

angewa
darauf P
Augenbl
in den
baldiger
insekten
Bedeutu

Successionen westafrikanischer Holzinsekten

25. Beitrag zu den Ergebnissen der Westafrika-Expedition Eidmann 1939/40

Von

H. Eidmann, Hann. Münden

Vorgetragen in der Sitzung am 20. Oktober 1942

Holzinsekten spielen in den Tropen eine wichtige, ja das Gesicht mancher Wirtschaftsgebiete, wie etwa des Hochbaues entscheidend beeinflussende Rolle, es sei nur an das in seiner Bedeutung allgemein bekannte Termitenproblem erinnert. Alle Wirtschaftszweige, und es sind deren gewiß nicht wenige, die mit der Verarbeitung und Verwendung von Holz als Roh-, Werk- und Baustoff in den Tropen zu tun haben, haben sich mehr oder minder eingehend mit Fragen der Schadensverhütung durch Holzinsekten auseinanderzusetzen. Die koloniale Forstwirtschaft wird sich mit dem Problem der Holzinsekten schon in dem Augenblick befassen müssen, wo sie — und das wird in der Regel eine ihrer ersten Aufgaben sein — daran geht, vorhandene Naturwälder zu exploitieren. Andererseits spielen aber Holzinsekten als Bestandsabfallersetzer im normalen Haushalt der Natur in den tropischen Wäldern eine durchaus positive, den Bestand und die Erhaltung der Vegetation fördernde Rolle; der koloniale Waldbauer wird sie nicht entbehren können. Das wird zwar häufig übersehen, darf aber, wenn man die Bedeutung der Holzinsekten in den Tropen erörtert, keinesfalls vergessen werden.

Auf der Dresdener Tagung habe ich vor Jahresfrist versucht, einen zusammenfassenden Überblick über die allgemeinen Probleme zu geben, welche die koloniale Forstzoologie in erster Linie in Angriff zu nehmen hat, um sich die Grundlagen für ihren Aufbau als Wissenschaft zu erarbeiten. Ich habe dabei die große Bedeutung der Erforschung der wissenschaftlichen Grundlagen dieses umfangreichen Teilgebietes der

Das
Poo, jene
Golf, die,
deckt, ei
vor allem
ich selbst
gearbeitet
Insel bes
nisch-Gui
Exploitati
schiedens
vor allem

angewandten Zoologie besonders hervorgehoben, aber gleichzeitig auch darauf hingewiesen, daß zahlreiche Sonderprobleme sich bereits in dem Augenblick gebieterisch anmelden, wo wir mit forstlichen Maßnahmen in den Tropen beginnen, Probleme, die sofortiger Inangriffnahme und baldiger Lösung bedürfen. Ein solches ist das der tropischen Holzinsekten, welches ich heute im Hinblick auf seine eingangs erwähnte Bedeutung zum Gegenstand meiner Ausführungen mache.

Ich stütze mich dabei im wesentlichen auf die Ergebnisse einer Forschungsreise nach Spanisch Guinea, in das große westafrikanische Regenwaldgebiet, die ich in den Jahren 1939/40 ausgeführt habe. Die Durchführung dieser Reise, die mir ein weites Feld forstzoologischer Pionierarbeit in kolonialen Räumen eröffnete und trotz der kriegsbedingten Schwierigkeiten reiche Ergebnisse brachte, wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglicht, der ich für ihre Unterstützung auch an dieser Stelle aufrichtigen Dank sage. Bei der Sammlung des Materials an Holzinsekten und ihrer Entwicklungsstadien hat mir Forstmeister Schläter, der als mein Assistent an meiner Afrikareise teilnahm, wertvolle Hilfe geleistet. Dankbar gedenke ich auch der Mitarbeit zahlreicher entomologischer Fachkollegen, welche die systematische Bearbeitung einzelner Insektengruppen übernommen und damit eine wesentliche Voraussetzung für meine Arbeit geschaffen haben. Leider mußte ein großer Teil unserer Ausbeute infolge der Kriegsverhältnisse in Afrika zurückgelassen werden, darunter die umfangreiche, von Schläter zusammengebrachte Fraßstücksammlung von Holzinsekten, mit deren Verlust wegen der Schwierigkeit ihrer Erhaltung im tropischen Klima leider gerechnet werden muß, auch wenn es später noch gelingen sollte, sie nach Deutschland zu bringen. Dadurch werden manche Fragen in der Biologie holzbewohnender Insekten unbeantwortet bleiben müssen. Dies ist zwar bedauerlich, und viel beschwerliche Arbeit ist umsonst gewesen, doch für die vorliegende Untersuchung nicht ausschlaggebend, denn ich möchte hier vielmehr versuchen, ein allgemeines Bild von der Ökologie der tropischen Holzfauna zu entwerfen, durch Beispiele aus dem westafrikanischen Regenwald zu belegen und daraus praktische Schlußfolgerungen für die koloniale Forstwirtschaft abzuleiten. Ist doch die ökologische Betrachtungsweise, worauf ich immer wieder hingewiesen habe, in allerster Linie dazu berufen, die Grundlagen zu schaffen und das Wissen zu vermitteln, auf dem letztlich die wirtschaftlichen Maßnahmen auf dem Gebiet der Schadensverhütung durch tierische Schädlinge zu fußen haben; die angewandte Zoologie ist im wesentlichen angewandte Ökologie.

Das Material zu meinen Untersuchungen stammt vorwiegend von Fernando Poo, jener der Küste von Kamerun vorgelagerten vulkanischen Insel im Guineagolf, die, von dichtem tropischen Regenwald bis hinauf in 2300 m Meereshöhe bedeckt, eine Regenwaldfauna reinster Prägung beherbergt. Schläter hat dort vor allem in den Bergwäldern am Nordhang des Pik von Santa Isabel gesammelt, ich selbst habe mehr in den tropisch-heißen Niederungen der dichten Urwälder gearbeitet, welche den Sockel der zerklüfteten Gebirge umgeben, aus denen die Insel besteht. Weiteres Material stammt von dem Kontinental-Gebiet von Spanisch-Guinea, das unter dem Namen des Muni-Gebietes bekannt ist und in seinen Exploitationsbetrieben günstige Arbeitsmöglichkeiten bot. Dabei wurden die verschiedensten Holzarten untersucht (in den Bergwäldern des Pik von Santa Isabel vor allem die Araliacee *Schefflera Mannii* [Hook, f.] Harms), denn es kam ja

zunächst darauf an, einen allgemeinen Überblick über die einzelnen Elemente der Holzfauna und ihre Tätigkeit zu erhalten und nicht die speziellen Verhältnisse an einer, wenn auch wirtschaftlich wichtigen Holzart zu erfassen. Solche Detailarbeit muß allerdings — und das möchte ich betonen — später einmal einen wesentlichen Inhalt der Erforschung der tropischen Holzinsekten darstellen.

Von tierischen Organismen, welche Holz als Nahrungsquelle verwenden, kommen nahezu ausschließlich Insekten und von diesen wiederum nur wenige hochspezialisierte Gruppen in Frage. Diese Regel scheint, wenn man von der wasserbewohnenden Bohrmuschel absieht, ohne wesentliche Ausnahme zu sein und gilt für alle Landstriche der Erde, also auch für den tropischen Regenwald. Der Grund hierfür ist der, daß das Holz ein überaus schwer aufschließbarer Nährstoff ist, und daß es kaum einen tierischen Organismus gibt, dem körpereigene Cellulasen zur Verfügung stehen, um das Holz zu verdauen und seinem Körper nutzbar zu machen. Nur einigen Insektengruppen ist es, allerdings auf dem Weg einer geradezu raffiniert anmutenden Symbiose mit cellulose-spaltenden Pilzen und Mikroorganismen gelungen, das Problem der Holzverdauung zu lösen und sich damit eine Nahrungsquelle zu erschließen, die in den Waldgebieten der Erde in fast unerschöpflicher Menge zur Verfügung steht.

Beim Studium der tropischen Holzinsekten kann man schon sehr bald eine wichtige Feststellung machen, nämlich die, daß nur totes Holz befallen wird. Ausnahmen von dieser offenbar allgemein gültigen Regel sind selten und spielen in der Gesamtheit der Erscheinungen eine untergeordnete Rolle. Diese Tatsache dürfte in einem gewissen Gegensatz zu den Verhältnissen in unseren Breiten stehen, wo ja bekanntlich eine recht erhebliche Anzahl von Holzinsekten, wie etwa der große Eichenbock *Cerambyx cerdo* L., (Col. Cerambycidae) und der Weidenbohrer *Cossus cossus* L., (Lep. Cossidae) lebendes Holz angehen und als Primär-insekten neben technischen auch recht erhebliche physiologische Schäden verursachen können. Der Grund hierfür ist wohl der, daß im tropischen Regenwald nahezu sämtliche Holzarten durch Schutzstoffe wie Harze, Milch- und Gummisäfte oder auch nur durch sehr hohen Wassergehalt gegen Insektenbefall weitgehend geschützt sind. Ich halte es für durchaus denkbar, ja wahrscheinlich, daß die tropischen Holzinsekten in dieser Hinsicht als selektiver Faktor gewirkt haben, und daß sich nur jene Holzarten durchsetzen und auf die Dauer halten konnten, die sich solche Schutzmittel erworben haben. So sind denn auch die primären Holzinsekten der gemäßigten Zonen wie die beiden genannten vorwiegend Laubholzinsekten; unseren Laubhölzern fehlen aber im Gegensatz zu den harzführenden Nadelhölzern im allgemeinen derartige Schutzstoffe. In meiner Einteilung der Tierwelt des tropischen

Regenwald
1942 S. 1
Konsume

Wie i
in erster
Organism
schaft zu
dem gemä
Lebenss
ganismen
nose) bez
ringen Gr
soweit es
in andere
das darst
weshalb i

Die O
ihren ph
Haushalt
menten u

Die P
die grüne
auf dem
zu produz
Basis in
Existenz
Fähigkeit
(heterotro
duzenten
lassen sic
ökologisch
die Tierfr
zenten an
sorgen de
in einfac
Mineralisi
Detritus
des Leber
stanz, die
alles über
Reduzente

Regenwaldes nach ernährungsbiologischen Gesichtspunkten (Eidmann, 1942 S. 124) habe ich daher die Holzfresser ohne Bedenken unter die Konsumenten toter pflanzlicher Substanz einreihen können.

Wie ich bereits erwähnt habe, ist die ökologische Betrachtungsweise in erster Linie dazu berufen, das Verständnis für die Beziehungen der Organismen zu ihrer Umwelt und damit auch zur menschlichen Wirtschaft zu wecken; auch für die Holzinsekten trifft dies zu. Man kann demgemäß einen toten Baumstamm mit all seinen Bewohnern als eine Lebensstätte (*Biotop*) in ökologischem Sinn auffassen und die Organismen, die in ihm leben, als eine Lebensgemeinschaft (*Biocoenose*) bezeichnen. Die Berechtigung hierzu ergibt sich trotz der geringen Größe einer solchen Lebensstätte daraus, daß diese Organismen, soweit es sich um Tiere handelt, durchaus charakteristisch sind, daß sie in anderen Biotopen nicht vorkommen, und somit in ihrer Gesamtheit das darstellen, was man in der Ökologie als eine Fauna bezeichnet, weshalb ich auch bereits von der Holzfauna gesprochen habe.

Die Organismen, die einen Lebensraum bewohnen, lassen sich nach ihren physiologischen Leistungen, ja nach ihrer ganzen Stellung im Haushalt der Natur in drei Gruppen einteilen: die Produzenten, Konsumenten und Reduzenten (Thienemann, 1941).

Die Produzenten sind die Erzeuger organischer Substanz, also die grünen Pflanzen, die mit Hilfe des Sonnenlichtes in der Lage sind, auf dem Wege der Photosynthese organische Stoffe aus anorganischen zu produzieren (*autotrophe Organismen*). Sie bilden damit die tragende Basis in einer Lebensgemeinschaft und sind die Voraussetzung für die Existenz der beiden anderen Gruppen. Den Konsumenten fehlt diese Fähigkeit; sie sind auf organische Stoffe als Nahrungsquelle angewiesen (*heterotrophe Organismen*) und daher in vollem Umfange von den Produzenten abhängig. Sämtliche Tiere sind demgemäß Konsumenten. Sie lassen sich hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von den Produzenten in zwei ökologische Stufen einteilen, die Pflanzenfresser, die unmittelbar, und die Tierfresser, die mittelbar auf dem Umweg über jene auf die Produzenten angewiesen sind. Die Reduzenten als die dritte Gruppe besorgen den Abbau der organischen Stoffe, indem sie diese aufspalten und in einfache chemische Bestandteile zerlegen. Sie bewirken also die Mineralisierung organischer Stoffe auf dem Wege über den organischen Detritus und führen damit die organische Substanz dem Kreislauf des Lebens wieder zu. Ohne ihre Tätigkeit würde die organische Substanz, die ja von den Konsumenten nur teilweise verbraucht wird, bald alles überlagern und der Kohlensäurevorrat der Luft bald erschöpft sein. Reduzenten sind vor allem die Bakterien und Pilze.

In den meisten größeren Lebensräumen hält sich die Tätigkeit dieser drei Organismengruppen die Waage und ist ausgeglichen, es herrscht ein Gleichgewichtszustand in der Lebensgemeinschaft, die aus inneren Kräften heraus stabil bleibt und in der Zusammensetzung und Zahl ihrer Einzelglieder keine wesentlichen Änderungen erfährt, solange nicht der Lebensraum selbst, etwa durch Eingriffe von seiten der menschlichen Wirtschaft oder dergl., eine wesentliche und dauernde Abänderung erleidet. Man bezeichnet diesen Zustand als eustatisch. Es gibt allerdings auch Lebensräume, wie gewisse Typen nährstoffärmer Seen, wo die Tätigkeit der Produzenten zur Befriedigung des Konsums nicht ausreicht. Diese sind, um das Gleichgewicht in ihrer Biocoenose zu erhalten, auf die ständige Zufuhr von Nährstoffen von außen her angewiesen.

Vergleicht man nun hiermit die Lebensgemeinschaft des toten Holzes, so ergeben sich sehr wesentliche und charakteristische Besonderheiten, die für das Verständnis der Holzfauna von größter Wichtigkeit sind. Ausschlaggebend ist dabei das Fehlen der Produzenten. Dafür ist organische Substanz als Grundlage der Ernährung, nämlich Holz, in einer gegebenen und zwar zunächst überreichen Menge vorhanden; der Lebensraum ist völlig davon ausgefüllt. Eine Zufuhr organischer Stoffe von außen her findet jedoch nicht statt. Folglich müssen die Konsumenten die vorhandene Nährstoffmenge im Laufe der Zeit aufzehren und damit die Lebensgemeinschaft ihrer Existenzgrundlage mehr und mehr berauben. Dazu kommt noch, daß das Holz durch die Tätigkeit der Reduzenten in seinem morphologischen Aufbau und Chemismus mehr und mehr verändert und schließlich zu völligem Zerfall gebracht wird. Damit werden aber die Umweltbedingungen in dem Biotop grundlegend geändert, und so kommt es, daß die Tierwelt des Holzes in dem Maße, wie die Holzzerstörung voranschreitet, sich ihrerseits ändern muß. Sie durchläuft sog. Befallsfolgen (*Successionen*), die sich in regelmäßigm Turnus ablösen und von denen hier die Rede sein soll. Damit wird aber die Lebensgemeinschaft im Gegensatz zu den eustatischen Normaltypen zu einer astatischen, bei der nicht ein Gleichgewichtszustand, sondern die Dynamik eines gesetzmäßigen Wechsels herrscht.

Die Schnelligkeit, mit der die Successionen aufeinander folgen, wird im wesentlichen durch die Geschwindigkeit bestimmt, mit der der Zerfall des Holzes vonstatten geht. Erfahrungsgemäß kann dies sehr verschieden sein, und selbst in ein und demselben Stamm können die Zerfallsprozesse an verschiedenen Stellen verschieden rasch verlaufen. So liegen die Verhältnisse z. B. in der Regel bei der dem Boden zugewandten und daher feuchteren Unterseite eines Stammes anders als an der besonnten, der Austrocknung stärker ausgesetzten Oberseite. So sind die mikroklimatischen Bedingungen für den Verlauf und die Ge-

schwindig
können a
leben als i
nebeneina

Im tra
feuchtigke
bewegung
Holzzerfal
fällt, die
entspreche
nismäßig g
eine groß
Arten, die
Temperatu
hohe Temp

Die Su
getrennt,
schneiden
wie allent
Erwägung
teilung von
fizierung o
denken, da
Holzes ve
weise durc
Fällen läßt
trotz der v
Regenwald
Nachbarsc
vorkomme
baren Ers
grades auf
Berücksich
vier Succe
charakteris
der von m
weiteres k
Methoden
des Holzes
bleiben. Ic
tischen An
reiten wer

it dieser
verscht ein
inneren
ahl ihrer
icht der
chlichen
rung er-
bt aller-
Seen, wo
cht aus-
erhalten,
esen.
n Holzes,
erheiten,
it sind.
r ist or-
Holz, in
den; der
er Stoffe
Konsu-
aren und
nd mehr
keit der
us mehr
ht wird.
dlegend
n Maße,
uß. Sie
n regel-
. Damit
atischen
ewichts-
herrscht.
en, wird
der Zer-
ehr ver-
die Zer-
fen. So
n zuge-
s als an
eite. So
die Ge-

schwindigkeit des Holzzerfalles in erster Linie maßgebend. Demgemäß können auch in dem einen Stammabschnitt ganz andere Holzinsekten leben als in dem anderen, und man kann u. U. in engster Nachbarschaft nebeneinander verschiedene Successionen vorfinden.

Im tropischen Regenwald mit seiner hohen Temperatur und Luftfeuchtigkeit und dem Mangel ausgiebiger Durchsonnung und Luftbewegung im Bestandsinnern sind die Voraussetzungen für einen raschen Holzzerfall äußerst günstig. Daher ist hier, was jedem Beobachter auffällt, die Holzzersetzung in der Regel eine äußerst rasche, und dementsprechend folgen sich die Successionen der Holzinsekten mit verhältnismäßig großer Geschwindigkeit. Voraussetzung hierfür ist allerdings eine große Entwicklungsgeschwindigkeit der in Frage kommenden Arten, die jedoch entsprechend dem, was wir über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsdauer der Insekten wissen, durch die hohe Temperatur im Tropenwald ohne weiteres gegeben ist.

Die Successionen sind selbstverständlich nicht scharf voneinander getrennt, sondern gehen kontinuierlich ineinander über; sie überschneiden sich häufig zeitlich und auch räumlich. Trotzdem wird man, wie allenthalben in solchen Fällen, aus theoretischen wie praktischen Erwägungen heraus danach streben müssen, eine Trennung und Einteilung vorzunehmen, die für die gesamte Betrachtungsweise und Klassifizierung der Verhältnisse unerlässlich ist. Man könnte dabei daran denken, den Zeitraum zugrunde zu legen, der seit dem Absterben des Holzes verflossen ist, doch wäre ein solches Verfahren nur ausnahmsweise durchführbar und daher unbrauchbar, denn nur in den seltensten Fällen läßt sich dieser Zeitraum einwandfrei bestimmen. Dazu kommt, daß trotz der verhältnismäßig gleichförmigen klimatischen Bedingungen im Regenwald doch durch mikroklimatische Unterschiede auch in engster Nachbarschaft erhebliche Unterschiede im Fortschreiten der Zersetzung vorkommen können. Man wird daher zweckmäßig die äußerlich sichtbaren Erscheinungen, die als Kennzeichen des jeweiligen Zersetzunggrades auftreten, einer Einteilung der Successionen zugrunde legen. Unter Berücksichtigung dieses Gesichtspunktes schlage ich eine Einteilung in vier Successionen vor, wobei dem betr. Zersetzunggrad jeweils eine charakteristische Holzfauna entspricht. Ob man später einmal an Stelle der von mir verwendeten leicht sichtbaren und auch dem Laien ohne weiteres kenntlichen Merkmale exaktere und mit wissenschaftlichen Methoden zahlenmäßig faßbare, etwa den Chemismus oder die Struktur des Holzes betreffende Kennzeichen nehmen wird, mag dahingestellt bleiben. Ich glaube es nicht, weil solche Methoden vermutlich der praktischen Anwendung stets mehr oder minder große Schwierigkeiten bereiten werden.

Ich gebe im folgenden zunächst eine Übersicht über die vier Successionen, wobei ich für jede Succession einige charakteristische Insektengruppen (*Leitformen*) sowie die Art ihrer Ernährung und Fraßtätigkeit angebe und schließe eine Besprechung der Einzelheiten an.

Suc- ces- sion	Holz	Holzfauna	Ernährung	Fraßtätigkeit
I	Struktur und Chemismus unverändert; Rinde fest	Scolytiden Platypodiden Lymexyliden	Ectosymbiose mit Pilzen	tief in den Holzkörper eindringende Gänge, Bohrmehl wird ausgeworfen
II	beginnende Zersetzung u. Auflockerung der Struktur bes. an der Oberfläche des Holzkörpers; beginnende Lockerung d. Rinde	Cerambyciden Curculioniden Buprestiden [Termiten]	Entosymbiose mit zellulosespalten-den Mikroorganismen, meist intracellular	vorwiegend flach streichende Fraßgänge, meist zwischen Rinde u. Splint; Eindringen in das Holz meist nur zur Verpuppung
III	weitgehende Zersetzung [Verminderung]; Rinde abgelöst	Passaliden Lucaniden Scarabaeiden Tenebrioniden	Entosymbiose mit zellulosespalten-den Mikroorganismen, meist extracellular	unregelmäßige Gänge im Holzkörper
IV	erdiger Zerfall; Rinde zerfallen	Blattiden Dermopteren Ameisen Anneliden Nematoden Milben, usw.	meist ohne Verdauungssymbiose; Allesfresser, Detritusfresser, Räuber, Inquilinen [Wald-bodenfauna]	vorwiegend grabende und wührende Arten; keine eigentlichen Fraßgänge

Der den einzelnen Successionen entsprechende Zustand des Holzes, also der jeweilige Zersetzunggrad, ist aus der Zusammenstellung ohne weiteres ersichtlich; es erübrigts sich, dazu noch etwas zu sagen. Es wird dabei der Zeitraum vom unveränderten Holz bis zu völliger Zersetzung (*erdiger Zerfall*) erfaßt und in vier leicht kenntliche Perioden eingeteilt. Die diesen Perioden entsprechenden Befallsfolgen sind in der zweiten Spalte der Zusammenstellung aufgeführt, und zwar durch Aufzählung einiger für die betr. Succession charakteristischer Insektenfamilien, Leitformen, wie ich sie oben bereits genannt habe, denn es ist

klar, daß man von der Zusammensetzung der Holzfauna auch umgekehrt auf den Zersetzunggrad des von ihr bevölkerten Holzes schließen kann. Die hier aufgezählten Gruppen könnten leicht vermehrt werden und werden vor allem durch weiteres Studium der tropischen Holzfauna noch wichtige Erweiterungen erfahren. Insbesondere strömen mit fortschreitender Zersetzung des Holzes immer mehr verschiedenartige und hinsichtlich ihrer Ernährung nicht mehr so hochspezialisierte Gruppen in das Biotop ein, bis schließlich bei völliger Mineralisierung eine allgemeine Waldbodenfauna, wie sie überall dort anzutreffen ist, wo sich organischer Detritus im Walde anhäuft, die zerfallenen Massen bevölkert, so daß dann von einer eigentlichen Holzfauna keine Rede mehr sein kann. So sehen wir in der Folge der Successionen ein Fortschreiten von spezifischen, ernährungsphysiologisch hochspezialisierten zu nichtspezialisierten Formen, zu Detritus- und Allesfressern, also zu euryöken Arten, wie sie auch in anderen Biotopen vorkommen. Diese Wandlung ist die natürliche Folge der zunehmenden Tätigkeit der Reduzenten, die das Holz abbauen und es damit immer mehr auch solchen Formen nutzbar machen, die nicht jenen hohen ernährungsphysiologischen Ansprüchen genügen müssen, wie sie das unveränderte Holz erheischt. Somit steht die ernährungsphysiologische Valenz, wie ich diesen Faktor einmal nennen will, in engstem Zusammenhang mit der Zusammensetzung der jeweiligen Succession, und mit dieser wiederum ist die Art der Fraß- und Miniertätigkeit im Holz aufs engste verknüpft. Deshalb habe ich auch in meiner Übersicht Ernährung und Fraßtätigkeit für jede Succession aufgeführt und besonders charakterisiert.

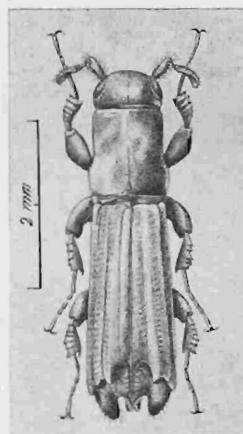
Wenden wir uns nun der Betrachtung der Befallsfolgen im einzelnen zu. Wird ein Baumstamm im afrikanischen Regenwald gefällt, so wird er bereits nach kürzester Zeit, u. U. schon nach wenigen Stunden von gewissen Holzinsekten angeflogen, und zwar sind es vor allem drei Käferfamilien, die als erste erscheinen, nämlich die Scolytiden, Platypodiden und Lymexyliden. Diese sind sämtlich sog. Ambrosiakäfer, d. h. Pilzzüchter, die das Holz gar nicht fressen, sondern das Bohrmehl auswerfen und in ihren Fraßgängen Pilze züchten, von denen sie bezw. ihre Larven leben. Auf den Stämmen findet man dann die Bohrmehlhäufchen in großer Zahl, ja sie sind von ihnen oft geradezu übersät, jedes bezeichnet eine Einbohrstelle des betr. Insekts. An den Seitenteilen der Stämme, wo das Bohrmehl nicht liegen bleibt, fällt es herab und häuft sich am Boden oft in ganzen Streifen an. Das Bohrmehl ist weiß, denn die Tiere dringen ja durch die Rinde in den Holzkörper, vielfach sehr tief ein. Man kann daran den Befall leicht von dem rindenbrütender Insekten unterscheiden, wo das Bohrmehl, sofern es wie etwa bei den rinden-

brütenden Scolytiden ausgeworfen wird, rindenfarbig ist. Die Verhältnisse liegen hier genau so wie in unseren Wäldern.

Zur Darstellung des Habitus dieser Käfer der ersten Succession gebe ich hier Abbildungen je eines charakteristischen Vertreters der drei in Frage kommenden Familien aus dem westafrikanischen Regenwald (Abb. 1—3) wieder. Dazu ist noch folgendes zu bemerken: Die Platypodiden sind mit den Scolytiden eng verwandt und wurden bis vor noch nicht allzu langer Zeit diesen als besondere Unterfamilie zugerechnet. Auch in ihrer Lebensweise stimmen sie mit diesen weitgehend überein. Bei beiden Familien dringen die Käfer mit dem ganzen Körper in das Holz ein. Sie zeigen dementsprechend den typischen Habitus der Holzminierer, sind klein und walzenförmig mit kurzen, kräftigen Extremitäten und starken, gedrungenen Mandibeln, die sie zum Durchnagen des festen Holzes befähigen. Zum Auswerfen des Bohrmehls aus ihren Gängen besitzen sie besondere Strukturen in Gestalt sog. Abstürze, das sind zackenumsäumte Abschrägungen des Körperrandes. Meist sind dieselben bei beiden Familien am Hinterende als Flügeldeckenabsturz entwickelt (Abb. 1), doch gibt es bei den Scolytiden auch Fälle, wo das Vorderende diese Funktion übernommen hat und wo das Halsschild zu einer gewaltigen Schaufel umgebildet ist, die den Kopf weit überragen kann und dem Käfer ein ganz seltsames Aussehen verleiht. Abb. 2 zeigt einen solchen Fall, eine von Schlüter auf dem Pik von Santa Isabel gefundene neue Art *Xyleborus guineensis*, die von Eggers (1941) beschrieben wurde, und bei der das Männchen mit dieser eigenartigen Ausgestaltung versehen ist. In diesem Fall gelang es, auch die Entwicklungsstadien zu erbeuten, die hier erstmalig mit abgebildet werden.

Auch die Lymexyliden (Abb. 3) sind Pilzzüchter, doch wird die Pilzkultur von der Larve allein besorgt. Die Käfer dringen gar nicht in das Holz ein, sondern die Weibchen legen ihre Eier an die Rinde, und die ausschlüpfenden Larven bohren sich durch die Rinde in den Holzkörper, den sie mit radial oder auch tangential verlaufenden unverzweigten Gängen durchsetzen. Dementsprechend sind sie es auch, die das Bohrmehl auswerfen. Zu diesem Zweck ist, da sie sich in ihrem Gang nicht umdrehen können, ihr Hinterende mit besonderen Strukturen ausgestattet, die das Auswerfen ermöglichen, und zwar ist das 9. Abdominalsegment entweder zu einer langen Gabel ausgezogen oder absturzartig entwickelt. Die Käfer erwählen natürlich solcher Bildungen, die sie ja bei ihrer freien Lebensweise nicht benötigen.

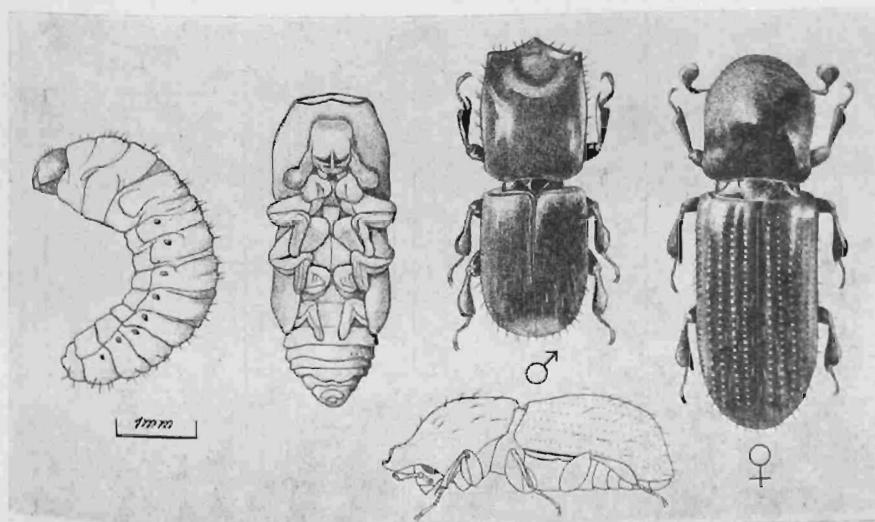
Die Pilzzucht der Holzinsekten der ersten Succession ist in all diesen Fällen von hohem Interesse, handelt es sich hier doch um einen Fall künstlicher Nahrungsproduktion, wie er im Tierreich höchst selten ist und als die höchste Stufe der Ernährung überhaupt gelten kann, haben



Orig. nach einem Exemplar des Dt. Ent. Instituts, Berlin-Dahlem

Abb. 1

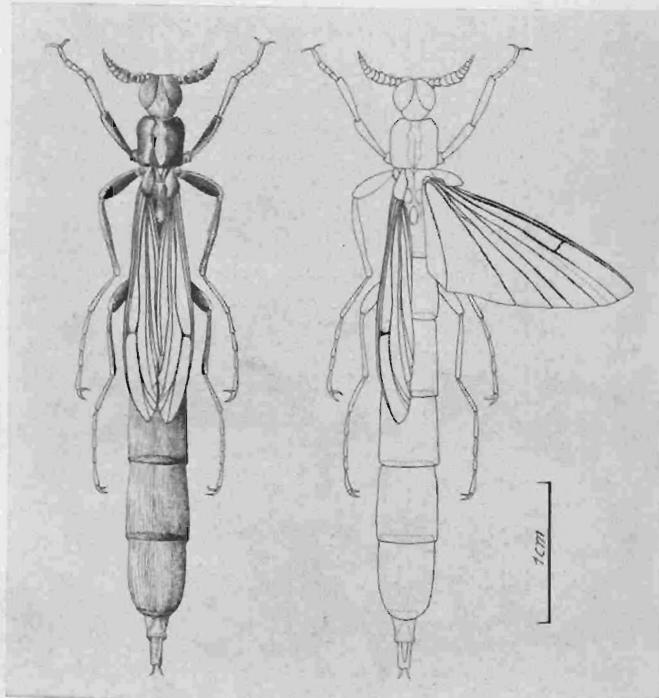
Periommatus camerunus STROHM., ♂ (Col. Platypodidae);
ein pilzzüchtender Käfer der 1. Succession



Orig. nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 2

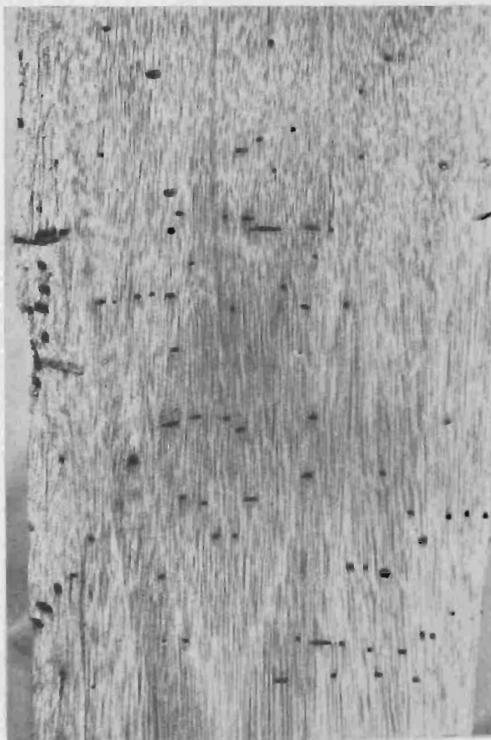
Xyleborus guineensis EGGLERS, n. sp. (Col. Scolytidae),
erw. Larve, ♂-Puppe, ♂ u. ♀; ein holzbrütender Borkenkäfer der 1. Succession



Orig. nach Exemplaren der Afrika-Ausbeute des Verf.

Abb. 3

Atractocerus brevicornis L. ♀ (Col. Lymexylidae);
ein pilzzüchtender Käfer der 1. Succession. Rechts mit abgespreiztem Hinterflügel



Orig.-Aufnahme nach einem Stück der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 4

Tangentialschnitt durch einen Okumé-Stamm mit Fraßgängen der Holzinsekten der I. Succession. Die Schwärzung der Gänge ist ein Kennzeichen von Pilzzucht

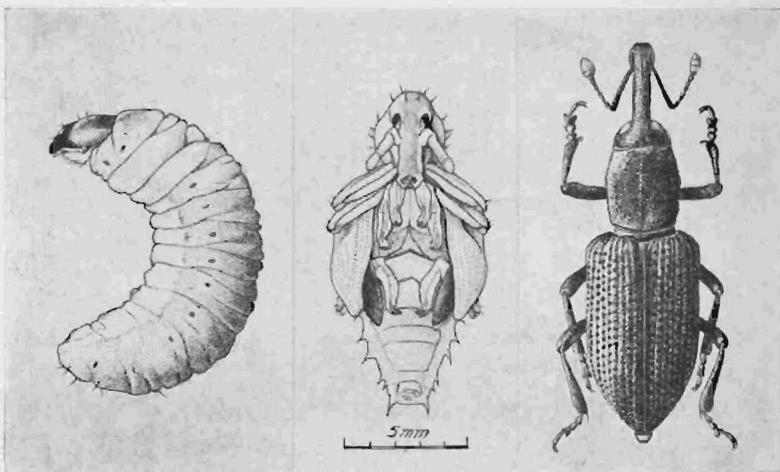
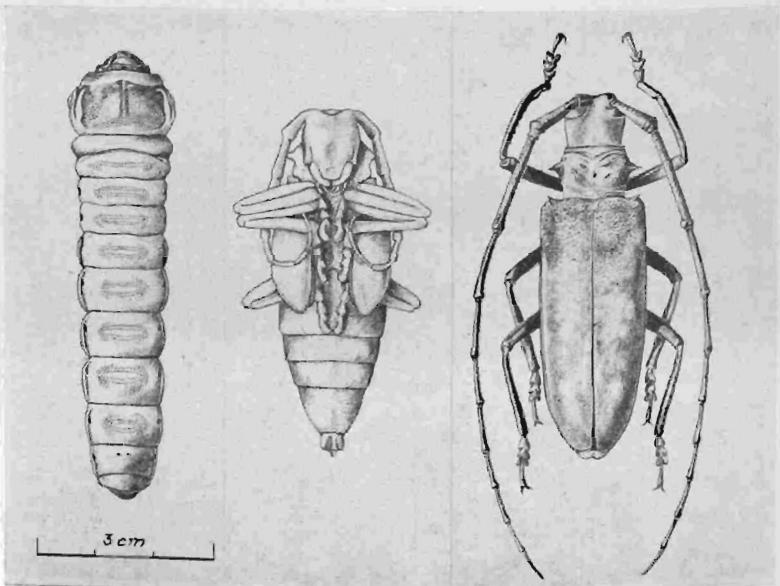


Abb. 5

Niphades congoanus HUST. (Col. Curculionidae),
erw. Larve, Puppe u. Käfer; ein Vertreter der Holzinsekten der 2. Succession



Orig. (Abb. 5—6) nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 6

Batocera wyliei CHEVR. (Col. Cerambycidae),
erw. Larve, Puppe u. Käfer; ein Schädling an Okumé, 2. Succession

doch, von dem Menschen abgesehen, außer den hier genannten Gruppen nur einige der höchst entwickelten sozialen Insekten (pilzzüchtende Termiten und Blattschneiderameisen) diese Stufe erreicht. Nicht allein die Pilzzucht als solche, auch die Art der Übertragung der Pilze an den neuen Fraßort und die hierfür geschaffenen Einrichtungen bieten eine Fülle des Interessanten. Es handelt sich hier wie bei fast allen holzfressenden Tieren um eine Symbiose mit Pilzen bzw. pflanzlichen Mikroorganismen, welche die Fähigkeit besitzen, die Zellulose abzubauen, die jenen fehlt; in ökologischem Sinn also um eine Symbiose von Konsumenten mit Reduzenten. Wir wissen noch nicht allzulange Bescheid auf diesem interessanten Gebiet lebenskundlicher Forschung, über das wir in den letzten Jahren und Jahrzehnten vor allem durch die schönen Untersuchungen Buchners und seiner Schule unterrichtet wurden (zusammenfassende Darstellungen bei Buchner, 1928 und 1930).

Es gibt, wie uns diese Arbeiten gezeigt haben, verschiedene Formen solcher Verdauungssymbiosen bei den holzfressenden Insekten; sie stellen eine Folge immer engerer Beziehungen der Wirte zu ihren Symbionten dar. Die erwähnten Fälle der tropischen Holzinsekten der ersten Succession haben alle das gemeinsam, daß die Symbionten frei außerhalb des Wirtskörpers unmittelbar auf dem als Nährboden dienenden Substrat des Holzes gezüchtet werden. Man kann hier von einer Ectosymbiose sprechen und davon die anderen Fälle als Entosymbiosen unterscheiden, bei denen die Symbionten im Innern des Wirtskörpers leben und das bereits in den Darmkanal des Wirtes aufgenommene Holz durch die von ihnen produzierten Cellulasen zum Zerfall bringen. Unter diesen Entosymbiosen lassen sich wiederum zwei Fälle unterscheiden, denen wir bei den anderen Successionen noch begegnen werden: Entweder leben die Symbionten frei im Darmkanal des Wirtes, meist in besonderen Ausweitungen, sog. Gärkammern desselben (*extracellulare Entosymbiose*), oder sie finden ihre Wohnstätte innerhalb von Zellen, entweder in Epithelzellen des Darmkanals selbst, oder in sog. Mycetomen, das sind eigens zu diesem Zweck bereitgestellte Zellkomplexe, die meist der Darmwand eng anliegen (*intracellulare Entosymbiose*). Wir wissen über diese Verhältnisse vor allem bei einheimischen Vertretern der Holzinsekten Bescheid; die vielen tropischen Arten sind in dieser Hinsicht erst sehr mangelhaft bekannt, und es liegt hier noch ein weites und interessantes, sicherlich auch noch manche Überraschung bergenches Gebiet der Forschung offen.

Es muß überraschen, daß sich gerade die erste Succession vorwiegend aus Pilzzüchtern rekrutiert. Zwar gehören die Pilzzüchter in unseren Breiten gleichfalls vorwiegend der ersten Succession an, doch gibt es daneben auch noch zahlreiche Holzinsekten, wie rindenbrütende Scoly-

tiden, Cerambyciden, Sesiiden usw., die keine Pilze züchten, so daß man nicht sagen kann, daß jene auch nur in der Überzahl seien. Diese Verschiedenartigkeit der Verhältnisse findet u. a. auch darin ihren Ausdruck, daß beispielsweise in der Familie der Scolytiden von den rund 200 europäischen Arten der überwiegende Anteil zu den Rindenbrütern gehört und noch nicht 10% Holzbrüter, also Pilzzüchter sind. Demgegenüber liegt das Verhältnis im tropischen Regenwald annähernd umgekehrt, indem hier die Holzbrüter weit überwiegen.

Der Grund, warum die erste Succession der Holzinsekten in den Tropen sich in so hohem Maße aus Pilzzüchtern zusammensetzt, ist nicht ohne weiteres ersichtlich, doch möchte ich annehmen, daß derselbe in der Beschaffenheit des Holzes zu suchen ist. Das frische, noch unveränderte und saftreiche Holz tropischer Laubhölzer scheint dem Gedeihen der Ambrosiapilze besonders günstige Bedingungen zu bieten und auf andere Weise schwer verwertbar zu sein. Dabei ist zu erwähnen, daß die gezüchteten Pilze, soweit die bisherigen Untersuchungen gezeigt haben, spezifisch sind, d. h. jede Spezies züchtet ihren besonderen Pilz, der niemals ohne das Wirtstier gefunden wird.

Die Pilzzucht hat also den Zweck, das nährstoffarme Holz in eine für den Pilzzüchter verwertbare, hochwertige, eiweißreiche Nahrung umzusetzen. Da die Käfer bzw. ihre Larven das Holz demnach gar nicht fressen, sondern den in ihren Gängen wuchernden Pilzrasen abweiden, können sie überall dort vorkommen, wo der Pilz gedeiht. Tatsächlich sind auch viele Ambrosiakäfer im Hinblick auf die befallene Holzart polyphag, und wenn wir auch über die tropischen Arten in dieser Hinsicht noch wenig Bescheid wissen, so scheint doch festzustehen, daß viele tropische Scolytiden und Platypodiden mit großem Verbreitungsgebiet stark polyphagen Charakter haben. Ob die daneben vor kommenden monophagen Arten überwiegen oder nicht, muß allerdings noch ermittelt werden.

Die Pilzzucht der Ambrosiakäfer der ersten Succession ist auch der Grund für die Art der Fraßtätigkeit dieser Tiere. Sie machen fast alle tief in den Holzkörper eindringende Gänge (Abb. 4), um genügend Platz für ihre Pilzkulturen zu bekommen, die zur Bestreitung der gesamten Ernährung für sie und ihre Nachkommen ausreichen müssen. Diese Tatsache ist, wie wir später noch sehen werden, für die Beurteilung der wirtschaftlichen Bedeutung der ersten Befallsfolge von ausschlaggebender Bedeutung.

Die 2. Succession, welche sich an die erste anschließt bzw. ihr ohne scharfe Grenze, also sie überschneidend folgt, ist hinsichtlich der Beschaffenheit des befallenen Holzes dadurch gekennzeichnet, daß dieses in seiner Struktur bereits durch die beginnende Tätigkeit der Redu-

zenten,
des Hol
wenigste
wie am
Oberfläc
holzzers
Holz he
ginnen
Innere c
rade mi
fallsfolg
an der C
Splint, u
dringen.
Holz tat
daut wi
einer V
spaltend
mehl ni
hinter d
Fraßgän
der Rind
rindenfa

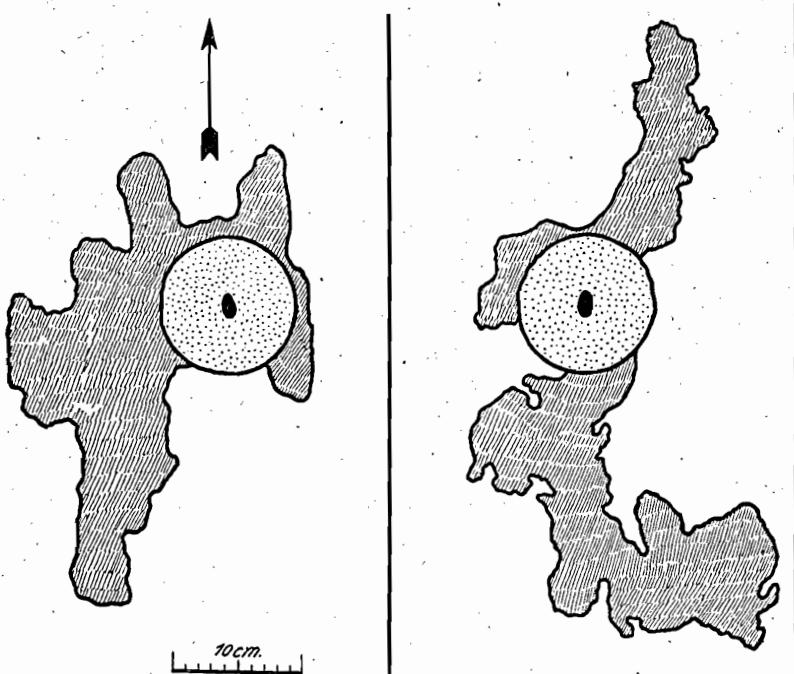
Die
Käfer u
Prachtk
betr. Ar
beschrän
Platypo
ein, son
Eiablag
Hilfe ei
Rindenr
die das
(Curcul
Holz ;
usw. un
bitus, d
kenneng
walzenf
geblich
sonders

zenten, vor allem pilzlicher Holzzerstörer, wenigstens an der Oberfläche des Holzkörpers zersetzt und aufgelockert wird. Die Rinde beginnt, wenigstens stellenweise, sich zu lockern und liegt nicht mehr so fest an wie am unveränderten Stamm. Daß die Zersetzung des Holzes an der Oberfläche ihren Ausgang nimmt, ist leicht erklärlich, werden doch die holzzerstörenden Organismen bzw. ihre Keime von außen her an das Holz herangetragen, wo sie ihre reduzierende Tätigkeit zunächst beginnen und nur verhältnismäßig langsam quer zur Faserrichtung ins Innere des Holzkörpers einzudringen vermögen. Vielleicht hängt es gerade mit diesem Umstand zusammen, daß die Insekten der zweiten Befallsfolge vor allem solche Arten sind, deren Fraßgänge flachstreichend an der Oberfläche des Holzkörpers verlaufen, meist zwischen Rinde und Splint, und die meist nur zur Verpuppung tiefer in das Holz selbst eindringen. Denn diese Tiere sind keine Pilzzüchter, sondern fressen das Holz tatsächlich, d. h. sie nehmen es in ihren Darmkanal auf, wo es verdaut wird. Dies geschieht in der Regel zwar gleichfalls auf dem Wege einer Verdauungssymbiose, jedoch einer Entosymbiose mit zellulose-spaltenden Mikroorganismen. Dementsprechend wird auch das Bohrmehl nicht aus den Fraßgängen ausgeworfen, sondern mit dem Kot hinter dem fressenden Tier angehäuft und festgepreßt. Verlaufen die Fraßgänge zwischen Rinde und Splint, und entstammt das Bohrmehl teils der Rinde, teils dem Holz, so zeigt es unregelmäßige Schichten weiß und rindenfarbig, „wolkig“, wie man es dann wohl bezeichnet.

Die hierher gehörenden Insekten sind wiederum fast ausschließlich Käfer und zwar vor allem Vertreter der Bockkäfer (*Cerambyciden*), Prachtkäfer (*Buprestiden*) und Rüsselkäfer (*Curculioniden* Abb. 5). Die betr. Arten sind vorwiegend monophag, also auf eine bestimmte Holzart beschränkt. Sie dringen als Imagines nicht wie die Scolytiden und Platypodiden der ersten Succession mit dem ganzen Körper in das Holz ein, sondern legen ihre Eier meist einzeln an der Oberfläche ab. Die Eiablage erfolgt entweder frei an die Rinde (*Buprestiden*), oder mit Hilfe einer dem Weibchen eigentümlichen vorstreckbaren Legeröhre in Rindenritzen, Holzspalten und dergl. (*Cerambyciden*), oder in Löcher, die das Weibchen mit dem Rüssel in die Rinde oder das Holz nagt (*Curculioniden*). In all diesen Fällen verläuft nur die Entwicklung im Holz; die Imago lebt frei, oft von Blütennektar, Baumsäften, Blättern usw. und zeigt dementsprechend auch nicht den charakteristischen Habitus, der die Minierinsekten, wie wir sie bei der ersten Succession kennengelernt haben, so deutlich kenntlich macht. Wir werden die walzenförmige Körpergestalt, die kurzen Extremitäten bei ihnen vergeblich suchen, ja sie sind z. T., wie die Cerambyciden, sogar durch besonders lange Körperanhänge ausgezeichnet.

Die drei hier genannten Käferfamilien der zweiten Succession sind durch intracellulare Entosymbiosen mit Mikroorganismen, vorzüglich Hefen und Bakterien ausgezeichnet. Die Symbionten sind, wie die Untersuchungen Buchners (1928) an vorwiegend einheimischen Vertretern der drei Gruppen dargetan haben, in der Regel in larvalen Mycetomen lokalisiert, die am Vorderende des Mitteldarmes ihren Sitz haben und im einzelnen recht verschieden, meist knollen- oder schlauchförmig gestaltet sind. Beim Übergang zur Imago gehen diese Organe verloren, oder ihr Inhalt wird an andere Stellen des Darmkanals verlagert, sofern sich die Imago, wie bei vielen Rüsselkäfern gleichfalls von cellulosereicher Kost ernährt.

Als Beispiel für einen Vertreter der Holzinsekten der zweiten Succession aus dem afrikanschen Regenwald nenne ich den riesigen Cerambyciden *Batocera wyliei* Chevr. (Abb. 6), der an einer wirtschaftlich besonders wichtigen Holzart, dem Okumé (*Aucoumea klaineana* Pierre) vorkommt und von Schläuter und mir (1942) genauer studiert wurde. Die Eiablage dieses Käfers wurde nicht beobachtet, doch unterliegt es



Orig. nach Aufnahmen von M. Schläuter auf der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 7

Fraßbilder von *Batocera wyliei* CHEVR.

- schraffiert — Fraßplatz unter der Rinde
- punktiert — kreisförmiger Rindenausschnitt
- schwarz — Einbohrloch zur Puppenwiege
- Pfeil — Längsrichtung des Stammes

sind
glich
Inter-
etern
omen
nd im
taltet
er ihr
h die
Kost

Suc-
n Ce-
ftlich
ierre)
urde.
gt es

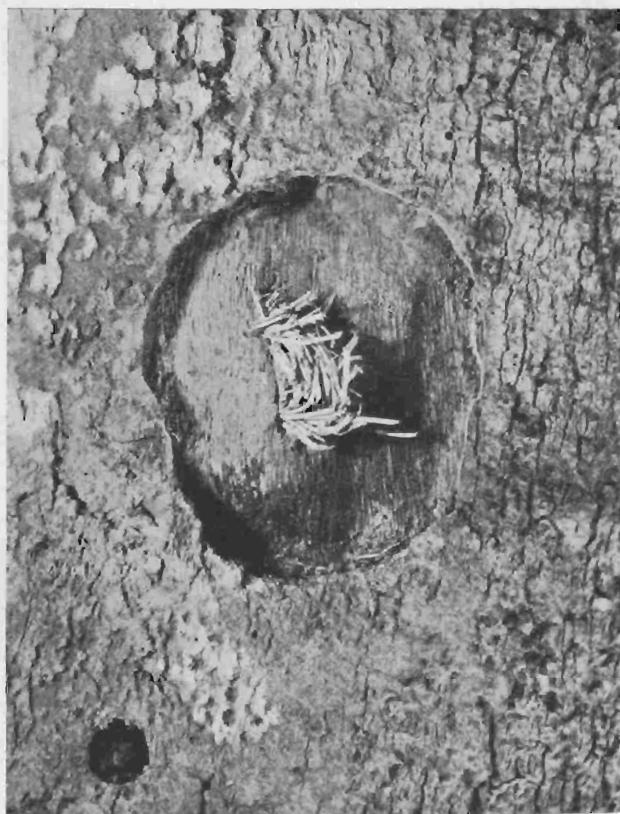
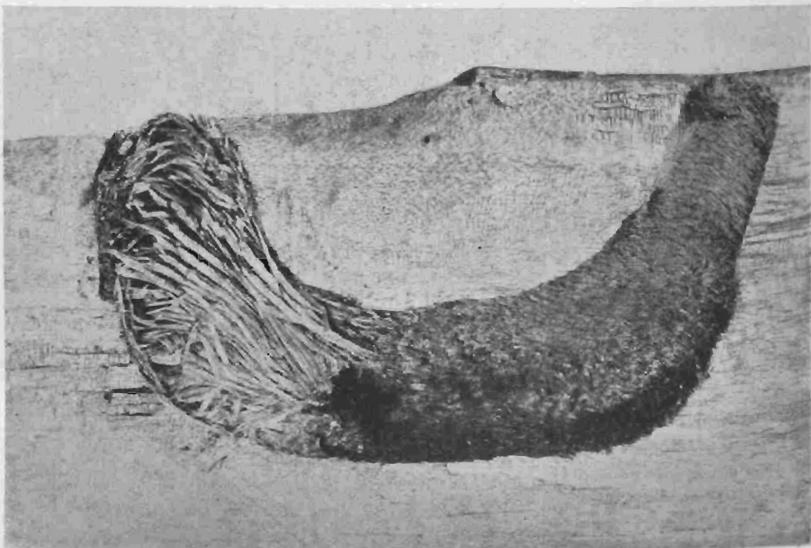


Abb. 8

Äußerlich sichtbares Fraßbild von *Batocera wyliei* CHEVR.
In der Mitte des Bildes der Kreisschnitt mit dem durch Holzspäne verstopften
Eingang zur Puppenwiege; links unten das Flugloch des Käfers



Orig.-Aufnahmen (Abb. 8—9) nach Fraßstücken der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 9

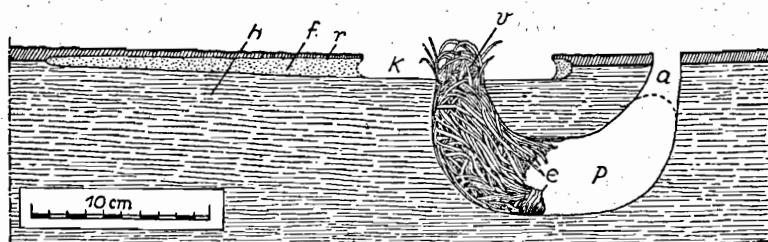
Längsschnitt durch die Puppenwiege von *Batocera wyliei* CHEVR.

keinem Zweifel, daß das Weibchen die Eier einzeln an die Rinde toter Stämme ablegt, wobei es dieselben mit Hilfe der Legeröhre in Rindenritzen, unter Rindenschuppen usw. unterbringt. Die ausschlüpfende Larve dringt unter die Rinde ein und fräß zwischen Rinde und Splint einen unregelmäßigen Platz aus, der dicht mit wolkigem grobem Bohrmehl angefüllt ist (Abb. 7). Die Larve, deren Beine zu winzigen Stummeln reduziert sind, und die sich mit segmental angeordneten Kriechwülsten der Dorsal- und Ventralseite in ihrem Gang fortbewegt, wächst zu stattlicher Größe heran und dringt dann in einem gewaltigen Hakengang in das Holz ein, um sich dort zu verpuppen. Vorher jedoch entfernt sie ein genau kreisförmiges Stück von rund 10 cm Durchmesser aus der Rinde, so daß die Oberfläche des Holzkörpers dadurch freigelegt wird (Abb. 8). Genau im Zentrum der freigelegten Kreisfläche liegt das Einbohrloch, das in die sehr geräumige, schmale und hohe Puppenwiege führt. Der Zugang zur Puppenwiege wird durch einen Pfropf grober, fest zusammengepreßter Holzspäne gegen die Außenwelt abgeschlossen. Dieser Verschlußpfropf ragt aus dem Einbohrloch heraus und ist von außen gut sichtbar. Der Käfer verläßt die Puppenwiege durch einen vom Ende derselben schräg zur Oberfläche führenden Kanal, der mit einem kreisrunden Einbohrloch unweit der Peripherie der freigelegten Kreisstelle nach außen mündet. Die einzigartige, mir von keinem anderen Holzinsekt bekannte Gewohnheit, über der Puppenwiege die Rinde zu entfernen, macht den Befall weithin und leicht kenntlich. Die diesbezüglichen Verhältnisse sind aus den hier wiedergegebenen Abb. 6—11 deutlich und anschaulicher als durch jede Beschreibung zu ersehen.

Mit mehr oder weniger charakteristischen Verschiedenheiten scheinen die Holzinsekten der zweiten Succession vorwiegend dem hier geschilderten Typus anzugehören und in ihrer Lebensweise dem als Beispiel dargestellten *B.wyliei* zu ähneln. Auch hier werden uns erst umfassende Untersuchungen noch Klarheit geben, in welchem Umfang diese offenbar allgemein gültige Regel zutrifft.

Ich habe als Vertreter der zweiten Succession in meiner Zusammenfassung mit Vorbehalt auch die Termiten angeführt, die als Holzinsekten und Holzzerstörer in allen Tropenländern der Erde allgemein bekannt und gefürchtet sind. Allerdings verdanken sie diese Berühmtheit in erster Linie ihrer vernichtenden Tätigkeit in trockenem Holz, das bereits seiner Verwendung zugeführt ist, wie Bauholz, Möbelholz, Eisenbahnschwellen, Telegraphenmasten usw. Über ihre Tätigkeit in feuchtem, faulendem Holz, das dem natürlichen Zersetzungsvorprozeß unterworfen ist, und die Rolle, die sie als Holzkonsumenten im Haushalt der Natur spielen, wissen wir nur wenig, wie überhaupt das Termitenproblem im Gegensatz zu seiner außergewöhnlichen wirtschaftlichen Be-

deutung noch viel zu wenig und zwar gerade in den ausgesprochen tropischen Gebieten wissenschaftlich bearbeitet worden ist. Es ist zwar bekannt, daß es auch Termiten gibt, die in feuchtem Holz leben und in faulende Stämme eindringen, doch ist in dieser Hinsicht gerade aus den westafrikanischen Waldgebieten mit seiner Fülle von Termitenarten noch wenig genug in Erfahrung gebracht worden. Wir haben wohl öfters auch Termiten im Bereich der zweiten und dritten Succession in faulen Stämmen gesehen, doch scheint ihnen auch hier weniger der Abbau zerfallenden als trockneren Holzes zuzufallen. Ich werde über die diesbezüglichen Verhältnisse noch weiter unten einiges zu sagen haben.



Orig. nach Fraßstücken der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 10

Schematische Darstellung der Fraßtätigkeit von *Batocera wyliei* CHEVR., Längsschnitt durch die Fraßstelle

- a — Ausbohrloch (Flugloch)
- e — Exuvie der Larve
- f — Fraßplatz der Larve unter der Rinde mit Bohrmehl (punktiert) ausgefüllt
- h — Holz (quer schraffiert)
- k — Kreisschnitt in der Rinde
- p — Puppenwiege
- r — Rinde (schräg schraffiert)
- v — Verschlußpropf der Puppenwiege aus Holzspänen

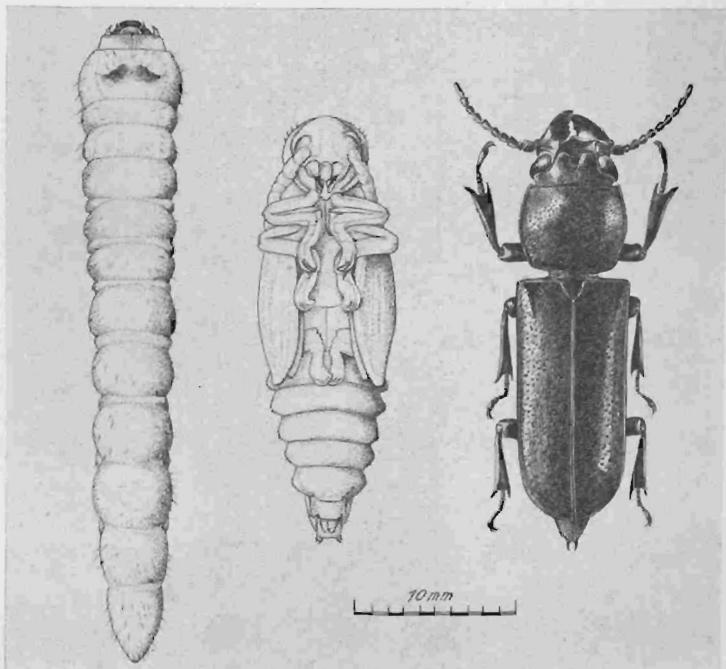
Die dritte Succession lebt in moderndem Holz, das durch weitgehende Zersetzung und dadurch bedingte Auflockerung seiner Struktur und Veränderung seines Chemismus ausgezeichnet ist; die Rinde ist abgelöst. Das Holz dieses Stadiums läßt sich leicht zerbröckeln, ist aber von recht verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt. Einige Vertreter von Coleoptorenfamilien, die wir schon von der zweiten Succession her kennen, kommen auch noch in der dritten Befallsfolge vor, vor allem Cerambyciden und Curculioniden, doch ist ihre Zahl gering gegenüber anderen Gruppen, unter denen als auffallendste die Blatthornkäfer (*Lamellicornia*) zu nennen sind. Von dieser, unsere größten und schönsten Käfer umfassenden Gruppe sind sämtliche Familien im modernden Holz vertreten, nämlich die Skarabäen (*Scarabaeidae*), die Hirschläuse (*Lucanidae*) und die Zuckerläuse (*Passalidae*). Daneben treten noch einige weniger bedeutungsvolle Käferfamilien auf, von denen u. a. die Schatten-



Orig.-Aufn. von Schütter, Rio Muni, Spanisch-Guinea; Exp. Eidmann

Abb. 11

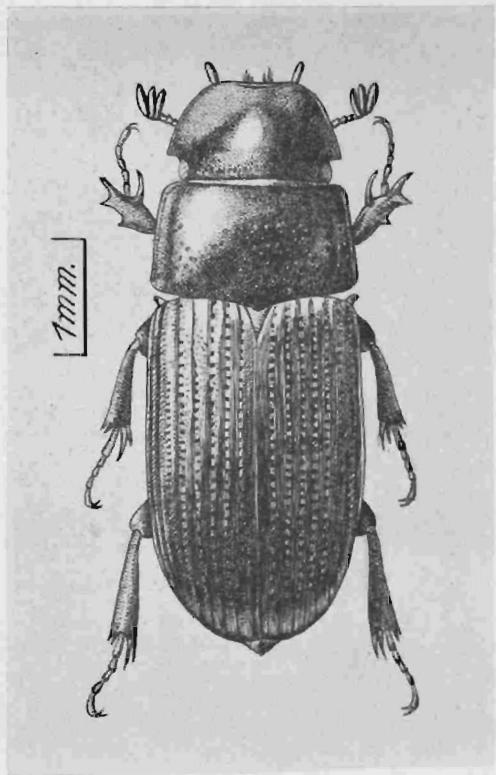
Befall von *Batocera wyliei* CHEV. an einem Okumé-Stamm (3 Befallstellen)



Orig. nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 12

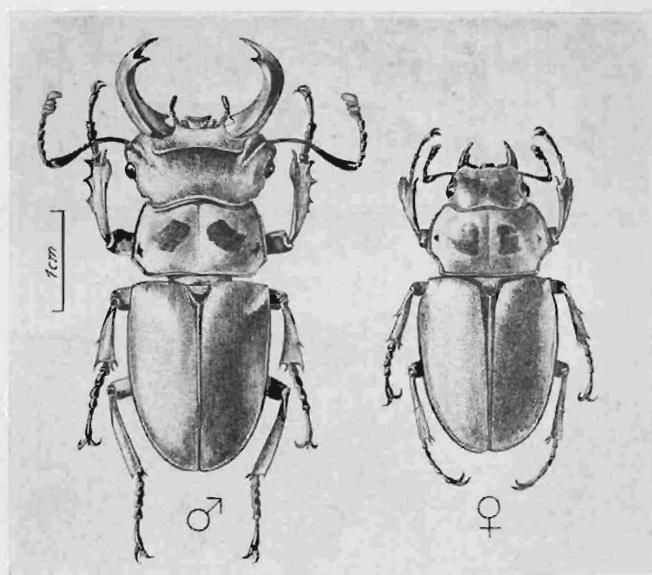
Parandra gabonica THOMS. (Col. Cerambycidae),
Larve, Puppe u. Imago; ein Vertreter der 3. Succession



Orig. nach einem Exemplar der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 13

Saprosites gestroi SCHM. (Col. Scarabaeidae); 3. Succession



♂ nach einem Exemplar des Dt. Ent. Inst., Berlin-Dahlem:
♀ nach einem Exemplar der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 14
Homoderus gladiator JAC. (Col. Lucanidae),
♂ u. ♀; 3. Succession

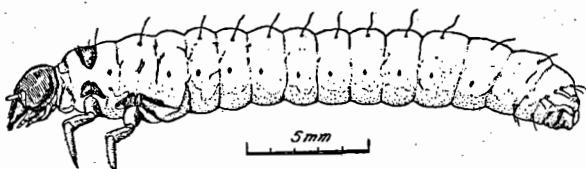


Abb. 15
Didimus parastictus Imh. (Col. Passalidae),
ein Vertreter der Zuckerkäfer, einer für die 3. Succession charakteristischen
Käfergruppe

käfer (*Tenebrionidae*) zu nennen sind. Selbst gewisse Vertreter der Kolbenwasserkäfer (*Hydrophilidae*) haben wir in nicht unerheblicher Zahl in moderndem Holz gefunden. Alle diese Käfer kommen als Larve, teilweise auch als Imago im Holz vor. Zu ihnen gesellen sich aber auch bereits Angehörige anderer Insektenordnungen, unter denen die Larven von Dipteren auffallen, die wenigstens teilweise als Holz- bzw. Moderfresser in Frage kommen. Wir können mit Bestimmtheit erwarten, daß uns weitere Untersuchungen gerade der dritten Succession in den Tropen noch mit vielen und mannigfältigen Insektenformen bekanntmachen werden.

Zur Kennzeichnung gebe ich hier Abbildungen einiger Vertreter der genannten Käfergruppen der dritten Befallsfolge aus dem westafrikanischen Regenwald. Abb. 12 zeigt einen Cerambyciden *Parandra gabonica* Thoms., dessen Larven im Holz von *Schefflera Mannii* in den Bergwäldern des Pik von Santa Isabel sehr häufig sind. Er gehört zu den oben erwähnten Bockkäfern, die sozusagen einen Übergang von der zweiten zur dritten Succession darstellen, denn die Larven kommen zwar vorwiegend in mulmigem Holz vor, dringen aber auch gelegentlich, wenn auch seltener, in die noch festeren Partien ein. Der kleine Scarabaeide *Saprosites gestroi* Schm. (Abb. 13) wurde an der gleichen Holzart in völlig vermulmten Stammabschnitten, gelegentlich in großer Zahl aufgefunden. Auch die Lucaniden entwickeln sich im Mulm. *Homoderus gladiator* Jac. (Abb. 14) kommt gleichfalls in den Bergwäldern von Fernando Poo vor, wo er sich in modernden Hartholzstämmen zu entwickeln scheint. Die Passaliden endlich, von denen sich *Didimus parastictus* Imh. (Abb. 15) als regelmäßiger Bewohner modernder Partien in abgestorbenen Stämmen von *Sch.Mannii* erwies, leben auch als Imagines wie ihre Larven in zerfallendem Holz, was auch ihre kräftigen, grabschaufelartig entwickelten Vorderschienen deutlich ausweisen. Die Larven (Abb. 16) sind langgestreckte Engerlinge, bei denen als besonders markantes Kennzeichen das letzte Beinpaar reduziert und zu Stridulationsorganen umgebildet ist. Auch Tenebrioniden sind als Holz- und Moderfresser bekannt geworden. Die hier abgebildete neue Art *Strongylium insulare* Gebien (1942) wurde in verschiedenen Holzarten in den Bergwäldern von Fernando Poo gefunden. Die Larven sind in moderndem Holz sehr häufig und sind, wie alle *Strongylium*-Larven, durch starke Chitinisierung und eine eigenartige Differenzierung des Hinterendes ausgezeichnet (Abb. 17), während die Käfer nach einer persönlichen Mitteilung von H. Gebien die Sonne lieben und sich auf Blüten, an Laub und Holz finden. Schließlich sei auch noch ein gleichfalls an *Sch.Mannii* gefundener Hydrophilide, *Dactylosterum* sp. gezeigt (Abb. 18), der in Übereinstimmung mit den aquitälen Gewohnheiten seiner Verwandten

offenbar besonders feuchte Moderpartien bevorzugt. Von einigen Vertretern der zu den Kolbenwasserkäfern gehörenden Unterfamilie der *Sphaeridiinae* ist bereits bekannt, daß sie in morschem Holz leben.



Orig. (Abb. 15—16) nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 16
Larve von *Didimus parastictus* JMH.

Die meisten Insekten der dritten Succession dringen tief in das modernde Holz ein, das sie mit unregelmäßigen Gängen durchsetzen. Manche, wie die in diesem Zusammenhang schon genannten Passaliden, aber auch die Skarabäen können sich dabei ihrer Grabbeine bedienen, denn vielfach hat die Zersetzung bereits einen solchen Grad erreicht, daß dies möglich ist. Die Celluloseverdauung erfolgt bei den Holzinsekten der dritten Succession offenbar vorwiegend auf dem Wege einer Entosymbiose mit frei im Darmlumen lebenden Microorganismen. Alle holz- und moderfressenden Lamellicornierlarven haben Ausweiterungen des Enddarmes, in denen das aufgenommene Holz zunächst festgehalten wird. In diesem Holzbrei entfalten cellulosespaltende Bakterien ihre zersetzende Tätigkeit und bringen die Holzpartikelchen zum Zerfall, wobei Abbauprodukte gebildet werden, die der Wirtsorganismus zum Aufbau verwerten kann. Diese Gärkammern können eine beträchtliche Größe erreichen und schimmern meist als schwärzliche Regionen durch das aufgetriebene Hinterende der Larve hindurch, so auch äußerlich sichtbar werdend. Auch bei cellulosefressenden Dipterenlarven sind solche Gärkammern nachgewiesen worden, und es ist anzunehmen, daß die Zweiflüglerlarven der dritten Succession, die sich oft in großer Menge vorfinden, soweit es sich um Holzfresser handelt, über ähnliche Einrichtungen verfügen. Wie die Verhältnisse bei den hier noch genannten Vertretern anderer Insektengruppen liegen, entzieht sich zurzeit noch unserer Kenntnis, doch ist zu erwarten, daß auch bei ihnen Verdauungssymbiosen bestehen; ob diese allerdings gleichfalls dem hier herrschenden Typus angehören, bleibt noch zu ermitteln. Auch bei den Termiten erfolgt die Celluloseverdauung auf dem Wege einer extracellularen Entosymbiose mit Microorganismen, die in Ausweitungen des Enddarmes leben, wenn diese auch nicht, wie in den hier vorliegenden Fällen Bakterien, sondern Protozoen und zwar polymastygine Flagellaten sind.

Die v. wähnt, ei der völlig den zerfal breit, die sondern A ist eine , sind und i kann dahu radezu vo hierher ge dem völli nicht mehr und viel Substrat e neben ihm fresser, R und seine sonnern a nutzen.

Es wür dieses Zu und kann Holz, der Folge eig unberücks daher zun begegnet treter, oh solche err Zerfallspe ein, von e die Arthr überwiege tingent. Spinnent Milben, P auch Ara durch zahl von dene Detritusfr

Die vierte und letzte Succession endlich kann, wie schon erwähnt, eigentlich nicht mehr als eine Holzfauna bezeichnet werden. Mit der völligen Zersetzung und Mineralisierung des Holzes macht sich in den zerfallenen amorphen Massen des einstigen Holzkörpers eine Fauna breit, die sich nun nicht mehr ausschließlich aus Insekten rekrutiert, sondern Vertreter der verschiedensten Wirbellösengruppen umfaßt. Es ist eine „Allerweltifauna“, deren Vertreter zum großen Teil euryök sind und überall vorkommen, wo sich pflanzlicher Detritus anfindet. Man kann daher wohl mit Recht von einer Detritusfauna, vielleicht geradezu von einer Waldbodenfauna sprechen, denn viele Arten, die hierher gehören, habe ich auch frei im Waldboden gefunden. Denn mit dem völligen Abbau schließt sich der Kreisläuf; Holz als solches ist nicht mehr vorhanden, und zahlreiche Tierarten mit den verschiedensten und vielseitigsten Umweltanforderungen ziehen in das aufgelockerte Substrat ein. Nur teilweise handelt es sich um wirkliche Detritusfresser, neben ihnen finden sich in großer Zahl Allesfresser, Pilzfresser, Algenfresser, Räuber oder auch nur solche, die den lockeren Detritushaufen und seine Einwohner gar nicht als Nahrungsquelle verwenden wollen, sondern als geeignetes Substrat zur Errichtung ihrer Wohnungen benutzen.

Es würde sich daher wohl überhaupt erübrigen, dieser Fauna noch in diesem Zusammenhang besondere Aufmerksamkeit zu widmen, doch soll und kann das Ausklingen der ganzen Organismenfolge im zerfallenden Holz, der Schlußakt gewissermaßen, mit dem die ganze buntbewegte Folge eigenartiger Gestalten ihren Abschluß und Ausklang findet, nicht unberücksichtigt bleiben, wenn das Bild sich abrunden soll. Ich nenne daher zunächst jene Gruppen, denen man in diesem Stadium vorwiegend begegnet und bringe auch einige Darstellungen charakteristischer Vertreter, ohne dabei Vollständigkeit zu erstreben oder zu glauben, eine solche erreichen zu können. In der Fülle der Gestalten dieser letzten Zerfallsperiode finden sich von Nicht-Athropoden Würmer und Schnecken ein, von ersteren vor allem Nematoden und Anneliden. Allerdings stellen die Arthropoden, auch wenn man von den Insekten als dem weitaus überwiegenden Anteil absieht, doch auch hier wieder das Hauptkontingent. Von ihnen sind die Land-Isopoden zu erwähnen, ferner die Spinnentiere und Myriapoden. Von den Spinnentieren herrschen die Milben, Pseudoskorpione und Skorpione vor, gelegentlich trifft man auch Araneen in den Lücken des Substrates an. Die Myriapoden sind durch zahlreiche Arten sowohl der Chilo- wie der Diplopoden vertreten, von denen erstere als Räuber, letztere als Pflanzenfresser, vor allem Detritusfresser in Frage kommen.

Die Insekten alle aufzuzählen, die in diesem Stadium den Trümmerhaufen eines zerfallenen Stammes bevölkern, ist ein fast aussichtloses Unterfangen, so groß und verschiedenartig ist deren Menge. Von niederen Insekten nenne ich Thysanuren, unter denen mir die Japigiden besonders auffielen, ferner Collembolen, von denen hier eine Art, *Aethiopella guineensis* Handschin (Abb. 19) abgebildet ist. Von den primitiven Pterygoten finden sich nun auch Orthopteren ein, wie Forficuliden und Blattiden (Abb. 20). Von den Hemipteren sind Raubwanzen aus den verschiedensten Familien zu nennen, und besonders groß ist auch wieder die Zahl verschiedenartiger Käfer, Carabiden, Staphyliniden, Pselaphiden, Histeriden, Elateriden und deren Larven, Tenebrioniden usw. Von den Hymenopteren fallen die Ameisen auf, von denen einige, wie die hier abgebildete, in den Tropen der ganzen Erde vorkommende Ponerine *Odontomachus haematochela* L. (Abb. 21) ihre Nester mit Vorliebe in dem leicht zu bearbeitenden Substrat des zerfallenen Holzes anlegen. Von den übrigen noch verbleibenden Insektengruppen sind wiederum Dipteren, d. h. deren Larven zu nennen, und selbst nach Schmetterlingsraupen sucht man nicht vergebens.

So löst sich die Biocoenose in der letzten Succession gewissermaßen auf; an Stelle der hochspezialisierten Holzinsekten, die mit Hilfe ihrer eigenartigen Verdauungssymbiosen in der Lage sind, das Holz aufzuschließen und ihrem Organismus nutzbar zu machen, treten wenig spezialisierte, euryöke Arten. So sehen wir mit dem Wechsel der Successionen ein Fortschreiten vom Spezialisierten zum Generalisierten und damit ein immer breiteres Auseinanderfließen der Biocoenose, ein gewaltiges Anwachsen der Arten. Mit dem Fortschreiten und dem Abschluß der Tätigkeit der Reduzenten strömt mehr und mehr eine generalisierte edaphische Tierwelt in den Lebensraum ein, der vordem nur wenigen Arten mit hoher Anpassung die Existenz ermöglichte. Damit ist der Kreislauf beendet, die Folge der Successionen der Holzinsekten abgeschlossen.

Die Betrachtung der Holzinsekten bliebe jedoch unvollständig, wenn man nicht auch die Tierfresser, also die Räuber und Parasiten erwähnen würde, die den Holzkonsumenten, also den Pflanzenfressern nachstellen und damit auch der Holz-Biocoenose angehören. In jedem Lebensraum treffen wir bekanntlich zwei ökologische Stufen innerhalb der Tierwelt an, Pflanzenfresser und Tierfresser. Erstere sind unmittelbar, letztere mittelbar von der Pflanze als dem Produzenten organischer Nährstoffe abhängig.

Sobald das Holz als Nahrungsquelle von pflanzenfressenden Insekten erobert und das Problem der Celluloseverdauung auf dem Wege der geschilderten Verdauungssymbiosen gelöst war, ergab sich zwangsläufig

ein ökologischer Raum, der die sich von den anderen unterscheiden konnten sie sich auf verschiedene bewohner konzentrierten. Gemein ein solcher Raum zu bilden, einer Gruppe von Tieren Platz, der sie nicht ausfüllt, aber noch für andere offen steht. Magnet jedes Raumes ist es zu füllen, das ist der Fall Pflanzengesellschaften. Tierfresser benötigen einen Raumes bestimmt für sie zur Verfügung steht. neue Rassen entstehen. Fauna kann sich ausbreiten. Vakua für neue Populationen.

Beispiele für diese genug. Je nachdem ob es sich um einen Lebewesen handelt, wird es bald eine entsprechende ökologische Stellung einnehmen. Sie können die Pflanzenfreilebensräume etwas ausweiten. diesen alsbald ausfüllen. nicht lange dauerten. tauchten in den Lebensraum ein, die successionsfähige Fauna können sich ausbreiten. der Besiedlung. besondere Formen der Convergenz. logischen Verhältnisse.

Die Tierwelt der Holz-Biocoenose ist im Vergleich zu den anderen Raubinsektenarten sehr einfach. Bei uns in Europa sind Borkenkäfer 10 Prozent oft die dominante Art in den Tropenwald. Ich denke, dass die Convergenz der ökologischen Verhältnisse.

ein ökologisches Vakuum. Die Existenzmöglichkeit für Tierfresser, die sich von den Holzfressern ernähren konnten, war geschaffen, und so konnten sich diese nun gleichfalls in die Lebensgemeinschaft der Holzbewohner eingliedern. Als ökologisches Vakuum bezeichne ich ganz allgemein eine Lücke in der Reihe der Organismen, die eine Biocoenose bilden, eine Lücke, die ausfüllbar, aber noch nicht ausgefüllt ist, ein Platz, der irgendeiner Organismengruppe Existenzmöglichkeit bietet, aber noch nicht ausgenutzt ist. Ein solches Vakuum zieht wie ein Magnet jene Organismen an, die imstande sind, die bestehende Lücke zu füllen, oder sich in sie einzupassen. Wenn sich wie im vorliegenden Fall Pflanzenfresser einen Lebensraum erobern, so folgen ihnen alsbald Tierfresser nach. Erfordern die Besonderheiten des betr. Lebensraumes besondere Anpassungen und stehen genügend lange Zeiträume zur Verfügung, so können solche Anpassungen auch ausgebildet werden, neue Rassen und neue Arten können entstehen, und eine spezifische Fauna kann dadurch geschaffen werden. Zweifellos waren ökologische Vakua für die Entstehung der Arten ein starker Impuls.

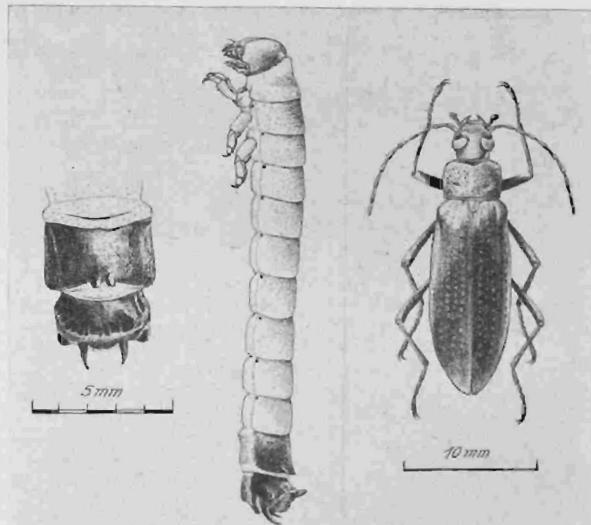
Beispiele für die Ausfüllung ökologischer Vakua gibt es mehr als genug. Jede natürliche oder künstliche länger anhaltende Veränderung eines Lebensraumes schafft ja solche Fehlräume, deren Besiedlung dann alsbald einsetzt. Dieselbe erfolgt successive in der Reihenfolge der ökologischen Stufen. Als erste finden sich die Produzenten ein, ihnen erst können die Konsumenten folgen, und unter letzteren wiederum erst die Pflanzenfresser, dann die Tierfresser. Wo die Rodung eines Waldgebiets etwa die Ansiedlung körnertragender Pflanzen ermöglicht, folgen diesen alsbald auch Körnerfresser nach, und deren Feinde lassen auch nicht lange auf sich warten. Die Besiedlung der aus dem Meer aufgetauchten Insel Krakatau mit Organismen ist ein großartiges Beispiel für die successive Ausfüllung solcher ökologischer Lücken. Ökologische Vakua können allerdings auch lange offen bleiben, wenn Schwierigkeiten der Besiedlung, etwa in Form geographischer Hindernisse bestehen, oder besondere Anpassungen erforderlich sind. Auch die Entstehung von Convergierenzen findet häufig ihrer Erklärung durch die Theorie der ökologischen Vakua.

Die Tierfresser treten in der Lebensgemeinschaft der tropischen Holzinsekten in großer Zahl auf. Es handelt sich dabei vor allem um Raubinsekten, offenbar weniger um Parasiten. Wir wissen zwar, daß bei uns in der gemäßigten Zone Parasiten von Holzinsekten, etwa von Borkenkäfern, eine große Rolle spielen, und daß das Parasitierungsprozent oft sehr hoch ist, doch ist über die diesbezüglichen Verhältnisse in den Tropen so gut wie noch gar nichts bekannt. Wir haben gelegentlich die Cocons von Schlupfwespen in den Gängen holzminzierender In-

sekten gefunden, jedoch niemals in auffallender Menge. Es scheint überhaupt, daß die Parasitierung pflanzenfressender Insekten im Tropenwald bei weitem nicht jene Bedeutung als vermehrungsbeschränkender Faktor hat wie bei uns, und daß dort die Räuber und Insektenfresser umgekehrt viel wichtiger sind. Hinsichtlich der Blattfresser habe ich hierzu bereits früher (Eidmann, 1924, S. 136) einiges gesagt, und bei den Holzinsekten scheint es sich nicht anders zu verhalten.

Bereits den in das Holz eindringenden Ambrosiakäfern der ersten Succession folgen Tierfresser. Unter ihnen sind die höchst eigenartigen, den Rüsselkäfern nahestehenden Brenthiden zu nennen, deren Lebensweise zwar noch sehr wenig bekannt ist, die aber, wenigstens teilweise sicher als Räuber zu bewerten sind. Teilweise sind sie auch Raumparasiten, die mit ihren gewaltigen Mandibeln die Scolytiden und Platypodiden, denen sie offenbar besonders nachstellen, aus ihren Gängen herausziehen, um diese selbst in Besitz zu nehmen und darin ihre Eier abzulegen. Möglicherweise leben die Larven und vielleicht auch die Käfer von dem Nahrungspilz, den der rechtmäßige Eigentümer des Gangsystems kultiviert hatte, so daß hier der seltene Fall eines „Mundraubes“ vorliegen würde. Allerdings wird auch angenommen, daß die Tiere Pilzfresser oder sogar Pilzzüchter sind (Klein, 1938). Bei einem großen Teil der Arten, wie wahrscheinlich auch bei der hier abgebildeten westafrikanischen *Debora bocandei* Prov. (Abb. 22) fehlen solche Beziehungen, und die Eier werden an die Rinde bzw. in das Saftholz abgelegt, zu welchem Zweck das Weibchen mit seinem dünnen Rüssel Löcher zur Aufnahme der Eier bohrt. Die Larven leben im Holz und fressen kurze Gänge, einige Arten leben offenbar in moderndem Holz. Die Lebensweise der Brenthiden ist somit sehr vielseitig, doch scheint ein Übergang von der Holznahrung, der ja die Verwandten dieser Gruppe fast alle huldigen, zum Räubertum vorzuliegen.

Auch räuberische Staphyliniden scheinen mit gewissen Arten bereits der ersten Succession in das Holz hinein zu folgen. Als Beispiel gebe ich hier ein Habitusbild eines Vertreters der Gattung *Eleusis* (*E.picta* Eppelsh., Abb. 23) wieder, den ich bei Bokoko auf Fernando Poo erbeutet habe. Auf die starke Bedornung des Außenrandes der Schienen bei dieser Art, die zweifellos mit der Fortbewegung in den engen Wohnröhren der Beutetiere im Zusammenhang steht, sei hier besonders hingewiesen. Nach einer Mitteilung von O. Scheerpeltz, Wien, der die Staphyliniden meiner Ausbeute bearbeitet hat, finden sich alle Arten der Gattung *Eleusis*, die über die gesamten Tropen verbreitet sind, als erste Larvenjäger unter der Rinde der Bäume ein, zu einer Zeit, in der erst Scolytiden dort angetroffen werden. Auch in den Gängen von Platypodiden sind sie schon gefunden worden. Allerdings finden sich *Eleusis*-



Orig. nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 17

Strongylium insulare GEBIEN, n. sp. (Col. Tenebrionidae),
Hinterende der Larve, erw. Larve u. Imago, 3. Succession

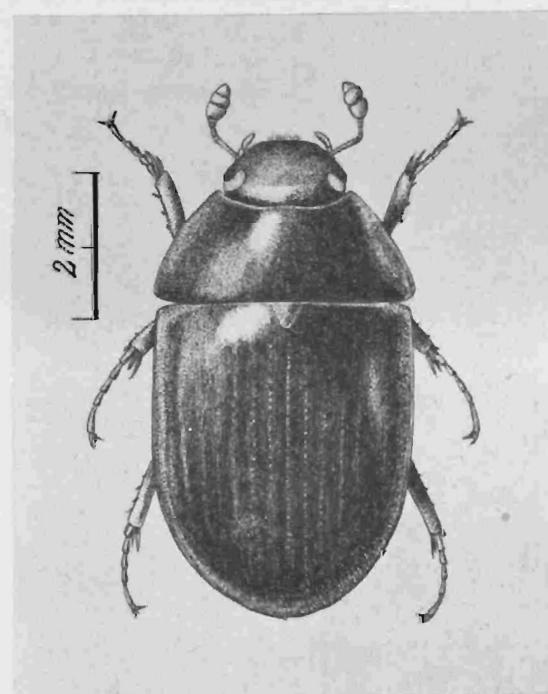


Abb. 18

Dactylosterum sp. (Col. Hydrophilidae),
ein häufiger Käfer in feuchtem, moderndem Holz auf Fernando Poo

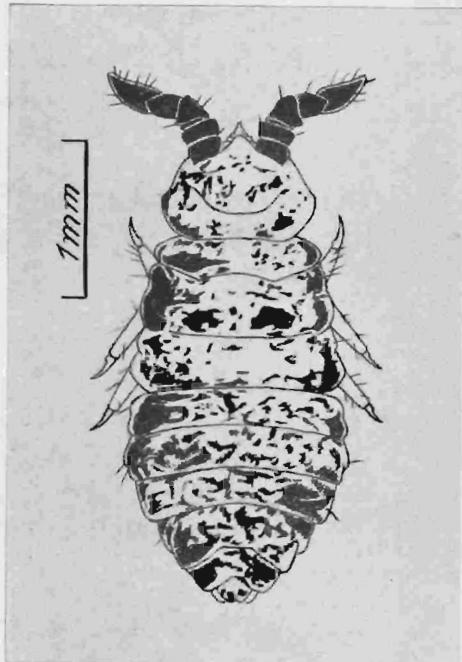
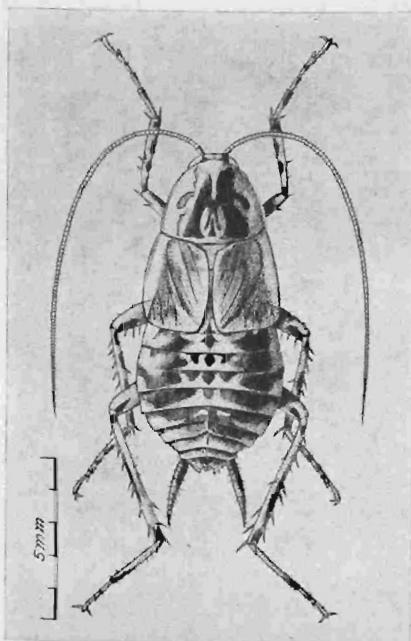


Abb. 19

Aethiopella guineensis HANDSCHIN, n. sp. (*Collembola, Poduridae*),
ein unter der Rinde modernder Stämme lebender Springsehwanz von Fernando Po^o



Orig. (Abb. 18—20) nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 20

Eine Schabe (nov. gen. nahe *Symploce*, *Temnopteryx* u. *Blattella*),
ein Allesfresser aus völlig vermodertem Holz

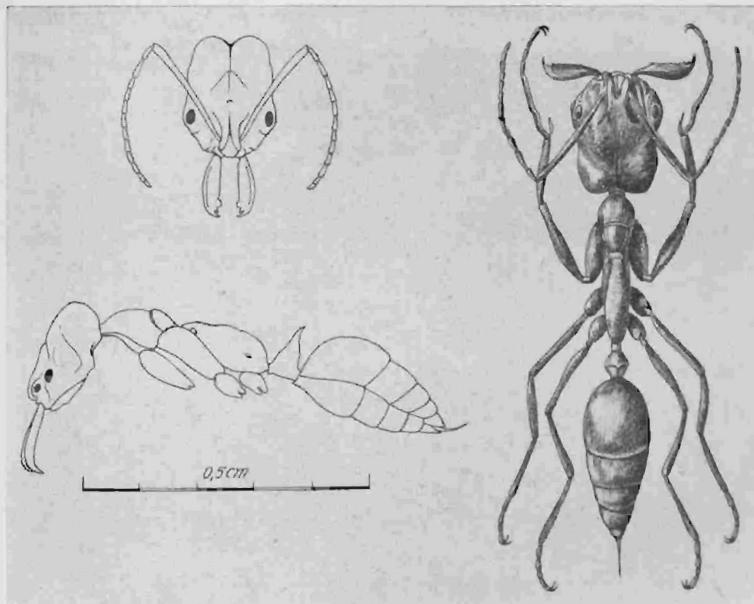
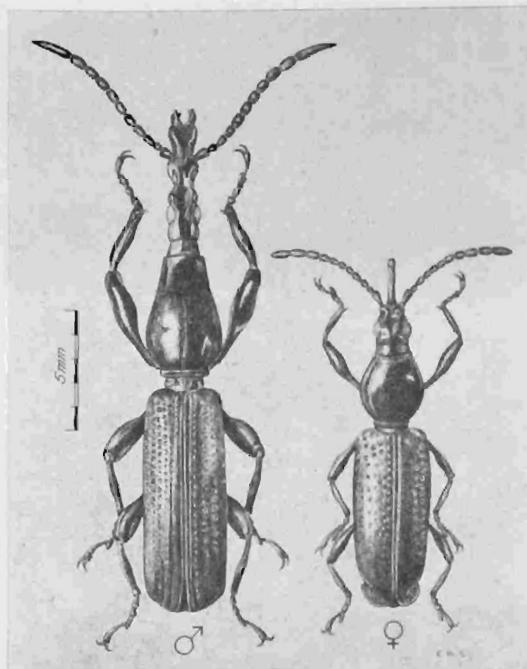


Abb. 21

Odontomachus haematoda L. (Hym. Formicidae)

♂: Kopf, Seiten- und Dorsalansicht; eine Ameise, die ihre Nester
in vermodertem Holz anlegt

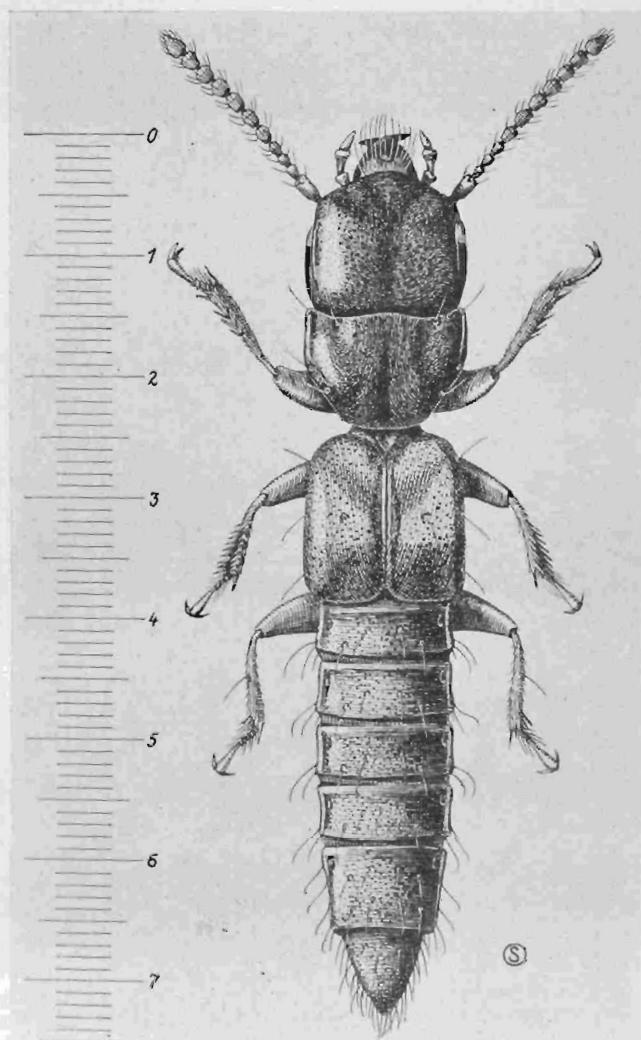


Orig. (Abb. 21—22) nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verl.

Abb. 22

Debora bocandei Prov. (Col. Brentidae), ♂ u. ♀

Arten
schon
cessio
so sel
Räube
konsum
Ernäh
an jen
In
mente
die Gä
sonder
Käfer,
Tätigk
können.
Auch
anlege
Besond
Körper
coeca
Holzes
angetr
schein



Orig. von Scheerpeltz nach einem Exemplar der Afrika-Expedition des Verf.

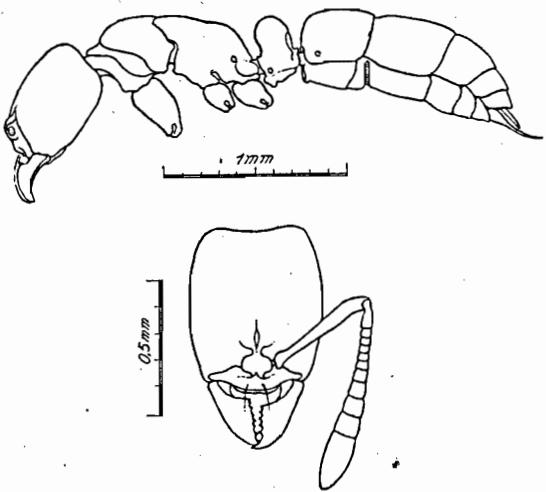
Abb. 23

Eleusis picta EEPPELSE. (Col. Staphylinidæ) ♂,
ein räuberisch lebender Kurzflügelkäfer der 1. Succession

oben: 8

Arten auch noch sehr lange im Holz, selbst noch zu der Zeit, wo dieses schon „einen schwarz-modrigen Haufen bildet“, also bis zur letzten Succession. Wenn es sich hier auch um verschiedene Arten handeln dürfte, so scheint doch ganz allgemein die ökologische Differenzierung der Räuber der Holzbiocoenose nicht so weitgehend zu sein wie die der Holzkonsumenten, einfach deshalb, weil das Räubertum im Hinblick auf die Ernährung nicht jene hohen physiologischen Anforderungen stellt wie an jene.

In den folgenden Successionen nimmt mit der Zahl der Holzkonsumenten auch die deren Feinde zu. Räuberische Staphyliniden dringen in die Gänge ein und stellen deren Bewohnern nach. Sie sind hierfür besonders geeignet, denn der schlanke, langgestreckte Habitus dieser Käfer, vereint mit großer Beweglichkeit lässt sie geradezu für diese Tätigkeit als prädestiniert erscheinen. Gleich dem Wiesel im Mauseloch können sie sich im engen Hohlraum der Gangsysteme im Holz bewegen. Auch Ameisen stellen sich ein, die im Holz und Moder ihre Nester anlegen und ihre Raubzüge in die Gänge der Holzinsekten machen. Besonders die Ponerinen mit ihrem langgestreckten, walzenförmigen Körper sind hier zu nennen, von denen eine Art *Ponera (Hypoponera) coeca Santschi* (Abb. 24) eine sehr häufige Bewohnerin des zerfallenden Holzes in Fernando Poo war, die ich aber auch bei Musola im Waldboden angetroffen habe, die also bereits zur letzten Succession überzuleiten scheint. Ihr verstecktes Leben, das sie führt, kommt auch darin zum

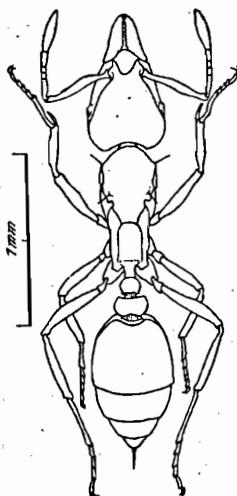


Orig. nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 24

Ponera (Hypoponera) coeca SANTSCHI (Hym. Formicidae), ♀,
oben: Seitenansicht; unten: Kopf von oben; eine Ameise, die in moderndem Holz,
aber auch im Waldboden lebt

Ausdruck, daß sie völlig blind ist. Eine andere, zu den Myrmicinen gehörende neue Ameisen-Art *Strumigenys (Cephaloxys) aequalis* Menozzi (Abb. 25) ist gleichfalls ausgesprochene Holzbewohnerin und wurde nirgends sonst von uns gefunden. Auch sie ist mit ihrem spitzen Kopf und den langen pinzettenartig zugespitzten Mandibeln zum Räuberleben im Holz vortrefflich geeignet.



Orig. nach einem Exemplar der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 25

Strumigenys (Cephaloxys) aequalis MENOZZI, n. sp. (*Hym. Formicidae*), ♀; eine Ameise aus Insektenräumen im Holz

Aber auch andere Raubinsekten, bei denen offenbar ausgesprochene und speziell erworbene Anpassungen an das Leben in den engen Hohlräumen der Gangsysteme der Holzinsekten vorliegen, trifft man an. Am auffallendsten erscheinen mir in dieser Hinsicht die Raubwanzen, die zu der kleinen Gruppe der Henicocephaliden gehören, die in Anzahl in den Gängen von Holzinsekten auf Fernando Poo gefunden wurden, von denen eine neue Art der Gattung *Systelloderes* hier wiedergegeben sei (Abb. 26). Der langgestreckte, walzenförmige Körper mit dem nach vorn ausgestreckt getragenen und nicht wie sonst bei den Hemipteren unter den Thorax zurückgeschlagenen Rüssel gibt dem Tier einen ganz ungewöhnlichen Habitus, der nur aus der Lebensweise verständlich wird. Die Extremitäten sind kurz und kräftig, die Vorderbeine sind zu sehr eigenartigen Raubbeinen umgestaltet, bei denen nicht wie zumeist die Tibia, sondern die Krallen des Tarsus, von denen die eine stark verlängert ist, den einschlagbaren Teil darstellen (Abb. 26 B u. C). Auch Tenebrioniden und viele andere Käfer betätigen sich als derartige „Holzräuber“. Von den beiden hier abgebildeten Tenebrioniden sind die Hy-

pophloeus-Arten (Abb. 27) als Feinde von Borkenkäfern bekannt (Gebien, 1942). Ihre langgestreckte, schmale Gestalt ermöglicht ihnen den Zutritt in die Fraßgänge ihrer Beutetiere. Die Arten der neuen Gattung *Afrotagalus* (Abb. 28) leben nach Annahme von Gebien als Larven und Käfer wie die meisten *Ulomina* vermutlich gleichfalls räuberisch.

Unter den Angehörigen der letzten Succession finden sich zahlreiche Räuber, denen die reiche und vielgestaltige Fauna der Detritushaufen des zerfallenen Holzes willkommene Beute liefert. Von den hierher gehörenden Tieren wurden oben bereits verschiedene genannt, wie die Scelopender, die Pseudoskorpione und Skorpione, viele Milben, Forficuliden, Ameisen, Raubwanzen, Carabiden, Staphyliniden, Histeriden, Elateriden u. a. Auch hier geht, genau wie bei den Holzfressern, die Entwicklung in die Breite, vom Speziellen zum Generellen, vom Stenöken zum Euryöken.

Die bisher beschriebenen Successionen spielten sich in feuchtem, dem Zerfall geweihten Holz ab, also etwa einem Baumstamm, der im Urwald sein natürliches Ende gefunden hat, schließlich zusammenbricht und am Boden der Fäulnis und Vermoderung preisgegeben ist. Im trocknen Holz liegen die Dinge wesentlich anders. Trockenes Holz faulst nicht und modert nicht, es kann, sofern es trocken bleibt, von Reduzenten nicht angegriffen werden, da die wichtigste Voraussetzung für deren Tätigkeit, die Feuchtigkeit, fehlt. Es wäre also unbegrenzt haltbar, wenn nicht auch hier wieder gewisse Insekten diese Schwierigkeiten überwunden und das trockene Holz als Nahrungsquelle und Lebensraum erobert hätten. Ihnen allein ist es zu verdanken, daß auch trockenes Holz in den Tropen schließlich doch abgebaut wird und in den Kreislauf des Lebens zurückkehrt.

Die Schwierigkeit, trockenes Holz zu verdauen, ist besonders groß. Pilzzucht, wie sie für die Insekten der ersten Succession im feuchten Holz charakteristisch ist, kommt in trockenem Holz nicht in Frage, auch hierfür fehlt die unbedingt notwendige Feuchtigkeit. Es bleibt den „Trockenholzinsekten“, wie ich sie einmal nennen will, also nur übrig, das Holz auf dem Wege einer intra- oder extracellularen Entosymbiose aufzuschließen, wie sie auch für die Vertreter der 2. und 3. Succession der Feuchtholzinsekten charakteristisch ist. Tatsächlich scheinen auch alle Trockenholzinsekten, soweit sie daraufhin bekannt sind, eine Entosymbiose mit cellulosespaltenden Microorganismen zu besitzen und auf diesem Wege die Verdauung ihres schwer angreifbaren Nahrungsstoffes zu bewerkstelligen. Das Holz wird also gefressen und gelangt dadurch in den Darmkanal, also in ein feuchtes Milieu, wo es aufgeweicht und den Einwirkungen der reduzierend wirkenden Symbionten bzw. der von diesen gelieferten Cellulasen ausgesetzt wird.

Da das trockene Holz durch Fäulnisprozesse, also durch die Einwirkung freier Reduzenten, nicht verändert wird, ändert sich auch der Lebensraum seiner Bewohner nicht in ökologischem Sinn, sondern bleibt sich bis zum völligen Verbrauch des Substrates gleich. Somit entfällt auch die wesentlichste Voraussetzung für das Zustandekommen von Befallsfolgen; Successionen gibt es im trockenen Holz nicht. Die Bioocoenose bleibt sich durch alle Zeiten hindurch, u. U. jahrelang gleich, so lange, bis eben das Holz als solches verschwunden und damit die Nahrung der Holzinsekten verbraucht ist. Hiermit hängt es auch zusammen, daß viele Trockenholzinsekten mehrere Generationen hindurch im Holz bleiben und sich dort weitervermehren, ohne — solange noch Nahrung vorhanden ist — auszuwandern. Die Anobien sind ein bekanntes Beispiel hierfür.

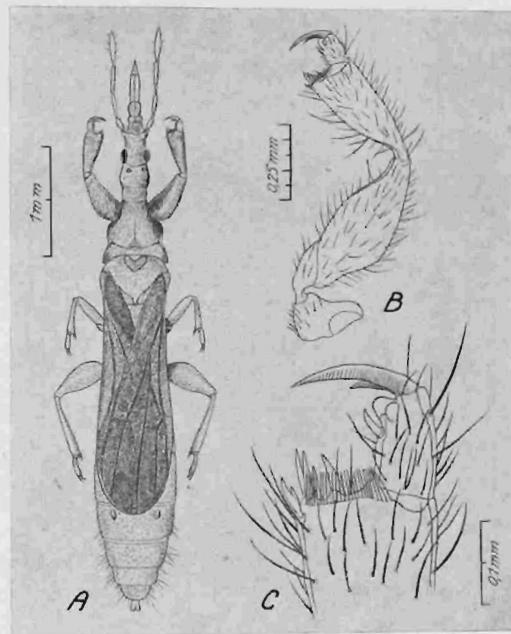
Die Trockenholzinsekten sind im allgemeinen gezwungen, ohne freies Wasser, das ihnen im lufttrockenen Holz fehlt, zu leben (*anhygroatisch*), wofür die eben genannten Anobien wiederum als Beispiel dienen mögen. Es scheint, daß in diesem Fall das bei der Oxydation der Nahrungsstoffe frei werdende Wasser genügt, den Wasserhaushalt zu bestreiten, d. h. den Wasserbedarf zu decken und Wasserverluste auszugleichen. Auch dies ist eine einzigartige physiologische Leistung, die nur von wenigen Organismen bewältigt werden konnte. Es braucht daher nicht wunderzunehmen, daß als Konsumenten im trockenen Holz ausschließlich Insekten in Frage kommen, denn diese Tiergruppe allein hat es verstanden, die schwierigen Probleme der Wasserversorgung und Celluloseverdauung, deren Lösung eine Voraussetzung für die Erschließung dieses Lebensraumes darstellt, zu meistern. Dies haben allerdings nur wenige Insektengruppen fertig gebracht, unter denen ich vor allem folgende nenne: die Termiten, Anobiiden sowie verschiedene Bostrychiden, Lyctiden und Cerambyciden, also mit Ausnahme der Termiten wieder vorwiegend Käfer. Daß auch sie wieder als zweite ökologische Stufe Feinde in Gestalt von räuberisch bzw. parasitisch lebenden Tierfressern angezogen haben, ist um so verständlicher, als diese ja die Schwierigkeiten ökologischer Anpassung, die jene überwinden mußten, nicht zu lösen brauchten. Die Gewebe ihrer Beutetiere stellen leicht aufschließbare Nährstoffe dar und enthalten freies Wasser in genügender Menge, um ihren Wasserbedarf zu decken.

Daß die Trockenholzinsekten als Holzzerstörer in vielen Wirtschaftszweigen eine ungeheure Rolle spielen, ist bekannt, und ich habe darauf mit Bezug auf die Termiten bereits weiter oben hingewiesen. Die Termiten spielen hierbei die weitaus wichtigste Rolle, da sie infolge ihrer sozialen Lebensweise nicht nur in großen Mengen auftreten und dadurch besonders große Schäden hervorrufen, sondern auch in ihrer jeweiligen

ie Ein-
ach der
n bleibt
entfällt
en von
die Bio-
sich, so
die Nah-
ammen,
m Holz
Fahrung
es Bei-

e freies
obisch),
mögen.
gsstoffe
n, d. h.
. Auch
wenigen
wunder-
ließlich
es ver-
llulose-
ließung
ngs nur
em fol-
chiden,
wieder
e Stufe
ressern
wierig-
icht zu
schließ-
Menge,

chafts-
darauf
ie Ter-
e ihrer
adureh
reiligen

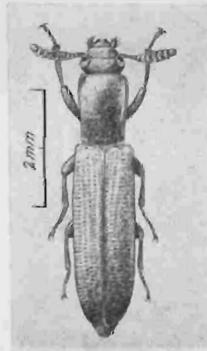


Orig. nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 26

Systelloderes sp. (Hemiptera, Henicocephalidae),
eine Raubwanze aus Insektenräumen im Holz

- A — Dorsalsicht
- B — rechtes Vorderbein (Raubbein)
- C — tibiotarsaler Fangapparat des Raubbeines



Orig. (Abb. 27—28) nach Exemplaren der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 27

Hypophloeus bipartitus GEBIEN,
n. sp. (Col. Tenebrionidae).
ein räuberisch lebender Käfer
aus Insektenräumen im Holz

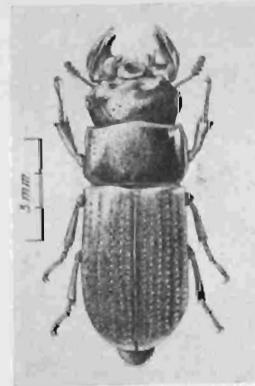
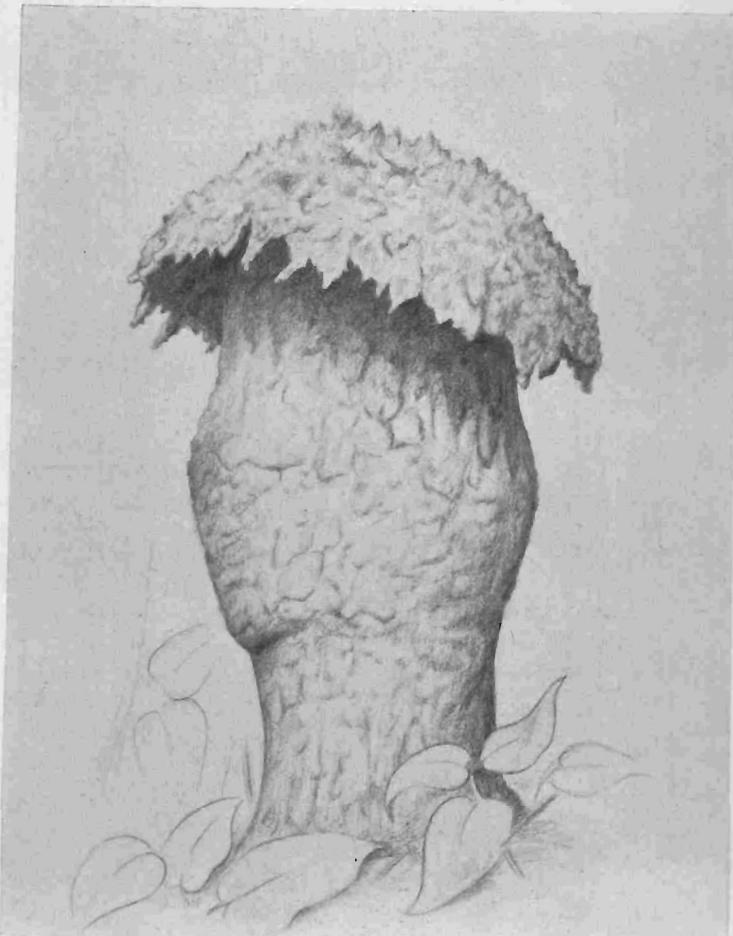


Abb. 28

Afrotugalus eidmanni GEBIEN,
n. g., n. sp. (Col. Tenebrionidae),
ein räuberisch lebender Käfer
aus moderndem Holz



Orig. nach einer Aufnahme von Eidmann, Santa Isabel, Fernando Poo, Januar 1910

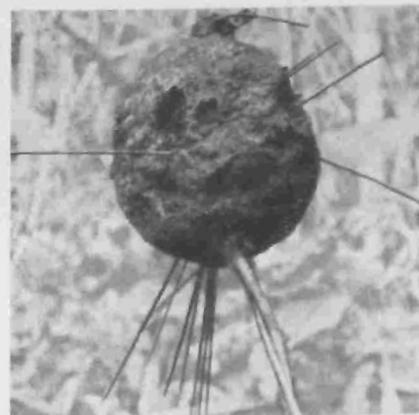
Abb. 29

Pitzförmiges Termitennest aus dem Regenwald von Fernando Poo,
vermutlich von *Eutermes* sp.



Abb. 30

Mehrstöckiges pilzförmiges Termitennest aus dem Regenwald im Muni-Gebiet,
vermutlich von *Eutermes* sp.



Orig.-Aufnahmen (Abb. 30—31) Schläter; Westafrika-Expedition Eidmann 1939/40

Abb. 31

Kugelförmiges Termiten-Baumnest
vermutlich von *Eutermes arborum* SMEATHM. im westafrikanischen Regenwald



Orig.-Aufnahme Eidmann, Santa Isabel, Fernando Poo, Dezember 1939

Abb. 32

Termitengänge, die einen Baumstamm netzartig überziehen;
das Termitennest sitzt an der Ursprungsstelle der untersten Äste der Krone

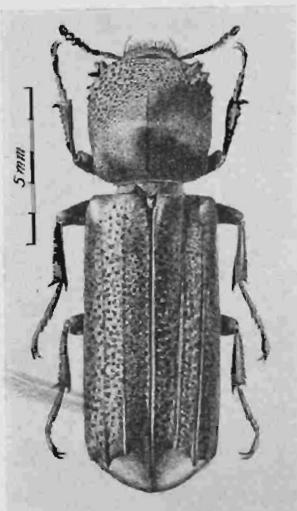
Biocoenose eine dominante Stellung errungen haben, die sie gegen den Widerstand der Umwelt, sei er biotischer oder abiotischer Natur, weitgehend sichert. Nahezu alles in der tropischen Wirtschaft seiner Verwendung zugeführte Holz ist ja trocken und dem Angriff von Trockenholzinsekten ausgesetzt. Bauholz, Möbelholz, Telegraphenmasten, Eisenbahnschwellen, Zaunpfähle, Fahrzeuge usw., um nur einige der bekannteren Beispiele zu nennen, kommen hier in Frage. Zur Schadensverhütung auf diesem Gebiete muß die tropische Wirtschaft enorme Belastungen auf sich nehmen; gibt es doch nur wenige von Natur aus termitenfeste Hölzer, wie u. a. das Teakholz, so daß der Holzschutz in den Tropen eine sehr wichtige Rolle spielt. Künstliche Schutzstoffe, durch welche das in Frage kommende Holz termitenfest gemacht werden kann, gibt es zwar, doch ist ihre Anwendung noch keineswegs rationell und allgemein durchführbar. So ist das Termitenproblem oder besser gesagt das Problem der Trockenholzinsekten in den Tropen nach wie vor nicht gelöst und für die Erschließung aller Tropengebiete der Erde ein sehr ernsthaftes Problem, dessen Bedeutung mit der Intensivierung der Wirtschaft automatisch ansteigen wird.

Nun kommt, so könnte man meinen, trockenes Holz im tropischen Regenwald nur in geringer Menge vor, denn die Luftfeuchtigkeit ist dort so hoch, daß ein völliges Austrocknen gar nicht möglich ist. Dies gilt in vollem Umfang jedoch nur für dasjenige Holz, das auf den Waldboden herabfällt und dort allerdings einem raschen Zerfall ausgesetzt ist. Viel absterbendes Holz bleibt jedoch zunächst am Stamm in Gestalt abgestorbener Äste und Zweige. Bei dem starken Höhenwachstum der bestandsbildenden Komponenten im Regenwald ist die natürliche Astreinigung der Stämme vermutlich beträchtlich, so daß erhebliche Holzmengen ständig hierdurch zugrunde gehen und zunächst als totes Material am Ort ihrer Entstehung bleiben und dort trocken werden. Auch sterben häufig Stämme ganz oder teilweise ab, ohne alsbald zu Boden zu fallen und können dann teilweise austrocknen, so daß tatsächlich genügend trockenes Holz auch am natürlichen Standort zur Verfügung steht. Wenn in diesem Fall vielleicht auch noch die erste Succession der Feuchtholzinsekten das abgestorbene Material zu befallen vermag, so wird doch der weitere Ablauf der Befallsfolgen durch die Austrocknung verhindert und damit der Weg für die ausgesprochenen Trockenholzinsekten frei. Natürlich lassen sich auch hier keine scharfen Grenzen ziehen; je nach dem verschiedenen Feuchtigkeitsgehalt können alle Übergänge zwischen volliger Austrocknung und feuchtigkeitsbedingter Zersetzung vorliegen, es kann partielle Trocknung eintreten usw. Danach wird sich auch der Befall richten und je nachdem verschieden sein. Jedenfalls kommt aber auch völlig trockenes Holz in den natürlichen

Lebensräumen der Tropen ohne Zutun des Menschen in hinreichender Menge vor. Nur dadurch konnte sich ja überhaupt erst eine ausgesprochene Fauna von Trockenholzinsekten entwickeln.

Unter den Trockenholzinsekten im Urwald, also den vom Menschen nicht beeinflußten Standorten im Regenwald, spielen die Termiten gleichfalls wieder die Hauptrolle. Ja, der Regenwald ist sogar das eigentliche Biotop der Termiten, wo sie in größter Arten- und Populationsdichte auftreten. Neben bodenbewohnenden Arten finden sich vor allem auch sehr viele arboricole Termiten. Erstere sind durch ihre eigenartige Nestform vielfach besonders auffallend. Die merkwürdigen pilzförmigen Termitennester (Abb. 29) sind im afrikanischen Regenwald eine sehr charakteristische Erscheinung, und es ist wohl als sicher anzunehmen, daß diese sonderbare Nestform mit den mikroklimatischen Standortsbedingungen aufs engste zusammenhängt und vielleicht der Regulation der Luftfeuchtigkeit im Nestinnern dient. Auch mehrstöckige Pilznester von verhältnismäßig großer Höhe sind keine Seltenheit (Abb. 30). Die Baumnester sind in der Regel rundliche, meist etwa kopfgroße schwarze oder dunkelbraune Gebilde aus einer sehr festen Cartonmasse, die von einer dünnen zerbrechlichen Hülle umkleidet ist, und die hoch oben in den Baumkronen an Stämmen, Ästen und Zweigen hängen (Abb. 31). Von all diesen Nester aus gehen Laufgänge zu den abgestorbenen Ästen und Stammpartien, in die sie sich als Gangsysteme hinein erstrecken und so den Termiten ermöglichen, dort das ihrer Ernährung dienende trockene Holz abzubauen. Diese Laufgänge führen mit Vorliebe durch Rindenritzen, Holzspalten und dergl. Wo dies jedoch nicht möglich ist, werden sie in Gestalt gedeckter Galerien, die wie die Nester ebenfalls aus Cartonmasse hergestellt werden, frei auf der Rinde entlanggeführt, die sie oft wie mit einem dichten Netzwerk, besonders in Nestnähe überziehen (Abb. 32). Daneben gibt es allerdings auch Termitenarten, die reine Holzbewohner sind und ihre Nester unmittelbar im Holz anlegen.

Von den übrigen oben bereits erwähnten Trockenholzinsekten ist nichts Besonderes zu sagen. Sie durchsetzen das Holz mit ihren Gängen, zerschrotten und verwandeln es in pulveriges Bohrmehl und sind in der Regel sowohl als Larve wie als Vollkerfe Holzfresser. Viele von ihnen leben generationenlang im Holz und verlassen es erst, wenn es aufgebraucht und als Nahrungsquelle nicht mehr verwertbar ist, um dann anderwärts wieder in trockenem Holzmaterial ihre Gänge zu minieren und Eier abzulegen. Als Beispiel für einen hierher gehörenden Vertreter der Bostrichiden gebe ich ein Habitusbild von *Apate monachus* Fabr. (Abb. 33), dessen Verbreitungszentrum im Guinea-Gebiet liegt, der aber auch im übrigen tropischen Afrika vorkommt und häufig in Pfosten und



Orig. nach einem Exemplar der Afrika-Expedition des Verf.

Abb. 33

Apate monachus FABR. (Col. Bostrychidae),
ein Trockenholzinsekt des tropischen Afrika

anderem trockenem Holz zu finden ist. Er ist außerdem als Schädling an Kaffee nicht ohne Bedeutung.

Die Tätigkeit der Trockenholzinsekten ist im Regenwald von größter Bedeutung. Sie spielen im Haushalt der Natur die Rolle von Bestandsabfallzersetzern, denen die Rolle zufällt, alles im Walde anfallende trockene Holz, das der zersetzenen Tätigkeit freier Reduzenten entzogen ist, abzubauen und dem Kreislauf des Lebens wieder zuzuführen. Sie zerkleinern und verarbeiten das abgestorbene Holz bereits am Ort seiner Entstehung auf den Bäumen und sorgen dafür, daß es gar nicht als solches zum Boden herunterkommt, sondern bereits vorher sozusagen in seine Bestandteile aufgelöst wird. Daher erklärt sich wohl auch die überraschende Tatsache, daß man groben Bestandsabfall im Regenwald fast überhaupt nicht findet, und daß herabgefallene Äste und Zweige, die in unseren nordischen Wäldern den Waldboden oft geradezu bedecken, dort fast völlig fehlen.

Damit kommen wir zur Frage der ökologischen Bedeutung der Holzinsekten im tropischen Regenwald überhaupt. Diese ist fraglos eine durchaus positive. Da nur totes Holz befallen wird, wirken die Holzinsekten nicht destruktiv, also nicht hemmend auf die Tätigkeit der Produzenten ein, sondern sind ein wichtiges Glied im Kreislauf der Stoffe in der Biocoenose des Waldes auf der absteigenden Seite des Lebensrades. Zwar sind sie selbst keine Reduzenten, wohl aber wichtige und unentbehrliche Schrittmacher derselben, die deren Tätigkeit fördern, beschleunigen und in vielen Fällen überhaupt erst ermöglichen. Feuchtes Holz würde zwar auch ohne Holzinsekten im Laufe der Zeit durch Fäulnis zerstört werden, aber es ist kein Zweifel, daß das Eindringen freier Reduzenten, also von Pilzen und Bakterien, die als Holzzerstörer wirksam werden, durch ihre Miniertätigkeit im Holz erheblich gefördert und dadurch der Zeitraum bis zur Mineralisierung wesentlich abgekürzt wird.

Anders verhält es sich mit der Frage der wirtschaftlichen Bedeutung der Holzinsekten. Bei der Beurteilung derselben darf man ihre positive Rolle in ökologischem Sinn nicht unterschätzen. Zweifellos sind alle Holzinsekten in forstlicher Hinsicht in ihrer Eigenschaft als Bestandsabfallzersetzer als hervorragend nützlich zu bewerten; der Waldbau wird ihre Tätigkeit keinesfalls entbehren können. Anders dort, wo das Holz gerettet wird. Hier treten fast alle Holzinsekten gleichzeitig als Holzzerstörer, also als Schädlinge in Erscheinung. Dabei interessiert vor allem die erste Succession. Abgesehen davon, daß ihr Befall nach dem Fällen des Holzes mit größter Geschwindigkeit und außergewöhnlicher Befallsdichte zu erfolgen pflegt, handelt es sich ja gerade hier um Arten, die infolge ihrer Pilzzucht tiefe, weit in den

Holzkörper eindringende Gänge anlegen. Teilweise kann auch die zweite Succession noch schädlich werden, die folgenden Successionen dagegen sind indifferent und in der Regel ohne wirtschaftliche Bedeutung. Es wird daher fast immer notwendig sein, bereits Maßnahmen gegen den Befall durch die erste Succession zu treffen, denn es wird kaum einmal der Fall eintreten, daß der Abtransport so rasch erfolgt, daß deren Befall nicht stattfinden kann. Diese Maßnahmen müssen prophylaktischer Natur sein, denn wenn die Schädlinge erst einmal eingedrungen sind, wird es sehr viel schwieriger, meist sogar überhaupt unmöglich sein, ihnen zu begegnen, ganz abgesehen davon, daß der Schaden ja dann bereits im Entstehen begriffen ist und nicht mehr rückgängig gemacht werden kann.

Das Einlagern der gefällten Stämme in Wasser ist, wo dies möglich ist, sicher als Vorbeugungsmittel in diesem Sinn nicht zu verachten. Aber es schützt die freiliegenden, über den Wasserspiegel ragenden Teile nicht und setzt das Holz der Gefahr des Befalles durch die Bohrmuschel aus, ganz abgesehen davon, daß es eben doch nicht überall und häufig nicht rasch genug durchführbar ist. Es bleibt daher meines Erachtens nur ein Behandeln mit chemischen Mitteln übrig, also mit Holzschutzmitteln, wie sie die chemische Industrie in Deutschland schon in durchaus brauchbarer Form entwickelt hat. Dabei dürfte vor allem ein Übersprühen der ganzen Oberfläche der frisch gefällten Stämme mit Hilfe von Rückenverstäubern in Frage kommen. Das Bestreichen ist wegen des unvermeidlichen Zeitverlustes und vor allem auch des höheren Bedarfs an Arbeitskräften weniger ratsam.

Es genügt, bei allen für den Export bestimmten Hölzern, und diese werden in der kolonialen Forstwirtschaft weitaus im Vordergrund stehen, auf diese Weise einen zeitlichen Schutz zu erzielen, also einen Schutz, der nur so lange wirksam zu sein braucht, bis das Holz verladen und auf den Transport gebracht ist. Die Gefahr von Schädigungen ist dann in der Regel nicht mehr zu befürchten. Anders jedoch dort, wo das Holz an Ort und Stelle, also in den kolonialen Räumen selbst Verwendung finden soll. Hier ist ein Dauerschutz gegen den Befall durch Trockenholzinsekten unbedingt erforderlich, wenn nicht die Lebensdauer der Holzkonstruktionen eine sehr kurze sein soll. Dabei werden geeignete Holzimprägnierungsverfahren in erster Linie in Anwendung gebracht werden müssen, die allerdings für die tropischen Gebiete im Hinblick auf ihre praktische Anwendbarkeit und Dauerwirkung noch zu entwickeln sind.

Es ist keine Frage, daß der Holzschatz in der kolonialen Forstwirtschaft eine bedeutende Rolle spielen wird, die sich in dem Maße steigert, je mehr man zur Erschließung kolonialer Räume und zur Intensivierung

der Wirts
Beendigu

Ich h:
lage der
für ein so
wie es da
logie hat
lage zu s
bauen mi
Anfang, u
Neuland i
scher Spe
dieser Gr
helfen, da
Umfang h
beginnen

Im fol
Ergebniss

1. Als I
aussc
2. Befal
gehen
geschi
3. In öl
chara
die P
Nähr
keit d
coeno
des I
regel
4. Es w
jeweili
glied
schei
Form
Form
Mine

der Wirtschaft in denselben übergehen wird, was für Deutschland nach Beendigung des Krieges nur eine Frage der Zeit sein wird.

Ich habe versucht, im vorstehenden zu zeigen, daß auf der Grundlage der ökologischen Betrachtungsweise ein weitgehendes Verständnis für ein so wichtiges Teilgebiet der Forstzoologie gewonnen werden kann, wie es das Problem der Holzinsekten in den Tropen darstellt. Die Ökologie hat auch hier, wie überall in der angewandten Zoologie die Grundlage zu schaffen, auf der sich letztlich alle praktischen Maßnahmen aufbauen müssen. Im einzelnen stehen wir hier allerdings noch sehr am Anfang, und ein weites, allerdings auch interessantes und verlockendes Neuland breitet sich vor uns aus. Es wird die Aufgabe forstentomologischer Spezialforschung sein, in unermüdlicher Kleinarbeit die Steine zu dieser Grundlage zusammenzutragen und damit ein Problem lösen zu helfen, das an die deutsche Forstwirtschaft in dem Augenblick in vollem Umfang herantreten wird, wo sie in kolonialen Räumen ihre Betätigung beginnen wird.

Zusammenfassung

Im folgenden gebe ich eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der vorstehenden Ausführungen:

1. Als Holzkonsumenten kommen im tropischen Regenwald nahezu ausschließlich Insekten in Frage.
2. Befallen wird fast nur totes Holz, da die tropischen Hölzer weitgehend durch Schutzstoffe gegen Fraßschäden in lebendem Zustand geschützt sind.
3. In ökologischem Sinn ist das tote Holz ein Lebensraum mit einer charakteristischen Fauna, der Holzfauna. Da in diesem Lebensraum die Produzenten fehlen, muß die Masse der verfügbaren organischen Nährstoffe, nämlich das Holz, im Laufe der Zeit durch die Tätigkeit der Reduzenten und Konsumenten verbraucht werden. Die Bioocoenose in diesem Lebensraum ändert sich mit der Veränderung des Holzes durch die Reduzenten; sie ist also astatisch und zeigt regelmäßig aufeinander folgende Befallsfolgen oder Successionen.
4. Es wird vorgeschlagen, vier Successionen zu unterscheiden, die dem jeweiligen Zersetzungsgang des Holzes entsprechen und deren Mitglieder sich in der Art der Ernährung und Fraßtätigkeit unterscheiden. Sie zeigen ein Fortschreiten von hochspezialisierten Formen mit geringerer Artdichte zu immer mehr generalisierten Formen mit großer Artdichte. Mit dem völligen Zerfall und der Mineralisierung der Holzsubstanz wird die Holzfauna durch eine

weitgehend euryöke Fauna von Detritusfressern, Allesfressern usw. ersetzt, die in die Waldbodenfauna übergeht.

5. Die Holzkonsumenten müssen die Fähigkeit zur Celluloseverdauung besitzen und haben diese auf dem Wege von Verdauungssymbiosen mit Reduzenten erworben. Man kann drei Formen solcher Symbiosen unterscheiden: Ectosymbiose (*Pilzzucht*), intra- und extracellulare Entosymbiose. Die einzelnen Successionen verhalten sich hinsichtlich der Art dieser Symbiosen verschieden.
6. Als zweite ökologische Stufe finden sich neben den Holzkonsumenten Tierfresser in der Holzfauna, die im allgemeinen weniger spezialisiert sind, aber teilweise recht weitgehende morphologische Anpassungen an das Leben in den Gängen der Holzinsekten zeigen.
7. Im trockenen Holz liegen die Verhältnisse anders. Neben der Fähigkeit, die Cellulose zu verdauen, müssen die Trockenholzinsekten meist auch noch zu anhygrobiischer Lebensweise befähigt sein. Die Celluloseverdauung kann bei ihnen nur auf dem Wege der Entosymbiose mit cellulosespaltenden Mikroorganismen erfolgen. Successionen fehlen im trockenen Holz, da die Tätigkeit freier Reduzenten, die das Substrat verändern, dort nicht möglich ist.
8. Als ökologisches Vakuum wird eine Lücke in der Reihe der Organismen einer Biocoenose bezeichnet, die ausfüllbar, aber noch nicht ausgefüllt ist. Ökologische Vakua haben das Bestreben, sich zu schließen und ziehen solche Organismen an, die in der Lage sind, die bestehende Lücke auszufüllen oder sich in sie einzupassen.
9. Die ökologische Bedeutung der Holzinsekten ist eine durchaus positive. Sie wirken als Bestandsabfallzersetzer und sind als solche ein wichtiges Glied im Kreislauf der Stoffe im Leben des Waldes. Zwar sind sie selbst keine Reduzenten, wohl aber wichtige und unentbehrliche Schrittmacher derselben, die deren Tätigkeit fördern, beschleunigen und in vielen Fällen überhaupt erst ermöglichen.
10. Die wirtschaftliche Bedeutung der Holzinsekten ist fast immer negativ. Als Holzzerstörer sind sie Schädlinge überall da, wo das Holz geerntet oder verarbeitet und seiner Verwendung zugeführt wird. Dabei ist vor allem die erste Succession wegen der Schnelligkeit des Befalles und der Eigenart der Fraßschäden von besonderer Bedeutung. Schutzmaßnahmen gegen diese sind daher in der kolonialen Forstwirtschaft von großer Wichtigkeit. Sie müssen prophylaktischer Natur sein und können in einem Besprühen der frisch gefällten Stämme mit Holzschutzmitteln bestehen (befristeter Schutz).

11. Die Rolle
größte
Verw
den,
erziel

Buchner,
Zool
— Tier
Cleveland
and
Derksen,
holz.
Eggers,
wisse
Span
1941.
Eidmann
Erge
mann
— Der
der V
1942.
Eidmann
wyli
zu d
schrif
v. Franke
Gebien, I
nisse
1942.
Hegh, E.,
Kleine, R
1938.
Kofoid, C
Strohmey
Brüss
Thienema
Werner, J
Probi
Ökol.

11. Die Trockenholzinsekten, unter denen die Termiten die wichtigste Rolle spielen, sind in allen Wirtschaftszweigen in den Tropen von größter Bedeutung, in denen Holz als Roh-, Werk- und Baustoff Verwendung findet. Gegen sie muß ein Dauerschutz erstrebt werden, der voraussichtlich durch besondere Imprägnierungsverfahren erzielt werden kann.

Literaturverzeichnis

- Buchner, P., Holznahrung und Symbiose. Vortrag, gehalten auf dem X. Int. Zoologentag zu Budapest am 8. September 1927, Berlin, 1928.
 — Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl., Berlin, 1930.
- Cleveland, L. R., Symbiosis among animals with special reference to Termites and their intestinal Flagellates. Quart. Rev. Biol., Bd. 1, 1926.
- Derkzen, W., Die Succession der pterygoten Insekten im abgestorbenen Buchenholz. Z. Morph. u. Oekol. d. Tiere, Bd. 37, 1941.
- Eggers, H., Zwei neue Borkenkäfer aus Spanisch-Guinea. 6. Beitrag zu den wissenschaftlichen Ergebnissen der Forschungsreise H. Eidmann nach Spanisch-Guinea 1939/40. Arb. morph. u. tax. Ent. Berlin-Dahlem, Bd. 8, 1941.
- Eidmann, H., Grundprobleme der kolonialen Forstzoologie. 19. Beitrag zu den Ergebnissen der Westafrika-Expedition Eidmann 1939/40. Mittlg. d. Hermann-Göring-Akademie der Dt. Forstwissenschaft, 2. Jahrg., Bd. 1, 1942.
 — Der tropische Regenwald als Lebensraum. 2. Beitrag zu den Ergebnissen der Westafrika-Expedition Eidmann 1939/40. Kolonialforstl. Mittlg., Bd. 5, 1942.
- Eidmann, H. u. Schlüter, M., Zur Kenntnis der Lebensweise von *Batocera wyliei* Chevr. (Col. Cerambycidae), eines Schädlings an Okumé. 17. Beitrag zu den Ergebnissen der Westafrika-Expedition Eidmann, 1939/40. Zeitschrift f. Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz; im Druck.
- v. Frankenberg, G., Fleischfresser im Holz. Natur u. Volk, Bd. 72, 1942.
- Gebien, H., Die Tenebrioniden der Guinea-Inseln. 20. Beitrag zu den Ergebnissen der Westafrika-Expedition Eidmann 1939/40. Zool. Anz., Bd. 138, 1942.
- Hegh, E., Les Termites. Paris, 1922.
- Kleine, R., *Brenthidae* (Revision) in Wytsman, Genera Insectorum. Brüssel, 1938.
- Kofoid, Ch. A., Termites and Termite Control. 2. Aufl. Berkeley, 1934.
- Strohmeyer, *Platypodidae* in Wytsman, Genera Insectorum, Fasc. 163. Brüssel, 1914.
- Thienemann, A., Leben und Umwelt. Bios, Bd. 12, Leipzig, 1941.
- Werner, E., Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea* Fabr. Ein Beitrag zum Problem der Celluloseverdauung bei Insektenlarven. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 6, 1926.

MITTEILUNGEN

der ~~Deutschen Forstakademie~~-Akademie der Deutschen
Forstwissenschaft

Herausgegeben von

Professor Dr. Gustav Baader

Universität Göttingen

Präsident der ~~Deutschen Forstakademie~~-Akademie der Deutschen Forstwissenschaft

Dritter Jahrgang

Band I

1943



J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main

Copyright 1943 by
J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M.
Printed in Germany

Herausgeber: Professor Dr. Gustav Baader, Universität Göttingen
Präsident der Hermann-Göring-Akademie der Deutschen Forstwissenschaft

Satz und Druck:
Dieterichsche Universitäts-Buchdruckerei W.Fr.Kaestner, Göttingen