galathea Supplement 11 • Ber.Kr.Nürnbg.Ent. • 2002 • Seite 65 - 88

Der Wald, seine Schädlinge und Parasitenkomplexe
(The forest - its pests and parasite complexes)

KLAUS VON DER DUNK

Abstract: Each single tree is a habitat to a discrete community of insects which could be separated in prey, predators, and parasites. Under natural as well as artificial conditions (jungle or forest) certain insects demonstrate outbreaks. Foresters and scientists wonder about the reasons. This article tries to sum up the knowledge of today under various aspects. Each chapter is summarised by its own in a statement.

Wälder bilden den Lebensraum für eine Vielzahl von Insekten, deren Populationen gemäß den abiotischen (Temperatur, Feuchtigkeit, Lichtmenge,) und biotischen Bedingungen (Wechselbeziehung mit anderen Bewohnern im selben Biotop) natürlichen Schwankungen unterliegen. Jeder einzelne Baum ist ein Habitat für sich mit vielfältig verflochtenen Nahrungsnetzen, deren Mitglieder in gegenseitiger Abhängigkeit leben. Jede übermäßige Vermehrung einer Art wird normalerweise durch ihre Gegenspieler verhindert, so daß sich trotz innerer Dynamik nach außen ein ökologisches Gleichgewicht zeigt. Es hält die meisten Insektenarten im ‚eisernen Bestand', also weit unterhalb einer vom wirtschaftenden Menschen empfundenen Schadensschwelle. Prädatoren und Parasiten haben daher eine Schlüsselposition im Ökosystem Wald.

Hin und wieder gerät das System aus den Fugen und es kommt zu Massenvermehrungen, für die der überraschte Mensch gerne eine Erklärung hätte. Im folgenden wird versucht, mit den heute bekannten Fakten die Vorgänge zu rekonstruieren, die einen Wald stabilisieren und seine Artenvielfalt erhalten.

Das Habitat „Baum"

[Secondary chemicals like polyphenoles, terpenes, and tannins act as repellents against herbivores' attack. Chemical changes in the sap mirror the vitality and attract the consumers which need nitrogen, essential to produce DNA and protein for eggs]

Der Baum steht als Teil für das Ganze, den Wald. Was macht ihn für Insekten so attraktiv? Machen wir zunächst einen kleinen Exkurs in den Bereich der Chemie.

Da die verschiedenen Teile eines Baumes für ihn aus der Sicht des Stoffwechsels von unterschiedlichem ‚Wert' sind, entscheiden Ort und Ausmaß eines Insektenfraßes über die Reaktion des Opfers und die Höhe der Wachstumseinbuße.

Pflanzen fressende (= herbivore = phytophage) Insekten brauchen wie alle Tiere Proteine, Kohlenhydrate, Fettsäuren, Sterole, Vitamine und Mineralstoffe zu Aufbau, Erhalt und Funktion des Körpers. Insekten unterscheiden sich von Wirbeltieren aber darin, daß sie nicht fähig sind, Sterole selbst zu synthetisieren. Diese sind allerdings Ausgangsmaterial für die Produktion eigener Hormone und Pheromone Voraussetzung für eine erfolgreiche Reproduktion.

Zentrale Bedeutung hat der Stickstoff für alle Lebewesen, ohne den weder Erbgut (DNA) noch Aminosäuren für Struktureiweiß oder Enzyme erzeugt werden können. Der Baum holt sich den Stickstoff aus Nitraten oder Ammoniumverbindungen im Boden oder von symbiontischen Bakterien an den Wurzeln. In den Zellen seines Kambiums, der Wachstumszone, zirkulieren daher reichlich die hergestellten Enzyme und Aminosäuren. Sobald hier die Verholzung einsetzt, also der neue Jahresring vollendet wird, zieht der Baum hier die wertvollen Stickstoff-Verbindungen ab und transportiert sie zu den nächsten produktiven Bereichen.

In jungen Blättern findet sich ein Stickstoffgehalt von etwa 2 Gew.% (in Nadeln 1%.). Davon entfallen auf Aminosäuren nur 0,5 Gew.%. Ältere Blattorgane dienen dem Baum besonders zur Speicherung von Kohlenhydraten (Stärke) und Proteinen (Aminosäuregehalt bis zu 6 Gew%). Auch Blüten (v.a. Pollen) und Samen sind stickstoffreich und somit eine von Pflanzenfressern gesuchte Nahrungsquelle, denn sie garantiert Baumaterial für Körper und Keimzellen. Ein Stechmückenweibchen produziert nach einer Blutmahlzeit mit stickstoffhaltigen Proteinen (inklusive der die Eiproduktion induzierenden Schlüssel-Aminosäure Methionin) mehr als 1000 Eier, nach einer Notration mit Pollen immerhin noch 10 Eier, nach Aufnahme von reinem energiespendenden Zuckerwasser aber überhaupt keine Eier.

Der in der Photosynthese fixierte Kohlenstoff dient in einem zweiten Prozeß zur Herstellung „Sekundärer Inhaltsstoffe". Sie sind die Verteidigungswaffen einer Pflanze und für viele Insekten abschreckend, ungenießbar oder sogar giftig. Meist handelt es sich dabei um Terpene und Tannine. Terpene, besonders reichlich im Harz der Nadelbäume, wirken auf Insekten giftig. In einer Co-Evolution von Pflanzenverteidigung und Eßbarkeit haben kurzlebige Pflanzen mit Alkaloiden, Glykosiden und anderen speziellen Giften gegenüber Generalisten unter den Pflanzenfressern große Erfolge erzielt. Langlebige Bäume haben auf ihre Tannine vertraut. Diese Gerbstoffe bilden Komplexe mit Proteinen und stören die Verdauung, indem sie Enzyme blockieren.

Um in den Genuß von Pflanzen-Proteinen zu kommen, muß ein Phytophager entweder möglichst frühzeitig angreifen, wenn die Blätter weich sind und noch kaum Tannine, allerdings auch noch nicht viele Proteine haben, oder harte ältere Blätter fressen mit relativ viel Protein, aber horrend viel Abwehrstoff. Während Generalisten die erste Möglichkeit nutzen, setzen Spezialisten auf die zweite. In ihrem Darm leben nämlich Bakterien als Symbionten, die die sekundären Stoffe in der Nahrung abbauen und so die Proteinverdauung unterstützen. Wie man erst seit kurzem weiß, können Tannine einem Insekt sogar nützlich sein, weil sie auch die Proteine insek-

tenpathogener Bakterien (BT) und Pilze binden (SCHOPF & HARTL 1997). Es ist daher nicht verwunderlich, daß sich die Nahrungsspezialisten vom Duft der eigentlich abschrecken sollenden Tannine anlocken lassen (man spricht von Kairomonen), sich explosionsartig vermehren und enorme Schäden hervorrufen.

Nachdem junge Baumblätter für Insekten attraktiver sind als ältere Blätter sollten die Bäume einen Schutzmechanismus entwickelt haben. In Eichenblättern fand Henn (2000) Polyphenole, die in giftiger oder ungiftiger Struktur vorliegen und durch die Verdauungsenzyme des fressenden Insektes in die jeweils andere Form umgewandelt werden können. In beiden Fällen ergibt sich eine abschreckende Wirkung: Zunächst ungiftige Polyphenole werden giftig und zwingen das Insekt zur Freßpause bzw. zum Nahrungswechsel; giftige Polyphenole lassen einen Fraßvorgänger, also einen Konkurrenten vermuten und veranlassen so den Nahrungswechsel.

Insektenfauna und Wald bedingen sich gegenseitig

[Many forests under human influence have no ecological equilibrium, say, herbivores specialized to monocultures feed and multiply with no control by predators and parasites. There is a lack of biodiversity. But what does this mean?]

Aus unseren meisten Wäldern sind im Laufe der historischen Nutzung Forsten mit einer vorherrschenden Baumart geworden. Es drängt sich der Verdacht auf, daß solche vom Menschen verarmten Ökosysteme immer wieder Schädlingskalamitäten erleiden müssen, weil wenige phytophage Spezialisten sich optimal entfalten können und weder Predatoren noch Parasiten in ausreichender Zahl ständig verfügbar sind. Folgen sind kurzgeschlossene Kreisläufe und stark reduzierte oder gar fehlende Regulationsmechanismen. Abhilfe verspricht das Zauberwort „Diversität".

SCHAEFER 1995 untersucht den Begriff „Diversität eines Waldes".
Verfügbare Ressourcen und biotopspezifische Besonderheiten bestimmen die Zahl der ökologischen Nischen und damit die mögliche Artenmannigfaltigkeit, die im mehrschichtigen Wald gegenüber einem einschichtigen Offenland erhöht ist. Die Bedingungen entscheiden über den Teil des regionalen Arten-pools, der hier lokal sein Auskommen finden kann. Der Zufall bestimmt den wirklichen Besatz. Darunter sind in einem kleinen Gebiet normalerweise mehr Spezialisten als Generalisten, auch mehr Phytophage als Zoophage. Um an vergleichbare Zahlen zu kommen operiert SCHAEFER 1995 mit folgenden Angaben:

Der „Arthropoden*)-pool" Mitteleuropas ohne Alpen umfaßt 32 350 Arten, und zwar 30% Phytophage, 25% Prädatoren, 25% Parasiten, 10% Saprophage und 10% Microphytophage (Pilz-, Bakterienfresser).
*) = Gliedertiere (Insekten, Spinnen- und Krebstiere)

Ein gut untersuchter Buchenwald beherbergt 1700 Arten (= 5,3% vom pool) mit. 14% Phytophage, 24% Prädatoren, 40% Parasitoide, 12% Saprophage und 10% Microphytophage.

Als Ursache für die auffälligen Prozentabweichungen nennt Schaefer besonders das bescheidene Blütenangebot jedes Waldes, also eine verminderte Anzahl von Pflanzenarten.. Ein artenreiches Offenland bietet Lebensraum für die meisten phytophagen Spezialisten und viele zoophage Generalisten, vornehmlich Prädatoren. Für einen naturnahen Wald bleiben phytophage Generalisten, die Wirte sowohl für Spezialisten als auch für Generalisten unter den Parasitoiden sind.

Da man im artenreichen tropischen Regenwald nie von Massenvermehrungen gehört hat, liegt der Rückschluß nahe, unsere Wälder mit Diversität anzureichern, um so eine Art Kalamitätenschutz zu erreichen. Doch dieses Bild ist zu einfach, wie auch Scherzinger (1996) ausführt. „Biodiversität" ist gefordert!

Biodiversität und Wald

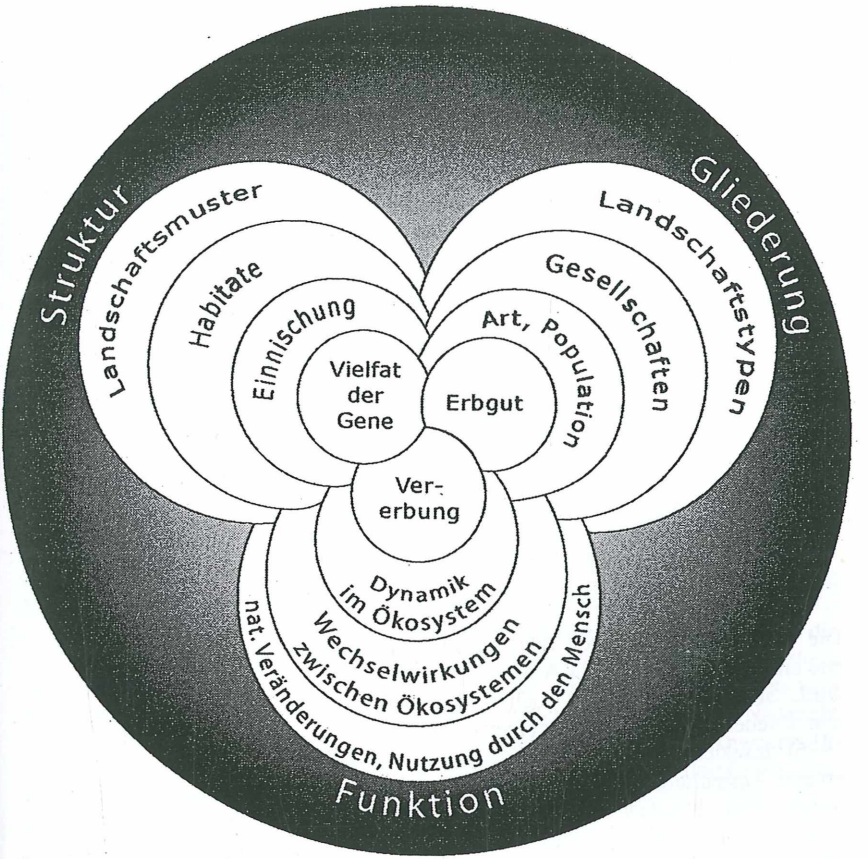
[Primary pests like gipsy moth or bark beetle threaten our woods. Living and dead biomass guarantee their existence. The natural systems are stabilized in time by rotating patch dynamics, which replace one certain climax with another. A new storage theory declares the variables environment and competition as basal principle to unavoidable fluctuations. Non of these changes are of any commercial value to man.]

E.O.WILSON schuf den Begriff Biodiversität in den 90er Jahren und verstand darunter „Die gesamte Vielfalt der lebenden Organismen", genauer „die gesamte Bandbreite an Variation in und Variabilität zwischen Organismen und Systemen sowie die strukturellen und funktionellen Beziehungen zwischen diesen Ebenen, einschließlich des menschlichen Einwirkens" Der Erhalt dieser biologischen Vielfalt wurde 1992 in Rio de Janeiro als Konvention formuliert, die Schutz, nachhaltige Nutzung und Vorteilsausgleich umfaßt. Ein Schwerpunkt in Deutschland ist der Schutz der multifunktionalen Waldökosysteme vor dem Hintergrund der aktuellen Beeinträchtigung durch die zu einseitige forst- und holzwirtschaftliche Nutzung.

Die Ursache vieler Schäden ist nicht Absicht, sondern Unkenntnis ökologischer Kreisläufe und eine bis heute weitgehend fehlende Wertschätzung der Natur. Was alles zu Biodiversität gehört illustriert SCHULTE (1998) mit der Grafik „Drei Primäreigenschaften von Ökosystemen" von FRANKLIN 1988 und NOSS 1990. Die 3 Bereiche Struktur, Funktion und Gliederung („structural, functional, compositional") haben alle eine genetische Basis, weiten sich nach außen und bleiben doch stets miteinander verzahnt. Biodiversität schließt alles Lebendige ein, ist also weit mehr als nur ein anderes Wort für Artenvielfalt. Biodiversität umfaßt die Biologie der gesamten Biosphäre.

[Der Verfasser hat auf der Grundlage des englischsprachigen Originalschemas eine Übertragung ins Deutsche vorgenommen; für die fachgerechte Bearbeitung im PC dankt er seinem Sohn Andreas v.d.Dunk]:

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at



Biodiversität - Grafik „Drei Primäreigenschaften von Ökosystemen" von FRANKLIN 1988 und NOSS 1990 in SCHULTE (1998), übersetzt und neu arrangiert vom Verfasser

Ein Wald als kleiner, aber auch für den Menschen wesentlicher Ausschnitt der Biosphäre basiert natürlich ebenso auf der Dreigliederung und reicht bis in die Ebene des Ökosystems mit typischen Strukturen, eigenen Pflanzen- und Tiergemeinschaften und charakteristischen Abläufen, zu denen auch die Bewirtschaftung zählt. Erst die Präsenz aller drei Bereiche ergibt eine stabile Biodiversität.

In einem Urwald stimmen offensichtlich diese ökologischen Verknüpfungen. Jedenfalls werden die gefährlichen Primärschädlinge durch ihre Feinde, die sich bei hoher Biodiversität des Waldes halten können, im eisernen Bestand fixiert, während Sekundärschädlinge in vielfältiger Weise den Kreislauf unterhalten.

Direkt oder indirekt beeinflussen Insekten die Produktivität eines Waldes, wenn sie Wachstum und Überleben einzelner Bäume gefährden. Deren Gesundheitszustand bestimmt den Zeitpunkt eines Insektenangriffs. Denn ein Baum mit Problemen verlangsamt sein Wachstum und kann von seinem gesunden Nachbarn überwachsen werden. Der verlorene Kampf um Licht und Nährstoffe ruft phytophage Insekten auf den Plan. Einen Verlust von 5~15% Blattmasse jedes Jahr verkraftet ein gesunder Baum, solange sein Markbereich in Stamm und Wurzeln genügend Reserven hat. Werden die Blattverluste größer, beginnt eine Ökokatastrophe: Die Samenproduktion geht zurück; die Vermehrungsrate sinkt, der ganze Bestand wird instabil. Starker Blattverlust nach Kahlfraß bremst den Wind nicht mehr. Stürme können im Wald reihenweise auch gesunde Bäume legen. Der Bestand trocknet aus, Erosionen werden begünstigt und das Mikroklima verändert sich durch fehlende Transpiration. Abgestorbene Klimaxarten haben keinen Einfluß mehr auf die Richtung der Sukzession. Das Landschaftsbild verändert sich.

Die Co-Evolution zwischen Bäumen und Insekten ist offenbar so weit gegangen, daß ein Klimaxstadium „mit Absicht" durch Abtöten der überreifen Bäume beendet wird.. Sturm- und Feuer-Schäden sind die begleitenden Verjüngungsfaktoren, die einem neuen, anders zusammengesetzten Wald den Weg bereiten (vgl. SCHERZINGER 1996). Insekten werden eines Tages wieder die Voraussetzungen schaffen für die erneute Ansiedlung der ursprünglichen Artenkombination und so den Mosaikzyklus fortschreiben (REMMERT 1989) (englisch „patch dynamics" KIMMINS 1996). Eine neuere Theorie „storage dynamics" betont, daß ökologisch ähnliche Konkurrenten in stabiler Koexistenz leben, indem mal der eine, dann wieder der andere die besseren Lebensbedingungen genießt, der momentan Benachteiligte aber nie völlig verdrängt wird, denn in der schlechten Zeit sammelt er die Kräfte für sein ‚come-back' (KELLY & BOWLER 2002). Dabei kann es sich bei den Konkurrenten um verschiedeneArten oder auch Individuen einer Art handeln.

Die Verhältnisse Im Wirtschaftswald definiert KIMMINS 1996 S. 348:
"Foresters attempt to establish a population of a particular genotype of a particular species with the objective of attaining a particular number of mature individuals of a particular size at a particular age." (*Forstleute versuchen eine Population von Bäumen einer bestimmten Art mit bestimmtem Erbgut heranzuziehen, um eines Tages*

eine bestimmte Zahl reifer Individuen mit bestimmtem Format und bestimmtem Alter zu ernten).

Der Mensch will keine natürlichen Verhältnisse. Er selektiert die gesunden Bäume und eliminiert die kranken. Er verhindert das Klimaxstadium, indem er den Wald immer in der Aufbauphase hält. Damit hat er aber die notwendige Biodiversität stark eingeschränkt. An irgend einem Zeitpunkt schwingen sich Primärschädlinge unbehelligt zur nicht mehr zu stoppenden Gradation auf, während die Sekundärschädlinge entweder fehlen oder zu wenige sind oder gar selbst zu einem neuen Primärschädling werden (vgl. SCHERZINGER 1996). Einer künstlich forcierten Diversität, also z.B. einer Laubholzunterpflanzung in einem Kiefernforst, müssen notgedrungen viele der Zeit brauchenden Vorgänge der Co-Evolution von Konsumenten und Destruenten für ein komplettes Ökosystem fehlen. Dennoch hat diese neue Baummischung gegenüber phytophagen Insekten bereits eine deutliche hemmende Wirkung auf die Ausbreitung von Schädlingen, wie Freilandbeobachtungen beweisen.

Schutzlos sind Pflanzen nicht

[Plants are not as helpless as they look like. Several investigations show that attacked by herbivores a plant piles up more toxic chemicals and simultaneously send volatile news around, so that all neighbours act in the same way]

Pflanzen solidarisieren sich gegen Insekten! Intra- und interspezifisch existieren Verbindungen zwischen Pflanzen direkt über Wurzelkontakt oder über Pilzhyphen und indirekt durch Weitergabe von Nährstoffen im Bodenwasser und durch die Abgabe flüchtiger Signalgase, wie Ether, Aldehyde, u.a. Die Schlüsselposition hält dabei offenbar die chemische Verbindung Methyl-Jasmonat (FARMER 2001), die auch im Duft von Jasminblüten und Beifußblättern vorhanden ist. .In Verbindung mit Insektenangriffen sind vor allem die Signalgase interessant. Sie werden vom geschädigten Pflanzengewebe gebildet und enthalten die spezifische Nachricht „Pflanzenfresser" oder „Pilzbefall" Der Sender selbst stellt vermehrt Abwehrstoffe her und transportiert sie in noch nicht geschädigtes Gewebe. Der Empfänger aktiviert innerhalb einer Stunde Resistenzgene, die für die Produktion von Giften (Alkaloide), Inhibitoren (Phenole) oder Repellents (Terpenoide) zuständig sind. Der Angriff wird gehemmt. (KIMMINS 1996, FARMER 2001). Die Vorgänge bleiben nicht unbemerkt. Natürliche Feinde, Parasiten und Parasitoide des Schädigers werden angelockt - allerdings auch unspezifische Räuber, Hyperparasiten und ebenso andere Herbivore. (BRUIN et al. 1995)

Durch Raupenfraß geschädigte Birken, Bohnen, Tabakpflanzen u.a veranlassen eine Abwehrstoffsteigerung in benachbarten Artgenossen und reduzieren so Wachstum und Eiproduktion beim angreifenden Schmetterling. Ein massiver Spinnmilbenbefall setzt in Gemüsepflanzen gasförmige Alarmstoffe frei, die Raubmilben anlocken (SCHULTZ et al. 1993). Ähnlich, wenn auch nicht mit Insekten, ist das Beispiel Akazienblätter fressender Kudu-Antilopen in Südafrika, die trotz vieler Bäume in einem Gehege verhungerten, da die angefressenen Bäume ihre Artgenossen zur Produktion ungenießbar hoher Mengen von Tanninen veranlaßten. Viele weitere Beobachtungen

deuten auf solche Zusammenhänge hin, vollständig untersucht sind aber erst wenige, da die auftretenden Gasmengen im Bereich der Nachweisschwelle liegen. Jede Pflanzenart produziert möglicherweise ihre eigenen Signalgase, um zu verhindern, daß die Botschaft der momentanen Schwäche von benachbart wachsenden Konkurrenten zu deren Vorteil ausgenutzt werden kann - ein weites Forschungsfeld!.

Wenn der herbivore Feind plötzlich in ungeheuren Mengen anrückt, können Pflanzen nicht schnell genug abwehren und unterliegen im Kampf. Eine in den Anfängen nicht verhinderte Massenvermehrung ist nicht mehr zu stoppen und führt zur Katastrophe. Zunächst wollen wir der Frage nachgehen, warum es überhaupt dieses Phänomen gibt.

Vergleich Bäume - Insekten

[Why are there periodical outbreaks? This phenomenon is known worldwide from mammals, birds, insects, and plants. It is interesting to compare and see the parallels, e.g. using optimal conditions, outmanoeuvre enemies by sudden masses of prey.]

Periodische Massenproduktionen von Nachkommen kennt man nicht nur von Insekten, sondern auch von Bäumen. Eichen, Buchen, Hainbuchen, Ahorne, Kastanien u.a. entwickeln in unregelmäßigen Abständen Unmengen von Samen. Man spricht von Mastjahren. Mehrere Hypothesen versuchen diese Periodizität zu erklären, eine endgültige Meinung gibt es noch nicht. Interessant scheint aber ein Vergleich:

Für Bäume wird angeführt:

große Pollenmengen steigern die Befruchtungsrate und ergeben mehr keimfähiges Saatgut;

- Periodizität können sich nur langlebige, große Pflanzenarten leisten, da für sie der Nachteil von Jahren fast ohne Fortpflanzungserfolge kompensierbar ist;
- große Samenmengen in unregelmäßigen Abständen können durch Räuber prozentual viel weniger geschädigt werden als kleine Mengen;
- günstige Umweltbedingungen können genutzt werden und garantieren einen besseren Start für Jungpflanzen;
- rationeller Umgang mit begrenzten Ressourcen: statt jedes Jahr trotz beachtlichem Aufwand nur ein Minimalerfolg, nun alle paar Jahre nach Ansammeln im Pflanzenkörper bei wenig Mehraufwand ein Großerfolg; Konsequenz: Im Mastjahr bleibt kaum Substanz für eine Dicken- und Längenzunahme;

Für Insekten gilt:

große Mengen an gleichzeitig auftretenden Geschlechtstieren erhöhen den Fortpflanzungserfolg;

plötzlich vorhandene Beutemassen reduzieren die Verluste durch Räuher. Nur Generalisten können zuschlagen, Räuber-Spezialisten müssen sich co-evolutiv dem Rhythmus anpassen oder aussterben

- günstige Umweltbedingungen werden optimal genutzt, die Fitness steigt

wer sich von nährstoffarmem Holz ernährt braucht sowieso länger zur Entwicklung; der Nachteil einer variablen Larvenzeit wird kompensiert durch eine synchronisierte Periodizität und bekommt so einen Selektionsvorteil;
Periodizität erlaubt die Entstehung großer Körper mit wahrscheinlich größerer Fruchtbarkeit.

Die Parallelen sind erstaunlich. Zur Zeit weiß man nicht, wieso es neben periodischen Arten überhaupt ‚normale' gibt, wie groß eine noch synchronisierbare Population sein darf und wie die Synchronisation abläuft. Neben einer postulierten „inneren Uhr" oder/und einer möglichen chemischen „Kommunikation" durch Bodenwasser oder Luft könnten ebenso auch Umwelt-Faktoren als Auslöser in Frage kommen. So wird immer wieder als externe Ursache der 10-Jahre-Sonnenfleckenrhythmus herangezogen, der eine Synchronisation riesiger Populationen von Säugetieren, Vögeln, Insekten und Pflanzen über einen ganzen Kontinent vorstellbar macht. Gerne argumentiert man auch mit dem Streß, der Existenzangst auslöst, damit den Überlebenswillen steigert und so eine Massenvermehrung auslöst! Die Ursachenkombination ist wohl viel zu komplex, um sie sofort benennen zu können.

Eine Massenvermehrung und ihre Auswirkungen

[Some of the known reasons of an insect's outbreak are: an abundant offer in food, an unusual climate, a stress-caused different metabolism, a previous impact of a secondary pest, or unnatural actions in our forests. In any case the natural equilibrium is disturebed]

Populationen sind nie stabil, sie verändern sich ständig. Man spricht von einer Abundanzdynamik. Wenn bei Arten mit mehreren, häufig verschachtelten Generationen pro Jahr ein plötzlicher Dichteanstieg gleich wieder sinkt spricht man von Oszillationen. Blattläuse sind dafür ein Beispiel. Wenn sich die Populationsdichte bei univoltinen Arten langsam aufschaukelt, nicht unbedingt im selben Jahr wieder sinkt und sich in langfristigen Zyklen mit ähnlichen zeitlichen Abständen wiederholt, dann zeigen diese Arten Fluktuationen. Beispiele dafür bieten u.a. Zikaden, Maikäfer und Schwammspinner.

Eine hormonell steuerbare Selbstregulation zur Vermeidung starker Fluktuationen ist selten. Normalerweise nützt eine Population die sich bietende Umweltkapazität und vermehrt sich bei solch günstigen Bedingungen sofort. Schädlinge als sogenannte r-Strategen reagieren prompt mit einer Massenvermehrung, auch Kalamität oder Gradation oder im Englischen outbreak genannt. In erster Linie bestimmt die Reichhaltigkeit der Nahrung, an zweiter Stelle auch die negative Rückkoppelung einer Überbevölkerung auf das normale Verhalten die Dauer dieses Zustandes. Jeder Gradation folgt eine Zeit der Ruhe, in der sich die Nahrungspflanze wieder erholen kann und der Schädling unauffällig im „eisernen Bestand" lebt. Jeder Massenwechsel beginnt mit einer Latenzperiode, der über eine Progradation zur Gradation anschwillt und plötzlich wieder abfällt (Retrogradation). Der Vorgang wiederholt sich erstaunlich regelmäßig.

Zu den bekannten auslösenden Risikofaktoren einer Massenvermehrung gehören:

- die Menge an Brutsubstrat. Strukturarme Monokulturen mit einem Überangebot einer einzigen Nahrung lassen sonst als harmlos geltende Insektenarten mit Nahrungsspezialisierung plötzlich zu Schädlingen werden. Erst bei Nahrungsknappheit führt eine anwachsende intraspezifische Konkurrenz zum Absinken der Wachstumskurve.

Klima und Witterung beeinflussen die Überlebens- und Reproduktionsrate. Sie wirken sich damit auf Dynamik, Abundanz, Größe und genetische Zusammensetzung einer Population aus. Ein immer wieder registrierter auslösender Faktor ist eine länger anhaltende Trockenheit, die auch durch eine für diese Baumart ‚falsche' Exposition hervorgerufen werden kann. Oft wirken sich Witterungseinflüsse indirekt über Nahrungsketten aus. So reduzieren strenge Winter zwar die Populationsdichte der Schädlinge, aber noch stärker die der natürlichen Feinde.

Die topographische Lage stützt oder reduziert eine Populationsdichte. Gebirgige Regionen halten Massenvermehrungen in lokalen Grenzen und konzentrieren hier die Menge der Schädlinge und verstärken den Schaden; weite Ebenen dagegen bieten ein großes Befallsgebiet, verdünnen' aber die Populationsdichte und verringern so den lokalen Schaden.

Der Streß der Bäume beeinflußt ihrer Qualität als Futter. Dies kann sich über längere Zeiträume aufbauen mit wenig Nährstoffen, Lichtmangel, zu niedrigem oder zu hohem pH-Wert, oder kurzfristig als Folge von Trockenheit, Überflutung und Temperatursprüngen. Der Streß bewirkt physiologische und biochemische Änderungen in der Pflanze. Die größte Gefahr für sie ist Nährstoffmangel und als Folge davon eine Veränderung der zirkulierenden lnhaltsstoffe mit zu viel Zucker oder löslichen Aminosäuren, oder zu wenigen Abwehrstoffen.

- Unterstützende Begünstigungen sind z.B. Vorabschwächung durch Rauchgasschäden oder Erstbefall durch einen weniger gravierenden Schädling, die beim Nachfolger den Bruterfolg steigern (Borkenkäfer nach Kieferneule, Schwammspinner nach Eichenwickler). Die Koexistenz mehrerer Schädlingsarten mit unterschiedlichen ökologischen Nischen (zeitlich, räumlich) kann Gradationen verstärken.

Falsch verstandene ‚Sauberkeit" in Wäldern beseitigt den für möglichst viele natürliche Feinde notwendigen Lebensraum mit viel Diversität. Totholz z.B. im Wald ist keine Verschwendung!

- Der forstliche Wunsch auf Anbau mit Gewinn führt oft zu bodenfremden Beständen fern vom eigentlichen Verbreitungsareal der verwendeten Baumart ohne Berücksichtigung der „Selbst-Verdünnungs-Regel" Letzteres führt zu dem in freier Natur nie auftretenden Dichtestreß. Bei solchen Voraussetzungen ist immer mit einer Schädlingsgefährdung zu rechnen.

Möglicherweise ist die forstliche Auslese auf Optimalertrag ebenfalls ein Risiko. Denn solche gutgenährten Bäume schmecken den Schädlingen einfach zu gut, zumal sie nur ganz wenige Abwehrstoffe produzieren (SCHERZINGER,, 1996)

Die Bedeutung von Parasitenkomplexen

[The meaning of parasites and predators can not be set too high. Their task is to prevent an outbreak or to bring it to an end. The smaller the enemy the more effective is its influence. Therefore the tiniest opponents bacteria, parasitic fungi, and

viruses, are the mighty ones which need to be transported by bigger ones. The tables list typical insect pests in coniferous and deciduous forests. The most characteristic examples of Central Europe are presented in an overview and illustrated with their parasite complex.]

Massen von Schädlingen rufen deren Feinde auf den Plan. Ein großer Feind kann zwar viele Schädlinge vernichten, durch seine langsame Vermehrungsrate ist sein Einfluß auf die Beutedichte aber letztlich gering (Specht kontra Borkenkäfer). Körperlich kleine Feinde sind da erheblich wirkungsvoller! Insektenarten als Parasitoide oder Bakterien, z.B. *Bacillus thuringiensis* (BT), oder Viren, z.B. Polyederviren, „räumen auf" und vermögen eine Gradation zu stoppen. Die in der Ökologie bekannte „Räuber Beute Beziehung" ist nach REMMERT (1989) und SCHUBERT (1991) grundsätzlich zwar richtig, aber zu eng gefaßt, um damit die beobachtete Vielfalt zu erklären. Besonders daß eine effektive Bekämpfung dichteabhängig an die Körpergröße des biologischen Feindes gebunden ist, erklärt die immense Bedeutung von Parasiten und Parasitoiden.

Kleine Zusammenstellung (Fritzsche et al. 1968) von forstlich relevanten Insekten mit Neigung zur Gradation - an Nadelbäumen:

Art	Bäume	Schadstadium	Schaden	Parasiten
Adelges laricis Gallenlaus	Fi, Lä	Larve, Imago	Knospen	Erzwespen
Diprion pini Buschhornblattw.	Ki	Larve	Nadelfraß	Erz-, Schlupfwesp.
Phaenops cyanea Prachtkäfer	Ki	Larve	Kambium	Erzwespen
Ips typographus Borkenkäfer	Fi, Ki	Larve	Rindenbast	Erzwespen
Lymantria monacha Nonne	Fi, Ki	Larve	Nadelfraß	Erz, Brack, Schl.
Panolis flammea Forleule	Ki, Fi	Larve	Nadelfraß	Erz, Brack, Schl
Bupalusss piniarius Spanner	Ki	Larve	Nadelfraß	Erz, Brack, Schl

an Laubbäumen:

Art	Bäume	Schadstadium	Schaden	Parasiten
Phyllophis fagi Blattlaus	Bu	Larve, Imago	Saftsaugen	Brack-, Schlupf.
Agrilus biguttatus Prachtkäfer	Ei	Larve	Blattfraß	Erzwespen
Scolytus scolytus Borkenkäfer	Ul	Larve	Bastfraß	Erzwespen
Tortrix viridana Wickler	Ei	Larve	Knospe, Blatt	Brackwespe
Lymantria dispar Schwammspinner	Ei, Obst	Larve	Blattfraß	Erz-, Brack-, Schlupfwespen
Thaumetopoea prozessionea Eichenprozessionsspinner	Ei	Larve	Blattfraß	Erz-, Brack-, Schlupfwespen
Lasiocampa quercus Spinner	Ei,Bi,Ki	Larve	Blattfraß	Erz,Brack,Schl.

Beispielhaft werden im Folgenden die Parasitoiden - Prädatoren - Komplexe „klassischer Gradations-Insekten" skizziert, wie sie sich nach selbst untersuchten Abläufen in Nordbayern darstellen.

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Schwammspinner - *Lymantria dispar* L. (*Lep., Lymantriidae*)

Der Schwammspinner ist ein polyphager Laubholzschädling mit einer Vorliebe für Eichen in warmen, collinen Lagen. Gefressen werden Blätter, Blüten und Knospen und wenn die Eiche kahl ist steigen die Raupen auf Zwergsträucher und Bodenkräuter um. Jede Raupe braucht bis zur Verpuppung 1000 (♂) bis 1800 (♀) cm^2 Blattfläche. Das entspricht 20 bzw. 36 ganzen Eichenblättern; da mit Naschfraß nur etwa 2/3 eines Blattes gefressen werden, erhöhen sich die Zahlen auf 35 bzw. 50 Blätter pro Tier. 4-6 Wochen dauert die Raupenzeit. Nach 2 Wochen Puppenruhe schlüpfen die Falter. Ein Weibchen produziert 2 bis 4 Gelege, jedes mit durchschnittlich 300 Eiern. Die Raupen eines Geleges reichen aus, um eine mittelgroße Eiche zu entlauben.

Gradationen dauern etwa 4 Jahre und wiederholen sich alle 8 Jahre (vgl. u.a. BOGENSCHÜTZ & KAMMERER 1995, KRAUS & V.D.DUNK 1993). Am Höhepunkt des Massenwechsels greifen diverse Parasitoide massiv an. Der wichtigste ist die Raupenfliege *Parasetigena silvestris* R.-D., weil sie bevorzugt große Raupen angreift, die wegen ihrer Behaarung nur wenige Feinde haben. Der Befall durch die Fliege kann einen Parasitierungsgrad von über 50% erreichen.

An zweiter Stelle stehen Erzwespen, z.B. *Brachymeria intermedia* Nees, und Brackwespen, z.B: *Glyptapanteles liparidis* Bou. und *G. fulvipes* Hal.. Sie sind oligophag und multivoltin, also weitgehend wirtsspezifisch und mit mehreren Generationen im Jahr. Sie können mit ihrer schnelleren Entwicklung als die ebenso oligophage, aber nur univoltine Raupenfliege sehr wirkungsvoll unterstützen. Bemerkenswert ist, daß *Glyptapantheles* „gregär" ist, d.h. aus einem abgelegten Ei entstehen immer mehrere zig Individuen. Das steigert die Befallsrate. Wenn die Schlupfwespe *Lymantrichneumon disparis* Poda die Wirtspopulation schon kräftig reduziert, beseitigen den Rest die in der Latenzphase wichtigen polyphagen Tachinen. (HOCH & SCHOPF 1995).

19 Arten von Primärparasiten hat man im Burgenland gezählt: Für die Schwammspinner-Eier 2 winzige Erzwespen, für die Jungraupen 8 Erz-, Brack- und Schlupfwespen, für Altraupen und Puppen 3 Schlupfwespen und 5 Raupenfliegen. Dazu kommen diverse typische Prädatoren, wie Puppenräuber *Calosoma sycophantha* und *C. inquisitor* (*Carabidae)* und der Aaskäfer *Xylodrepa quadripunctata* (*Silphidae*). Am Gradationsgipfel fallen erstaunliche Mengen der Blutmilbe *Thrombidium* auf, die trotz Afterwolle die Eier in den Gelegen finden und anstechen. Pathogene Kernpolyederviren (NPV), Bakterien (BT), Mycosen und Microsporidien vervollständigen die Reihe der Schädlingsvertilger (LINDE et al. 2000). Viren brauchen Parasitoide als Vektoren.

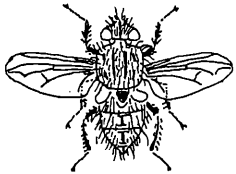
Vielerorts begleiten den Schwammspinner weitere, zur Gradation neigende Falterarten, nämlich der Eichenprozessionsspinner (*Thaumetopoea processionea* L.) und der Goldafter (*Euproctis chrysorrhoea* L.).

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

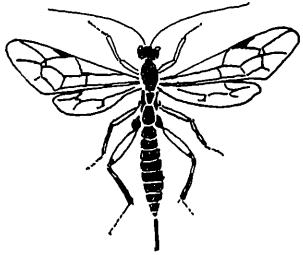
Parasitoiden – Prädatoren – Komplex beim Schwammspinner Lymantria dispar L.

v.d.Dunk 02

Feind: Blutmilbe Thrombidium



Raupenfliege Parasetigena silvestris R.-D.



Schlupfwespe Pimpla turionellae L.

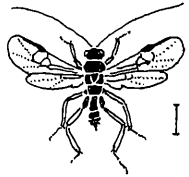
Ei

R a u p e

Puppe

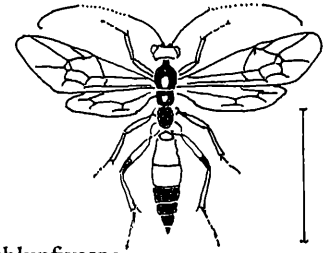
Falter

Erzwespe Ooencyrtus japonicus Ashm.



Hyperparasit Erzwespe Eurytoma verticillata F.

Brackwespe Glyptapanteles fulvipes Hal.



Schlupfwespe Lymantrichneumon disparis L.

Hyperparasit Erzwespe Haltichella rufipes Oliv.

Insektenfeinde der Raupe und Puppe:
> Laufkäfer, Puppenräuber, Ameisen, Vierpunkt-Aaskäfer

Natürliche Feinde der Puppen:
> Buntspecht, Meisen

Insektenfeinde der Falter:
> Hornisse, Grosslibellen

Natürliche Feinde der Falter:
> Schwalben, Fledermäuse

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Nonne - *Lymantria monacha* L. (*Lep., Lymantriidae*)

Nach dem Fressen von 3 (♂) bzw. 6 (♀) g Fichtennadeln, also 1000 bzw. 2000 Stück ist eine Raupe erwachsen. Wegen Naschfraß nur der unteren Nadelhälfte muß man von der doppelten Menge ausgehen. Je nach Größe und Vitalität legt ein Nonnenweibchen 500 bis 2000 Eier, wobei 1 Gelege etwa 200 Eier umfaßt. Rund 10 Millionen Nadeln besitzt eine 50jährige vitale Fichte, eine schwach geschädigte hat nur halb so viele Nadeljahrgänge. Im ersten Fall können ca. 4000 Raupen aus 20 Gelegen einen Kahlfraß hervorzurufen, im zweiten Fall reicht schon die halbe Anzahl. Bedenkt man, daß eine Fichte abstirbt, wenn sie 2/3 ihrer Nadeln verliert, können Raupen aus 10 Nonnengelegen eine vitale Fichte töten. Für eine vorgeschädigte Fichte reichen vier Gelege!

Mit einer Vorliebe für Fichte und Kiefer ist die Nonne "Einer der gefährlichsten Forstinsekten Mitteleuropas" (NIEMEYER 1989). Die Gradation dauert 7-8 Jahre im Fichten- und 4 Jahre im Kiefernforst. Fichtennadeln haben 1,5 mal mehr phenolische Inhaltsstoffe, die den Zugriff pathogener Viren und antagonistischer Bakterien hemmen (GRUPPE 1993).

Die Parasiten sind z.T. die gleichen wie beim Schwammspinner. Von besonderer Bedeutung ist wieder die Raupenfliege *Parasetigena silvestris* (*Tachinidae*), weil sie erwachsene Nonnenraupen befällt. Unter den Brackwespen sind hervorzuheben *Meteorus versicolor* Wesm., *Meteorus gyrator* Thunbg. und *Cotesia melanoscelus* Ratz.. Besonders effektiv sind Erzwespen, da sie oft multivoltin und gregär sind. Vor allem jüngere Nonnenraupen werden befallen von den Ektoparasiten *Eulophus larvarum* L. (*Eulophidae*, 2-3 mm Kopf + Thorax goldgrün, Abdomen schwarz) und *Elachertus charondas* Walker (= *Hyssopus monachae* Ruschka; *Elachertidae*, ca. 1,5 mm, schwarz). Echte Schlupfwespen (Ichneumonoidea) belegen Larvenstadium L2-4. Unter den 12 nachgewiesenen Arten ist *Lymantrichneumon disparis* Poda spezifisch. Häufig sind auch *Pimpla instigator* F., *P. turionellae* L. und *Casinaria scutellaris* Tschek

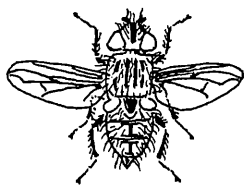
Die Vogelwelt stellt eine Reihe bemerkenswerter Feinde: Die Eier in den Rindenritzen finden Meisen und Baumläufer, Jungraupen werden von allerlei Singvögeln erbeutet, die haarigen Großraupen aber nur von: Kuckuck, Star und Pirol. Der Große Buntspecht, Krähen und Elstern suchen die Puppen und schließlich stellen Ziegenmelker, Eichelhäher und Schwalben den Faltern nach (DINGLER 1927). Natürlich sind auch Puppenräuber und Großlibellen im Einsatz. Trotz dieser beachtlichen Phalanx an Prädatoren ist der Erfolg der Parasitoide erheblich größer. Aber beendet werden kann eine Nonnen-Gradation wohl nur durch *Bacillus* thuringiensis oder Kernpolyederviren.

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

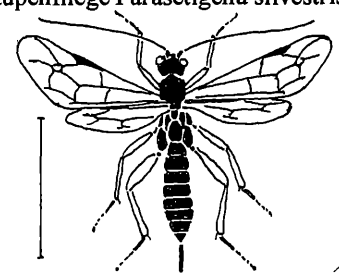
Parasitoiden – Prädatoren – Komplex bei der Nonne Lymantria monacha L.

Insektenfeinde der Raupe:
> Laufkäfer, Puppenräuber, Ameisen, Ohrwürmer, Kamelhalsfliegenlarven

v.d.Dunk 02



Raupenfliege Parasetigena silvestris R.-D.



Schlupfwespe Pimpla instigator F.

Ei

Raupe

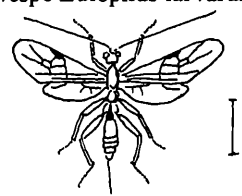
Puppe

Falter

Natürliche Feinde der Eigelege:
> Meisen, Baumläufer, Goldhähnchen

Natürliche Feinde der Raupen:
> Kuckuck, Star, Pirol

Erzwespe Eulophus larvarum L.



Brackwespe Meteorus gyrator Thbg

Natürliche Feinde der Puppen:
> Buntspecht, Elster, Drosseln

Insektenfeinde der Falter:
> Hornisse, Raubfliege Laphria, Grosslibellen

Natürliche Feinde der Falter:
> Ziegenmelker, Eichelhäher, Schwalben, Fledermäuse

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Kiefern- oder Forleule - *Panolis flammea* L. (*Lep., Noctuidae*)

Die Forleule ist in Kiefernwäldern, seltener auch auf Fichten, durch Schwächung der Bäume oft ein Wegbereiter für Nonne und Kiefernspanner - und für den holzzerstörenden Pilz Hallimasch. Ein *Panolis*-Weibchen legt bis zu 250 Eier in Portionen von je 10-20 an Kiefernnadeln. Der Schaden ist besonders groß, weil die frisch geschlüpften Raupen zunächst die neuen Maitriebe aushöhlen, d.h. auch die Knospen für das Folgejahr beseitigen. Danach werden die älteren Nadeln gefressen. Nur eine Kiefer mit vielen Reserven übersteht solchen Verlust. Etwa 800 Raupen pro 50jähriger Kiefer gelten als kritische Zahl (WECKWERTH 1953). Eine Gradation dauert 2-3 Jahre und wiederholt sich alle 5-8 Jahre.

Neben diversen Prädatoren ist die etwa 2 mm große Erzwespe *Erdroesina albomaculata* Rtzb. (*Pteromalidae*) auf die im Oberboden überwinternden Puppen spezialisiert. Die Eier werden von der kaum 1 mm großen Erzwespe *Trichogramma evanescens* Westw. heimgesucht. Auf die geschlüpften Raupen wartet vor allem die Raupenfliege *Ernestia rudis* Fall., begleitet von den Schlupfwespen *Therion circumflexum* L., *Enicospilus ramidulus* L., *Banchus femoralis* Thoms. (WECKWERTH 1953) und 6 weiteren Ichneumonioidea (DINGLER 1927). Brackwespen scheinen sich auf diesen Wirt nicht besonders eingestellt zu haben. 5 unspezifische Arten werden angegeben, unter denen *Homolobus truncator* Say. der häufigste ist.

Kiefernspanner - *Bupalus piniarius* L. (*Lep., Geometridae*)

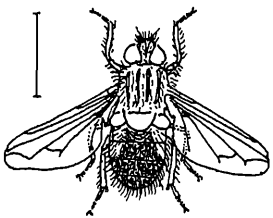
In Forstgebieten mit überwiegend Kiefern hat der Kiefernspanner in der Vergangenheit z.T. ähnlich enorme Schäden verursacht, wie Forleule oder Nonne. Der weibliche Falter legt im Juni etwa 100 Eier, 10 in einer Kette an eine Kiefernnadel. Bis zur Verpuppung im Oktober in die Erde braucht eine Raupe 2,5 g, das sind 220 mittelgroße Kiefernnadeln. Eine Gradation dauert 6-7 Jahre und braucht 4 Jahre zum Aufschaukeln. 1000 Raupen pro 50jähriger Kiefer führen mit einem „Naschfraß" zu 25 % Nadelverlust. Über 2000 Raupen vertilgen 75 % im „Lichtfraß" und erst über 3000 Raupen verursachen Kahlfraß. Nach 15-20 Jahren kann sich die Gradation wiederholen (NIEMEYER 1989).

Als biologische Feinde werden angegeben: die 3 Schlupfwespen *Heteropelma calcator* Wesm., *Cratichneumon viator* Sc. und *Habronyx biguttatus* Grav.. Aus der Reihe der Brackwespen kommen hinzu der Spezialist *Zele albiditarsus* Curt. und die Generalisten *Homolobus infumator* Lyle, *Protapanteles immunis* Hal. und *Rhogas circumscriptus* Nees. Weitere Kontrahenten sind mehrere Raupenfliegen-Arten, die den Kiefernspanner „mitnehmen", wenn ihre Hauptwirte Kiefernprozessionsspinner, Ringelspinner, Schwammspinner, Goldafter, u.a. einmal knapp werden, (TSCHORSNIG & HERTING 1994).

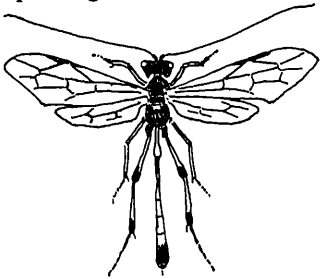
©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Parasitoiden – Prädatoren –

Hyperparasit:
Wollschweber
Anthrax anthrax L.



Raupenfliege Ernestia rudis Fall.



Schlupfwespe Therion circumflexum L.

Natürlicher Feind der Puppe im Boden
> Kernkeulenpilz Cordyceps militaris

Insektenfeinde von Raupe und Falter
> Laufkäfer, Puppenräuber, Hornisse
> Waldameise, Raubwanze, Sandwespe
> Raubfliege Laphria, Schnepfenfliegen

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

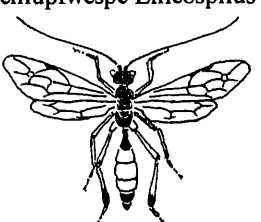
Komplex bei der Forleule Panolis flammea L.

EI

Zwergwespe (Chalcidoidea)
Trichogramma evanescens Westwd.

R
A
U
P
E

Über 20 weitere Raupen-Parasitoide (z.B.
Brackwespe Cotesia melanoscelus Ratz.
Schlupfwespe Enicospilus ramidulus L.)



PUPPE

Schlupfwespe Banchus femoralis Thms.

v.d.Dunk 02

Natürliche Feinde der Puppe im Winter:
> Wildschwein, Dachs, Igel, Spitzmaus
Natürliche Feinde von Raupe und Falter:
> Kuckuck, Krähen, viele Singvögel
wie Star, Buchfink, Drossel, Specht

FALTER

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Buchdrucker - *Ips typographus* (*Col., Scolytidae*)

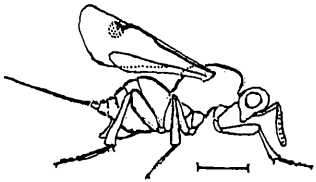
Bei 20° C Wärme schwärmen die 4-5 mm großen Borkenkäfer auf der Suche nach geschwächten Fichten. Diese erkennen sie am Duft der Abwehr-Terpene im Harz und am niedrigen osmotischen Druck in den Leitungsbahnen (SCHERZINGER 1996). Bei einer Probebohrung prüfen die Käfer auch den Gehalt an Zucker und Eiweiß. Wenn die Zusammensetzung stimmt und die Abwehr des Baumes schwach ist, wandelt ein Buchdrucker-Männchen das Terpen um in Ipsdienol, mit dem weitere Männchen als Mitstreiter und die Weibchen angelockt werden. Eine Generation dauert bei warmer Witterung etwa 30 Tage und bei kühlerer bis zu 100 Tage. Zwei Generationen pro Jahr sind möglich. Als „Rindenbrüter" unterbrechen etwa 100 Käferlarven mit dem charakteristisch dreisternigen, 5 cm breiten und 10 cm langen Brutbild den Saftstrom des Baumes. Bei einer 40 cm dicken Fichte (Umfang 120 cm) reichen 24 Brutbilder im Ring, um den Baum zu töten. In der Gradation belegen hunderte Käfer den Stamm bis in 7 m Höhe mit Gelegen. Nur eine gesunde Fichte in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet vermag ihren Stoffwechsel so zu aktivieren, daß die Käfer von ihr ablassen und ein leichteres Opfer suchen (V.D.DUNK 1986 a, b, SCHERZINGER 1996).

Trotzdem die Borkenkäfer und ihre Larven dem direkten Zugriff unter der Rinde entzogen sind, haben natürlich auch sie ihren Parasitenkomplex. Spezialisten sind bei uns die Brackwespen *Coeloides bostrychorun* Gir., *C. sordidator* Rtzb. und *C. foersteri* Haes. , dazu 10 Generalisten u.a. *Bracon obscurator* Nees, *Doryctes leucogaster* Nees, *Ropalophorus clavicornis* Wesm., *Dendrosoter protuberans* Nees und *Spathius exarator* L.. Eine wesentliche Rolle spielen Erzwespen aus der Familie *Pteromalidae*, vor allem *Rhopalicus tutela* Walk. und *Roptrocerus xylophagorum* Ratz.

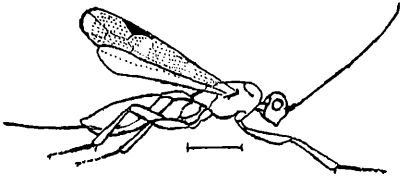
Die lange Liste der Prädatoren werden angeführt von dem kaum 5 mm langen, extrem schlanken Jagdkäfer *Nemosoma elongatum* L. und dem über 1 cm großen Ameisenbuntkäfer *Thanasimus formicarius* L.. Beide sind polyphage Borkenkäfer-Fresser (DIPPELL 1995, HEIDGER 1995). Nemosoma vertilgt zur Larvenzeit durchschnittlich 30-45 Kupferstecher-Larven/Puppen und als Imago weitere 90-150 Borkenkäfer. *Ips*-Larven und -Jungkäfer nimmt er genauso. Eine *Thanasimus*-Larve verzehrt in ihren 80-100 Tagen etwa 47 *Ips*-Larven + 20 Jungkäfer. Der fertige Käfer lebt ca. 3 Monate und erbeutet mindestens 100 Buchdrucker. Weitere räuberische Käfer kommen aus der Gattung *Rhizophagus*, deren Zugriff die Borkenkäfer-Pheromonfallen belegen. In Borkenkäfergängen verbringen viele Arten der Langbeinfliegen-Gattung *Medetera* (*Diptera*, *Dolichopodidae*) ihre Larvenzeit und ernähren sich von den Käferlarven. Je dichter diese vorkommen, desto mehr werden von den Fliegenlarven ‚erlegt' , nicht unbedingt auch ausgesaugt. Als Borkenkäferfeinde sind diese Fliegen nicht zu unterschätzen (NICOLAI 1993)! Das gilt ebenso für Bakterien und Pilze.

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

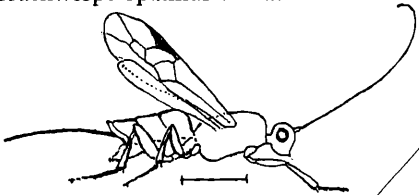
Parasitoiden – Prädatoren –



Erzwespe Rhopalicus tutela Walk..



Brackwespe Spathius exarator L.



Brackwespe Coeloides sordidator Ratz.

Misteldrossel
Buntspecht
Zaunkönig
Laufkäfer
Raubfliegen
Ameisen

v.d.Dunk 02

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Komplex beim Buchdrucker Ips typographus L.

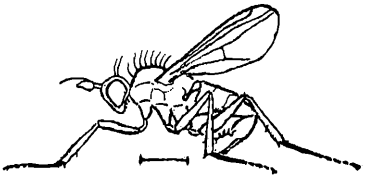
Pathogene wirken auf alle Stadien ein

EI

L
A
R
V
E

PUPPE

IMAGO



Langbeinfliege
Medetera dendrobaena Kow.

Kamelhalsfliegenlarve
(Neuropt., (Rhaphidia)

Stutzkäfer (Histeridae)
Platysoma ferrugineum Th.

Rindenkäfer (Rhizophagidae)
Rhizophagus depressus F.
Rhizophagus ferrugineus Payk.

Jagdkäfer (Ostomidae)
Nemosoma elongatum L.

Ameisenbuntkäfer(Cleridae)
Thanasimus formicarius L.

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

Kiefernbuschhornblattwespe - *Diprion pini* L. (*Hym., Diprionidae*)

Obwohl die Larven dieser Blattwespe die Knospen einer Kiefer meist verschonen, so daß diese wieder austreiben kann, gilt diese Art nicht als harmlos. Er bereitet den Weg für Folgeschädlinge wie z.B. Kiefernspanner oder Borkenkäfer, die dann den geschwächten Baum zum Absterben bringen. Die 8-10 mm großen Blattwespen schlüpfen aus Erd- oder Winterkokons etwa Anfang Mai. Nach der Begattung legt das Weibchen mit Hilfe ihrer Legesäge 10-20 Eier in eine Kiefernnadel. Nach 2-6 Wochen schlüpfen die Larven, fressen 5-6 Wochen und verpuppen sich oben in einem Baum- oder Sommerkokon. Die Larven der 2. Generation gehen zum Überwintern wieder in die Erde. Jede Larve braucht 1,5 g Kiefernnadeln bis zur Puppenzeit. Das sind etwa 100 Stück. Eine im Bestand stehende 50jährige Kiefer hat rund 400 000 Nadeln, die für 4000 Larven „reichen". Am Höhepunkt einer Massenvermehrung können solche Zahlen erreicht werden! Eine Gradation dauert bis zu 3 Jahren (NIEMEYER 1989) und wiederholt sich nach 10-15 Jahren.

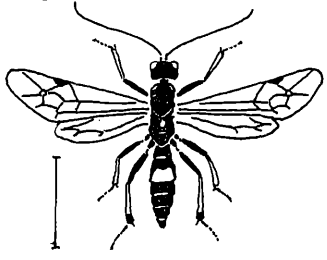
Zum Parasitenkomplex (V.D.DUNK 1987) gehören zunächst Eiparasiten. Ein ganz spezieller ist *Dipriocampe diprioni* Ferriére, eine nur 1,2 mm lange Erzwespe (*Tetracampidae*), die aber oft nur im Osten Europas auftritt. Im Vergleich zu der Zahl der anderen Feinde haben die Eiparasiten meist nur wenig Durchschlagskraft. Unter den Schlupfwespen stellen Arten der Gattung *Olesicampe* und die an den gelben Flecken auf dem Abdomen leicht kenntliche *Exenterus amictorius* L. gezielt den Larven nach. Auf die ältere Larve ist die Raupenfliege *Drino gilva* Mg. spezialisiert. Unterstützt werden sie alle von den wenige mm großen Erzwespen *Monodontomerus dentipes* Dalm. und *Dahlbomius fuscipennis* Zett.. Von letzterer weiß man, daß sie von Farbe und Gestalt eines Kokons und vom speziellen Duft der *Diprionpuppe* als Kontakt-Kairomon angezogen wird (ROSTAS et al 1997). Bis zu 50 Erzwespchen passen in einen Blattwespenkokon. Die relativ kleine Ichneumonide *Pleolophus basizonus* Grav. mit teilweise rot gezeichnetem Abdomen greift die Erdkokons an. Vor allem aus den Reihen der Schlupf- und Brackwespen kommen weitere Generalisten und beteiligen sich am Kampf. In dieser Zeit können besonders Kokonparasiten die *Diprion*-Population dezimieren. In der Latenzphase sind nur die Larven mit vertretbarem Energieaufwand zu finden, also etwas für *Exenterus* oder sonstige polyphager Parasitoiden.

Prädatoren sind alle die Insektenfresser, die im Winter die oberen Bodenschichten durchsuchen, vom Wildschwein bis zur Spitzmaus und vom Großlaufkäfer bis zum Tausendfüßler. Sommerfeinde stellen den Kokons in Rindenritzen nach und an den Zweigspitzen in den Baumkronen. Neben Eichhörnchen, Siebenschläfer und diversen Vogelarten kommen dafür auch Insekten in Frage. Ameisen und Käfer erbeuten Kokons und sitzende Blattwespen-Weibchen, Raubfliegen und Libellen die fliegenden Blattwespen- Männchen.

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at

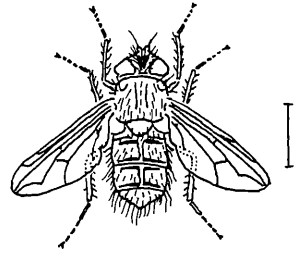
Parasitoiden – Prädatoren – Komplex der Kiefernbuschhorn-Blattwespe Diprion pini L.

Erzwespe Dipriocampe diprioni Ferr.



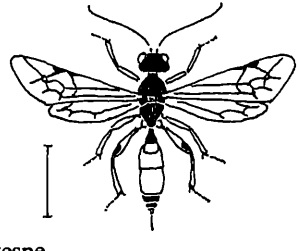
Ei

Erzwespe Chrysonotomyia ruforum Krs.



L a r v e

Schlupfwespe Exenterus amictorius Pz.



Raupenfliege Drino gilva Htg.

Erzwespe Monodontomerus dentipes Dalm.

Schlupfwespe Pleolophus basizonus Gr.

Erd-Kokons

Baum-Kokons

Erzwespe Dahlbomius fuscipennis Zett.

Natürliche Feinde:
Spitzmaus, Maulwurf, Igel, Großlaufkäfer

Singvögel, Spitzmäuse, Bilche

I m a g o

Insektenfeinde: Kamelhalsfliege, Raubfliege, Skorpionsfliege

v.d.Dunk 02

Weil im Forst Artenreduzierung, zunehmende Bestandsdichte und Wirtschaftlichkeit direkt gekoppelt sind, nimmt die natürliche Plastizität ab und führt bei den Bäumen zu Dichtestreß. Damit sind sie anfällig gegen Insekten. Dieses Risiko zu verringern ist erklärtes Ziel der Verantwortlichen im Forst. Biomassesteigerung im Wald und Durchforstungen sind beispielsweise Maßnahmen, mit denen versucht wird, die Widerstandskraft des Bestandes möglichst gut zu fördern und wenigstens einen kleinen Teil an Biodiversität zu realisieren.. Den natürlichen Feinden, Parasiten wie Predatoren, muß Lebensraum gegeben werden Sie allein können Gradationen vorbeugen. Einmal in Gang gekommen ist diese vor ihrem Höhepunkt von außen nicht zu stoppen. Zum Abbruch führt eine Kombination aus

ungünstiger Witterung
und überbelegtem Brutraum
und knapp werdender Nahrung
und wachsender Konkurrenz
und massivem Einsatz von Parasiten und Predatoren

Literatur:

BOGENSCHÜTZ, H. & KAMMERER, M. (1995): Untersuchungen zum Massenwechsel des Schwammspinners, Lymantria dispar L. (Lepidoptera, Lymantriidae), in Baden-Württemberg. - Mitt. DGaaE 10:113-117

BRUIN, J., SABELIS, M.W., DICKE, M. (1995): Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? Trends in Ecology and Evolution (TrEE) 10/4, 167-170

DINGLER, M. (1927): Schutz gegen Tiere. 1. Band : Heß-Beck: Forstschutz. 588 S.

DIPPELL, C. (1995): Zur Bionomie des Borkenkäferantagonisten Nemosoma elongatum L. (Col., Ostomidae). - Mitt. DgaaG 10: 67-70

DUNK, K.v.d. (1986 a): Die chemische Kommunikation durch Pheromone bei Borkenkäfern. - galahea 2/1: 27-34

DUNK, K.v.d. (1986 b): Untersuchungen der Fänge in Pheromonfallen für Borkenkäfer. - galathea 2/2: 43.53

DUNK, K.v.d. (1987): Untersuchungen zur Parasitierung der Kiefernbuschhornblattwespe (Diprion pini, Diprionidae, Hymenoptera). - galathea 3/3: 66-76

DUNK, K.v.d. (1997): Forstbiologie. unveröff. Vorlesungsmanuskript. 68 S.

DUNK, K.v.d. , KRYSMANSKI, H. (1987): Dimilin oder natürliche Feinde? Gedanken zum Problem der Massenvermehrung von Panolis flammea in Kiefernmonokulturen. - galathea 3/2: 55-64

FARMER, E.E. (2001): Surface-to-air-signals. - nature Vol. 411: 854-856

GODFRAY, H.C.J. (1994): Parasitoids. Princeton University Press. 473 S.

GRUPPE, A. (1993): Die Bedeutung von Nadelinhaltsstoffen für den Entwicklungserfolg von Nonnen-Larven (Lymantria monacha L.). - DGaaE 8: 497-498

HEIDGER, C. (1995): Zur Bedeutung des Ameisenbuntkäfers (Thanasimus formicarius, Cleridae) als Antagonist des großen Buchdruckers (Ips typographus, Scolytidae). - Mitt DgaaE 10: 79-82

HELIÖVAARA, K., VÄISÄNEN, R., SIMON, C. (1994): Evolutionary ecology of periodical insects. TrEE 9/12: 475-480

HERZ, A, W. HEITLAND (1995): Erste Ergebnisse zur Rolle verschiedener Parasitoidengilden von Diprion pini L. (Hymenoptera, Diprionidae) zu Zeiten der Latenz. - Mitt. DgaaE 10: 59-62

HOCH, G., A. SCHOPF (1995): Der Parasitenkomplex des Schwammspinners Lymantria dispar L., (Lep., Lymantriidae) in Populationen hoher, mittlerer und niederer Dichte im Burgenland. - Mitt. DgaaE 10: 195-198

JACOBS, W., RENNER, M. (1988): Biologie und Ökologie der Insekten. 2. Aufl. Fischer. 690 S.

KELLY, D. (1994): The evolutionary ecology of mast seeding. TrEE 9:12: 465-470.

KELLY, C.K. & BOWLER, M.G. (2002): Coexistence and relative abundance in forest trees. - nature 417: 437-439

KIMMINS, J.P. (1996) Forest Ecology. A Foundation for Sustainable Management. 2. ed. 596 S.

KÖHLER, U. & K.-L. PAUSCH (1985): Wichtige tierische und pflanzliche Forstschädlinge und deren Erkennungsmerkmale. Bay.Forstl.Versuchs-u.Forschungsanstalt 18 S.

KRAUS, M. & V.D.DUNK,, K. (1993): Die Schwammspinner (Lymantria dispar) Gradation des Jahres 1993 im Naturschutzgebiet (NSG) Gräfholz-Dachsberge, Gemeinde Ergersheim, Mittelfranken. - galathea 9/3: 87-112

LINDE, A., RICHARDT, K., BARTSCH, D., SEIDEL, C. (2000): Eine erste Abschätzung des Potentials von Mikrosporidien zur Regulation von Populationen des Schwammspinners (Lymantria dispar L.) - Mitt. DGaaE 12: 127-131

MAIER, K.J. (1995).Der Einfluß der Parasitoide auf Lymantria monacha L. (Lep., - Lymantriidae) in Wäldern mit unterschiedlich starkem Massenwechsel.- Mitt. DgaaaE 10: 129-134

NICOLAI, v. (1993): Der Einfluß von Medetera dendrobaena (Diptera, Dolichopodi--dae) auf Borkenkäferpopulationen. - Mitt. DGaaE 9: 465-469

NIEMEYER, H.(1989): Wichtige Forstschädlinge erkennen, überwachen und bekämpfen. AID 1208: 44 S.

NIERHAUS-WUNDERWALD, D. (1993): Die natürlichen Gegenspieler der Borkenkäfer. - Wald und Holz 3: 8-14. Eidgenöss.Landesanstalt Wald, Schnee u. Landschaft

REMMERT, H. (1989): Ökologie. 4. Aufl.. Berlin

REMMERT, H. (1991): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz. Eine Übersicht. - Laufener Seminarbeiträge 5: 5-15

ROSTAS, M., DIPPEL, C., HILKER, M. (1997): Zur Bedeutung chemischer und physikalischer Signale bei der Parasitierung von Kokons der Buschhornblattwespe Gilpinia hercyniae (Hym., Diprionidae) durch die Erzwespe Dahlbomius fusci pennis (Hym., Eulophidae). - Mitt. DGaaE 11: 537-540

SCHAEFER, M. (1995): Die Artenzahl von Waldinsekten: Muster und mögliche Ursachen der Diversität. -- Mitt. DgaaE 10: 387-395

SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. Ulmer. 447 S.

SCHOPF, R. & F.-J. HARTL (1997): Der Wirtsbaum als Nahrung für phytophage Insekten. - Mitt. DgaaE 11: 633-638

SCHUBERT, (1991): Lehrbuch der Ökologie. Fischer. Stuttgart

©Kreis Nürnberger Entomologen; download unter www.biologiezentrum.at
SCHULTE, R. (1998): Biodiversität - Was ist das? Ergebnisse eines Seminars vom 19.11. bis 20.11.1998. - www.nabu-akademie.de/berichte/98BIODIV.htm-28k

SCHULTZ. J.C., RASKIN, 1. (1993): Plant signals in interactions with other Organisms. Am.Soc. Plant Physiologists.

SPEIGHT, M.R. & D. WAINHOUSE (1989): Ecology and Management of Forest Insects. Oxford Science Publication

STARÝ, B. (1990): Atlas Nützlicher Forstinsekten. Dt.Landwirtschaftsverlag Berlin 103 S.

TSCHORSNIG, H.-P., HERTING, B. (1994): Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. - Stuttgarter Beitr.Naturkde Serie A, Nr. 506: 170 S.

WAAGE, J. & GREATHEAD, D. (ed.) (1986): Insect Parasitoids. Academic Press London. 410 S.

WECKWERTH, W. (1953): Die Kiefern- oder Forleule. Die Neue Brehm-Bücherei 106. Leipzig. 34 S.

Verfasser: Dr. Klaus von der Dunk
Ringstr. 62
91334 Hemhofen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen e.V.

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: 11_Supp

Autor(en)/Author(s): Dunk Klaus von der

Artikel/Article: Der Wald, seine Schädlinge und Parasitenkomplexe 65-88