

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 120 (1969)

Heft: 11

Artikel: Der Einfluss der Ipidenfauna auf die Entwicklung der Struktur von Naturwäldern in den Westkarpaten

Autor: Stolina, M.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-767750>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 14.01.2026

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

Der Einfluß der Ipidenfauna auf die Entwicklung der Struktur von Naturwäldern in den Westkarpaten

Von M. Stolina, Zvolen

Oxf. 181.42:152:453

(Fakultät für Forstwirtschaft, Zvolen, CSSR)

I. Problematik und Arbeitsmethodik

Die naturnahen Gebirgswälder der slowakischen Westkarpaten sind auf großen Flächen durch Waldgemeinschaften charakterisiert, die im Sinne der typologischen Konzeption nach Zlatník zu der Tannen-Buchen- bis Fichten-Vegetationsstufe gehören. Diese Wälder haben ein Ausmaß von 100 000 ha. Sie werden in sehr zurückhaltender Weise genutzt. Die Strukturentwicklung verläuft in ihnen weitgehend, in Waldreservaten völlig, unter der Wirkung der Naturfaktoren.

Die Strukturgeneese naturnaher Gebirgswälder wurde bisher besonders in Reservaten vorwiegend vom Standpunkt der Waldbau-Produktionsaspekte (bei uns zum Beispiel Korpel, Rehak, Priesol und Randuska) untersucht. Die Bedeutung des Einflusses einzelner Faktoren, die die Strukturentwicklung dieser Wälder beeinflussen, wurde dagegen nur selten näher analysiert. Dies trifft besonders für Einflüsse der Fauna zu. Die zu diesen Gesellschaften gehörenden Tiere wurden bis jetzt lediglich von zoologisch-entomologischen Gesichtspunkten her untersucht (zum Beispiel Pfeffer, 1932; Schimitschek, 1952/53). Erhöhte Aufmerksamkeit konzentrierte sich etwa auf die Bedeutung einiger Ipinae-Arten, die das Absterben von Gebirgsschutzwäldern oder anderer natürlicher Naturwälder (Komárek, 1924) verursachen. Die Frage des Einflusses der Borkenkäfer auf die Strukturentwicklung und damit auch auf Genese von natürlichen Gebirgswäldern wurde, jedenfalls in der Slowakei, bisher nicht untersucht, obwohl das Bestehen solcher Zusammenhänge keinem Zweifel unterliegt.

Überwiegende Teile natürlicher Gebirgswälder werden bei uns von Fichten gebildet. Deshalb befaßt sich die vorliegende Untersuchung mit den Borkenkäferarten der Fichte; diese Käferarten erweisen sich denn auch als eine der bedeutendsten biotischen, die Entwicklungsstruktur dieser Wälder beeinflussenden Komponenten.

Die Untersuchungen gingen von folgender *Fragestellung* aus:

1. Welchen Anteil haben die einzelnen Borkenkäferarten an der Strukturgestaltung dieser Gebirgswälder und welche ist ihre jeweilige Bedeutung?

2. Welchen Einfluß haben die mit Hilfe typologischer Einheiten definierten Umweltbedingungen auf das Vorkommen und das gegenseitige Mengenverhältnis, die Vergesellschaftung, der verschiedenen Borkenkäferarten?
3. Welche Bedeutung ist den einzelnen Borkenkäferarten hinsichtlich der Strukturierung bestimmter Entwicklungsphasen von Gebirgswäldern unter besonderer Berücksichtigung der soziologischen Stellung ihrer Bestandeselemente zuzuschreiben?

Als Untersuchungsobjekt dienten verschiedene Wälder des slowakischen Erzgebirges, der Nieder-Tatra und der Hohen Tatra, die standörtlich den Waldtypengruppen *Abieto-Fagetum* (AF), *Fageto-Abietum* (FA), *Acereto-Piceetum* (AcP), *Fagetum abietino-piceosum* (Fap), *Abieto-Piceetum* (AP), und *Sorbeto-Piceetum* (SP) zugeordnet werden können.

Zur Bewertung der Struktur der Bestände und ihrer Dynamik diente die waldbauliche Klassifizierung nach Leib und gut (1959) und Weck (1950), die von Korpel (1958, 1967) und Rehak (1952, 1964) unseren Verhältnissen angepaßt wurden. Bei der Klassifikation der Umweltbedingungen wurden die von Zlatnik (1959, 1966) formulierten Waldtypen und Waldtypengruppen angewendet. Die Bestimmung der Borkenkäferarten erfolgte, gestützt auf gefangene Imagos, mit Hilfe von Tabellen (Pfeffer, 1955) und gestützt auf Fraßbilder.

II. Anteil und Bedeutung der einzelnen Borkenkäferarten bei der Strukturgestaltung natürlicher Gebirgswälder

Die *Zahl der Borkenkäferarten*, denen die Fichte in Mitteleuropa als Wirtsbäum dient, wird je nach Autor als beträchtlich schwankende Größe angegeben. Sie ist abhängig vom geographischen Bereich, auf den sich die Angaben des jeweiligen Autoren beziehen, und vom berücksichtigten Artenkreis; die Gebundenheit der jeweiligen Art an die Fichte ist je nach Grad ihrer oligo- bzw. polyphagen Lebensweise verschieden. So führt zum Beispiel Balachowsky (1949) für Mitteleuropa 35 Arten an. Karpinsky und Strawinsky (1948) und analog Nunberg (1928) geben dagegen für Polen 44 Arten an, jedoch sind nach ihnen bloß 26 Arten lediglich an die Fichte gebunden. In der Hohen Tatra und im polnischen Teil der Karpaten erwähnen die gleichen Autoren 23 für die Fichte typische Arten. Pfeffer (1932, 1955) findet für das ganze Gebiet der CSSR 27 für die Fichten typische Arten; in Gebirgslagen von über 1000 m ist aber nur mit 17 Borkenkäferarten, die ausschließlich an die Fichtenbestände gebunden sind (Pfeffer, 1955), zu rechnen.

In naturnahen Gebirgswäldern der Slowakei wurden insgesamt 25 Borkenkäferarten (Tab. 1) festgestellt, die für Fichte als typisch zu betrachten sind. Da sich die Untersuchungsobjekte auf Höhenlagen von 850 bis 1450 m ü. M. erstrecken, sind die in dieser Untersuchung festgestellten Borkenkäferarten im Sinne der geographischen Klassifikation nach Pfeffer (1955)

sowohl zu den Hügellandarten (850 bis 900 m) wie zu den Bergwälderarten (900 bis 1200 m) als auch zu den Arten der zusammenhängenden Wälder der oberen Waldgrenze (über 1200 m) zu rechnen. Daraus erklärt sich auch der Unterschied der bei der Untersuchung gefundenen Artenzahlen gegenüber den Angaben von Pfeffer (1955).

Als bedeutsam für die Strukturentwicklung der Fichtenbestände können nur solche Arten von Borkenkäfern sein, die lebende Bäume befallen (vgl. Tab. 1). Arten, die erst sekundär bereits angegriffene Bäume befallen oder die abgestorbenen Baumteile und Bäume befallen, dürfen aus der Sicht der Frage nach ihrem strukturgestaltenden Einfluß als indifferent betrachtet werden (Tab. 1).

Oft ist es nicht leicht, eine scharfe Abgrenzung zwischen «primär» und «sekundär» befallenden Borkenkäferarten zu treffen. Es gibt Arten, die sich einwandfrei der ersten (zum Beispiel *Ips amitinus*) bzw. der zweiten Gruppe (zum Beispiel *Dryocoetes autographus*) zuteilen lassen. Es gibt aber Arten, die bald in der ersten, bald in der zweiten Gruppe erscheinen. Ein Beispiel dafür bietet *Xylechinus pilosus*, dessen Imagos in der Rinde von Bäumen gefunden wurden, die noch grüne Äste und lebenden Bast aufwiesen. Larven und generationsgründende Imagos der gleichen Art sind aber auch in der Rinde abgestorbener Bäume festgestellt worden. Ähnlich verhielten sich Arten der Gattung *Polygraphus*, die Bäume mit verminderter Vitalität angreifen, wobei häufig das endgültige Absterben voraussehbar ist.

Der Einfluß der einzelnen Borkenkäferart auf die Strukturentwicklung von Waldbeständen ist im weiteren abhängig vom Grad ihrer Aggressivität. Diese ist einerseits arttypisch, anderseits ist sie durch die Umweltbedingungen bzw. durch baumvitalitätsbedingende Faktoren beeinflußt. So erweist sich sowohl in der Hügelland- wie in der montanen Zone *Ips typographus* als sehr aggressiv. Seine Wirkung beschränkt sich nicht nur auf die Gestaltung der Bestandesstruktur, sondern erstreckt sich häufig auf die Destruktion von Beständen. In der Zone der oberen Waldgrenze ist der Aggressivitätsgrad dieser Art dagegen deutlich herabgesetzt. Im Unterschied zu den vorerwähnten Zonen ist seine Wirkung hier ausschließlich strukturgestaltend. Wo *Ips typographus* dennoch bestandeszerstörend auftritt, sind weitere abiotische Faktoren wie Wind, Rauhreif, Lawinen und ähnliches mit im Spiel.

Im Gegensatz dazu erweist sich *Polygraphus polygraphus* und ihm verwandte Arten besonders in der montanen und in der Zone der oberen Waldgrenze als weniger aggressiv. Diese Feststellung läßt sich vor allem aus der Tatsache ableiten, daß er in diesen Zonen trotz seiner erheblichen Frequenz und Abundanz als ausschließlich die Struktur beeinflussender Faktor auftritt. Er wird somit zum bedeutenden Faktor für die natürliche Dynamik naturnaher Gebirgswälder. Bestandeszerstörungen, wie sie *Ips typographus* verursachen kann, waren für *Polygraphus-polygraphus* in den erwähnten Zonen in keinem Falle zu beobachten.

Die als «indifferent» bezeichnete Borkenkäfergruppe nimmt keinen Einfluß auf die Strukturgestaltung naturnaher Gebirgswälder, indem von dieser Seite her kein selektives Eingreifen in die natürliche Baumzahlabnahme erfolgt. Ihre Bedeutung liegt vielmehr in der Tatsache, daß die eine der primären Synusienkomponenten innerhalb der großen Organismengruppe darstellt, die abgestorbene Bäume zerstört. Als bedeutende Vertreter der Gruppe der Indifferenten sind in diesen Gebieten die Arten der Gattung *Hylurgops* und *Dryocoetes* zu nennen.

Die Einteilung der Borkenkäfer in die Gruppen

- der die Entwicklung der Bestandesstruktur aktiv oder passiv beeinflussenden Arten und
- der sogenannten indifferenten Arten

hat nicht nur theoretische, sondern auch praktische Bedeutung. Eine solchermaßen vorgenommene Einteilung weist auf die Bedeutung hin, die das Eingreifen der indifferenten Arten auf stehende und liegende Bäume und ihre Teile hat, und zugleich macht sie eindeutig klar, wie die Borkenkäfer vom Standpunkt des Forstschutzes zu bewerten sind.

III. Vergesellschaftung der Borkenkäferarten in Abhängigkeit der Umweltbedingungen

Die einzelnen Baumteile werden, wo ein Borkenkäferangriff erfolgt, von verschiedenen, für den jeweiligen Baumteil spezifischen Arten befallen und besiedelt. So entstehen Vergesellschaftungen von Arten, die einen lebenden Baum besiedeln. Ähnliche Kombinationen ergeben sich auch bei den Borkenkäfern, die die absterbenden und abgestorbenen Bäume besiedeln. Der Charakter solcher Artenkombinationen von Borkenkäferarten ist abhängig von den Baumeigenschaften und den jeweiligen Umweltbedingungen, in denen sich der Baum befindet.

Diesen Fragen hat sich eine ganze Reihe von Autoren gewidmet. Für die hier untersuchten Verhältnisse sind am bedeutendsten die Studien von Pfeffer (1932, 1949, 1955), Karpinsky und Strawinsky (1948), Schimitschek (1952), Stark (1952), Endrödi (1958) und Chararas (1962). Die Untersuchung der Vergesellschaftung der Borkenkäfer vom typologischen Standpunkt war bei uns erleichtert, weil der ganze tschechoslowakische Teil der Westkarpaten, gestützt auf die Konzeption Zlatnik, einheitlich typologisch bearbeitet ist.

Zlatniks typologische Einheiten (Waldtypen und ihre Gruppen) charakterisieren, da sie Komplexe von Waldbiogeozönosen darstellen, die Existenzbedingungen nicht nur der Waldbauarten, sondern auch anderer Angehöriger dieser Gemeinschaften, also auch die für die Baumarten typischen Borkenkäfer (Stolina, 1959). Aus diesem Grund war es naheliegend, für die mit dieser Studie verfolgten Ziele die bereits vorliegende typologische Bearbeitung auszunutzen.

Die Tabellen 2 bis 7 vermitteln eine Übersicht der festgestellten Borkenkäferarten sowie ihrer Gruppierung nach den entsprechenden Waldtypengruppen, nach den Brusthöhendurchmessern und dem Charakter des Angriffes der einzelnen Borkenkäferarten. Es geht daraus hervor, daß zwar keine wesentlichen Unterschiede in der Gruppierung der Arten zwischen den einzelnen Waldtypengruppen bestehen; dagegen ändert sich die Bedeutung der einzelnen Arten. Besonders markant erscheint dieser Unterschied bei den für die Strukturgestaltung wichtigen Arten (*Ips typographus*, *Ips amitinus*, *Pityogenes chalcographus*, *Polygraphus polygraphus*, *Polygraphus subopacus*). Ähnliche Unterschiede kann man auch bei den einzelnen Arten von Indifferenten feststellen (*Dryocoetes autographus*, *Dryocoetes hectographus*, *Hylurgops palliatus*, *Hylurgops glabratus*).

Beide Arten der Gattung *Ips*, *Pityogenes chalcographus* und die Arten der Gattung *Pityophthorus* sind ausgeprägte Komponenten der Fichtengesellschaften in den Waldtypengruppen AF, FA. Hier kommen ihre Lokalpopulationen bei Frühlings- sowie bei Sommerangriffen zur Geltung. Ihre Wirkung auf die Strukturentwicklung der Bestände ist relativ gering, soweit es sich um Bestände mit guter Vitalität handelt. Ihre Bedeutung steigt jedoch an, wenn exogene Wirkung, wie Schneebrech, Windwurf usw., Störungen verursachen.

In solchen Fällen, besonders wenn der ursprüngliche Charakter des Bestandesschlusses Veränderungen erfährt, wird das bisher bestehende Gleichgewicht stark gestört. Die Borkenkäferarten entwickeln sich von einem, vor dem störenden Ereignis wenig wirksamen zu einem destruktiven, die bestehende Struktur des Bestandes oft völlig zerstörenden und eine sekundäre Sukzession der Waldgesellschaften hervorrufenden Faktor.

Eine ähnliche Funktion erfüllen diese Arten auch in den anderen Waldtypengruppen. Es ist zu betonen, daß ihre Gesamtbedeutung mit der Temperaturabnahme und mit der Zunahme der Niederschläge (zum Beispiel AF: 6–4 °C, 800–1100 mm; AP: 5–2 °C, 700–1400 mm; SP und AcP: 4–1 °C, 1000–1400 mm jährliche Niederschläge) sinkt. Der größte relative Rückgang ihrer Bedeutung liegt in ihrem Einfluß auf die Genese der Bestandesstruktur. Die relative Zunahme dieser Bedeutung kann man jedoch hinsichtlich der destruktiven Einwirkung auf die Bestände feststellen, was mit der Zunahme des Einflusses von mechanisch wirkenden abiotischen Faktoren auf die Bestände (Wind, Rauhreif, Lawinen) in höheren Lagen und mit dem Anwachsen der Populationsdichte der lokalen Borkenkäferpopulationen durch den Überflug von Populationen aus niedrigeren Lagen zusammenhängt.

Die Funktion eines die Entwicklung der Bestandesstruktur beeinflussenden Faktors besitzen in allen Waldtypengruppen vor allem die Arten der Gattung *Polygraphus*. In bezug auf die ökologische Amplitude ist *Polygraphus polygraphus*, der sich in allen Waldtypengruppen behauptet, am bedeutendsten, und bloß in SP und AcP weicht seine Stellung der Art *Polygraphus subopacus*.

Tab. 1

Uebersicht über Borkenkäfer, die die Fichte
naturnaher Gebirgswälder des slowakischen Teiles der Karpaten befallen

Bezeichnung	Abkürzung	Einfluss auf die Bestandes-Struktur		Angegriffener Baumteil				
		bedeutend	indifferent	Wurzel	Stamm-anlauf	Stamm	Gipfel	Aeste
<i>Hylastes cunicularius</i>	H.cu		+	+				
<i>Hylastes rotundicolis</i>	H.ro		+	+				
<i>Hylastes aterrimus</i>	H.at		+	+				
<i>Trypodendron lineatum</i>	T.li		+	(+)	+	+	(+)	(+)
<i>Dryocoetes autographus</i>	D.au		+		+	+		
<i>Dryocoetes hecographus</i>	D.he		+		+	+		
<i>Orthomicus laricis</i>	O.la		+		+	+		
<i>Ips typographus</i>	I.ty	+						
<i>Ips amitinus</i>	I.am	+				+	+	
<i>Polygraphus polygraphus</i>	P.po	+				+	+	
<i>Hylurgops palliatus</i>	H.pa		+			+	(+)	
<i>Hylurgops glabratus</i>	H.gl		+			+		
<i>Xylechinus pilosus</i>	X.pi	(+)	+			+	+	
<i>Dendroctonus micans</i>	D.mi	+				+	+	
<i>Polygraphus subopacus</i>	P.su	+				+	+	
<i>Polygraphus grandiclava</i>	P.gr	(+)				+		
<i>Pityogenes chalcographus</i>	P.ch	+				+	+	+
<i>Pityophthorus pityographus</i>	P.pi	+				+	+	+
<i>Pityophthorus exultus</i>	P.ex	+						+
<i>Crypturgus pusillus</i>	C.pu		+		+	+	(+)	
<i>Crypturgus hispidulus</i>	C.hi		+			+	(+)	
<i>Crypturgus cinnereus</i> var. <i>subcribrosus</i>	C.ci		+			+	(+)	
<i>Phthorophloeus spinulosus</i>	P.sp		+				+	+
<i>Cryphalus abietis</i>	C.ab	+						+
<i>Cryphalus saltuarius</i>	C.sa	+						+

Durchmesser 1,3		über 25 cm		15 - 25 cm		bis 15 cm	
Befall am Baum		Frühling		Sommer		Frühling	
Teil	unterer Baum	I.ty	+++	I.ty	+(+)	P.po	+(+)
			-	I.am	+(+)	P.ch	+++
Stiel	oberer Baum	I.ty	+++	P.ps	+(+)	P.ch	++
		I.am	+(+)	P.ch	++	P.pi	+++
Griffler	Griffler	I.ty	+++	P.pi	+	P.ch	++
		I.am	++	I.am	+	P.pi	+++
Aeste	Aeste	P.ch	+++	P.ch	+++	P.pi	+++
		P.pi	++	P.pi	++	C.ab	++
2) Nächst. Frühling:	2) Nächst. Frühling:	P.pi	++	P.pi	++	P.pi	++
		P.ex	+	C.ab	++	C.ab	++
3) wie ad 2)	3) wie ad 2)	C.ab	+(+)	P.pi	++	C.ab	+
		P.sp	+	C.ab	++	C.ab	+
3) wie ad 2)	3) wie ad 2)	T.li	+++	T.li	++(+)	P.pi	++
		H.pa	++(+)	H.pa	++	H.pa	+
3) wie ad 2)	3) wie ad 2)	O.la	+(+)	D.au	+	D.au	+
		D.au	+	C.hi	+	C.hi	+
3) wie ad 2)	3) wie ad 2)	C.pu	+	C.pu	+	C.pu	+
		C.hi	+	C.hi	+	C.hi	+

- 1) Situation in den teilweise zerstörten Beständen. In den kompakten Beständen mit vollem Kronenschluss ist die Bedeutung der Arten I.ty P.ch wesentlich niedriger, häufiger tritt P.po ++ auf.

Tab. 3

Borkenkäfer-Vergesellschaftungen in Fichtenbeständen

1)

Waldtypengruppe: FA

Durchmesser 1,3		über 25 cm		15 - 25 cm		bis 15 cm	
Befall am Baum		Frühling		Sommer		Frühling	
untere - Teil		I.ty +++		I.ty +(+) 2)		I.ty +(+) I.an ++(+) P.po +(+) P.ch +	
obere	Stamm - Teil	I.ty +++ I.am ++(+)	I.ty +++ I.am ++ 3)	P.po +(+) P.ch ++ P.pi + I.an +	P.po ++ I.am ++ I.ty + P.ch ++ 3)	P.ch ++++ P.pi +++ C.ab + P.sp +	P.ch ++++ P.pi +++ 2)
Griftpfeil	I.am ++ P.ch ++ P.pi ++ P.sp +	I.an ++ P.ch ++ P.pi ++ C.ab +	P.ch ++++ P.pi +++ C.ab + P.sp +	P.ch ++++ P.pi +++ I.am + C.ab +	P.pi ++++ C.ab +	P.pi ++++ C.ab +	P.pi ++++ C.ab +
Aespte	P.pi +++ P.ex + C.ab + P.sp +	P.pi + C.ab +	P.pi ++++ C.ab +(+)	P.pi + C.ab +	C.ab +	C.ab +	C.ab +
2) nächst. Frühling:		T.li +++ H.pa ++(+) H.gl + O.la + D.au + C.hi + C.pu +	2)	T.li +++ H.pa ++ H.gl (+) D.au + 3) C.pu + C.hi +	2)	T.li + H.pa + D.au +	2)

1) wie bei der Waldtypengruppe AF

Tab. 4

Waldtypengruppe: Fap - n

Durchmesser 1,3		über 25 cm		15 - 25 cm		bis 15 cm	
Befall am Baum	Frühling	Sommer	Frühling	Sommer	Frühling	Sommer	
untere - Teil Stamm - - -	I.ty ++ P.po ++ D.mi +	P.po ++ 2)	I.ty (+) I.am+(+) P.po +++ D.mi +	P.po +(+) 2)	P.po +++ P.pi +(+) P.sp +	P.po ++ P.ch + P.pi ++ 2)	P.po ++ P.ch + P.pi ++ 2)
	I.ty +(+) I.am ++ P.po ++ D.mi +(+)	I.ty ++ I.am ++ 3) P.po ++	I.am + P.po +++ P.ch + P.pi +	I.am (+) P.po ++ P.ch + P.pi + 3)	P.po ++ P.pi +++ P.ch + P.sp +	P.po ++ P.pi ++	P.po ++ P.pi ++
obere - Teil Stamm - - -	I.am ++ P.pi +++ P.ch + C.ab + P.sp +	I.am ++ P.ch + P.pi +++ C.ab +	P.ch + P.pi ++ C.ab + P.sp +	P.po + P.ch + P.pi +(+) C.ab +	P.po + P.ch + P.pi +(+) C.ab +	P.pi + C.ab +	P.pi + C.ab +
	P.pi ++ P.ex (+) C.ab + C.sa + P.sp +	P.pi + C.ab + C.sa +	P.pi + C.ab + C.sa +	C.ab + C.sa +	C.ab + C.sa +	C.ab + C.sa +	C.ab + C.sa +
2) Nächst. Frühling:		2) T.li ++ H.pa ++ H.gl (+) D.au +(+) O.la + C.hi + C.pu +		2) T.li ++ H.pa ++ H.gl (+) D.an + 3) C.pu + C.ni +		2) T.li + H.pa + D.au +	
3) wie ad 2)							

1) wie bei Waldtypengruppe AF

Tab. 5

Borkenkäfer-Vergesellschaftungen in Fichtenbeständen

1)

Waldtypengruppe: Fap - h

Durchmesser		über 25 cm		15 - 25 cm		bis 15 cm		
Befall am Baum		Frühling		Sommer		Frühling		
unten - oben	Stamm - Feld	I.ty + P.po +++ D.mi +	P.po +++ 2)	I.ty (+) I.am + P.po +++	P.po +(+)	P.po +++ X.pi + P.pi + P.sp +	P.pi + P.ch + 2)	
		I.ty + I.am + P.po +++ D.mi +	I.ty ++ I.am ++ P.po ++ 3)	I.am + P.po +++ X.pi + P.pi +(+)	I.am (+) P.po ++ 3)	X.pi + P.pi +++ P.sp +	P.pi + P.pi + C.ab +	
oben - unten	Griffel	I.am + P.pi +++ P.ch +	I.am ++ P.pi +++ C.ab +	I.am + P.pi + X.pi + C.ab +	I.am (+) P.po + P.ch (+)	P.pi + P.pi + C.ab +	P.pi + P.pi + C.ab +	
		D.mi ++ P.sp +	C.ab + C.sa +	P.pi + P.pi + P.sp +	P.pi + P.pi + C.ab +	P.pi + P.pi + C.ab +	P.pi + P.pi + C.sa +	
oben - unten	Aesche	P.pi +++ P.ex (+) C.ab + C.sa + P.sp +	P.pi + C.ab + C.sa + P.sp +	P.pi + C.ab + C.sa + P.sp +	P.pi + C.ab + C.sa +	P.pi + C.ab + C.sa +	P.pi + C.ab + C.sa +	
		2) nächst. Frühling:	T.li +++ H.pa +(+) H.g1 +(+) P.au ++	2) T.li +++ H.pa ++ H.g1 + D.au ++	2) T.li +++ H.pa + D.au +	2) T.li +++ H.pa + D.au +	2) T.li +++ H.pa + D.au +	
3) wie ad 2)		D.he +	D.he +	D.he +	D.he +	C.pu + C.hi + C.pu +	C.pu + C.hi + C.ci +	
1) wie bei Waldtypengruppe AF								

Tab. 6

Borkenkäfer-Vergesellschaftungen in Fichtenbeständen 1)

Waldtypengruppe: AP

Durchmesser		über 25 cm		15 - 25 cm		bis 15 cm	
Befall am Baum		Frühling		Sommer		Frühling	
- Trunk	untere	I.ty + P.po ++(+)	2)	I.ty (+) I.am + P.po +++ X.pi +	2)	P.pi ++ P.po ++(+) X.pi ++ P.sp (+)	Sommer
	obere	I.ty + I.am ++ P.po ++(+) D.mi +(+)		I.am + P.po +++ X.pi +(+) D.mi (+)		P.pi ++ P.po ++ X.pi ++ P.sp +	
Gipfel		I.am ++ P.pi ++ D.mi +(+) P.sp +		X.pi +(+) P.pi +++ C.sa + P.sp (+)		P.pi +(+) X.pi (+) P.sp (+) C.sa +	
	Aeste	P.pi ++ C.ab + C.sa + P.sp +		P.pi ++ C.sa + P.sp (+)		P.pi + C.sa + P.sp (+)	
2) Folgendes Frühjahr, bzw. Sommerende des 1. Jahres		I.li ++ H.g1 +++ O.la +(+)		T.li ++ H.g1 +(+)	2)	T.li ++ H.g1 +(+) O.la + P.au ++ D.he ++ D.au + C.hi + C.pu + C.ci +	2) T.li + O.la + H.pa + D.au +(+) D.he + C.hi + C.pu + C.ci +

1) In der Regel handelt es sich um früheren Befall. In der zweiten Sommerhälfte manchmal verspäteter Befall von I.ty und I.am aus niedrigen Lagen.

Tab. 7

Borkenkäfer-Vergesellschaftungen in Fichtenbeständen
Waldtypengruppen: SP und AcP

1)

Durchmesser		über 25 cm		15 - 25 cm		bis 15 cm	
Befall am Baum		Frühling	Sommer	Frühling	Sommer	Frühling	Sommer
Stamm - Teil	untere	I.ty + P.po +++	2)	I.ty (+) I.am (+) P.po ++ P.su + X.pi +	P.gr + 2)	P.po +(+) P.su +(+) X.pi +	P.po +(+) P.su +(+) X.pi +
	obere	I.ty + I.am ++ P.po ++ D.mi ++		I.am + P.po ++ P.su ++ X.pi +		P.su +++ X.pi ++ P.pi +(+)	P.su +++ X.pi ++ P.pi +(+)
Griffel		I.am + D.mi ++ P.pi +(++)		P.su + P.pi + X.pi + C.sa +		P.su ++ X.pi + P.pi +	P.su ++ X.pi + P.pi +
	Aespte	P.pi ++ C.ab (+) C.sa + P.sp (+)		P.pi ++ C.sa +		P.pi +	P.pi +
2) ähnlich wie bei SLT - AP:		T.li ++ H.g1 +++ O.la + D.au (+) D.he ++ C.hi + C.ci (+) C.pu (+)		T.li ++ H.ge +(+) H.pa + O.la + D.he ++ C.hi + C.ci + C.pu (+)		T.li + O.la + H.pa +(+) D.au +(+) D.he +	T.li + O.la + H.pa +(+) D.au +(+) D.he +

1) Ähnlich wie bei SLT - AP, I.ty und I.am setzen sich in abiotisch gestörten Beständen.

Tab. 8

Bedeutung der Borkenkäfer 1) beim Befall von
Bäumen verschiedener Baumklassen

Entwicklungs- Stufe	Baumklassen (nach Konsel)					5 tot
	1 vorherrschend	2a herrschend	2b mitherrschend	3 beherrscht	4 unterdrückt	
Dickung		P.pi ++ P.ch + P.su + X.pi +			P.pi ++ P.ch + P.su + X.pi +(+)	
Schwaches Stangen- holz	I.ty (+) I.am (+) P.ch ++ (+) P.pi ++ (+) P.po +	P.ch +++ P.pi +++ P.po ++ P.su +(+) X.pi +	P.ch +++ P.pi +++ P.po +(+) P.su +(+) X.pi ++	P.ch +++ P.pi +++ P.po +(+) P.su +(+) X.pi ++	P.ch + P.pi +++ P.po + P.su + X.pi ++	
Starkes Stangen- holz	I.ty +++ I.am +++ P.ch ++ P.po ++ P.pi +	I.ty ++ I.am +(+) P.ch ++ P.po +(+) P.pi +	I.ty +(+) I.am +(+) P.po ++ P.po ++ P.su ++	I.ty +(+) I.am +(+) P.po ++ X.pi ++ P.pi +	P.po +++ P.po +++ P.su ++ X.pi ++ P.pi +	
Baumholz	I.ty +++ I.am +++ P.ch ++ P.po +(+) D.mi +	I.ty +(+) I.am +(+) P.ch ++ P.po +(+) P.pi + D.mi +	I.ty ++ I.am +(+) P.ch ++ P.po ++ P.pi + D.mi +	I.ty +(+) I.am +(+) P.ch +(+) P.po +(+) P.pi + D.mi +	P.ch +(+) P.po +++ P.su +(+) X.pi +(+) P.pi +	

1) Stammbesiedelnde Arten. Astbesiedelnde wurden nicht berücksichtigt.

Eine spezielle Stellung nimmt *Xylechinus pilosus* ein, der sich in einigen Fällen indifferent verhält, in anderen, wenn auch nicht sehr häufig, zum Faktor, der die Strukturentwicklung beeinflußt, wird. Es wurde nämlich festgestellt (insbesondere auf Standorten vom Typ AP, SP, AcP der Hohen Tatra), daß er unterdrückte, jedoch noch lebende Bäume angriff. Die Art *Pityophthorus pityographus*, die sich durch eine erhebliche ökologische Amplitude kennzeichnet, weist gleichzeitig eine große ökologische Valenz auf. Sie ist ein bedeutender Faktor bei der Strukturentwicklung der Bestände und der Bestandesgruppen in jüngeren Entwicklungsstufen (Dickungen, Stangenholz), wo er die Bäume von geringer Vitalität angreift.

Eine Sonderstellung nimmt *Dendroctonus micans*, eine Art ausgesprochen destruktiven Charakters, ein. Ihre Besonderheit ist in ihrem selektiven Eingreifen in die Genese der Bestandesstruktur zu sehen, und zwar derart, daß sie zusammen mit den abiotischen Faktoren (Rauhreif, Schnee) die ungeeigneten Ökotypen der Fichte aus den Gebirgslagen ausscheidet. *Dendroctonus micans* zeichnet sich auch dadurch aus, daß er ein sehr langsames Absterben der befallenen Fichten hervorruft. Er ist eine typische Art der anthropogen bedingten Paraklimaxen, wie Parks, touristisch stark besuchte Wälder und durch Weide beschädigte Bestände.

IV. Einfluß der Borkenkäfer in Beständen verschiedener Entwicklungsphasen von naturnahen Gebirgswäldern

Die Struktur naturnaher Gebirgswälder erinnert in manchem an die Struktur der Reservate mit Urwaldcharakter. Die Ähnlichkeit der Struktur und ihrer Entwicklung der untersuchten Bestände mit jenen der Reservate hängt vom Maß des menschlichen Eingreifens ab, mit dem in den untersuchten Objekten, wenn auch beschränkt, zu rechnen ist. Es ist aber festzuhalten, daß auch in den untersuchten Objekten Bestandesformationen vorkommen, die sich kaum von analogen Beispielen in Urwaldreservaten unterscheiden. Es war denn auch möglich, in den untersuchten Gebieten drei elementare Entwicklungsphasen, die für die Genese der Urwaldstruktur typisch sind, abzugrenzen.

Nach Klassifikation von Korpel (1967) wurden folgende Entwicklungsphasen des Naturwaldes festgestellt:

1. *Phase des Anwachsens* oder des Heranwachsens (annähernd der Verjüngungsphase nach Leibundgut, 1959, entsprechend). Charakteristische Merkmale sind meistens die starke Durchmesser- und Höhendifferenzierung; die Verjüngung tritt gewöhnlich horst- bis gruppenförmig auf, wobei erhebliche Anteile der alten Generationen noch vorhanden sind. Der Abschluß dieser Phase ist gekennzeichnet durch erhebliche Mengen abgestorbener Bäume der mittleren Durchmesserklassen. Die Bestandeshöhe gleicht sich in dieser Phase nach und nach aus.

2. *Abschlußphase* (Optimalphase nach Leibundgut). Sie ist charakterisiert durch maximale Vorräte pro Flächeneinheit durch Verzögerung und allmähliches Ausklingen des Höhen- und des Massenzuwachses. Die Struktur nähert sich der eines einschichtigen Bestandes mit mehr oder weniger horizontalem Schluß. Es fehlt somit eine Raumausfüllung mit jüngeren Bäumen. Diese Abschlußphase stimmt annähernd überein mit der Altersphase nach Leibundgut.
3. *Phase des Zerfalls* (in einem wesentlichen Maß entspricht sie auch der Verjüngungsphase nach Leibundgut). Merkmale: Kennzeichnend sind, daß der laufende Massenzuwachs und der Vorrat sinken, wobei die Vorratsverminderung kein absoluter Zeiger ist. Trotz wesentlicher Durchmesserdifferenzierung tritt keine wesentliche Höhendifferenzierung mehr ein; auch starke Bäume beginnen allmählich abzusterben, der Kronenschluß wird locker, Lücken- und Kahlfächen erscheinen. In der Schlußphase bleiben nur geringe Reste von Altholz.

Für die Strukturentwicklung und damit auch für die Genese naturnaher Gebirgswälder sind nur solche Borkenkäferarten bedeutend, die lebende Bäume (strukturformende Destruktionsarten) befallen. Wie aus den Tabellen 2 bis 7 hervorgeht, sind gewisse Borkenkäfergruppen spezifisch an bestimmte Durchmesserklassen gebunden; sie sind gleichzeitig für einzelne Waldtypengruppen typisch. Tabelle 8 zeigt die Konzentration des Borkenkäferangriffes auf einzelne Baumklassen (nach Konsel, 1931).

Wie aus der Charakteristik der einzelnen Entwicklungsphasen der Naturwälder hervorgeht, können die Borkenkäfer zwar in allen diesen Phasen zur Geltung kommen. Die Steigerung ihrer Populationsdichte und damit ihre Wirkung ist aber auf solche Bestandesformationen beschränkt, in denen Bäume in physiologische Zustände geraten, welche den ökologischen Ansprüchen der jeweilen in Frage kommenden Borkenkäferarten entsprechen.

In der «*Phase des Anwachsens*» sind wichtige, die Bestandesstruktur beeinflussende Arten: *Pityophthorus pityographus* in Dickungen der AF-, FA-, Fap-, AP-Typen, *Xylechinus pilosus* im schwachen und starken Stangenholz besonders der AP-, SP-, AcP-Typen. Diese Arten konzentrieren sich auf Bäume mit Durchmessern unter 15 cm. *Pityophthorus pityographus* besiedelt in Dickungen vorwiegend vorherrschende und herrschende Bäume, im schwachen und starken Stangenholz auch weitere Baumklassen; *Xylechinus pilosus* ist in allen Entwicklungsstufen an die letzten drei Baumklassen (vgl. Tab. 8) gebunden.

Die Arten *Ips typographus*, *Ips amitinus* und *Pityogenes chalcographus* befallen vor allem Individuen der ersten und zweiten Baumklasse, und zwar besonders in den Waldtypengruppen AF, FA, Fap. In der «*Phase des Anwachsens*» ist ihre Tätigkeit nur unbedeutend und gewöhnlich abhängig von der Wirkung abiotischer Faktoren. Mit Rücksicht darauf, daß die zuletzt angeführten Arten solche Bäume befallen, deren Vitalität plötzlich und

bedeutend gesunken ist, was in diesen Bedingungen, ausgenommen die angeführten Fälle, wenig häufig vorkommt, erscheint die Wirkung dieser Borkenkäfer, besonders von beiden Arten der Gattung *Ips*, bei der Strukturgestaltung nur sehr unbedeutend.

Polygraphus polygraphus ist in der «Phase des Anwachsens» einer der bedeutendsten, die Bestandesstruktur beeinflussender Borkenkäfer. Er setzt sich in allen Entwicklungsstufen nach der Gestaltung eines völligen Kronenschlusses durch. Seine Tätigkeit in der «Phase des Anwachsens» naturnaher Gebirgswälder ist besonders in den Waldtypengruppen Fap, AP, SP, AcP sehr bedeutend. In den Waldtypengruppen AP sowie bevorzugt in SP und AcP wird er häufig durch *Polygraphus subopacus* ersetzt, der sich eher auf Individuen der 3. bis 5. Baumklasse konzentriert, und zwar in den jungen Entwicklungsstufen des Waldes.

In der «Abschlußphase» (der Optimalphase) ergeben sich für die Borkenkäfer ähnliche Lebensbedingungen wie in Beständen von Wirtschaftswäldern in der Schlagwaldform. Soweit der völlige Schluß erhalten bleibt, tritt als strukturformierender Faktor nur *Polygraphus polygraphus*, und zwar besonders auf Mitgliedern der Baumklassen 2 bis 5, in Erscheinung. In den untersten Baumklassen kommt als weitere Art *Xylechinus pilosus* hinzu. Ihre strukturbbeeinflussende Funktion ist mit Rücksicht auf die ohnehin geringe Vitalität solcher Bäume nur unbedeutend. Wird der ursprünglich intakte Bestandesschluß plötzlich unterbrochen oder gelockert, beginnen sich die Arten *Ips typographus* und *Ips amitinus* zusammen mit *Pityogenes chalcographus* in AF-, FA-, Fap-Typen und *Pityophthorus pityographus* (alle Waldtypengruppen) durchzusetzen. In diesem Fall äußern sich diese Arten als destruktiver Faktor, und mit ihrer Tätigkeit schaffen sie Voraussetzungen, welche die Dynamik der Entwicklungsabläufe des Naturwaldes beschleunigen.

Während der «Phase des Zerfalls» treten Zustände auf, die in einigen Fällen den Bedingungen «Phase des Anwachsens», in anderen Fällen jenen der «Abschlußphase» ähnlich sind. Von wesentlichem Einfluß sind aber auch die Standortsbedingungen (Waldtypengruppen), die darüber entscheiden, welche Borkenkäferarten in welchem Maße sich durchzusetzen vermögen. Allgemein ist festzustellen, daß die wichtigsten, die Struktur beeinflussenden Arten jene sind, die in jüngeren Entwicklungsstufen der Bestände auftreten, wie *Pityophthorus pityographus*, *Pityogenes chalcographus* (in Dickungen und Stangenhölzern) sowie die destruktiven Arten wie *Ips typographus*, *Ips amitinus*, die in späteren Entwicklungsstufen wichtig werden. Am wenigsten zur Geltung in den zuletzt genannten Entwicklungsstufen kommen die Arten *Polygraphus polygraphus* und *Xylechinus pilosus*.

In anthropogen bedingten Paraklimaxen äußert sich in späteren Entwicklungsstufen besonders die Tätigkeit der destruktiven Art *Dendroctonus micans*. Sie wird besonders gefährlich in den Waldtypengruppen AP und SP.

V. Schlußwort

Die Borkenkäfertätigkeit in naturnahen Gebirgswäldern äußert sich in zwei Richtungen:

- einerseits als indirekte Einflüsse eines auf die Dynamik der Strukturgestaltung der Bestände wirkenden Faktors,
- anderseits als mehr direkte Einflüsse eines destruktiven Faktors, der die bestehende Bestandesstruktur zerstört, was sogar bis zur Einleitung sekundärer Sukzessionen der Waldgesellschaften führen kann.

Im Vergleich mit anderen, die Strukturentwicklung der Bestände beeinflussender Faktoren ist die Wirkung der Borkenkäfer weniger ausgeprägt, da sich ihre Angriffe meistens auf Bäume konzentrieren, die aus verschiedenartigen Ursachen heraus bereits geschwächt sind. Diese Wirkung ist jedoch nicht Nebensächlich; sie erinnert in mancher Hinsicht an gewisse waldbauliche Maßnahmen im Wirtschaftswald. Besonders bedeutsam ist die Tätigkeit der destruktiven Arten, die, wie alte Erfahrungen lehren, in anthropogen stark verformten Wäldern zum eigentlichen Forstschutzproblem werden; sie sind hier als ein den Wirkungen in naturnahen Wäldern analoger, jedoch weitaus verstärkter Faktor der Regulierung labiler Bestandesstrukturen aufzufassen.

Résumé

L'influence des Scolytides sur l'évolution de la structure des forêts naturelles des Carpathes occidentales

On a analysé l'influence de la faune des Ipides sur l'évolution de la structure des forêts naturelles en montagne. L'étude a été effectuée dans plusieurs pessières typiques de la partie slovaque des Carpathes occidentales. On y a trouvé 25 espèces de Scolytides typiques pour l'épicéa dans les forêts naturelles de montagne. Parmi elles 12 espèces seulement s'attaquent aux arbres vivants. Celles-ci sont importantes pour l'évolution de la structure. Les autres espèces se développent seulement dans les tiges dépérées ou exclues de la structure des peuplements, de sorte qu'on les désigne comme indifférentes pour l'évolution de la structure des massifs.

Des combinaisons spécifiques de Scolytides sont typiques pour chaque condition de milieu déterminée, caractérisée par les unités typologiques — les groupes de types forestiers. Dans les paraclimax d'origine anthropogène, les Scolytides forment des sinusies spécifiques, avec *Dendroctonus micans* comme représentant principal.

Parmi les Scolytides jouant un rôle important dans l'évolution de la structure des forêts naturelles en montagne, on peut distinguer les espèces contribuant à la formation de la structure des peuplements — espèces du genre *Polygraphus*, *Pityophthorus pityographus*, *Xylechinus pilosus* — et les espèces en somme détructrices, deux espèces du genre *Ips*: *Pityogenes chalcographus* et *Dendroctonus micans*. Ces deux groupes représentent un facteur spécifique de l'évolution de la structure des différentes phases dans l'évolution des forêts naturelles en montagne et, dans leur cadre, de la sélection des tiges dans les phases de croissance des peuplements.

Ces résultats servent de base quand on doit motiver les interventions dans les forêts de rendement de caractère analogue.

Literatur

- Balachowsky, A., 1949: Faune de France. Coléptères Scolytides. Paris
- Chararas, C., 1962: Scolytides des Conifères. Paris
- Endrödi, S., 1958: A szubogarak (*Scolytidae*) karpatmendelei lelöhelyadatal (Fundortsangaben über die Borkenkäfer des Karpatenbeckens). Folia Entomol. Hungarica 11:21–43
- Escherich, K., 1923: Die Forstinsekten Mitteleuropas. Berlin
- Kangas, E., 1947: Kuusikoiden kuivominen met-sätuho-ja metsänhoidollisena kysymyksena (Referat über die Vertrocknung der Fichtenbestände als Waldkrankheit – und Waldbaufrage). Acta forstalia Fennica 1–192
- Karpinsky, J., Strawinsky, K., 1948: Korniki ziem Polski. Les bostryches de la Pologne. Lublin
- Korpel, S., 1967: Dobrocsky prales, jeho struktura vyvoj a produkne pomery. Ceskosl. Ochrana prirody 5:319–355
- Leibundgut, H., 1959: Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen 3:111–124
- Novak, V., 1960: Drevokaz carkovany a boj proti nemu. Praha
- Nunberg, M., 1928: Rozsídenie geograficzne Scolytoidea na zemiach Polski. Pol. Akad. umych. 63:83–123
- Pfeffer, A., 1932 a: Catalogus Coleopterorum Cechosloveniae p. Ipidea. Praha
- Pfeffer, A., 1932 b: Kurovci ve Vysokych Tatrách. Les. Prace XI:246–268
- Pfeffer, A., 1955: Fauna CSR – Kurovci – Scolytoidea. Praha
- Priesol, A., et Randuska, D., 1967: Dobrocsky prales. Praha
- Rehak, J., 1964: Vyvoj stromu a porostních utvaru v pírozených lesích. Ochrana prirody 7:105–113
- Schimitschek, E., 1952–1953: Forstentomologische Studien im Urwald. Rotwald I. II. III. Zeitschrift für angew. Entomologie 34:178–215, 513–542, 35:1–54
- Stark, V. N., 1952: Fauna SSSR – Zestkokrylyje – Koroedy. Moskva
- Stolina, M., 1959: Vztah hmyzu k rastlinnym spolecenstvam v typologickych jednotkach. Cas. CS. spol. entomol. 56:213–220
- Stolina, M., 1967: Prinos lesnickej typologie pre ochranu lesov. Sbor. MVK – VSLD Zvolen c. B:1–14
- Zlatník, A., 1959: Prehľad stanovistných pomerov lesov Slovenska. Bratislava