

---

# Holzbewohnende Insekten und Pilze in der Weichholzaue

## Einleitung

Weichholzaunen sind als extrazonale Standorte mit dynamischen Standortfaktoren Extremlebensräume, die im Laufe der Evolutionsgeschichte eine selektive Anpassung typischer Organismengruppen erfuhren. In Bezug auf xylobionte Insekten und Pilze sind folgende Parameter bestimmend:

- Mikroklimatische Standorteigenschaften und Exposition;
- Sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe und die Holzstruktur der den Gehölzbestand prägenden Pappeln und Weiden;
- Art und Entwicklungsrichtung der Alterungs- und Absterbeprozesse;
- Art der Pilzbesiedlung und die Stadien der Abbausukzession;
- Alter und Volumen der Stämme;
- Flächengröße, Alter, Vernetzungsgrad und historische Entwicklung des Baumbestandes.

Flussniederungen wie das Odertal zeichnen sich durch Jahresgänge des Temperaturverlaufs und der Luftfeuchte aus, die sich deutlich vom Umland unterscheiden. Eine hohe Wärmetönung tagsüber steht in Kontrast zu vergleichsweise rascher Abkühlung, frühem Taufall und häufiger Nebelbildung. Die Kombination mikroklimatischer Besonderheiten wird durch Expositionsvarianten ergänzt, die auf ein Mosaik von Übergangsbereichen zwischen Wasserflächen, Uferbiotopen, Verlandungszonen, Sukzessionsflächen und heterogen strukturierten Gehölzbeständen zurückzuführen sind.

## Biochemisch-strukturelle Faktoren und Frischholzbesiedler

Auengehölze wie Silberweiden und Schwarzpappeln zeichnen sich durch eine spezifische Biochemie und Holzstruktur aus, die im Laufe der Evolutionsgeschichte zu einer selektiven Anpassung bestimmter Arten holzbewohnender Insekten und Pilze führte (vgl. z. B. GLAUCHE 1991). Dies betrifft besonders die Nutzer lebender Stämme, Äste und Zweige, da nur solche Bereiche über die gesamte Bandbreite der sekundären Pflanzeninhaltsstoffe verfügen. Unter den Frischholzbewohnern finden sich darüber hinaus Holzinsektenarten, die wie die rindenbrütenden Borkenkäfer den Beginn der hauptsächlich pilzvermittelten Abbaukette repräsentieren. Die Grenzen zu den myzelabhängigen Arten sind oftmals fließend: Die holzbrütenden Borkenkäfer und die Mehrzahl der Holzwespen bringen Pilzsymbionten ins austrocknende Holz ein, ohne die eine erfolgreiche Entwicklung der Larven nicht möglich ist; bei einer Reihe von Bockkäfern dürfte eine zunehmende Verpilzung des Substrates im Laufe der oft mehrjährigen Larvalentwicklung ebenfalls von Bedeutung sein.

Der metallisch schillernde Grüne Weidenprachtkäfer *Scinitillatrix dives* (bis 15 mm) entwickelt sich in lebenden Ästen von etwa 2-5 cm Durchmesser verschiedener *Salix*-Arten, jedoch nicht in *Salix alba* (*Salix purpurea*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. aurita*, *S. elaeagnos*, *S. nigricans*, *S. daphnoides*). Die Larve legt unter der Borke zunächst einen Quergang an, der die Pflanze zur Bildung von kallusartigem Reaktionsgewebe anregt. In der solcherart entstandenen, knotigen Anschwellung nagt die Larve einen Platzgang, wobei sie sich vom üppig wuchernden Rinden- und Splintgewebe ernährt. Als systematische Verfolger der Entwicklungsstadien des Käfers treten neben Schlupfwespen die Larven des Weidenglasflüglers *Synanthedon formicaeformis* auf (vgl. HELLRIGL 1984, BETTAG 1987). Weitere Frischholzspezialisten an Salicaceen unter den Prachtkäfern sind z. B. *Agrilus guérini*, *Agrilus subauratus* und *Agrilus acutangulus* (HELLRIGL 1978).

## Arten der Alterungs- und Abbausukzession

Alterungs- und Absterbeprozesse an Bäumen treten in einigen Varianten auf. Als Grobklassifizierung lassen sich die allmähliche Seneszenz des lebenden Baumes und der plötzliche Tod z. B. durch die Einwirkung eines Hochwassers oder eines Sturmes unterscheiden. Die Rückführung des Holzkörpers in die Nährstoffkreisläufe beginnt oft am stehenden, lebenden Stamm, der über Astausrisse, Teilkronenbrüche, absterbende Starkäste, Zwieselabrisse, Blitzrinnen, Schürfrinnen, Rissbildungen, Teilentwurzelung, Trockenstress oder den Bruthöhlenbau des Schwarzspechtes von diversen Funktionsträgern der Waldökosysteme besiedelt wird. Die Zahl der Habitatspezialisten mitteleuropäischer Holzbiozönosen ist hoch, weil sich im Laufe der seit über 300 Millionen Jahren andauernden Evolutionsgeschichte der Wälder für die Vielzahl der darin anfallenden Substratvarianten eigene Zuständigkeiten und Arbeitsteilungen herausgebildet haben: Allein für die *Salix*-Arten lassen sich im Gebiet des Landes Brandenburg 550 Arten xylobionter, xylomycetobionter und xylodetriticoler Käferarten benennen.

Der jeweilige Alterungs- bzw. Abbauprozess gibt in Verbindung mit einer spezifischen Pilzbesiedlung die Eignung definierter Einzelstrukturen für die Ansiedlung bestimmter Artenspektren vor. Ausschlusseffekte sind ebenso vorhanden, wie mehr oder weniger ausgeprägte Überlappungen des Besiedlungspotenzials.

## Die naturschutzfachliche Bedeutung anbrüchiger Bäume

(vgl. z. B. MÖLLER 1993, KLAUSNITZER 1996)

Mit anbrüchigen Bäumen sind einerseits Stämme mit weitgehend intakter Krone gemeint, die schon vermorschte Areale, Höhlungen, große Aststümpfe oder austrocknende Kronenteile aufweisen. Besonders in überdurchschnittlich alten, naturnahen Wäldern findet man darüber hinaus mehr oder weniger hohe Reststämme, die nach dem Bruch der Hauptkrone Sekundärkronen ausbilden konnten bzw. die noch über längere Zeiträume assimilierende Seitenäste tragen: Ein Effekt, den man bei der Silberweide und auch bei der Schwarzpappel regelmässig beobachten kann.

Die Bedeutung anbrüchiger Bäume für eine spezifische Holzfauna und Pilzflora geht einerseits auf den kaum gestörten Transpirationsstrom zurück. Der Transport einer wässrigen Nährstofflösung vom Wurzelraum in die Krone sorgt für eine konstante Durchfeuchtung der vermorschten Stammbereiche bzw. der Innenwände von Stammhöhlungen, wobei aktive Pilzmyzelien eventuell eine zusätzliche Rolle spielen. Als weitere Versorgungsquelle wirkt der Transportstrom, der in der Gegenrichtung Photosyntheseprodukte aus dem Kronenraum abwärts führt.

Diverse Holzpilze benötigen lebende, in irgendeiner Weise mechanisch oder physiologisch geschwächte Stämme zur Etablierung ihres Myzels, auch wenn die Fruchtkörper bei vielen Arten noch lange am definitiv abgestorbenen Substrat erscheinen. Beispiele sind der Zunderschwamm *Fomes fomentarius* und der Pappel-Schüppling *Pholiota populi* (oft an Schwarzpappel bzw. ihren Hybriden), der Goldfell-Schüppling *Pholiota aurivella*, der Schwarze Feuerschwamm *Phellinus igniarius* var. *trivialis* und der Schwefelporling *Laetiporus sulphureus* (oft an Silberweide).

Andererseits sind anbrüchige Bäume mit hohem Stammvolumen die notwendige Vorstufe eines Prozesses, der mit hoher Wahrscheinlichkeit zur Bildung der im folgenden Absatz ausführlicher beschriebenen Großhöhlen führt. Und Großhöhlen zählen wegen ihres Artenreichtums und ihrer Gefährdung aus der Sicht des Naturschutzes zu den wichtigsten Schlüssellebensräumen der gehölzdominierten Landschaftsteile.

Die Berücksichtigung des Volumens ist in Bezug auf die Bewertung von Alt- und Totholzstrukturen entscheidend. Denn eine wesentliche Schwäche der heutigen Kulturlandschaft ist ihr Mangel an starken Stämmen im Bereich der physiologischen Leistungsgrenzen der jeweiligen Gehölzarten. Am Beispiel der Silberweide und Schwarzpappel handelt es sich um Brusthöhendurchmesser um 1 Meter und mehr. Hohe Stammdurchmesser bilden einerseits ein immenses Biomassereservoir und mindern andererseits die Wahrscheinlichkeit eines frühen Bruches. Daher ermöglichen sie die Ausprägung ausgedehnter, vernetzter Biotopsysteme im Einzelbaum in Verbindung mit langfristigen, allmählich voranschreitenden Abbauprozessen. An diesem durch Feuchtigkeitsabstufungen differenzierten Biotopverbund sind Schleimflüsse, verpilzte Holzareale, Fruchtkörper, Mulmkörper, Wirbeltiernester, Holzameisenkolonien und vieles mehr beteiligt (s. u.). Mit der Vielfalt der Kleinstrukturen steigt die Eignung bzw. die Tragfähigkeit des Einzelbaumes bezüglich der dauerhaften Ansiedlung artenreicher Lebensgemeinschaften mit hohen Anteilen überregional gefährdeter Arten.

Der Goldfell-Schüppling *Pholiota aurivella*, der Pappel-Schüppling *Pholiota populi*, der Schuppenporling *Polyporus squamosus* und teilweise der Schwefelporling *Laetiporus sulphureus* konzentrieren ihre Aktivität auf das Reif- bzw. Kernholz und Teile des Splints. Daher bleiben lebenswichtige, an ein intaktes Kambium gebundene Funktionen des Wirtsbaumes wie die Fähigkeit zur Regeneration z. B. in Form von Überwallungen erhalten. Die Bäume können sich statisch stabilisieren und trotz des voranschreitenden Holzabbaus bzw. Aushöhlung über Jahrzehnte hinaus vital bleiben und noch beachtliche Wachstleistungen erbringen.

Die strukturellen und kleinklimatischen Eigenschaften der Höhlenbäume unterliegen wie andere Totholzstrukturen im Zuge des pilzvermittelten Remineralisationsprozesses einer kontinuierlichen Veränderung: Durch die Pilzbesiedlung und die Nagetätigkeit der Insektenlarven erfolgt eine Volumenerweiterung der Innenräume, die bis zum Ineinanderfließen vormals getrennter Kammern führen kann. Typische Rote-Liste-Arten dieses Stadiums sind der Schnellkäfer *Megapenthes lugens*, der Kapuziner-Dornhalskäfer *Eucnemis capucina*, Scheinbockkäfer der Gattung *Ischnomera*, der Marmorierte Goldkäfer *Protaetia lububris*, der Große Goldkäfer *Protaetia aeruginosa*, der Beulenkopfböck *Rhamnusium bicolor*, der Rotflügelige Halsböck *Corymbia erythroptera*, die Wespenböcke *Necydalis major* und *Necydalis ulmi*, der Mulm-Pflanzenkäfer *Mycetochara axillaris*, die Pilzkäfer *Symbiotes latus* und *Symbiotes gibberosus*, der Schwammkäfer *Mycetophagus populi*, der Kurzflügelkäfer *Quedius truncicola*, die Holzrüsselkäfer *Cossonus linearis* und *Cossonus cylindricus*.

Die resultierende Großhöhle beginnt komplexe Strukturqualitäten mit ausgedehntem Mulmkörper und dreidimensional zerklüfteten Innenwänden zu entwickeln. Alle Höhlungen werden früher oder später durch Sekundär- und Strukturnutzer besiedelt. Beispiele sind Vögel, Kleinsäuger wie Nagetiere, Schlafmäuse und Fledermäuse sowie staatenbildende Insekten wie Ameisen, Hornissen und Wespen. Die Nachnutzung ist mit dem Eintrag von organischer Substanz verbunden wie z. B. Nistmaterial, Beuteresten, Häutungsresten, Federkielen, tauben Eiern und toten Jungtieren. Da diese organische Substanz stickstoff- und phosphorhaltige Verbindungen sowie Mineralstoffe enthält, stellt sie eine Vervielfachung des ursprünglich vom Baum selbst zur Verfügung gestellten Nährstoffangebotes dar. Im Inneren der Stammhöhlen fruktifizierende Holzpilze bewirken eine weitere Auffächerung des verschachtelten Nischenangebots. Die Anreicherung des alternden Stammes mit essentiellen Grundstoffen der Biosynthese führte im Laufe der Evolution zur Entfaltung einer artenreichen Fauna. Die räumliche Verzahnung von Tierkolonien, Nistmaterial, Mulmkörpern, den vermorschten Innenwänden der Stammhöhle und vorhandenen Pilzmyzelien bzw. Fruchtkörpern zieht zahlreiche biologische Verknüpfungen nach sich: Viele Bewohner des Nistsubstrates verpuppen sich im benachbarten Totholz; detritophage Larven wie die der Rosenkäfer ziehen das verpilzte Holz in ihr Nahrungsspektrum mit ein; räuberische Arten dehnen ihren Aktionsradius weiter in den von holzbewohnender Beute besiedelten Stamm aus; Holzameisenkolonien beherbergen eine Fülle von Gastorganismen aus den



*Moschusbock-Larven ernähren sich von Weidenholz; die Imagines fressen Weidenlaub*  
Foto: Bernhard Grimm

verschiedensten Arthropodengruppen wie z. B. Milben, Fischchen, Asseln, Käfer und Schlupfwespen; Hornissennester beherbergen spezialisierte räuberische und kommensalische Wabenbewohner sowie eine artenreiche Biozönose im Abfallhaufen unter dem Nest.

Von großer Bedeutung für die Artenvielfalt einer Stammhöhle sind mikroklimatische Gradienten, die sich im angesammelten Mulm und im umliegenden Holzkörper ausbilden. Die oberste Schicht des Nest- und Mulmdetritus ist oft staubtrocken im Gegensatz zu tieferen Straten mit guter Durchfeuchtung.

Eine der Besonderheiten von Großhöhlen ist die Ausbildung vor Niederschlag und Bodenwasser abgeschirmter Trockenbereiche. Selbst in feuchten Waldgesellschaften werden auf diesem Wege Sonderbiotope bereitgestellt, in denen auch xerophile Arten Populationen aufbauen können. Zu den Charakterarten der Trockenbereiche in Altbäumen gehören viele Schwarzkäfer. Ein typisches Beispiel einer solchen trockenheitsliebenden Art der "Häuser der Natur" ist der Mattglänzende Mehlkäfer *Tenebrio opacus*. Seine Larven findet man im "Holzmehl", einer nähr- und mineralstoffreichen Mischung aus Holzbruch, Insektenresten, Federkielen, Knochen, Nistmaterial sowie den Resten der Pilzmyzelien und Fruchtkörper.

Höhlungen in lebenden Bäumen führen nicht selten ständig Wasser unter Bildung sogenannter Phytohelmen, die einen eigenen Kleinlebensraum darstellen mit Arten wie dem Käfer *Prionocyphon serricornis*. Stauwasser in Baumhöhlen führt zur Ausbildung sauerstoffarmer Totholzlebensräume, auf die die Larven u.a. einer Reihe von Schwebfliegen (z. B. hummel- und bienenartige Formen der Gattung *Mallota*) spezialisiert sind. Mit Hilfe ihres langen, teleskopartig ausfahrbaren Atemrohres können sie diesen an sich lebensfeindlichen Sonderbiotop fast konkurrenzlos besiedeln; ihre Nahrung dürfte vorwiegend aus Bakterien bestehen.

In der Phase fortschreitender Mulmkörperbildung erreichen neben diversen anderen Rote-Liste-Arten z. B. der Eremit *Osmoderma eremita* (bis 3,5 cm) und der Feuerschmied *Elater ferrugineus* (mit bis 2,4 cm zweitgrößter Schnellkäfer Mitteleuropas) den Höhepunkt ihrer Populationsstärke. Die Holzameise *Lasius brunneus* ist oft in starken Kolonien und mit seltenen Gastarten wie dem Rippen-Kurzflügler *Thoracophorus corticinus* vertreten.

Im Laufe der Zeit kann der nach wie vor lebende Stamm kaminartig ausgehöhlt werden und der Höhlenboden erreicht den Stammfuß. Durch den direkten Kontakt mit dem feuchten Erdboden wird die Umsatzgeschwindigkeit des Mulmkörpers beschleunigt. Dennoch bleiben oft viele Liter umfassende Detritusmengen erhalten, da der Nachschub aus den höhergelegenen Stammteilen noch lange mit dem Mineralisationsgeschehen Schritt hält. Dadurch ergibt sich eine weitere, für den Fortbestand eigens angepasster Spezialisten entscheidende Phase der Höhlenentwicklung. Die trockeneren Bereiche werden von Mäusen genutzt: Das Nistmaterial, die organischen Reste in Form von Hautschuppen und die Überbleibsel von Nahrungsvorräten führen zur Entfaltung einer eigenständigen Gesellschaft typischer Nestbewohner. Ein Teil des Mulmkörpers wird von der Bodenfeuchte und durch im Inneren des Stammes herablaufende Flüssigkeit mehr oder weniger stark durchnässt. Solche Situationen sind die Domäne z. B. des Bluthals-Schnellkäfers *Ischnodes sanguinicollis* und der Schwebfliege *Xylota lenta*. Durch die Wühltätigkeit der Kleinsäuger wird ein Teil des Mulms mit Erdreich überdeckt bzw. durchmischt und wohl zum Teil durch Stampfbewegungen des darüber lastenden Stammes oft zu einem lehmartigen, mit Holzbruch durchsetzten Restkörper verbacken. Hier lebt als Charakterart der urwaldartigen Wälder z. B. der Blaue Schnellkäfer *Limoniscus violaceus*, einer Art der FFH-Anhangliste II (vgl. auch IABLOKOFF 1943).

Mit dem endgültigen Absterben des Baumveterans versiegt der für die Nährstoff- und Feuchtigkeitsversorgung so wichtige Transpirationsstrom. Mit zunehmender Austrocknung verliert der Stamm seine Eignung als Lebensraum besonders der feuchteabhängigeren Arten. Das Besiedlungsspektrum wird eingeeengt und verschiebt sich zugunsten trockenoleranter Formen bzw. zugunsten der reinen Strukturnutzer wie z. B. der Wildbienen und Grabwespen.

Somit wird deutlich, wie sich die verschiedenen Stadien der Höhlenentwicklung in ihrer Eignung als Lebensräume spezialisierter Holzbewohner unterscheiden. Das Ziel der ökologischen Nachhaltigkeit ist nur zu erreichen, wenn eine repräsentative Zahl von Bäumen bzw. Höhlenanwärttern in einem zeitlichen und räumlichen Kontinuum über ihre physiologische Altersgrenze bzw. über die nutzungsorientiert festgelegten Zielstärken hinaus der natürlichen Seneszenz bzw. Abbausukzession überlassen wird.

## Strukturbindung und Gefährdung

In Mitteleuropa gibt es rund 1500 Käferarten, die regelmässig in Alt- und Tothholzlebensräumen gefunden werden können. Um den Zusammenhang zwischen Strukturbindung und Gefährdung der einzelnen Art nachvollziehbar darzustellen, wurden die Arten in ökologische Gruppen eingeordnet. Ein Teil der Arten ist in Bezug auf die Substratwahl recht flexibel. Auf der anderen Seite ist die Zahl der eng eingemischten Spezialisten so groß, dass bei der Gruppenbildung im Interesse der Übersichtlichkeit grobe Vereinfachungen bzw. die Unterdrückung vieler Detailinformationen notwendig werden.

Um trotzdem ein brauchbares Auswertungssystem zu erhalten, wurden näherungsweise Präferenzen festgelegt. Die Haupt-Ordnungskriterien sind das bevorzugte Holzvolumen, das bevorzugte Substrat und die Komplexität der Biotopansprüche.

## Die Bindung der Weidenfauna an Volumen- bzw. Strukturklassen

Tab. 1: Holzbiotope an Weide – Holzvolumen, Struktur und Anteile der Rote-Liste-Arten

	Holztiere gesamt	Baumruinen	Starkholz	Mittleres Volumen	Schwachholz
Anzahl N	550	136	90	255	69
% von N gesamt	100	24,7	16,4	46,4	12,5
Gefährdet N	217	85	50	53	29
Gefährdet %	39,4	62,5	55,5	20,8	42

## **Baumruinen**

Die ungestörte, räumliche und biochemische Ausdifferenzierung von Stammhöhlen in lebenden Bäumen führt zur Ausprägung komplexer Lebensräume, die man als Baumruinen bezeichnen kann. Die Struktur- bzw. Volumenklasse der Baumruinen umfasst stehende Altbäume, die sich durch eine differenzierte Strukturausstattung und in der Regel auch durch überdurchschnittliche Stammdurchmesser an der physiologischen Leistungsrenze der jeweiligen Gehölzart auszeichnen. Strukturbeispiele bzw. Kombinationen sind große Stammhöhlen, Mulmkörper, Mulmtaschen, Nistmaterial der Höhlenbrüter, umfangreiche verpilzte Areale, zerklüftete Holzbereiche mit Gangsystemen der Holzinsekten, Holzameisen- oder Hornissennester. Diese Lebensraumkompartimente des Alt- und Totholzes entstehen erst durch die zum Teil langwierige Vorarbeit anderer Organismen wie den Pilzen, Insekten und höhlenbrütenden Wirbeltieren: Die Ansammlung eines viele Liter umfassenden, kleinklimatisch differenzierten Mulmkörpers erfordert in der Regel Zeiträume von Jahrzehnten.

Am Beispiel der Mulmkörper wird wiederum verständlich, wie sehr die Entfaltung aus Naturschutzsicht hochwertiger Totholzlebensräume stark vom Volumen und damit vom Alter der Bäume abhängt: In Stämmen mit schwachen Durchmessern können sich aus Platzgründen und wegen der geringeren Überdauerungsfähigkeit von vorneherein keine umfangreicheren Detritusansammlungen bilden. Eine Erfahrung, die durch systematische Untersuchungen z. B. in den Berliner Forsten bestätigt wurde: Großhöhlen sind so gut wie ausschließlich an Bäumen entwickelt, die Stammdurchmesser von 0,8 Metern BHD und darüber aufweisen (vgl. MÖLLER 1997).

In Bezug auf die Weidenholzfaua des Landes Brandenburg ist mit 166 Arten ein Viertel des Bestandes den Baumruinenbewohnern zuzuordnen. Als Ausdruck des Strukturdefizits der heutigen Kulturlandschaft sind 85 Arten, also 62,5 % bundesweit als gefährdet eingestuft.

## **Starkholz**

Starkholz umfasst ein breites Spektrum von Totholzstrukturen ab 0,4 Meter (Brusthöhen-) Durchmesser. Dies können stehende Stämme ohne besondere Fülle an Kleinstrukturen sein (wie z. B. borkenlose Trockenstämme), liegende, stark vom bodennahen Mikroklima beeinflusste Hölzer oder einfache, aber grossvolumige Stubben aus Fällmaßnahmen. Die Kompartimentierung des Holzkörpers in mikroklimatisch differenzierte Einzelebensräume nimmt mit dem Volumen stark zu, sodass sich im Vergleich zu schwächeren Dimensionen erheblich breitere Einnischungsmöglichkeiten ergeben. Die Kulturlandschaft weist in Bezug auf die Ausstattung mit Starkholzlebensräumen gravierende Defizite auf, so dass der Anteil bundesweit gefährdeter Arten der Weidenfauna auch in dieser Klasse mit 55 % hoch ist.

## **Mittleres Volumen**

Diese Stärkenklasse umfasst z. B. schwächeres, stehendes und liegendes Stammholz, schwächere Stubben, Schnittreste der Stammbasis bzw. verpilzter Stammteile und grobe Äste etwa der Windwürfe von 0,15 bis 0,4 Meter Durchmesser bzw. BHD.

Weil diese Totholz-Durchmesserklasse sowohl in Natur-, als auch in Wirtschaftswäldern mit am häufigsten anzutreffen ist, beherbergt sie einerseits besonders viele Arten, die ein relativ breites Strukturspektrum bzw. eine größere Bandbreite von Volumenklassen besiedeln können. Daher ist der Anteil der bundesweit als gefährdet eingestuft Arten mit rund 21 % im Vergleich zu Baumruinen und Starkholz relativ niedrig. Andererseits ist die Durchmesserklasse Mittleres Volumen auch ein Sammelbecken seltener Spezialisten: Hier tauchen z. B. viele Arten mit einer engeren Bindung an bestimmte Pilzarten auf, die ihrerseits oft eng umschriebene ökologische Ansprüche haben und daher nur zerstreut vorkommen.

## **Schwachholz**

Mit Schwachholz sind dünnere Stämmchen und schwächere Äste bis herab zu Zweigen und Reisig gemeint. Als oberer Richtwert gilt ein Durchmesser von 15 cm. Die Rote Liste weist dieser Kategorie im bundesweiten Zusammenhang eine unverhältnismäßig hohe Zahl gefährdeter Arten zu und ist unter Berücksichtigung des aktuellen Kenntnisstandes revisionsbedürftig. Die Fehleinschätzungen gehen in erster Linie auf die

Schwierigkeiten bei der systematischen Erfassung z. B. der Frischholzbewohner des Astholzes zurück: Im Gegensatz zu Höhlenbäumen sind die Entwicklungsorte z. B. des *Agrilus guérini* im belaubten Weidengebüsch nur bei exakter Kenntnis der Ökologie bzw. der Fraßbilder möglich; Die Imago entzieht sich darüber hinaus im unzugänglichen Kronenraum dem Auge des Beobachters (vgl. VOGT 1987).

**Substrat- und Nischenpräferenz**

Als weitere Auswertungshilfe sind die Substratpräferenzen bzw. die räumlich abgrenzbaren Nischen besonders der Holzinsektenlarven naheliegend.

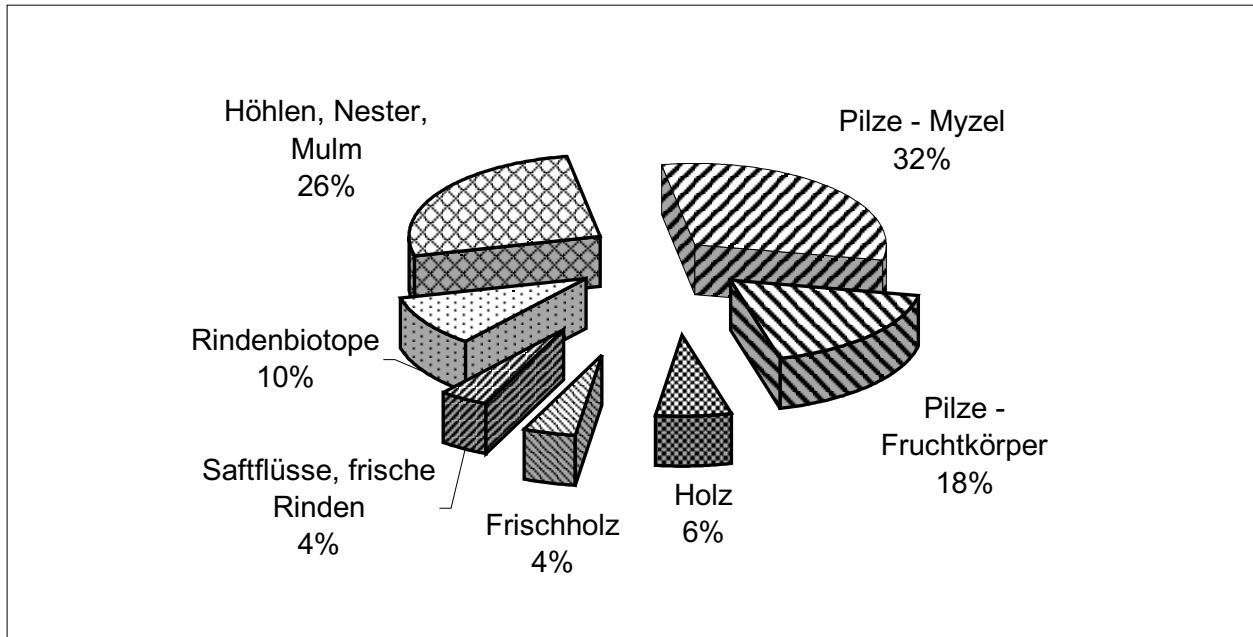


Abb. 1: Weide – Lebensräume der Holzkäfer. N gesamt = 550. Davon carnivor: 33,4 % (N = 184)

**Myzelabhängige Arten** (vgl. z. B. CROWSON 1981, WHEELER, Q. & M. BLACKWELL 1984)

Pilze sind wegen ihrer besonderen Enzymausstattung die Motoren des Recyclings von Lignin- und Zellulose enthaltender Biomasse in Waldökosystemen (vgl. z. B. FRANKLAND, HEDGER & SWIFT 1982). Insekten benötigen in den allermeisten Fällen die Hilfestellung anderer Organismen zum Aufschluss der Holzbestandteile, da ihnen die Fähigkeit zur Synthese der dazu nötigen Enzyme oft fehlt. Das Spektrum der Partner reicht von höheren Pilzen über Hefen und Bakterien bis zu Geißeltierchen. Auch die Versorgung der Insektenlarven mit bestimmten Spurenelementen, Aminosäuren oder komplizierten organischen Verbindungen wie Vitaminen der B-Gruppe oder dem Steroid-Grundgerüst geht z. T. auf die Biosyntheseleistungen von Pilzen, Hefen oder Bakterien zurück. Daher ist ein Grossteil der Holzinsekten strenggenommen den Pilzkonsumenten zuzurechnen. Eine Teilfraktion der mycetobionten Formen sind die Myzelfresser, die besonders als Larven das vom Pilzgeflecht durchzogene Holz als Nahrungsgrundlage nutzen.

50 % der an Weidenholz zu erwartenden Käferarten sind von Pilzen abhängig. Der hohe Anteil unterstreicht die zentrale Bedeutung der Holzpilzflora in Bezug auf die Sicherung einer auwaldtypischen Biodiversität.

Die Mehrheit der 550 Käferarten der Kleinbiotope des Weidenholzes sind für die Gehölzgattung *Salix* nicht spezifisch. Die Polyphagie innerhalb der Laubgehölze ist oft durch die Präferenz für bestimmte Abbauewege wie die Braun- und Weißfäule vermittelt, die im Substrat gehölzgruppenübergreifend ähnliche Bedingungen schaffen. Die Detritusansammlungen bzw. Mulmkörper der Höhlen sind bezüglich ihrer Struktur, ihres Nährstoffgehalts und ihres Mikroklimas oft ähnlich. Ihre vom Artenspektrum her gesehen klar umrissene Insektenfauna ist zwar an die spezielle Ressource gebunden, aber vielfach unabhängig von Gehölzarten und Waldgesellschaften.

In noch stärkerem Maße trifft dies für den Artenkomplex zu, der Laub- und Nadelholz gleichermassen als Lebensraum nutzt: Hierin drückt sich besonders der Verlust individueller biochemischer und struktureller Merkmale aus, der mit dem zunehmenden Abbau durch Holzpilze bzw. Insekten zu einer Nivellierung bzw. Angleichung der Biotopsituation führt.

### **Fruchtkörper** (vgl. z. B. CROWSON 1981, WHEELER, Q. & M. BLACKWELL 1984)

Alle Fruchtkörper der an Holz gebundenen Porlinge, Leistenpilze, Lamellenpilze und Schleimpilze sind wie ihre Myzelien reichhaltige Nahrungsquellen und werden von Insekten intensiv genutzt. Bei den Käfern ist die Zahl der als Larven unmittelbar an Fruchtkörper gebundenen Formen im Vergleich zu den Myzelkonsumenten deutlich geringer. Die Fruchtkörper der Basidiomyceten sind besonders in der Sporulationsphase in weit stärkerem Maße als die Myzelien als Nahrungsquellen der Imagines von Bedeutung.

### **Rindenlebensräume**

Mit Rindenlebensräumen sind die Borken und der Übergangsbereich zum Splint der Stämme und stärkeren Äste gemeint, die sich schon in einem fortgeschritteneren Stadium der Abbausukzession befinden. In der Regel weisen sie mehr oder weniger zahlreiche, mit Bohr- und Fraßmehl bzw. Bohrspänen angereicherte Gänge besonders der Feuer-, Bock- und Borkenkäferlarven auf. Eine mehr oder weniger starke Verpilzung entweder in Form von Myzelbändern und Matten, oder in Form der Fruchtkörper von Porlingen (z. B. aus den Gattungen *Stereum*, *Trichaptum*, *Trametes*, *Bjerkandera*), Schimmel- und Schleimpilzen ist regelmäßig sichtbar. Auch Bewohner von kleineren Mulmtaschen hinter abstehenden Borken gehören in diese Gruppe, wenn sich ihr Entwicklungsschwerpunkt dem äußeren Stammbereich zuordnen lässt. Die Grenze zu den Bewohnern frischer Rinden ist nicht immer scharf zu ziehen: Die Imagines solcher Arten, deren Larven Entwicklungsstadien assimilatabhängiger Borkenkäfer verfolgen, können noch unter stärker vermulmten Borken angetroffen werden bzw. leben dort carnivor z. B. von Fliegenlarven (u. a. einige Arten der Histeridae – Stutzkäfer).

### **Bewohner der Saftflüsse, der Schleimflüsse und der saftenden Rinden**

Eine Reihe von Insektenarten ist an Saft- und Schleimflüsse gebunden. Solche als Wund- und Abwehrreaktionen lebender Bäume zu interpretierende Ereignisse sind vornehmlich an Laubgehölzen zu beobachten (vgl. MÖLLER 1990). Als Ursache ist an Silberweide besonders die Fraßtätigkeit der Raupen des Weidenbohrers *Cossus cossus* zu nennen: Tief ins lebende Holz reichende Gänge bilden in Verbindung mit dem Exsudat den Lebensraum z. B. des Kurzflügelkäfers *Tachinus bipustulatus*.

### **Holzbewohner**

Die Bewohner des „Holzes“ bilden eine Sammelgruppe. Folgende Arten bzw. Artengruppen sind hier aufgeführt:

- Zur Abgrenzung der räuberischen Arten von den Substratkonsumenten im engeren Sinne. Beispiel: Der Buntkäfer *Opilo mollis*, dessen Larven und Imago in aller Regel an weißfaulem Laubholz angetroffen werden, wo sie Entwicklungsstadien anderer, unmittelbar vom Myzel abhängiger Arten jagen.
- Räuberische Arten, deren Larven und z. T. auch Imagines in verschiedenen Totholzkompartimenten (z. B. in Gangsystemen, in Pilzfruchtkörpern, im verpilzten Holz) umherwandern.
- Arten, die sich in Trockenhölzern ohne erkennbaren Pilzbesatz entwickeln und dazu über Endosymbionten im Verdauungstrakt verfügen (z. B. Hefen bei einer Reihe von Pochkäfern – Anobiiden und Bockkäfern – Cerambyciden; Bakterien bei Bohrkäfern – Bostrychiden, Parkettkäfern – Lyctiden).
- Mischtypen, denen wahrscheinlich mehrere Ernährungsvarianten zur Verfügung stehen (z. B. fakultativ carnivore, mycetophage und detritophage Arten wie z. B. Vertreter der Schwarzkäfergattung *Corticus*).
- Arten, deren Ernährungstypus ich bisher nicht zweifelsfrei klären konnte.

### **Bewohner von Höhlen, Nestern und Mulm**

Die Sammelgruppe Höhlen, Nester und Mulm beinhaltet mehrheitlich Arten, die auf eine komplexe und in der Regel langwierige Vorarbeit anderer, primärer und sekundärer Holzbewohner angewiesen sind. Vergleiche Kapitel 3.1 und 4.1.1.



### **Carnivore Arten**

Als weiteres Ordnungskriterium bzw. als zusätzliche Auswertungshilfe bietet sich die gesonderte Kennzeichnung der carnivoren Holzkäferarten an. Dabei ergeben sich jedoch Schwierigkeiten, weil eine eindeutige Festlegung zumindest der Larven auf die räuberische Lebensweise oft nicht besteht.

Markante Beispiele sind die Larven vieler Schnellkäfer, die, obwohl durch direkte Beobachtung als fakultativ carnivor bestätigt, zumindest teilweise von Pilzmyzelien leben. Eindeutig vorwiegend räuberischen Arten wie *Procræus tibialis* stehen Arten wie *Ampedus rufipennis* gegenüber, bei denen angesichts der oft geringen Dichte potentieller Beutetiere in den besiedelten Stämmen myzelhaltiges Holz einen erheblichen Nahrungsanteil einnehmen muss. Inwieweit tierische Nahrung für eine erfolgreiche Imaginalentwicklung erforderlich ist, müsste bei der Mehrzahl der Arten durch autökologische Studien geklärt werden.

## **Primär- und Sekundärbesiedlung, Abbausukzession, Flächengröße, Alter, historische Entwicklung, Vernetzungsgrad und ökologische Nachhaltigkeit**

Von großer Relevanz für den praktischen Naturschutz ist der zeitliche Wechsel der Pilzarten am Substrat (vgl. z. B. RUNGE 1990). Im Laufe des enzymatischen Abbaus werden die chemische Zusammensetzung und der strukturelle Aufbau des Holzes verändert. Die Folge ist eine regelrechte Sukzession auf bestimmte Abbauphasen spezialisierter Pilzarten bis zur Erschöpfung der verwertbaren Gerüststoffe. Darüber hinaus gestalten Verdrängungsprozesse durch konkurrenzstärkere Arten und Parasitismus die Artenzusammensetzung der Pilzflora am Substrat (FRANKLAND, HEDGER & SWIFT 1982, COOKE 1984, RAYNER & BODDY 1988). Aus dem Artenreichtum der Holzpilze ergeben sich eine Reihe verschiedener Abbaulinien (vgl. z. B. SCHWARZE, ENGELS & MATTHECK 1999) mit selektierender Wirkung auf die Artenzusammensetzung der Insektenfauna.

In einem größeren, genutzten oder ungenutzten Waldareal steht allein von der Holzmenge und der statistischen Wahrscheinlichkeit her gesehen ein höheres Grundpotential bereit, das die Auffächerung in die vielfältigen, aus Urwäldern bekannten Biotoplinien ermöglichen kann. Eine kontinuierliche, also nachhaltige Bereitstellung von Holzsubstraten der verschiedensten Dimensionen vom meterdicken Stammholz bis zum Zweig in allen nur denkbaren mikroklimatischen Expositionen vom Kronenraum bis zum Erdboden ist in großen Waldgebieten in einem räumlichen und zeitlichen Kontinuum eher gewährleistet, als in einem kleinen Gehölz mit geringerem Baumrepertoire und durch die Nutzung oft scharf begrenzter oder gänzlich ausgeschlossener Alterungs- bzw. Zerfallsphase.

Die tatsächliche Ausstattung eines Gebietes mit Reliktarten der Holzinsektenfauna hängt darüber hinaus vom Alter und von der historischen Entwicklung seines Baumbestandes ab. Historisch alte Bestände wie Urwaldreste, Hutewälder oder alte Parkanlagen verfügen seit Jahrhunderten über ein typisches und tragfähiges Inventar an Schlüssellebensräumen einschließlich der entsprechend angepassten Insektenarten, weil ein repräsentativer Teil der Bäume sein physiologisches Leistungspotential ausschöpfen und darüber hinaus natürliche Alterungsprozesse durchlaufen konnte. In weiten Teilen der Kulturlandschaft wurde diese ökologische Nachhaltigkeit bzw. Tradition der Alterungsdynamik in vielfacher Form und oft seit langen Zeiträumen unterbrochen. Nutzungsbedingte Engpässe und Verluste des Angebots an Lebensräumen führten zu auffallend disjunkten Verbreitungsbildern anspruchsvoller Altbaumbewohner unter den Insekten und Pilzen: Die heutige Verbreitung vieler Reliktarten alter Wälder orientiert sich häufig nicht an biogeografischen Grenzen. Sie ist vielmehr ein Abbild der Nutzungsgeschichte und der anthropogen bedingten Isolation vieler Waldstandorte bzw. Waldreste (vgl. z. B. SPEIGHT 1989). Durch gezielte Förderungs- und Extensivierungsmaßnahmen in jüngerer Zeit neu entstehende Biotope wie nischenreiche Baumruinen werden von Waldarten mit begrenztem Ausbreitungsvermögen wegen des mangelhaften Vernetzungsgrades der Refugiallebensräume oft noch nicht besiedelt (vgl. z. B. JONSELL 1999). Wegen ihrer winzigen, per Winddrift über weite Distanzen verfrachteten und gestreuten Sporen können Holzpilze neue und isolierte Lebensräume leichter erreichen.

## Schutz der Auwälder im Rahmen des europäischen Schutzgebietssystems Natura 2000

Die Weichholzaunen wurden im Laufe der Kulturgeschichte besonders stark in Mitleidenschaft gezogen und gehören heute zu den gefährdetsten Waldgesellschaften. Um einen günstigen Erhaltungszustand der natürlichen Lebensräume und der wildlebenden Tier- und Pflanzenarten von gemeinschaftlichem Interesse zu bewahren oder wiederherzustellen, beschloss die Europäische Union 1992 die sogenannte Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH; Richtlinie 92/43/EWG, vgl. BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 1998, RÖDIGER-VORWERK 1998).

Die Absicht der FFH-Richtlinie ist die rechtliche Zusammenführung von Arten- und Biotopschutz im gesamt-europäischen Rahmen. Bestimmte natürliche Lebensraumtypen und bestimmte Arten sind angesichts der Bedrohung, der sie ausgesetzt sind, als prioritär eingestuft, damit Maßnahmen zu ihrer Erhaltung zügig durchgeführt werden können. Die Landnutzung ist so zu gestalten, dass der Erhalt einer natürlichen, d. h. sich selbst tragenden und für die jeweiligen Biotope typischen Biodiversität gesichert ist. An sich zulässige Maßnahmen können Auswirkungen auf europaweit zu schützende Arten zur Folge haben. Daher sind die Mitgliedsstaaten aufgefordert, im Rahmen eines Überwachungssystems diejenigen weiteren Untersuchungs- und Erhaltungsmaßnahmen einzuleiten, die erforderlich sind, um sicherzustellen, dass der unbeabsichtigte Fang oder das unbeabsichtigte Töten keine signifikant negativen Auswirkungen auf die betreffenden Arten haben. Dies betrifft die Fortpflanzungs- und Ruhestätten sowie einzelne Individuen.

Die Weichholzaunen (*Salicion albae*) sind ihrer europaweiten Gefährdung entsprechend als prioritär zu schützende bzw. zu entwickelnde Lebensräume eingestuft. Als Indikatoren naturnaher Altholzbestände sind bezüglich der Auen als Arten der FFH-Anhangliste II besonders der Eremit *Osmoderma eremita* (prioritär) und der Scharlachkäfer *Cucujus cinnabarinus* zu erwähnen (vgl. z. B. HELSDINGEN, SPEIGHT & WILLEMSE 1996). Der Eremit zeigt als Groshöhlenbewohner eine naturnahe Alterungsdynamik an. Der Scharlachkäfer ist ein Bewohner von Rindenbiotopen und damit ein Indikator für die nachhaltige Ausstattung mit Bruchholz, mit entwurzelten Stämmen und mit stehend absterbenden bzw. austrocknenden Bäumen. *Cucujus cinnabarinus* ist im Land Brandenburg verschollen. Es ist davon auszugehen, dass der aktuelle Zustand des Baumbestandes in den Oderaunen den Ansprüchen der Art nicht genügt. Wenn die Wiederherstellung intakter Auwälder im Odertal gelingt, ist eine Zuwanderung aus polnischen Refugialvorkommen durchaus wahrscheinlich.

## Verwendete Literatur

- BETTAG, E. (1987): Zur Biologie und Verbreitung palaearktischer *Scintillatrix*-Arten (Col., Buprestidae). – *Scintillatrix dives* neu für Rheinland-Pfalz. *Pfälzer Heimat* 38 (2): 81–84.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. 560 S. Schriftenreihe f. Landschaftspflege u. Naturschutz 53. Münster.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (1998): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. 434 S. Schriftenreihe f. Landschaftspflege u. Naturschutz 55. Münster.
- COOKE, R. C. (1984): Ecology of saprothropic fungi. 415 S. Harlow, Longman.
- CROWSON, R.A. (1981): The Biology of the Coleoptera. 801 S. London; Academic Press.
- FRANKLAND, J.C., HEDGER, J.N. & M.J. SWIFT (Ed.) (1982): Decomposer Basidiomycetes. 355 S. Cambridge University Press.
- FREUDE, H., HARDE, K.W. & A. LOHSE (Ed.) (1965-1983): Die Käfer Mitteleuropas. Bände 1–11. Krefeld; Goecke & Evers.
- GERHARDT, E. (1997): Der große BLV-Pilzfürer für unterwegs. 718 S. München; BLV.
- GLAUCHE, M. (1991): Bedeutung neophytischer Gehölze für den Artenreichtum städtischer und siedlungsnaher Biozönosen. *Berliner Naturschutzblätter* 35/1: 5–16.
- HELLRIGL, K. (1978): Ökologie und Brutpflanzen europäischer Prachtkäfer (Col., Buprestidae). Teil 1. *Z. ang. Ent.* 85: 167–191 u. 253–275.

- HELLRIGL, K. (1984): Zur Bionomie des grünen Weidenprachtkäfers *Scintillatrix* (= *Lampra*) *dives* Guill. (Coleopt., Buprestidae) und des kleinen Weidenglasflüglers *Synanthedon* (= *Sesia*) *formicaeformis* Esp. (Lepid., Aegeriidae). Z. ang. Ent. 97 (1984): 499–506.
- HELSDINGEN, van P.J., SPEIGHT, M.C.D. & L. WILLEMSE (ED.) (1996): Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part I – Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. 217 S. Nature and environment, No. 79. Council of Europe, Strasbourg
- IABLOKOFF, A. KH. (1943): Éthologie de quelques Élatérides du massif de Fontainebleau. Mémoires du museum national d'histoire naturelle XVIII, 3: 81–160.
- JONSELL, M. (1999): Insects on Wood-Decaying Polypores: Conservation Aspects. Doctors dissertation. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae: Silvestria 93.
- JÜLICH, W. (1984): Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze (Aphyllophorales, Heterobasidiomycetes, Gastromycetes). 626 S. (Kleine Kryptogamenflora Bd. 2 b/1). Stuttgart, Fischer.
- KLAUSNITZER, B. (1996): Gesunder Wald braucht totes Holz – Alt- und Totholz als Grundlage einer hohen Biodiversität. Insecta 4: 5-22. Berlin.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Band 1. Krefeld; Goecke & Evers.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Bd. 2. Krefeld; Goecke & Evers.
- KOCH, K. (1992): Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Bd. 3. Krefeld; Goecke & Evers.
- LOHSE, A. & W. LUCHT (Ed.) (1989-1994): Die Käfer Mitteleuropas. Bände 12–14. Krefeld; Goecke & Evers.
- LUCHT, W., KLAUSNITZER, B. (Ed.) (1998): Die Käfer Mitteleuropas. Band 15. Jena; Fischer.
- MÖLLER, G. (1990): Vergleichende Beobachtungen zur Saftflußfauna an Eichen aus faunistischer und ökologischer Sicht. Berliner Naturschutzblätter 34 (1), S. 12–17.
- MÖLLER, G. (1993): Alt- und Totholz in Land- und Forstwirtschaft – Ökologie, Gefährdungssituation, Schutzmaßnahmen. Mitteilungen aus der NNA 4/1993, Heft 5: 30–47.
- MÖLLER, G. (1997): Die Artenspektren holzbewohnender Käfer des Naturschutzgebietes Pechsee/Barssee und des geplanten Naturschutzgebietes Havelländischer Luchwald in Berlin – ein qualitativer Vergleich unter besonderer Berücksichtigung des Altbaumbestandes und der Gehölzartenzusammensetzung. 100 Seiten. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Freien Universität Berlin.
- RAYNER, A.D.M., BODDY, L. (1988): Fungal Decomposition of Wood; Its Biology and Ecology. 587 S. Cichester. John Wiley & Sons.
- RÖDIGER-VORWERK, T. (1998): Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union und ihre Umsetzung in nationales Recht. Analyse der Richtlinie und Anleitung zu ihrer Anwendung. 319 S. ESV, Regensburg.
- RUNGE, A. (1990): Zur Sukzession der Pilzbesiedlung auf Totholz. Ökologische Bedeutung von Alt- und Totholz in Wald und Feldflur – NZ NRW Seminarberichte H. 10., S. 6–9.
- SPEIGHT, M.C.D. (1989): Saprophylic invertebrates and their conservation. Nature and environment series No. 42: 79. Council of Europe. Straßburg.
- SCHWARZE, F.W.M.R, ENGELS, J. & C. MATTHECK (1999): Holzersetzung Pilze in Bäumen – Strategien der Holzersetzung. 245 S. Steinlein, H. (Ed.): Rombach Wissenschaften – Reihe Ökologie, Bd. 5. Freiburg.
- VOGT, W. (1987): Das Vorkommen von Guérins Prachtkäfer *Agilus guérini* Lac. in Rheinland-Pfalz (Coleoptera/Buprestidae). Pfälzer Heimat 39 (1): 28–32.
- WHEELER, Q., BLACKWELL, M. (1984): Fungus-Insect Relationships. 514 S. New York. Columbia University Press.

Anschrift des Autors:  
 Dipl.-Biologe Georg Möller  
 Büro für Dendroentomologie  
 Kolberger Straße 6  
 13357 Berlin