



Educational Material

## **Waldentomologie (ausgewählte Kapitel)**

**Author(s):**

Wermelinger, Beat

**Publication Date:**

2003

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-004501094> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Vorlesung

# *Waldentomologie*

(Ausgewählte Kapitel)



*Cerura vinula*

**Beat Wermelinger**  
**Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf**

**Vorlesung am Departement Forstwissenschaften, ETH Zürich**

**2003**

Copyright:

Das Skript als ganzes sowie die darin enthaltenen Abbildungen aus fremden Quellen sind urheberrechtlich geschützt und dürfen nur von Studierenden der ETHZ zu Lernzwecken verwendet werden. Eine Weitergabe in elektronischer oder gedruckter Form ist nicht gestattet.

Dr. Beat Wermelinger  
Eidg. Forschungsanstalt WSL  
Entomologie  
8903 Birmensdorf

[beat.wermelinger@wsl.ch](mailto:beat.wermelinger@wsl.ch)  
<http://www.waldinsekten.ch>

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>About ...</b>	<b>1</b>
Allgemeiner Teil:		
<b>2</b>	<b>Einführung Insektenökologie</b>	<b>2</b>
2.1	Einleitung	2
2.2	Beziehungen der Insekten zur Umwelt	2
2.3	Das Konzept der physiologischen Zeit	6
2.4	Beziehungen zwischen Insekten	7
<b>3</b>	<b>Populationsdynamik</b>	<b>10</b>
3.1	Wachstum und Mortalität	10
3.2	Regulationsmechanismen	11
3.3	Vermehrungsstrategien	12
3.4	Gradationen	14
<b>4</b>	<b>Lebensraum Wald</b>	<b>15</b>
4.1	Einleitung	15
4.2	Bedeutung der Insekten	15
4.3	Ansprüche der Insekten	19
4.4	Biodiversität	20
4.5	Sukzessionen	22
Spezieller Teil:		
<b>5</b>	<b>Lärchenwickler</b>	<b>24</b>
5.1	Biologie, Ökologie	24
5.2	Zyklische Fluktuationen	26
5.3	Bedeutung	28
<b>6</b>	<b>Schwammspinner</b>	<b>29</b>
6.1	Morphologie, Biologie	29
6.2	Einfluss der biotischen Umwelt auf Entwicklung	30
6.3	Antagonisten	31
6.4	Gradationsverlauf	32
6.5	Bedeutung	34
6.6	Massnahmen	34
<b>7</b>	<b>Blatt- und Schildläuse</b>	<b>36</b>
7.1	Ernährung	36
7.2	Fortpflanzung	36
7.3	Antagonisten	37
7.4	Mutualismus mit Ameisen	38
7.5	Massenwechsel und Migration	38
7.6	Wichtige Blattläuse	39
7.7	Schildläuse	43
<b>8</b>	<b>Pflanzen- und Gallwespen</b>	<b>45</b>
8.1	Blattwespen	45
8.2	Holzwespen	48
8.3	Gallwespen	49
<b>9</b>	<b>Ameisen</b>	<b>52</b>
9.1	Ameisenstaat	52
9.2	Entwicklung	53
9.3	Nester	53
9.4	Ernährung	55

## Inhaltsverzeichnis

9.5	Wechselbeziehungen	55
9.6	Bedeutung	56
9.7	Schutz	57
Anhang:		
<b>10</b>	<b>Übung: Äussere Morphologie</b>	<b>58</b>
10.1	Einführung	58
10.2	Kopf	58
10.3	Brust und Anhänge	59
10.4	Hinterleib	60

# 1 ABOUT ...

Wozu eine Vorlesung über Waldinsekten? Zwar kennen fast alle vom Hörensagen „den Borkenkäfer“, generell werden Insekten jedoch als Bestandteil des Waldes schon ihrer geringen Grösse wegen gerne vergessen. Insekten spielen zusammen mit vielen anderen Organismen eine wichtige Rolle im Ökosystem Wald. Einige wenige Insektenarten stehen dabei zeitweise mit den Interessen und Ansprüchen des Menschen in Konflikt. Kenntnisse der Lebensweise von „Schädlingen“ und "Nützlingen“ und anderen wichtigen Insektengruppen stellen die Voraussetzung dar für die Beurteilung von wald- und naturschutzrelevanten Problemen, für die Gewährleistung bestimmter Waldfunktionen oder das Erhalten gefährdeter Arten. Dazu braucht es das Verständnis der Wechselwirkungen der involvierten Arten mit ihrer biotischen und abiotischen Umwelt (= Ökologie).

Diese Prinzipien werden anhand von konkreten Beispielen von Waldinsekten behandelt, die in der Schweiz immer wieder auffällig in Erscheinung treten. Die Auswahl der behandelten Insekten stützt sich einerseits auf die Liste der häufigsten Forstinsekten, die dem Phytosanitären Beobachtungs- und Meldedienst (PBMD) der WSL in den letzten Jahren gemeldet wurden und andererseits auf Beispiele aus der aktuellen Forschungs- und Beratungstätigkeit, ergänzt mit waldökologisch oder naturschützerisch wichtigen Arten. Das vorliegende Skript beinhaltet nur den Teil WERMELINGER der mit B. FORSTER gemeinsam gehaltenen Vorlesung „Waldentomologie“. Weitere Gebiete der Waldentomologie wie der Einfluss von Insekten auf die Waldfunktionen oder die Bedeutung der wichtigen Gruppe der Käfer (Borkenkäfer) werden von B. FORSTER behandelt.

## **Ziele der Vorlesung Waldentomologie:**

1. Verständnis der generellen Biologie von Insekten.
2. Kennenlernen einiger wichtiger ökologischer Prinzipien, die für die Beziehung zwischen Insekten und ihrer Umwelt relevant sind.
3. Verständnis der Rolle und Ansprüche von Insekten im Ökosystem Wald.
4. Kennenlernen einiger wichtiger oder häufiger Waldinsektenarten und ihrer Ökologie.
5. Erkennen von Befallsbildern und Beurteilen der zukünftigen Entwicklung.
6. Kenntnisse der Methoden und Massnahmen im Waldschutz.

## Allgemeiner Teil

# 2 EINFÜHRUNG INSEKTENÖKOLOGIE

## 2.1 Einleitung

Da die Grundzüge der Ökologie auch in anderen Vorlesungen (Ökologie II, W. SUTER) behandelt werden, sind in dieser Vorlesung nur diejenigen Prinzipien dargestellt, die für das Verständnis der Entwicklung und Dynamik der Insekten im Ökosystem Wald speziell von Bedeutung sind. HAECKEL (1870) definierte die Ökologie als die Lehre der Wechselwirkungen von Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt. Ökologie ist also die Wissenschaft der Wechselwirkungen, welche die Verbreitung und Häufigkeit von Organismen bestimmen (KREBS, 1985). Sie sucht Antworten zu den Fragen: Wo leben Organismen, wieviele und warum?

Man kann zwischen Organismus-, Populations- und Gemeinschaftsökologie unterscheiden (CAMPBELL *et al.*, 1999). Gemeint sind damit:

- Organismusökologie (Autökologie): Die Ökologie von Einzelorganismen, d.h. das Verhalten und die Anpassung eines Individuums an seine Umwelt. Organismen mit eng gefassten ökologischen Ansprüchen werden stenök genannt, solche mit einem breiten Spektrum eurök.
- Populationsökologie (Demökologie): Die Ökologie von Populationen, d.h. die Beziehungen zwischen Individuen einer Art und ihrer Umwelt. Eine Population ist die Einheit der Individuen einer Art in einem Raum, der einen Genaustausch untereinander ermöglicht.
- Gemeinschaftsökologie (Synökologie): Die Ökologie der verschiedenen Arten in einem gemeinsamen Raum, ihre Struktur und Organisation und ihre Beziehung zur Umwelt. Dies geschieht auf der Stufe Ökosystem. Ein Ökosystem stellt als abgeschlossene Einheit das selbstregulierende Beziehungsgefüge von Biozönose (belebter, biotischer Teil) und Biotop (unbelebter, abiotischer Teil) dar.

Im folgenden werden die wichtigsten organismusökologischen Umwelteinflüsse auf die Insekten behandelt. Es sind dies Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, und Nahrung. Danach folgen einige generelle populationsökologische und gemeinschaftsökologische Prinzipien, die im Kapitel Populationsökologie vertieft und ergänzt werden.

## 2.2 Beziehungen der Insekten zur Umwelt

### 2.2.1 Temperatur

Temperatur und Feuchtigkeit sind die zwei am meisten limitierenden Witterungsfaktoren für Insekten. Insekten sind bekanntlich poikilotherm (wechselwarm), d.h. ihre Körpertemperatur hängt weitgehend von der Umgebungstemperatur ab. Die Temperatur wirkt auf Entwicklung, Reproduktion, Überleben und Verhalten. Es gibt einen oberen und unteren letalen Schwellenwert. Der obere liegt meist bei rund 50°C (unter besonderer Rinde können die

Temperaturen problemlos 60°C erreichen). Der untere ist viel variabler und hängt von der Art, dem Stadium, dem physiologischen Zustand und der Expositionsdauer ab. Die untere letale Grenze kann z.B. bei der Nonne bei -40°C liegen, bei tropischen Insekten aber über Null. Friert man einen Käfer im Sommer ein, so stirbt er ab. Im Winter hingegen überlebt er, da im Körper während der Vorbereitung auf den Winter als Gefrierschutz Substanzen wie z.B. Glykol eingelagert wurden. Diese verschieben den Gefrierpunkt (supercooling point) der Zellen unter den Schmelzpunkt (Hysterese).

Obwohl Insekten grundsätzlich poikilotherm sind, können auch sie ihre Körpertemperatur in einem gewissen Mass regulieren. Mechanismen dazu sind:

- Aufsuchen von sonnigen oder schattigen Orten
- Feuchteregulation ("Schwitzen")
- Muskelaktivität (Zittern, Fliegen)
- Konstruktion von Nestern mit eigenem Mikroklima (z.B. Ameisennester, Prozessionsspinnerwickel)

Die Temperaturansprüche sind bei verschiedenen Insekten unterschiedlich. Arten mit einem eng begrenzten Temperaturbereich nennt man stenotherm, solche mit einem weiten Bereich euratherm. Die Temperatur kann auf verschiedene Weise einwirken: Für manche Arten ist die Durchschnittstemperatur massgebend, für andere die Temperatursumme oder Fröste (vgl. Kap. 2.3).

## 2.2.2 Feuchtigkeit

Die Feuchtigkeit ist stark mit der Temperatur gekoppelt, und ist für die meisten Insekten von grosser Bedeutung. Ihre Wirkung kann z.B. auf direkte Weise über die erleichterte Nahrungsaufnahme oder die Entwicklung (Verdunstung, vgl. Abb. 1) erfolgen oder indirekt über das Verhalten (Aktivität).

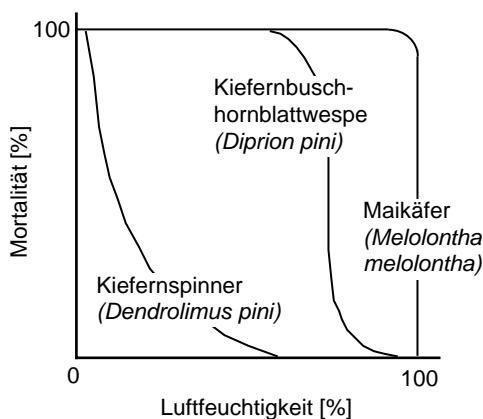


Abb. 1: Eimortalität von Forstinsekten in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit (nach SZUJECKI, 1987)

Viele Insekten haben Mechanismen gegen die Verdunstung entwickelt, z.B.

- Sklerotinskelett mit Wachsschicht
- Absorption von Umgebungsfeuchte durch die Körperoberfläche
- Resorption von Wasser aus dem Kot
- Verwendung des eigenen freiwerdenden Stoffwechselwassers



- Gallenbildung (zugleich Nahrung und Schutz; s. Kap. 8.3).

### 2.2.3 Licht

Das Licht, d.h. die Helligkeit oder die Tageslänge kann verschiedene Verhaltensmuster von Insekten beeinflussen oder Vorgänge auslösen. Es gibt beispielsweise helligkeitsabhängige Rhythmen.

#### Circadianer Rhythmus

Dieser Rhythmus bezieht sich auf die Aktivitätsverteilung zwischen Tag und Nacht.

- tagaktiv: z.B. Fliegen, Hymenopteren, z.T. Käfer, Tagfalter
- nachtaktiv: z.B. Nachtfalter
- dämmerungsaktiv: z.B. Mücken

#### Saisonaler Rhythmus

Dies bezieht sich auf die Abhängigkeit morphologischer Formen oder Aktivitäten von der Tageslänge (Photoperiode).

- Saisondimorphismus: Gewisse Blattläuse vermehren sich bei Langtag (Sommer) parthenogenetisch und bilden mehr geflügelte Formen, bei Kurztag (Herbst) vermehren sie sich bisexuell.
- Induktion der Diapause: Die Diapause ist ein genetisch festgelegter, durch Umwelteinflüsse ausgelöster Ruhezustand während der Entwicklung. Sie dient zur Synchronisation der Entwicklung mit der Umwelt, z.B. dem geeigneten Nahrungsangebot.
- Entwicklung, Reproduktion etc.: Bei Langtag wachsen Larven von *Diprion pini* schneller, sie schalten keine Diapause ein.

### 2.2.4 Nahrung

Die Ansprüche der Insekten an ihre Nahrung sind völlig unterschiedlich. Es gibt Spezialisten, die nur von einer oder zwei Wirtsarten leben können; solche Arten nennt man monophag. Insekten mit Nahrungspflanzen aus einer Gattung oder höchstens einer Familie werden oligophag genannt. Die unspezifischen Generalisten sind polyphag. Diese Bezeichnungen gelten auch für parasitisch lebende Insekten (Parasitierung von nur einer oder mehrerer Arten). Evolutionsgeschichtlich gesehen sind moderne, d.h. hoch entwickelte Arten eher monophag, während urtümliche Arten polyphag sind.

Man bezeichnet Tiere nach der Art ihrer Nahrung auch als

- herbivor (phytophag) = pflanzenfressend (z.B. Schmetterlinge)
- carnivor (zoophag) = fleischfressend (z.B. Schlupfwespen, Laufkäfer)
- weitere, spezifische Bezeichnungen sind detritivor, conophag, seminivor, saprophag, radicivor, koprophag ...

Die Nahrung kann die Biologie eines Insekts sowohl über das quantitative Angebot als auch über deren qualitative Zusammensetzung beeinflussen:

### Nahrungsangebot

Bei Futtermangel erhalten die Tiere weniger Energiezufuhr und sie müssen zusätzlich viel Energie für Nahrungssuche aufwenden. Nach einem völligen Kahlfrass ihrer Wirtspflanze müssen neue Ressourcen aufgesucht werden, der neue Wirt ist möglicherweise für sie ungünstiger. Häufig wird eine Notverpuppung durchgeführt oder die Tiere sterben ab.

### Nahrungsqualität

Die Zusammensetzung der Nahrung hängt von der Art und dem physiologischen Zustand des Wirts ab. Im Falle von herbivoren Insekten wirkt sich die Zusammensetzung der Pflanzeninhaltsstoffe direkt via Nährstoffe (Kohlenhydrate, Proteine, Aminosäuren) aus, oder indirekt über sekundäre Pflanzenmetaboliten (Phenole, Gerbstoffe, Phagostimulantien). Abb. 2 zeigt die Abhängigkeit des Gewichts von Frostspannerräupen vom Blattalter.

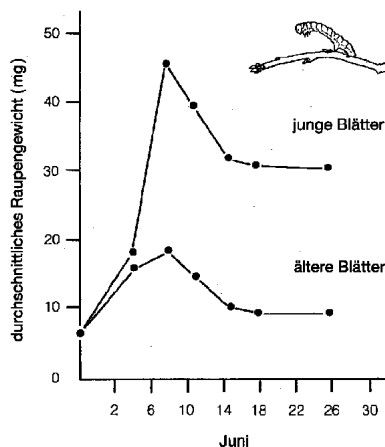


Abb. 2: Gewichtsentwicklung von Frostspannerräupen (*Operophtera brumata*) bei verschiedenen Blattqualitäten (aus HOWE & WESTLEY, 1993).

Die biochemische Koevolution von Wirtspflanze und Insekt kann man als "chemisches Wettrüsten" betrachten (HOWE & WESTLEY, 1993): Die Pflanzen reagieren auf den Frass durch herbivore Insekten ausser mit morphologischen Veränderungen v.a. mit sekundären Pflanzenmetaboliten, die auf die Insekten hemmend oder tödlich wirken. Diese reagieren darauf mit neuen Abbau- und Entgiftungsmechanismen. Indem sie sich an bestimmte Substanzen einer Pflanzenfamilie anpassen, verlieren sie aber gleichzeitig die Fähigkeit, Substanzen von anderen Pflanzengruppen zu entgiften. Die Pflanzen schalten immer mehr nicht adaptierte Insekten aus, hingegen werden angepasste Spezialisten selektiert. Deshalb sind "moderne" Insekten häufig monophag.

Nahe verwandte Insektenarten konkurrieren miteinander im "chem. Wettrüsten" um ihre Wirtspflanzen. Die Fähigkeit der schnellen Anpassung der Detoxifikation an neue Bedingungen spielt auch eine grosse Rolle bei der Resistenzentwicklung gegen Pestizide.

Im Zusammenhang mit Quantität und Qualität ist der Begriff Koinzidenz wichtig: Er bezeichnet das zeitliche und räumliche Zusammentreffen von zwei oder mehreren Partnern eines

Ökosystems. Ein Beispiel ist die Abstimmung des Schlüpfens von Eirüpfchen mit dem Blattaustrieb. Schlüpfen die Rüpchen zu früh, fehlt ihnen die Nahrung, kommen sie lange nach dem Austrieb, enthalten die Blätter mehr schwer verdauliche Gerbstoffe.

## 2.3 Das Konzept der physiologischen Zeit

### 2.3.1 Entwicklungsnullpunkt

Am Beispiel des Buchdruckers (*Ips typographus*) kann gezeigt werden, dass in einem gewissen Temperaturbereich die Entwicklungsgeschwindigkeit sich proportional zur Temperatur verhält. In Abb. 3 ist die temperaturabhängige Entwicklung der Präimaginalphase (Ei bis Schlüpfen des Jungkäfers) dargestellt. Aus den Daten der Entwicklungsdauer erhält man aus deren Kehrwerten die Entwicklungsgeschwindigkeit, d.h. die -raten, ausgedrückt als Anteil der pro Zeiteinheit durchlaufenen Entwicklung. Im Bereich von ca. 15-25°C sind diese beim Buchdrucker linear von der Temperatur abhängig. Führt man diese Gerade zurück bis zum Schnittpunkt mit der x-Achse (Entwicklungsgeschwindigkeit = 0), erhält man den Entwicklungsnullpunkt (ENP). Der ENP ist diejenige Temperatur, unterhalb der keine Entwicklung mehr stattfindet (die Dauer wird  $\infty$ ). Der auf diesem linearen Modell beruhende ENP überschätzt allerdings den "wirklichen" ENP. Mit komplizierteren Modellen kann man der Entwicklung über den ganzen Temperaturbereich (mit oberen und unteren Grenzwerten) gerechter werden.

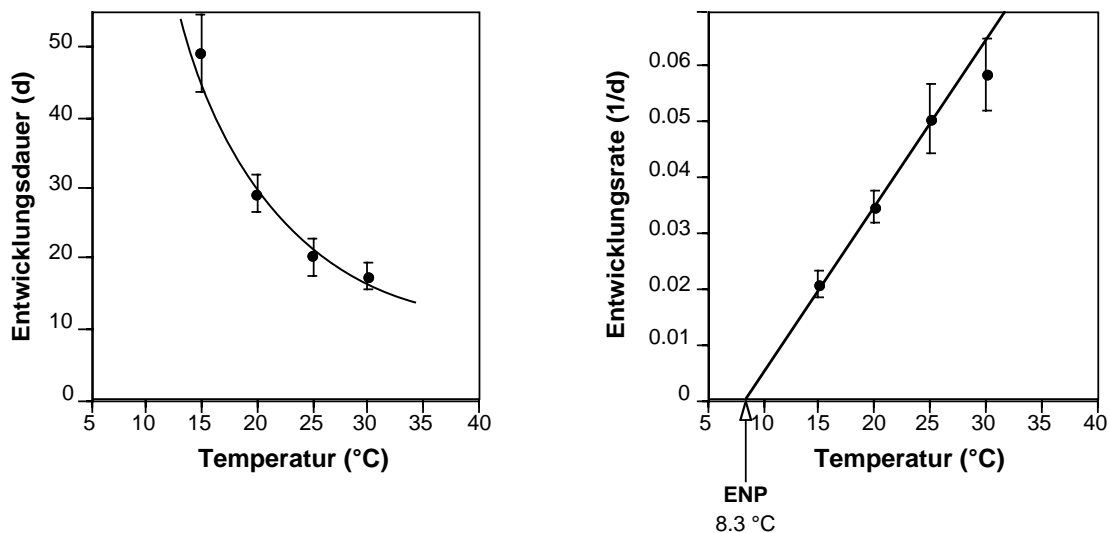


Abb. 3: Entwicklungsdauer und -geschwindigkeit von *Ips typographus* bei verschiedenen Temperaturen; ENP = Entwicklungsnullpunkt (nach WERMELINGER & SEIFERT, 1998).

### 2.3.2 Physiologische Zeit

Wenn man die Entwicklungsdauer einer Larve in chronologischer Zeit bezeichnet, ist diese Zahl ohne Temperaturangabe nicht aussagekräftig. Um diesem Umstand Rechnung zu tragen, wurde

das Konzept der physiologischen Zeit (Tagesgradkonzept) entwickelt. Statt Zeiteinheiten (Stunden, Tage) werden Temperaturen (Grade) aufsummiert. Während der gesamten Entwicklungszeit werden für jede Zeiteinheit (meist 1 Tag) die Temperaturgrade addiert, und zwar nur diejenigen oberhalb des ENP, d.h. die für die Entwicklung wirksamen Temperaturgrade (Abb. 4).

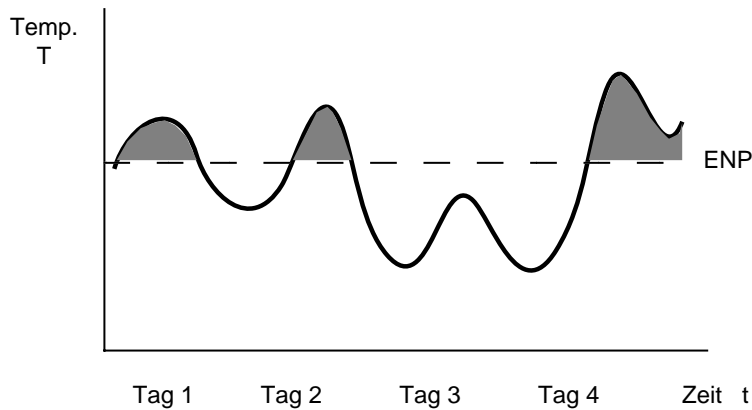


Abb. 4: Die für die Entwicklung massgebende Temperatursumme ergibt sich aus dem Integral der Temperaturen oberhalb des ENP.

Diese Temperatursumme (meist ausgedrückt in Tagesgraden) stellt die für die Entwicklung notwendige physiologische Zeit dar und ist in einem bestimmten Temperaturbereich konstant. Dies gilt für den Bereich, in dem die Entwicklungsraten proportional zur Temperatur verlaufen, d.h. im Wesentlichen zwischen ENP und Optimum (s. Abb. 3). Für jedes pro Tag akkumulierte Grad wird ein Bruchteil der Entwicklung durchlaufen bis die Summe der Anteile =1 ist.

$$\int r[T(t)] dt = 1$$

Im linearen Bereich spielt es nun im Prinzip keine Rolle, welche Kombination von Zeit und Temperatur zur Temperatursumme führt. Die Juvenilentwicklung des Buchdruckers beispielsweise dauert rund 330 TG (Tagesgrade), sein ENP beträgt 8°C. Für jedes akkumulierte Grad wird somit 1/330 der Entwicklung vollzogen. Die Temperatursumme von 330°C kann nun z.B. während 30 Tagen bei einer durchschnittlichen Tagestemperatur von 11°C über dem ENP (= Lufttemperatur von 19°C) erreicht werden oder während 20 Tagen bei 16.5°C > ENP. Die physiologische Zeit ist somit das Produkt von chronologischer Zeit und Temperatur.

## 2.4 Beziehungen zwischen Insekten

### 2.4.1 Kommunikation

Chemische Signalstoffe sind Substanzen, die eine physiologische Reaktion oder ein Verhalten auslösen. Dazu gehören z.B. Hormone und Semiochemicals (DICKE *et al.*, 1990).

- Hormone wirken innerhalb eines Individuums und dienen somit nicht der Kommunikation. Sie sind wichtige Auslöser von Stoffwechselfvorgängen, z.B. Häutung, Metamorphose, Migration, Eiablage etc.

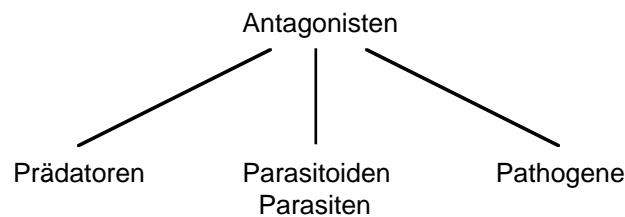
Semiochemicals dienen der Kommunikation zwischen Individuen, dazu gehören u.a. folgende wichtige Stoffe:

- Pheromone: Diese Signalstoffe wirken zwischen Individuen der gleichen Art, Beispiele sind Sexual-, Aggregations-, Markier- oder Alarmpheromone. Sie sind sehr spezifisch und können über Kilometer wirken.
- Kairomone gehören zu den zwischen verschiedenen Arten wirkenden Signalstoffen (Allelochemicals) und sind Substanzen, die vom Wirt zu seinem eigenen Nachteil ausgesandt werden und dem Phytophagen oder Parasitoiden nützen, z.B. Borkenkäfer anlockende Harzdüfte der Fichte.

Es gibt auch Hinweise, dass befallene Pflanzen mit chemischen Signalstoffen gezielt Räuber oder Parasitoiden anlocken (DE MORAES & MESCHER, 1998).

## 2.4.2 Antagonismus

Organismen, die sich von einer tieferen trophischen Stufe (v.a. den Primärkonsumenten) ernähren, nennt man Antagonisten. Sie lassen sich in drei Gruppen einteilen:



- Die Prädatoren oder Räuber sind grösser als ihre Beute und brauchen für die Entwicklung mehrere Beutetiere, z.B. Laufkäfer, Marienkäfer, Florfliegen, Wanzen, Schwebfliegen, Kamelhalsfliegen.
- Die Parasiten und Parasitoiden sind Schmarotzer, kleiner als ihr Wirt und benötigen für die Entwicklung meist nur 1 Wirt.

Parasiten sind in allen Stadien parasitisch (ausser Ei, Puppe) und wirken normalerweise nicht letal, z.B. Tierläuse, Flöhe.

Parasitoiden leben nur als Larven parasitisch und töten den Wirt ab, z.B. Raupenfliegen, Schlupfwespen.

- Pathogene sind Krankheitserreger, z.B. Bakterien, Viren, Pilze.

## 2.4.3 Konkurrenz

Konkurrenz ist eine sehr komplexe ökologische Erscheinung und entsteht dann, wenn die Nutzung einer Lebensgrundlage (Nahrung, Wasser, Raum) durch ein Tier deren Verfügbarkeit für andere verringert. Die Konkurrenz stellt einen dichteabhängigen Regulationsfaktor dar, d.h. er wird mit zunehmender Dichte wichtiger. Konkurrenzfähiger ist, wer limitierte Ressourcen am schnellsten in reproduktive Adulte umwandeln kann.

### **Intraspezifische Konkurrenz**

Da die Ansprüche der Individuen der gleichen Art praktisch gleich sind, entsteht bei hoher Dichte Konkurrenz innerhalb einer Art. Dies ist somit ein populationsökologisches Phänomen. Die intraspezifische Konkurrenz ist ein häufiger Regulationsfaktor in der Populationsdynamik von Insekten mit Hang zu Massenvermehrungen. Sie kann zu Kannibalismus oder Emigration führen.

### **Interspezifische Konkurrenz**

Diese Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Arten ist ein gemeinschaftsökologisches Phänomen. Diese Konkurrenz kann zur Verdrängung von Arten führen. Das Konkurrenzausschlussprinzip besagt, dass zwei Arten mit völlig deckungsgleichen Ansprüchen sich zwangsläufig ausschliessen müssen. Viele Arten sind nur scheinbar deckungsgleich, da sie z.B. zu unterschiedlichen Zeiten von derselben Ressource fressen oder unterschiedliche Beute haben.

## **2.4.4 Mutualismus, Symbiose**

Mutualismus bedeutet die Vergesellschaftung von Individuen zweier Arten zu beider Vorteil. Die Holzwespen (s. Kap. 8.2) beispielsweise haben an der Basis des Ovipositors Taschen mit Pilzdauerzellen (Mycetangien). Bei der Eiablage gleiten die Eier daran vorbei und werden mit pilzhaltigem Sekret geimpft. Die Larven fressen teilweise das Mycel selbst oder das von den Pilzen aufgeschlossene Holz. Dies ist der Vorteil für die Holzwespen, während der Vorteil für den Pilz seine Verbreitung durch die adulten Wespen ist. Ein weiteres Beispiel ist bei den Blattläusen beschrieben (Kap. 7.4).

### **Literatur**

- Campbell, N.A., Reece, J.B. & Mitchell, L.G., 1999: Biology, 5<sup>th</sup> ed. Addison Wesley Longman, Inc., 1175 pp.
- De Moraes, C.M. & Mescher, M.C., 1998: Interactions in entomology: plant-parasitoid interaction in tritrophic systems. *J. Entomol. Sci.* 34: 31-39.
- Dicke, M., Sabelis, M. W., Takabayashi, J., Bruin, J. & Posthumus, M. A., 1990: Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16: 3091-3118.
- Eichhorn, O., 1991: Voltinismus und Schlüpfwellenfolge mitteleuropäischer Ökotypen der Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym., Diprionidae), ihre Mechanismen und ihre Bedeutung für den Massenwechsel. *J. Appl. Entomol.* 112: 437-453.
- Haeckel, E., 1870: Über Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. *Jenaische Z. Med. Naturwiss.* 5: 353-370.
- Howe, H. F. & Westley, L. C., 1993: Anpassung und Ausbeutung; Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Krebs, C. J., 1985: Ecology - The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper & Row, New York.
- Szujecki, 1987: Ecology of Forest Insects. Polish Scientific Publishers, Warszawa.
- Wermelinger & Seifert, 1998: Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *J. Appl. Entomol.* 122: 185-191.

### 3 POPULATIONSDYNAMIK

Die Populationsdynamik ist die Wissenschaft, die erklärt, wie und warum die Häufigkeit von Lebewesen ändert. Sie beschreibt somit nicht nur die Änderungen der Individuendichten, sondern versucht zugleich die Erklärungen dafür zu liefern. Die Populationsdynamik hat eine räumliche und eine zeitliche Komponente. Die räumliche betrifft die Ausdehnung und Verbreitung einer Population. Dazu gehören Immigration und Emigration, die aktiv (Wandern, Fliegen) oder passiv sein kann (Wind, Phoresie). Die zeitliche Komponente handelt vom Wachstum, bzw. der Abnahme einer abgegrenzten Population. Vom zeitlichen Wachstum hängt auch die räumliche Ausdehnung ab und umgekehrt.

#### 3.1 Wachstum und Mortalität

Die Dichte oder Abundanz einer Population zu einer bestimmten Zeit resultiert aus dem Nettowachstum von Natalität, Mortalität, Immigration und Emigration.

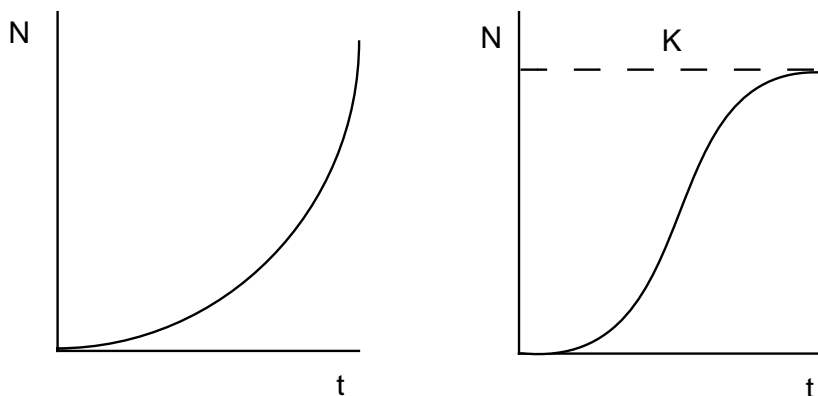


Abb. 5: Exponentielles Wachstum unter unlimitierten Bedingungen (links) und Wachstum bis zur Umweltkapazität (rechts); N = Anzahl, t = Zeit, K = carrying capacity.

Ohne natürliche Feinde und Konkurrenz gäbe es ein exponentielles Wachstum (Abb. 5) nach der Funktion

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Der Parameter "r" stellt die natürliche spezifische Wachstumsrate dar und bestimmt die Steigung der Kurve. Er ist der Vermehrungsfaktor pro Zeiteinheit (z.B.  $0.2 \text{ d}^{-1}$ ). Das potentielle Wachstum einer Population (ohne Immigration / Emigration) ist gegeben durch

- Entwicklungsdauer (Dauer bis zur ersten Eiablage)
- Mortalität (Verluste bis und während Eiablage)
- Geschlechtsverhältnis
- Fekundität (Nachkommenproduktion)

Für das Überleben einer Art gibt es unterschiedliche Strategien (Abb. 6):

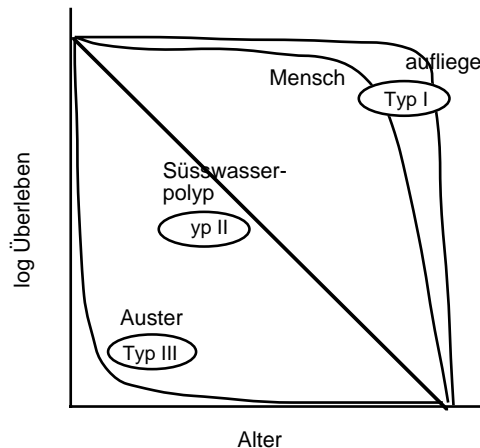


Abb. 6: Überlebenskurven von Organismen mit unterschiedlichen Strategien (nach KNODEL & KULL, 1981).

Typ I hat eine hohe Lebenserwartung, eine tiefe Sterblichkeit vor Erreichen der Geschlechtsreife und kommt deshalb mit einer niederen Fekundität aus. Beispiele sind die Taufliege (*Drosophila*) und der Mensch der Neuzeit. Typ II besitzt eine konstante Sterblichkeit während dem ganzen Leben. Dies trifft z.B. für die Süßwasserpolypen (*Hydra*) oder die Amsel zu. Typ III weist eine extreme Jugendsterblichkeit auf, entsprechend gross muss ihre Fekundität sein. Vertreter dieses Typs sind Austern, Parasiten, Fische. Diese Grundtypen sind Extreme, die meisten Arten liegen in ihrer Überlebensstrategie irgendwo dazwischen.

Die limitierenden Ressourcen (z.B. Nahrung, Brutraum) lassen jedoch nur am Anfang der Vermehrung ein exponentielles Wachstum zu. Danach nimmt das Wachstum langsam ab bis höchstens zu einer Dichte, die vom System gerade noch ertragen wird. Diese Dichte nennt man "carrying capacity" (K, Umweltkapazität). Daraus resultiert als einfaches Modell eine sigmoide oder logistische Wachstumskurve:

$$N = K / (1 + e^{-rt})$$

Je mehr sich die Dichte K nähert, um so kleiner wird die Wachstumsrate.

## 3.2 Regulationsmechanismen

Das potentielle Wachstum wird durch Umweltfaktoren stark beeinflusst. Es gibt dichteabhängige und dichteunabhängige Faktoren: Bei den dichteunabhängigen Faktoren hat die Dichte keinen Einfluss auf die Wirkungsstärke dieser Einflüsse. Dies sind abiotische Faktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, Niederschlag, Feuer etc. Die dichteabhängigen Faktoren werden in ihrer Stärke von der Dichte beeinflusst (z.B. Konkurrenz, Nahrung, Antagonisten).



### 3.2.1 Negative Rückkopplung

Bei einer Zunahme der Individuendichte müssen sich mehr Tiere in die gleichen Ressourcen teilen. Dadurch nimmt der Lebensstandard (Nahrung, Raum, Schutz) für das einzelne Individuum ab, es tritt intraspezifische Konkurrenz auf. Die unterernährten Tiere produzieren weniger Nachkommen und/oder emigrieren.

Eine negative Rückkopplung lässt somit die Abundanz einer Population sinken, indem über die Beeinträchtigung der Umweltbedingungen die Geburten- und Immigrationsraten sinken und die Todes- und Emigrationsraten steigen. Eine negative Rückkopplung hat normalerweise einen stabilisierenden Einfluss auf eine Population, d.h. sie strebt einem Gleichgewicht zu, wo die Geburten- und Sterberaten gleich gross sind.

Bei der unmittelbaren negativen Rückkopplung ist die verursachende Generation selber von den Folgen der Rückkopplung betroffen. Bei der verzögerten negativen Rückkopplung werden aber erst die nachfolgenden Generationen betroffen: Erschöpfte Nahrungsquellen, Änderungen der Nahrungszusammensetzung, zahlreichere Antagonisten beeinflussen Reproduktion und Überleben der folgenden Generationen. Dies hat häufig zyklische Dichteschwankungen (Fluktuationen) um ein Gleichgewicht zur Folge.

### 3.2.2 Positive Rückkopplung

Bei einer positiven Rückkopplung begünstigt eine zunehmende Dichte die Lebensbedingungen für die Population. Beispielsweise ist es für ein Individuum um so einfacher, einen Geschlechtspartner zu finden, je höher die Dichte dieser Art ist. Eine positive Rückkopplung kann zu Instabilität führen: Wenn die Dichte über dem Gleichgewicht liegt, ergibt sich eine immer stärkere Zunahme, wenn sie darunter liegt, nimmt sie stetig ab. Das Gleichgewicht stellt eine Art Ausrottungsschwelle dar. Dies gilt v.a. für Wirbeltiere, Insekten haben Massnahmen gegen diese Gefahr getroffen (Pheromone, Parthenogenese).

## 3.3 Vermehrungsstrategien

Die Vermehrungsstrategie von Organismen kann anhand der Wichtigkeit der Parameter  $r$  und  $K$  (s. Kap. 3.1) in der logistischen Kurve charakterisiert werden. Man nennt dies die  $r$ - und  $K$ -Selektion. Diese Strategien sind in Tab. 1 definiert.

Tab. 1: Charakterisierung der Wachstumsstrategien (r- und K-Selektion) (nach KREBS, 1985).

	<b>r-Selektion</b>	<b>K-Selektion</b>
<b>Umwelt</b>	variabel, unsicher	konstanter, sicherer
<b>Mortalität</b>	häufig katastrophal, dichteabhängig	gerichtet, dichteunabhängig
<b>Überleben</b>	häufig Typ III	meist Typ I und II
<b>Populationsgrösse</b>	- zeitlich variabel - nicht im Gleichgewicht - weit unterhalb K - in ökologischem Vakuum - jährliche Neubesiedlung	- zeitlich relativ konstant - im Gleichgewicht - nahe bei K - keine Neubesiedlung nötig
<b>Konkurrenz</b>	variabel, oft gering	meist ausgeprägt
<b>Selektion für</b>	- rasche Entwicklung - grosses r - frühe Reproduktion - kleine Körpergrösse - einmalige Reproduktion	- langsamere Entwicklung - grössere Konkurr. fähigkeit - verzögerte Reproduktion - grössere Körpergrösse - mehrfache Reproduktion
<b>Lebensdauer</b>	kurz, < 1 Jahr	länger, meist > 1 Jahr
<b>Folge</b>	Produktivität	Effizienz

Die r-Strategen sind ausgerichtet auf eine Maximierung der Reproduktionsrate bei nur kurzer Reproduktionsdauer. Sie investieren wenig in die Nachkommenpflege. Das sind Arten, die v.a. im unteren, exponentiellen Teil der logistischen Kurve existieren, weit unterhalb der carrying capacity. Die meisten Insekten gehören zu dieser Gruppe.

K-Strategen haben kleine Reproduktionsraten, betreiben aber einen grossen Aufwand für die einzelnen Nachkommen. Sie sind ausgerichtet auf konstante Populationsdichten und leben stets in Konkurrenz. Sie werden durch externe, dichteabhängige Mortalitätsfaktoren wie Antagonisten im dynamischen Gleichgewicht erhalten. Beispiele dafür sind die terrestrischen Wirbeltiere. Wie die Überlebenskurven stellen auch diese Strategien zwei grundsätzliche Typen dar, meist liegen die Strategien dazwischen.

Für die Forstwirtschaft wichtige Insekten sind häufig solche, die zu Massenvermehrungen neigen und schädlich werden, also r-Strategen. Bei Forstinsekten nennt man solche Massenvermehrungen auch Gradationen.

### 3.4 Gradationen

Als Gradation bezeichnet man eine Massenvermehrung von Beginn der Dichtezunahme bis zu deren Rückgang zum Normalniveau. Sind die Dichteschwankungen sehr gross, spricht man auch von einem Massenwechsel. Bei Gradationen wechselt die Population vom Evidenzbestand zum Latenzbestand und wieder zurück.

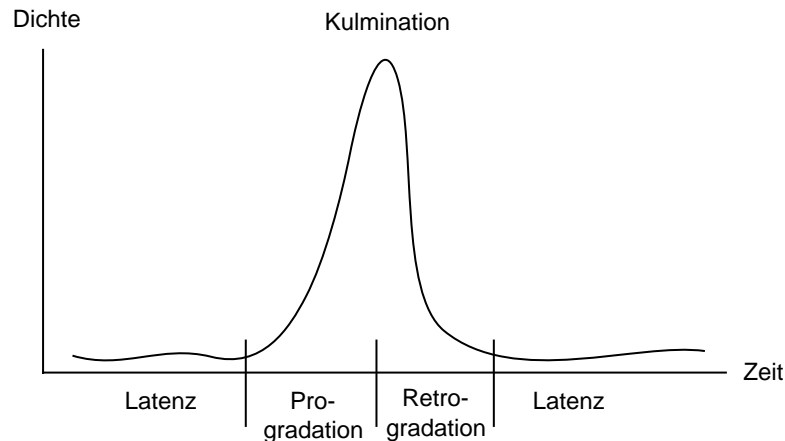


Abb. 7: Verlauf einer Gradation (Massenvermehrung) (nach SCHWENKE, 1978)

Eine Gradation läuft häufig folgendermassen ab (Abb. 7): Infolge geeigneter Bedingungen (Klima, Zustand der Wirtspflanze, fehlende Antagonisten) beginnt die Populationsdichte anzusteigen. Die Antagonisten hinken in dieser Progradationsphase mit ihrer Vermehrung hinten nach. Bald beginnt jedoch die Eigenkonkurrenz zu wirken, die Antagonisten nehmen zu und die Population bricht nach dem Erreichen des Kulminationspunktes zusammen und erreicht nach der Retrogradationsphase wieder den Latenzbestand.

Verschiedene Regulationsmechanismen werden später anhand der Beispiele Lärchenwickler und Schwammspinner im Detail erläutert.

#### Literatur

- Knodel, H. & Kull, U., 1981: Ökologie und Umweltschutz. Studienreihe Biologie Band 4. Metzlersche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Krebs, C. J., 1985: Ecology - The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper & Row, New York.
- Schwenke, W., 1978: Die Forstschädlinge Europas, 3. Band: Schmetterlinge. Paul Parey, Hamburg.

## 4 LEBENSRAUM WALD

### 4.1 Einleitung

Der Wald bietet Lebensraum für viele Pflanzen und Tiere. Dazu gehören nicht nur die Bäume und das Wild, sondern auch Sträucher, Krautpflanzen, Pilze, Flechten, Vögel, Amphibien, Insekten, Schnecken, Würmer usw. In der Schweiz leben etwa 20'000 Tier- und 2000 Pflanzenarten in Wäldern. Diese sind durch ein vielfältiges Beziehungsnetz miteinander verknüpft und voneinander abhängig. Galt früher der Wald primär als Holzlieferant und Schutzgarant, hat heute seine Bedeutung als Erholungsraum für den Menschen und v.a. auch als Lebensraum für Pflanzen und Tiere stark zugenommen (vgl. Waldgesetz). Schon im letzten Jahrhundert wurde die quantitative Nachhaltigkeit in den Schweizer Wäldern gesetzlich verankert. Ein Wald ist meist ein natürlicherer und intakterer Lebensraum als eine landwirtschaftliche Kultur. In der Landwirtschaft wechseln sich verschiedene Kulturen in schneller Folge ab, sind häufig nur während einer Vegetationsperiode vorhanden, ihre Beeinflussung durch den Menschen ist grösser und es gelangen mehr potentiell umweltgefährdende Stoffe in das System. Im Wald laufen die Prozesse viel langsamer ab, seine Reaktionszeiten sind länger. Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf den Wald als Lebensraum für Insekten (bzw. Arthropoden) und auf die Bedeutung der Insekten für den Wald.

### 4.2 Bedeutung der Insekten

In Abb. 8 sind die generellen Stoffflüsse in einem Ökosystem dargestellt. Die grünen Pflanzen als Produzenten fixieren mit Hilfe von Licht den Kohlenstoff aus der Luft in organischen Verbindungen. Herbivore Konsumenten sind u.a. die pflanzenfressenden Insekten (z.B. Raupen, Blattläuse, Käfer). Von ihnen leben die carnivoren Konsumenten wie Schlupfwespen, Laufkäfer oder Spinnen. Kot, Frassabfälle und Leichen der Konsumenten stehen den Destruenten zur Verfügung. Dies sind beispielsweise Collembolen (Springschwänze) oder bodenlebende Insektenlarven. Sie fressen Abfall und bereiten den eigentlichen Mineralisierungsprozess durch Pilze und Mikroorganismen vor.

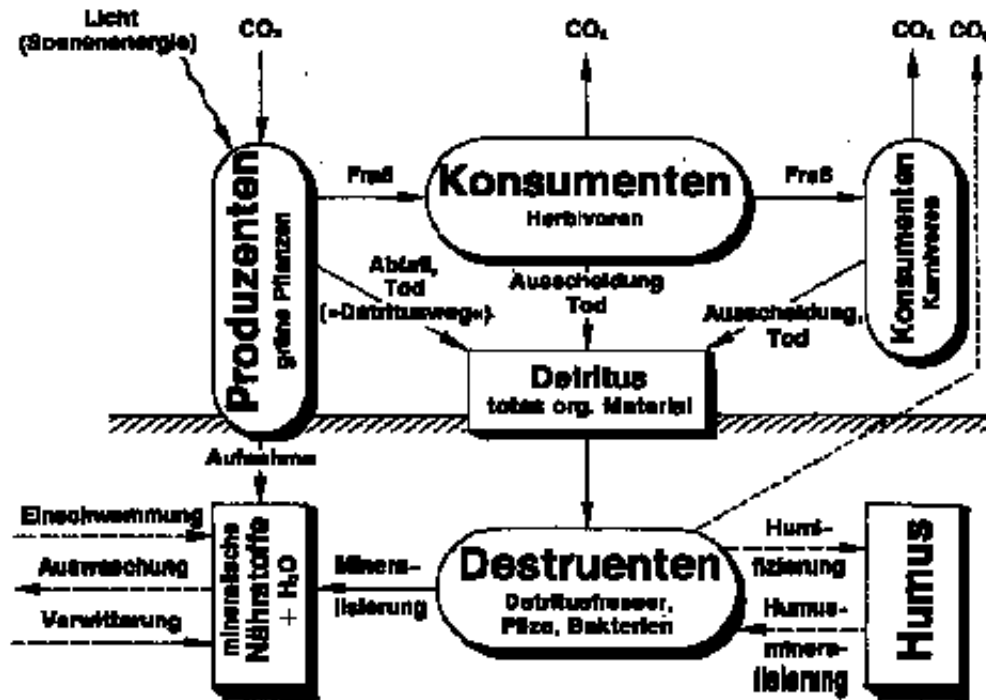


Abb. 8: Stoffflüsse innerhalb eines Ökosystems (aus KNODEL & KULL, 1981)

Insekten tragen entscheidend zur Bodenfruchtbarkeit, zur nachhaltigen Waldgesundheit und zur Walddiversität bei. Die wichtigsten Funktionen von Insekten im Wald sind im folgenden kurz dargestellt.

## 4.2.1 Reproduktion der Pflanzen

### Bestäubung

Rund 80 % aller Bäume und Sträucher werden von Insekten bestäubt. Im Wald haben zwar viele Bäume Windbestäubung, einige aber investieren viel in grosse, anlockende Blüten, die mit Nektar gefüllt sind. Beispiele dafür sind Ahorn, Hartriegel, Weissdorn, Rosskastanie, Kirsche, Kreuzdorn, Weide, Vogelbeere und Linde. Die angelockten Insekten, v.a. Bienen, Wespen, Fliegen, Käfer und Schmetterlinge fressen/saugen zwar teilweise Pollen/Nektar, übertragen aber gleichzeitig auch Pollen auf andere Blüten.

### Samenverbreitung

Viele Ameisen spielen eine wichtige Rolle bei der Verbreitung v.a. von Samen und Früchten von krautigen Pflanzen. Dies ist bei über 150 Pflanzenarten bekannt. Gewisse Pflanzen bilden spezielle Gewebe, die von den Ameisen gesammelt und gefressen werden. Die nicht gefressenen Samen keimen auf den Ameisenstrassen oder "Abfallplätzen". Die Pflanze profitiert zweifach: Einerseits können die Samen so grössere Distanzen überwinden als sonst am windarmen Boden, andererseits sind sie in der Nähe von Ameisenhaufen vor anderen Samenfressern besser geschützt.

Bei den Bäumen, v.a. beim Nadelholz übernehmen der Wind oder Wirbeltiere (Vögel, Eichhörnchen) die Verbreitung.

## 4.2.2 Nährstoffumsatz

### Laub-/Nadelabbau

Phyllophage (blattfressende) Insekten sind primäre Regulatoren der Nährstoff- und Energieflüsse. Indirekt werden Nährstoffe durch hinunterfallendes Blattmaterial vorzeitig wieder in den Nährstoffkreislauf eingeführt. Mit dem Kot gelangen die Nährstoffe schon stark abgebaut auf den Boden. Der Kot wird sehr schnell in hohen Dichten von Mikroorganismen besiedelt und völlig mineralisiert. Das führt zu einer schnelleren Verfügbarkeit der Nährstoffe für das Pflanzenwachstum.

Während einer Massenvermehrung des Schwammspinners (*L. dispar*) beispielsweise wird die Stickstoffversorgung des Bodens durch den schnellen Kotabbau kurzfristig sogar verbessert (Tab. 2). Bis zu einem Drittel des Eintrags ist dann tierischen Ursprungs.

Tab. 2: Eintrag von organischem Material (Tonnen/ha) in den Waldboden während einer Gradation von *Lymantria dispar* (nach SZUJECKI, 1987).

Jahr	Pflanzenmaterial	Tierisches Material	Total	Total	
				% Pflanze	% Tier
1	9.3	0	9.3	100	0
2	9.3	0	9.3	100	0
3	9.0	1.9	10.9	82	18
4	8.2	2.4	10.6	77	23
5	5.5	2.7	8.2	67	33
6	5.3	0.8	7.1	88	12
7	7.0	0	7.0	100	0

Allgemein kann beobachtet werden, dass bei Massenvermehrungen die Bodenaktivität und somit der Abbau von organischer Substanz gesteigert wird.

### Holzabbau

Für Mikroben ist der Abbau von Holz schwieriger als von Blättern oder Krautpflanzen. Die Vorbereitung des Abbaus durch Insekten (Eindringpforten, Kot, Genagsel) verdoppelt die Abbaugeschwindigkeit (Speight, 1989).

Typischerweise verläuft die Sukzession der holzabbauende Insektenarten bei der Umwandlung von Holz zu Rohhumus so:

- 1. Phase (Besiedlung): Angriff von frischtotem oder lebendem, stehendem oder liegendem Holz durch Pioniere wie Borken-, Bock-, Pracht-, Nagekäfer und Holzwespen. Diese verarbeiten das Material, und Genagsel, Bohrmehl und Kot stehen für den weiteren Abbau zur Verfügung. Sie schaffen aber auch Eingangspforten ins Holzinnere für Pilze und Bakterien. Einige dieser holzbewohnenden Insekten bringen die Mikroorganismen gezielt oder zufällig mit.

- 2. Phase (Zersetzung): Sekundäre Insekten benutzen die Gänge der Pioniere, leben im Mulm oder ernähren sich räuberisch. Dies sind verschiedene Käfer (Feuerkäfer, Hirschkäfer, Dunkelkäfer, Schnellkäfer) und sehr viele Dipterenarten. Bakterien und Pilze spielen eine immer wichtigere Rolle.
- 3. Phase (Humifizierung): Ameisen, Schnecken und die aufsteigenden eigentlichen Bodenlebewesen dominieren. Die Zusammensetzung der Bodenfauna hängt sehr von der Streuzusammensetzung ab. Im groben Rohhumus finden sich v.a. kleine Arthropoden wie Collembolen oder Milben. Im feinem, stark degradiertem Humus leben grössere Invertebraten wie Regenwürmer, Tausendfüssler, Asseln, Nematoden und Milben, sowie an Insekten Collembolen und saprophage Dipterenlarven (Schnaken, Haarmücken). Diese "Mesofauna" zerkleinert die Partikel und vergrössert damit die angreifbare Oberfläche für Mikroben, welche den eigentlichen Abbau von Zellulose, Hemizellulose, Lignin und Pektin vornehmen. Das Holz wird schliesslich zu Rohhumus, zu "Boden".

### 4.2.3 Phytosanitäre Aufgaben

Durch selektives Ausmerzen schwacher oder kränkelder Bäume/Pflanzen wird der Gesundheitszustand und die Resistenz eines Waldes erhöht. Daneben gehört auch das Verwerten von Tierkadavern zu den Aufgaben spezialisierter Insekten.

### 4.2.4 Nahrung für höhere trophische Stufen

Die Insekten ihrerseits sind Nahrung für verschiedenste Tiergruppen. Bei den Vögeln sind die Spechte, Meisen, Grasmücken, Spatzen und der Kuckuck typische Insektenfresser. Weitere insektivore Wirbeltiere sind Kleinsäuger (Spitzmäuse, Mäuse), Fledermäuse, Amphibien (Salamander, Frösche, Kröten) und Reptilien (Eidechsen). In Nordamerika sind Insekten Nahrung für 270 Amphibien- und Reptilienarten, 120 Vogelarten und 140 Säugerarten (HAACK & BYLER, 1993). Ausserdem leben natürlich auch Insekten selbst räuberisch oder parasitisch von ihresgleichen.

### 4.2.5 Regulation von Phytophagen

Insekten als Räuber oder Parasitoiden (Antagonisten) sind sehr wichtige Regulationsfaktoren von phytophagen Insektenpopulationen. Ohne ihre dämpfende Wirkung würde die Dichte vieler Phytophagen laufend zwischen Explosion und Zusammenbruch infolge Eigenkonkurrenz schwanken.

## 4.2.6 Schaffen von Lebensräumen

Das Abtöten von Bäumen durch Insektenbefall schafft neue Lebensräume (Schlafplätze, Höhlen in toten Bäumen, Raum für lichtliebende Arten). Grossflächiges Absterben von Bäumen führt vorübergehend zu einem grossen Nahrungsangebot an Krautpflanzen beispielsweise für das Wild.

## 4.3 Totholz

### 4.3.1 Alt- und Totholz

Als Altholz werden Bäume bezeichnet, die in der Altersphase jenseits ihrer grössten Vitalität stehen und tote Äste, abgestorbene Kronenpartien, Höhlen usw. aufweisen. Totholz ist abgestorbenes Holz in irgendeiner Form (Äste, Stämme, liegend, stehend) und stellt nicht nur für viele Insekten ein wichtiges Substrat dar, sondern auch für andere Arthropoden, Pilze, Vögel oder Keimlinge. Alt- und Totholz erfüllen mehrere Funktionen (PARKS & SHAW, 1996): Erhöhen der Strukturvielfalt, Beeinflussung der Mikroumwelt (Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, Wind), Diversität, Wildhabitat, Nährstoffspeicher.

In intensiv bewirtschafteten Wäldern ist wenig Totholz vorhanden, da die Bäume vor dem Erreichen ihres biologischen Lebensendes gefällt werden, und Restholz bis vor kurzem konsequent entfernt wurde. Während Urwälder Totholzvorräte in der Grössenordnung von 50-200 m<sup>3</sup>/ha haben, besitzen Wirtschaftswälder einen solchen von 1-5 m<sup>3</sup>/ha. Laut LFI 2 beträgt in der Schweiz die durchschnittliche Totholzmenge 12 m<sup>3</sup>/ha (BRASSEL & BRÄNDLI, 1999).

### 4.3.2 Xylobionte Insekten

Eine grosse Gruppe von Insekten lebt in Alt- oder Totholz. Holzbewohnende Insekten sind mindestens während eines Teils ihrer Entwicklung auf absterbendes oder totes Holz angewiesen, oder auf darauf wachsende Organismen. Insbesondere unter den Käfern gibt es viele xylobionte Arten: In Mitteleuropa sind rund 1340 Arten (ca. 17 % aller Käfer) auf Alt- oder Totholz angewiesen (MÖLLER, 1994). Viele solcher Arten stehen infolge Totholz mangels oder negativen Umwelteinflüssen auf Roten Listen. Typische Xylobionten sind unter den Käfern die Borkenkäfer (Scolytidae), Werftkäfer (Lymexylonidae), Bockkäfer (Cerambycidae), Prachtkäfer (Buprestidae) und Schröter (Lucanidae). In anderen Insektenordnungen sind es die Holzwespen (Siricidae), Hornissen und andere Wespen, gewisse Ameisen, Schnaken (Tipulidae) oder Springschwänze (Collembola). Ausserdem gehören auch die Antagonisten aller oben erwähnten Gruppen dazu.

Eine wichtiges Anliegen des Naturschutzes ist die Totholzförderung. Folgende Punkte werden gefordert (ALBRECHT, 1991):

- Erhöhen der Alt- und Totholzflächen durch Belassen von wirtschaftlich schwer nutzbarem Holz, auch von starken Dimensionen; eine Richtmenge ist 3 ha / 100 ha Wald (HUBER & CHRÉTIEN, 1997).



- mehr stehendes und liegendes Alt- und Totholz (im Wirtschaftswald 1-2 % des stehenden Vorrats; AMMER, 1991).
- grossräumig vernetzte Verteilung auf gesamter Waldfläche
- Auch Strünke (Stöcke) sind ökologisch sehr wertvoll
- Förderung von „ökologisch wertvollen“ Baumarten (s. Tab. 3). Bezüglich phytophagen Insekten generell haben v.a. Weide und Eiche das grösste Artenspektrum (KENNEDY & SOUTHWOOD, 1984).

Tab. 3: Anzahl der auf bestimmten Baumarten vorkommenden xylobionten Käferarten (nach AMMER, 1991).

Baumart	Käferarten	% aller xylobionten Käferarten
Eiche	900	70
Birke	700	50
Aspe	700	50
Buche	600	40
Weide	600	40
Erle	500	36
Linde	300	20
Fichte	300	20

Das Liegenlassen von Totholz kann in gewissen Fällen in Konflikt treten mit dem Waldschutz. Werden beispielsweise grosse Mengen frisch geworfener Fichten in Zeiten hoher Buchdruckerdichten liegengelassen, muss mit einer starken Vermehrung dieser Borkenkäfer gerechnet werden. Sind die umliegenden Fichtenbestände z.B. durch Trockenheit „befallsdisponiert“, kommt es fast unweigerlich zu einer Gradation. Andererseits können einzelne Fichten liegen gelassen werden, wenn die Situation unkritisch und der Bestand nicht befallsanfällig ist. Laubholz kann normalerweise jederzeit liegen gelassen werden (vgl. FÜHRER, 1997).

### Rote-Liste-Arten

Auf der Roten Liste stehen viele "Waldarten". Gesetzlich geschützt sind z.B. die Rote Waldameise (*Formica*-Gruppe), der Lindenprachtkäfer (*Scintillatrix rutilans*), der Hirschkäfer (*Lucanus cervus*), der Eichenbock (*Cerambyx cerdo*), der Alpenbock (*Rosalia alpina*), der Nashornkäfer (*Oryctes nasicornis*) und der Puppenräuber (*Calosoma sycophanta*).

## 4.4 Biodiversität

An der Konferenz von Rio (1992) wurde die Erhaltung und Förderung der Biodiversität zu einer internationalen Aufgabe erklärt. Auch die Schweiz hat diese Beschlüsse ratifiziert. Was ist aber Biodiversität?

Biodiversität wird meist mit Artenvielfalt gleichgesetzt. Es gibt aber verschiedene Ebenen der Biodiversität. Auf der „untersten“ Ebene steht die genetische Vielfalt einer Art, die das Reaktionsspektrum einer Population auf Umwelteinflüsse festlegt. Die nächste Stufe ist die

Artenvielfalt. Weltweit schätzt man (konservativ) die Zahl der tierischen Organismen auf rund 1.3 Mio. Arten, davon sind rund 1 Mio. Insekten. Jährlich werden etwa 11'000 Arten neu beschrieben, v.a. Insekten. Die oberste Biodiversitätsstufe stellt die Vielfalt der Ökosysteme (Organismen, Strukturen, Lebensräume) dar. Diese ist schwierig zu klassifizieren und damit zu quantifizieren. Im folgenden wird unter Biodiversität die Artenvielfalt und -zusammensetzung verstanden.

Um Biodiversitäten zu vergleichen, können verschiedene Masszahlen berechnet werden. Einer der am häufigsten verwendeten Indizes ist der Diversitätsindex nach Shannon-Weaver. Er berücksichtigt die Anzahl der Arten und ihre zahlenmässigen Ausgeglichenheit (Evenness):

$$H = - \sum p_i \ln p_i \quad p_i = \text{Individuenanteil der Art } i (n_i / N)$$

Bei steigendem  $p_i$  sinkt  $\ln(p_i)$ , der Beitrag einer häufigen Art zum Index wird somit kleiner. Bei Dominanz einer Art wird  $H$  klein, bei ausgeglichenen Dichten hingegen gross. Die Diversität der Organismen ist meist mit dem Strukturreichtum ihres Lebensraumes korreliert.

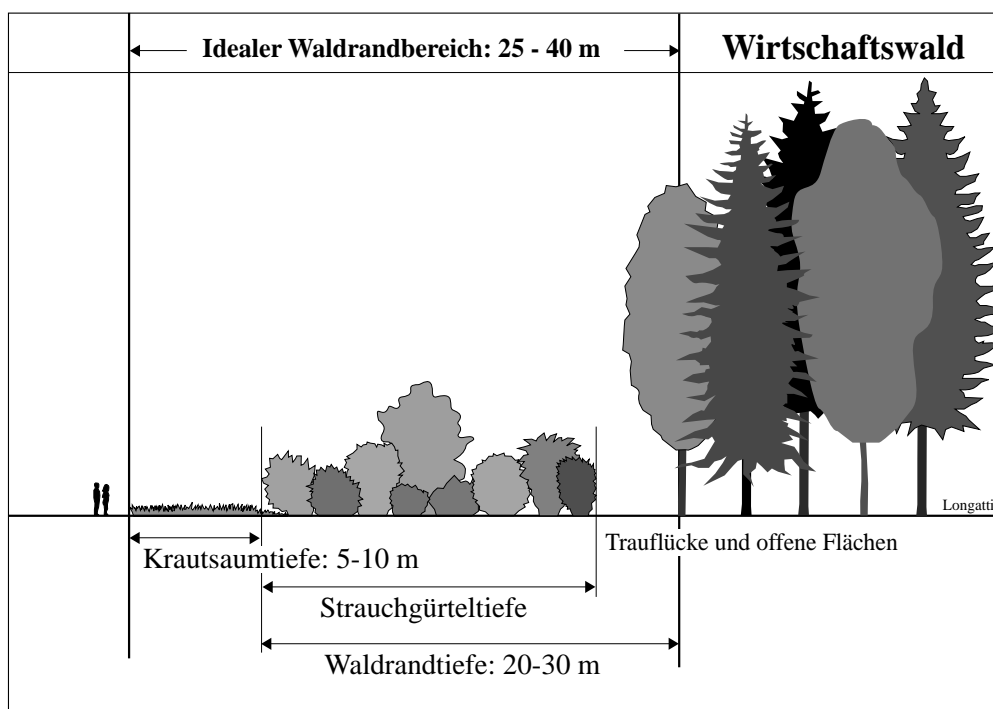


Abb. 9: Schematische Darstellung eines „idealen Waldrandes“ mit grosser (botanischer) Vielfalt (nach KRÜSI *et al.*, 1997).

Geschlossene Hochwälder sind am an Strukturen, Licht und Wärme. Natürliche Prozesse wie das Absterben und Hinterlassen von Lücken werden behindert. Deshalb haben sie eher eine tiefe Biodiversität. Artenreiche Lebensräume haben viele Grenzstrukturen, wo sich Wald- und Freilandarten treffen. Solche Grenzstrukturen sind beispielsweise Wald- und Wegränder oder Lichtungen. Die Waldrandlänge im Schweizer Mittelland entspricht schätzungsweise etwa dem Erdumfang (40'000 km!). Waldränder bieten Nahrung, Schutz, Unterschlupf, Nist- und Brutgelegenheit für sehr viele Tierarten. Typische Waldrand- und Lichtungsinsekten sind Wanzen, Schlupfwespen, Tagfalter, Fliegen und Schaben.

Die Biodiversität lässt sich mit verschiedenen Massnahmen fördern:

- Stufige Bestandesstrukturen, vielfältige und standortgerechte Baumarten-Zusammensetzung
- Mehr Alt- und Totholz (vgl. Abb. 10)

- Förderung vielfältiger, besonnter Waldrandstrukturen (Abb. 9): Nur wenige Waldränder sind naturnah. Ein „idealer“ Waldrand muss allerdings gepflegt werden, damit der umgebende Gürtel nicht von Bäumen überwachsen wird. Strukturreiche Waldränder sind für Insekten wichtiger als Hecken.

## 4.5 Sukzessionen

Jedes Entwicklungsstadium eines Waldes, ob künstlich begründet (Aufforstung) oder natürlich entstanden (z.B. nach Windwurf), hat eine spezielle Zusammensetzung an Baumarten, Unterwuchs, Krautpflanzen, ein spezielles Mikroklima und als Folge davon auch eine charakteristische Insektenfauna. Nicht nur die Baumartenzusammensetzung, sondern auch jeder einzelne Baum durchläuft eine Sukzession: Keimlinge, Jungpflanzen, ausgewachsene und alternde Bäume haben eine unterschiedliche Entomofauna. Mit zunehmendem Alter eines Waldes nimmt auch die Diversität der Fauna und der Flora zu (Abb. 10).

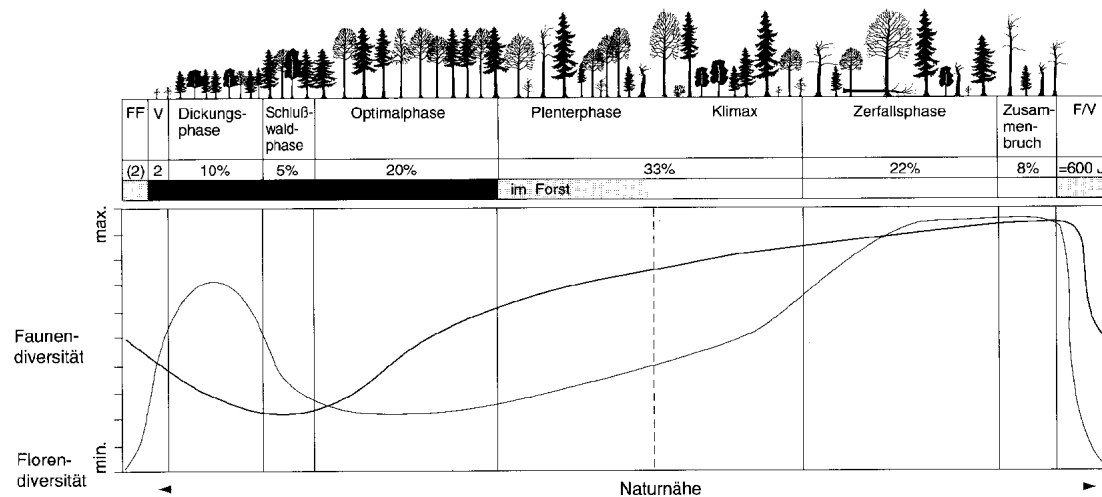


Abb. 10: Verlauf der Artenvielfalt während der mehrhundertjährigen Lebenszeit eines Urwaldbestandes (aus SCHERZINGER, 1996).

Einen drastischen Wechsel in der Insektenzusammensetzung eines Waldes bewirkt beispielsweise ein grossflächiger Windwurf. Massgebende Faktoren sind Mikroklima (Sonneneinstrahlung, Feuchtigkeit), andere Wirtspflanzen (Arten verschwinden, neue breiten sich aus) und ein grösseres Totholzangebot.

### Literatur

- Albrecht, L., 1991: Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. Forstwiss. Cent.bl. 110: 106-113.
- Ammer, U., 1991: Konsequenzen aus den Ergebnissen der Totholzforschung für die forstliche Praxis. Forstwiss. Cent.bl. 110: 149-157.
- Brassel, P. & Brändli, U.-B. R., 1999: Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993-1995. Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft / Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft; Bern, Verlag Haupt, 442 S.

- Führer, E., 1997: Biotopholz - Forstschutzrisiko oder Waldhygiene? Österr. Forstztg. 108: 21-23.
- Haack, R. A. & Byler, J. W., 1993: Insects & pathogens: regulators of forest ecosystems. J. For. 91: 32-37.
- Huber, B. & Chrétien, U., 1997: Naturschutz und forstliche Planung. Pro Natura Schweiz, Basel.
- Kennedy, C.E.J. & Southwood, T.R.E., 1984: The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. J. Anim. Ecol. 53: 455-478.
- Knodel, H. & Kull, U., 1981: Ökologie und Umweltschutz. Studienreihe Biologie. Metzlersche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Krüsi, B. O., Schütz, M. & Tidow, S., 1997: Ökologischer Zustand, botanische Vielfalt und Aufwertungspotential. Schweiz. Wald 133: 5-19.
- Möller, G., 1994: Alt- und Totholzlebensräume; Ökologie, Gefährdungssituation, Schutzmassnahmen. Beitr. Forstwirtsch. Landsch.ökol. 28: 7-15.
- Parks, C. G. & Shaw, D. C., 1996: Death and decay: a vital part of living canopies. Northw. Sci. 70: 46-53.
- Scherzinger, W., 1996: Naturschutz im Wald - Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Speight, M.C.D., 1989: Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Strasbourg.

## Spezieller Teil

# 5 LÄRCHENWICKLER

## Geschichte

Das Phänomen der 8-9 Jahre dauernden, regelmässigen Zyklen von Massenvermehrungen des Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana*) in den inneralpinen Tälern und die entsprechende Verbräunung ganzer Waldgebiete zogen schon früh die Aufmerksamkeit auf sich. Erste Berichte erschienen bereits anfangs des 19. Jahrhunderts, die Gespinste wurden damals noch Spinnentieren zugeschrieben. Gerade als nach dem zweiten Weltkrieg der Tourismus wieder zu erwachen begann, wurden im Engadin Mitte der 40er Jahre erneut viele Lärchenwälder entnadelt. Nachdem Vertreter des Fremdenverkehrs vom Forstdienst eine chemische Behandlung dieser Bestände verlangten, begann 1949 eine umfangreiche Langzeit-Studie an der ETH Zürich. In der Folge wurde der Lärchenwickler zu einem der weltweit berühmtesten Beispiele für zyklisches Verhalten bei Forstinsekten (BALTENSWEILER & FISCHLIN, 1988).

## 5.1 Biologie, Ökologie

Der Lärchenwickler (*tordeuse grise du mélèze*) gehört zur Familie der Wickler (Tortricidae). Der Lebenszyklus der univoltinen Generation ist in Abb. 11 dargestellt. Die Falter schwärmen von Juli bis Oktober und die Weibchen legen in dieser Zeit unter bestimmten Flechten an mindestens 3-jährigen Ästen je 20-350 Eier ab. Diese überwintern in Diapause.

Die Larven schlüpfen im Mai/Juni und fressen an der Nadelbasis der frisch ausgetriebenen Nadelbüschel (Kurztriebe), die angefressenen Nadeln verdorren schnell. Im Stadium L3/L4 spinnen die Raupen die Nadeln zu charakteristischen Nadelröhren zusammen und befressen diese von der Spitze her. Die L5-Stadien halten sich in Gespinsten längs der Zweigachse auf und fressen die Nadeln auch von der Seite her an. Dieses letzte Stadium ist am destruktivsten. Die Raupen verlassen gegen Ende der Entwicklung den Baum und verpuppen sich in der Streuschicht. Die Puppendauer beträgt ca. 1. Monat.

Die Falter schlüpfen am frühen Morgen, der Schwärmflug findet aber normalerweise in der Dämmerung bis Mitternacht statt. Sie können mit Hilfe des Windes riesige Distanzen überbrücken. Aus den französischen Alpen wurden Falter bis nach Österreich getragen (600 km; BALTENSWEILER & FISCHLIN, 1988). Eine Hypothese der Zyklussteuerung ist die massenhafte Verfrachtung von Faltern aus den französischen Westalpen über den Alpenbogen nach Osten (s. Kap. 5.2.4).

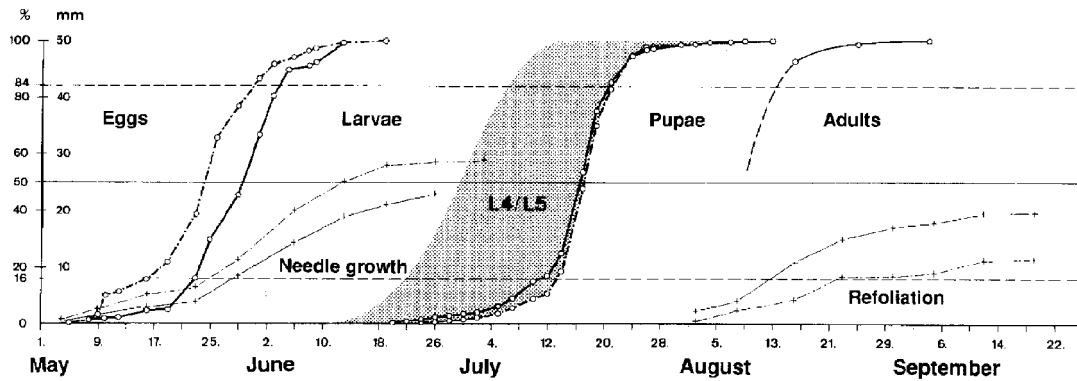


Abb. 11: Phänologische Darstellung der Lärchenwickler-Entwicklung und des Nadelwachstums im Oberengadin an zwei Standorten bei Sils (aus BALTENSWEILER & FISCHLIN, 1988).

### 5.1.1 Beziehungen zur Wirtspflanze

Larven von univoltinen Arten hängen im Frühjahr von der Quantität und der Qualität des vorhandenen Futters ab. Die Koinzidenz mit dem Austrieb ist wichtig, da während des Nadelwachstums der Stickstoffgehalt um ein Drittel sinkt und der Rohfasergehalt sich verdoppelt. Die Zusammensetzung der austreibenden Nadeln hängt stark von den Nährstoffreserven des Vorjahres ab. Bei mehr als 50 % Nadelverlust infolge Frass kann im Sommer aus den Reserven eine zweite Nadelgeneration gebildet werden. Diese Nadeln können jedoch nicht mehr völlig ausreifen und der Baum kann bei Frühfrösten die Nährstoffe nicht rechtzeitig resorbieren. Im nächsten Frühling wachsen die neuen Nadeln langsamer, enthalten weniger Stärke und Stickstoff und bleiben kürzer. Es dauert 2-7 Jahre bis die Zusammensetzung wieder dem Normalzustand entspricht. Diese Vorgänge spielen eine wichtige Rolle bei der Regulation des Lärchenwicklers. Bei Nahrungsmangel suchen die alten Larven auch Arven, Föhren und Fichten im Unterwuchs auf.

Es gibt zwei unterschiedliche Ökotypen der Raupen: die dunkle Lärchenform (L5) und die orange-gelbe Arvenform. Die Lärchenformen besitzen grössere Überlebensraten und schnellere Entwicklung und sind somit besser an den frühen Austriebszeitpunkt der Lärche angepasst. Die Arvenform schlüpft später, und sie kann sich auch auf Lärche entwickeln, während die Lärchenform auf Arve zugrunde geht. Die Falter der beiden Formen haben sogar unterschiedliche Sexualpheromone. Die Bedeutung dieser Formen beim Zyklus werden noch besprochen (Kap. 5.2.2).

### 5.1.2 Antagonisten

Es wurden über 100 Parasitoidenarten des Lärchenwicklers gefunden und beschrieben. Parasitiert werden alle Stadien ausser dem Falter. Im Verlauf des Zyklus dominiert eine bestimmte Abfolge dieser Antagonisten. Während der Progradation sind ca. 10 % der Population parasitiert, bei der Kulmination 10-20 %, in der Retrogradationsphase 70-80 %. Während der Latenzphase verlieren sich diese Beziehungen. Eine wesentliche Steuerung der Zyklen durch diese Hymenopteren konnte allerdings nicht nachgewiesen werden.

## 5.2 Zyklische Fluktuationen

Die Massenvermehrungen des Lärchenwicklers treten mit erstaunlicher Regelmässigkeit mit einer durchschnittlichen Periodizität von 8.5 Jahren auf (Abb. 12). Dabei verändert sich die Raupendichte innerhalb von nur 4-5 Generationen um den Faktor 10'000!

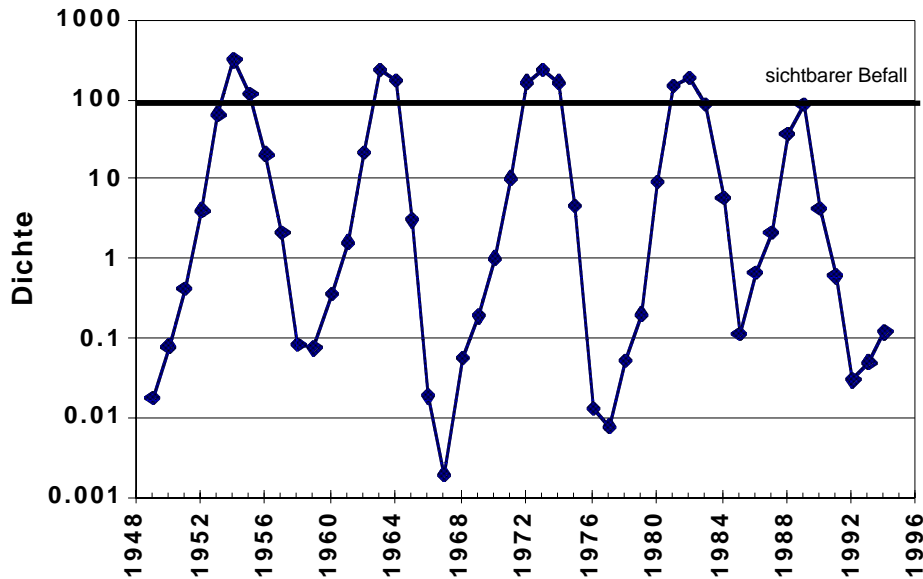


Abb. 12: Zyklische Massenvermehrungen des Lärchenwicklers im Oberengadin; Dichte = Larven / kg Zweige (nach BALTENSWEILER & FISCHLIN, 1988, ergänzt mit Daten von A. Fischlin, ETHZ).

Ein sichtbarer Befall entsteht erst oberhalb einer Dichte von 100 Larven/kg Zweige („Schadenschwelle“). Die Gesamtmortalität durch Antagonisten, Konkurrenz, Hunger beträgt in der Progradationsphase pro Generation 90 %, während der Retrogradation 99.98 % (!). Die Fekundität geht dann auf 10 % der Maximalwerte zurück. Diese Zyklen finden nur im optimalen Verbreitungsgebiet zwischen 1700-2000 m ü.M. statt, da dort die Koinzidenz des Lärchenaustriebs und des Schlüpfens der Eiräupchen am besten ist.

Es gibt verschiedene Erklärungen, wie diese regelmässigen Zyklen mit so geringer Variation in Amplitude und Frequenz gesteuert werden könnten.

### 5.2.1 Nahrungsqualität-Hypothese

Wie bereits oben erläutert, besitzen nach einem starken Frass die neuen Nadeln einen höheren Rohfasergehalt und einen tieferen Stickstoff- und Stärkegehalt, sie sind weniger nahrhaft und schlechter verdaulich (s. Kap. 5.1.1). Mindestens für den Rohfasergehalt konnte gezeigt werden, dass er während einer ablaufenden Gradation kontinuierlich zunimmt. Dies wirkt sich negativ auf die Überlebensrate und die Fekundität des Lärchenwicklers aus, die

Populationswachstumsraten nehmen ab. Der Rohfasergehalt braucht einige Jahre, bis wieder der Normalzustand erreicht ist. Dies nennt man eine verzögerte, negative Rückkopplung.

## 5.2.2 Morphenfitness-Hypothese

Die Population hat Ökotypen mit verschiedener Fitness (s. Kap. 5.1.1), d.h. unterschiedlichem Vermehrungspotential. Der Anteil der dunklen Lärchenform schwankt parallel zur Lärchenwicklerdichte. Je nachdem, welcher Typ in einer bestimmten Phase des Zyklus vorherrscht, nimmt die Gesamtdichte der Population zu oder ab. Diese Hypothese kann den Zyklus aber nur zusammen mit dem negativen Rückkopplungseffekt der Nahrung erklären: Nach dem Zusammenbruch der Population durch das abnehmende Angebot an Lärchennadeln und ihrer Qualität überwiegt v.a. die Arvenform (auf Arve/Fichte). Durch selektive Paarung der fitteren Lärchenformen nimmt die Wachstumsrate der Gesamtpopulation wieder zu (BALTENSWEILER, 1993).

## 5.2.3 Antagonisten-Hypothese

Zu Beginn der Untersuchungen wurde ein Granulose-Virus für den Zusammenbruch verantwortlich gemacht. In späteren Ausbrüchen wurden aber nur geringe Infektionsraten beobachtet. Auch die Rolle der Parasitoiden wurden untersucht. Es zeigte sich aber, dass der Lärchenwickler seinerseits die Parasitoiden-Dichte steuert und nicht umgekehrt. Die Wachstumsraten der natürlichen Feinde sind kleiner als die des Lärchenwicklers.

## 5.2.4 Migrations-Hypothese

Die Massenvermehrungen beginnen jeweils in den französisch/italienischen Alpen und verschieben sich im Verlaufe von 3-4 Jahren nach Osten bis nach Kärnten in Österreich. Die schlechte Nahrungsqualität veranlasst grosse Teile der lokalen Populationen zur windgestützten Migration über weite Strecken. Daneben gibt es auch eine lokale Migration aus den, bzw. in die Optimumsgebiete (BALTENSWEILER & RUBLI, 1999).

Die oben dargestellten Mechanismen dürften alle mehr oder weniger zur Periodizität, Stabilität und Synchronisation dieses zyklischen Auftretens beitragen. Die wichtigsten Faktoren der Regulation sind wahrscheinlich der negative Feedback der Nahrungsqualität zusammen mit lokaler Migration und der grossräumigen Verfrachtung über den Alpenbogen, letztere bewirkt die Synchronisation über den Alpenbogen.



## 5.3 Bedeutung

Wie erwähnt gibt es einen zyklischen Massenbefall nur zwischen 1700 und 2000 m ü.M., unterhalb 1000 m gibt es nie eine sichtbare Entnadelung. Bei hohen Raupendichten werden die Nadeln nur angefressen (Luxusfrass), diese trocknen schnell aus und bewirken den rotbraunen Anblick befallener Bestände. Feuchte Witterung lässt den Befall weniger stark erscheinen.

Der Lärchenwickler wurde früher als der gefährlichste Lärchenschädling betrachtet. Für seine Bekämpfung wurden verschiedene Techniken ausprobiert. Chemische und mikrobiologische Mittel, Verwirrungstechnik und biologische Bekämpfung erwiesen sich als ineffizient. Im Laufe der Untersuchungen änderte sich aber die Beurteilung dieses „Schädlings“. Fehlen beim Neuaustrieb der Lärchen die Niederschläge, können zwar 1-2 % des Lärchenvorrats absterben. Dies fällt aber für die Holznutzung nicht ins Gewicht. Wichtig ist auch, dass die natürliche Verjüngung nicht beeinträchtigt wird. Der Lärchenwickler gefährdet die Existenz der Lärchenwälder nicht, die Komponenten dieses Ökosystems sind gut aufeinander abgestimmt. Aus denrochronologischen Daten ist ersichtlich, dass Lärche und Lärchenwickler mindestens seit der Römerzeit koexistieren. Da die Raupen auch an den Arven fressen, könnten die Lärchen könnte sogar davon profitieren, dass das Entstehen eines Klimaxwaldes mit Arven verlangsamt wird.

Über die Auswirkungen auf den Tourismus gibt es keine quantitativen Untersuchungen, sie sind wahrscheinlich kleiner als angenommen, da ein Befall selten im ganzem Tal und während der ganzen Saison sichtbar ist.

### Literatur

- Baltensweiler, W., 1993: A contribution to the explanation of the larch bud moth cycle, the polymorphic fitness hypothesis. *Oecologia* 93: 251-255.
- Baltensweiler, W. & Fischlin, A., 1988: The larch bud moth in the Alps. In: Berryman, A. A. (ed.), *Dynamics of forest insect populations*. Plenum Press, New York, 331-351.
- Baltensweiler, W. & Rubli, D., 1999. Dispersal: an important driving force of the cyclic population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. *For. Snow Landsc. Res.* 74: 3-153.

## 6 SCHWAMMSPINNER

In Mitteleuropa war in den letzten Jahren neben dem Buchdrucker der Schwammspinner (*Lymantria dispar*) das Waldinsekt mit der grössten gesellschaftlichen Relevanz. Einige Hundert Hektaren Kastanienwald wurden anfangs der 90er Jahre im Tessin von den gefrässigen Raupen entlaubt, in Deutschland waren es sogar Zehntausende von Hektaren Laubwald. Auch in den USA ist der Schwammspinner seit über einem Jahrhundert das Forstinsekt mit der grössten Bedeutung.

Der Schwammspinner gehört zur Familie der Trägspinner (Lymantriidae). Zu dieser Familie gehören noch andere, auch in der Schweiz zu Massenvermehrung neigende Spinnerarten: die Nonne (*Lymantria monacha*), der Dunkle Goldafter (*Euproctys chrysorrhoea*) oder der Pappelspinner (*Leucoma salicis*). Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf den Schwammspinner.

### 6.1 Morphologie, Biologie

Die Falter zeigen einen Geschlechtsdimorphismus: Das Weibchen ist gelblich-weiss mit dunkler Zeichnung und weist eine Flügelspannweite von 5-8 cm auf. Es besitzt kurz gezähnte Fühler, das Abdomen ist stark behaart. Die Männchen sind graubraun, haben 3.5-5 cm Spannweite und langdoppelt gekämmte Fühler. Die Rüssel beider Geschlechter sind zurückgebildet.

Die jungen Raupen sind gelbbraun mit schwarzen, später orangen Warzen. Die älteren Stadien sind dunkel, die ersten 5 Segmente weisen blauen Warzen auf, die übrigen rote. Die Raupen erreichen eine Länge von 8 cm, besitzen Spinndrüsen und sind stark behaart. Die Brennhaare sind nicht so aggressiv wie z.B. beim Goldafter oder den Prozessionsspinnern.

#### Entwicklung

Die Tiere überwintern als Eier in Gelegen an Stämmen und Ästen. Die Embryonalentwicklung ist zu diesem Zeitpunkt bereits abgeschlossen. Nach der Diapause mit obligatorischer Kälteperiode schlüpfen die jungen Raupen (sog. Eiräupchen) im Frühling (TI: Mitte April - Mitte Mai), zeitgleich mit dem Blattaustrieb. Sie bleiben zuerst noch auf den Gelegen und wandern danach in die Baumkrone und beginnen mit dem Blattfrass. Im Stadium L1 können sich die Tiere mit Hilfe ihrer langen Schwebehaare vom Wind in neue Gebiete verfrachten lassen.

Die ersten drei Stadien sind tagaktiv, währenddem die älteren Stadien nachtaktiv sind und sich tagsüber in Rindenritzen aufhalten. Die gesamte Raupenentwicklung dauert 6-12 Wochen, dabei durchlaufen die Weibchen 6-7 Stadien, die Männchen deren 5-6. Dadurch haben die Männchen eine etwas kürzere Entwicklungsdauer. Ist das Nahrungsangebot erschöpft, suchen die Raupen neue Ressourcen auf (andere Bäume, Baumarten). Während ihrer Entwicklung frisst jede Raupe ca. 1 m<sup>2</sup> Laub, dazu kommen noch viele Frassabfälle (Luxusfrass).

Am Ende der Larvalzeit umgeben sich die Tiere mit einigen Spinnfäden und verpuppen sich darin. Die Puppen sind häufig in Gruppen mit einigen Fäden in Ritzen, an Blättern, Zweigen oder am Boden befestigt. Die Puppenruhe im Juli dauert 2-3 Wochen.

### Eiablage

Nach dem Schlüpfen bleiben die Weibchen in unmittelbarer Nähe der Puppe sitzen. Sie sind sehr flugträge, während die Männchen tagsüber ruhelos umherflattern. Die Weibchen locken mit Sexualpheromonen die Männchen an, nach der Begattung erfolgt bald darauf die Eiablage. Dabei werden die Eier mit abdominaler Afterwolle eingehüllt und an geschützten Orten an Stämmen, Ästen, Felsen usw. abgelegt. Die Gelegegrösse beträgt je nach Gradationsphase 100-1000 Eier (s.u.).

## 6.2 Einfluss der biotischen Umwelt auf Entwicklung

### Baumart

Die Raupen des Schwammspinners sind sehr polyphag. Bevorzugt werden Eiche, Buche, Hagebuche, Kastanie, Stein- und Kernobst. Bei einer Massenvermehrung werden auch die meisten anderen Laubhölzer angenommen ausser Esche, Rosskastanie oder Holunder. Die Art der Wirtspflanze hat einen grossen Einfluss auf die biologischen Parameter des Schwammspinners (Tab. 4).

Tab. 4: Wirkung der Baumart auf die Entwicklung und Eiablage des Schwammspinners (nach HOUGH & PIMENTEL, 1978).

Wirtspflanze	Entwicklungsdauer (d)	Fekundität (Eier/♀)
Eiche	47.2	900
Buche	49.6	346
Ahorn	61.7	399

### Inhaltsstoffe

Der Stickstoffgehalt (Proteine, Aminosäuren) der Nahrung übt einen entscheidenden Einfluss auf die Entwicklung aus. Dies kann mit künstlichen Medien gezeigt werden, bei denen die übrigen Nährstoffe konstant gehalten werden (Tab. 5). Bei geringem Stickstoffgehalt sind die Wachstumsraten deutlich tiefer als bei hohem.

Tab. 5: Einfluss des Stickstoffgehalts eines künstlichen Nährmediums auf das Wachstum von Schwammspinnerraupen; GR = growth rate, GE = growth efficiency (nach STOCKHOFF, 1992).

Diet	Intake (g)	GR (% / d)	GE (gL / gI)
1.25% N	664	5.0	0.056
3.75% N	406	11.8	0.204

### Gradationsphase

Die Wachstumsparameter des Schwammspinners hängen auch von der Populationsdichte ab. Direkte Dichteeffekte, Konkurrenz und Nahrungsqualität hängen dabei eng miteinander zusammen. In Tab. 6 sind einige für das Populationswachstum massgebende Faktoren in Abhängigkeit von der Gradationsphase zusammengestellt.

Tab. 6: Wachstumsparameter einer Schwammspinnerpopulation in Phasen verschiedener Dichte (nach SCHWENKE, 1978)

	Latenz	Progradation	Retrogradation
Fekundität (Eier/♀)	500-800	250-350	< 150
Weibchenanteil	> 50%	45-50%	<< 40%
Mortalität Raupen	< 5%	20-30%	> 60%

## 6.3 Antagonisten

### Räuber

Die wichtigsten wirbellosen Räuber sind der Puppenräuber (*Calosoma sycophanta*, Laufkäfer) und andere Käfer, sodann Wanzen und Ameisen. Bei den Wirbeltieren sind Kröten, Vögel und Spitzmäuse zu nennen. Die Räuber üben eine regulatorische Wirkung v.a. während der Latenzzeit aus.

### Parasitoiden

Die wichtigsten Parasitoiden sind die Raupenfliegen (Tachinidae, v.a. *Parasetigena silvestris*), die eigentlichen Schlupfwespen (Ichneumonidae, v.a. *Phobocampe disparis*), Brackwespen (Braconidae, v.a. *Apanteles* sp.) und Zehrwespen (Chalcididae). Sie wirken hauptsächlich am Ende einer Gradation und während der Latenzzeit.

## Viren

Die Polyedrose, ausgelöst von einem NPV-Virus (nucleopolyhedrosis virus, Kern-Polyedervirus), ist der wichtigste Mortalitätsfaktor beim Populationszusammenbruch am Ende einer Gradation. Bei der nahe verwandten Nonne (*L. monacha*) wird diese Krankheit als Wipfelkrankheit bezeichnet, da sich die sterbenden Tiere in die oberen Kronenbereiche zurückziehen. Das Virus beeinflusst auch das Geschlechtsverhältnis, es ist in einer Population latent immer vorhanden, bricht jedoch erst unter Stressbedingungen aus.

## 6.4 Gradationsverlauf

Gradationen des Schwammspinners kommen in der Schweiz immer an ungefähr denselben Orten vor. Benötigt werden lichte, sonnige Wälder oder Waldränder, gepaart mit Wärme und Trockenheit. Diese Orte haben gewöhnlich auch einen höheren Latenzbestand. Aus der Schweiz ist eine solche Massenvermehrung erstmals um 1888 in der Gegend von Biel verbürgt. In diesem Jahrhundert gab es fünf Massenvermehrung in jeweils denselben Gegenden im Tessin und Unterwallis. Gradationen sind bekannt bis 1000 m ü.M.

Die Gradation 1992/93 im Tessin wurde etwas genauer untersucht und dient der Veranschaulichung des allgemeinen Ablaufs solcher Massenvermehrungen (Tab. 7). Der Anstieg der Schwammspinnerpopulationen (*bombice dispari*) dürfte einige Jahre vor dem Ausbruch in einem der „hot spots“ bei Bellinzona begonnen haben. Die trockene, warme Witterung und eine optimale Nahrungsqualität und -quantität hatten eine schnelle Entwicklung, tiefe Mortalitätsraten, hohe Eiproduktion und ein zugunsten der Weibchen verschobenes Geschlechtsverhältnis zur Folge, und die Dichte nahm rasch zu. Die Antagonisten hinken in dieser Phase der Entwicklung der Schwammspinner-Population hinterher.

Tab. 7: Populationsparameter während der Schwammspinner-Gradation im Tessin (nach WERMELINGER, 1995).

	Gelege/ 100 m <sup>2</sup>	Eizahl/ Gelege	L6	Falter/ Falle	Puppen- räuber
<b>1993</b> Lumino	55	212	0.2	406	4
Monte Carasso	28	213	0.2	124	13
Bedano	247	438	8.8	550	42
<b>1994</b> Lumino	0.25	-		16	
Monte Carasso	0.75	-	-	7	-
Bedano	1.50	86		25	

1992 erfolgte auf einer Fläche von 400 ha Kahlfrass, insgesamt waren 1500 ha befallen (Abb. 13). Es handelte sich praktisch ausschliesslich um Edelkastanienbestände. Im selben Jahr begannen jedoch bereits die Eigenkonkurrenz und die Regulation durch natürliche Feinde zu wirken. Die Raupen litten Hunger und mussten teilweise auf weniger geeignete Baumarten ausweichen. Dies wirkte sich negativ auf die Fekundität und das Geschlechtsverhältnis aus. Daneben nahm die Zahl der Antagonisten sprunghaft zu, der sonst seltene Puppenräuber war häufig zu beobachten und die Wirkung des NPV-Virus wurde offensichtlich. Die Eigelegedichte und -grösse im Winter 1992/93 waren in den Ausgangsherden bereits wieder deutlich kleiner. 1993 setzte die Retrogradation ein. Insbesondere die Virose, begünstigt durch die nasse Witterung, führte zu einem schnellen Zusammenbruch der Populationen. Zwar waren 1993 nochmals 2400 ha befallen, aber es kam nirgends mehr zu einer vollständigen Entlaubung. Im folgenden Winter war die Gelegedichte überall sehr tief. 1994 gab es keinen sichtbaren Befall mehr.

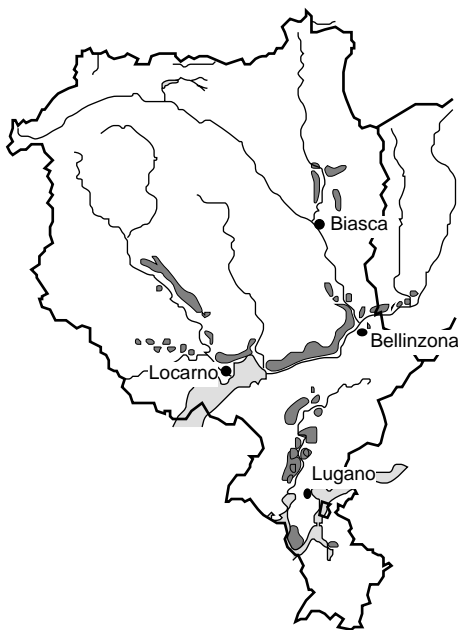


Abb. 13: Vom Schwammspinner befallene Waldgebiete auf der Alpensüdseite 1992/93 (aus WERMELINGER, 1995)

## Deutschland

Auch in Deutschland fand zur gleichen Zeit eine Massenvermehrung des Schwammspinners statt. Die entlaubten Flächen in Eichenkulturen nahmen riesige Ausmasse an: 1994 waren 77'000 ha befallen. Da die Kulturen bereits unter anderweitigem Stress litten, wurden in jenem Jahr 34'000 ha Forst aus der Luft behandelt. Der Sinn dieser Aktion war im Hinblick auf die schädlichen Nebenwirkungen im Ökosystem Wald sehr umstritten. Der Schwammspinnerbefall steuerte zum grossflächigen Serbeln und Absterben der Eichenbestände bei. Hauptursache aber dürfte sein, dass die gepflanzten Eichen auf vielen dortigen Böden standortsfremd und durch Grundwasserabsenkungen gestresst sind.

## USA

Die im letzten Jahrhundert von Europa in die USA eingeschleppte „gypsy moth“ entwickelte sich sehr schnell zum wichtigsten Schädling in Laubwäldern. 1957 wurden über 1.2 Mio. ha Wald

mit DDT gespritzt, 1981 betrug die Kahlfrassfläche 5 Mio. ha. In den letzten Jahren ist plötzlich ein pathogener Pilz (*Entomophthora maimaiga*) aufgetaucht, der sich rasant ausbreitet und den Schwammspinner dezimiert. Wie im Tessin ist auch in den USA der Schwammspinner ein grosses gesellschaftliches Problem.

1993 wurde in Deutschland die sogenannte Asiatische Rasse entdeckt. Bei dieser aus dem Osten eingeschleppten Rasse sind die Weibchen viel flugfreudiger. Wie sich diese zusätzliche Verbreitungsmöglichkeit der Hybride auf die Massenvermehrungen auswirkt, ist noch unklar. Die flugtüchtige Rasse wurde 1993 wiederum von Europa aus an der Ostküste der USA eingeschleppt.

## **6.5 Bedeutung**

### **Wald**

Auf einen Kahlfrass reagieren die meisten Laubhölzer mit einem Wiederaustrieb der Blätter. Grössere Ausfälle entstehen bei den meisten gesunden, nicht anderweitig gestressten Laubbäumen erst nach dreimaligem aufeinanderfolgendem Kahlfrass. Im Tessin spielt ein Zuwachsverlust bei der extensiven Bewirtschaftung der Kastanienwälder keine Rolle. Allerdings können solchermassen geschwächten Bäume auch anfälliger sein auf pathogene Pilze oder andere Stressoren. Koniferen überstehen einen Kahlfrass normalerweise nicht.

### **Landwirtschaft**

Vom Wald können die Jungraupen mit dem Wind in landwirtschaftlich Kulturen verfrachtet werden. Dort werden sie meist im Rahmen des üblichen Pflanzenschutzprogramms behandelt.

### **Belästigung**

Das grösste Problem stellt in der Schweiz die Belästigung der Bevölkerung durch die Invasion der Raupen in Gärten und Häuser dar. Die hyperaktiven Raupen erklimmen auf der Suche nach Nahrung Mauern und Pfosten, dringen durch offene Fenster ein und fressen in den Privatgärten an Obst- und Zierbäumen. Wichtig ist hier die rechtzeitige Information der Bevölkerung.

## **6.6 Massnahmen**

In der Schweiz ist die Anwendung von Pflanzenbehandlungsmitteln im Wald verboten. In anderen Ländern, bzw. in der Landwirtschaft werden Häutungshemmer (z.B. Diflubenzuron) eingesetzt. Diese künstlichen Hormone verhindern eine erfolgreiche Häutung der Raupen. Ein weiteres angewendetes Mittel, das sporenbildende Bakterium „Bt“ (*Bacillus thuringiensis*), bildet während der Sporulation ein toxisches Protein (Kristall), welches das Darmepithel zerstört. Bt ist indifferent für Mensch und Wirbeltiere sowie für die meisten Nützlinge. Für Trägspinner selektive Viruspräparate („gypcheck“) werden v.a. in den USA angewendet.

Die biologische Bekämpfung (Schlupfwespen i.w.S., Fliegen, Wanzen, Käfer, Nematoden) wurde ebenfalls in den USA intensiv getestet. Zwischen 1965 und 1980 wurden 78 Arten getestet und einzelne in grösserem Stil im Freiland geprüft, der Erfolg war bescheiden. Daneben gelangen Pheromonfallen für die Überwachung zum Einsatz. In Gärten können die Eigelege und Larven auch von Hand oder die Jungrauen mit einem scharfen Wasserstrahl entfernt werden.

Durch geeignete Kulturmassnahmen wie standortgerechte Arten, keine Monokulturen, genügende Wasserversorgung kann einer Massenvermehrung bis zu einem gewissen Grad vorgebeugt werden.

### Literatur

- Hough, J. A. & Pimentel, D., 1978: Influence of host foliage on development, survival, and fecundity of the gypsy moth. *Environ. Entomol.* 7: 97-102.
- Schwenke, W., 1978: Die Forstschädlinge Europas, 3. Band: Schmetterlinge. Paul Parey, Hamburg.
- Stockhoff, B. A., 1992: Diet-switching by gypsy moth: effects of diet nitrogen history vs. switching on growth, consumption, and food utilization. *Entomol. Exp. Appl.* 64: 225-238.
- Wermelinger, B., 1995: Massenvermehrung und Populationszusammenbruch des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae) 1992/93 im Tessin. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 68: 419-428.



# 7 BLATT- UND SCHIDLÄUSE

## Allgemeines

Die Blattläuse (im allgemeinen Teil sind immer auch die Schildläuse mitgemeint) gehören zur Ordnung der Pflanzenläuse (Sternorrhyncha). Sie sind als Pflanzensaftsauger verwandt mit den Wanzen und Zikaden, deren Mundwerkzeuge alle zum Saugen umfunktioniert sind. Auffällig sind die Siphonen am Körperende, die als Abwehrorgane dienen. Die Blattläuse sind eine sehr erfolgreiche, weit verbreitete Tiergruppe mit einem extrem grossen Vermehrungspotential. Eine detaillierte Darstellung unserer Blattläuse findet sich in KLOFT *et al.* (1985).

## 7.1 Ernährung

### Saugvorgang

Die Nahrungsaufnahme erfolgt mit sehr feinen und langen Stechborsten. Diese werden ins Pflanzengewebe eingestochen und zwischen den Zellen bis zum Phloem vorgetrieben. Der dabei abgesonderte Speichel löst die Verbindungen zwischen den Zellen auf. Der Siebröhrensaft der Pflanzen steht unter Druck, dadurch wird er in den Nahrungskanal der Blattläuse gepresst; allerdings können die Läuse auch aktiv saugen.

### Honigtau

Der Phloemsaft ist reich an Zucker, aber arm an Aminosäuren. Um den Stickstoffbedarf für die Proteinsynthese bei der Reproduktion zu decken, müssen die Blattläuse daher sehr grosse Saftmengen aufnehmen. Der überschüssige Zucker und das Wasser werden als Honigtau ausgeschieden (vgl. Kap. 7.4). Bei starkem Befall überzieht ein klebriger Belag von Honigtau die Blattoberflächen der Wirtspflanze, auf dem wiederum Russtaupilze gedeihen können und die Photosynthese beeinträchtigen. Allenfalls überschüssiger Stickstoff wird nicht wie üblich als Harnstoff ausgeschieden, sondern als Ammoniak.

### Symbionten

Blattläuse besitzen sog. Mycetozyten. Das sind Zellen, in denen symbiontische Bakterien oder Pilze leben. Sie werden mit den Eizellen an die Nachkommen weitergegeben. Ihre Aufgabe ist die Synthese von Cholesterin, Vitaminen und Aminosäuren.

## 7.2 Fortpflanzung

Ein wesentliches Merkmal vieler Blattläuse ist, dass sie sich die meiste Zeit des Jahres parthenogenetisch vermehren und lebendgebärend sind (ausser den Adelgiden, s. Kap. 7.6). Sie können aber auch zur zweigeschlechtlichen Fortpflanzung und zur Eiablage übergehen. Man

nennt diesen Generationswechsel Heterogonie (Holozyklus). Neben einem Generationswechsel gibt es häufig auch einen Wirtswechsel. Um diese komplizierten Zyklen zu beschreiben braucht es eine spezielle Terminologie (nach BLACKMAN, 1994):

Primärwirt:	Hauptwirtspflanze, auf der die bisexuelle Fortpflanzung erfolgt und sich die Fundatrix entwickelt
Sekundärwirt:	Nebenwirtspflanze, auf der sich die Generationen parthenogenetisch vermehren
Parthenogenese:	Fortpflanzung unbegatteter Weibchen
Wirtswechsel:	Wechsel zwischen Primär- und Sekundärwirtspflanze (Heterözie)
Heterogonie:	Wechsel zwischen parthenogenetischem und bisexuellem Zyklus (= Holozyklus)
Holozyklus:	Zyklus mit Heterogonie
vivipar:	lebendgebärend (Larven)
ovipar:	eierlegend
Morphen:	in Gestalt/Lebensweise abweichende Formen einer Art
Fundatrix:	aus dem befruchteten Ei ausschlüpfende Stammutter
Emigrant:	geflügelte Morphe, die vom Primärwirt zum Sekundärwirt wechselt
Remigrant:	geflügelte Morphe, die vom Sekundärwirt zum Primärwirt zurückwechselt
Nebenwirtsformen:	ungeflügelte, parthenogenetische Morphe auf Sekundärwirt
Sexualis:	kopulierendes Geschlechtstier, das Weibchen legt befruchtete Eier

## 7.3 Antagonisten

Blattläuse haben einen eigenen Antagonistenkomplex, die sog. Aphidophagen. Die Marienkäfer (Coccinellidae) sind die bekanntesten Blattlausvertilger. Ein Käfer frisst während seines Lebens ca. 3'000 Blattläuse. Die augenlosen Larven der Schwebfliegen (Syrphidae) leben von Pflanzensaft saugenden Insekten. Sie ertasten die Beute und heben sie zum Ausaugen hoch. Die Adulttiere sind Blütenbesucher, sie legen ihre Eier einzeln in der Nähe von Lauskolonien ab. Die Florfliegen (Chrysopidae) sind keine Fliegen, sondern gehören zu den Neuropteren (Netzflüglern). Die Larven haben sichelförmige Mandibeln, mit denen sie die Läuse aussaugen. Die Adulten sind ebenfalls räuberisch, nehmen aber auch Pollen und Honigtau auf. Unverkennbar sind die gestielten Eier der Florfliegen. Die Blattlauswespen (Aphidiidae) und andere "Schlupfwespen" parasitieren die Larven. Die meisten adulten Aphidophagen werden vom Duft des Honigtaus angelockt. Einerseits nehmen sie den Honigtau auf und andererseits stimuliert er die Eiablage an einem „blattlausträchtigen“ Ort. Daneben ernähren sich noch andere Antagonisten gelegentlich von Blattläusen (Ohrwürmer, Spinnen, Wanzen).

## 7.4 Mutualismus mit Ameisen

Ameisen und Blattläuse haben eine enge Beziehung zueinander, von denen beide Partner profitieren. Diese Wechselbeziehung nennt man Mutualismus oder Symbiose. Der Vorteil für die Ameisen besteht darin, dass sie den von den Läusen produzierten, zuckerreichen Honigtau aufnehmen. Die Läuse können durch Betrillern mit den Fühlern sogar zu Mehrproduktion stimulieren werden ("Melkkühe"). Die Blattläuse ihrerseits profitieren davon, dass die Ameisen den klebrigen Honigtau abführen und sie vor Feinden schützen oder sie sogar an bessere "Futterplätze" transferieren.

## 7.5 Massenwechsel und Migration

Infolge des enormen Vermehrungspotentials gibt es bei Blattläusen häufige Massenwechsel. Dafür gibt es verschiedene Auslöser. Bei Wasserstress wird der osmotische Druck des Phloemsaftes erhöht, damit die Wurzeln im Boden trotzdem noch Wasser aufnehmen können. Diese Konzentrierung bewirkt eine bessere Nahrungsgrundlage für saugende Insekten und widerspiegelt sich in der Zusammensetzung des Honigtaus (Abb. 14).

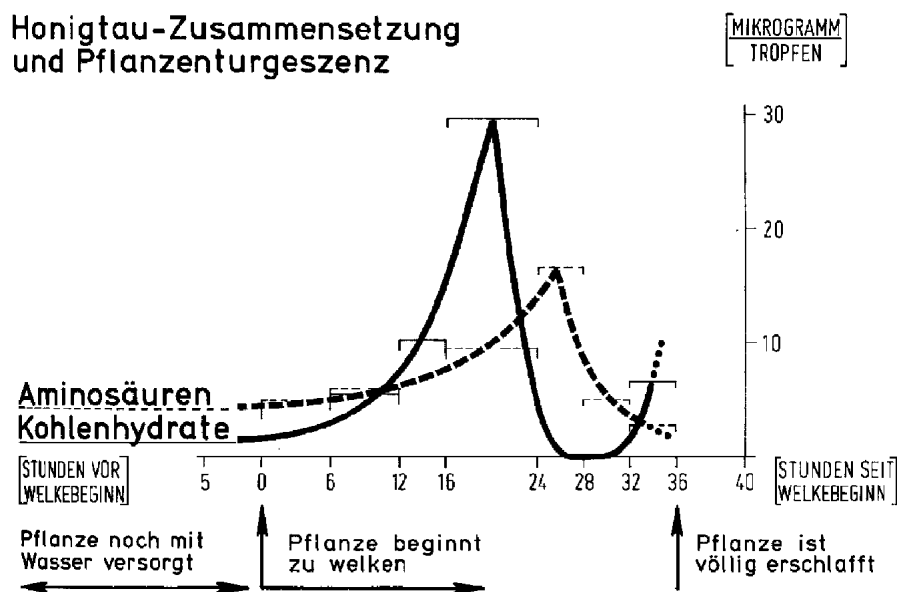


Abb. 14: Veränderung der Honigtau-Zusammensetzung während des Welkeprozesses (*Myzus persicae* auf Rettich) (aus KLOFT *et al.*, 1985).

Bei der Sommerdepression des Stickstoffgehalts gegen Ende Frühjahr sinkt die Konzentration der löslichen N-Verbindungen im Phloem. Dies löst einen Rückgang der Blattlaus-Populationsdichte, bzw. eine Abwanderung aus (Wirtswechsel). Zudem ist die Nachkommenproduktion stark mit dem N-Gehalt der Wirtspflanze korreliert (Abb. 15). Nach einem Massenbefall sind die Ressourcen häufig erschöpft und es hat in den Folgejahren auf diesen Bäumen keine Kolonien mehr.

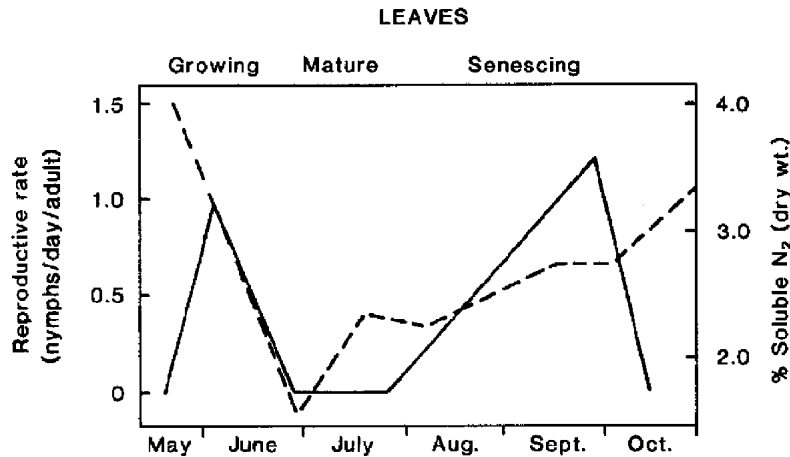


Abb. 15: Beziehung zwischen der Reproduktionsrate von *Drepanosiphum platanoides* (ausgezogene Linie) und dem Gehalt an löslichem Stickstoff in Platane (gestrichelte Linie) (aus PRICE, 1984).

Neben der Verschlechterung der Nahrungsqualität ist v.a. der "crowding effect" hauptverantwortlich für die Migration. Dieser Dichtestress bewirkt bei den Weibchen, dass sie geflügelte Nachkommen produzieren, die dann abwandern.

10 % der Blattlausarten machen einen Wirtswechsel zwischen Holz- und Krautpflanzen. Welches sind die Vor- und Nachteile? Der grösste Nachteil besteht darin, dass rund 99 % der wirtswechselnden Tiere den Transfer nicht überleben. Dem steht der Vorteil gegenüber, dass die noch jüngeren Pflanzen der Nebenwirte einen höheren N-Gehalt haben. Ein Leben nur auf dem Nebenwirt wäre wiederum weniger erfolgreich, weil die hohe Reproduktion auf dem im Frühling früher verfügbaren Primärwirt die Verluste beider Transfers mehr als nur kompensiert (DIXON & KUNDU, 1994).

## 7.6 Wichtige Blattläuse

### 7.6.1 Grüne Fichtengallenlaus (*Sacchiphantes viridis*, Adelgidae)

Stellvertretend für die forstlich wichtigste Blattlausfamilie, die Adelgiden (Fichtengallenläuse), wird *Sacchiphantes viridis* ausführlich behandelt. Die Biologie und die Zyklen gelten im allgemeinen für die ganze Familie. Die Adelgiden sind kleine Läuse ohne Siphonen. Sie können Wachsfäden produzieren, die Flügel sind in Ruhe dachförmig zusammengelegt.

#### **Biologie**

Die Adelgiden haben einen komplizierten Generationszyklus. Sie unterliegen einer strengen Generationsfolge, die nicht wie bei anderen Blattläusen durch Umweltfaktoren beeinflusst wird. Dieser Zyklus ist in Abb. 16 dargestellt.

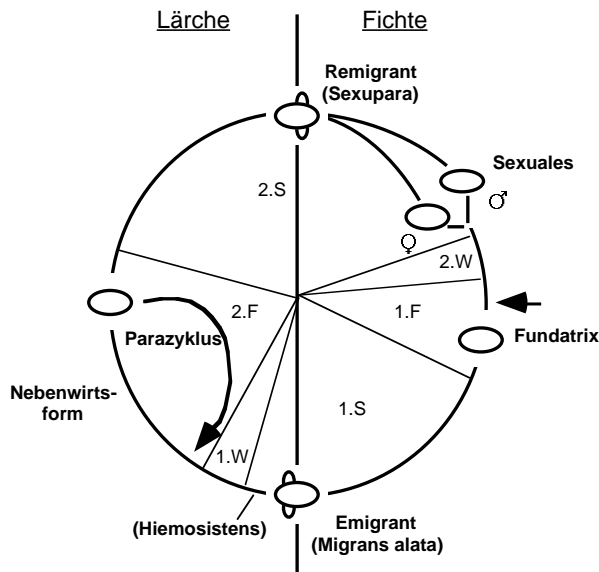


Abb. 16: Generationszyklus von *Sacchiphantes viridis* (F = Frühling, S = Sommer, W = Winter).

Im ersten Jahr anfangs Mai schlüpft die an Fichtenknospen überwinterte Fundatrix als ungeflügelte Imago und legt unter Wachswolle versteckt 100-150 Eier ab. Aus diesen schlüpft die Emigranten-Generation, deren Junglarven zusammen mit der Fundatrix beim Saugen Speichelstoffe abgeben, die zur Triebgallenbildung führen (sog. „Ananassgallen“). Die Larven lassen sich von den entstehenden Gallenkammern einschliessen und saugen in diesen Zellschichten. Im Juli/August öffnen sich die Kammern und die Nymphen verlassen die Galle. Nach der Häutung zur geflügelten Imago fliegen die Emigranten zum Sekundärwirt Lärche und legen dort 30-80 Eier ab (Sekundärwirt-Generationen). Die schlüpfenden Junglarven saugen sich an jungen Triebknospen fest und überwintern als L1 unter Rinden- und Knospenschuppen. Im folgenden Frühjahr entwickeln sie sich weiter und anfangs Mai bilden sich nach dreimaliger Häutung flügellose Imagines. Diese legen Eier an der Basis frischer Triebknospen ab, aus denen entweder geflügelte Remigranten entstehen, die zum Primärwirt zurückfliegen, oder die in einem Parazyklus zu 1-3 zusätzlichen, ungeflügelten Frühlingsgenerationen führen. Auch ein Diapause als Latenzlarven ist möglich.

Die Remigranten legen auf der Fichte Eier ab, aus denen die Sexualis-Generation entsteht. Nach der Kopulation dieser Geschlechtsstiere legt jedes Sexualis-Weibchen 1 Ei ab. Im Spätsommer schlüpft die Junglarve dieser Fundatrix-Generation und überwintert in Diapause an der Knospe eines nächstjährigen Triebs. Diesen Zyklus nennt man einen zweijährigen, pentamorphen, heterözischen Holozyklus. Im Gegensatz zu den anderen Blattläusen sind alle Generationen der Adelgiden ovipar.

### Bedeutung

Obwohl die *Sacchiphantes*- und die nahe verwandten *Adelges*-Arten zu den häufigsten Konifereninsekten gehören, führen sie nur selten zu ökonomischen Schäden. Sie sind häufig „Dauerschädlinge“, die gewisse Zuwachseinbußen zur Folge haben können. In Monokulturen kann es wegen dem obligatorischen Wirtswechsel nur temporär zu Massenvermehrungen kommen.

Bei der Fichte treten Vergallungen von Triebknospen an bis ca. 12jährigen Pflanzen auf, ab Stangenholzalter gibt es keinen Befall mehr. Wenn der Gipfeltrieb vergallt, führt dies zu

Deformationen. In Christbaumkulturen kann dies von Bedeutung sein. Bei der Lärche können die geknickten, besaugten Nadeln zwar verfrüht abfallen, was aber nicht als Schaden bezeichnet werden kann.

### 7.6.2 Gefährliche Weisstannenlaus (=Tannenwolllaus, *Dreyfusia nordmanniana*, Adelgidae)

Die Weisstannentrieblaus ist eine dunkle Art, die viel Wachs ausscheidet. Die Verbreitung erfolgt im Anholozyklus (s.u.) mit dem Wind, da keine geflügelte Morphen gebildet werden.

#### Biologie

Die Weisstannenlaus hat grundsätzlich ebenfalls einen zweijährigen, pentamorphen Holozyklus. Der Primärwirt ist die Orientfichte (*Picea orientalis*), der Sekundärwirt die Tanne (*Abies nordmanniana*, *A. alba*). Meist fehlt jedoch der Primärwirt, und es gibt einen Restzyklus auf Tanne. In diesem Anholozyklus entstehen nur parthenogenetische, flügellose Läuse.

#### Bedeutung

*D. nordmanniana* ist die bedeutendste Adelgide. Bei einem Befall der Weisstannen krümmen sich die Nadeln nach unten („Flaschenbürste“), im Gegensatz zur harmlosen Europäischen Weisstannen-Trieblaus (*Mindarus abietinus*), bei deren Befall sich die Nadeln nach oben krümmen (Abb. 17). Die befallenen Triebe deformieren sich und/oder verdorren, und bei starkem Befall geht der Baum von der Krone her ein. Gefährdet sind Jungtannen an Dickungsrändern und Südhängen, wenn sie nicht unter Schirm aufwachsen.



Abb. 17: Von *D. nordmanniana* (links), bzw. *M. abietinus* (rechts) befallener Weisstannentrieb (aus SCHWENKE, 1972).

Baumschulmaterial sollte gut auf Befall kontrolliert werden. Werden befallene Jungtannen geschlagen, sollte dies im Winter geschehen, damit keine Tiere auf die Nachbarbäume übertragen werden. Bei Orientfichten in Parks können die Gallen manuell entfernt werden.

### 7.6.3 Douglasienwolllaus (*Gilletteella cooleyi*, Adelgidae)

Die Douglasienwolllaus ist in Douglasienkulturen weit verbreitet. Die kleinen Tiere scheiden viel Wachswolle aus und halten sich oft in Massen an der Unterseite der Nadeln auf.

#### Biologie

Der Holozyklus dieser Art dauert zwei Jahre. Dabei wird ein Wirtswechsel vom Primärwirt Sitkafichte (*Picea sitchensis*) zum Sekundärwirt Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) durchgeführt. Morphen und zeitlicher Zyklusablauf sind grundsätzlich dieselben wie bei *Sacchiphantes viridis*.

#### Bedeutung

Auf der Sitkafichte löst die Saugtätigkeit eine Vergallung der Triebknospen aus. Dies kann das normale Wachstum beeinträchtigen, da die befallenen Triebe absterben. Auch bei der Douglasie wird bei starkem Befall das Wachstum reduziert.

### 7.6.4 Grosse Schwarze Fichtenrindenlaus (*Cinara piceae*, Lachnidae)

Die Vertreter der Familie der Rindenläuse sind ziemlich grosse Läuse (-4 mm) und an Holzpflanzen zu finden. Die Fichtenrindenlaus kann an Fichte an dickeren Zweigen v.a. im Kronenbereich riesige Kolonien bilden.

#### Biologie

Der Generationszyklus von *C. piceae* (und der meisten Rindenläuse) dauert ein Jahr, ist holozyklisch und ohne Wirtswechsel auf die Fichte beschränkt. Die Laus wandert während der Generationenabfolge im ganzen Baum herum (im Sommer auch an der Wurzel?). Ende Juni findet ein Verbreitungsflug zu neuen Wirten statt.

#### Bedeutung

Diese Art saugt sowohl an Jung- als auch an Altfichten. Sie kann bei jungen Pflanzen Triebstauchungen und Wachstumsvermindierungen verursachen. Sie ist infolge ihrer starken Honigtau-Ausscheidung für die Imkerei von wesentlicher Bedeutung. Auch Ameisen, Wespen, Schwebfliegen etc. profitieren vom Honigtau.

### 7.6.5 Fichtenröhrenlaus (*Elatobium abietinum* = *Liosomaphis abietina*, Aphididae)

Von der in der Landwirtschaft sehr wichtigen Familie der Röhrenläuse ist nur *E. abietinum* von forstwirtschaftlicher Bedeutung. Typisch für diese grüne Laus sind die roten Augen sowie die den Röhrenläusen eigenen, langen Siphonen.

## Biologie

Die Fichtenröhrenlaus oder Sitkalaus kommt auf *Picea*-Arten vor, vor allem auf Blau- und Sitkafichte. Sie hat einen einjährigen, monözischer Holozyklus, überwintert im Eistadium und pflanzt sich während der Vegetationsperiode parthenogenetisch fort. Die Ausbildung von Massenvermehrungen hängt v.a. von den Temperaturen im Winter ab, da die Art kälteempfindlich ist.

## Bedeutung

*E. abietinum* befällt v.a. alte, ausgewachsene Nadeln im unteren, beschatteten Teil des Baumes. Diese vergilben und fallen ab. Ersatzknospen können dies jedoch meist kompensieren. Führt jedoch die verminderte Assimilation dazu, dass die Jungtriebe nicht ausreifen, können sie bei Frost absterben.

## 7.6.6 Wollige Buchenzierlaus (*Phyllaphis fagi*, Phyllaphididae)

### Biologie

Der einjährigen Holozyklus findet ausschliesslich auf Buche statt. Die Fundatrix legt ihre Larven auf der Unterseite junger Blätter ab. Die weiteren Generationen entwickeln sich teilweise unauffällig in der Baumkrone, v.a. während der Sommerdepression. Alle Morphen sind von Wachsfäden bedeckt. Im Oktober werden die Wintereier abgelegt.

### Bedeutung

Das Vorkommen dieser Laus ist einfach an den teilweise gerollten Blättern zu erkennen, die auf der Unterseite mit Läusen, Exuvien, Honigtau und Wachswolle übersät sind. Die Saugtätigkeit der Läuse kann Triebenden verdorren lassen. Dies spielt vor allem bei Jungpflanzen eine Rolle. Der Honigtau ist für die Bienen wichtig, er kann in Parks und Alleebäumen aber auch störend wirken.

## 7.7 Schildläuse

Während die Schildlaus-Männchen meist Flügel aufweisen, sind die Weibchen stets ungeflügelt. Ihr Körper ist von einem Schutzschild aus Wachs und lackartigen Harzen, vermischt mit Kot und Exuvien bedeckt. Die meisten Schildläuse produzieren ebenfalls Honigtau. Die Fortpflanzung erfolgt bisexuell oder parthenogenetisch, aber nicht holozyklisch. Bei einigen Arten sind gar keine Männchen bekannt. Die Eier werden in unmittelbarer Nähe oder unter dem Schild des Weibchens abgelegt.

Häufig sind die Schildläuse ausgesprochene Schwächeparasiten. Ihre natürlichen Feinde sind kleine Schlupfwespen und Marienkäfer. Zwei häufige Schildläuse werden im folgenden vorgestellt.



### 7.7.1 Buchenwollschildlaus (*Cryptococcus fagisuga*)

#### Biologie

Die univoltinen Weibchen (Männchen wurden bisher nicht gefunden) pflanzen sich parthenogenetisch fort und legen ihre Eier im Sommer in Wachswolle gehüllt ab. Die schlüpfenden Larven setzen sich an der Rinde fest, überwintern und entwickeln sich im nächsten Jahr zu Adulttieren.

#### Bedeutung

Die an den Stämmen und Ästen von Buchen saugenden Läuse bilden bei starkem Befall einen dichten weissen Belag (Wachswolle) und können am Stamm Wucherungen und zusammen mit sekundärem Pilzbefall Schleimfluss auslösen.

### 7.7.2 Gemeine Napfschildlaus (*Parthenolecanium corni*)

#### Biologie

Die Weibchen vermehren sich bisexuell oder parthenogenetisch und legen anfangs Sommer unter ihrem Schild eine grosse Zahl Eier ab. Die schlüpfenden, mobilen Junglarven saugen an den Blättern und überwintern an Ästen, Zweigen und Stämmen. Im Frühling vollenden sie in Kolonien ihre Entwicklung.

#### Bedeutung

Die Napfschildlaus lebt an den verschiedensten Sträuchern und Laubholzarten. Eine starke Vermehrung findet vorwiegend an gestressten Pflanzen statt. Neben Wachstumseinbussen (auch wegen Russtaupilzen) können bei starkem Befall Jungpflanzen oder einzelne Triebe absterben (v.a. Esche).

#### Literatur

- Blackman, R. L., 1994: The simplification of aphid terminology. Eur. J. Entomol. 91: 139-141.  
Dixon, A. F. G. & Kundu, R., 1994: Ecology of host alternation in aphids. Eur. J. Entomol. 91: 63-70.  
Kloft, W. J., Maurizio, A. & Kaeser, W., 1985: Waldtracht und Waldhonig in der Imkerei. Ehrenwirth, München.  
Price, P. W., 1984: Insect Ecology. John Wiley & Sons, New York.  
Schwenke, W., 1972: Die Forstschädlinge Europas, 1. Band: Würmer, Schnecken, Spinnentiere, Tausendfüssler, und hemimetabole Insekten. Paul Parey, Hamburg.

## 8 PFLANZEN- UND GALLWESPEN

Zu den Pflanzenwespen gehören die Blattwespen (i.w.S.) und die Holzwespen. Sie bilden eine Unterordnung (Symphyta) der Hymenopteren (Hautflügler) und weisen im Gegensatz zu den Stachelwespen keine "Wespentaille" auf. Die Gallwespen mit eingeschnürter Wespentaille hingegen sind mit den Schlupfwespen verwandt.

### 8.1 Blattwespen

#### 8.1.1 Allgemeines

Die Blattwespen teilen sich auf verschiedene Familien auf. Der Legestachel ist umgestaltet zu einer "Säge" (Sägewespen), mit deren Hilfe die Eier im Pflanzensubstrat abgelegt werden. Die Larven der Blattwespen fressen Nadeln oder Blätter, man nennt sie Aferraupen. Sie sind in ihrem Äusseren den Schmetterlingsraupen sehr ähnlich. Die Unterschiede sind folgende (Abb. 18):

##### *Blattwespen*

- nur erstes Abdominalsegment ohne Bauchfüsse
- 6-8 Bauchfusspaare
- 1 Paar Ocellen

##### *Schmetterlinge*

- mindestens die ersten zwei Abdominalsegmente ohne Bauchfüsse
- höchstens 5 Bauchfusspaare
- 6 Paar Ocellen

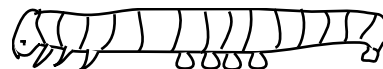
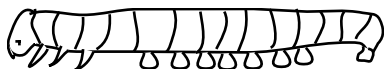


Abb. 18: Unterschied zwischen Blattwespen- (links) und Schmetterlingsraupen (rechts).

Häufig nehmen die Blattwespenraupen bei einer Störung eine sog. Schreckstellung ein, indem sie den Hinterleib (und Vorderteil) aufrichten (zur Abschreckung von Feinden?). Die Verpuppung erfolgt in einem Kokon, häufig kommt ein Überliegen der Puppen vor, d.h. sie schalten eine ein- bis mehrjährige Diapause ein. Die Entwicklung zur Puppe erfolgt über Eo- und Pronymphenstadium, letzteres ist an den durchscheinenden Puppenaugen zu erkennen.

Unter den Blattwespen finden sich v.a. an Nadelhölzern einige "forstliche Grossschädlinge" aus den Familien der Diprionidae (Buschhornblattwespen), Tenthredinidae (Echte Blattwespen) und Pamphiliidae (Gespinstblattwespen). Einige Arten aus diesen Familien werden hier vorgestellt.

### 8.1.2 Rote Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer*, Diprionidae)

7-10 mm grosse Wespen, Weibchen rotbraun gefärbt, Männchen schwarz, Larven grau-grün mit schwarzem Kopf. Die Männchen aller Diprioniden (Buschhornblattwespen) haben buschige Fühler.

#### Biologie

Wirtsbäume der nadelfressenden Raupen sind Föhren und Arve. Der Flug der Adulttiere findet im September statt. Danach legen die Weibchen 50-80 Eier in Schlitze an diesjährigen Nadeln ab (fakultative Parthenogenese). *N. sertifer* ist die einzige Art, die im Eistadium überwintert. Im April/Mai schlüpfen die Raupen und beginnen an den Nadeln in einer obligatorischen Kolonie zu fressen (gregäres Verhalten). Sie fressen zuerst an den einjährigen Nadeln und wandern dann stammwärts zu den älteren Nadeljahrgängen. Die neu gebildeten des laufenden Jahres werden verschont. Bei einer Störung richtet sich die ganze Kolonie synchron auf und schnippt mit dem Vorderteil. Zur Verpuppung spinnen sie sich in einem Kokon in den Nadeln oder in der oberen Bodenschicht ein.

Die Rote Kiefernbuschhornblattwespe ist eine Kurztagsart, d.h. die Entwicklung der Larven bei Kurztag löst im Kokon eine sofortige Weiterentwicklung der Eonymphe zur Puppe mit anschliessendem Schlüpfen aus, während Langtag eine Kokon-Diapause bewirkt. Bei uns durchlaufen die Tiere meist eine mehrmonatige Diapause. *N. sertifer* ist streng univoltin, bzw. sogar mit zweijähriger Generation.

#### Antagonisten

Das Antagonistenspektrum ist etwa dasselbe wie dasjenige von Schmetterlingsraupen: Schlupfwespen, Raupenfliegen, Waldameisen, Vögel und Mäuse. Der Zusammenbruch von Gradationen erfolgt v.a. durch Virose oder auch durch Spätfröste.

#### Bedeutung

Typisch für Neodiprion-Befall sind Zweige mit abgefressenen Vorjahres-Nadeljahrgängen und intakten Nadelbüscheln an den Enden. Massenvermehrungen kommen auf trockenen Standorten vor, auf Legföhren in Hochmooren oder an der Baumgrenze. Häufig sind sie in jüngeren Kulturen, meist auf suboptimalen Standorten und dauern 1-4 Jahre. Bei Einzelbäumen können die Raupen abgesammelt oder mit den Wasserschlauch abgespritzt (Gärten) werden.

### 8.1.3 Fichtengespinstblattwespe (*Cephalcia abietis*, Pamphiliidae)

11-14 mm grosse Wespen mit grossem Kopf, Brust und Kopf schwarz, Abdomen rotbraun. Raupe grau-grün mit schwarzem Kopf.

## Biologie

Die Männchen schwärmen im April-Juli, die Weibchen bewegen sich v.a. kriechend fort. Die Eier werden an Nadeln älterer Fichten in der oberen Kronenregion abgelegt. Die Afterraupen leben gesellig, fressen ins Gespinst gezogene Nadeln und bilden in Astgabeln oft grosse, dichte Kotsäcke. Im August lassen sie sich zu Boden fallen und überliegen in selbst gefertigten Erdhöhlen 2-3 Jahre, bis sie sich verpuppen und die Adulttiere schlüpfen. Die im nächsten Jahr schlüpfenden Nymphen erkennt man daran, dass sie das sog. Puppenauge ausgebildet haben (Pronymphe).

Wichtige Antagonisten sind vor allem Eiparasiten (*Trichogramma*), daneben Schlupfwespen und Raupenfliegen. Oft werden die Endoparasiten im Wirtskörper abgekapselt und so unschädlich gemacht. Daneben sind Ameisen, Wildschweine und Virosen wichtig.

## Bedeutung

In Europa sind viele Massenvermehrungen dieser Wespe dokumentiert, in der Schweiz tritt sie nur sporadisch auf. Ein Befall wirkt sich normalerweise auf den Holzzuwachs aus.

### 8.1.4 Kleine Fichtenblattwespe (*Pristiphora abietina*, Tenthredinidae)

5-6 mm grosse Wespen, Weibchen schwarz, Männchen mehr gelblich, Kopf und Rumpf der Larven grün. Tenthredinidae = Echte Blattwespen.

## Biologie

Die Adulttiere schwärmen im Mai. Die Eiablage erfolgt in die Nadeln der sich entfaltenden Fichtenknospen. Die jungen Larven fressen von der Nadelmitte zur Basis, die älteren fressen die Nadeln von der Spitze her. Die Afterraupen leben solitär, zur Schreckstellung richten sie sich S-förmig auf. Die Überwinterung geschieht als Pronymphe im Boden, im Frühjahr verpuppen sich die Tiere. Der Zyklus ist univoltin.

Antagonisten sind v.a. im Puppenstadium wichtig: Schlupfwespen, Käfer und Kleinsäuger.

## Bedeutung

Die befallenen Maitriebe sehen wie versengt aus, da die angefressenen Nadelreste vertrocknen und sich kräuseln. Im Schweizer Mittelland oder in den trocken-warmen Alpentälern (Rheintal) gibt es gelegentliche Schäden durch diese Wespe, meist in jungen Fichtenreinkulturen. Starker Befall führt zu Missbildungen der Krone sowie Qualitäts- und Zuwachsverlusten. Deformationen können aber auch wieder ausheilen.

## 8.2 Holzwespen

Die Holzwespen (*Siricidae*) sind auffällige, bis 4 cm grosse Tiere, deren Weibchen einen langen, nach hinten ragenden Legebohrer haben, mit dem sie die Eier ins Holz ablegen. Die heimischen Holzwespen besiedeln fast ausschliesslich Nadelholz. Die weisslichen Larven haben eine Enddorn, sie leben mehrere Jahre im Holz, bevor sie sich dort verpuppen. Um die spärlichen Nährstoffe im Holz besser erschliessen zu können, leben sie in Symbiose mit Pilzen (vgl. Kap. 2.4.4). Die Adulttiere bohren sich durch die Rinde aus und hinterlassen ein kreisrundes Loch.

### 8.2.1 Riesenholzwespe (*Urocerus gigas*)

Weibchen auffallend schwarz-gelb, bis 4.5 cm gross, mit langem Legestachel. Männchen kleiner mit rötlichem Hinterleib. Larven blass-gelblich, augenlos.

#### Biologie

Die Wespen fliegen von Juni bis in den Herbst. Die Eiablage erfolgt in berindetes oder unberindetes, stärkeres Nadelholz (v.a. *Picea* und *Abies*). Das Weibchen dringt mit dem Legebohrer bis 1 cm tief in das Holz ein und legt pro Einstichkanal 4-5 Eier ab, insgesamt ca. 350 Eier. Die Larven fressen quer zum Einstichkanal und bohren sich während der ersten 1-2 Jahre rund 8 cm Richtung Mark und streben danach wieder der Stammoberfläche zu. Nach der Verpuppung im dritten Jahr schlüpft die Wespe und nagt sich als Adulttier die restlichen 1-5 cm ins Freie. Sie hinterlässt das typische kreisrunde Ausflugloch, das jedoch unterschiedliche Dimensionen haben kann (4-7 mm, je nach Geschlecht und Ernährungszustand). Je nach Bedingungen dauert die Entwicklungsdauer 2-5 Jahre oder noch länger.

#### Antagonisten

Der wichtigste Antagonist ist die Riesenschlupfwespe (*Rhyssa persuasoria*), unsere grösste Schlupfwespe. Sie lähmt mit ihrem langen Stachel die Holzwespenlarven und legt ein Ei darauf ab. Die schlüpfenden Larven verzehren die Wirtslarve. Da die Generationsdauer der Riesenschlupfwespe nur ein Jahr beträgt, kann 1 *Urocerus*-Generation 3 *Rhyssa*-Generationen als Wirt dienen.

#### Bedeutung

Da Holzwespen nur geschwächte Bäume, bzw. frischtotes Holz besiedeln, sind sie sog. technische Schädlinge, deren Bohrgänge die Verwertung eines Baumstammes stark einschränken können. In den letzten Jahren sind sie aber bei uns im Mittelland selten geworden. Beim Holzabbau im Wald spielen sie eine wichtige Vorreiterrolle für die Besiedlung durch weitere holzabbauende Organismen.

## 8.3 Gallwespen

Die Wechselwirkungen zwischen Gallwespen (Cynipidae) und ihren Wirtspflanzen sind ein faszinierendes Beispiel von Koevolution, der Entwicklung von Abwehr und Anpassung (STONE *et al.*, 2002). Die Gallen wurden von den Pflanzen wahrscheinlich als Abwehrmechanismen entwickelt, um Pflanzenparasiten einzugrenzen und damit die Zerstörung der Assimilationsfläche möglichst klein zu halten. Ausserdem können die in den Gallen eingeschlossenen Insekten den Räubern und Parasitoiden so weniger gut entkommen. Andererseits profitieren die Gallbewohner vom nahrhaften Gallengewebe, vom günstigen Mikroklima und einem gewissen Schutz vor Feinden. Nicht alle Gallwespen erzeugen selbst Pflanzengallen, einige besiedeln Fremdgallen.

Neben den Gallwespen gibt es auch andere gallinduzierende Organismen, z.B. Wickler (Tortricidae), Blattwespen (Tenthredinidae), Pflanzenläuse, Gallmücken (Cecidomyiidae), Gallmilben (Eriophyidae).

### 8.3.1 Biologie und Ökologie

#### Entwicklung

Bei den meisten Arten wechseln sich in zwei verschiedenen Generationen parthenogenetische und bisexuelle Fortpflanzung ab. Die Tiere und Gallen dieser Generationen können sehr unterschiedliche aussehen. Die Eier werden mit dem Legebohrer in oder auf die Pflanze abgelegt. Die madenartigen Larven fressen im Innern der Galle (s.u.); sie häuten sich nicht und geben auch keinen Kot ab. Dies passiert erst, wenn nach der Verpuppung die adulte Wespe sich durch die Gallenwand ins Freie genagt hat.

#### Wirtspflanzen

Die Eiche ist bei weitem die häufigste Wirtspflanze der Gallwespen. Daneben erzeugt diese Familie auch Gallen auf Ahorn, Rose und verschiedenen Sträuchern. Meist sind die Arten auf eine Wirtsart fixiert. Die verschiedenen Wespengenerationen können aber an unterschiedlichen Organen vorkommen, z.B. an Wurzeln und Blättern. Alle Organe können Gallen bilden, so zum Beispiel Wurzeln, Rinde, Triebe, Knospen, Blätter, Blattstiele, Blüten und Früchte.

#### Antagonisten

Das dicke Parenchymgewebe der Gallen, Verholzungen, allfällige Anhängsel, Stacheln, Klebstoffe oder ein hoher Gerbstoffgehalt bieten gegen viele Antagonisten einen gewissen Schutz. Allerdings gibt es spezialisierte Parasitoiden, die mit einem genügend langen Legestachel die Gallenwand zu durchdringen vermögen und die Larven mit Eiern belegen können. Vor allem Erzwespen leben ektoparasitisch an den Gallwespenlarven. Aus Eichengallen wurden über 100 verschiedene Parasitoidenarten gezüchtet (CSÓKA, 1997).

Daneben gibt es sogenannte Brutparasiten, die ihre Eier in bestehende Gallen legen und so die Erzeugerlarven konkurrenzieren. Inquilinen (Mitbenutzer fremder Gallen) beeinträchtigen die Entwicklung des Gallenerzeugers nicht. Auch räuberische Tiere (z.B. Vögel, Spinnen) oder grosse, blattfressende Raupen zählen zu den Antagonisten der Gallwespen.

### 8.3.2 Gallen

Was ist überhaupt eine Galle? Dies ist ein abnormales Wachstum von Pflanzenteilen als Folge der Aktivität eines anderen Organismus. Der Erzeuger ist nur Auslöser der Gallbildung, er produziert die Gallen nicht selber. Da die Gallen eine spezifische Form und Farbe haben, lässt sich daraus auf die erzeugende Wespenart schliessen. Allerdings sind die Gallen häufig auch von anderen Arten besiedelt, sodass sich einerseits das Aussehen der Galle verändert und andererseits nicht immer klar ist, wer die Galle erzeugt hat.

Gallen sind sehr unterschiedlich aufgebaut. Es gibt einkammerige, mit einer Larve besetzte Gallen, sowie mehrkammerige mit mehreren Larven. Innen bestehen sie aus einer sich laufend regenerierenden, energiereichen Nährschicht. Die äusseren Gewebe geben der Galle ihre Festigkeit und unterschiedliche Struktur. Die Gallen sind erzeuger-/bewohnerspezifisch. Je nach befallenem Organ spricht man von Blattgallen, Wurzelgallen etc.

#### Induktion

Gallwespen legen ihre Eier direkt in das Pflanzengewebe. Meist wird die Gallentwicklung von der frisch geschlüpften Larve induziert, indem sie während ihrer Frasstätigkeit phytohormonähnliche (auxinhaltige) Wirkstoffe abgesondert, die die Gallenanlage veranlassen. Diese Stoffe lösen im befallenen Pflanzenorgan eine Dedifferenzierung der Zellen aus und bewirken gezielte Manipulationen der natürlichen Entwicklungsvorgänge. Gallenbildungen sind somit nur in wachstumsfähigen Pflanzenteilen möglich. Sterben die eingeschlossenen Larven ab, hört meist auch das Gallenwachstum auf.

### 8.3.3 Bedeutung

Früher wurden Gallen für die Herstellung von Färbemitteln und als Arznei verwendet. Eine forstliche Bedeutung haben sie kaum, da sie v.a. unterdrückte Bäume befallen und für das Wachstum harmlos sind. Allenfalls können Knospen- und Rindengallen Krüppelwuchs zur Folge haben.

### 8.3.4 Beispiele

#### **Pediaspis aceris**

Eine der häufigsten Gallen wird auf Ahorn durch die Ahorn gallwespe (*Pediaspis aceris*) verursacht. Diese Art besitzt abwechselnd eine Blatt- und eine Wurzelgeneration. Die Gallen der oberirdischen, bisexualen Generation sind gelblich-rot, kugelig und entstehen auf Blättern oder Zweigrinde. Die Gallen der zweijährigen, parthenogenetischen Generation an der Wurzel bilden grosse Aggregate und verholzen mit der Zeit. Der ganze Zyklus dauert 3 Jahre.

#### **Biorrhiza pallida**

Über 90 % der Cynipidengallen werden auf Eiche erzeugt. Eine der auffälligsten ist die Knospengalle der Eichenschwammgallwespe (*Biorrhiza pallida*). Im Gegensatz zur einkammerigen

Galle der Ahorngallwespe sind die Gallen, die ihres Aussehens wegen auch Eichäpfel genannt werden, mehrkammerig. Ausgehend von einer Endknospe entwickelt sie sich anfänglich zu einer fleischigen, später zu einer schwammigen Galle. Im Sommer des ersten Jahres schlüpft diese bisexuelle Generation und induziert Wurzelgallen mit der parthenogenetischen Wurzelgeneration. Diese schlüpft noch im selben Herbst oder im nächsten Jahr. Der ganze Zyklus dauert somit ein bis zwei Jahre (STONE *et al.*, 2002). Der "Eichapfel" kann auch von bis 75 anderen Arten mitbewohnt sein.

### Literatur

- Csóka, G., 1997: Plant galls. For. Res. Inst., Budapest.
- Stone, G.N., Schonrogge, K., Atkinson, R.J., Bellido, D. & Pujade-Villar, J., 2002: The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annu. Rev. Entomol.* 47: 633-668.
- Schwenke, W., 1982: Die Forstschädlinge Europas, Band 4: Hautflügler und Zweiflügler. Paul Parey, Hamburg.
- Shorthouse, J.D. & Rohfritsch, O., 1992: Biology of insect-induced galls. Oxford University Press, New York.



## 9 AMEISEN

In der Schweiz gibt es rund 130 verschiedene Ameisenarten. Sie sind gekennzeichnet durch ihr hochentwickeltes soziales Verhalten und die Differenzierung der Weibchen in verschiedene Kasten mit einer klar definierten Aufgabenteilung. Die folgenden Ausführungen betreffen vor allem die Waldameisen; dies ist ein Sammelbegriff für verschiedene *Formica*-Arten (*Formica rufa*-Gruppe).

### 9.1 Ameisenstaat

#### 9.1.1 Kasten

Neben den geflügelten Männchen, die ausschliesslich der Begattung der Königin dienen und danach absterben, gibt es verschiedene weibliche (z.T. auch männliche) Kasten (Kaste = Individuen gleichen Geschlechts mit unterschiedlichem Aussehen und verschiedenen Funktionen). Die Königin widmet sich vor allem der Eiablage. Sie ist als junges Geschlechtstier geflügelt und grösser als die Arbeiterinnen. Mit Signalstoffen hält sie das Volk zusammen und reguliert die Tätigkeiten. Die ungeflügelten Arbeiterinnen übernehmen verschiedene Tätigkeiten inner- und ausserhalb des Nestes (Pflege der Brut und der Königin, Eintragen von Nist- und Beutematerial, Blattlausbesuch etc.). Die Aufgaben der einzelnen Arbeiterinnen ändert während ihrer einzelnen Lebensphasen. Das Geschlecht wird vorwiegend (nicht ausschliesslich!) genetisch bestimmt. Die Kaste der weiblichen Tiere (Geschlechtstiere und Arbeiterinnen) wird durch die verfütterte Nahrung festgelegt (s. Kap. 9.3, 9.4).

#### 9.1.2 Staatenbildung

Die Staatengründung kann unterschiedlich verlaufen. Meist bedarf die begattete Königin der Kolonie einer Wirtsameisenart (z.B. *Serviformica* sp.). Sie dringt in deren Nest ein, tötet ihre Königin und lässt ihre eigenen Eier von den Hilfsameisen aufziehen. Allmählich sterben die Hilfsameisen aus und es entsteht ein reines Volk von Waldameisen. Oder die Jungkönigin wandert mit einem Teil der Arbeiterinnen aus und gründet ein Zweignest. Die Staatengründung kann sogar innerhalb derselben Art unterschiedlich sein. Bei den einen Waldameisenarten besitzen die Staaten nur eine Königin, andere haben mehrere. Die Königin baut einen Staat mit etwa 500'000 Arbeiterinnen auf. Monogyne Völker sind stark auf ihre Königin fixiert und dulden weder junge Königinnen noch Ameisen aus anderen Staaten, auch wenn sie gleicher Art sind.

## **9.2 Entwicklung**

Die Fortpflanzung von staatenbildenden Insekten bezweckt das Entstehen gesamer neuer Staaten. Im Hochsommer an schwülen Tagen schwärmen die geflügelten Männchen und Weibchen zur Begattung aus. Anschliessend werfen die Weibchen die Flügel ab und suchen einen Ort zur Koloniegründung, während die Männchen absterben. Jedes Weibchen (Königin) wird während ihres Lebens nur einmal begattet. Die Spermien bleiben ihr ganzes Leben lang befruchtungsfähig. Vor allem bei Abwesenheit der Königin produzieren auch die Arbeiterinnen Eier, allerdings entstehen daraus nur Männchen. Die Eier und die vier Larvenstadien werden von den Arbeiterinnen im geschützten Nest gepflegt und die Larven gefüttert. Damit ist die Mortalität während der Larvenentwicklung viel geringer als bei solitären Insekten. Dafür sind die Chancen für ein junges Weibchen, nach dem Ausfliegen einen neuen Staat zu gründen, sehr gering. Die Puppen werden zum Ausreifen in die Nestkuppel geschafft. Die Gesamtentwicklung dauert ca. 5 Wochen, eine Ameise wird rund 6 Jahre alt (GÖSSWALD, 1989).

## **9.3 Nester**

Ameisenkolonien haben oft mehrere Nester, die abwechselnd von Teilen der Kolonie besiedelt werden und unter denen ein reger Austausch besteht. Es gibt auch häufig Saison-Nestwechsel. Die Verbindungswege bilden Ameisenstrassen, auf denen Nahrung, Brut, Königinnen und Arbeiterinnen transportiert werden.

### **9.3.1 Aufbau**

Der oberirdische, sichtbare Teil (Kuppel) des Waldameisennests kann über 1 m hoch werden. Die Kuppel geht in das unterirdische Erdnest über, das etwa gleich gross wie der oberirdische Teil ist. In der Regel wird das Nest über einem alten Baumstrunk errichtet. Das Nestmaterial setzt sich aus Koniferennadeln, Knospenschuppen, Astteilchen, Laub oder Harzteilchen (Klebstoff für Stabilität) zusammen. Die Kuppel wird ständig umgeschichtet, wobei Material von aussen ins Innere transportiert wird und umgekehrt. Bevorzugt werden gut besonnte Plätze an Waldrändern (auch Wege, Lichtungen). Nicht geeignet sind gleichförmige, dichte Buchenwälder.

### **9.3.2 Wärmehaushalt**

Ameisen sind darauf angewiesen, dass ihr Nest durch die Sonne aufgewärmt wird. Je grösser die Kuppel ihres Nestes ist, desto mehr Sonnenstrahlen treffen auf die Nestoberfläche auf. Um einer Überhitzung entgegenzuwirken, werden Ventilationsschächte gebaut, die von der Nestkuppel ins Innere führen und geöffnet oder geschlossen werden können. Das Nestklima ist von oben bis in die Tiefe fein geregelt und im wesentlichen auf die Förderung des Nachwuchses ausgerichtet. Im Frühling kann nach Aktivierung des Volkes die Temperatur im Innern bereits 27°C

erreichen, während draussen wieder Schnee aufliegt. Ist der Wärmehaushalt aufgebaut, beträgt die Temperatur im Nestinnern rund 25-30°C und ist 10°C höher als die Bodentemperatur.

Für die Regulation der Nesttemperatur sind mehrere Faktoren massgebend. Die wichtigste Wärmequelle ist die Sonneneinstrahlung, einerseits auf die Nestkuppel direkt und andererseits über die Ameisen: Die Tiere sonnen sich gedrängt auf der Nestoberfläche, werden von "kalten" Exemplaren abgelöst und wandern ins Innere, wo sie die Wärme an das Nest abgeben. Daneben erhöht auch die Stoffwechselwärme der Tiere die Nesttemperatur.

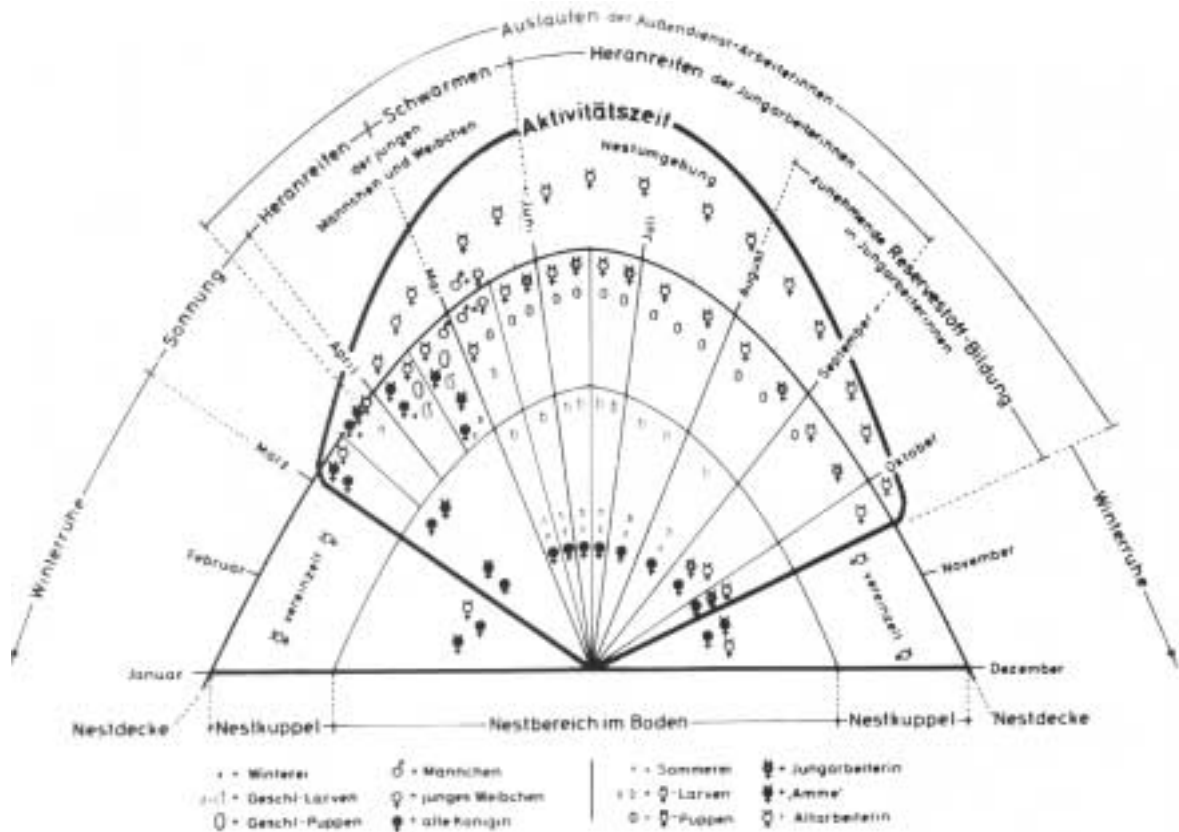


Abb. 19: Schematische Darstellung der jahreszeitlichen Verteilung von *Formica polyctena* (aus Gösswald, 1989).

### 9.3.3 Jahreszeitlicher Ablauf

Im Jahresablauf ändert sich entsprechend den Entwicklungsphasen des Waldameisenvolkes dessen Verteilung im Nest (Abb. 19): Im Frühling kommen die Arbeiterinnen nach und nach an die besonnte Kuppel-Oberfläche, später auch die Königinnen. Die aufgewärmten Tiere begeben sich wieder in die Nestkuppel und bauen hier den Wärmehaushalt auf. Die Königinnen beginnen an der Nestoberfläche Eier abzulegen, die sich zu Geschlechtstieren (spätere Königinnen) entwickeln sollen. Im Spätfrühling ziehen sie sich wieder ins Innere des Nests zurück. Es ist nötig, dass die Königinnen weit von der Geschlechtstierbrut entfernt sind, da sonst eine Konkurrenzsituation entstünde: Die Königinnen würden bei der Fütterung durch die Arbeiterinnen gegenüber der Brut bevorzugt und dies hätte zur Folge, dass sich aus den Larven keine Vollweibchen, sondern nur Arbeiterinnen entwickeln könnten (GÖSSWALD, 1989). Bis im Herbst verbleiben die Königinnen tief

im Innern des Nestes. Dort legen sie Eier, die sich zu Arbeiterinnen entwickeln. Die jüngsten Larvenstadien befinden sich im Innern des Nestes, nach aussen nimmt das Alter der Larven zu.

Die Waldameisen überwintern ohne Brut und geflügelte Geschlechtstiere. Sie ruhen in Kältestarre dicht zusammengedrängt in tiefen Nestkammern.

## **9.4 Ernährung**

Ameisen fressen sowohl tierische als auch pflanzliche Nahrung. Für Waldameisen ist die pflanzliche Nahrung in Form von Früchten oder Pflanzenausscheidungen von geringer Bedeutung. Sie ernähren sich im wesentlichen von Beutetieren (Proteine) und dem Honigtau (Kohlehydrate) der von ihnen besuchten Pflanzenläuse. Die Nahrungszusammensetzung der Ameisen ändert sich je nach Nahrungsangebot. Die Aussendienst-Ameisen bringen die gesammelte Nahrung den Innendienst-Ameisen, die sie an weitere Ameisen und die Brut weitergeben. Flüssige und weiche Gewebeteile werden im Kropf aufgenommen ("sozialer Magen") und so dem Volk weitergegeben. Königinnen und Larven der Geschlechtstiere bekommen zusätzlich einen hochwertigen, in Drüsen produzierten Nahrungssaft ("Ameisenmilch").

Auch die Beutejagd wird koordiniert und der Abtransport von grossen Beutetieren wird gemeinsam durchgeführt. Informationen über besonders ergiebige Jagdgründe werden weitergegeben. Bei Massenvermehrungen von anderen Insekten wird der Speiseplan diesen Verhältnissen angepasst. Ameisen legen keine Wintervorräte sondern körpereigene Reserven an.

## **9.5 Wechselbeziehungen**

### **9.5.1 Pflanzenläuse**

Eine wichtige Nahrungsquelle für die Waldameisen ist der Honigtau, den die Pflanzenläuse ausscheiden. Ein starkes Ameisenvolk trägt im Jahr rund 500 kg davon ein. Als Gegenleistung beim Mutualismus Läuse-Ameisen halten die Ameisen die Feinde der Blattläuse fern (s. Kap. 7.4).

### **9.5.2 Myrmekophilie**

Als Myrmekophilie bezeichnet man die Vergesellschaftung von Arthropoden mit Ameisen. Viele dieser "Ameisengäste" schwächen den Staat so stark, dass sie als Feinde bezeichnet werden müssen. Es gibt z.B. myrmekophile Käferarten wie den Ameisen-Blattkäfer *Clytra quadripunctata* oder den Rosenkäfer *Potosia cuprea*. Die Larven der Myrmekophilen leben in Ameisennestern, lassen sich teilweise füttern oder verzehren Ameisenbrut. Bekannt ist auch die Bindung verschiedener Bläulingsraupen an bestimmte Ameisenarten. Dies geht bis zur völligen Abhängigkeit der Raupe von einer spezifischen Ameisenart, von der sie ins Nest eingetragen wird. Dort kann sie von der Brut fressen, ohne selbst angegriffen zu werden (SEIFERT, 1996).

### 9.5.3 Feinde

Neben den oben erwähnten gelegentlichen Räubern sind die gefährlichsten Feinde der Ameisen die Ameisen selber. Die Konkurrenz zwischen den Ameisenarten ist gross (z.B. Staatengründung), und das Verteidigen oder Ausweiten des Territoriums gehört zum Alltag. Am härtesten sind die Kämpfe zwischen Kolonien der gleichen Art, da beide auf die gleichen Ressourcen Anspruch erheben. Antagonisten sind teilweise spezialisierte Spinnen, Ameisenlöwen (Fangtrichter), parasitische Wespen, Vögel (Spechte) und Wildschweine. Zur Alarmierung und Verteidigung können die Waldameisen aus dem Hinterleib ein Gift spritzen (v.a. Ameisensäure).

## 9.6 Bedeutung

### Bodenverbesserung

Ameisen tragen vor allem durch ihren Nestbau zur physikalischen, chemischen und biologischen Verbesserung des Bodens bei. Die Koniferennadeln werden durch die Ameisen verletzt und gebrochen und dadurch schneller abgebaut. Die Erde wird gelockert und durchlüftet und die Bodenschichten durchmischt. In der Nähe eines Ameisennestes gibt es mehr Regenwürmer und das Pflanzenwachstum ist sichtbar besser.

### Samenverbreitung

Gewisse Pflanzen (z.B. *Viola*, *Ajuga*, *Silene*, *Lamium*, *Carex* etc.) sind für die Verbreitung der Samen auf bestimmte Ameisenarten angewiesen (Myrmekochorie). Sie bilden dazu für die Ameisen attraktive Samen-Anhangsorgane (Elaiosomen) aus. Besondere Bedeutung hat diese Verbreitungsart im Gebirge. Vegetationslücken können durch Samen, die von Ameisen verfrachtet werden, wieder begrünt werden.

### Regulation von Schädlingen

Viele potentielle Forstschädlinge werden als Beute eingetragen. Speziell Blattwespen werden dadurch stark dezimiert. Im Gegensatz zu parasitischen, spezialisierten Insekten können Ameisen sofort auf Massenvermehrungen reagieren, da ihre Populationsgrösse nicht von diesen Organismen abhängig ist.

### Schädigungen

Negative Einflüsse gehen von Waldameisen kaum aus. Bei Ameisenschäden an Trieben handelt es sich meistens um Befall durch die Rossameise (*Camponotus* spp.). Durch den Besuch infizierter Läuse können allenfalls Baumpilzkrankheiten übertragen werden. Rossameisen (bes. *Camponotus herculeaneus*) können in Stämmen lebender Bäume ihre Nester anlegen.

## **9.7 Schutz**

Die Waldameisen (*Formica rufa*-Gruppe) sind in der Schweiz gesetzlich geschützt. Zur Erhaltung zahlreicher und starker Kolonien können einzelne Nester geschützt werden oder davon Ableger angelegt werden (GÖSSWALD, 1990). Waldbewirtschaftung und Ameisenhege sind gut miteinander in Einklang zu bringen. Im Boden belassene Wurzelstöcke können den Ameisen als Kerne neuer Nester dienen.

### **Literatur**

- Gösswald, 1989: Die Waldameise - Band 1: Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Aula Verlag, Wiesbaden, 660 S.
- Gösswald, 1990: Die Waldameise - Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Aula Verlag, Wiesbaden, 510 S.
- Seifert, 1996: Ameisen beobachten, bestimmen. Naturbuch/Weltbild Verlag, Augsburg, 351 S.

Anhang:

## 10 ÜBUNG: ÄUSSERE MORPHOLOGIE

### 10.1 Einführung

Anhand der Afrikanischen Wüstenheuschrecke (*Schistocerca gregaria*) werden die wesentlichen Merkmale des allgemeinen Bauplans (Morphologie) von Insekten dargestellt.

Zur Wüstenheuschrecke:

Die Heuschrecken (Orthoptera) gehören zur Gruppe der hemimetabolen Insekten und sind deshalb geeignet für die Darstellung des generellen Aufbaus von Insekten, da sie noch viele ursprüngliche Merkmale aufweisen, die im Verlaufe der Evolution zurückgebildet wurden (Abb. 20). *S. gregaria* kommt natürlicherweise in Afrika vor, andere Wanderheuschrecken auch in Asien und Südeuropa. Als solitäre Individuen völlig harmlos, können sie in der gregären Phase durch ihre Frasstätigkeit verheerend wirken. Wird eine bestimmte Dichte überschritten, wird die gregäre Phase ausgelöst. Die Schwärme umfassen bis zu 2 Milliarden Tiere(!).

Heuschrecken-Kalamitäten sind schon lange bekannt (biblische Plage). Auch in der Schweiz gibt es gelegentlich Massenvermehrungen von Heuschrecken: Anfangs der 90er Jahre erfolgte am südlichen Luganersee in Laubwäldern ein Kahlfrass durch die Tessiner Gebirgsschrecke *Miramella formosanta*.

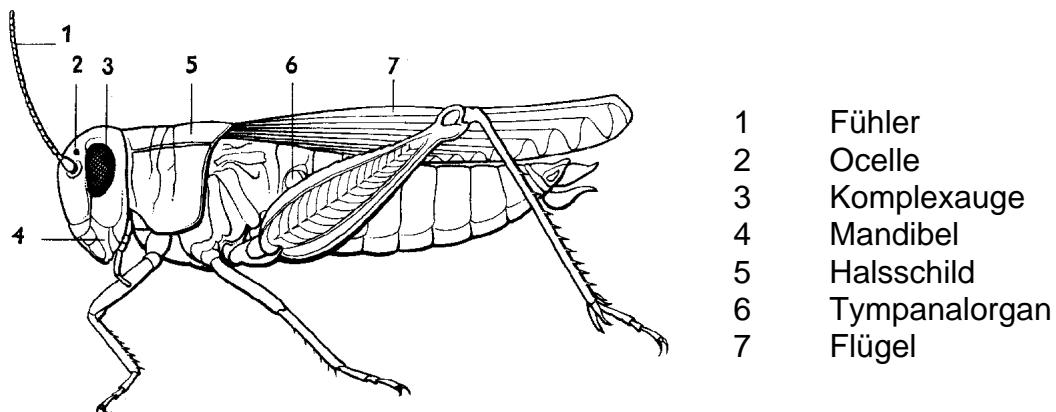


Abb. 20: Generelle Körpergliederung von Insekten (aus ZAHRADNIK, 1976).

### 10.2 Kopf

Der Kopf besteht aus ursprünglich 6 Segmenten, erscheint aber als einheitliche Kapsel. Als wichtigste Strukturen am Heuschreckenkopf fallen auf:

- 1 Paar Fühler (Antennen). Diese sind beweglich angelenkt; die ersten zwei Glieder werden durch Muskeln bewegt, die Geissel durch Blutdruckänderungen. Die Fühler sind Träger vieler Sinnesorgane (Tast- und Chemorezeptoren). Die Antennen sind aus Extremitäten entstanden.
- 1 Paar Augen. Es handelt sich um Komplex- oder Facettenaugen, die aus vielen Einzelaugen (Ommatidien) bestehen, die einzeln auf Reize reagieren. Diese Reize werden anschliessend zu einem Bild zusammengesetzt (Rasterbild). Man unterscheidet zwei Grundtypen (Abb. 21). Das Appositionsauge ist auf Kosten der Lichtempfindlichkeit auf Schärfe ausgerichtet, das Superpositionsauge nützt auf Kosten der Schärfe die Helligkeit besser aus.

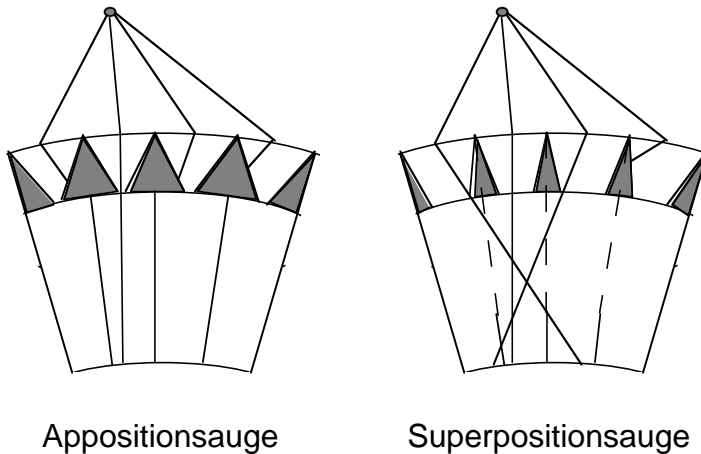


Abb. 21: Grundtypen von Insektenaugen (verändert nach SEIFERT, 1995).

- 3 Ocellen. Diese dienen der Helligkeitswahrnehmung.
- Mundwerkzeuge: Heuschrecken besitzen den ursprünglichen, beissenden Mundwerkzeugtyp. Die Mundteile bestehen aus Oberlippe (Labrum), Oberkiefer (Mandibeln), Unterkiefer (Maxillen) und Unterlippe (Labium).

Mandibeln, Maxillen und Labium sind zu Mundgliedmassen umgebildete ehemalige Extremitätenpaare, während das (Clypeo-) Labrum aus einer unpaaren Kopfkapsel-Ausstülpung entstand.

Der Kopf dient also der Nahrungsaufnahme und der visuellen, taktilen und chemischen Wahrnehmung. Zudem enthält er die Hauptassoziationszentren des Zentralnervensystems.

Den Übergang zur Brust bildet der Hals. Er ist weich und wird durch das Pronotum geschützt.

## 10.3 Brust und Anhänge

### **Aufbau**

Die Brust (Thorax) besteht aus 3 Segmenten mit 3 Gliedmassenpaaren und 2 Flügelpaaren. Die Segmente bezeichnet man von vorne nach hinten als Pro-, Meso- und Metathorax. Das Pronotum (Halsschild) wird vom oberen, vergrösserten Teil des Prothorax gebildet.

Pro Segment (Bruststring) ist 1 Paar Gliedmassen vorhanden, die zwei hinteren Segmente (Meso-, Metathorax) tragen die Flügel. Der Thorax dient somit der Lokomotion (Fortbewegung). Jeder Bruststring besteht aus 4 Teilen (Sternum, Tergum, 2 Pleuren), die stark miteinander



verwachsen sind. Der ganze Insektenkörper ist von einer Chitin-Protein-Kutikula umhüllt. Die ganz harten Teile wie der Thorax sind sklerotisiert (gegerbt).

## Beine

Heuschrecken haben typische Laufbeine, das hintere Beinpaar besteht aus kräftigen Sprungbeinen. Die Beine sind folgendermassen gegliedert (Abb. 22): Hüfte (Coxa), Schenkelring (Trochanter), Schenkel (Femur), Schiene (Tibia), Fuss (Tarsus) mit Endkrallen

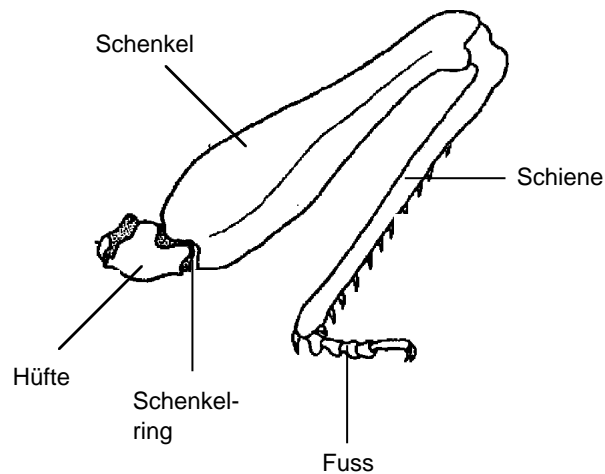


Abb. 22: Aufbau eines Heuschreckenbeins (aus EIDMANN & KÜHLHORN, 1970).

## Flügel

Flügel sind Hautausstülpungen und haben mit Extremitäten nichts zu tun. Sie sind von "Adern" durchzogen (enthalten Tracheen, Hämolymphe und Nerven). Das erste Flügelpaar ist bei Heuschrecken schmal und fest (Elytren), das zweite Paar besteht aus breiten Hautflügeln. Das reiche Geäder deutet auf eine primitive Entwicklungsform hin und ist bei vielen Insektengruppen ein wichtiges Bestimmungsmerkmal.

Beim Zirpen streicht bei den Kurzfühlerschrecken eine Schrillege am inneren Hinterschenkel über den vorstehenden Radius des Vorderflügels. Bei den Langfühlerschrecken liegen die Schrillegeorgane an der Basis der Vorderflügel, die beim Zirpen gegeneinander gerieben werden. Das Zirpen ist ein gutes Bestimmungsmerkmal im Feld.

## 10.4 Hinterleib

Der Hinterleib (Abdomen) besteht ursprünglich aus 11 Segmenten, bei den rezenten Insekten ist diese Zahl meist reduziert. Bei Adulttieren ist das Abdomen stets ohne Gliedmassen. Die Segmente bestehen ebenfalls aus Sterniten und Tergiten. Jede Segmentseite enthält 1 Stigma, eine Öffnung beim Tracheenansatz (Atmung).

Das Tympanalorgan dient der Wahrnehmung von Schallwellen. Während es bei den Langfühlerschrecken an der Tibia der Vorderbeine angebracht ist, liegt es bei den Kurzfühlerschrecken wie *S. gregaria* seitlich am 1. Abdominalsegment.

Am Abdomenende sind geschlechtsspezifische Organe sichtbar: Die Weibchen weisen eine kurze vierklappige Legeröhre auf, die Männchen haben eine zugespitzte Subgenitalplatte.

Schliesslich sind noch Cerci vorhanden, Anhänge, die aus Gliedmassen hervorgegangen sind. Sie dienen als Tastorgane.

Im Innern des Hinterleibs liegen die Verdauungs-, Exkretions- und Geschlechtsorgane und ein grosser Teil des Nervensystems (Bauchmark) und das Herz.

Der Hinterleib dient somit in erster Linie der Verdauung, dem Kreislauf und der Reproduktion.

## Literatur

Eidmann, H. & Kühlnhorn, F., 1970: Lehrbuch der Entomologie. Paul Parey, Hamburg.

Seifert, G., 1995: Entomologisches Praktikum, 3. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Zahradnik, J., 1976: Der Kosmos-Insektenführer. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.