Populationsdynamik

Autor(en): **Keller, S.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft**

Band (Jahr): **1 (1986)**

PDF erstellt am: **29.03.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-594018

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

POPULATIONSDYNAMIK

S. Keller

Einleitung

Die Populationsdichte, d.h. die Anzahl Individuen pro Flächeneinheit, verändert sich im Laufe der Zeit. Dies gilt in besonderem Masse für die Individuenzahl innerhalb einer Generation (Oszillation); die Dichteänderungen von Generation zu Generation dagegen halten sich in engeren Grenzen. Ein Gleichgewicht im Sinne länger dauernder konstanter Popultionsdichten existiert nicht. Kurzfristig können Zunahme und Abnahme stark voneinander abweichen. Langfristig gesehen besteht jedoch die Tendenz, dass sie sich die Waage halten. Es ist ein dynamisches Gleichgewicht, das sich in einem Pendeln der Populationsdichte um einen rechnerisch festgelegten Mittelwert, die Gleichgewichtsdichte, auswirkt (Fluktuation).

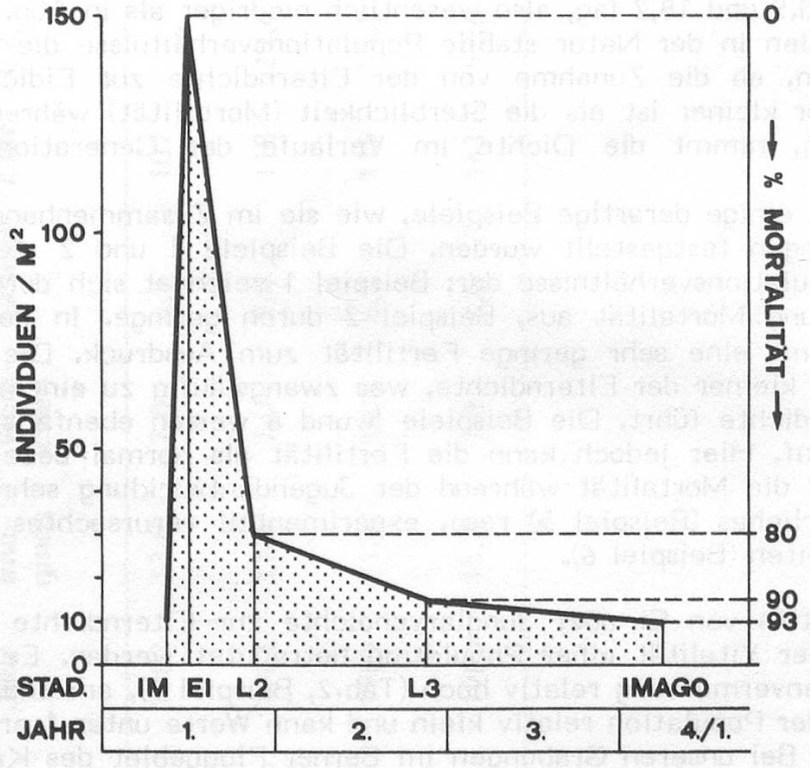


Abb. 1

Schematische Darstellung der Dichteänderung einer Maikäferpopulation im Verlaufe einer Generation. Erklärungen dazu im Text.

Dichteänderung innerhalb einer Generation

Im Laufe einer Generation durchläuft der Maikäfer verschiedene Entwicklungsstadien: Ei, Larve des ersten (L1), des zweiten (L2) und des dritten Stadiums (L3), Puppe und ausgewachsenes Insekt (Imago). Durch die Kenntnis der Dichten der einzelnen Stadien lässt sich der Verlauf der Populationsdichte innerhalb einer Generation darstellen. Abb. 1 zeigt einen derartigen Verlauf. Er basiert auf folgenden Annahmen: Die Imaginaldichte der Ausgangspopulation beträgt 10 Käfer pro m^2 und entspricht jener der Nachkommengeneration; das Geschlechtsverhältnis ist 1:1. Ferner wird angenommen, dass ein Weibchen durchschnittlich 30 Eier legt, dass die L2- Dichte drei Mal und die L3-Dichte 1,5 Mal höher sei als die Imaginaldichte.

Aus Abb. 1 geht hervor, dass die Populationsdichte im Eistadium am Höchsten ist und dass der Zunahme von der Elterndichte zur Eidichte eine ebenso grosse Abnahme im Verlauf der Entwicklung der Nachkommenschaft entspricht. Die Gesamtmortalität in diesem Beispiel, das stabile Populationsverhältnisse voraussetzt, beträgt somit 93%. Der grösste Anteil von 80% entfällt dabei auf Ei-, L1- und frühes L2- Stadium, 10% Mortalität entfallen auf spätes L2- und frühes L3-Stadium und 3 % schliesslich auf spätes L3-, Puppen- und frühes Imaginalstadium.

Dieser dargestellte Dichteverlauf basiert auf verschiedenen Annahmen, die in der Natur kaum jemals anzutreffen sind. Wie wir bei Grabungen feststellen konnten, kehrten nur etwa 60 - 90% der ausgeflogenen Weibchen wieder zur Eiablage zurück und die durchschnittliche Gelegegrösse lag zwischen 19,2 und 26,8 Eiern (Tab 1.) Dies ergab eine Eizahl pro Weibchen, die im Durchschnitt zwischen 10,9 und 18,2 lag, also wesentlich niedriger als in Abb.1 angenommen. Ferner stellen in der Natur stabile Populationsverhältnisse die Ausnahme dar. Je nachdem, ob die Zunahme von der Elterndichte zur Eidichte (Fertilität) grösser oder kleiner ist als die Sterblichkeit (Mortalität) während der Jugendentwicklung, nimmt die Dichte im Verlaufe der Generation zu oder ab.

Tab.2 zeigt einige derartige Beispiele, wie sie im Zusammenhang mit Freilanduntersuchungen festgestellt wurden. Die Beispiele 1 und 2 stellen annähernd stabile Populationsverhältnisse dar; Beispiel 1 zeichnet sich durch relativ hohe Fertilität und Mortalität aus, Beispiel 2 durch geringe. In den Beispielen 3 und 4 kommt eine sehr geringe Fertilität zum Ausdruck. Die L2-Dichte ist gleich oder kleiner der Elterndichte, was zwangsläufig zu einem Rückgang der Populationsdichte führt. Die Beispiele 5 und 6 weisen ebenfalls einen Dichterückgang auf. Hier jedoch kann die Fertilität als normal bezeichnet werden, dagegen ist die Mortalität während der Jugendentwicklung sehr hoch, bedingt durch natürliches (Beispiel 5) resp. experimentell verursachtes Auftreten von Pilzkrankheiten (Beispiel 6).

Das Verhältnis von Ei oder Junglarvendichte zur Elterndichte kann auch als Ausdruck der Vitalität einer Population betrachtet werden. Es ist zu Beginn einer Massenvermehrung relativ hoch (Tab.2, Beispiel 1), am Ende beim Zusammenbruch der Population relativ klein und kann Werte unter 1 erreichen (Tab.2, Beispiel 4). Bei unseren Grabungen im Berner Fluggebiet des Kantons Thurgau ermittelten wir im Durchschnitt der Jahre 1978 - 1984 ein Verhältnis von Engerlingsdichte im Herbst nach dem Flug zu Käferdichte vor dem Flug von 1,7. Derselbe Wert betrug im Urner Fluggebiet für die Jahre 1979 - 1985 4,3. Der Berner Flug ist in dieser Periode stark zurückgegangen, der Urner Flug hat sich ausgedehnt.

Tab. 1: Beispiele für populationsdynamische Vorgänge bei frühen Entwicklungsstadien.

Alle Dichtungswerte beziehen sich auf 1 m²

Standort	Jahr	Ima-gines	Weib-chen	Gelege	Eier	L2	Mortali-tät Ei- L2	Eier/ Gelege	Eier/ Weib-chen	Eier/ Imago	Gelege/ Weibchen
Buhwil	1982	17,0	7,8	4,7	107			22,6	13,7	6,3	0,60
Triboltingen	1981	13,6	7,0	4,4	118	29,4	75 %	26,8	16,8	8,7	0,63
Oberaach	1985	21,2	10,6	6,0	115	53,2	54 %	19,2	10,9	5,4	0,57
Happerswil	1985	15,0	7,8	7,0	141	52,6	63 %	20,2	18,2	9,4	0,90

Tab. 2 Beispiele für die Änderung der Individuenzahl/m² im Verlaufe einer Generation auf einzelnen Grundstücken

Beispiel	Standort	Entwicklungsstadium			
	Periode	Imago	L 2	L 3	Imago
1	Sommeri 1982-1985	9,0	73,8	34,6	11,2
2	Bleiken 1979-1982	6,0	21,6	10,4	8,4
3	Tägerwilen 1981-1984	11,0	11,0	5,4	4,6
4	Tägerwilen 1978-1981	28,4	24,4	12,0	11,0
5	Buhwil 1982-1985	17,0	35,0	7,2	6,0
6	Istighofen 1979-1982	10,0	31,4	6,8	0,6

Die Vitalität einer Population schlägt sich wahrscheinlich auch nieder in der Anzahl der pro Weibchen zur Reifung gelangenden und schliesslich abgelegten Eier. VOGEL (1950) zählte während der Massenvermehrung Ende der 40-er Jahre im Durchschnitt 2,7 - 2,9 Eier pro Ovariole. Ende der 70-er Jahre ermittelten wir in einem Gebiet mit Populationsrückgang Werte von 1,9-2,2.

Diese wenigen Angaben sollen zeigen, dass wohl Aussehen und Lebensweise des Maikäfers einigermassen konstante Merkmale darstellen, dass aber die Leistungen von Individuen wie von Populationen stark von inneren und äusseren Faktoren abhängig sind und deshalb grossen Schwankungen unterliegen.

Die Kenntnis der Dichteänderungen innerhalb einer Generation ist eine wichtige Voraussetzung zum Verständnis langfristiger populationsdynamischer Vorgänge. Wie aus Abb. 1 und den Tabellen 1 und 2 hervorgeht, spielt offensichtlich das Geschehen während der frühen Jugendentwicklung eine entscheidende Rolle. In dieser Phase ist nicht nur die Dichte am grössten, sondern auch die Sterblichkeit, was den Schluss nahelegt, dass hier dichteabhängige Mortalitätsursachen vorliegen. Solche sind neben dem Nahrungsangebot und der arteigenen Konkurrenz insbesondere Krankheiten. Deren Einfluss ist umso stärker, je höher die Populationsdichte ist; d.h. sie können ihre Wirkung in erster Linie bei frühen Entwicklungsstadien entfalten.

Wirken dichteabhängige Mortalitätsfaktoren in genügender Intensität, ist langfristig mit einer Abnahme der Populationsdichte zu rechnen, fehlen sie oder wirken sie zu wenig intensiv, wird die Dichte ansteigen. Die Wirkung dieser dichteabhängigen Mortalitätsfaktoren kann vom Menschen beeinflusst werden. So ist beispielsweise durch Zugabe von Krankheitserregern langfristig eine Dichteabnahme zu erwarten, was denn auch durch Versuche bestätigt werden konnte (vgl. Abschnitt biologische Bekämpfung). Andererseits hemmen alle Massnahmen, die eine Reduktion der frühen Entwicklungsstadien zur Folge haben, die Wirkung der dichteabhängigen Mortalitätsfaktoren. Solche Massnahmen sind die konventionelle, chemische Maikäferbekämpfung sowie alle Verfahren, die die Eiablage oder die Embryonalentwicklung verhindern oder stören. Zur Illustration seien folgende Beispiele angeführt: Im Jahre 1955 wurde u.a. in den thurgauischen Gemeinden Schönenberg und Hohentannen eine Maikäferbekämpfung durchgeführt. Im folgenden Herbst betrug die Engerlingsdichte 8,8, resp. 7,6 Engerlinge (L2) je m^2. Daraus entwickelten sich 4,3 resp. 3,6 Käfer je m^2. In Mauren und Sirnach, wo 1955 keine Maikäferbekämpfung erfolgte, betrug die Engerlingsdichte im Herbst desselben Jahres 28,4 resp. 24,0 L2 je m^2. Bis zum Imaginalstadium sank die Dichte auf 6,0 resp. 3,6 Käfer je m^2. In der unbehandelten Population lag die natürliche Mortalität somit zwischen 79 und 85%, in der behandelten dagegen nur bei 52%. Noch deutlichere Ergebnisse erbrachte ein Maikäferbekämpfungsversuch in Iselisberg 1978, in dessen Anschluss eine Engerlingsdichte von 4,6 L2 je m^2 im Herbst nach dem Flug festgestellt wurde. Vor dem folgenden Ausflug betrug die Dichte 4,4 Käfer je m^2, was eine natürliche Mortalität von 4% ergibt, während sie für das gesamte Populationsgebiet im gleichen Zeitraum 64% betrug.

Die Reduktion der natürlichen Mortalität als Folge der Maikäferbekämpfung ist offensichtlich. Dagegen ist von einer Engerlingsbekämpfung, die gewöhnlich erst im Jahr nach dem Flug erfolgt, keine nennenswerte Beeinträchtigung der Wirkung der natürlichen Mortalitätsfaktoren zu erwarten. Jedoch lohnt es sich, zu überlegen, ob eine solche sinnvoll sei oder nicht. So beobachtete HORBER (1957) in Versuchen, die im Herbst des Flugjahres oder im Frühling des Hauptschadenjahres begonnen wurden, dass die Mortalität in den behandelten Parzellen bis zum Ende der Larvenentwicklung nur wenig höher war als in den unbehandelten Vergleichsparzellen. Der wesentliche Unterschied bestand darin, dass die Populationsdichte in den behandelten Parzellen im Anschluss an die Behandlung relativ rasch absank, später dagegen nur noch langsam. In den unbehandelten Parzellen erfolgte die Populationsabnahme mehr oder weniger kontinuierlich.

Langfristige Dichteänderungen

Zur Erfassung langfristiger Dichteänderungen ist es zweckmässig, sich auf ein einziges Entwicklungsstadium einer Generation zu beschränken, dieses aber alle drei Jahre zu erfassen. Die Populationsstärke kann durch verschiedene Grössen charakterisiert werden. Am genauesten sind jene, die direkt die Dichte, d.h. die Anzahl Individuen pro Flächeneinheit, angeben. Wo dies nicht möglich ist, können auch indirekte Angaben verwendet werden.

Zur Erfassung der Populationsstärke des Maikäfers werden verschiedene Grössen herangezogen. Neuere Untersuchungen und vor allem die Erfassung von Versuchsergebnissen stützen sich auf Grabungen, bei denen die Anzahl Individuen je m^2 bestimmt wird. Zur grossräumigen Erfassung von Maikäferpopulationen und ihren zeitlichen und räumlichen Änderungen eignet sich die Kartierung der Maikäferfrassschäden. Als weitere Grössen können verwendet werden: Die

Engerlingsschäden oder die zu ihrer Verhütung angewendeten Mittel, die Fläche von Bekämpfungsaktionen und, besonders für die Erfassung des historischen Maikäferauftretens, die Menge der gesammelten und abgelieferten Maikäfer, oder einfach die verbale Umschreibung von Flugstärken und Schäden. Schliesslich sei noch die Messung und Datierung der Jahrringe von Frassbäumen erwähnt.

Allgemeiner historischer Überblick

Wegen ihrer enormen Schädlichkeit ist das Auftreten der Maikäfer während Jahrhunderten registriert worden. Ein Massenauftreten wird für die Region Bern in den Jahren um 1450 vermutet. Die erste sichere Überlieferung jedoch datiert von 1478/1479. In diesen Jahren organisierte der Bischof von Lausanne jene Gerichtsverfahren, die als Bernerprozesse in die Geschichte eingingen. Weitere derartige Gerichtsverfahren wurden während des ganzen Mittelalters in verschiedenen Gegenden der Schweiz durchgeführt. Dazu kamen Maikäferbeschwörungen, Prozessionen und ähnliche Rituale zur Vertreibung dieser Plage.

Eine relativ gute Dokumentation des Maikäferauftretens seit 1664 verdanken wir HEER (1841). In diesem Jahr wurde im Kanton Uri eine Verordnung zum Einsammeln der Maikäfer erlassen und Käfervögte bestellt, die das Befolgen dieser Massnahme überwachten, die Menge der abgelieferten Käfer bestimmten und für deren Abtötung verantwortlich waren. Bald folgten diesem Beispiel andere Kantone. Regelmässige Maikäfersammlungen, die auf die Initiative HEER's zurückgingen, wurden im Kanton Zürich im Jahre 1841 eingeführt. Am 25. April 1870 wurde das "Konkordat für gemeinsame Massregeln zur Vertilgung der Maikäfer und Engerlinge" abgeschlossen. Diesem gehörten anfänglich die Kantone Zürich, Luzern, Schwyz, Zug, Aargau, St.Gallen und Graubünden an.

Mit Verfügung vom 26. März 1918 schaltete sich die Eidg. Volkswirtschaftsdirektion angesichts der schlechten Ernährungslage vorübergehend in die Maikäferbekämpfung ein. Für alle Befallsgebiete wurde generell ein Pflichtmass von 4 kg/ha landwirtschaftlich genutzten Bodens und eine Entschädigung von 15 Rappen/kg Käfer festgesetzt. Das Sammeln diente einerseits dem Schutz der Kulturen, andererseits zur Herstellung von Futtermitteln. Es war bei Strafe bis zu 20'000 Franken Busse oder drei Monaten Gefängnis untersagt, Maikäfer ungenutzt wegzuwerfen.

Als Folge der Wirksamkeit der chemischen Bekämpfung hoben die meisten Kantone die Sammelpflicht etwa Mitte der 50-er Jahre auf.

Das Maikäferauftreten in den Kantonen Zürich und Bern in den vergangenen zwei Jahrhunderten

Aufgrund der Angaben von HEER (1841) und den Ergebnissen von Maikäfersammlungen die 1807 und 1810 sowie regelmässig ab 1841 durchgeführt wurden, lässt sich das Maikäferauftreten im Kanton Zürich lückenlos bis 1762 zurückverfolgen (Abb.2). Damals existierte offenbar im ganzen Kantonsgebiet Berner Flug. Der Flug von 1762 und die drei folgenden Flüge wurden als mittelstark bis stark geschildert. Anschliessend folgte bis 1795 eine Periode unbedeutender Flüge. 1798 war wiederum ein mittelstarker Flug. Die folgenden Flüge wurden zunehmend stärker, sodass die Regierung 1807 erstmals das Sammeln als obligatorisch erklärte. 1810 ging die Flugstärke wiederum zurück und es folgten zwei schwache Flüge. Für die Jahre 1819, 1822 und 1825 fehlen Angaben, was auf ein sehr schwaches Maikäferauftreten schliessen lässt. Die

Flüge von 1828 bis 1840 wurden als schwach geschildert. Vor allem die letzten zwei waren aber offenbar stark genug, um die Regierung zum Einschreiten zu veranlassen. Für den Urner Flug von 1841 erliess sie bereits die Sammelpflicht. Doch erst dank der Verordnung vom 29. März 1843 besitzen wir bis 1945 von allen Gemeinden lückenlose Angaben über die Mengen der gesammelten Maikäfer.

Von 1843 bis 1852 war erneut eine Periode zunehmend stärkerer Flüge zu verzeichnen. Es folgten vier schwächere Flüge, abgelöst wiederum durch fünf stärkere. Bis zu diesem Zeitpunkt ist auffallend, dass Perioden starken Auftretens mehr oder weniger regelmässig mit solchen schwachen oder fehlenden Auftretens abwechselten. Diese periodische Fluktuation verlor sich um die Jahrhundertwende. An ihre Stelle trat ein dauerndes, relativ starkes Maikäferauftreten, das bis 1957 dauerte.

Die folgenden Flüge waren, abgesehen vom sehr starken Maikäferflug 1966, als schwach zu beurteilen.

Der Kanton Zürich begann 1951 mit der chemischen Maikäferbekämpfung. In diesem Jahr wurde die Hälfte des Befallsgebietes behandelt, in der anderen Hälfte wurde das Sammelobligatorium aufrecht erhalten. Der sehr schlechte

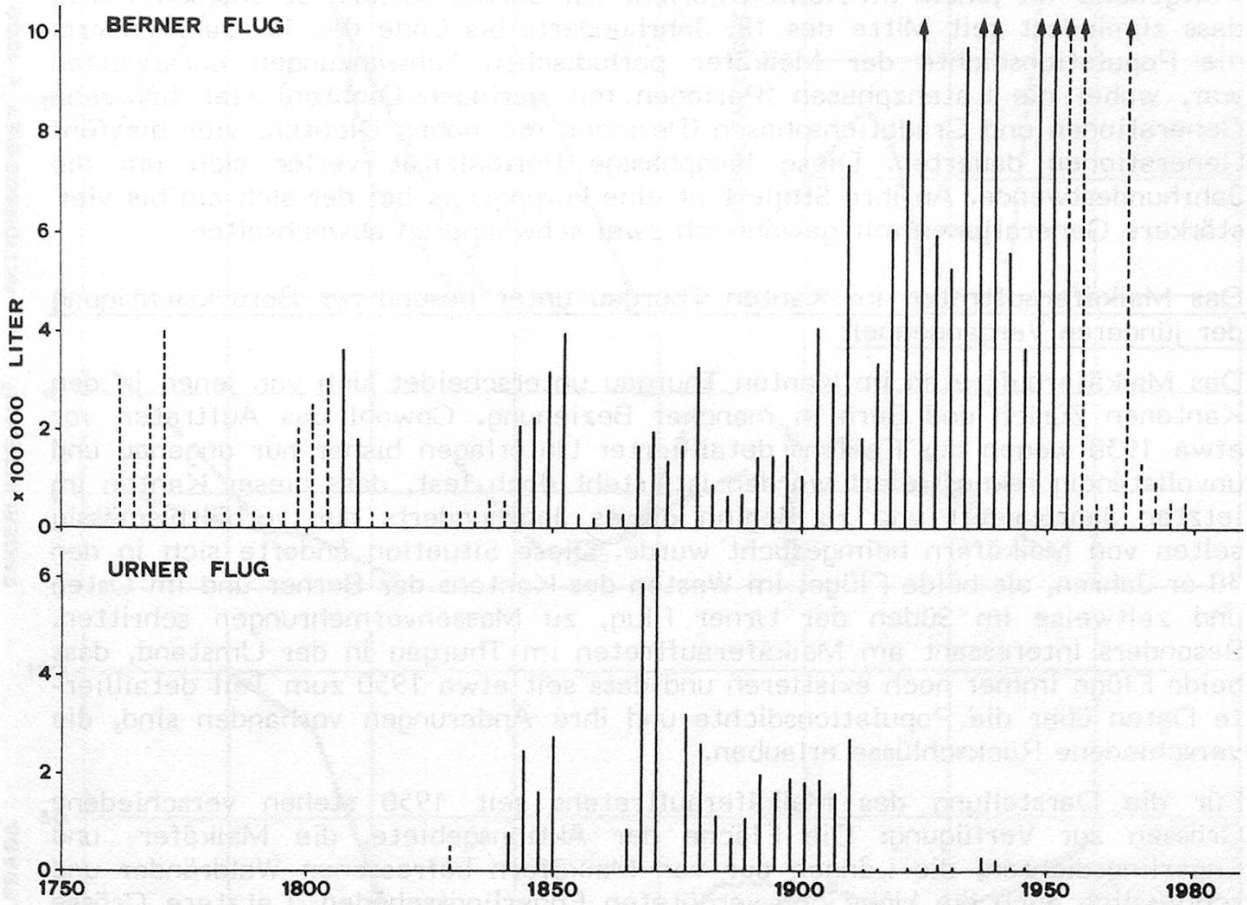


Abb. 2

Das Maikäferauftreten im Kanton Zürich von 1762 bis 1980. Die gestrichelten Linien sind Schätzungen der Flugstärken aufgrund von verbalen Umschreibungen, die ausgezogenen Linien entsprechen der Gesamtmenge der in den einzelnen Jahren gesammelten Maikäfer.

Bekämpfungserfolg des Sammelns im Vergleich zur chemischen Bekämpfung hatte zur Folge, dass das Sammelobligatorium im kommenden Flug zu Gunsten der chemischen Bekämpfung gänzlich fallengelassen wurde. Für diese Periode besitzen wir keine genauen Angaben über die Flugstärke. Dafür kennen wir die Zahl der Gemeinden, die in die Bekämpfungsaktionen eingeschlossen wurden. Von den späteren Flügen dagegen ist nur eine verbale Umschreibung der Flugstärken bekannt.

Der erste sichere Nachweis der Existenz des Urner Fluges im Gebiet des Kantons Zürich (östlicher Kantonsteil) datiert von 1829. Eine Periode stärkeren Auftretens setzte 1841 ein und erreichte 1850 einen Höhepunkt. Anschliessend wurden bis 1865 die obligatorischen Sammlungen ausgesetzt. In diesem Jahr traten die Käfer wieder stärker in Erscheinung und nach zwei Flugperioden erreichte der Urner Flug sein absolutes Maximum. In der Folge wurden regelmässig mittelstarke Flüge bis 1910 registriert. Ab 1913 trat der Urner Flug nurmehr in einigen wenigen Gemeinden in Erscheinung. In der Gegend um Uster wurde 1946 noch deutlicher Flug festgestellt. Heute ist davon kaum mehr etwas übrig geblieben.

Für den Kanton Bern deckt sich das Erscheinungsbild des Berner Fluges weitgehend mit jenem im Kanton Zürich. Wir dürfen deshalb daraus schliessen, dass zumindest seit Mitte des 18. Jahrhunderts bis Ende des 19. Jahrhunderts die Populationsdichte der Maikäfer periodischen Schwankungen unterworfen war, wobei die Latenzphasen (Perioden mit geringen Dichten) vier bis zehn Generationen und Gradationsphasen (Perioden mit hohen Dichten) vier bis fünf Generationen dauerten. Diese langphasige Periodizität verlor sich um die Jahrhundertwende. An ihre Stelle trat eine kurphasige, bei der sich ein bis vier stärkere Generationen mit gewöhnlich zwei schwächeren abwechselten.

Das Maikäferauftreten im Kanton Thurgau unter besonderer Berücksichtigung der jüngeren Vergangenheit

Das Maikäferauftreten im Kanton Thurgau unterscheidet sich von jenen in den Kantonen Zürich und Bern in mancher Beziehung. Obwohl das Auftreten vor etwa 1930 wegen des Fehlens detaillierter Unterlagen bisher nur ungenau und unvollständig rekonstruiert worden ist, steht doch fest, dass dieser Kanton im letzten Jahrhundert und zu Beginn dieses Jahrhunderts nur verhältnismässig selten von Maikäfern heimgesucht wurde. Diese Situation änderte sich in den 30-er Jahren, als beide Flüge, im Westen des Kantons der Berner und im Osten und zeitweise im Süden der Urner Flug, zu Massenvermehrungen schritten. Besonders interessant am Maikäferauftreten im Thurgau in der Umstand, dass beide Flüge immer noch existieren und dass seit etwa 1950 zum Teil detaillierte Daten über die Populationsdichte und ihre Änderungen vorhanden sind, die verschiedene Rückschlüsse erlauben.

Für die Darstellung des Maikäferauftretens seit 1950 stehen verschiedene Grössen zur Verfügung: Die Fläche der Aktionsgebiete, die Maikäfer- und Engerlingsdichten, die Längen der von Maikäfern befressenen Waldränder und schliesslich auch die Höhe der vergüteten Engerlingsschäden. Letztere Grösse allerdings stellt ein ungenaues Mass für das Maikäferauftreten dar, da die Schäden nicht nur von der Dichte, sondern auch von anderen Faktoren, etwa der Kulturen und dem Klima beeinflusst werden und zudem eine Trennung nach Fluggebieten fehlt. Aussagekräftige Angaben, vor allem über die Lokalisierung der Populationen, liefert die Kartierung der Maikäferfrassschäden. Diese erfasst nicht nur, wie die Maikäfer- und Engerlingsdichten, die bekannten Befallsgebiete, sondern das Gebiet des ganzen Kantons.

Auf Abb. 3 sind die meisten dieser Grössen dargestellt. Es geht daraus hervor, dass im Berner Fluggebiet in den Jahren von 1950 bis 1960 in allen Flugjahren eine Maikäferbekämpfung erfolgte. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass sich während den ersten drei Flügen das Aktionsgebiet vergrösserte. Erst nach der dritten Behandlung gingen die Populationen zurück. Eine letzte Aktion erfolgte 1966. Die Engerlingsdichte nahm von 1951 bis 1957 ab. Für 1960 fehlen die Angaben. 1963, als keine Engerlingsbekämpfung erfolgte, war die Engerlingsdichte wieder relativ hoch, nahm nach der Aktion von 1966 wieder ab, um anschliessend bis 1972 wieder zuzunehmen. 1975 wurde keine Dichte erhoben.

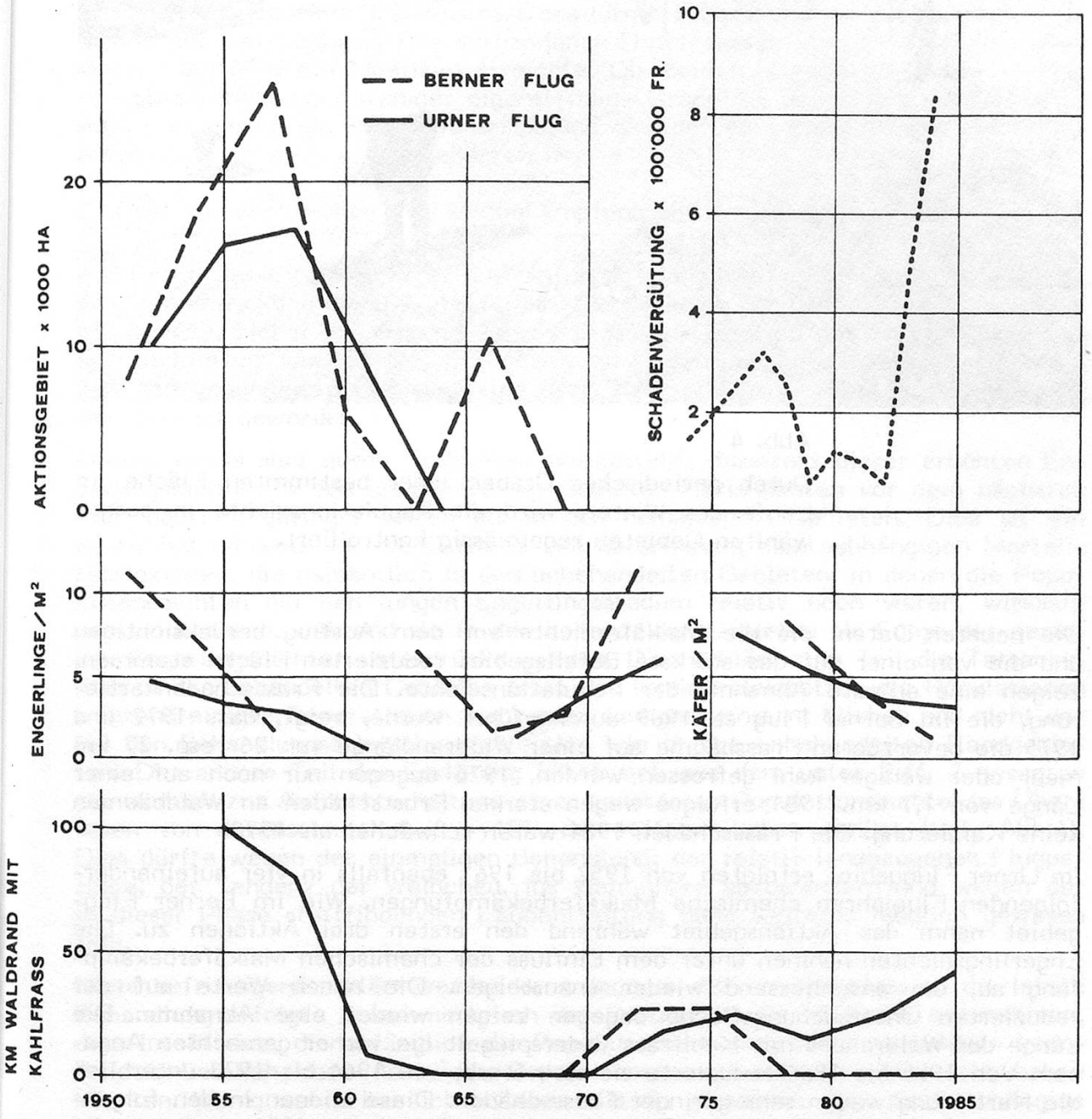


Abb. 3

Das Maikäferauftreten im Kanton Thurgau, dargestellt anhand verschiedener Parameter.



Abb. 4

Durch periodisches Graben einer bestimmten Fläche im Laufe des Winters wird die Populationsdichte in ausgewählten Gebieten regelmässig kontrolliert.

Die neueren Daten, die die Maikäferdichte vor dem Ausflug berücksichtigen und die von einer auf das stärkste Befallsgebiet reduzierten Fläche stammen, zeigen eine erneute Abnahme der Populationsdichte. Die Frassschadenkartierung, die im Berner Flug ab 1969 durchgeführt wurde, zeigt, dass 1972 und 1975 die bevorzugten Frassbäume auf einer Waldrandlänge von 26 resp. 27 km mehr oder weniger kahl gefressen wurden, 1978 dagegen nur noch auf einer Länge von 1,7 km. 1981 erfolgte wegen starken Frostschäden an Waldbäumen keine Kartierung. Die Frassschäden 1981 waren schwächer als 1978.

Im Urner Fluggebiet erfolgten von 1952 bis 1961 ebenfalls in vier aufeinanderfolgenden Flugjahren chemische Maikäferbekämpfungen. Wie im Berner Fluggebiet nahm das Aktionsgebiet während den ersten drei Aktionen zu. Die Engerlingsdichten nahmen unter dem Einfluss der chemischen Maikäferbekämpfung ab, um anschliessend wieder anzusteigen. Die neuen Werte auf der reduzierten Untersuchungsfläche dagegen zeigen wieder eine Abnahme. Die Länge des Waldrandes mit Kahlfrass widerspiegelt die vorher gemachten Angaben. Von 1955 bis 1961 reduzierte sie sich stark, von 1964 bis 1970 unterblieb die Kartierung wegen sehr geringer Frassschäden. Diese stiegen in den folgenden Flugjahren wieder an. Nach einem leichten Rückgang 1971 erreichte die Länge der stark befressenen Waldränder 1985 42 km.

Aus populationsdynamischer Sicht lassen sich diese Angaben etwa folgendermassen interpretieren.

Der Urner Flug durchlief in den 50-er Jahren eine Gradation, deren Zusammenbruch 1961 erfolgte. Daran schloss sich eine Latenzperiode von zwei bis drei Generationen an. 1973 setzte eine erneute Gradation ein, deren Ende zur Zeit noch nicht abzuschätzen ist. Die Ausdehnung des Fluggebietes kommt deutlich in der Zunahme der Länge der kahlgefressenen Waldränder zum Ausdruck, jedoch nicht bei den Resultaten der Maikäfergrabungen, da dieselben konstant im Zentrum des traditionellen Befallsgebietes erfolgen.

Im Berner Flug ist die Unterteilung in Gradations- und Latenzphasen weniger deutlich. Sicher ist, dass dieser Flug in den 50er Jahren ebenfalls eine Gradation durchlief mit dem Höhepunkt 1957. Der anschliessende Rückgang erreichte jedoch nicht das Ausmass des Urner Fluges, insbesondere fehlte eine eigentliche Latenzphase. Die vorhandenen Daten lassen darauf schliessen, dass dieser Flug 1969 ein Minimum erreichte. Die beiden folgenden stärkeren Flüge können als mehr oder weniger eigenständige Gradation angesehen werden. 1978 setzte wiederum ein Populationsrückgang ein, der eine Latenzphase einleitete, deren Ende noch nicht abzuschätzen ist.

Einfluss der chemischen Maikäferbekämpfung auf den Massenwechsel

Die Frage des Einflusses der Bekämpfungsaktionen auf die Populationsdynamik des Maikäfers kann mangels detaillierter Unterlagen nur unvollständig beantwortet werden. Sicher ist, dass in den behandelten Gebieten die Engerlingsdichten nach dem Flug deutlich geringer waren als in den unbehandelten Randgebieten. Aus den behandelten Gebieten sind denn auch praktisch keine Engerlingsschäden bekannt geworden.

Ebenso wurde aber durch Grabungen festgestellt, dasstrotz dieser erhöhten Engerlingsdichten in den unbehandelten Gebieten Käferdichten vor dem nächsten Flug deutlich geringer waren als in den behandelten Gebieten. Dies ist ein deutlicher Hinweis auf die Existenz von natürlichen, dichteabhängigen Mortalitätsfaktoren, die namentlich in den unbehandelten Gebieten, in denen die Populationsdichten bei den jungen Engerlingsstadien relativ hoch waren, wirksam werden konnten, während sie in den behandelten Gebieten als Folge der geringen Engerlingsdichten unterdrückt wurden. Dies erklärt zum Teil die Tatsache, dass in den behandelten Gebieten trotz des Insektizideinsatzes die Populationen während einiger Generationen mehr oder weniger konstant blieben und nicht unter den Behandlungsschwellenwert fielen wie in den unbehandelten Randgebieten. Der andere Teil der Erklärung leitet sich aus dem unter Ziff. 2 gesagten ab, wonach zur Aufrechterhaltung einer konstanten Populationsdichte das Überleben von durchschnittlich 5 - 10% der Käferweibchen genügt (Vgl. Abb.1). Dies dürfte wegen der einmaligen Behandlung, der relativ langezogenen Flugperiode, der Tendenz der Weibchen, ins Waldinnere abzuwandern und wegen der in dieser Phase stattfindenden Laubentfaltung ohne weiteres möglich gewesen sein.

Nicht befriedigend erklärt werden kann dagegen der im Anschluss an die letzte Behandlung erfolgte Zusammenbruch der Population. Es ist kaum anzunehmen, dass Insektizide, die anfänglich die Populationszunahme nicht verhindern konnten, schliesslich doch noch den Populationszusammenbruch verursacht haben könnten. Wenig wahrscheinlich ist ebenfalls die Annahme, dass dichteabhängige Mortalitätsfaktoren, die ja, wie bereits dargelegt, durch die Insektizidanwendungen unterdrückt wurden, für den Rückgang veranwortlich waren.

Aufgrund der vorhandenen Unterlagen kann festgehalten werden, dass die Insektizidanwendungen den Ablauf dieser Massenvermehrung kaum feststellbar,

beeinflussten dass also eine gewisse Eigendynamik der Maikäferpopulationen erhalten blieb. Die Tatsache, dass die Populationen in den beiden Fluggebieten nach der intensiven chemischen Bekämpfung bald wieder erstarkten, widerlegt auch die verbreitete Auffassung, wonach die chemische Maikäferbekämpfung für den in weiten Gebieten beobachteten Rückgang verantwortlich sei. Die neueren Untersuchungen zeigen, dass trotz der chemischen Maikäferbekämpfung das ganze Spektrum der natürlichen Feinde vorhanden ist, so dass auch diesbezügliche Nachwirkungen der Insektizidanwendungen ausgeschlossen werden können.

Die Ursachen der Populationsschwankungen

Zivilisatorische Einwirkungen

Als ideale Brutgebiete des Maikäfers müssen Dauerwiesen angesehen werden. An diesen Standorten kann die mehrjährige Entwicklung unbeeinflusst durch Bodenbearbeitung und bei vielseitigem optimalen Nahrungsangebot erfolgen. Alle Veränderungen, die auf Kosten der Dauerwiesen erfolgen, sind deshalb als maikäferfeindlich zu beurteilen. Aus dieser Sicht können wir auch gewisse Erscheinungen interpretieren, die in Abb.2 dokumentiert sind. So dürfte die Dichtezunahme der Maikäferpopulationen, die um die Jahrhundertwende einsetzte und ihren Höhepunkt in den 50-er Jahren erreichte, sowie das gleichzeitige Zurückgehen der Periodizität ihre Ursache in einer geänderten Bewirtschaftung haben. Konkret wären anzuführen: Intensivierung von Düngung und Nutzung, sowie die Verminderung der Ackerfläche bis zum zweiten Weltkrieg.

Entsprechend lässt sich der Rückgang der Maikäfer seit den 50-er Jahren erklären: Abnahme des Kulturlandes, Zunahme von Ackerland auf Kosten von Dauerwiesen, Mechanisierung und Intensivierung der Landwirtschaft, um nur einige der möglichen Faktoren zu nennen.

Analog kann die gegenwärtige Maikäfersituation im Thurgau interpretiert werden. Das traditionelle Berner Fluggebiet im Westen des Kantons liegt zu einem grossen Teil in einem Gebiet, das seit den 60-er Jahren keine ackerbauliche Intensivierung erlebte. Im Bezirk Diessenhofen, der in den 50-er und 60-er Jahren am häufigsten von Maikäfern betroffen wurde, lag 1955 der Anteil an Naturwiesen an der landwirtschaftlichen Nutzfläche bei 42 %, jener des Ackerlandes bei 39%. Bis 1980 verringerte sich der Naturwiesenanteil auf 17%, während gleichzeitig jener des Ackerlandes auf 68 % anwuchs. Diese Entwicklung setzte sich seit 1980 fort. Heute treten Maikäfer in diesem Bezirk und seiner Nachbarschaft kaum mehr in Erscheinung. Einzig auf dem naturwiesenreichen Seerücken sind noch stärkere Populationen vorhanden.

Anders im Urner Fluggebiet. Dieses dehnt sich über ein Gebiet aus, in dem Naturwiesen und Obstbau vorherrschen. Dabei sind Obstanlagen vom Maikäfer aus gesehen ähnlich günstige Brutgebiete wie Dauerwiesen. Dieser Flug durchlief bis in die erste Hälfte der 70er Jahre eine dem Berner Flug entsprechende Entwicklung, dehnte sich seither aber stark aus.

Einwirkungen des Klimas

Die Wirkung des Klimas auf den Massenwechsel des Maikäfers war verschiedentlich Gegenstand von Untersuchungen. Nach SCHWERDTFEGER und DARUP (1955) besteht ein Zusammenhang zwischen Massenvermehrung und Temperatur, jedoch nicht Feuchtigkeit (Niederschlag). Sie stellten fest, dass der Beginn von Massenvermehrungen (Progradation) häufig mit überdurschnittlich warmem Mai-

wetter zusammen fiel, das Ende der Massenvermehrung (Reprogradation) dagegen mit überdurchschnittlich kaltem Maiwetter. Nach RICHTER (1966) besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Sommertemperatur im Flugjahr und der Populationsentwicklung. Überdurchschnittliche Temperaturen in der Zeit zwischen dem 21. Juli und dem 31. August (Periode des ersten Larvenstadiums) hatten nach seinen Beobachtungen einen starken Flug zur Folge, unterdurchschnittliche dagegen einen schwachen.

In Grenzlagen können klimatische Einwirkungen offenbar dazu führen, dass die Entwicklung ganzer Populationen oder Teilen davon verlängert oder auch verkürzt wird. ZWEIGELT (1927) führt dazu einige Beispiele für Flugjahrsverschiebungen an, bei denen infolge extremer klimatischer Einwirkungen der vierjährige Zyklus während einer Generation in einen dreijährigen umgewandelt wurde und umgekehrt.

Wirkung dichteabhängiger Faktoren

Die in Abb. 2 zum Ausdruck kommenden langphasigen und kurzphasigen Populationsschwankungen sind bei Insekten verbreitet. Derartige sogenannte periodische Fluktuationen haben ihre Ursache in dichteabhängigen Regulationsfaktoren. Beim Maikäfer stehen zwei derartige Faktorenkomplexe zur Diskussion: Einerseits die Nahrung der Engerlinge und andererseits Infektionskrankheiten insbesondere die Weisse Muskardine, verursacht durch den Beauveria brogniartii.

Nahrung

Die Nahrungstheorie (SCHÜTTE 1976) besagt, dass bei Vorhandensein einer genügenden Menge geeigneter Nahrungspflanzen (namentlich Löwenzahn) die Entwicklungsbedingungen für den Maikäfer günstig sind und seine Populationsdichte steigt. Mit zunehmender Dichte werden die Nahrungspflanzen immer seltener und die Entwicklungsbedingungen verschlechtern sich schliesslich derart, dass die Populationen zusammenbrechen.

Ein Hinweis, dass Nahrungsmangel die Ursache von Populationszusammenbrüchen sein könnte, ergibt sich aus Beobachtungen in Norddeutschland, wonach die Grösse von Maikäfern im Verlauf der Retrogradation abnimmt. In einem Beispiel wurde im Verlauf von vier Generationen eine Abnahme auf 56% der Ausgangsgrösse festgestellt (SCHWERDTFEGER und DARUP 1955).
Unsere eigenen Beobachtungen und Untersuchungen lassen derartige Zusammenhänge nicht oder nur undeutlich erkennen. Zwischen Löwenzahndichte und Maikäfer- resp. Engerlingsdichte konnte bisher kein Zusammenhang festgestellt werden, ganz abgesehen von der Schwierigkeit, diesen Zusammenhang frei von Pflege- und Nutzungseinflüssen zu erhalten.

Selbst in Wiesen, die versuchsweise mit verschiedenen Herbiziden zur Ausschaltung von Löwenzahn und teilweise anderen zweikeimblättrigen Pflanzen behandelt wurden, liess sich kein Effekt auf den Engerlingsbesatz nachweisen (KELLER et al., 1983) Bezüglich des Volumens der Käfer stellten wir im Retrogradationsgebiet des Berner Fluges während zwei Generationen eine leichte Zunahme von 5% bei den Männchen und 7% bei den Weibchen fest.

Krankheiten

Die "Krankheitstheorie" basiert auf der Tatsache, dass pathogene Mikroorganis-

Tab. 3 Beispiele für die Änderung der Populationsdichte im Zusammenhang mit dem Auftreten von Pilzkrankheiten in ausgewählten Populationen

Beispiel	Standort Jahr	Parameter	1. Generation Imagines	L 2	2. Generation Imagines	2	3. Generation	4. Generation
1	Eschenz	Individuen m^2	13,0	30,4	3,6		2,8	
	1978-1981	Infektionsrate %		29,1	7,7	44,4		
2	Buhwil	Individuen m^2	5,8	19,4	2,6	10,4	2,7	
	1979-1982	Infektionsrate %		18,3	14,6*	27,3	14,2*	
3	Altnau	Individuen m^2	10,9		2,7		2,6	2,1
	1976-1985	Infektionsrate %	2,6*		24,3*		15,3*	20,6*
4	Berner Flug	Individuen m^2	8,6		4,3		1,3	
	1978-1984	Infektionsrate %			29,6* (10.80)		14,8* (5-34)	
5	Urner Flug	Individuen m^2	7,0		3,9		2,9	
	1979-1985	Infektionsrate %			9,5* (4-15)		24,3 (15-40)	

* schwärmende Käfer (ohne Versuche)

men die wichtigste biotische Mortalitätsursache darstellen. Sie besagt im Prinzip dasselbe wie die Nahrungstheorie: Im Verlauf der Progradation nimmt die Dichte von pathogenen Organismen derart zu, dass sie zu Epizootien (Seuchen) und schliesslich zum Zusammenbruch der Populationen führt.

Die bisherigen Ergebnisse unserer seit 1976 im Kanton Thurgau laufenden Untersuchungen stützen in der Tat diese Theorie. In Tab. 3 sind einige Beispiele von Populationsdichteänderungen und natürlichem Pilzauftreten zusammengefasst. Beispiel 1, dessen Infektionsraten ausschliesslich an ausgegrabenen Individuen bestimmt wurden, lässt den starken Infektionsdruck vor allem auf die Larven erkennen sowie den daraus resultierenden Dichterückgang. Im Unterschied zu Beispiel 1 wurden in Beispiel 2 die Infektionsraten bei schwärmenden Käfern bestimmt. Diese lassen erkennen, dass ein Zusammenhang mit den an Engerlingen ermittelten Infektionsraten besteht. Der hohe Infektionsdruck hatte eine grosse Engerlingsmortalität zur Folge, die aber nur zu Beginn der Beobachtungen einen Dichterückgang bewirkte. Bemerkenswert ist der Umstand, dass in der zweiten und dritten Generation sowohl die Dichten der Imagines wie deren Infektionsraten annähernd konstant blieben. Diese Erscheinung finden wir wiederum in Beispiel 3. Es scheint als würden Infektionsraten bei schwärmenden Käfern von etwa 15 bis 25% zur Stabilisierung der Populationen bei einer Dichte von zwei bis drei Käfern je m^2 führen.

In den Beispielen 4 und 5 werden die Dichteveränderungen im ganzen Fluggebiet oder Teilen davon mit den Infektionsraten von schwärmenden Käfern verglichen, die an verschiedenen Konzentrationsstellen eingesammelt wurden. Im Berner Fluggebiet trat während der Beobachtungsperiode ein starker Populationsrückgang ein, der vor allem in der zweiten Generation von einem starken Pilzauftreten begleitet war mit Infektionsraten bis 80%. Im beobachteten Teil des Urner Fluggebietes war ebenfalls ein Dichterückgang zu verzeichnen, der mit einem Anstieg des Infektionsdruckes einherging und in der dritten Generation zu Infektionsraten zwischen 15 und 40% führte. Möglicherweise lässt sich aufgrund des Gesundheitszustandes schwärmender Käfer die Populationsentwicklung voraussagen. Dieser Zusammenhang ist allerdings noch zu erhärten.

Für praktische Aspekte am bedeutsamsten ist die Erkenntnis, dass Pilzkrankheiten tatsächlich wichtige natürliche Regulierungsfaktoren darstellen, die Populationszusammenbrüche herbeiführen können. Dies wurde in der Zwischenzeit auch bereits experimentell im Rahmen von Versuchen zur biologischen Engerlingsbekämpfung nachvollzogen (vgl.Kapitel "Biologische Bekämpfung")

Literatur

HEER, O. (1841): Über geographische Verbreitung und periodisches Auftreten der Maikäfer. Landw. Abhandlung 3 - 33.

HORBER, E. (1957): Rentiert die chemische Bekämpfung des Maikäferengerlings (Melolontha vulgaris F.) in Wiesland? Mitt. Schweiz. Landw. 5 149 - 158.

KELLER, S. , KELLER, E. und IMOLA, G., (1983): Lassen sich Maikäferengerlinge durch Herbizide bekämpfen? Mitt. Schweiz. Landw. 31, 82 - 88.

RICHTER, G. (1966): Prognose zum Massenwechsel des Maikäfers. Arch. Pflanzen 2, 195 - 216.

SCHÜTTE, F. (1976): Begründung von Untersuchungen zur Populationsdynamik der Maikäfer (Melolontha L. und M. Hippocastani, F.) Z. Pfl. Krankh. und Pfl.schutz 83, 146 - 158.

SCHWERDTFEGER, F. und DARUP, J. (1955): Untersuchungen über den Massenwechsel des Maikäfers. Allg. Forst- und Jagdzeitschrift 126, 162 - 175.

ZWEIGELT, F. (1927):Zur Periodizität des Maikäfers. Z. ang. Ent. 12, 123-137.