

Beat Wermelinger

Insekten im Wald

2. Auflage

Vielfalt, Funktionen und Bedeutung



 **Haupt**



Beat Wermelinger

Insekten im Wald

Vielfalt, Funktionen und Bedeutung

2., aktualisierte Auflage

■ Haupt



Für meine Frau Ursi
für ihre Geduld und Unterstützung

Beat Wermelinger

Insekten im Wald

Vielfalt, Funktionen und Bedeutung

2., aktualisierte Auflage

Haupt Verlag

Eidg. Forschungsanstalt WSL

Zum Autor:

Beat Wermelinger, Dr. sc. nat. ETH, Biologe, Adliswil. Langjähriger Leiter der Forschungsgruppe Waldentomologie an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf. Forschungsschwerpunkte: Borkenkäfer und natürliche Feinde, Biodiversität, Sukzession nach Windwurf, Klimawandel und Neozoen. Dozent an der Eidgenössischen Technischen Hochschule ETH Zürich und beim Bund Schweizer Baumpflege.

Zitierung

Wermelinger, B., 2021: Insekten im Wald. Vielfalt, Funktionen und Bedeutung. 2., aktualisierte Auflage. Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt WSL; Bern, Stuttgart, Wien, Haupt Verlag. 368 S.

Umschlagbilder vorne: Grosser Frostspanner (*Erannis defoliaria*), Leiterbock (*Saperda scalaris*), Gemeine Schnauzenschwebfliege (*Rhingia campestris*)

Umschlagbilder hinten: Brutbild Buchdrucker (*Ips typographus*), Hirschkäfer (*Lucanus cervus*), Nagelfleck (*Agria tau*), Raubfliege (*Choerades fuliginosa*), Waldameise (*Formica* sp.)

Bildnachweis Seite 350

Gestaltung und Satz: Sandra Gurzeler, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf

Dieses Buch erscheint 2021 auch auf Englisch unter dem Titel «Forest Insects in Europe: Diversity, Functions and Importance» (CRC Press, ISBN 978-0-367-45700-6)

1. Auflage 2017

2. Auflage 2021

Der Haupt Verlag wird vom Bundesamt für Kultur für die Jahre 2021–2024 unterstützt.

ISBN 978-3-258-08217-2 (Buch)

ISBN 978-3-258-48217-0 (E-Book)

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright © 2021 by Haupt und WSL

Jede Art der Vervielfältigung ohne Genehmigung des Verlages ist unzulässig.

www.haupt.ch

Inhalt

Zum Geleit	9
Vorwort	11
1 Vielfalt und Funktionen von Insekten	13
1.1 Vielfalt der Arten und Lebensweisen	14
1.2 Lebensraum Wald	17
1.3 Die wichtigsten Insektengruppen im Wald	20
1.4 Ökologische Funktionen und wirtschaftliche Bedeutung	25
2 Insekten und Pflanzenvermehrung	29
2.1 Bestäubung von Blüten	30
2.2 Verbreitung von Samen	39
2.3 Frass an Blüten und Früchten	40
3 Umsatz grüner Pflanzenbiomasse	49
3.1 Frass durch Raupen	50
3.2 Weitere Pflanzenfresser	56
3.3 Pflanzensaftsauger	60
4 Abbau von Holz	63
4.1 Besiedler lebender Bäume	65
4.2 Erstbesiedler abgestorbener Bäume	67
4.3 Insekten der Zersetzungsphase	73
4.4 Sekundärbesiedler von Frassgängen im Holz	89
4.5 Besiedler von Baumpilzen	92
4.6 Natürliche Feinde von Totholzbesiedlern	96

5	Verwertung tierischer Abfallprodukte	101
5.1	Besiedlung von Aas	102
5.2	Verwertung von Kot	109
5.3	Weitere tierische Abfallprodukte	113
6	Erhalten der Bodenfruchtbarkeit	117
6.1	Verbesserung der Bodenstruktur	118
6.2	Abbau organischer Substanz	120
7	Nahrung für andere Organismen	127
7.1	Nahrung für Vögel	128
7.2	Nahrung für andere Wirbeltiere	134
7.3	Wirte für Mikroorganismen, Pilze und Würmer	138
7.4	Insektenprodukte	140
8	Natürliche Feinde	145
8.1	Räuberische Insekten	147
8.2	Räuberische Spinnen und Milben	171
8.3	Parasitoide	179
8.4	Echte Parasiten	188
9	Gegenspieler von Borkenkäfern	193
9.1	Beute- und Wirtsfindung	194
9.2	Räuber	195
9.3	Parasitische Wespen	202
9.4	Spechte	207
9.5	Pathogene	208
9.6	Bedeutung der natürlichen Gegenspieler	210

10	Ökologische Bedeutung von Waldameisen	213
10.1	Lebensweise und natürliche Feinde	214
10.2	Das Ameisennest	223
10.3	Staatenbildung	227
10.4	Ökologische Funktionen	229
11	Transport von Organismen	235
11.1	Vektoren von Wirbellosen	236
11.2	Vektoren von Pilzen	238
12	Erhalten der Waldvitalität	243
13	Gestalten von Ökosystemen	247
13.1	Von Kleinhabitaten bis Gross-Lebensräumen	248
13.2	Einfluss auf die Konkurrenzverhältnisse von Pflanzen	250
13.3	Der Lärchenwickler im Engadin	251
13.4	Borkenkäfer erzeugen neue Lebensräume	264
14	Wirtschaftliche Schäden	267
14.1	Blatt- und nadelfressende Insekten	269
14.2	Saugende Insekten	276
14.3	Borkenkäfer und andere Rindenbesiedler	278
14.4	Übertragung von Pflanzenkrankheiten	291
15	Medizinische Bedeutung	293
15.1	Zecken als Krankheitsüberträger	294
15.2	Raupen mit Brennhaaren	296
15.3	Stechinsekten	301
15.4	Medizinische Nutzinsekten	302

16	Nutzbare Insektenprodukte	305
16.1	Essbare Produkte	305
16.2	Roh- und Werkstoffe	309
16.3	Insekten als Nahrungsmittel	314
17	Eingeschleppte Arten	317
17.1	Invasive Arten im Wald	318
17.2	Weitere Neozoen an Gehölzen	322
18	Gefährdete Waldinsekten	325
18.1	Gefährdung lichtliebender Schmetterlinge	327
18.2	Gefährdete Totholzbewohner	329
	Literaturverzeichnis	339
	Verdankungen	349
	Bildnachweis	350
	Glossar	351
	Arten- und Stichwortverzeichnis	357

Zum Geleit

Dieses Buch erschliesst uns die faszinierende Welt der Waldinsekten. Es ist ein Fundus von Wissenswertern und Überraschendem und zeigt grundlegende, aber dennoch verblüffende Beziehungen in der Ökologie auf. Es erklärt die vielfältigen Funktionen von Waldinsekten sowie deren Bedeutung für das Ökosystem Wald und für die von uns nachgefragten vielfältigen Waldleistungen.

Beat Wermelinger ist ein Experte auf diesem Gebiet. Er leitet seit vielen Jahren die Forschungsgruppe «Waldentomologie» an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, ist Lehrperson an verschiedenen Institutionen und passionierter Fotograf, bekannt für seine Fotos von Waldinsekten in ihrer natürlichen Umgebung. In diesem Buch öffnet er den Blick fürs Ganze und erläutert die Funktionen, Prozesse und grossen Zusammenhänge. Gleichzeitig offenbaren seine Fotos unerwartete Einblicke und Details, wodurch dieses Buch auch zu einer Reise in die verborgene Welt und Ästhetik der Waldinsekten wird.

Während unsere Sicht auf Waldinsekten und andere Kleinlebewesen oft geprägt ist durch negative Aspekte wie beispielsweise Zeckenstiche oder Borkenkäferschäden, zeigt dieses Buch in sachlicher und anschaulicher Weise auch ihre vielfältigen positiven Funktionen auf. Die oft sehr unscheinbaren Waldbewohner sind überaus wichtig für die Wälder, von der Keimung der Pflanzen bis über ihr Absterben hinaus. Sie bestäuben die Blüten von Pflanzen und transportieren und verbreiten deren gereifte Samen. Sie zerkleinern abgestorbene Blätter und Holz, aber auch tote Tiere, machen Nährstoffe verfügbar und erhalten so die Bodenfruchtbarkeit. Zusammen mit Pilzen und Bakterien sind sie somit die eigentlichen Motoren des Nährstoffkreislaufes. Insekten sind zudem eine wichtige Nahrungsgrundlage für viele Vögel, Reptilien oder Säugetiere. Bestimmte Arten regulieren Schadorganismen und tragen dadurch wesentlich zu intakten Ökosystemen bei.

Die Wirkung eines einzelnen Insekts ist in der Regel sehr begrenzt. Treten die Tiere jedoch gehäuft auf, können sie innert kurzer Zeit einen Baum kahl fressen. Kommt es gar zu Massenvermehrungen von Millionen von Individuen, dann vermögen sie ganze Landschaften zu verändern, wie zum Beispiel der Lärchenwickler, der alle neun Jahre die Nadeln von Lärchen vernichtet und ganze Talschaften, wie das Engadin oder das Goms, regelrecht verbraunen lässt. Ein anderes bekanntes Beispiel sind die Borkenkäfer, die bei einer Massenvermehrung die Bäume ganzer Waldgebiete zum Absterben bringen können. Dadurch verändert sich die Waldentwicklung grundlegend, und die jahrzehntelange Waldpflege wird innert weniger Wochen zunichte gemacht. Gleichzeitig beleuchtet dieses Buch die ökologische Bedeutung solcher Störungen. Es greift auch das zunehmend an Bedeutung gewinnende Thema der eingeschleppten, gebietsfremden Arten auf, und schliesst mit einem nicht minder aktuellen Kapitel über gefährdete, vom Aussterben bedrohte Waldinsekten und dessen Ursachen.

Die vorgestellten Arten und die vielfältigen Prozesse und Funktionen der Waldinsekten faszinieren jeden Natur- und Waldliebhaber. Das Buch unterstützt zudem Waldbesitzer und Förster bei der Ausgestaltung einer nachhaltigen und naturnahen Bewirtschaftung unserer Wälder. In diesem Sinne wünsche ich allen am Wald Interessierten viel Freude bei dieser spannenden Lektüre.

Andreas Rigling
Leiter Walddynamik, Direktionsmitglied WSL
Professor ETH Zürich

Vorwort

14 000 Insektenfotos und 25 Jahre berufliche Beschäftigung mit Waldinsekten waren die Basis und zugleich der Anlass für dieses Buch. Das Fotografieren von Insekten begann während meiner Diplomarbeit über den Erlenblattkäfer, und diese Beschäftigung entwickelte sich schnell zu einem intensiven und lustvollen Hobby. Anstatt mit gefangenen Tieren eine Sammlung anzulegen, fand ich es reizvoller, die riesige Vielfalt an Formen, Farben und Verhaltensweisen von Insekten in ihrer natürlichen Umgebung im Bild festzuhalten. So entstand mit der Zeit eine umfangreiche, detaillierte Bilddatenbank, in welche auch die bis 2004 als Dias gemachten Bilder in digitaler Form aufgenommen wurden. Der weitaus grösste Teil der Bilder in diesem Buch stammt somit aus «eigener Küche». Sie entstanden fast ausschliesslich in der Schweiz, die Auswahl ist aber für ganz Mitteleuropa repräsentativ.

Parallel zu den Bildern sammelte sich im Laufe meiner Forschungs- und Lehrtätigkeit auch einiges an Fachwissen an. Diese Kenntnisse liefern dem vorliegenden Buch die inhaltliche Struktur, in welche die Fotos eingebettet sind. Während der vergangenen zwei Jahrzehnte haben sich so meine Tätigkeit als Waldentomologe an der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL und mein Hobby Insektenfotografie bestens ergänzt und stimuliert.

Wenn Insekten in der westlichen Zivilisation überhaupt wahrgenommen werden, dann vorwiegend in negativem Sinne als Schädlinge oder lästige Plagegeister. Begriffe wie «Schädling» und «Nützling» sind jedoch rein menschbezogen und für die ökologischen Funktionen von Insekten bedeutungslos. Die vielfältigen Rollen, die Insekten und andere Wirbellose in nahezu jedem Ökosystem und damit auch in unseren Wäldern spielen, sind häufig wenig bekannt oder gehen gerne vergessen. In diesem Buch werden deshalb die unterschiedlichen ökologischen Funktionen von Insekten und einigen anderen Gliederfüssern aufgezeigt und mit reichhaltigem Bildmaterial illustriert. Viele dieser Funktionen haben auch in anderen terrestrischen Ökosystemen Gültigkeit. Einige Waldinsekten haben für den Menschen auch eine direkte ökonomische Bedeutung, indem sie wichtige Ökosystemleistungen oder die menschliche Wohlfahrt beeinträchtigen oder umgekehrt nützliche Produkte herstellen. Ihrer besonderen ökologischen Bedeutung wegen sind den Waldameisen, dem Lärchenwickler und den natürlichen Feinden von Borkenkäfern eigene (Unter-)Kapitel gewidmet.

Der Text ist bewusst für interessierte Laien geschrieben und vermeidet den Gebrauch allzu vieler Fachausdrücke. Wo trotzdem verwendet, werden diese sowohl im Text als auch in einem Glossar erläutert. Nach wissenschaftlichem Muster werden neben den deutschen auch die lateinischen Insektennamen erwähnt. Dabei richtet sich die Nomenklatur nach der Online-Datenbank Fauna Europaea (www.fauna-eu.org) mit Stand vom Dezember 2020. Das Buch ist selbstverständlich keine Zusammenstellung der im Wald lebenden Insekten und ist auch kein Bestimmungs-

buch. Die hier erwähnten Arten, deren Auswahl nicht zuletzt durch das vorhandene Bildmaterial bestimmt wurde, sollen die behandelten Funktionen illustrieren und zudem auch von einer gewissen Ästhetik sein. Neben dem Vermitteln von Wissen ist nämlich ein weiteres wichtiges Ziel dieses Buches, die Schönheit und Raffinesse dieser meist ziemlich unbekannten und fremd anmutenden Tiergruppe vor Augen zu führen. Wenn das Buch also nicht nur die Bedeutung von Insekten aufzuzeigen vermag, sondern auch Staunen auslöst, hat es sein Ziel erreicht.

Beat Wermelinger
Adliswil, Januar 2017

Vorwort zur 2. Auflage

Nachdem die erste Auflage gut aufgenommen worden war und 2019 den Prix Moulins der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft erhielt, bot sich eine zweite Auflage an. Bei dieser Gelegenheit wurden auch einige Aktualisierungen vorgenommen, neue Literaturzitate und zahlreiche neue Bilder eingefügt und das Insektennamenregister mit einem Stichwortverzeichnis erweitert.

Adliswil, im Januar 2021

Vielfalt und Funktionen von Insekten

Die Insekten gehören zu den ältesten Landbewesen der Erde. Schon vor rund 400 Millionen Jahren – noch vor den Gefäßpflanzen und lange vor den Dinosauriern – existierten die ersten terrestrischen Insektenarten. Der Ursprung der Insekten wird auf 480 Millionen Jahre vor unserer Zeit geschätzt (Misof et al. 2014). Sie ernährten sich anfänglich von Sporen, Früchten und Samen, konnten aber schon bald auch grüne, ligninhaltige und sogar verholzte Teile von Bäumen verwerten. Versteinerungen und in Bernstein erhaltene Insekten zeigen, dass sich der Bauplan mit Aussenskelett, drei Paar Beinen, zwei Paar Flügeln, offenem Kreislauf und einem einfachen Tracheensystem für den Sauerstofftransport seit Hunderten von Millionen Jahren bewährt hat. Gewisse Arten hatten schon bald als erste Lebewesen überhaupt den Luftraum erobert, und es gab Rieseninsekten wie zum Beispiel Libellen mit über 70 Zentimeter Flügelspannweite. Dies war möglich, weil der Sauerstoffgehalt der Luft damals höher war als heute, was es diesen grossen Arten ermöglichte,

Die Vogelbeer-Blattwespe (*Pristiphora geniculata*) > gehört zu den Hautflüglern, einer der artenreichsten Insektenordnungen. Wie bei vielen Blattwespen nehmen die Raupen bei einer Störung eine charakteristische Schreckstellung ein, um mögliche Feinde abzuschrecken.



trotz der simplen Tracheenatmung die Organe mit genügend Sauerstoff zu versorgen (Polet 2011).

1.1 Vielfalt der Arten und Lebensweisen

Insekten sind heute die dominierende Organismengruppe, nicht nur durch ihre Artenzahl, sondern auch wegen der Vielfalt ihrer ökologischen Funktionen. Bisher wurden weltweit rund eine Million Insektenarten beschrieben (Stork 2018). Dies entspricht etwa der Hälfte sämtlicher bekannter Organismen und über zwei Dritteln aller Tierarten. Oder wie es der

Die vor rund 20 Millionen Jahren in der heutigen Dominikanischen Republik in Bernstein eingeschlossenen Kernkäfer (Platypodidae; oben) ähneln stark dem heutigen, einheimischen Eichenkernkäfer (*Platypus cylindrus*; unten).

✓



britische Biologe Robert M. May etwas überspitzt formulierte: «Im Wesentlichen sind alle Organismen Insekten» (May 1988). Dies trifft umso mehr zu, wenn man die Zahl der möglicherweise tatsächlich existierenden Insektenarten berücksichtigt. Darüber gehen die Schätzungen weit auseinander, Barcoding-basierte Analysen weisen auf etwa 10 Millionen Arten hin (Hebert et al. 2016). Der grösste Teil aller Arten auf der Erde dürfte damit wohl noch gar nicht entdeckt sein. Innerhalb der Insekten stellen die Käfer mit fast 400 000 bekannten Spezies die artenreichste Gruppe dar.

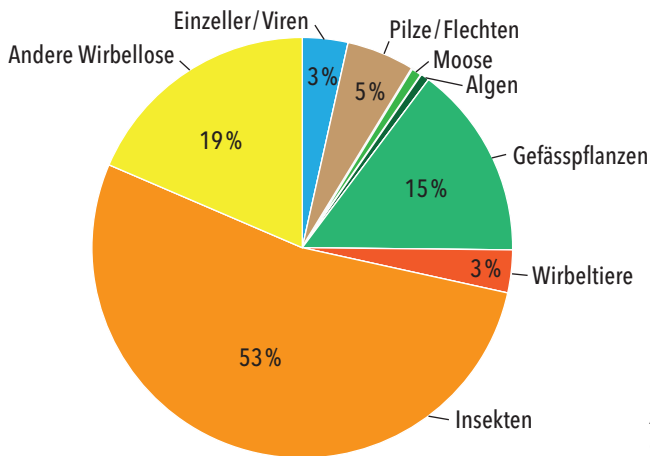
Auch die Individuenzahl der Insekten ist imposant: Allein die Zahl aller Ameisen wird auf mindestens eine Million Mal höher als diejenige der Menschen geschätzt.

Begünstigt durch ihre geringe Grösse, ihre meist kurze Generationsdauer und ihr hohes Vermehrungspotenzial konnten sich die Insekten immer wieder schnell an veränderte Bedingungen anpassen oder katastrophale Ereignisse überstehen. Es gelang ihnen, praktisch sämtliche terrestrischen Lebensräume zu besiedeln: Wiesen, Wälder und Steppen, Wüsten, Gebirge, Gewässer und Gletscher bis hin zu heissen Quellen oder auch menschliche Behausungen und Siedlungen. Nur das Polareis, die höchsten Bergspitzen und die Meeres-tiefen blieben ihnen verwehrt. Ebenso vielfältig wie ihr Lebensraum ist auch ihre Nahrung: Gräser, Blätter, Nadeln und andere grüne Pflanzengewebe, Früchte, Pflanzensaft, Holz, Rinde, verrottendes Pflanzenmaterial, Wirbellose und Wirbeltiere, Kot, Kadaver, Haare, Pilze, Bakterien und sogar Leder, Papier und Wachs werden von Insekten genutzt. Es gibt kaum ein Substrat, das nicht von einer spezialisierten Insektenart verwertet würde.

Praktisch alle organischen Substrate dienen verschiedenen Insekten als Nahrung. Sogar auf dem Niveau einzelner Arten sind unterschiedlichste Ernährungsweisen möglich. So ernährt sich die vor allem auf Ahorn und Linde lebende Rotbeinige Baumwanze (*Pentatoma rufipes*) von Pflanzensaft, aber auch von lebenden und toten Insekten.

>





Anteile der Artenzahlen der bisher bekannten Organismen (Datengrundlage: Chapman 2009).

16

Der Schwerpunkt der in diesem Buch dargestellten Organismen liegt bei den Insekten. An manchen Stellen werden aber auch andere Gliederfüßer mit ähnlicher Lebensweise erwähnt. Die systematische Einteilung der Gliederfüßer hat sich im Verlaufe der Zeit durch neue Erkenntnisse verändert. In diesem Buch wird folgende Systematik verwendet:

Wirbellose (Invertebrata) Tiere ohne Wirbelsäule; Beispiele: Gliederfüßer, Ringelwürmer, Weichtiere

Gliederfüßer (Arthropoda) Wirbellose mit segmentiertem Körper, gegliederten Gliedmassen und Aussenskelett (Exoskelett); Beispiele: Insekten, Tausendfüßer, Krebstiere, Spinnentiere

Insekten (Insecta) Sechsheinige Gliederfüßer mit dreiteiligem Körper und Fühlern (Antennen) sowie äusseren Mundwerkzeugen; Beispiele: Käfer, Schmetterlinge, Libellen

Spinnentiere (Arachnida) Achtbeinige Gliederfüßer mit zweiteiligem Körper; Beispiele: Webspinnen, Weberknechte, Skorpione, Pseudoskorpione, Milben (inklusive Zecken)

1.2 Lebensraum Wald

In Europa ist der Wald der ursprünglichste und ehemals am meisten verbreitete Lebensraumtyp. Nach der letzten Eiszeit war Mitteleuropa zu mindestens drei Vierteln bewaldet, vor allem mit Laubbäumen. Nur Moore, extreme Steilhänge, Küstengebiete und die oberhalb der klimatischen Waldgrenze liegenden Hochlagen waren waldfrei (Mantel 1990). Erst nach Beginn der Waldnutzung durch den Menschen entstanden grössere und dauerhaft waldfreie Flächen. Obwohl die meisten heutigen Wälder durch den Menschen beeinflusst und von der natürlichen Baumarten-Zusammensetzung und Bestandesstruktur mehr oder weniger stark abweichen, sind sie immer noch viel naturnäher als beispielsweise Agrarflächen. Das fast ausschliesslich aus einheimischen Pflanzenarten bestehende Waldökosystem ist stabiler, da es langfristige Zyklen hat und besser gegen Störungen gepuffert ist. Zudem werden in den Wäldern – je



^ Gebirgsnadelwälder weisen weniger Baum- und Straucharten auf als die Laubmischwälder der Tieflagen. Dies bedeutet meist auch eine artenärmere, dafür häufig spezialisierte Insektenfauna.

17

Lichte Laubmischwälder haben eine reichhaltige Insektenfauna.

v



nach Land – keine oder viel weniger umweltgefährdende Stoffe wie Pestizide und Dünger ausgebracht. Die Lebensbedingungen für Organismen in einem Wald sind deshalb relativ konstant, was aber nicht heisst, dass sich lokal nicht auch dramatische Veränderungen infolge von Störungen wie Stürmen oder Feuer einstellen können. Der Strukturreichtum an Habitaten und Mikroklimata, die ausgeprägte dritte Dimension in die Höhe, die relative Stabilität einerseits und ökologische Störungen andererseits haben dazu geführt, dass sich in Wäldern im Verlaufe der Jahrtausende sehr artenreiche Lebensgemeinschaften ausbilden konnten, die in einem komplexen Beziehungsnetz zueinander stehen.

Ein Wald besteht bekanntlich nicht nur aus Bäumen. Diese stellen zwar die grösste Biomasse, ihre Artenzahl ist jedoch im Vergleich zu den anderen Organismen verschwindend klein. Verlässliche Angaben zur Anzahl Waldarten, speziell von Tierarten, sind schwierig zu finden. Das liegt einerseits daran, dass die

Waldbiodiversität erst seit einigen Jahren die nötige Aufmerksamkeit erhalten hat. Andererseits ist nicht so einfach zu definieren, wann eine Art als Waldart bezeichnet werden kann. Gerade bei den Tieren leben viele Arten nur teilweise im Wald. Aus verschiedenen Quellen können für Mitteleuropa als grobe Schätzung folgende Artenzahlen abgeleitet werden: gegen 2000 Gefässpflanzen, etwa 2000 Flechten und Moose, 3000 bis 4000 Grosspilzarten und 300 bis 400 Wirbeltiere. Bei den Gefässpflanzen gibt es genauere Zahlen für Deutschland (rund 1200 Arten; Schmidt *et al.* 2011) und für die Schweiz (700 Arten; Brändli und Bollmann 2015). Bei den Tieren werden für die Schweiz 114 Wirbeltierarten (Säuger, Vögel, Amphibien und Reptilien) als mindestens temporäre Waldbewohner aufgeführt (BUWAL und WSL 2005). Im Vergleich dazu ist die Artenzahl der europäischen Waldinsekten ungleich grösser: Sie kann mit ungefähr 30 000 Arten veranschlagt werden (Wermelinger *et al.* 2013a). Auch im Wald zeigt sich also die Dominanz

Pflanzen- und strukturreiche Waldränder sind auch artenreich in Bezug auf Insekten. Hier treffen sich Arten des Offenlandes und des geschlossenen Waldes.



Der Nagelfleck (*Aglia tau*) ist ein typischer Vertreter von Buchenwäldern. Die Männchen (Bild) fliegen schon kurz nach dem Blattaustrieb auf der Suche nach Weibchen rastlos umher.

>

der Insekten. Trotz ihrer geringen Grösse können sie sogar gewichtsmässig auftrumpfen. Die Biomasse von Insekten in gemässigten Wäldern übersteigt diejenige der Wirbeltiere um das 30- bis 50-Fache (Schowalter 2013). Nur schon die Zweiflügler (Fliegen und Mücken), deren Larven sich mehrheitlich im Boden entwickeln, wiegen schätzungsweise 14 Kilogramm pro Hektar, und Schmetterlingsraupen können bei einer Massenvermehrung ein Gewicht von bis zu einer Tonne pro Hektar erreichen (Duvigneaud 1974). Mit Hunderten von Tonnen pro Hektar übertrumpft die Biomasse der Bäume diejenige der Insekten allerdings klar.

In der Schweiz sind insgesamt 45 890 Organismenarten bekannt (ohne Schleimpilze, niedere Algen und Protozoen; Cordillot und Klaus 2011). Davon gelten 32 000 als Waldarten (Bollmann et al. 2009). Etliche sind allerdings eher Waldrandarten, das heisst, sie leben im Übergangshabitat zwischen Wald und Offenland. Dieses sogenannte Ökoton ist äusserst vielfältig an Mikroklimata, Strukturen, Substraten und Nahrungsangeboten. Davon profitieren insbesondere viele xylobionte (holzbewohnende) Käfer, die für ihre Larvenentwicklung auf Holz angewiesen sind, gleichzeitig aber als adulte Tiere für die Eiproduktion Pollen von Blütenpflanzen als Nahrung brauchen.

Die Zahl der Insektenarten in einem Wald hängt von den klimatischen Bedingungen und von vielen biotischen Faktoren ab. In erster Linie spielt die Baumarten-Zusammensetzung



Die Raupe des Kiefernswärmers (*Sphinx pinastri*) frisst ausschliesslich Kiefernadeln und trägt ein entsprechendes Tarnkleid.

>

eine wichtige Rolle. Laubbäume beherbergen im Allgemeinen deutlich mehr Arten als Nadelgehölze. Besonders reich an Insekten sind Eichen und Weiden, bei den Nadelbäumen liegt die Waldkiefer an der Spitze (Kennedy und Southwood 1984). Eichen werden von etwa 5000 bis 6000 Arten besiedelt und Kiefern von 1500 bis 2000 Arten (Dajoz 1998). Nur wenige Arten besiedeln sowohl Nadel- als auch Laubbäume.

Ebenfalls wichtig ist der Lichteinfall ins Waldesinnere. In lichten Wäldern herrscht ein wärmeres Mikroklima, und die Bodenvegetation von Kräutern und Gräsern ist vielfältiger, was eine entsprechende Insektenfauna zur Folge hat. Wichtig ist auch die sogenannte Habitattradition, was den Umstand bezeichnet, dass ein Wald schon seit langer Zeit in einer bestimmten Zusammensetzung besteht

und sich damit eine entsprechende Insektenfauna entwickeln und anpassen konnte.

1.3 Die wichtigsten Insektengruppen im Wald

Taxonomische Gruppen

Die meisten Vertreter der rund 30 einheimischen Insektenordnungen kommen auch im Wald vor. Am artenreichsten sind die Käfer mit nach Fauna Europaea (De Jong *et al.* 2014) rund 28000 europäischen Arten (Schweiz: 6150 Arten; BAFU 2011). Käfer haben extrem unterschiedliche Lebensweisen. So stehen im Wald neben pflanzlicher Nahrung auch Moose, Pilze, Flechten sowie Kot und Aas auf dem Speiseplan verschiedener Käfer. Viele Arten ernähren sich räuberisch von anderen Insekten und weiteren Wirbellosen. Zu den Käfern gehören auch die bedeutendsten Schadinsekten in Nadelwäldern, nämlich die Borkenkäfer.

Viele Gruppen – auch die Borkenkäfer – sind wichtig beim Abbau von toter organischer Substanz, speziell von Holz. Hier sind sie von der Besiedlung von frisch abgestorbenen Bäumen bis zu Holzmulm mit spezialisierten Arten präsent.

Ebenso beeindruckend sind Artenzahl und Lebensweisen von Zweiflüglern (Europa: 25000 Arten, Schweiz: 7100). Auch sie ernähren sich pflanzlich, räuberisch, parasitisch oder von toter Materie. Wichtige und augenfällige Funktionen in Waldökosystemen leisten Zweiflügler als Bestäuber verschiedenster Blütenpflanzen und als Besiedler und Abbauer von

- ◀ Diese zwei fast gleich aussehenden Prachtkäferarten sind nahe verwandt. Ihre Larven entwickeln sich aber auf völlig unterschiedlichen Baumarten: Diejenige des Goldgruben-Eichenprachtkäfers (*Chrysobothris affinis*; oben) lebt unter der Rinde verschiedener Laubbäume, während die Larve des Goldpunkt-Gebirgsprachtkäfers (*Chrysobothris chrysostigma*; unten) vor allem Fichtenrinde frisst.





^
Unter den vielen Käferarten im Wald ist das zu den Blattkäfern gehörende Maiglöckchenhähnchen (*Lilioceris merdigera*) ein auffälliger Farbtupfer im Blättermeer des Bärlauchs. Seine Larven fressen auf der Unterseite von Bärlauchblättern.

21

Die zu den Zweiflüglern gehörende Riesenschnake (*Tipula maxima*) ist mit einer Flügelspannweite bis fast sieben Zentimeter die grösste einheimische Schnakenart. Sie kommt an feuchten Stellen entlang von Bachläufen vor. Ihre Larven entwickeln sich im Boden von sumpfigen Ufern.



toter pflanzlicher und tierischer Substanz. Zudem parasitieren einige Zweiflügler wichtige phytophage (pflanzenfressende) Insekten. Ihre ökonomische Bedeutung als potenzielle Schädlinge hingegen ist gering.

Mit etwa 24000 europäischen Arten (Schweiz: 6500) gehören auch die Hautflügler zu den artenreichsten Ordnungen. Unter ihnen sind im Wald vor allem die vielen parasitisch lebenden Schlupfwespen und die Ameisen wichtig. Sie spielen bei der Regulation von anderen Insektenpopulationen eine bedeutende Rolle. Zudem sind viele Wildbienen wichtige Bestäuber von Blütenpflanzen. Die sogenannten Afterraupen einiger Blattwespen können in Nadelholz-Kulturen auch schädlich werden, während bei den Holzwespen nur *Sirex noctilio* nach ihrer Verschleppung von Europa auf andere Kontinente wirtschaftlich bedeutende Schäden verursacht. Auffällig sind die oft markant gefärbten Gallen der Gallwespen, die für das Wachstum der Wirtspflanzen allerdings unbedeutend sind.

Die Larven (Raupen) von Schmetterlingen sind fast ausnahmslos Pflanzenfresser (Herbivoren). Vor allem zahlreiche Arten von Nachtfaltern halten sich im Wald auf. Ihre Raupen ernähren sich von Kräutern, Gräsern, Laub oder Nadeln. Zu den Nachtfaltern gehören auch einige klassische Forstschädlinge, die unter bestimmten Bedingungen zur Massenvermehrung übergehen und damit schädlich werden können. Dazu gehören die Trägspinner (*Lymantriinae*), die Frostspanner (*Erannis defoliaria*, *Operophtera brumata*), der Eichenwickler (*Tortrix viridana*) oder die Forleule (*Panolis flammea*). Die Zahl der Tagfalter im Wald ist eher bescheiden. Einige davon – wie der Gelbringfalter (*Lopinga achine*) – stehen allerdings auf der Roten Liste der gefährdeten Arten.

Auch kleinere Gruppen wie die Wanzen und Pflanzenläuse haben zahlreiche Vertreter im Wald und an Waldrändern. Sie besitzen einen Saugrüssel und ernähren sich meist von Pflanzensaft. Einige Wanzen leben räuberisch

Während ihre Larven Pflanzenfresser sind, lebt die adulte Blattwespe *Rhogogaster punctulata* räuberisch. Hier hat sie einen Taghaft (*Hemerobius humulinus*) erbeutet.

✓



von anderen Insekten. Eine artenarme, aber wichtige Ordnung bilden die Springschwänze, die im Boden tote organische Substanz (Detritus) verwerten. Mit ihren riesigen Individuenzahlen sind sie für die Bildung von Waldboden äusserst wichtig.

Ernährungstypen

Insekten können nach ihrer Ernährungsweise in verschiedene Gilden eingeteilt werden. Es gibt blatt-, nadel-, kraut- oder grasfressende Arten, die sogenannten Entlauber (Phyllophage). Sie ernähren sich von grünen, lebenden Pflanzenteilen. Dazu gehören vor allem die Raupen von Schmetterlingen und Blattwespen, viele Heuschrecken und bestimmte Fliegen- und Käfergruppen. Ebenfalls von lebenden Pflanzen ernähren sich die Pflanzensaftsauger. Zu ihnen gehören die Pflanzensäuglause, viele Wanzen, die Zikaden, Thripse und Spinnmilben. Unter xylophagen Arten ver-



^ Die Springschwänze sind winzige Tiere, deren Nahrung meist aus pflanzlichen Abfallstoffen besteht und die daher wichtige Humusbildner sind. Der zu den Springschwänzen gehörende Schneefloh (*Ceratophysella sigillata*) ernährt sich allerdings von Algen.

23

Von den Tagfaltern gelten nur wenige als Waldarten. Der C-Falter (*Polygonia c-album*) überwintert als Adulttier und ist im Frühling einer der ersten Schmetterlinge. Seine Raupen fressen unter anderem an Ulmen, Weiden und Haseln.





Schmetterlingsraupen gehören zu den typischen herbivoren Insekten im Wald. Durch ihren Frass an grünem Pflanzengewebe beschleunigen sie den Nährstoffumsatz.

steht man solche, die Rinde oder Holz fressen. Dazu gehören viele Käfer, zum Beispiel die Borken-, Pracht- und Bockkäfer. Xylophage gibt es auch bei den Hautflüglern (zum Beispiel die Holzwespen), bei den Zweiflüglern und sogar bei den Schmetterlingen (zum Beispiel der Weidenbohrer [*Cossus cossus*]). Spezialisierte Käfer und Zweiflügler ernähren sich als sogenannte Fungivore von Pilzgewebe. Zu den oben erwähnten Detritusfressern (auch Saprophage genannt) gehören nicht nur Mückenlarven und Springschwänze, sondern auch Aas besiedelnde Käfer oder Fliegen. Zwei weitere wichtige Gruppen stellen die räuberischen und parasitischen Arten dar: Während die Räuber taxonomisch äusserst heterogen sind (siehe Kapitel 8), gehören die parasitischen Arten vor allem zu den Hautflüg-

lern (Schlupfwespen im weitesten Sinne), zu den Fliegen und zu den Milben. Geeignete Arten unter diesen natürlichen Feinden werden auch – vor allem in der Landwirtschaft – in der biologischen Bekämpfung von Schadorganismen eingesetzt.

Eine weitere Gruppierung kann zum Beispiel aufgrund der Lebensweise gemacht werden. So sind die Gallbildner dadurch charakterisiert, dass sie sich in speziellen Pflanzenwucherungen entwickeln, die durch Abgabe von pflanzenhormonartigen Stoffen der Gallbildner ausgelöst werden. Diese besondere Art der Phytophagie hat sich in unterschiedlichsten taxonomischen Einheiten entwickelt, so zum Beispiel bei den Gallwespen, Gallmücken, gewissen Blattwespen, Pflanzenläusen, Käfern und bei den Gallmilben. Hoch



^
Gallen der Grossen Buchenblattgallmücke (*Mikiola fagi*). Diese Gallmückenart erzeugt auffällige Gallen ausschliesslich auf Buchenblättern. Die Larven entwickeln sich im Innern der Gallen und fressen vom laufend nachwachsenden Pflanzengewebe.

25

spezialisierte Gruppen sind die staatenbildenden Insekten mit einer Aufgabenaufteilung auf verschiedene Kasten. In Mitteleuropa beschränkt sich die soziale Lebensweise auf Bienen, Wespen und Ameisen, in Südeuropa kommen noch die Termiten dazu.

wirtschaftliche Bedeutung für den Menschen. In den späteren Kapiteln werden diese Aspekte detailliert beschrieben.

1.4 Ökologische Funktionen und wirtschaftliche Bedeutung

Infolge ihrer lang dauernden Evolution und ihrer Präsenz in fast allen Ökosystemen üben die Insekten verschiedenste wichtige ökologische Funktionen aus. Die folgenden Abschnitte bieten eine erste Übersicht über die vielfältigen Funktionen von Insekten im Lebensraum Wald einerseits und andererseits ihre

Ökologische Funktionen

Organismen können aufgrund ihrer «funktionellen Eigenschaften» zu Gruppen mit ähnlichen ökologischen Rollen zusammengefasst werden. Die Einteilung kann unter anderem aufgrund der benötigten Ressourcen erfolgen, also zum Beispiel in Pflanzenfresser (Herbivoren), Bestäuber, Räuber und Abfallfresser (Detritivoren). Dabei kann eine Art je nach Stadium zu verschiedenen funktionellen Gruppen (= Gilden) gehören. Die Schmetterlinge beispielsweise sind als Raupen herbi-



26

^
Nicht nur abgestorbenes Pflanzenmaterial, sondern auch tierisches Aas wird von detritusfressenden Insekten abgebaut. Im Bild der Kadaver einer Gämse mit verschiedenen Fliegen und Aaskäfern.

^
Zwei funktionelle Gruppen in einem Bild: Eine Wildbiene (*Andrena bicolor*) als wichtige Bestäuberin von Sträuchern und Kräutern ist der räuberischen Krabbenspinne *Ozyptila atomaria* zum Opfer gefallen.

Borkenkäfer können ganz unterschiedliche Bedeutung haben. Als Pionierbesiedler leiten sie bei abgestorbenen Bäumen den Abbauprozess ein. Sie können aber auch Pilzkrankheiten übertragen oder unter bestimmten Bedingungen gesunde Bäume befallen und dadurch die Häufigkeit von Baumarten beeinflussen. Im Bild die Frassspuren des Kleinen Ulmensplintkäfers (*Scolytus multistriatus*).

v



vor, zählen als adulte Falter aber oft zu den Bestäubern.

Eine der bekanntesten Rollen spielen Insekten als Bestäuber von Blütenpflanzen. Vor allem Sträucher und Krautpflanzen sind auf die Bestäubung durch Insekten angewiesen (siehe Kapitel 2). Herbivore Insekten beschleunigen durch Fressen oder Saugen den Umsatz von pflanzlichen Energieträgern und Nährstoffen (Kapitel 3). Der Abbau des Holzes abgestorbener Bäume oder Baumteile wird durch holzfressende Insekten beschleunigt (Kapitel 4). Auch Kadaver und Ausscheidungen von Tieren werden durch spezialisierte Gruppen von Aas- und Detritusfressern abgebaut (Kapitel 5). Im Boden tragen Insekten, Milben, Asseln und Doppelfüßer zur Bodenbildung und Bodenfruchtbarkeit bei (Kapitel 6). Die Wirbellosen selber dienen anderen Organismen als Nahrung. Vor allem Wirbeltiere wie zum Beispiel Vögel, Fledermäuse oder Insektenfresser sowie zahlreiche Mikroorganismen leben direkt von Insekten und anderen Gliederfüßern (Kapitel 7). Insekten sind auch wichtige Regulatoren: Eine riesige Zahl räuberischer und parasitischer Arten halten als natürliche Feinde von potenziell schädlichen Herbivoren deren Populationsdichten auf einem «normalen», nachhaltigen Niveau (Kapitel 8 bis 10). Gewisse Pilze, wenig mobile Milben und andere Wirbellose sind auf flugfähige Insektenarten angewiesen, um sich in einem Habitat auszubreiten oder in neue Habitate zu gelangen (Kapitel 11). Der Befall von lebenden Bäumen ist nicht immer als Scha-

den einzustufen. Wenn Insekten kranke und geschwächte Bäume besiedeln und zum Absterben bringen, wird letztlich die Gesundheit («Vitalität») eines Waldes erhöht (Kapitel 12). Einzelne Arten sind nach einer Massenvermehrung in der Lage, ganze Landschaften zu verändern und neue Entwicklungen einzuleiten (Kapitel 13).

Wirtschaftliche Bedeutung

Nur wenige Insekten haben für den Menschen eine direkte wirtschaftliche Bedeutung. Einige Arten sind aus menschlicher Sicht Schädlinge, wenn sie für uns wichtige Produkte und Leistungen eines Waldes in grösserem Stil beeinträchtigen. Dies sind vor allem Borkenkäfer und Schmetterlingsraupen (Kapitel 14). Es werden aber nicht nur wichtige Ressourcen geschädigt, auch die Gesundheit des Menschen selber kann durch gewisse Insekten und Zecken beeinträchtigt werden (Kapitel 15). Umgekehrt liefern Insekten Produkte, die der

27

Borkenkäfer, speziell der Buchdrucker (*Ips typographus*), gehören zu den wirtschaftlich bedeutendsten Schadorganismen im Wald. Eine Massenvermehrung dieses Käfers kann zu grossflächigem Absterben von Fichten führen, was für die Waldbesitzer einen materiellen und für die Anwohner und Waldbesucher einen ideellen Verlust bedeutet und die Schutzwirkung eines Waldes auf lange Zeit beeinträchtigt.

>



Mensch direkt als Nahrungsmittel (zum Beispiel Honig) oder Rohstoff für verschiedenste Anwendungen nutzt (zum Beispiel Seide, Wachs; Kapitel 16). In gesonderten Kapiteln wird die Bedeutung von neu eingeschleppten

Insektenarten für den Wald (Kapitel 17) und von gefährdeten Arten für den Naturschutz (Kapitel 18) behandelt. Weitere kulturelle und idelle Werte von Waldinsekten bleiben in diesem Buch aber unberücksichtigt.

28

Funktionen von Insekten im Wald	Bedeutung von Waldinsekten für den Menschen
Wie in fast jedem Ökosystem haben Insekten und andere Arthropoden auch im Lebensraum Wald vielfältige Funktionen. Sie werden in den folgenden Kapiteln dieses Buches näher erläutert. Insekten spielen eine Rolle – als Bestäuber und Samenverbreiter bei Blütenpflanzen (Kap. 2) – beim Umsatz von Pflanzenmasse (Kap. 3) – beim Abbau von Holz (Kap. 4) – beim Abbau von tierischen Abfällen (Kap. 5) – bei der Bodenbildung und Bodenfruchtbarkeit (Kap. 6) – als Nahrung und Energiequelle für andere Organismen (Kap. 7) – als natürliche Feinde von potenziellen Schadorganismen (Kap. 8 bis 10) – als Transportmittel für andere Organismen (Kap. 11) – beim Erhalten der Waldvitalität (Kap. 12) – als «Ökosystem-Ingenieure» beim Gestalten von Landschaften (Kap. 13)	Einige wenige Arten können für den Menschen direkte wirtschaftliche oder gesundheitliche Bedeutung haben – als Verursacher von Schäden (Kap. 14) – durch Beeinträchtigung der menschlichen Gesundheit (Kap. 15) – als Hersteller von nützlichen Produkten (Kap. 16) – als neu eingeschleppte Organismen (Kap. 17) – mit spezieller Bedeutung im Naturschutz (Kap. 18)

Insekten und Pflanzenvermehrung

Im Verlaufe der Evolution haben sich vielfältige Beziehungen zwischen Pflanzen und Insekten entwickelt. Zu Beginn waren die Pflanzen in erster Linie Nahrung für die herbivoren Insekten. Vor rund 100 Millionen Jahren begannen verschiedene Pflanzen, die Häufigkeit und Vielfalt der Insekten zu ihren Gunsten zu nutzen. Insekten übernahmen bei vielen «modernen» Pflanzen den Transport des Pollens zwischen den Blüten und die Bestäubung der weiblichen Blütenorgane. Möglicherweise gab es eine Insektenbestäubung sogar schon vor 300 Millionen Jahren bei heute ausgestorbenen Nicht-Blütenpflanzen (Ollerton und Coulthard 2009). Manche Pflanzen spezialisierten sich im Laufe der Zeit auf einzelne Insektengruppen, um auch die sonst eher zufällige Verbreitung ihrer Samen effizienter zu gestalten.

Schwebfliegen gehören zu den häufigsten Bestäubern von Waldpflanzen. Die Behaarte Schwebfliege (*Syrphus torvus*) lebt bevorzugt in Wäldern. Sie fliegt schon früh im Jahr und ist deshalb eine häufige Besucherin des früh blühenden Spitzahorns.



2.1 Bestäubung von Blüten

Das Bestäuben von Blütenpflanzen stellt eine der wichtigsten Ökosystem-Leistungen der Insekten dar. Dies ist vor allem in der Landwirtschaft extrem wichtig, hängen doch zum Beispiel in Europa 84 Prozent aller Kulturpflanzen mindestens teilweise von der Bestäubung durch Insekten ab (Williams 1994). Die Bestäubung durch Bienen und Hummeln wird in Feld- und Obstkulturen sowie in Gewächshäusern auch auf kommerzieller Basis durchgeführt. Allerdings wird nur etwa die Hälfte der Bestäuberleistung von diesen Bienen erbracht. Für die zweite Hälfte sind andere Insekten verantwortlich, und diese sorgen erst noch für einen besseren Fruchtansatz (Rader et al. 2016). Im Wald werden 80 Prozent aller Bäume und Sträucher sowie die Gräser durch den Wind bestäubt (Anemophilie). Dies ist die

ursprüngliche Art der Bestäubung und findet entsprechend vor allem bei den «primitiven» Nadelgehölzen mit meistens eingeschlechtigen Blüten statt. Aber auch häufige Laubbäume wie Esche, Buche, Eiche, Erle, Pappel, Ulme, teilweise Edelkastanie sowie – als einer der wenigen Sträucher – die Hasel lassen ihren Pollen vom Wind verbreiten. Damit nicht das Laub die Verbreitung behindert, blühen die meisten dieser Arten vor oder beim Laubaustrieb.

Da bei der Windbestäubung der Pollen nur zufällig auf die Blüten der richtigen Pflanzenart gelangt, sind einige Waldbaumarten im windarmen Waldesinnern und vor allem kleinwüchsige Arten an Waldrändern auf Insektenbestäubung spezialisiert (Zoophilie). Insekten besuchen gezielt Blüten und übertragen dabei den Pollen. Insektenbestäubte Bäume sind beispielsweise Ahorn, Kirsche, Weide, Linde und Vogelbeere, zudem Sträucher wie Schwarz-, Weiss- und Kreuzdorn oder Hartriegel. Die Krautpflanzen am Waldboden werden ebenfalls durch Insekten bestäubt. Im Verlaufe der Evolution gelang es diesen Pflanzen, die Insekten mit Farben, Düften und Nektar erfolgreich anzulocken und damit einen Vorteil gegenüber ihren Konkurrenten herauszuholen. Fast alle insektenbestäubten Pflanzen besitzen deshalb grosse Blüten mit leuchtenden Farben (vielfach Weiss oder Gelb) und wohlriechenden Duftstoffen. Zusätzlich investieren sie Assimilate (Photosynthese-Produkte) in die Produktion von Nektar als nahrhafter Kohlehydratquelle, welche die Blütenbesucher als «Betriebsenergie» nutzen können. Diese Beziehung zwischen Pflanzen und Insekten stellt eine Symbiose dar: Die Pflanze stellt den Bestäubern Nahrung in Form von Blütenstaub und Nektar zur Verfügung, und der Treffpunkt bei den Blüten erleichtert den Insekten, Partner zu finden. Als Gegenleistung

- ◀ Mit leuchtenden Blüten und Nektar locken die Sträucher und Krautpflanzen verschiedene Insekten für das Übertragen des Pollens an.





^
Die Hain-Schwebfliege (*Episyrphus balteatus*) ist eine der häufigsten und verbreitetsten Schwebfliegen und damit eine wichtige Blüten-Bestäuberin. Ihre Larven leben räuberisch von Blattläusen. Sie werden auch Winterschwebfliegen genannt, da die überwinternden Weibchen an milden Tagen aus ihren Verstecken hervorkommen.

31

transportieren die Insekten Pollen zu Blüten der gleichen Pflanzenart. Pollen ist ein sehr nahrhaftes Substrat aus Proteinen, angereichert mit Stärke, Fetten und Mineralien. Die Insektenweibchen benötigen dabei wegen der Produktion ihrer Eier mehr Pollen als die Männchen.

Die meisten Blütenbesucher wie Honigbienen, Käfer oder Fliegen sind eher Generalisten, das heisst, sie besuchen Blüten der verschiedensten Pflanzenarten und übertragen den Pollen dabei auch auf artfremde Blüten, wo dieser natürlich wirkungslos bleibt. Die Pollenfresser (z.B. Käfer) suchen Blüten wegen des Pollens als Nahrungsquelle auf. Die Nektarsauger (z.B. Fliegen und Nachtfalter) besuchen die Blüten des Nektars wegen. Die meisten übertragen Pollen dabei eher zufällig.

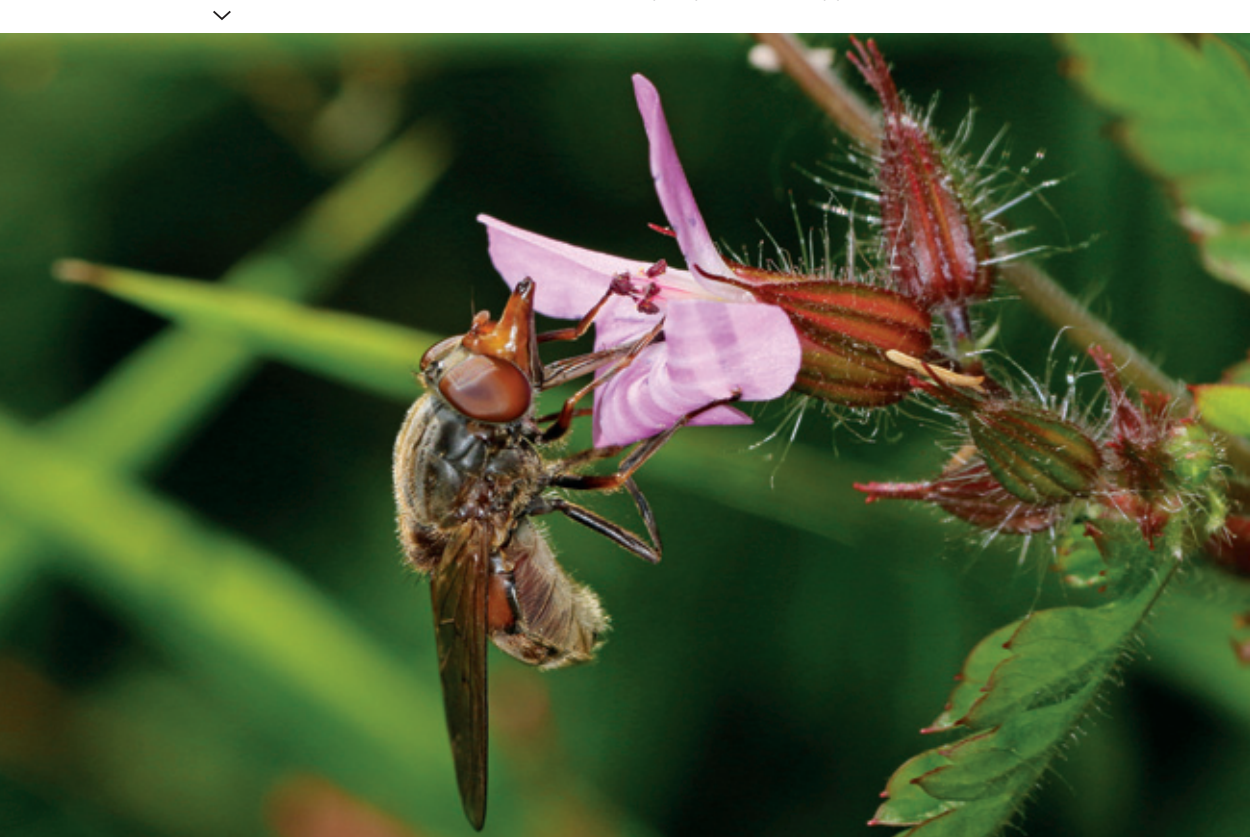
Im Verlaufe der Evolution passten aber viele Pflanzen den Bau ihrer Blüten an die besten Bestäuber an, indem sie den lohnenden Nektar nur solchen Insekten zur Verfügung stellten, die ihren Pollen auch effizient aufnehmen, transportieren und auf Blüten derselben Art übertragen. Dadurch muss die Pflanze weniger Pollen produzieren und folglich weniger Energie investieren. Dieser Selektionsdruck führte zur Ausbildung von spezialisierten Insektenarten mit längerem Rüssel, mit dem sie den tief in der Blüte verborgenen Nektar zu erreichen vermögen und dadurch im Vorteil gegenüber Arten mit kurzem Rüssel sind. Aus diesem Grund können manche Pflanzen nur noch von ganz bestimmten Wildbienen oder Nachtfaltern mit entsprechend langem Saugrüssel bestäubt werden.



32

^
Die Gemeine Keilfleck-Schwebfliege (*Eristalis pertinax*) ist eine der häufigsten Schwebfliegen und kommt im Wald und vielen anderen Habitaten vor. Ihre Larven entwickeln sich im Schlamm von Wassertümpeln, die adulten Fliegen besuchen die verschiedensten Blüten.
v

Den längsten Rüssel unter den Schwebfliegen besitzt die Gemeine Schnauzenschwebfliege (*Rhingia campestris*). Damit kann sie auch den tief im Innern der Blüten liegenden Nektar erreichen. Der lange Rüssel wird in Ruhe in den Fortsatz an der Kopfkapsel eingeklappt.





Ein Wollschweber (*Bombylius* sp.) nascht am Pollen eines Buschwindröschens. Die Krautflora der Wälder und Waldränder wird von Insekten bestäubt.

Einige Orchideen lassen sich bestäuben, indem sie durch perfekte Imitation von Form, Farbe und Duft der Geschlechtspartner verschiedene Arten von Bienen und Hummeln zur vermeintlichen Begattung verführen. Dabei wird Pollen zwischen Orchideen und Bienen übertragen, ohne dass die Insekten mit Nektar belohnt werden. Ähnliches geschieht bei Pflanzen, die nach Kot oder Aas riechen und damit Fliegen und Käfer als Pollenüberträger anlocken.

Schwebfliegen

Die häufigsten Bestäuber im Wald sind die Schwebfliegen (Syrphidae), die vor allem von gelben Blüten angelockt werden. Diese Fliegen sind vorwiegend an besonnten und warmen Stellen in lichten Wäldern, an Wald- und

Wegrändern oder in Lichtungen zu finden und leben von Nektar, Pollen und Honigtau. Beim Blütenbesuch übertragen sie passiv auch Pollen. Die Länge ihrer Saugrüssel befähigt sie dabei zur Nahrungsaufnahme in unterschiedlichen Blütentypen. Die Schnauzenschwebfliegen (*Rhingia* spp.) zum Beispiel können dank ihrer 12 Millimeter langen Rüssel auch Lippenblütler besuchen, deren Nektarien (nektarproduzierende Drüsen) anderen Fliegen nicht zugänglich sind. Einige Schwebfliegen haben lange, teilweise gegabelte oder gekräuselte Haare, in denen der Pollen gut hängen bleibt. Die meisten Pollenkörner werden mit den Beinen ausgekämmt und aufgenommen, ein Teil bleibt aber zurück und wird auf den Narben der nächsten Blüten abgestreift. Die Larven von Schwebfliegen hingegen haben ganz unterschiedliche Lebensweisen. Sie entwickeln sich in feuchten Baumhöhlen, in verrottendem



^ Wildbienen wie die Weiden-Sandbiene (*Andrena vaga*) sind mit ihrem pelzigen Körper gute Überträger von Pollen. Die Weiden-Sandbiene legt ihre Brutzellen in sandigen Böden an.

Material oder Kot, leben räuberisch von Blattläusen oder als Schmarotzer in Wespen- und Bienennestern (siehe Kapitel 8.1).

Bienen

Sehr wichtige Bestäuber sind (Wild-)Bienen und Hummeln, weil sie Nektar und Pollen nicht nur für sich selber benötigen, sondern auch für die Fütterung ihrer Brut. Eine einzelne Biene besucht und bestäubt während eines einzigen Tages rund 1000 Blüten (Pimentel 1975). Honigbienen (*Apis mellifera*) allein wären nicht in der Lage, sämtliche Blüten in unserer Kultur- und Naturlandschaft zu bestäuben. Deshalb ist die Vielfalt und Häufigkeit der 615 in der Schweiz einheimischen Wildbienenarten (Amiet und Krebs 2012) für die Pflanzenbestäubung von herausragender

Bedeutung. Die meisten Wildbienen kommen im blüten- und strukturreichen Offenland vor, im Wald sind sie auf warme, besonnte Standorte wie Weg- und Waldränder mit reichem Blütenangebot beschränkt. In lichtarmen Hochwäldern fehlen sie weitgehend. Sowohl für die Aufnahme von Nektar als auch für die Ernte von Pollen entwickelten die Bienen spezielle Einrichtungen. Da die Nektarien in den Blüten bei den verschiedenen Pflanzenarten unterschiedlich tief in der Blüte verborgen sind, bildeten die Bienen auch unterschiedlich lange Saugrüssel aus. Bienenarten mit langen Rüsseln können tief liegenden Nektar

> Die Rote Mauerbiene (*Osmia rufa*) kommt an Waldrändern und in Waldlichtungen vor, wo das Blütenangebot gross ist. Sie streift den Pollen mit ihrer gelben Bauchbürste von den Blüten und transportiert ihn darin zum Nest. Dieses besteht aus hintereinanderliegenden Brutzellen in Hohlräumen, zum Beispiel alten Käferfrassgängen im Holz. In jede Zelle legt die Biene ein Ei und versorgt es mit Pollen.





^ Eine Erdhummel (*Bombus terrestris*) sammelt auf Blüten des Waldgeissbarts Pollen. Dieser wird an die Hinterbeine geklebt und so ins Nest transportiert.



tar erreichen und besuchen entsprechende Blüten, während die kurzrüssligen Bienen andere Pflanzenarten mit besser zugänglichem Nektar anfliegen. Die Rüssellänge reicht dabei von 1 Millimeter (Maskenbienen, *Hylaeus* spp.) bis über 2 Zentimeter (Hummeln, *Bombus* spp.). Die meisten Wildbienen und auch die Honigbiene besuchen Blüten vieler verschiedener Pflanzenarten, was man als polylektisch bezeichnet. Einige sogenannt oligolektische Wildbienenarten sind auf wenige Pflanzengattungen spezialisiert und damit an das Vorkommen dieser Pflanzen gebunden.

Der Pollen wird auf unterschiedlichste Weise gesammelt. Wildbienen sammeln je nach Art mit den Beinen, den Mundwerkzeugen, dem Kopf oder dem Hinterleib. Häufig

- < Die domestizierten Honigbienen (*Apis mellifera*) sind auch in lichten Wäldern und an Waldrändern wichtige Bestäuber. Gut sichtbar sind der in die Ahornblüte vorgestreckte Rüssel, die pollenbepuderte Stirn und die sogenannten Höschen mit dem gesammelten Pollen an den Hinterbeinen.