 6090, 6093, 6094, 6096, 6101, 6106, 6117, 6150, 6186, 6191, 6402, 6456, 6478, 6489, 6805, 6808, 6823, 6915, 6923, 6927, 6986, 7399, 7421, 7453, 7457, 7475, 7478, 7491
	1 2 3 4 5 6 7	1199 <u>6854</u> , <u>6889</u> , 6197, 6850, 6863, 6896, 6909, 6914 <u>6508</u> , 4781, 6516 <u>6315</u> , <u>6618</u> , <u>6630</u> , <u>6650</u> , <u>6657</u> , 4875, 4880, 6321, 6398, 6673 6273, 6276 6549, 6558
	8 9 10 11 12 13	6765, 6011 6771, 6781, 6782, 6783, 6768, 6796, 6766
98/2	ohne	1201, 4618, 4620, 4623, 4625, 4731, 4781, 4875, 4880, 6101, 6106, 6117, 6150, 6273, 6276, 6315, 6321, 6398, 6402, 6478, 6489, 6549, 6558, 6618, 6630, 6650, 6657, 6673, 6768, 6771, 6781, 6782, 6783, 6796, 6805, 6808, 6823, 6889, 6896, 6909, 6914, 6915, 6923, 6927, 7399, 7421, 7453, 7457, 7475, 7478, 7491
	1 2 3 4 5 6	6508, 6516, 6766 6011, 6765, 6986 6089, 6094, 6087, 6090, 6093, 6096 6191, 6197, 6186, 6456, 6850, 6854, 6863 1199
98/3	ohne	1201, 4618, 4620, 4623, 4625, 4731, 4875, 4880, 6011, 6087, 6089, 6090, 6093, 6094, 6096, 6101, 6106, 6117, 6150, 6186, 6191, 6197, 6273, 6276, 6315, 6321, 6398, 6402, 6456, 6478, 6489, 6618, 6630, 6650, 6657, 6673, 6765, 6768, 6771, 6781, 6782, 6783, 6796, 6805, 6808, 6823, 6850, 6854, 6863, 6889, 6896, 6909, 6914, 6915, 6923, 6927, 6986, 7399, 7421, 7453, 7457, 7475, 7478, 7491
	1 2 3 4	6766 4781, 6508, 6516, 6549, 6558 1199

A.6. Stammeklektoren je Falle und Termin

Tab. A.13: Stammeklektorfänge an Windwurf 4601

	4601				
	Eklektor 1	Eklektor 2			
17.07.96	Inst.	Inst.			
18.07.96	0	0			
23.07.96	2	3			
25.07.96	0	6			
29.07.96	4	20			
31.07.96	2	9			
06.08.96	9	19			
13.08.96	3	3			
16.08.96	0	1			
20.08.96	1	4			
21.08.96	1	1			
27.08.96	0	2			
03.09.96	0	1			
10.09.96	1	4			
16.09.96	0	0			
28.04.97	0	0			
30.04.97	0	0			
06.05.97	0	0			
12.05.97	0	0			
15.05.97	0	1			
23.05.97	91	608			
26.05.97	7	13			
29.05.97	3	21			
02.06.97	1	34			
04.06.97	4	74			
05.06.97	7	37			
06.06.97	32	132			
09.06.97	99	362			
11.06.97	18	94			
16.06.97	13	61			
19.06.97	0	12			
25.06.97	0	2			
01.07.97	2	1			
03.07.97	1	0			
09.07.97	1	0			
11.07.97	0	0			
16.07.97	0	1			
23.07.97	0	0			
29.07.97	1	0			
06.08.97	0	0			

Tab. A.14: Stammeklektorfänge an Windwürfen 6100 u. 6701

	6100	67	01
	Eklektor 1	Eklektor 1	Eklektor 2
03.06.97		Inst.	
04.06.97	Inst.	35	Inst.
05.06.97	4	61	1
06.06.97	54	734	40
09.06.97	1.128	3.263	1.668
11.06.97	408	642	489
16.06.97	370	144	104
19.06.97	13	15	9
25.06.97	3	11	3
01.07.97	43	48	20
03.07.97	15	21	8
09.07.97	34	51	19
11.07.97	16	14	8
14.07.97		21	15
16.07.97	27	3	1
23.07.97	2	5	3
29.07.97	4	0	0
06.08.97	7	2	6
11.08.97	9	9	6
13.08.97	5	1	1
20.08.97	25	7	8
25.08.97	24	12	9
27.08.97	6	5	0
01.09.97	20	4	3
03.09.97	2	5	0
10.09.97	10	5	3
17.09.97	4	3	2
24.09.97	10	1	2
29.09.97	17	2	1
29.10.97	2	0	0
01.04.98	4	0	0
22.04.98	1		_
01.05.98	9	10	2
08.05.98	24	8	5
11.05.98	316	576	1.000
13.05.98	67	440	485
15.05.98	5	43	16
18.05.98	3	3	2
20.05.98	0	2	2
26.05.98	0	2	0
29.05.98	0	0	0
02.06.98	0	1	0
05.06.98	0	0	1
09.06.98	0	1	0
17.06.98	0	0	0

Tab. A.15: Stammeklektorfänge an Windwürfen 1199 u. 6766

	1199	6766		
	Eklektor 1	Eklektor 1	Eklektor 2	
20.05.98		Inst.	Inst.	
26.05.98		3	5	
27.05.98	Inst.			
29.05.98	11	3	15	
02.06.98	286	23	254	
05.06.98	45	8	62	
09.06.98	1.658	221	1.052	
17.06.98	57	15	14	
23.06.98	89	21	43	
01.07.98	43	40	85	
08.07.98	6	6	13	
14.07.98	27	1	8	
20.07.98	89	2	14	
22.07.98	32	7	39	
27.07.98	88	28	113	
30.07.98	75	8	89	
06.08.98	96	75	759	
12.08.98	239	406	1.174	
19.08.98	142	649	1.383	
02.09.98	68	256	297	
10.09.98	16	195	111	
22.09.98	27	180	98	
30.09.98	10	94	49	
15.10.98	4	9	5	
04.05.99	27	97	63	
14.05.99	32	55	96	
19.05.99	9	15	16	
21.05.99	2	4	23	
26.05.99	2	0	16	
28.05.99	1	0	4	
01.06.99	0	0	3	
10.06.99	0	0	1	
15.06.99	0	1	0	

A.7. Emergenzfallen je Falle und Termin

Tab. A.16: Emergenzfallenfänge 1996 bis 1998, Kontrolltermine

1006				4000		
1996		1997		1998		
Datum	Fänge	Datum	Fänge	Datum	Fänge	
28.05.	Inst.	12.05.	39	01.04.	38	
31.05.	4	15.05.	3	01.05.	16	
04.06.	26	23.05.	64	08.05.	8	
06.06.	59	29.05.	3	11.05.	632	
10.06.	26	04.06.	7	13.05.	632	
13.06.	1	06.06.	23	15.05.	139	
18.06.	0	09.06.	58	18.05.	80	
27.06.	0	10.06.	0	20.05.	46	
11.07.	0	11.06.	7	26.05.	17	
18.07.	1	16.06.	13	29.05.	50	
25.07.	1	19.06.	0	02.06.	37	
06.08.	0	25.06.	1	05.06.	13	
07.08.	0	01.07.	0	09.06.	90	
13.08.	11	03.07.	4	17.06.	9	
20.08.	9	09.07.	9	23.06.	25	
27.08.	17	11.07.	12	01.07.	17	
03.09.	0	14.07.	119	08.07.	1	
10.09.	0	16.07.	14	14.07.	2	
		23.07.	13	20.07.	1	
		29.07.	10	22.07.	3	
		06.08.	24	27.07.	2	
		11.08.	16	30.07.	1	
		13.08.	7	06.08.	0	
		14.08.	0	12.08.	2	
		20.08.	57	19.08.	0	
		25.08.	66	02.09.	1	
		27.08.	39	10.09.	0	
		01.09.	27	22.09.	0	
		03.09.	22	30.09.	0	
		10.09.	18	15.10.	0	
		17.09.	16			
		24.09.	15			
		29.09.	21			
		17.10.	0			
		29.10.	11			

A.8. Bodeneklektoren je Falle und Termin

Tab. A.17: Buchdruckerfänge in Bodeneklektoren 1998

	Bodeneklektor BE										
	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11
01.04.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.						
20.04.	0	0	0	0	1						
28.04.	0	4	0	0	2						
01.05.	0	3	1	0	6	Inst.	Inst.				
06.05.	0	2	0	0	2	1	2	Inst.	Inst.	Inst.	Inst.
08.05.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11.05.	4	85	9	26	52	175	124	30	11	118	29
13.05.	0	30	6	8	11	289	94	14	17	102	20
15.05.	0	7	3	0	2	90	2	0	4	17	1
18.05.	0	0	1	0	2	31	0	1	2	6	4
20.05.	0	1	0	0	0	33	0	1	2	6	1
26.05.	0	0	0	0	1	4	0	1	1	0	0
29.05.	1	1	1	0	0	11	0	2	3	3	4
02.06.	0	0	0	0	0	25	0	1	0	1	0
05.06.	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	2
09.06.	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0
17.06.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23.06.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
01.07.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
08.07.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14.07.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
20.07.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
22.07.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27.07.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Literaturverzeichnis

- Anderbrant O. (1986): A model for the temperature and density dependent reemergence of the bark beetle Ips typographus. Entomol. exp. appl., 40:81–88.
- ANNILA E. (1969): Influence of temperature upon the development and voltinism of Ips typographus L. (Coleoptera, Scolytidae). Ann. Zool. Fenn., 6:161–207.
- BABUDER G., POHLEVEN F. & BRELIH S. (1996): Selectivity of synthetic aggregation pheromones Linoprax® and Pheroprax® in the control of the bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) in a timber storage yard. J. Appl. Ent., 120:131–136, ISSN 0931-2048.
- BAIER P. (**1996**): Auswirkungen von Vitalität und Brutbaum-Qualität der Europäischen Fichte, Picea abies, auf die Entwicklung der Borkenkäfer-Art Ips typographus (Col., Scolytidae). Entomol. Gener., **21**(1):27–35.
- BAKKE A. (1970): Evidence of a population aggregating pheromone in Ips typographus (Coleoptera: Scolytidae). Contrib. Boyce Thompson Inst., 24:309–310.
- BAKKE A. (1992): Monitoring bark beetle populations: effects of temperature. J. Appl. Ent., 114:208–211.

- BAKKE A., AUSTARÅ Ø. & PETTERSEN H. (1977): Seasonal flight activity and attack pattern of Ips typographus in Norway under epidemic conditions. Meddelelser fra Norsk Institutt for Skogsforskning, 33.6.
- BARBOSA P. & SCHULTZ J.C. (Hg.) (1987): *Insect Outbreaks*. Academic Press, San Diego, California, ISBN 0-12-078148-4, xiv+578 S.
- BEGON M., HARPER J.L. & TOWNSEND C.R. (1991): Ökologie Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin, 1. Aufl., ISBN 3-7643-1979-8, 1024 S.
- BEHRE G.F. (1989): Freilandökologische Methode zur Erfassung der Entomofauna Weiter- und Neuentwicklung von Geräten. 42:238–242.
- BENDER K. (1948): Studien über die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers (Ips typographus L.) aus dem Raume Meßkirch (Südbaden) während der Jahre 1946 und 1947. Dissertation, Forstzoologisches Institut der Naturwissenschaftlich-Mathematischen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg im Breisgau, 77 S.
- BERRYMAN A.A. (1987): The Theory and Classification of Outbreaks. In: BARBOSA & SCHULTZ (1987), S. 3–30.
- BFN (Hg.) (1997): Studie über bestehende und potentielle Nationalparke in Deutschland Ergebnisse aus dem F+E-Vorhaben 808 01 134 des Bundesamtes für Naturschutz, Bd. 10 von Angewandte Landschaftsökologie. Bundesamt für Naturschutz (BfN), Bonn-Bad Godesberg, ISBN 3-89624-307-1, 392 S.
- BIBELRIETHER H. (1989): Windwürfe und Borkenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. Nationalpark, (6):24–26, ISSN 0342-9806.
- BIERMANN G. (1977): Zur Überwinterung des Buchdruckers, Ips typographus (L.), in der Bodenstreu (Col., Scolytidae). Z. angew. Ent., 84:59–74, ISSN 0044-2240.

- BOHLANDER F. (1996): Zum energetischen Status des Buchdruckers Ips typographus (Coleoptera, Scolytidae). Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität, Forstwissensch. Fakultät, 170 S.
- BONDRUP-NIELSEN S. (1983): Density estimation as a function of livetrapping grid and home range size. Canadian Journal of Zoology, 61:2361–2365.
- BOTTERWEG P.F. (1982): Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle Ips typographus L. in relation to sex, size and fat content. Z. angew. Ent., 94(5):466–485, ISSN 0044-2240.
- BOTTERWEG P.F. (1983): The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle Ips typographus L. Z. angew. Ent., 96:47–55, ISSN 0044-2240.
- BOUHOT L., LIEUTIER F. & DEBOUZIE D. (1988): Spatial and temporal distribution of attacks by Tomicus piniperda L. and Ips sextentatus BOERN. (Col., Scolytidae) on Pinus sylvestris. J. Appl. Ent., 106:356–371, ISSN 0931-2048.
- BRAUNS A. (1991): Taschenbuch der Waldinsekten Grundriß einer terrestrischen Bestandes- und Standort-Entomologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 4. Aufl., ISBN 3-437-30613-8, 860 S.
- BSD-LICENSE (1999): The copyright of UC Berkeley's Berkeley Software Distribution ("BSD") source. University of California, Berkeley. ftp://ftp.cs.berkeley.edu/pub/4bsd/README. Impt.License.
- BÜTTNER G. (1997): Ergebnisse der bundesweiten Bodenzustandserhebung im Wald (BZE) in Niedersachsen, Bd. 122 von Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt. Verein "Wissenschaft und Schrifttum" e.V., Göttingen, ISBN 3-7939-5122-7.
- BYERS J.A. (1983): Electronic fraction collector used for insect sampling in the photoperiod-induced diel emergence of bark beetles. Physiological Entomology, 8:133–138. http://www.vsv.slu.se/johnb/papers/pe83.htm.

- BYERS J.A. (1984): Nearest neighbor analysis and simulation of distribution patterns indicates an attack spacing mechanism in the bark beetle, Ips typographus (Coleoptera: Scolytidae). Environ. Entomol., 13:1191–1200. http://www.vsv.slu.se/johnb/papers/ee-nn84.htm.
- BYERS J.A. (1995): Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles. In: Chemical Ecology of Insects (Herausgegeben von CARDÉ R.T. & BELL W.J.), Chapman & Hall, New York, Bd. 2, S. 154–213. http://www.vsv.slu.se/johnb/papers/bb51.htm.
- Byers J.A. (2000): Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests. Ecological Modelling, 125:231–243. http://www.vsv.slu.se/johnb/papers/bbdist.htm.
- BYERS J.A., ANDERBRANT O. & LÖFQVIST J. (1989): Effective attraction radius: A method for comparing species attractants and determining densities of flying insects. J. Chem. Ecol., 15:749–765. http://www.vsv.slu.se/johnb/papers/jce89.htm.
- CHARARAS C. (1962): Étude biologique des Scolytides des Coniferès, Bd. 38 von Encyclopédie Entomologique, A. P. Lechevalier, Paris, 556 S.
- CHOUDHURY J.H. & KENNEDY J.S. (1980): Light versus pheromone-bearing wind in the control of flight direction by bark beetles. Scolytus mutlistriatus. Physiol. Entom., 5:207–214.
- CHRISTIANSEN E. (1985): *Ips/Ceratocystis-infection of Norway spruce: what is deadly dosage?* Z. angew. Ent., 99:6–11, ISSN 0044-2240.
- CLARK P.J. & EVANS F.C. (1954): Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35:445–453.
- COELN M. (1997): Grundlage für ein thermoenergetisches Modell zur Fernüberwachung der Borkenkäferentwicklung. Dissertation, Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz der Universität für Bodenkultur, Wien, 144 S.

- CRESSIE N.A.C. (1991): *Statistics for Spatial Data.* Wiley series in probability and mathematical statistics. Applied probability and statistics section, John Wiley & Sons, New York, 1. Aufl., ISBN 0-471-84336-9, 900 S.
- CYANAMID AGRAR (**2000**): *Pflanzenschutz aktuell Frühjahr* 2000. Cyanamid Agrar, Schwabenheim.
- DANTE (1998): WWW-Server von Dante e.V. Dante e.V. http://www.dante.de/.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1996–1998): Monatlicher Witterungsbericht. Agrarmeteorologischer Dienst des Deutschen Wetterdienstes, Offenbach, 44–47.
- DONNELLY K. (1978): Simulations to determine the variance and edgeeffect of total nearest neighbor distance. In: Simulation Methods in Archaeology (Herausgegeben von HODDER I.), Cambridge University Press, London, S. 91–95.
- DUTILLEUL P., NEF L. & FRIGON D. (2000): Assessment of site characteristics as predictors of the vulnerability of Norway Spruce (Picea abies Karst.) stands to attack by Ips typographus L. (Col., Scolytidae). J. Appl. Ent., 124:1–5, ISSN 0931-2048.
- EBERL C.P. (1998): Quantifizierung und Bewertung von Merkmalen forstlicher Standortstypen durch ökochemische Parameter im Westharz: Beitrag zur Entwicklung einer Fachdatenbasis Boden für ein forstökologisches Informationssystem. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben, F.Z.W., Göttingen, 156 S. Reihe A(151).
- EL-SAYED A.M. & BYERS J.A. (2000): Inhibitory effect of monoterpenes on response of Pityogenes bidentatus to aggregation pheromone released by piezoelectric sprayer for precision release of semiochemicals. J. Chem. Ecol., 26:1795–1809. http://www. vsv.slu.se/johnb/papers/jce00.htm.
- ELLENBERG H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart, 4., verb. Aufl., ISBN 3-8001-3430-6.

- FISCHER A. (Hg.) (1998): *Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf*. Umweltforschung in Baden-Württemberg, ecomed, Landsberg, ISBN 3-609-68210-8, 427 S.
- FLEMMING G. (1995): Wald Wetter Klima: Einführung in die Forstmeteorologie. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 3., überarb. Aufl., ISBN 3-331-00691-2, 136 S.
- FORSSE E. & SOLBRECK C. (1985): Migration in the bark beetle Ips typographus L.: Duration, timing and height of flight. Z. angew. Ent., 100(5):47–57, ISSN 0044-2240.
- FRANK H. (1992): Zum Einfluß biotischer und abiotischer Faktoren auf den Stehendbefall durch Ips typographus in einer Beobachtungsfläche des Nationalpark Bayerischer Wald. Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität, Forstwissensch. Fakultät, München, 91 S.
- FREEBSD (1998): FreeBSD. http://www.freebsd.org/.
- Führer E. (1981): Jahreszeitliche Qualitätsschwankungen des Fichtenbastes (Picea excelsa Link) als Brutsubstrat für den Borkenkäfer Pityogenes chalcographus L. (Col., Scolytidae). Z. angew. Ent., 91(1):74–83, ISSN 0044-2240.
- FUNKE W. & PETERSHAGEN M. (1991): Zur Orientierung und zur Flugaktivität von Ips typographus L. und Trypodendron lineatum Ol. (Scolytidae), Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, Bd. 267 von Mitt. Biol. Bundesanst. Land Forstwirtsch. ISBN 3-489-26700-1, S. 94–100.
- FURUTA K. (1989): A comparison of endemic and epidemic populations of the spruce beetle (Ips typographus japonicus Niijima) in Hokkaido. J. Appl. Ent., 107:289–295, ISSN 0931-2048.
- GELLERT W., KÜSTNER H., HELLWICH M. ET AL. (Hg.) (1977): *Kleine Enzyklopädie Mathematik*. Verlag Harri Deutsch, Thun, 2., überarb. Aufl., ISBN 3-87144-323-9, 876 S.

- GNU (1998a): GNU, What is Free Software. Free Software Foundation, Inc. http://www.gnu.org/philosophy/free-sw.html.
- GNU (1998b): *GNU's Not Unix*. Free Software Foundation, Inc. http://www.gnu.org/.
- GRIES G. (1984): Zur Bedeutung des Reifungsfraßes für die Dispersion des Kupferstechers (Pityogenes chalcographus L., Col., Scolytidae) und zum Dispersionsverhalten des Buchdruckers (Ips typographus, Col., Scolytidae). Dissertation, Georg-August Universität, Institut für Standortlehre und Waldhygiene, Abteilung Forstzoologie, 118 S.
- GRIES G. (1985): Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (Ips typographus L.). Z. angew. Ent., 99(1):12–20, ISSN 0044-2240.
- GRIES G., NOLTE R. & SANDERS W. (1989): Computer simulated host selection in Ips typographus. Entomol. exp. appl., 53:211–217.
- HÄCKEL H. (1993): *Meteorologie*. Ulmer (UTB für Wissenschaft), Stuttgart, 3. Aufl., ISBN 3-8252-1338-2, 402 S.
- HAEUPLER H. (1970): Vorschläge zur Abgrenzung der Höhenstufen der Vegetation im Rahmen der Mitteleuropakartierung II. Teil. Gött. Flor. Rundbr., 4(3):54–62.
- HANSEN E.M., BENTZ B.J. & TURNER D.L. (2001): Temperature-based model for predicting univoltine brood proportions in spruce beetle (Coleoptera: Scolytidae). Can. Entomol., 133:827–841, ISSN 0008-347X.
- HARTMANN F. (1974): Mitteleuropäische Wälder: zur Einführung in die Waldgesellschaften des Mittelgebirgsraumes in ihrer Bedeutung für Forstwirtschaft und Umwelt, Bd. 5 von Ökologie der Wälder und Landschaften. Fischer, Stuttgart, ISBN 3-437-30192-6, XIX+214 S.
- HARTMANN F.K. & JAHN G. (1967): Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. G. Fischer, Stuttgart.

- HERZOG B. (1998): Sketch: a python-based vector drawing program. http://sketch.sourceforge.net/.
- HÖFLING O. (1978): *Physik Band II, Teil 1 Mechanik Wärme*. Dümmlerbuch 4114, Dümmler, Bonn, 12. Aufl., ISBN 3-427-41142-7, 400+XXII S.
- HOQUE E. (1990): Biochemie und Physiologie erkrankter Fichten: Streß, Hormone, Pathogene. Ecomed, Landsberg/Lech, ISBN 3-609-65840-1, 170 S.
- HÖVERMANN J. (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 99 Göttingen. Geographische Landesaufnahme 1:200 000, Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Institut für Landeskunde, Bad Godesberg, 35 S.
- JEHL H. (1995): Die Waldentwicklung auf Windwurfflächen im Nationalpark Bayerischer Wald. In: NATIONALPARK BAYERISCHER WALD (1995), S. 112–145.
- JENSEN U. (1961): Die Vegetation des Sonnenberger Moores im Oberharz und ihre ökologischen Bedingungen, Bd. 1 von Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. Nieders. Landesverwaltungsamt – Naturschutz und Landschaftspflege, Hannover, 85 S.
- JENSEN U. (1987): *Die Moore des Hochharzes Allgemeiner Teil*, Bd. 15 von *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs*. Nieders. Landesverwaltungsamt Fachbehörde für Naturschutz, Hannover, ISBN 3-922321-42-9, 91 S.
- JENSEN U. (1990): Die Moore des Hochharzes Spezieller Teil, Bd. 23 von Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. Nieders. Landesverwaltungsamt – Fachbehörde für Naturschutz, Hannover, ISBN 3-922321-53-4, 116 S.
- JENTZSCH J., RÖHRIG C., SCHOLLMEYER B. ET AL. (1999): Neue Pheroprax-Ampulle gegen Buchdrucker. Allg. Forstzeitung/Der Wald, 5:231.

- JOHANN M. (1984): Zur Frage der Anlockung des Buchdruckers (Ips typographus L.) mit Fangbäumen oder Fallen. Dissertation, Georg-August Universität, Institut für Standortlehre und Waldhygiene, Abteilung Forstzoologie, Göttingen, 144 S.
- KALUZNY S.P., VEGA S.C., CARDOSO T.P. ET AL. (1997): S+Spatial Stats User's Manual for Windows and UNIX. Springer Verlag, New York, ISBN 0-387-98226-4, 327 S.
- KNUTH D.E. (**1984**): *The T_EXbook*. Addison-Wesley, Reading, MA, USA, ISBN 0-201-13448-9 (Paperback), 0-201-13447-0 (hardcover), ix + 483 S.
- KORPEL' Š. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fischer, Stuttgart, ISBN 3-437-30702-9, 310 S.
- Kraemer G. (1953): Die kritischen Grenzen der Brutbaumdisposition für Borkenkäferbefall an Fichte (Picea excelsa L.) Untersuchungen zur Ökologie von Ips typographus L., Pityogenes chalcographus L., Polygraphus poligraphus L. und Dendroctonus micans Kug. Z. angew. Ent., 34:463–512.
- KREBS C.J. (1998): *Ecological methodology*. Addison-Wesley, New York, ISBN 0-321-02173-8, 624 S.
- KUCHLING H. (1977): *Physik Formeln und Gesetze*. Buch- und Zeit-Verlagsgesellschaft, Köln, 14. Aufl., 407 S.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L.E. (1998): Numerical ecology, Bd. 20 von Developments in Environmental Modelling. Elsevier Science Ltd., Amsterdam, 2., englische Aufl., ISBN 0-444-89249-4, xv+853 S.
- LILJEQUIST G.H. & CEHAK K. (1979): *Allgemeine Meteorologie*. Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden, 2., verb. u. erw. Aufl., ISBN 3-528-13555-7, 385+XVI S.
- LOBINGER G. (1994): Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten,

- *Ips typographus L. und Pityogenes chalcographus L. (Col., Scolytidae)*. Anz. Schädlingsk., Pflanzensch., Umweltsch., **67**(1):14–17.
- LOBINGER G. & FEICHT E. (1999): Schwärmverhalten und Abundanz-dynamik der Erzwespe Karpinskiella pityophthori (Bouček) (Hym., Pteromalidae), eines Parasitoiden des Kupferstechers (Pityogenes chalcographus L., Col., Scolytidae). Anz. Schädlingsk., Pflanzensch., Umweltsch., 72:65–71.
- LOBINGER G. & SKATULLA U. (1996): Untersuchungen zum Einfluß von Sonnenlicht auf das Schwärmverhalten von Borkenkäfern. Anz. Schädlingsk., Pflanzensch., Umweltsch., 69:183–185.
- LOHBERGER E. (1993): Zur Populationsdynamik von Ips typographus im Nationalpark Bayerischer Wald: Entstehung und Entwicklung von ausgewählten Befallsflächen im Lusengebiet. Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität, Forstwissensch. Fakultät, München, 123 S.
- LWF (Hg.) (2000): Zur Waldentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald 1999 Buchdrucker-Massenvermehrung und Totholzflächen im Rachel-Lusen-Gebiet, Nr. 25 in Informationen aus der Wissenschaft, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, ISSN 0945-131. http://www.lwf.unimuenchen.de/veroef/veroef2000/baywa2000/index.htm.
- MARROW P., DIECKMANN U. & LAW R. (1996): Evolutionary dynamics of predator-prey systems: an ecological perspective. J. Math. Biol., 34(5/6):556–578, ISSN 0303-6812 (printed version). http://link.springer.de/link/service/journals/00285/tocs.htm.
- MAY R.M. & ANDERSON R.M. (1979): Population biology of infectious diseases. Nature, 280:455–461.
- MELF (Hg.) (1992): Waldentwicklung Harz Fachgutachten. Nieders. Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (MELF), Hannover, 126 S.

- MENKE N. (1995): Untersuchungen zur Sukzession xylobionter Käfer an Eichentotholz. Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent., 10(1-6):157–160.
- MERKER E. (1949): Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. Archiv Wiss. Ges. f. Land. u. Forstw., 1:1–12.
- MERKER E. (1950): Fortschritte der Schädlingsbekämpfung im Walde. Allg. Forst.- u. Jagdztg., 121:144–150.
- MERKER E. (1952): Das Wetter der Jahre 1939 bis 1950 und sein Einfluß auf die Massenvermehrung des Großen Fichtenborkenkäfers in Südbaden, Teil II. Allg. Forst.- u. Jagdztg., 124:1–22.
- MERKER E. (1955): Der Massenwechsel des Großen Fichtenborkenkäfers (Ips typographus L.) und seine Abhängigkeit vom Standort. Beitr. z. Ent., 5:245–275.
- MERKER E. (1956): Der Widerstand von Fichten gegen Borkenkäferfraß. Allg. Forst.- u. Jagdztg., 127(7):129–45, 168–187.
- MERKER E. (1957): Die ökologischen Ursachen der Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südwestdeutschland während der Jahre 1941 bis 1951, Teil I. Selbstverlag, Freiburg, 140 S.
- MEYLING W. (1988): *Untersuchungen über die Tagesrhythmik in Abhängigkeit von Licht und Temperatur am Fichtenborkenkäfer Ips typographus L. (Col., Scolytidae*). Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben, F.Z.W., Göttingen, 129 S. Reihe A(43).
- MOHR K. (1998): *Harz: Westlicher Teil*, Bd. 58 von *Sammlung geologischer Führer*. Bornträger, Berlin, 5. erg. Aufl., ISBN 3-443-15071-3, XII+216 S.
- MOMJIAN B. (**2000**): *PostgreSQL introduction and concepts*. Addison-Wesley, New York, ISBN 0-201-70331-9, 462 S.
- MUCHA H.J. (1992): *Clusteranalyse mit Mikrocomputern*. Akad. Verl., Berlin, ISBN 3-05-500699-2, 208 S.

- MÜHLENBERG M. (1993): *Freilandökologie*. Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden, 4. Aufl., 512 S.
- NATIONALPARK BAYERISCHER WALD (1995): 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Berichte über die wissenschaftliche Beobachtung der Waldentwicklung, Verein der Freunde des Ersten Deutschen Nationalparks Bayerischer Wald e.V., Neuenschönau, ISBN 3-930977-02-8, 190 S.
- NATIONALPARK HARZ (Hg.) (1999a): *Nationalparkplan Entwurf*. Nationalparkverwaltung Harz, St. Andreasberg, 84 S.
- NATIONALPARK HARZ (1999b): *Waldschutzbericht* 1998, Bd. 2. Funktionsstelle Waldschutz, St. Andreasberg, 24 S.
- NATIONALPARK HARZ (1999c): *Waldschutzbericht* 1999, Bd. 3. Funktionsstelle Waldschutz, St. Andreasberg, 37 S.
- NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT (1990): *Das integrierte System der Kontrolle rinden- und holzbrütender Borken-käfer*. Techn. Ber., Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Abteilung B Waldschutz, Göttingen.
- NIEMEYER H. (1999): Borkenkäfer im Nationalpark Harz, Verlag Paul Parey, Berlin, Bd. 362 von Mitt. a. d. Biol. Bundesanst. f. Land- u. Forstwirtsch. ISBN 3-8263-324-6, S. 119–129.
- NIEMEYER H., ACKERMANN J. & WATZEK G. (1995): Eine ungestörte Massenvermehrung des Buchdruckers (Ips typographus) im Hochharz. Forst u. Holz, 50(8):239–243.
- NIHOUL P.P. & NEF L. (1992): Caractéristiques anatomiques de l'écorce de l'épicea commun Picea abies KARST. et intensité des attaques d'Ips typographus L. (Col., Scolytidae). J. Appl. Ent., 114:26–31, ISSN 0931-2048.
- NILSSEN A. (1984): Long-range dispersal of bark beetles and bark weevils in northern Finland. Ann. Entomol. Fenn., 50:43–46, ISSN 0003-4428.

- NILSSEN A.C. (1978): Spatial attack pattern of the bark beetle Tomicus piniperda L. (Col., Scolytidae). Norw. J. Entomol., 25:171–175.
- ODUM E.P. (1999): Ökologie Grundlagen, Standorte, Anwendung. Thieme, Stuttgart, New York, 3., völlig neubearb. Aufl., ISBN 3-13-382303-5, 471 S.
- OPENSOURCE (1998): OpenSource. http://www.opensource.org/.
- Otto H.J. (1991): Langfristige, ökologische Waldbauplanung für die Niedersächsischen Landesforsten 2: C. Spezieller Teil: Das niedersächsische Bergland. D. Gesamtauswertung, Bd. 43 von Aus dem Walde: Mitt. a. d. Nieders. Landesforstverw. Nieders. Min. f. Ernährung, Landwirtschaft u. Forsten, Hannover, 527 S.
- OTTO H.J. (1994): *Waldökologie*. UTB für Wissenschaft 8077, Ulmer, Stuttgart, ISBN 3-8252-8077-2, 391 S.
- PASTOR J., COHEN Y. & MOEN R. (1999): Generation of Spatial Patterns in Boreal Forest Landscapes. Ecosystems, 2:439–450, ISSN 1432-9840 (printed version). http://link.springer.de/link/service/journals/10021/papers/2n5p439.pdf.
- PIANKA E.R. (1988): *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York, 4. Aufl., ISBN 0-06-045216-1, 468 S.
- PIELOU E.C. (1979): Biogeography. John Wiley & Sons, New York.
- PLATONOFF S. (1940): Beobachtungen über windgetriebene Insekten im Petsamofjord an der finnischen Eismeerküste. Notulae Ent., 20:10–13.
- POSTGRESQL (1999): WWW-Server von PostgreSQL. Postgres Global Development Group. http://www.postgresql.org/.
- POSTNER M. (1974): *Scolytidae* (=*Ipidae*), *Borkenkäfer*, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, Bd. II von *Die Forstschädlinge Europas*. ISBN 3-490-11216-4, S. 334–482.

- PREEN A. (1991): Befallsdynamik und Bruterfolg von Ips typographus auf liegenden Brutstämmen in Zusammenhang mit Rindeninhaltsstoffen von Picea abies. Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität, Forstwissensch. Fakultät, München, 70 S.
- R-Project (2000): The Homepage of the R Homepage. R-Project. http://www.r-project.org/.
- REDDEMANN J.K.A. (1993): Monoterpenkohlenwasserstoffe in der Aggregation von Ips typographus L. (Col., Scolytidae). Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität, Forstwissensch. Fakultät, München.
- RIPLEY B.D. (1981): *Spatial statistics*. John Wiley & Sons, New York, ISBN 0-471-08367-4, 252 S.
- ROHDE M. (1994): Untersuchungen zu den physiologischen Grundlagen der Disposition, Abwehrreaktion und Resistenz im System Lärche (Larix ssp.) Lärchenborkenkäfer (Ips cambrae Heer) außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets des Wirts. Dissertation, Georg-August Universität, Institut für Forstzoologie der Forstlichen Fakultät, Göttingen.
- ROHDE M. (1995): Untersuchungen zu den physiologischen Grundlagen der Disposition, Abwehrreaktion und Resistenz im System Lärche-Lärchenborkenkäfer (Ips cembrae Heer). Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent., 10(1-6):51–54.
- RUDINSKY J.A., NOVÁK V. & SŤIHRA P. (1971): Pheromone and terpene attraction in the Bark Beetle Ips typographus L. Experentia, 27:161–162.
- SAARENMAA H. (1992): Integrated pest management in forests and information technology. J. Appl. Ent., 114:321–332, ISSN 0931-2048.
- SAFRANYIK L., SILVERSIDES R., MCHULLEN L.H. ET AL. (1989): An empirical approach to modeling the local dispersal of the mountain pine beetle (Dendroctonus ponderosae Hopk.) in relation to sources of attraction, wind direction and speed. J. Appl. Ent., 108:489–511, ISSN 0931-2048.

- SANDERS W. (1987): Untersuchungen über die Aktivitätsdichte des Buchdruckers Ips typographus in Laubwäldern und in offener Landschaft. J. Appl. Ent., 103(3):240–249, ISSN 0044-2240.
- SANDERS W. (1997): Ein Beitrag zur Überlebensstrategie des Buchdruckers Ips typographus L. im hochmontanen Fichtenforst des Harzes. Bd. 139 von VON DANIELS & KNOLL (1997), S. 243–258.
- SANDERS W. (2001): Der Buchdrucker: Waldverderber oder Waldbeschützer? Nationalpark, 4(114):38–43, ISSN 0342-9806.
- SANDERS W. & HORN M. (1982): Untersuchungen zur Weißpräferenz des Borkenkäfers Pityogenes chalcographus L. Z. Angew. Zool., 69(4):495–509.
- SCHAEFER H.R. (1984): Ethophysiologische Untersuchungen über die visuelle Orientierung des Borkenkäfers Pityogenes chalcographus L. (Coleoptera: Scolytidae) unter besonderer Berücksichtigung der Spektralempfindlichkeit und buntreizspezifischen Spontantendenz. Dissertation, Georg-August Universität, Institut für Standortlehre und Waldhygiene, Abteilung Forstzoologie, Göttingen, 427 S.
- SCHERZINGER W. (1996): *Naturschutz im Wald Qualitätsziel einer dynamischen Waldentwicklung*. Ulmer, Stuttgart, ISBN 3-80013356-3, 447 S.
- SCHIMITSCHEK E. (1969): *Grundzüge der Waldhygiene*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- SCHIMITSCHEK E. & WIENKE E. (1966): Untersuchungen über die Befallsbereitschaft von Baumarten für Sekundärschädlinge II. Teil: Untersuchungen über die Befallsbereitschaft der europäischen Fichte. Z. angew. Ent., 57:73–139.
- SCHLYTER F. (1992): Sampling range, attraction range, and effective attraction radius: Estimates of trap efficiency and communication distance in coleopteran pheromone and host attractant systems. J. Appl. Ent., 114:439–454, ISSN 0931-2048.

- SCHOPF R. & KÖHLER U. (1995): Untersuchungen zur Populationsdynamik der Fichtenborkenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. In: NATIONALPARK BAYERISCHER WALD (1995), S. 88–111.
- SCHRÖTER H., BECKER T. & SCHELSHORN H. (1998): Die Bedeutung der Sturmwurfflächen als "Borkenkäferquellen" für umliegende Wirtschaftswälder. In: FISCHER (1998), S. 292–314.
- Schwenke W. (1996): Grundzüge des Massenwechsels und der Bekämpfung des Großen Fichtenborkenkäfers, Ips typographus (L.) (Col., Scolytidae). Anz. Schädlingsk., Pflanzensch., Umweltsch., 69:11–15.
- SCHWERDTFEGER F. (1981): *Waldkrankheiten*. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 4. Aufl., ISBN 3-490-09116-7, 486 S.
- SCHWIETERT B. (1989): *Geologie, Klima und Forststandorte des Harzes*. Allg. Forstzeitschrift, 44(18–20):449–453.
- SEDLACZEK (1921): Fangbaummethoden für die verschiedenen Borkenkäferarten. Z. angew. Ent., 7:334–339.
- SEIFERT E. (1972): Der Acker-Bruchberg-Höhenzug. Unser Harz, 20(5):87+89.
- SILVERSTEIN R.M., RODIN J.O. & WOOD D.L. (1966): Sex attractants in frass produced by male Ips confusus in Ponderosa pine. Science, 154:509–510.
- SOUTHWOOD T.R.E. (1978): *Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations*. Chapman & Hall, London, 2., nachbearb. Aufl., ISBN 0-314-15760-8, 524 S.
- SPÖNEMANN J. (1970): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 100 Halberstadt. Geographische Landesaufnahme 1:200 000, Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Institut für Landeskunde, Bad Godesberg, 37 S.
- STAUFFER C., LEITINGER R., SIMSEK Z. ET AL. (1992): Allozyme variation among nine Austrian Ips typographus L. (Col., Scolytidae) populations. J. Appl. Ent., 114:17–25, ISSN 0931-2048.

- STENSETH N.C. (1987): Evolutionary Processes and Insect Outbreaks. In: BARBOSA & SCHULTZ (1987), S. 533–563.
- STÖCKER G. (1997): Struktur und Dynamik der Berg-Fichtenwälder im Hochharz. Bd. 139 von VON DANIELS & KNOLL (1997), S. 31–61.
- TAYLOR A.G. (1998): SQL für Dummies Gegen den alltäglichen Frust mit SQL. MITP-Verlag, Bonn, 1. Aufl., ISBN 3-8266-2787-3, 358 S.
- THALENHORST W. (1958): Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers Ips typographus L., Bd. 21 von Schriftenreihe der Forstl. Fakultät der Georg-August Universität und Mitt. der Nds. Forstl. Versuchsanstalt. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M., 126 S.
- THIES CLIMA (1988): *Gebrauchsanweisung Hygro-Thermogeber*. Adolf Thies GmbH+Co. KG Klima-, Meß und Regelgeräte, Göttingen.
- TISCHENDORF L. (1995): Modellierung von Populationsdynamiken in strukturierten Landschaften. Dissertation, Fachb. Physik d. Philipps-Univ. Marburg. Ersch. i. d. Reihe: Berichte a. d. Biologie, Shaker, Aachen, ISBN 3-8265-1008-9, 108 S.
- TOMMYSOFTWARE® (2000): CAD/Draw 4 Level 2. Malz++Kassner GmbH, Braunschweig. http://www.malz-kassner.com/d/index.htm.
- TURCHIN P. & THOENY W.T. (1993): Quantifying dispersal of southern pine beetles with mark-recapture experiments and a diffusion model. Ecological Applications, 3(1):187–198.
- VAN EIMERN J. & HÄCKEL H. (1984): Wetter- und Klimakunde ein Lehrbuch der Agrarmeteorologie. Ulmer, Stuttgart, 4., überarb. Aufl., ISBN 3-8001-4053-5, 275 S.
- VASECHKO G.I. (1978): Host selection by some bark beetles (Col., Scolytidae) II. Studies of pheromones and other stimuli. Z. angew. Ent., 85:141–153.

- VAUPEL O. & DUBBEL V. (1985): Untersuchung zur Optimierung von Fangsystemen zur Verbesserung des Massenfangs beim Buchdrucker (Ips typographus L.). Z. angew. Ent., 99:52–59, ISSN 0044-2240.
- VITÉ J.P. (1952): Temperaturversuche an Ips typographus L. Zool. Anz., 149:195–206.
- VON DANIELS C.H. & KNOLL J. (Hg.) (1997): Festschrift zum 200jährigen Bestehen der NGH, Bd. 139 von Ber. Naturhist. Ges. Hannover. Naturhist. Ges. Hannover, Hannover, 350 S.
- VON DRACHENFELS O. (1990): Naturraum Harz Grundlagen für ein Biotopschutzprogramm. Auswertung der Erfassung der für den Naturschutz wertvollen Bereiche in Niedersachsen (2. Durchgang) und Folgerungen für den Biotopschutz, Bd. 19 von Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. Nieders. Landesverwaltungsamt Fachbehörde für Naturschutz, Hannover, ISBN 3-922321-49-6, 100 S.
- WEBER H. (1966): Grundriß der Insektenkunde. G. Fischer, Stuttgart, 4. Aufl., 428 S.
- WEGENSTEINER R. & FÜHRER E. (1991): Zur höhenabhängigen Aktivitätsdynamik einiger Nadelholz-Borkenkäfer (Col., Scolytidae). Anz. Schädlingsk., Pflanzensch., Umweltsch., 64:25–34.
- WERMELINGER B. & SEIFERT M. (1998): Analysis of the Temperature dependent development of the spruce bark beetle Ips typographus (L.) (Col., Scolytidae). J. Appl. Ent., 122:185–191, ISSN 0931-2048.
- WESLIEN J. (1992a): Effects of mass trapping on Ips typographus (L.) populations. J. Appl. Ent., 114:228–232, ISSN 0931-2048.
- WESLIEN J. (1992b): Monitoring Ips typographus (L.) populations and forecasting damage. J. Appl. Ent., 114:338–340, ISSN 0931-2048.
- WILBERT H. (1963): Können Insektenpopulationen durch Selektionsprozesse reguliert werden? Z. angew. Ent., 52:185–204.

- WOLLENHEIT W. (1987): Zur Strategie der Wirtsbaumwahl der Fichtenborkenkäfer Ips typographus L. und Pityogenes chalcographus L. Diplomarbeit, Georg-August Universität, Institut für Forstzoologie der Forstlichen Fakultät, Göttingen.
- ZHANG Q., SCHLYTER F. & BIRGERSSON G. (2000): Bark volatiles from nonhost angiosperm trees of spruce bark beetle, Ips typographus (L.) (Coleoptera: Scolytidae): Chemical and electrophysiological analysis. Chemoecology, 10:69–80, ISSN 0937-7409 (printed version) 1423-0445 (electronic version). http://www.link.springer.de/link/service/journals/00049/papers/0010002/00100069.pdf.
- ZUMR V. (1992): Dispersal of the spruce bark beetle Ips typographus (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods. J. Appl. Ent., 114:348–352, ISSN 0931-2048.
- ZWÖLFER W. (1946): Zur Lebensweise und Bekämpfung unserer wichtigsten Fichtenborkenkäfer. Allg. Forstzeitschrift, 2.

Index

A				
A	-modell, 50 , 107 , 129, 177, 220,			
Abgewehrte Besiedlung, 125,	228			
217, 230	-phasen, 105			
Abkürzungen, X	wetterbedingte, 25			
Abstand	-zeit, 107			
der Bodeneklektoren, 45	Angriffsschwelle, 194			
der Kreuzfallen, 37	Ausbreitung			
der Monitore, 33	Befalls-, 47, 207			
-methode, 60, 179	-verhalten, 172, 176			
zwischen Brutherdphasen, 151	von Populationen, 171, 188,			
Abundanz, 31, 33, 222	209			
Abwanderung, 39, 178, 186, 195	Ausgangsstrukturen, 119, 209,			
Acker-Bruchberg-Zug, 7, 9, 11,	228			
80	Auswanderung, 39, 54, 98, 178			
Aggregation				
-index, 61, 121, 162, 213, 217	В			
-neigung, 31	Baum			
-phase, 173, 193	-gruppen, 62, 132, 135, 137,			
-pheromon, 175	179, 208			
-vermögen, 114	-nummern, 17, 119, 221			
Aktivität	-photoeklektor, siehe Eklek-			
bestandesinterne, 34	tor			
des Anfluges, 37	Befalls-			
-dichte, 31, 33, 94, 107, 172	fortschritt, 47, 67, 149, 176,			
Flug-, 31, 87, 163, 185, 196	183, 201, 207, 214, 222			

kartierung, 47, 182, 204	D
parameter, 67	Datenmanagement, 70
risiko, 219	Dispersion, 110, 171, 173, 188
schübe, 110	Dauer, 189
stärke, 67	-entfernung, 189, 201
verlauf, 219	-flug, 34, 193
Besiedlung	-phase, 47, 105
abgewehrt, 125, 217, 230	-verhalten, 188, 228
allgemein, 119	Dynamik
-phase, 48	Aktivitäts-, 197, 228
-richtung, 207	Befalls-, 47
schlagartige, 192	Brutherd-, 59, 66, 150, 153,
Boden	156, 172, 175, 183, 219, 229
-eklektor, siehe Eklektor	der Besiedlung, 174
-temperatur, 26, 78, 109, 185,	der Strukturen, 4
219	der Verlagerungen, 179
-überwinterung, 97, 102 , 185	8 8 7
-umsetzungsrate, 1, 170	E
-verbesserungen, 1	Eigendynamik, 2, 172, 224
-verhältnisse, 213	Einflussstärken, 150
-versauerung, 219	Eklektor, 39
Brutherd	Boden-, 44, 95, 102
Dynamik, 66	Luft-, siehe Kreuzfalle
Dynamik, räumliche, 156	Stamm-, 39, 95
-phasen, 135	Emergenzfalle, 42, 95
Buchdrucker	Epidemischer Charakter, 203
Abundanzen, 31, 33, 222	Epidemischer Charakter, 203
Dispersion, 34, 47, 110, 171,	F
173, 188 , 189, 193, 201	_
Flugaktivität, 34	Fallen
Massenvermehrung, 13	-fänge, 31
C	-systeme, geschlossene, 39
C	-systeme, offene, 32
ChalcoPrax [®] , 33, 94, 104	Farbmarkierung, 47
CIR, siehe Luftbilder	Fichte
Clausthaler Flutgraben, 15, 16,	Abstand von Fallen, 33
19, 182, 203	Abwehrkraft, 80, 125, 218

Aggregation in Brutherden, 162 Angriffsschwelle einer, 194 Anzahl der, 17 autochthone, 9, 12 -bastkäfer, 13, 94 Besiedlung, 2, 16, 31, 34, 119, 221 Bestandesstruktur, 119, 163, 209 Bestandesstrukturen, 180 Bestandeszustand, 172 -borkenkäfer, 94 brutherdweise Kennwerte, 154 -buchenwald, 9	Forstschutz, 13 Fraktion der Population, 189 FreeBSD Betriebssystem, 2, 71 Freiflächen, 12, 19, 23, 26, 52, 84, 105, 125, 145, 182, 219 Frost, 25 -periode, 78, 82, 113 -tage, 74, 77 Frühjahrs -abwanderung, 186 -besiedlung, 127, 206 -flüge, 32, 117, 168, 186, 192, 205, 216
-buchenwald, 9 Disposition der, 114, 174, 189, 191, 219, 223 geschwächte, 2 Kartierung der, 20 Konkurrenzkraft, 10 Mantelfläche, 40 Markierung der, 49 natürliche Verbreitung, 1, 10 -naturverjüngung, 2, 203 Nummerierung der, 17 Physiologie, 132, 216, 218 Reinbestand, 10, 12 Standortvermessung, 17 Standraum je, 119, 181 -streu, 54 Überlebende, 20, 124, 217 Waldgesellschaft, 3, 170 -wirtschaft, 9 Zustandsansprache, 47 Flugaktivität, 32, 34, 51, 104, 176–178, 185, 196, 214 Flugtage, 110	Gauß-Krüger-Koordinaten, 18 Globalstrahlung, 87, 179, 228 Grenze der Fläche, 182 Grenzstreifen, 61, 181, 220 Grüne Inseln, 124, 217, 229 Gruppenbildung, 62, 132, 133, 145, 212, 213, 229 H Habitat dauerhaftes, 188 extremes, 25 Mikro-, 25 temporäres, 188 Harzdruck, 80 Hauptwindrichtung, 26, 27 hochmontan, 3, 8 I Initialbefall, 35, 36, 152, 155, 167, 192, 207, 222, 230

J Jahresrhythmik, 87, 88, 178 K Karten Darstellung in, 63, 137, 197 -erzeugung, 18 Forst-, 18 -nord, 21 Raster-, 22 -typen, 21 Übersichts-, 21 Kartierung Baumstandpunkt-, 17, 180, 220 Befalls-, 47, 182, 204 Koevolution, 2, 171, 205 Konzentration des Buchdruckers, 34	Bewegung zum, 39 -intensität, 52 Schäden durch, 25 -spektrum, 87 -undurchlässiger Stoff, 42, 45 -verhältnisse, 25 Lock -kraft, 195 -quelle, 54, 173, 193 -radius, 180 -wirkung, 33, 96, 150, 180 -zentrum, 172, 192, 194, 195, 216 Luftbilder, 18, 220–222 Lufteklektor, siehe Kreuzfalle Luftfeuchte relative, 26, 84 Lufttemperatur, siehe Temperatur
Korrelation der Besiedlung, 148, 189, 216 der Fallenfänge, 129 der Monitore, 197, 221, 228 mit Aktivität, 52, 179 Kreuzfalle, 34, 51, 129 rückverteilt, 128 Kronen -ansatz, 35–37, 40, 47 geschlossene, 217 -überflug, 190 Kupferstecher, 33 L Latenzphase, 2, 185, 205, 218, 222 Licht Abhängigkeit vom, 187	M Massen der Schwerpunkte, 66 MESZ, MEZ, 25 Modell Rückverteilungs-, 50, 177 Monitore, 32, 51, 104 rückverteilt, 128 Moore, 8, 8, 12, 14, 203, 217 N Nächste-Nachbarn, 59, 62 Naturnähe, 14 Naturräumliche Haupteinheit, 6 Region, 6 Niederschlag, 26, 80

Nummerierung von Fichten, 17	PVC-Markierung, 47
O Ökosystem, 3, 169, 205, 224 P Parasitismus, 204, 227 Pheromone, 32, 52, 95, 174, 175, 179, 181, 193, 194, 228 PheroPrax®, 32, 104, 181, 196 Photosynthese, 87 Phototaxis, 39, 87 Polygraphus polygraphus, 13, 94 Population -abwanderung, 201 Ausbreitung von, 171, 188, 190, 209 -bewegungen, 188 -dichte, 31, 181, 191, 195 dispergierende, 190, 201 -dynamik, 173, 222 Entfernungen in, 60 -größe, 31, 181, 185 -gründung, 188 -lockstoff, 2 Oszillation der, 205 Teil-, 189 -wachstum, 2, 172 PostgreSQL Datenbank, 70 Progradation, 214, 218, 228 Prozess Anpassungs-, 224 Aufdeckung von, 3 der Bodenumsetzung, 170 Eigendynamik, 2, 172	R Randeffekte, 61, 179, 181, 220 Rasterkarte, 21, 22, 59 Rasterzellen, 21, 22 Ressourcen -schonendes Verhalten, 71 Retrogradation, 224, 228 Rhythmik Jahres-, 87, 88, 178 Tages-, 51, 87, 187 Rückverteilung, 50, 107, 114, 128, 163, 177, 187, 228 S Sättigungsdefizit, 84 Schlitzfalle, siehe Monitore Schlupfdichte, 39 Schwerpunktmethode, 66, 156 Qualität, 183 Selektion, 169, 224 -druck, 230 genetische, 205 Sicherheitsabstand zu Fichten, 181 Sommer -tage, 75 -zeit, 25 SQL, 70 Stamm-eklektor, siehe Eklektor Stammverletzungen, 125, 218 Standorte Boden-, 10 Fichten-, 17
raumzeitlicher, 209	Monitor-, 33

Stichproben	Verbreitungsgebiet, 1, 10, 170,
zufällige, 60	191, 194
Störung, 1, 170, 171, 223, 224 Strahlung, 29 , 51, 53, 87 , 107, 112, 117, 179, 228	Vermessung der Baumstandpunkte, 17, 180, 220
Stratenwechsel, 97	der Fallenstandorte, 237
Streubefall, 209, 210, 214	Versauerung
Sturm, 1, 13, 13, 25	des Bodens, 219
Windwürfe durch, 170	Versuchsfläche
Suchphase, 34, 47, 90, 91, 192, 193	Bruchberg-Süd, 14 , 17, 33, 36, 45
Suchradius, 62 , 132, 180, 221, 229	Verteilungsmuster, 209
Summenschwelle, 187	W
	Waldgesellschaft
T	natürliche, 2, 9, 14, 170, 191,
Tagesrhythmik, 51, 87, 187	224, 227
Teilpopulationen, 189	Waldschutzfreie Zone, 14
Temperatur	Wasserversorgung, 80, 213, 218,
Boden-, 26, 78	223
Luft-, 25, 26, 52, 74 , 98, 105,	Wetter
116, 186	Abhängigkeit vom, 25
-schwelle, 186	-daten, 56
* *	-datenerhebung, 25
U	-präferenzen, 110
Überflug-These, 190	-station, 26, 52, 73, 102, 105,
Überlebender Bestand, 124, 217,	113, 228
229	-verlauf, 73
Übersichtskarte, 21	-vorhersagen, 179
Überwinterung, 44, 78, 109, 173,	-werte, 179
185, 186, 189	Wind
Umfang	-geschwindigkeit, 26, 54, 90
einer Fläche, 62, 162, 182	-richtung, 26, 90
Untersuchungsgebiet, siehe Versuchsfläche	-richtungsverteilung, 28, 91 -wurf, 13, 170
V	Wirt-Parasit-Verhältnis, 14, 47, 204 , 222, 227

Wirtsbaum

- -findung, 47, 90, 193, 194
- -reaktionen, 173
- -reize, 190, 194

Lebenslauf

Name: Rainer Hurling

Geburtstag u. -ort: 21. Juli 1963 in Oldenburg i. O.

Anschrift: Kirchplatz 3, 37120 Eddigehausen

Eltern: Ingo Hurling, Bankkaufmann

Helga Hurling, geb. Schildt

Geschwister: 1 Bruder

Religion: evangelisch lutherisch

Familienstand: ledig

Schulbildung:

1970 – 1974 Grundschule Rastede 1974 – 1976 Orientierungsstufe Rastede

1976 – 1980 Gymnasium Rastede

1980 – 1983 Gymnasiale Oberstufe Rastede, Abschluß mit allg.

Hochschulreife

Juli '83 – Juni '85 Bundeswehr: Soldat auf Zeit für zwei Jahre,

Ausbilder im Fernmeldebataillon 11 in Oldenburg

Aug.'85 – Aug.'86 Einjähriges Forstliches Praktikum bei der Landwirt-

schaftskammer Weser-Ems, Forstamt Cloppenburg

Okt.'86 – Okt.'90 Studium der Forstwissenschaften an der Forstlichen

Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen,

Abschluß als Diplom-Forstwirt

Nov.'90 – Juni '92 Freiberufliche Tätigkeiten im Bereich der Errichtung,

Wartung und Schulung von EDV-Netzwerken für

mittelständische Unternehmen

Juli '92 – Juni '94 Referendariat im höheren Forstdienst, Niedersachsen,

Abschluß als Assessor des Forstdienstes

Sep. '94 – Aug. '95 Niedersächsisches Forstplanungsamt, Wolfenbüttel:

Konzeptionierung des Waldprogramms Niedersachsen

ab Sep. '95 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für

Forstzoologie und Waldschutz in Göttingen.