

Hymenopteren
in einem Kalkbuchenwald:
Eine Modellgruppe zur Untersuchung
von Tiergemeinschaften und ökologi-
schen Raum-Zeit-Mustern

Werner Ulrich

Nikolaus Kopernikus Universität Toruń

Toruń 2001

Inhalt

1. Einleitung	4
1.1 Ein allgemeiner Überblick	4
1.2 Das Untersuchungsobjekt	10
1.3 Die Untersuchungsmethoden	12
1.4 Ein Wort zur Systematik	14
2. Hymenopteren im Ökosystem Kalkbuchenwald	17
2.1 Wie unterteilt man Gemeinschaften von Hautflüglern?	17
2.2 Die potentiellen Wirte	18
2.3 Artenzahlen im Vergleich	20
2.4 Der Göttinger Wald als Teil des regionalen und kontinentalen Artenpools	23
2.4.1 Der regionale Artenpool	23
2.4.2 Die lokalen oder jährlichen Artenzahlen	25
2.4.3 Lokale und regionale Hautflüglerfaunen	30
2.4.4 Wirte und Parasitoide lokaler und regionaler Faunen	38
2.5 Wenn sich Arten – Areal Kurven kreuzen	48
2.5.1 Arten – Areal-Kurven auf lokaler Ebene: Kollektorkurven	48
2.5.2 Arten – Areal-Kurven auf regionaler Ebene oder wie viele Parasitoidarten gibt es pro km ² ?	51
2.6 Häufigkeit und Seltenheit: eine Sache des Standpunktes	54
2.6.1 Ein paar Rohdaten	54
2.6.2 Sind seltene Arten anders?	62
2.7 Strukturen im Vergleich	70
2.8 Konkurrenz oder Miteinander?	74
2.8.1 Einnischung oder stochastisches Miteinander?	74
2.8.2 Ein Fallbeispiel	77
3. Zeitliche Verteilungsmuster	83
3.1 Phänologie	83
3.2 Stochastische oder regulierte Dichteschwankungen?	90
3.3 Konstanz oder Fluss? Strukturen der Gemeinschaften	97
3.4 Wetter oder Konkurrenz? Wer hat den größeren Einfluss auf die Dichten?	101
3.5 Aussterben werden sie alle: Extinktionsraten und Artenaustausch	112

4. Räumliche Verteilungsmuster	121
4.1 Drei Straten des Waldes	121
4.1.1. Ein allgemeiner Überblick	121
4.1.2 Die Krautschicht als Beispiel	126
4.2 Der Raum als Ort der Wirtssuche	129
4.2.1 Die Laubstreu	129
4.2.2 Drei Sonderstandorte	138
4.2.3 Zufällig oder aggregiert? Zur räumlichen Verteilung	141
4.2.4. Waldboden ist nicht gleich Waldboden: zur kleinräumigen Heterogenität	143
5. Gemeinschaftsstruktur und Körpergröße	151
5.1 Morphologie und Ökologie	151
5.1.1 Die Flugfähigkeit	153
5.1.2 Groß und schlank oder klein und kompakt?	161
5.1.3 Lässt sich die Biologie durch die Morphologie vorhersagen?	164
5.2 Körpergrößenabhängige ökologische Verteilungen	166
5.3 Ein Modell	174
6. Geschlechterverhältnisse	177
6.1 Ein Überblick	178
6.2 Geschlechterverhältnisse und Schlupfdichten	182
6.3 ‚Local mate competition‘	186
6.4 Geschlechterverhältnisse und Phänologie	188
7. Epilog	192
8. Literatur	195
Anhang A	219
Anhang B	243
Anhang C	245
Anhang D	251

1. Einleitung

1.1 Ein allgemeiner Überblick

Die Hautflügler oder Hymenopteren gehören zugleich zu den artenreichsten Tiergruppen unserer mitteleuropäischen Lebensräume als auch zu den am wenigsten erforschten. Die letztere Feststellung mag zunächst verwunderlich klingen, wenn wir an die vielen Untersuchungen über unsere Bienen, Ameisen, oder Weg- und Faltenwespen denken oder an die umfangreichen Programme zur biologischen Schädlingsbekämpfung, in den denen vor allem die kleinen parasitischen Arten wie *Trichogramma* oder *Pteromalus* eingesetzt wurden (Claussen 1940, Waage and Greathead 1986, Hawkins 1993a) oder an die Versuche, parasitoide Hymenopteren als Bioindikatoren einzusetzen (Lewis und Whitfield 1999, Delfin und Burgos 2000).

Aber gerade diese Parasitoide sind es, die die weit überwiegende Mehrzahl aller Arten stellen und über die es kaum zusammenfassende Arbeiten zur Gemeinschaftsökologie gibt (vgl. Godfray 1993, Hawkins 1993a, Quicke 1997, Hochberg 2000).

Unsere mitteleuropäische Fauna beherbergt ca. 20000 Hymenopterenar-

ten (Ulrich 1999e). Davon sind mehr als 15000 Parasitoidarten, das heißt Arten, die als Larve oder, seltener als Imago, von anderen Arthropodenarten leben. Weltweit sind mehr als 115000 Arten beschrieben (Gaston 1993a, LaSalle and Gauld 1993a, b, Hochberg 2000), ihre Gesamtzahl dürfte jedoch deutlich über einer Million liegen (Ulrich 1999e).

In unseren mitteleuropäischen Lebensräumen stellen die Hautflügler regelmäßig mehr als 1/3 aller Tierarten und diese Artenfülle sowie die enormen taxonomischen Schwierigkeiten, vor die jeder Bearbeiter der Gruppe steht, erschweren eine zusammenfassende Bearbeitung ihrer Ökologie und Phänologie so enorm.

Die Tabelle 1.1 gibt einen kleinen Überblick über bisherige Arbeiten, die der Gruppe als ganzes oder größeren Teilen gewidmet waren. Unter denen wenigen zusammenfassenden Darstellungen ragen die Arbeiten von Thiede (1975, 1977) und Hilpert (1989) heraus, weil sie über Teilbearbeitungen hinaus gehen und außer rein faunistischen Aspekten ihren Schwerpunkt auf ökologische Fragestellungen legen. Darüber

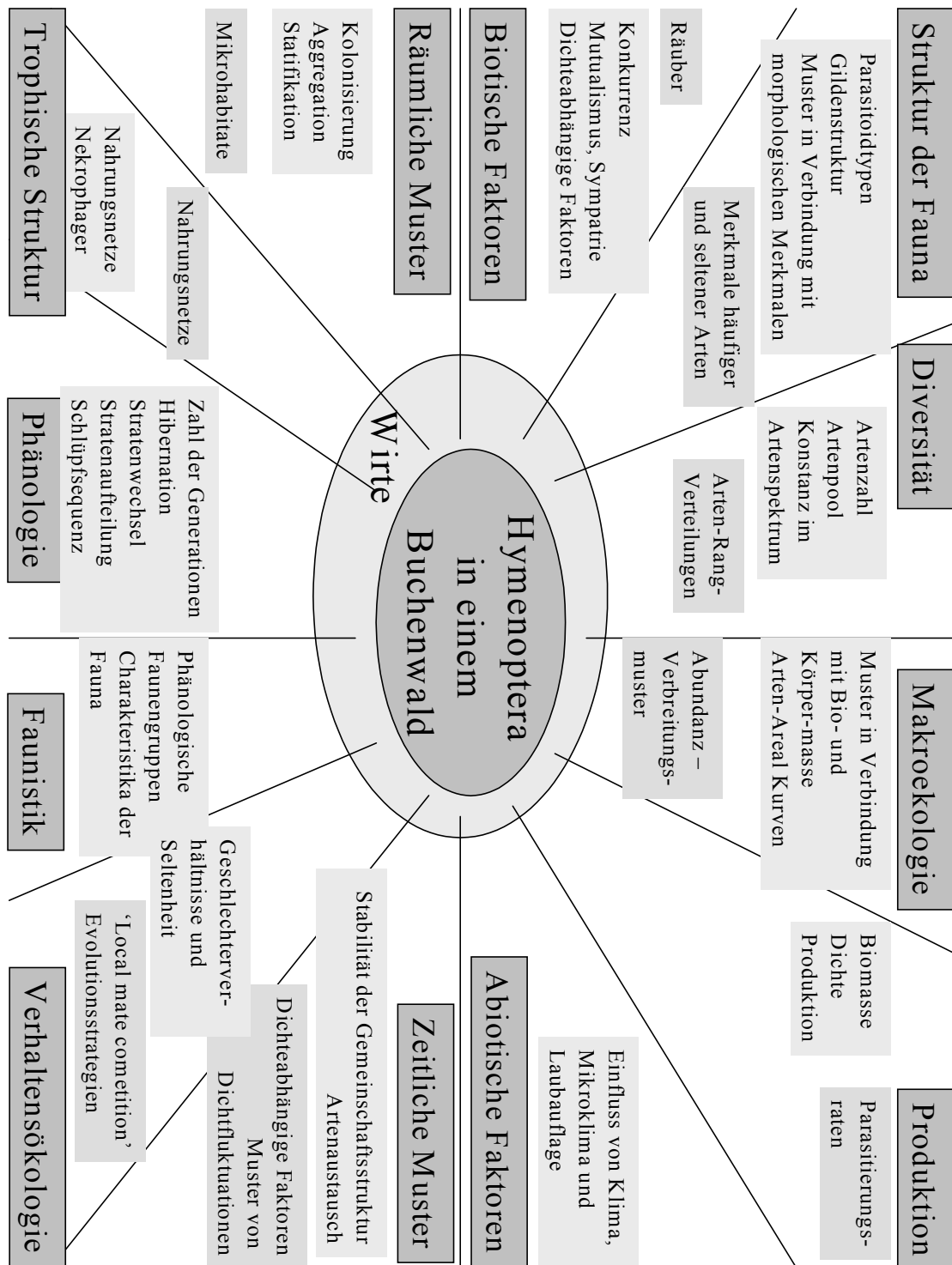


Abbildung 1.1: Wie lassen sich artenreiche Tiergemeinschaften ökologisch charakterisieren? Das vorliegende Forschungsprojekt über die parasitoiden Hautflügler des Göttinger Waldes untersuchte die Gruppe nach 12 Hauptgesichtspunkten, der Struktur der Fauna, der Diversität, nach makroökologischen Gesichtspunkten, der Produktion, der biotischen und abiotischen Einflussfaktoren, der räumlichen und zeitlichen Muster, der trophischen Struktur, der Phänologie, der Faunistik und der Verhaltensökologie (dunkelgrau unterlegt). Heller unterlegte Einzelaspekte sind bereits publiziert, dunkler unterlegte noch im Stadium der Auswertung oder im Druck. Nicht untersucht werden konnten aufgrund fehlenden Datenmaterials vor allem Nahrungsnetze, Parasitierungsraten und regionale Verbreitungsmuster. Natürlich gilt es die Hautflügler immer vor dem Hintergrund ihrer potentiellen Wirte zu betrachten.

hinaus versuchen sie, die Arten nicht nur nach taxonomischen Gesichtspunkten zu erfassen, sondern gruppieren sie auch in ökologische Gilden, hauptsächlich anhand ihrer Wirte. Fast alle anderen Arbeiten dagegen vermitteln nur Teilaspekte und geben keine vollständigen faunistischen Überblicke ((Klug, 1965, Weidemann 1965, Hassan 1967, Abraham 1969, König 1969, Horstmann 1970, 1985, 1988, Janzen and Pond 1975, Bendel-Janssen 1977, Aitchison 1979, Askew 1980, Garbarczyk 1981, Sterzyński 1981, Sawoniewicz 1981, Dreyer 1982, Funke 1983, Kussmaul und Schmidt 1987, Vidal 1988, Trojan et al 1994, Papp und Kisbenedek 1996, Morris 1997, Pujade et al. 1998, Neerup-Buhl 1998, Wytwer und Sawoniewicz 1998, Lewis und Whitfield 1999, Sawoniewicz 1999, Finch 2001). Sie geben daher auch keine umfassenden ökologischen Gliederungen vermittelt derer man weitergehende Fragen zur Bedeutung und Struktur der Parasitoidfauna beantworten könnte.

Dagegen wurden natürlich die Parasitoidkomplexe einzelner Mikrohabitate und von wichtigen Wirtsarten oder –gattungen in vielen Arbeiten detailliert untersucht. Darüber gibt ein Blick etwa in die ‚Biological Abstracts‘ oder auch

die ‚Current Contents‘ Ausdruck. Auch das Internet bietet hierzu umfassende Informationen (Überblicke finden sich etwa auf der Biosis Website, Gordon’s Parasitica Page, Ichnews On line, Proctos Home Page oder der Cynipoid Home Page um aus der großen Zahl nur einige wenige zu nennen), so dass an dieser Stelle auf eine Übersicht über diese Arbeiten verzichtet wird.

Anstoß für das vorliegende Projekt war deshalb der Wunsch, die Parasitoiden eines Lebensraumes, in diesem Falle eine Waldes, als Ganzes zu betrachten und dabei nicht taxonomische, sondern ökologische Gliederungskriterien bei der zusammenfassenden Betrachtung der Arten zugrunde zu legen. Die Freilandarbeiten und die taxonomische Aufarbeitung des Materials für diese Arbeit entstand im Laufe meiner Diplom- und Doktorarbeit (Ulrich 1985, 1988). Die Hymenopterenfauna, ihre Struktur und ökologische Aspekte der Gemeinschaft habe ich in einer Serie von Einzelarbeiten bearbeitet (Ulrich 1985, 1987a, b, 1988, 1989, 1998a, b, c, 1999 a – j, 2000a, b, c, 2001 a, b, c, d). Darüber hinaus habe ich parallel noch einen Halbtrockenrasen in der Nähe der Untersuchungsfläche des Waldes untersucht, den Drakenberg bei Göttingen (Ulrich 1999i, k).

Tabelle 1.1: Einige der wichtigeren Arbeiten über Artenzahlen und Siedlungsdichten parasitoider Hymenopteren.

Autor	Methode	Habitat	Untersuchungsumfang	Genauigkeit
Abraham (1969)	Gelbschalen	Westküste Schleswig Holstein	Pteromalidae	nicht qualitativ
Aitchison (1979)	Handfänge, Eklektoren	Kanadische Felder	Hymenoptera	nicht qualitativ
Funke (1983)	Eklektoren	Verschiedene süddeutsche Wälder	Hymenoptera	halbqualitativ
Garbarczyk (1981)	Gelbschalen	Polnische Wälder	Diapriidae, Proctotrupidae	nicht qualitativ
Hassan (1967)	Streifnetze, Exhaustor	verschiedene Biotope	Hymenoptera	nicht qualitativ
Hilpert (1989)	Eklektoren	Eichenhainbuchenwald	Hymenoptera	quantitativ
Horstmann (1970)	Gelbschalen	Westküste Schleswig Holstein	Ichneumonidae	nicht qualitativ
Horstmann (1988)	Gelbschalen	Nordseeinseln	Ichneumonidae	nicht qualitativ
Janzen und Pond (1975)	Streifnetz	Englische Wald- und Ruderalwiese	Hymenoptera	qualitativ
Klug (1965)	Streifnetze, Exhaustor	verschiedene Biotope	Hymenoptera	nicht qualitativ
König (1969)	Gelbschalen	Westküste Schleswig Holstein	Braconidae	nicht qualitativ
Kussmaul und Schmidt (1987)	Eklektoren	Buchenwald	Ichneumonidae	quantitativ
Lewis und Whithfield (1999)	Gelbschalen	Fichtenforste	Braconidae	qualitativ
Moran und Southwood (1982)	Kloppfänge	Britische Bäume	Hymenoptera	qualitativ
Owen und Svensson (1974)	Gelbschalen	Südschwedische Habitate	Ichneumonidae	nicht qualitativ
Neerup-Buhl (1998)	versch. Methoden	Habitate in Jutland	Ceraphronoidea, Proctotrupeoidea	qualitativ
Papp und Kisbedek (1996)	Pheromonfallen	Ungarischer Eichenwälder	Braconidae	nicht qualitativ
Sawoniewicz (1981)	Gelbschalen	Polnische Wälder	Ichneumonidae	nicht qualitativ
Sawoniewicz (1999)	Pheromonfallen	Polnische Fichtenforste	Ichneumonidae	qualitativ
Sterzyński (1981)	Gelbschalen	Polnische Wälder	Braconidae	qualitativ
Tereshkin (1996)	versch. Methoden	Weißrussisches Moor	Ichneumonidae	qualitativ
Thiede (1977)	Eklektoren	Fichtenforst	Hymenoptera	quantitativ
Ulrich (1999k)	Eklektoren	Halbtrockenrasen	Hymenoptera	quantitativ
Vidal (1988)	Gelbschalen	Nordseeinseln	Eulophidae, Tetracampidae	nicht qualitativ
Weidemann (1965)	Gelbschalen	Westküste Schleswig Holstein	Proctotrupidae	nicht qualitativ

Es fehlt bisher jedoch eine zusammenfassende Darstellung und Bewertung der vielfältigen Aspekte der Ökologie der Hymenopterengemeinschaft sowie eine Beurteilung der Bedeutung der Fauna für das Ökosystem Buchenwald. Einen Beitrag dazu soll die vorliegende Arbeit leisten. Sie ist damit zugleich die erste vollständige (soweit dies überhaupt leistbar ist) Darstellung der Ökologie und Faunistik aller Hymenopteren innerhalb eines Ökosystems.

Abb. 1.1 enthält einen umfassenden Überblick über das vorliegende Projekt und die in ihm behandelten Einzelaspekte. Ausgehend von phänologischen und faunistischen Fragestellungen liegt ein Schwerpunkt der Arbeit auf der Dynamik der Parasitoidgemeinschaft, das heißt Fragen nach der Konstanz der Gemeinschaft, nach Populationschwankungen, Aussterberaten und ‚species turnover‘. Darüber hinaus wurden Einflüsse biotischer (Konkurrenz, Feinddruck) und abiotischer (Temperatur, Niederschläge, Laubauflage) Faktoren untersucht. Ein dritter wichtiger Aspekt war die Makroökologie, die ökologische Muster untersucht, die auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Ebenen angesiedelt sind. Ein letzter Untersuchungsschwerpunkt bildeten ökologische Muster, die mit mor-

phologischen Merkmalen und der Biomasse verbunden sind.

Ein solche Projekt steht nicht allein. In diesem Falle war es eingebettet in ein langfristiges Forschungsprogramm zur Untersuchung eines Ökosystems auf Kalkgestein, dem Sonderforschungsbereich 135 ‚Ökosysteme auf Kalkgestein‘ der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Das Programm wurde 1980 mit einer zehnjährigen Laufzeit eingerichtet. Sein Ziel war die Analyse aller wichtigen Komponenten und Interaktionen auf Ökosystemebene (Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen) (Ellenberg et al. 1986, Schaefer 1989, 1991a, b, 1995, 1996a, b, 1997, 1999, Schaefer und Scheu 1996, Scheu und Schaefer 1999) und Vergleiche mit anderen Systemen. Dabei lag der Schwerpunkt vor allem auf dem bodenbiologischen Aspekt (Schaefer 1990, Scheu und Schaefer 1998). Darüber hinaus sollten insbesondere der Einfluss von Luftverunreinigungen (Stichwort ‚saurer Regen‘) auf Prozesse und Strukturen des Ökosystems Buchenwald studiert werden (Wolters und Schaefer 1994).

Populationsökologische Studien waren vor allen den Dipteren (Hövmeyer 1999a, b, 2000a), Nematoden (Alphei 1998), Laufkäfern (Martius 1986, Dornieden 1997) und Spinnen

(Stippich 1986, Sührig 1997, Hövemeyer 2000b, Hövemeyer und Stippich 2000) gewidmet.

An dieser Stelle möchte ich den vielen Personen danken, die an dem Zustandekommen dieser Arbeit Anteil hatten. Vor allem meinem akademischen Lehrer Prof. M. Schaefer, der mich auf die Hymenopteren ansetzte und es mir ermöglichte, ein so umfangreiches Datenmaterial zu sammeln und zu bearbeiten. Danken möchte ich den Mitarbeitern des II. Zool. Instituts der Universität Göttingen für ihre ständige Hilfsbereitschaft und Zusammenarbeit. Prof. J. Buszko danke ich für anregende Diskussion über Probleme, die die Ökologie der Hautflügler und ihre Wirte betreffen. Der leider verstorbene R. Hinz sowie Prof. K. Horstmann, Prof. R. Schwenke, Dr. E. Diller und Dr. H. Hilpert haben freundlicherweise die Deter-

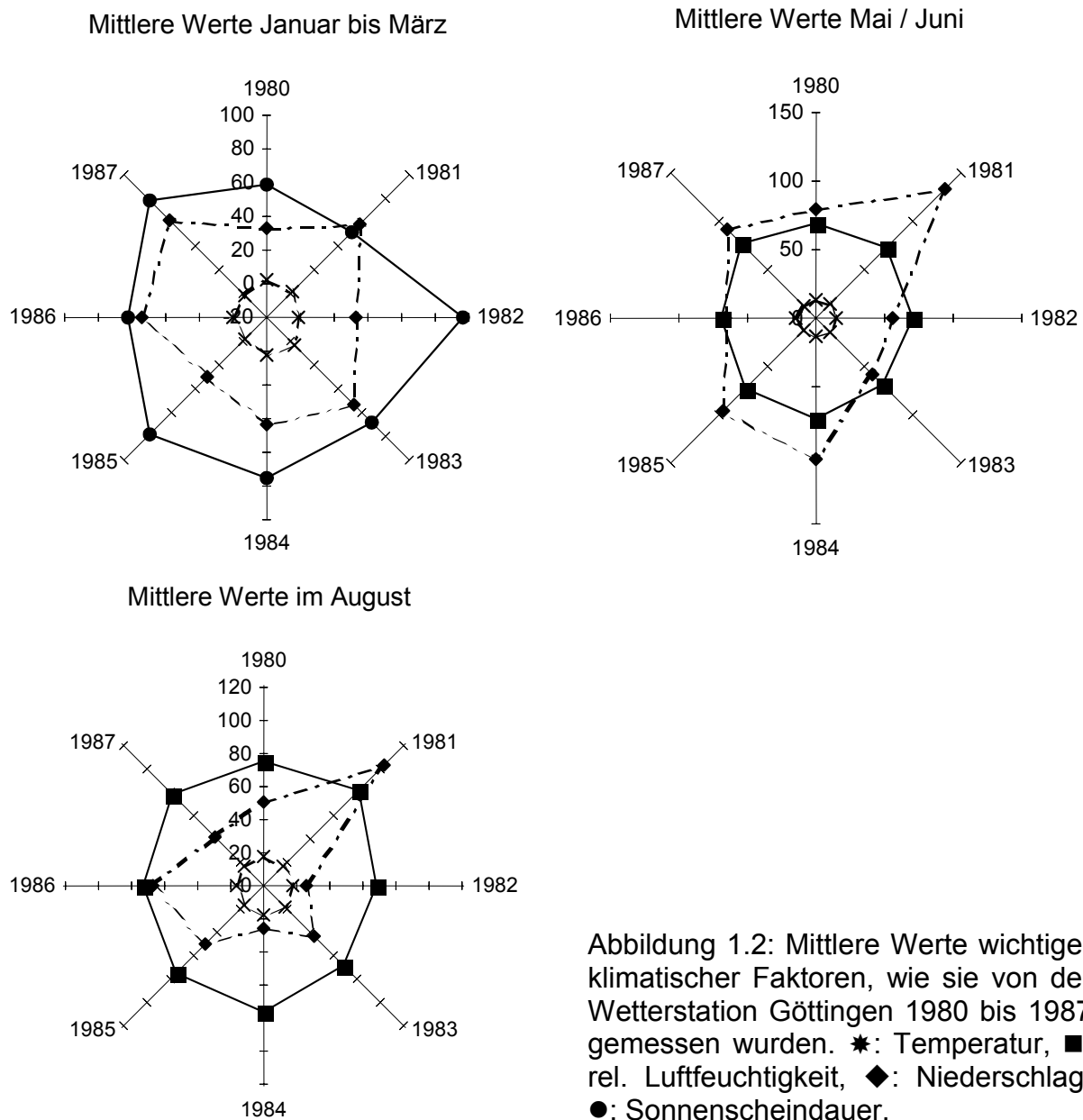
mination und des Ichneumonidenmaterials und eine Überprüfung der Zehrwespendeterminationen übernommen. Prof. K. Horstmann und R. Hinz gaben darüber hinaus wertvolle Hinweise zur Biologie einiger Ichneumoniden. Herrn Dr. Klaus Hövemeyer danke ich für die Determination einiger Dipterenarten und für die Überlassung von Material aus Totholzexperimenten. Prof. K. Thaler steuerte wertvolle Angaben zur Diversität der europäischen Arachniden bei. Vor allem aber möchte ich meiner Frau Jolanta danken, die mir so viele Computer- und Lektüreabende nachsah.

Diese Arbeit und die ihr zugrundeliegenden Einzelpublikationen wurden ermöglicht durch ein Stipendium der Friedrich-Ebert Stiftung und durch die finanzielle Unterstützung der Nikolaus Kopernikus Universität Toruń.

1.2. Das Untersuchungsobjekt

Der Göttinger Wald ist eine ca. 120-jähriger Buchenwald, der auf einer Muschelkalkscholle steht. Das Untersuchungsgebiet ist ein etwa 4 ha großes Areal auf einem ca. 420 m hohem Plateau am östlichen Rande dieses Waldes 7 km von Göttingen entfernt. Ob-

wohl es sich um einen typischen Altersklassenwald handelt, ist er ‚relativ‘ naturnah. Seine letzte Durchforstung lag bei Beginn der Forschungen mehr als 30 Jahre zurück. Pflanzensoziologisch charakterisieren ihn Grochla (1984) und Dierschke und Song (1982) als ein Meli-



co-Fagetum mit der Subassoziation *Lathyrus vernus*. Ellenberg (1982) nennt ihn einen „frischen Buchenwald“, deren Flächen mit hohem Bärlauchanteil er als „bärlauchreichen Buchenwald“ kennzeichnet.

Mit einem Anteil von 90% dominiert die Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Daneben finden sich Esche (*Fraxinus excelsior*), Berg- und Spitzahorn (*Acer pseudoplatanus* und *A. platanooides*), Stieleiche (*Quercus robur*), Hainbuche (*Carpinus betulus*) und Bergulme (*Ulmus glabra*).

Eine Strauchschicht ist nur verein-

zelt und schwach ausgebildet (einzelne Eschen), die Krautschicht ist dagegen besonders im Frühling gut entwickelt. Vor allem Bärlauch (*Allium ursinum*) und Bingelkraut (*Mercurialis perennis*) bilden z. T. reine oder fast reine Bestände.

Das Klima des Waldes ist typisch mitteleuropäisch mit sommerlichen Durchschnittstemperaturen von 16° C und winterlichen von 3,7° C. Im Mittel fielen während des Untersuchungszeitraumes von 1980 bis 1987 680 mm Regen (Abb. 1.2).

1.3 Die Untersuchungsmethoden

Klassische, aber auch neuere Untersuchungen über Hautflügler stützten sich fast ausschließlich auf Hand-, Streifnetz- oder Gelbschalfänge (Klug, 1965, Weidemann 1963, Hassan 1967, Abraham 1969, König 1969, Bendel-Janssen 1977, Janzen and Pond 1975, Aitchison 1979, Askew 1980, Garbarczyk 1981, Sterzyński 1981, Sawoniewicz 1981, 1999, Dreyer 1982, Kussmaul und Schmidt 1987, Vidal 1988, Trojan et al 1994, Morris 1997, Neerup-Buhl 1998, Lewis und Whitfield 1999).

Diese Untersuchungen haben den Nachteil, dass sie keine exakten Abundanz- und Biomassedaten liefern. Aber auch relative Vergleiche sind äußerst schwierig, da alle diese Erfassungsmethoden mehr oder weniger selektiv arbeiten und vor allem auf flugaktive und tagaktive Insekten ausgerichtet sind. Bodenphotoeklektoren (auch Abundanz- oder Schlüpffallen genannt; Funke 1971 1983, Southwood 1978, Ellenberg et al 1986, Ulrich 1985, 1987a, 1988) haben dagegen den Vorteil, dass sie eine definierte Oberfläche des Waldbodens mehr oder weniger quantitativ abfangen. Dies gilt natürlich vor allem für positiv phototaktische Insekten. Die Erfahrung zeigt allerdings, dass auch

brachyptere und sogar aptere Arthropoden zu einem hohen Prozentsatz abgefangen werden. Natürlich werden nur solche Arten erfasst, die mindestens ein Stadium ihres Lebens am oder im Boden oder in Totholz oder in der Krautschicht verbringen. Arten mit vollständigem Lebenszyklus in der Kronenregion werden natürlich nicht oder zumindest nicht qualitativ abgefangen. Eklektoren fangen also Stratenwechsler und sind dazu ein ideales Werkzeug zur quantitativen Erfassung dieser Teilgruppe einer Fauna.

Die vorliegende Arbeit basiert weitgehend auf einem umfangreichen Eklektorprogramm, dass im Rahmen des oben beschriebenen mehrjährigen Forschungsprogramms auf der Untersuchungsfläche des Göttinger Waldes installiert wurde. Tabelle 1.2 gibt einen vollständigen Überblick über die eingesetzten Fallen, ihre Standzeiten und die verschiedenen Experimentalflächen, auf denen sie installiert waren (Ulrich 1985, 1988). Insgesamt wurden während der 8 Untersuchungsjahre (7 Jahre intensive Erfassung und ein Jahr, 1980, Vorlauf, 144 m² Waldboden mittels Eklektoren abgefangen. Die Tabelle zeigt, dass außer ‚normalem‘ Waldboden, den Kon-

Um auch Arten der Kronenregion zu erfassen, die keine Stratenwechsler sind und somit über Bodenphotoelektroden aber auch Baumelektroden nicht erfasst werden, wurden die Fänge von Gelbschalen ausgewertet, die ich 1986 und 1987 auf einem Forschungsturm der Untersuchungsfläche in 12, 18 und 24 m Höhe aufgestellt hatte (Ulrich 1988).

[illegible]

Tabelle 1.2: Das Eklektorprogramm 1980 bis 1987. D: Dauersteher, U: Umsetzer
A: Facies mit hohem Anteil an *Allium ursinum*, M: Facies mit hohem Anteil an *Mercurialis perennis*

1.4 Ein Wort zur Systematik

Jeder Bearbeiter der Hymenopteren, vor allem der parasitoiden Hymenopteren der Unterordnung Terebrantes oder Parasitica, muss sich mit der zum Teil extrem schwierigen Systematik der Gruppe auseinander setzen. Trotz erheblicher Fortschritte, die in der systematischen Bearbeitung einzelner Parasitoidtaxa erzielt wurden, sind für viele Familien oder Überfamilien keine neueren Gattungs- und Artschlüssel verfügbar. Diese systematischen Unsicherheiten haben natürlich auch erheblichen Einfluss auf den Stand unseres Wissens über die Biologie dieser Arten und erschweren oder verunmöglichen gar ökologische Zuordnungen zu Gilden oder Parasitoidtypen, wie sie in dieser Arbeit als Grundlage der Analyse dienen. Dies gilt insbesondere für die größtenteils winzigen Ceraphronoidea, über deren Biologie so gut wie nichts bekannt ist, aber auch für viele Gall- und Erzwespenfamilien, sowie einen Gutteil der Ichneumoniden und Brackwespen.

Trotz dieser großen systematischen Schwierigkeiten muss jede eingehende ökologische Bearbeitung bei der Art als grundlegender ökologischer Einheit aufbauen. Dies tut auch diese Arbeit, dass heißt, es wurden alle ge-

fundenen Individuen nach Arten getrennt und, so weit es vorhandene Kataloge und Schlüssel zuließen, determiniert. Dabei ist zu beachten, dass zu einer Gildeneinteilung es in vielen Fällen nicht notwendig ist, die Arten zu determinieren. Eine Trennung auf Gattungsebene reicht aus. Dies gilt selbst dann, wenn Vergleiche zwischen verschiedenen Habitaten gezogen werden sollen.

Die Tabelle 1.3 gibt einen Überblick über die einzelnen Parasitoidfamilien des Göttinger Waldes mit ihren Artenzahlen und dem Anteil determinierter Arten. Die Namengebung der Arten, wie sie in Anhang A verwendet ist, richtet sich dabei vor allem nach den folgenden Katalogen und Bearbeitungen: Symphyta: Benson (1952, 1958), Muche (1968-1970, 1974, 1977), Quinlan und Gauld (1981), Rzelochovziev et al. (1988),

Ichneumonidae: Townes (1969-1975), Yu und Horstmann (1997),

Braconidae: Tobias (1986a, b),

Chalcidoidea: Trjapitzin et al. (1978), Graham (1969, 1987), Boucek (1988), Cynipoidea: Dalla Torre und Kieffer (1910), Eady und Quinlan (1963), Quinlan (1978),

Proctotrupoidea: Trjapitzin et al. (1978),

Tabelle 1.3: Zahl der Arten und Zahl der determinierten Hautflüglerarten des Göttinger Wald unterteilt nach der Familie. Erwartungsgemäß stellen Ichneumoniden und Backwespen den größten Anteil an der Gesamtfaua.

Familie	Zahl der Arten	Zahl der determinierten Arten	Determinierungsgrad	Anteil an der Gesamtfaua	Gesamtzahl der Tiere	Mittlere Schlupfdichte
Anacharitidae	4	2	0,50	0,6%	260	1,8
Andrenidae	1	0	0,00	0,1%	1	< 0,1
Aphelinidae	4	1	0,25	0,6%	4438	30,8
Apidae	7	7	1,00	1,0%	-	-
Braconidae	123	40	0,33	17,1%	4075	28,3
Ceraphronidae	30	0	0,00	4,2%	718	5,0
Charipidae	5	4	0,80	0,7%	84	0,6
Cynipidae	11	7	0,64	1,5%	380	2,6
Diapriidae	69	57	0,83	9,6%	1743	12,1
Dryinidae	4	3	0,75	0,6%	776	5,4
Embolemidae	1	1	1,00	0,1%	1	< 0,1
Encyrtidae	14	4	0,29	1,9%	384	2,7
Eucoilidae	5	4	0,80	0,7%	645	4,5
Eulophidae	55	40	0,73	7,6%	6293	43,7
Eupelmidae	1	1	1,00	0,1%	1	< 0,1
Eurytomidae	1	1	1,00	0,1%	8	0,1
Figitidae	1	1	1,00	0,1%	37	0,3
Formicidae	9	9	1,00	1,3%	-	-
Heloridae	1	1	1,00	0,1%	3	< 0,1
Ichneumonidae	179	93	0,52	24,9%	3132	21,8
Megachilidae	1	1	1,00	0,1%	1	< 0,1
Megaspilidae	16	8	0,50	2,2%	509	3,5
Mymaridae	26	14	0,54	3,6%	4205	29,2
Ormyridae	1	1	1,00	0,1%	1	< 0,1
Platygasteridae	34	11	0,32	4,7%	5049	35,1
Proctotrupidae	15	15	1,00	2,1%	741	5,1
Pteromalidae	56	34	0,61	7,8%	2233	15,5
Scelionidae	13	1	0,08	1,8%	251	1,7
Sphecidae	1	1	1,00	0,1%	1	< 0,1
Tenthredinidae	20	15	0,75	2,8%	48	0,3
Torymidae	6	4	0,67	0,8%	74	0,5
Trichogrammatidae	2	1	0,50	0,3%	65	0,5
Vespidae	4	4	1,00	0,6%	-	-

Townes und Townes (1981), Nixon (1957, 1980), Ceraphronoidea: Trjapitzin et al. (1978), Aculeata: Perkins (1976), Kutter (1977), Tobias et al. (1978), Dollfuss (1991), Westrich (1989) .

Daneben wurden eine Vielzahl weiterer Gattungs- und Familienrevisionen verwendet, die in Ulrich (1987, 1988, 1998a und 1999e, g) aufgeführt sind.

Ein Blick auf die Tabelle 1.3 zeigt, dass natürlich die Ichneumoniden mit 179 und Braconiden mit 123 Arten die artenreichsten Familien sind, ein Befund, der auch in den meisten anderen faunistischen Studien zutage trat (Owen und Svensson 1974 Hilpert 1989, Ulrich 1999k). Die Diapriiden, Eulophiden und Pteromaliden stellen jeweils 50 bis 70 Arten, was Anteilen von 7,5 bis 10% der Gesamtfauuna entspricht.

Interessant ist dagegen der hohe Anteil an kleinen Ceraphroniden und Megaspiliden, sowohl hinsichtlich der Zahl der Arten als auch in Bezug auf die Individuenzahl. Beide Gruppen stellen zusammen 6,4% der Fauna und etwa 3% der Gesamtdichte, zu Spitzenzeiten erreichte ihr Anteil jedoch bis zu 20%

des Gesamtfanges. Beide Familien werden bei faunistischen Untersuchungen und Auflistungen meist übergangen, was vor allem auf den schlechten systematischen Bearbeitungsstand zurückzuführen ist. Wirte sind für die meisten Arten der Hauptgattungen unbekannt (vgl. Fabricius 1975, Alekseev 1978, Gauld und Bolton 1988, Neerup-Buhl 1998), doch dürften diese vor allem am Boden und in der Streuschicht, vielleicht auch an Rinde zu suchen sein (Ulrich 1987a). Eine ganze Reihe von Arten wurde aus Cecidomyiiden, vor allem aus räuberischen (oder mycetophagen?) Arten der Unterfamilie Lestremiinae (Pschorn Walcher 1956, Oatman 1985), die an eben solchen Orten leben, gezogen.

Ein Blick auf die Zahl der gefangenen Individuen verdeutlicht, dass vor allem Aphelinidae, Eulophidae, Platygasteridae und Mymaridae hohe Dichten erreichten. Auch dies entspricht der Erwartung, sind doch in diesen Familien die Mehrzahl der Eiparasitoide sowie solche von Gallbildnern und Pflanzensaftsaugern vertreten, also Wirtsgruppen, die ebenfalls hohe bis sehr hohe Abundanzen erreichen.

2. Hymenopteren im Ökosystem Kalkbuchenwald

2.1. Wie unterteilt man Gemeinschaften von Hautflüglern?

Das erste Problem, vor dem jeder Bearbeiter einer so artenreichen Gruppe wie den Hymenopteren steht, ist das der Klassifikation (Adams 1985, Ulrich 1987a). Zur Beantwortung ökologischer Fragestellungen ist eine nach taxonomischen Gesichtspunkten ausgerichtete Einteilung nur bedingt geeignet. Für eine vergleichende Betrachtung galt es daher zunächst nach einer ökologisch sinnvollen Gildeneinteilung zu suchen. Dies mündete in einer Klassifikation, die in der nebenstehenden Tabelle 2.1 wiedergegeben ist. Hauptkriterien bei den Parasitoiden sind danach das Wirtstaxon, die Wirtsgilde, das Stratum der Eiablage, die Zahl der Generationen (uni-, bi- oder polyvoltin), das Stadium der Überwinterung, das Wirtsstadium beim Anstich und der Parasitoidtyp, das heißt koinobiontisch oder idiobiontisch.

Die Einteilung anhand der Wirte erfolgte überwiegend anhand von Literaturangaben, bei Ichneumoniden auch aufgrund von Angaben der jeweiligen

Parasitoide		Nichtparasitoide		Touristen
Wirtstaxon	Wirtsgilde	Stratum	Wirtsstadium beim Anstich	
Araneida (3)	Minierer (55)	Streuschicht / Boden (198)	Puppe (102)	Koinobiontisch (365)
Psocoptera (1)	Gallbildner (68)	Krautschicht (50)	Larve (442)	Idiobiontisch (222)
Thysanoptera (2)	Ektophytophage (108)	Kronenschicht (86)	Ei (45)	Nestbauer (14)
Heteroptera (3)	Säftesauger (33)	Unbekannt (335)	Unbekannt (82)	Unbekannt (82)
Cicadina (14)	Saprophage (63)			
Coccina (5)	Mycetophage (82)			
Aleyrodina (3)	Räuber (41)			
Psyllina (1)	Eier (45)			
Planipennia (11)	Parasitoide (37)			
Coleoptera (60)	Xylophage (4)			
Symphyla (14)	Unbekannt (133)			
Apocrita (46)		Hibernation	Voltinismus	
Diptera (262)		Imago (48)	Univoltine (138)	
Lepidoptera (103)		Larve (189)	Bi- oder polyvoltin (210)	
Unbekannt (125)		Unbekannt (432)	Unbekannt (321)	

Tabelle 2.1: Einteilung der Hautflügler in ökologische Gilden und Artenzahlen pro Gilde im Göttinger Wald.

Bestimmer. In einigen Fällen wurden eigene Zuchtergebnisse verwendet. Die Anhänge A, B und C enthalten für jede der Arten die komplette Gildeneinteilung. Daraus wird auch ersichtlich, dass in vielen Fällen aufgrund der unklaren taxonomischen Situation oder fehlender Literaturangaben eine vollständige Klassifikation nicht möglich war. Dies betrifft vor allem viele Arten der kleinen

Ceraphroniden und Megaspiliden, über deren Biologie so gut wie nichts bekannt ist. Gerade dieses Nichtwissen macht es sehr wahrscheinlich, dass ihre Wirte in wenig untersuchten, weil schwierig zu bearbeitenden Mikrohabitaten zu suchen sind, vor allem in der Laubstreu oder in Flechten- und Moospolstern an Rinde.

2.2 Die potentiellen Wirte

Welches sind nun die potentiellen Wirte, die sich anhand der Tabelle 2.1 im Göttinger Wald ergeben? Eine ausgiebige Besprechung der potentiellen Wirtsarten und ihrer Abundanzen findet sich in Ulrich (1985, 1987a). Diese Diskussionen zeigen vor allem, wie viele Informationen über die möglichen Wirte der Hautflügler aber auch über die Biologie der meisten Hymenopterenarten noch fehlen. Die nachfolgende kurze Aufstellung der potentiellen Wirtsarten und die Einschätzung der Befallsraten in Kapitel 2.5 kann daher nur einen ungefähren Eindruck über die komplizierten Wirtsbeziehungen der Parasitoide geben.

Unter den räuberischen Spinnen sind als Wirte der verhältnismäßig häufigen *Aclastus* Arten (Ichneumonidae) vor allem größere Linyphiiden und Ara-

neiden zu nennen. Beide Gruppen sind nach Stippich (1986) im dem Waldgebiet mit zusammen 78 Arten vertreten.

Unter den Heteropteren kommen als Wirte die überwiegend räuberischen Miriden der Gattung *Phytocoris* (*Ph. populi* und *Ph. tiliae*) sowie der ebenfalls räuberische *Blepharidopterus angulatus* in Frage (Knoop mündl.).

Die Zikaden des Göttinger Waldes sind u. a. *Fagocyba cruenta*, *Errhomenus brachypterus*, *Eupteryx stachydearum*, *Cixius distinguendus* und *Aphrodes spec.* (Knoop und Schaefer mündl.) und werden sowohl von Ei als auch von Larvenparasitoiden (4 Mymariden- und 3 Dryinidenarten) angegriffen. Dazu kommt als Hyperparasitoid die Diapriide *Ismarus dorsiger*.

Unter den Blattläusen des Göttinger Waldes kommt als Wirt vor allem

die häufige Buchenblattlaus *Phyllaphis fagi* (Callaphididae) in Frage. Allerdings wurde die Blattlausfauna des Waldes bisher nur unzureichend untersucht.

Amitus minervae (Platygasteridae), *Eretmocerus mundus* und eine *Encarsia* Art (Aphelinidae) befallen Aleyrodina. Nach Zahradnik (1972) kommt für sie am ehestens die an Buchen lebende *Asterobemisla carpini* in Frage.

Von den potentiellen Wirten der Netzflüglerparasitoide war in den Fängen die Hemerobiide *Hemerobius micanus* mit Abstand am häufigsten. Deren Larven fressen *Phyllaphis fagi* (Schmidt Nielsen 1977). Daneben konnte ich *Wesmaelius subnebulosus*, *Symphrobium elegans* und *Chrysoperla carnea* in größerer Zahl nachweisen. Allerdings sind Netzflügler überwiegend Bewohner der Kronenschicht (Pantaleoni 1996), ihre Gesamtzahl dürfte nach Erfahrungen aus anderen Wäldern bei 10 bis 25 liegen (Czechowska 1995).

Unter den Käfern dienen holzwohnende Cerambyciden und Scolytiden als Wirte. Vor allem aber werden Arten der phytophagen und überwiegend in der Krautschicht lebenden Blatt- und Rüsselkäfer befallen. Die zweite wichtige Wirtsgruppe sind die räuberischen Kurzflügler. Letztere wird von ins-

gesamt 12 Arten, hauptsächlich der Proctotrupidengattung *Exallonyx* parasitiert. Die meisten anderen Käferfamilien, so die Laufkäfer, werden dagegen überhaupt nicht oder nur in Ausnahmefällen angegriffen.

Die Dipteren sind sowohl hinsichtlich der Artenzahl als auch der Parasitierungsraten (siehe Kapitel 2.5) die wichtigste Wirtsgruppe. Dabei sind es natürlich vor allem die mit mehreren zehn Arten vertretenen Gallmücken (gallbildende und räuberische), welche von verschiedensten Parasitoidarten, vor allem von Pteromaliden und Eulophiden, wohl aber auch von Ceraphroniden und Megaspiliden, befallen werden. Eine weitere wichtige Wirtsgruppe sind die minierenden Agromyziden und die in Bärlauch minierende Syrphide *Cheilosia fasciata*.

Die wichtigste Wirtsgruppe unter den Dipteren aber sind die Buckelfliegen, die wohl ganz überwiegend als Larve saprophag oder nekrophag, zum Teil aber auch parasitisch leben und ebenfalls mit mehreren zehn Arten im Wald vertreten sind (Hövmeyer 1985 und mündl.).

Die Lepidopteren wurden nur 1981/82 untersucht. Winter (1985) fand in diesen beiden Jahren 53 Arten. Ihre jährliche Gesamtzahl in dem untersuch-

ten Waldstück ist aber sicherlich deutlich höher und dürfte zwischen 100 und 200 liegen (Buszko mündl.). Unter den nachgewiesenen Arten finden sich die Buchenblattminierer *Nepticula basalla* und *Lithocolletis faginella*, die wohl die wichtigsten Wirte der Parasitoide von Minieren sind.

Gering ist die Zahl der Blattwespen des untersuchten Waldstückes. 14 Arten, die ausschließlich der Familie Tenthredinidae entstammen, konnte ich mittels Eklektoren und Handfängen nachweisen. Ihre Larven leben überwiegend in der Krautschicht.

2.3 Artenzahlen im Vergleich

Insgesamt wurden während der 8 Untersuchungsjahre 43695 Individuen mittels Boden- und Baumbodenphotoeklektoren gefangen. Dazu kommen noch mehrere Tausend Tiere aus Hand- und Gelbschalfängen sowie Zuchtergebnisse. Diese Individuen verteilen sich auf 720 Arten. Das sind ca. 3.5 bis 4.5% der europäischen und ca. 7% der mitteleuropäischen Fauna (Ulrich 1999e, g). Die Anhänge geben einen vollständigen Überblick über alle Arten, ihre systematische Stellung, ihre Biologie, Dichteangaben, und Phänologien.

669 (93%) der Arten sind Parasitoide, die sich auf 15 Wirtstaxa verteilen (vgl. Tabelle 2.1). 51 Arten gehören nicht zu den Parasitoiden (Tabelle 2.2 und Anhang B). Es sind dies vor allem phytophage Blatt- und Gallwespen (20 und 8 Arten) sowie Hummeln (6 Arten). Diese geringe Zahl von Nichtparasitoiden

überrascht auf den ersten Blick, denkt man an die vielen Blattwespenarten in Europa (über 1000 Arten, Ulrich 1999e) und die noch größere Zahl an solitären Bienen Weg- und Grabwespenarten (zusammen in Europa über 2000; vgl. Ulrich 1999e).

Unter den solitären Bienen konnte ich nur die Megachilide *Osmia rufa* sowie eine nicht determinierbare *Andrena*-Art nachweisen. Spheciden waren nur durch *Rhopalum clavipes* vertreten und Pompiliden fehlten ganz. Dagegen fanden sich vier echte Wespenarten (*Paravespula vulgaris*, *Dolichovespula saxonica*, und *D. sylvestris* sowie *Paravespula rufa*).

Die geringe Zahl der Solitärbiene und -wespen wird sicherlich durch die Bevorzugung offener und wärmerer Standorte erklärt. In dem relativ kühlen Wald finden nur die partiell warmblüti-

Tabelle 2.2: Die nichtparasitischen Hymenopteren des Göttinger Wald 1981 bis 1987. Dichten in Ind. m⁻² a⁻¹.

Familie	Art	Mittlere Dichten 1981 - 1987	Familie	Art	Mittlere Dichten 1981 - 1987
Andrenidae	<i>Andrena</i> GW1	-	Sphecidae	<i>Rhopalum clavipes</i>	-
Apidae	<i>Bombus hortorum</i>	-	Tenthredinidae	<i>Proferusa</i> GW1	< 1
Apidae	<i>Bombus lucorum</i>	-	Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis nassata</i>	< 1
Apidae	<i>Bombus pascuorum</i>	-	Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis litterata</i>	< 1
Apidae	<i>Bombus pratorum</i>	-	Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis annuligera</i>	< 1
Apidae	<i>bombus soeroeensis</i>	-	Tenthredinidae	<i>Tenthredo livida</i>	< 1
Apidae	<i>Bombus terrestris</i>	-	Tenthredinidae	<i>Tenthredo ferruginea</i>	< 1
Cynipidae	<i>Cynipidae</i> GW1	< 1	Tenthredinidae	<i>Tenthredo bipunctula</i>	< 1
Cynipidae	<i>Xestophanes</i> GW1	< 1	Tenthredinidae	<i>Sterictophora</i> GW1	< 1
Cynipidae	<i>Neuroterus aprilius</i>	< 1	Tenthredinidae	<i>Pseudodineura parvula</i>	< 1
Cynipidae	<i>Andricus ostreus</i>	< 1	Tenthredinidae	<i>Phymatocera aterrima</i>	1
Cynipidae	<i>Andricus curvator</i>	< 1	Tenthredinidae	<i>Pachyprotasis rapae</i>	< 1
Cynipidae	<i>Andricus</i> GW2	< 1	Tenthredinidae	<i>Nematus fagi</i>	< 1
Cynipidae	<i>Andricus</i> GW1	< 1	Tenthredinidae	<i>Nematus</i> GW1	< 1
Cynipidae	<i>Neuroterus quercusbac- carum</i>	1	Tenthredinidae	<i>Monophadnus palles- cens</i>	< 1
Eurytomidae	<i>Tetramesa longula</i>	< 1	Tenthredinidae	<i>Mesoneura opaca</i>	< 1
Formicidae	<i>Myrmica ruginodis</i>	-	Tenthredinidae	<i>Hoplocampa minuta</i>	< 1
Formicidae	<i>Hypoponera punctatissi- ma</i>	-	Tenthredinidae	<i>Dolerus</i> GW1	< 1
Formicidae	<i>Lasius flavus</i>	-	Tenthredinidae	<i>Blennocampinae</i> GW1	< 1
Formicidae	<i>Lasius mixtus</i>	-	Tenthredinidae	<i>Aglaostigma aucupariae</i>	< 1
Formicidae	<i>Lasius niger</i>	-	Tenthredinidae	<i>Selandria serva</i>	< 1
Formicidae	<i>Lasius umbratus</i>	-	Vespidae	<i>Paravespula vulgaris</i>	-
Formicidae	<i>Leptothorax nylanderi</i>	-	Vespidae	<i>Dolichovespula saxonica</i>	-
Formicidae	<i>Myrmica lobicornis</i>	-	Vespidae	<i>Dolichovespula sylvestris</i>	-
Formicidae	<i>Myrmica rubra</i>	-	Vespidae	<i>Paravespula rufa</i>	-
Megachilidae	<i>Osmia rufa</i>	-			

gen Hummeln geeignete Bedingungen. Die geringe Zahl der Blattwespen (Anteil: 2.7% im Göttinger Wald gegenüber ca. 5 bis 6% an der mitteleuropäischen Fauna) dagegen mag ihren Grund in dem doch relativ homogenen Baumbestand haben. Gering ist auch die Zahl der Ameisenarten. Obwohl ich 9 Arten nachweisen konnte, fanden sich nur von zweien (*Lasius niger* und *L. flavus*) Nester. Die übrigen waren zugeflogene Geschlechtstiere.

Tabelle 2.1 zeigt vor allem, dass trotz der intensiven Bearbeitung über einen erheblichen Teil der Arten wenig oder gar nichts bekannt ist. Dies gilt besonders hinsichtlich der Straten- und phänologischen Einteilung und ist hierbei vor allem ein Effekt der geringen Individuenzahlen, die von den meisten Arten gefunden wurde.

Hinsichtlich des Wirtstaxons stellen, erwartungsgemäß, die Parasitoide der Dipteren (262 Arten) und Lepidopte-

ren (103 Arten) den größten Anteil. Hinsichtlich der Wirtsgilde sind Parasitoide von Ektophytophagen (108 Arten) sowie von Myceto- und Saprophagen (zusammen 145 Arten) und Gallbildnern (68) am artenreichsten.

Interessant ist auch, welche Arten fehlen. So konnte ich keine Parasitoide von Zecken feststellen. Ebenso fehlten Parasitoide von Milben, Weberknechten, Heuschrecken und Kamelhalsfliegen. Dies mag vor allen an der geringen Zahl potentieller Wirtsarten liegen. Dazu mehr in Kapitel 2.4.4.

Bezüglich der Wirtsgilde fällt die

geringe Zahl der Parasitoide totholzlebender Wirte auf. Es fanden sich nur 4 Arten (*Xorides securicornis*, *Astichus maculatus* und *A. arithmeticus*, und eine *Ecphylus*-Art), die totholzlebende Käferlarven anstecken und einige weitere Parasitoide von Dipteren, die mit Totholz assoziiert sind. Die Ursache ist sicherlich in dem geringen Totholzanteil in dem Wald zu suchen. In Urwäldern ohne regelmäßige Durchforstung ist wesentlich mehr Totholz aller Verrottungsstadien vorhanden und bietet mehr saprophagen Insekten und ihren Parasitoiden Lebensmöglichkeiten.

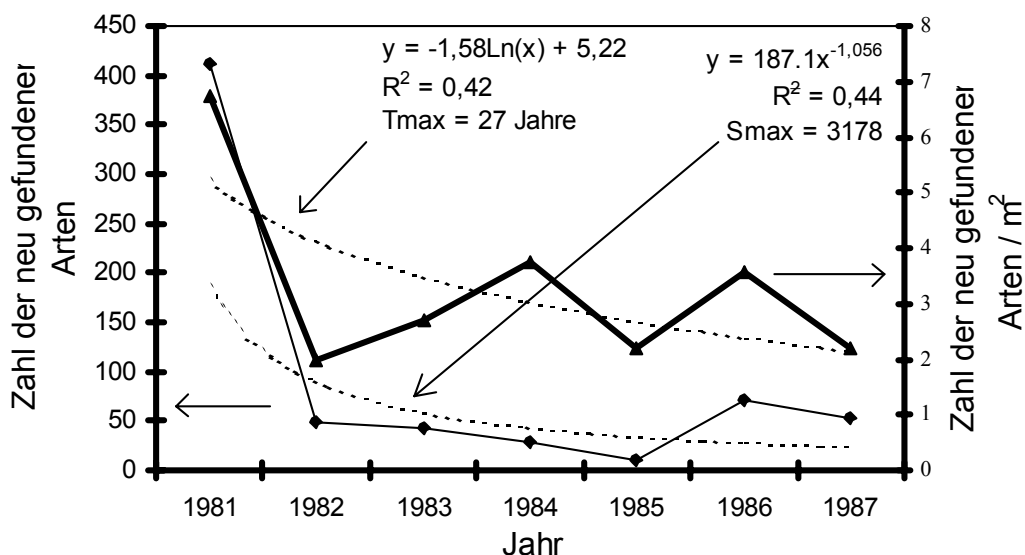


Abbildung 2.1: Zahl der neu gefangenen Arten und die Zahl der neugefangenen Arten pro m² Waldboden der parasitoiden Hymenopteren des Göttinger Waldes. Tmax: maximale Fangzeit, um alle Arten des regionalen Pools zu erhalten, Smax: Artenzahl des regionalen Pools.

2.4 Der Göttinger Wald als Teil des regionalen und kontinentalen Artenpools

2.4.1 Der regionale Artenpool

Der Göttinger Wald ist kein von der Umgebung abgeschlossenes Areal. Es gibt einen ständigen Artaustausch innerhalb des regionalen Artenpools. Um Artenzahlen auf lokaler Ebene, dass heißt auf der Habitatebene mit der regionalen Ebene vergleichen zu können, gilt es daher zuerst, die Größe dieses regionalen Artenpools abzuschätzen. Dafür kommen zwei verschiedene Methoden in Frage.

Die Abb. 2.1 auf der vorigen Seite zeigt die Zahl der in den einzelnen Jahren neu gefangenen Arten und die Zahl der neu gefangenen Arten pro m². Die Zahl der neu gefangenen Arten wird am besten durch eine Potenzfunktion der Form

$$S = 187,1 \text{ Jahr}^{-1,0566} \quad (2.1)$$

beschrieben.

Das Integral unter der Kurve gibt eine Schätzung für die maximale Zahl an Arten, die potentiell im Wald zu finden ist. Diese entspricht dem regionalen Artenpool und beträgt knapp 3200 Arten. Eine entsprechende Berechnung, die die Zahl der Arten pro m² benutzt (die sogenannte Artendichte) liefert ei-

nen Schätzwert für den nötigen Untersuchungszeitraum. Er beträgt 27 Jahre. Es ist zu betonen, dass eine solche Abschätzung über ein Integral nur eine obere Grenze des Artenpools liefert.

Eine zweite Möglichkeit, den regionalen Artenpool zu schätzen, ergab sich aus dem hohen Anteil von Arten, die sowohl im Göttinger Wald als auch auf einem ebenfalls untersuchten Halbtrockenrasen, dem Drakenberg bei Göttingen, in unmittelbarer Nähe vorkamen. Die Fauna ist im Detail in Ulrich (1999i und k) beschrieben. 347 Parasitoidarten konnte ich im Göttinger Wald determinieren, 163 (von 455 gefundenen) auf dem Drakenberg. 56 Arten waren beiden Habitaten gemeinsam. Eine eingehendere Analyse zeigte, dass Hautflügler wenig habitatspezifisch (Ulrich 1999k) sind und vermutlich die Mehrzahl der Arten des regionalen Pools in der Lage ist, beide Lebensräume zu besiedeln. Unter dieser Annahme können wir die Frage stellen, wie groß der regionale Pool sein muss, dass bei einer zufälligen Auswahl von 347 (m) und 163 (l) Arten mindestens 56 (k) gemeinsam

sind (Abb. 2.2). Dies lässt sich mit der folgenden Formel berechnen, wobei n die Artenzahl des regionalen Pools ist (Ulrich 1999i):

$$p(i > k) = \sum_k^m \frac{\binom{n}{k} \binom{n-k}{m-k} \binom{n-m}{l-k}}{\binom{n}{m} \binom{n}{l}} \quad (2.2)$$

Abb. 2.2 zeigt das Ergebnis einer solchen Abschätzung graphisch. Wir sehen, dass für eine gemeinsame Artenzahl zwischen 50 und 60 der regionale Artenpool etwa 900 bis 1100 Arten enthalten muss. Dieser Wert bezieht sich natürlich auf die determinierten Arten. Da in beiden Habitaten 36 bzw. 52% der Arten determiniert werden konnten, müsste der regionale Pool demnach zwischen 2100 und 2500 Arten umfassen. Dieser Wert ist etwas niedriger als der Wert von 3200, der sich aus der Kollektorkurve ergab, der jedoch eher eine maximale Obergrenze darstellte.

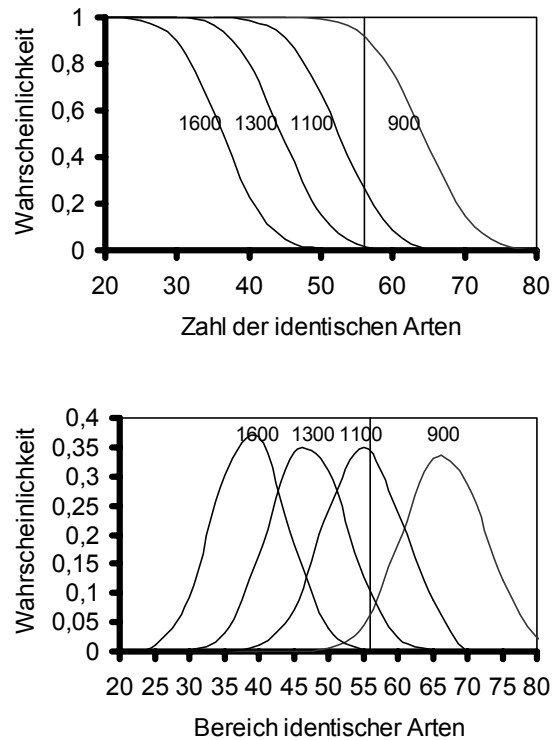


Abbildung 2.2: A: Wahrscheinlichkeit mindestens k gemeinsame Arten aus zwei Fängen mit Umfang m und l aus einem Pool von n Arten zu finden (Gleichung 2.2). Gegeben ist die Wahrscheinlichkeitsfunktion für $m = 347$ und $l = 163$ Arten mit Pools zwischen 900 und 1600.

B: Wahrscheinlichkeiten zwischen k und $k + 5$ Arten zu finden. Die vertikalen Linien stehen für die tatsächliche Zahl von 56 gemeinsamen Arten.

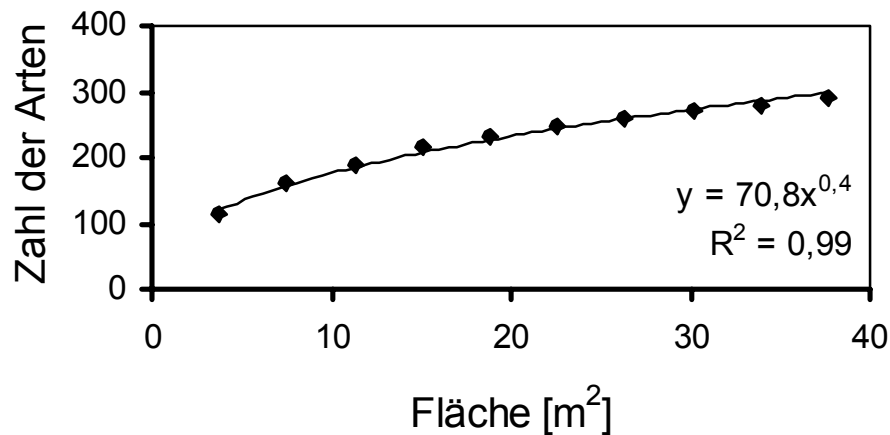


Abbildung 2.3: Arten – Areal-Kurve (Kollektorkurve) der Hautflügler des Göttinger Waldes anhand der Fänge von 10 Eklektoren, die um Buchenstämme herum installiert waren (1981). Die Kurve wird gut durch eine Potenzfunktion beschrieben und entspricht sehr genau der Erwartung, wenn die Gemeinschaft einer Arten – Rang-Kurve gemäß eines 'sequential breakage' Modells wie des von Sugihara (1980) oder einer log-Normalverteilung folgt.

2.4.2 Die lokalen oder jährlichen Artenzahlen

Die Ermittlung jährlicher Artenzahlen und die anschließende Frage nach der Größenordnung des jährlichen Artenaustausches, das heißt den jährlichen Extinktions- und Immigrationsraten, stößt auf außerordentliche Schwierigkeiten aufgrund der zum Teil sehr geringen Dichten der meisten Arten. Die am häufigsten angewendete Methode zur Abschätzung von Artenzahlen ist die Aufstellung sogenannter Kollektorkurven, also Graphen, die die Abhängigkeit der Zahl der Arten von der abgefangenen Fläche zeigen. Abb. 2.3 zeigt

eine solche Relation für das Jahr 1981. In diesem Jahr standen um Buchenstämme herum insgesamt 10 Eklektoren, von denen jeder eine mittlere Fläche von 3,77 m² abdeckte. In einer Arbeit, die verschiedenen Methoden der Abschätzung von Artenzahlen gewidmet war (Ulrich 1999I), konnte ich zeigen, dass ein asymptotisches lineares Modell der Form

$$S_{\text{Fläche}} = (a\text{Fläche} + b) / (1 + (a\text{Fläche} + b)/S_{\text{total}}) \quad (2.3)$$

gute Schätzwerte liefert, wenn mehr als zwei Drittel der tatsächlichen Artenzahl

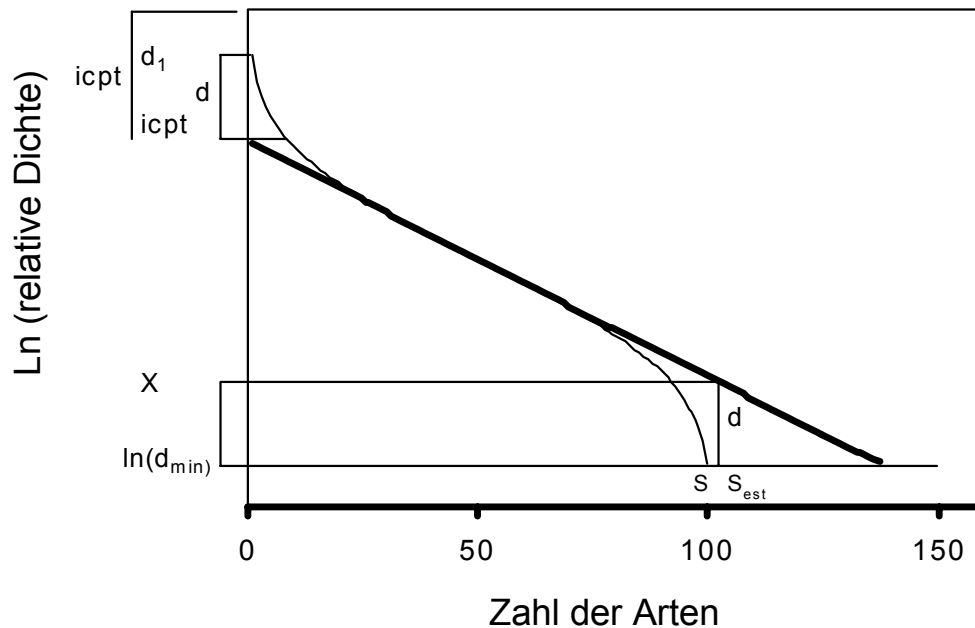


Abbildung 2.4: Graphische Schätzung der Artenzahl mittels Arten – Rang-Kurven. Icpt: Achsenschnittpunkt, dmin: minimale Dichte einer Art, X: minimale Dichte, bis zu der gefangen wurde. d: Dichtedifferenzen.

S_{total} gefunden wurden. Dann bewegt sich der Fehler im Rahmen von etwa 10%. Ein Parameterfit der Konstanten a und b dieser Funktion zu den Daten in Abb. 2.3 ergab eine Artenzahl von 455 Arten für das Jahr 1981.

Eine Schätzung mittels des nicht-parametrischen ‚second order jackknife‘ Schätzers (Burnham and Overton 1978, Anderson and Burnham 1994, Ulrich 1999f), ergab mit demselben Datensatz einen Wert von 472 Arten.

Für die Jahre 1981, 1982, 1983 und 1986 (in den anderen Jahren war der Erfassungstand methodisch bedingt zu gering) konnte ich mittels zweier an-

derer parametrischer Methoden, die ebenfalls Kollektorkurven nutzen, sowie mittels des ‚second order jackknife‘ (Ulrich 1999 I) ebenfalls die Artenzahlen schätzen. Die Ergebnisse enthält Tabelle 2.3.

Als erstes fällt die erhebliche Streuung der Schätzung für die einzelnen Jahre auf, die natürlich dadurch bedingt ist, dass pro Jahr nur etwa die Hälfte des tatsächlichen Artenbestandes gefunden wurde. Dies bedingt, dass wohl alle Schätzwerte zu niedrig sind. Trotzdem lässt sich aus Tabelle 2.3 ersehen, dass die mit diesen Methoden berechneten jährlichen Artenzahlen

Tabelle 2.3: Schätzungen der Artenzahlen der parasitoiden Hymenopteren in den Jahren 1981, 1982, 1983, 1986 zeigen deutliche Schwankungen in der Artenzahl, die nicht allein durch Unsicherheiten bei der Schätzung erklärt werden können. N: Zahl der Eklektoren, LOGLIN 1 und 2 sind zwei parametrische Schätzverfahren aus Ulrich (1999I).

Jahr	N	Gesamtzahl der gefundenen Arten	Mittlere Zahl der gefundenen Arten pro m ²	Korrigierter LOGLIN 1	Mittelwert der korrigierten LOGLIN 1, 2	Korrigierter second order jackknife
1981	12	163	34	436	348	277
1982	12	151	36	347	303	247
1983	8	216	55	355	296	267
1986	8	313	76	637	509	374

in der Größenordnung zwischen 300 und 600 liegen.

Eine zweite Methode, mittels derer man wesentlich genauer zumindest obere und untere Grenzen der jährlichen Artenzahl schätzen kann, nutzt Arten - Rang-Kurven. Da solche Arten - Rang-Kurven im wesentlichen zwei grundsätzliche Formen haben, eine im unteren Teil lineare und eine doppelt S-förmige (Abb. 2.4), lässt sich aus den Extrapolationen dieser Kurven bis hin zur minimalen möglichen Dichte die Zahl der Arten abschätzen (Ulrich 2001b). Die minimal mögliche Dichte entspricht dabei dem Kehrwert der Untersuchungsfläche.

Abb. 2.4 zeigt die zwei Formen der Arten - Rang-Kurven und die Art der Extrapolation. Die maximale Artenzahl ergibt sich dann aus

$$S_{\max} = \frac{\ln(d_{\min}) - icpt}{slope} \quad (2.4)$$

die minimale Artenzahl aus

$$S_{\min} = \frac{\ln(d_{\min}) - 2icpt}{slope} \quad (2.5)$$

wobei slope in diesem Fall die Steigung der Arten - Rang-Kurve in Abb. 2.4 ist.

Die Abb. 2.5 zeigt die entsprechende Berechnung für die Arten des Göttinger Walds für das Jahr 1986 (Ulrich 2001b). Es ergibt sich eine Größenordnung von 317 bis 650 Arten. Dies kann man mit der Schätzung in Tabelle 2.3 (374 bis 637) vergleichen und sieht, dass die Schätzer wohl die Größenordnung richtig erfasst haben, aber aufgrund des zu niedrigen Erfassungsstandes kein besseres Ergebnis liefern konnten.

Insgesamt kann man aufgrund der obigen Schätzung wohl annehmen, dass die jährlichen Zahl der Parasitoidarten der Untersuchungsfläche in dem Waldgebiet zwischen 300 und über 600 liegt. 1981 wurden insgesamt 347 Arten

gefunden, 1986 313. In den übrigen Jahren war der Erfassungsaufwand geringer mit der Folge, dass auch deutlich weniger Arten gefunden wurden.

Mit der obigen Schätzung von 2000 bis 3000 Arten für den regionalen Artenpool können wir daher schließen, dass die Forschungsfläche in dem Göttinger Wald pro Jahr zwischen 10 und 25% des regionalen Artenpools beherbergt. Dabei sollte man berücksichtigen, dass auch der regionale Artenpool nicht konstant zu sein braucht. Auch bei ihm dürfen wir Fluktuationen in der Artenzahl annehmen, wenn auch aufgrund der insgesamt höheren Artenzahl stochastische Effekte über den ‚Portfolioeffekt‘ (Tilman et al. 1998, Tilman 1999) ausgleichend wirken werden.

Die Artendichte, das heißt die Zahl der Arten pro m^2 Waldboden war in den Jahren erheblichen Schwankungen unterworfen (Tabelle 2.3). 1981 lag sie bei 34 Arten / m^2 , 1982 bei 36, 1983 bei 55 und 1986 kletterte sie auf 76 Arten. Zum Vergleich: Dipteren erreichten Artendichten von etwa 30 bis 60 / m^2 (Hövmeyer 1992a), bei allen übrigen

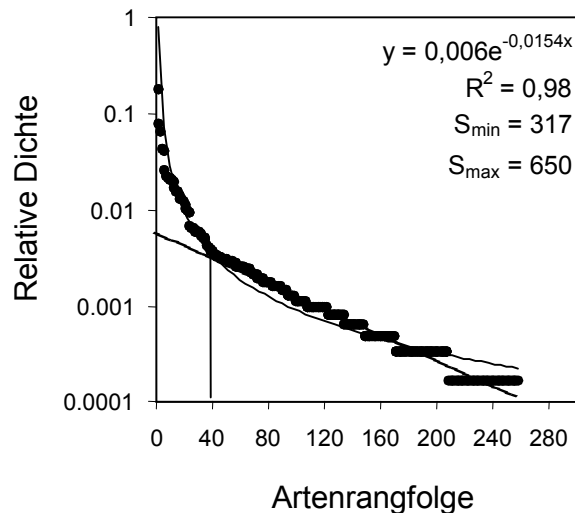


Abbildung 2.5: Schätzung der Zahl der Parasitoidarten 1981 mittels der Methode in Abb. 2.4 und den Gleichungen 2.4 und 2.5.

Arthropodtaxa liegt dieser Wert unter 30 Arten / m^2 (Schaefer 1991a, Ulrich 1999f).

Unter der Voraussetzung, dass die jährlichen Schätzfehler ähnlich verteilt sind, ergibt sich aus Tabelle 2.3 noch ein anderes wichtiges Ergebnis. Die Schwankungen der jährliche Artenzahlen und auch der Artendichten deuten auf erheblich Veränderung in der Struktur der Hautflüglergemeinschaft und auch auf hohe lokale Extinktions- und Immigrationsraten hin. Dazu mehr in Kapitel 3.5.

Tabelle 2.4: Beschriebene und erwartete Artenzahlen der Hymenoptera in Europa. Die Zahl der beschriebenen Arten entstammen der Kataloge von Dalla Torre und

Superfamilie	Familie	Zahl der beschriebenen Arten in Europa	Erwartete europäische Artenzahl	Superfamilie	Familie	Zahl der beschriebenen Arten in Europa	Erwartete europäische Artenzahl
Cephoidea	Cephidae	30		Proctotrupeoidea	Diapriidae	530	
Megalodontoidea	Megalodontidae	10			Heloridae	4	
	Pamphiliidae	40			Platygasteridae	270	
Orussoidea	Orussidae	1			Scelionidae	260	
Siricoidea	Siricidae	20			Proctotrupidae	50	
	Xiphydriidae	6		Summe		1 110	1 500
Tenthredinoidea	Argidae	40		Ceraphronoidea	Ceraphronidae	210	
	Blasticotomidae	1			Megaspilidae	110	
	Cimbicidae	40		Summe		320	400
	Diprionidae	20		Bethyloidea	Bethylidae	110	
	Tenthredinidae	810			Dryinidae	40	
Xyloidea	Xyelidae	6			Embolemidae	2	
Summe Symphyta		1 020	1 100	Summe		150	170
Evanoidea	Aulacidae	10		Chrysidoidea	Chrysididae	110	
	Evaniidae	3			Cleptidae	15	
	Gasteruptiidae	15		Summe		125	140
Summe		30	30	Mutillioidea	Apterogynidae	2	
Trigonalynoidea	Trigonalyidae	1	1		Mutillidae	40	
Stephanoidea	Stephanidae	3	3		Myrmosidae	3	
Ichneumonidea	Aphidiidae	180		Summe		45	50
	Braconidae	3 300		Sapygoidea	Sapygidae	6	10
	Ichneumonidae	3 970		Scolioidea	Scoliidae	15	
	Paxylommatidae	6			Metochidae	1	
Summe		7 450	9 900		Tiphidae	20	
Chalcidoidea	Aganidae	2		Summe		35	40
	Aphelinidae	120		Pompiloidea	Ceropalidae	10	
	Chalcididae	60			Pompilidae	230	
	Elasmidae	10		Summe		240	250
	Encyrtidae	630		Sphecoidea	Sphecidae	460	500
	Eucharitidae	7		Vespoidea	Eumenidae	110	
	Eulophidae	720			Masaridae	1	
	Eupelmidae	50			Vespidae	15	
	Eurytomidae	180		Summe		130	140
	Leucospidae	5		Formicoidea	Formicidae	160	160
	Mymaridae	190		Apoidea	Andrenidae	210	
	Mymarommatidae	1			Anthophoridae	130	
	Ormyridae	20			Apidae	80	
	Perilampidae	20			Colletidae	70	
	Pteromalidae	760			Halictidae	200	
	Signiphoridae	6			Megachilidae	300	
	Tetracampidae	12			Mellitidae	6	
	Torymidae	190		Summe		1 100	1 200
	Trichogrammatidae	80					
Summe		3 060	3 700				
Cynipoidea	Anacharitidae	20					
	Aspiceridae	30					
	Charipidae	110					
	Cynipidae	240					
	Eucoilidae	190					
	Figitidae	40					
	Iballidae	4					
Summe		640	700	Hymenoptera		15 980	20 000

Kieffer (1910; Cynipoidea), Noskiewicz (1936, Colletes), Mercet (1921; Encyrtidae), Erdős (1955, 1959, 1969; Chalcidoidea), De Beaumont (1964; Sphecidae), Muche (1968-1970; Tenthredinidae; 1977; Argidae), Graham (1969; Pteromalidae), Wolf (1972; Pompilidae), Fischer (1973; Opiinae), Kloet & Hincks (1978; Hymenoptera), Tobias et al. (1978; Aculeata), Trjapitzin et al. (1978, Chalcidoidea, Proctotrupeoidea, Ceraphronoidea, Bethyloidea), Townes & Townes (1981; Proctotrupidae), Kasparjan et. al. (1981; Ichneumonidae), Tobias (1986a, b; Braconidae), Graham (1987, Tetrastichinae), Boucek (1988; Chalcidoidea), Rzelochovzjev et al (1988; Symphyta, Trigonalioidea, Stephanoidea, Evanioidea), Yu und Horstmann (1997, Ichneumonidae) und weiteren Genusrevisionen. Die meisten Werte sind auf Zehnergrößen gerundet, die Summen jedoch wurden von den exakten Werten berechnet und dann gerundet.

2.4.3 Lokale und regionale Hautflüglerfaunen

Trotz vieler systematischer und ökologischer Arbeiten ist über die Artenzahlen von Parasitoiden und ihren Wirten auf lokaler und regionaler Ebene wenig bekannt (Gauld und Bolton 1988, Hochberg 2000). Unsere Kenntnisse entstammen vor allem Studien bei Phytophagengemeinschaften (Hawkins und Gagne 1989, Hawkins 1993b, Claridge und Dawah 1994, Dawah et al. 1995). Diese wurden in Modelle über die Größe von Parasitoidgemeinschaften inkorporiert (Hawkins 1990, Hochberg und Hawkins 1993).

Vorläufige Untersuchungen über lokale und regionale Artenzahlen von Wirten und Parasitoiden (Thiede 1975, 1977, Moran und Southwood 1982, Hawkins und Lawton 1987, Ulrich 1987b, 1999e, g, Stork 1987, 1991, Danks 1993) ergaben, dass in Wäldern der gemäßigten Zonen die Hymenopteren etwa 30 bis 40% aller Insektenarten stellen. Für einen tropischen Wald auf

Borneo gibt Stork (1987) dagegen nur einen Anteil von 25% an. Auf regionaler Ebene scheint der Anteil der Parasitoide niedriger zu sein. Die Auflistungen von Ulrich (1987a) und Danks (1993) für die britischen Inseln und Nordamerika deuten auf einen Parasitoidanteil von ca. 20% hin.

Um lokale und regionale Artenzahlen vergleichen zu können, gilt es zunächst, die regionalen Artenzahlen der Hautflügler (Parasitoide und Nichtparasitoide) aber auch die der potentiellen Wirtsarten zu erfassen (Ulrich 1999e, g). Eine solche Zählung habe ich mittels der 'Handbooks for the Identification of British insects' (Kloet and Hincks 1978) für Groß Britannien (Ulrich 1987a) und anhand einer Vielzahl einzelner Kataloge für die gesamte europäische Fauna unternommen. Die Tabellen 2.4, 2.5., 2.6 und 2.7 zeigen die Ergebnisse.

Für die Britischen Inseln sind bisher ca. 5200 parasitoide Hautflügler be-

Tabelle 2.5: Artenzahlen von parasitoiden Hymenopteren und ihren potentiellen Wirten in Europa und im Göttinger Wald. Beachte, dass die meisten Werte gerundet sind. Daten aus Ulrich 1998a und 1999e (Hymenoptera), Mound und Halsey 1978 (Aleyrodina), Brehm und Mejerling 1982 (Odonata, Ephemeroptera, Plecoptera, Megaloptera, Trichoptera), Włodarczyk 1968 (Psocoptera), Chinery 1993 (Apterygota,

Wirtstaxon	Europäische Fauna			Göttinger Wald		
	Zahl der Wirts- arten	Zahl der Para- sitoidarten	Verhältnis Parasitoide / Wirte	Zahl der Wirts- arten	Zahl der Parasi- toidarten	Verhältnis Parasitoide / Wirte
Aculeata	2420	465	19,21%	15	1	6,67%
Aleyrodina	30	15	50,00%	2	3	150,00%
Aphidina	1000	310	31,00%	10	16	160,00%
Apterygota	650	0	0,00%	50	0	0,00%
Araneae	3500	325	9,29%	102	3	2,94%
Blattaria	130	10	7,69%	0	0	0,00%
Chilopoda	200	1?	0,50%	10	0	0,00%
Cicadina	1500	100	6,67%	18	14	77,78%
Coccina	750	410	54,67%	<5	5	>100%
Coleoptera	23200	1300	5,60%	>250	60	<24%
Dermaptera	45	1?	2,22%	0	0	0,00%
Diptera	12500	3550	28,40%	<350	262	>75%
Embioptera	5	1	20,00%	0	0	0,00%
Ephemeroptera	280	0	0,00%	0	0	0,00%
Heteroptera	2500	150	6,00%	19	3	15,79%
Isoptera	2	0	0,00%	0	0	0,00%
Ixodida	30	1	3,33%	1	0	0,00%
Lepidoptera	8470	3510	41,44%	<150	103	>67%
Mantodea	12	3	25,00%	0	0	0,00%
Mecoptera	35	2	5,71%	1	0	0,00%
Megaloptera	6	0	0,00%	0	0	0,00%
Odonata	120	2	1,67%	0	0	0,00%
Opilionida	250	1	0,40%	8	0	0,00%
Phasmida	5	1?	20,00%	0	0	0,00%
Phthiraptera	750	0	0,00%	?	0	0,00%
Planipennia	230	50	21,74%	<20	11	>55%
Plecoptera	410	0	0,00%	0	0	0,00%
Progoneata	200	0	0,00%	6	0	0,00%
Pseudoscorpionida	<100	1	>1.00%	3	0	0,00%
Psocoptera	170	15	8,82%	?	1	?
Psyllina	250	30	12,00%	?	1	?
Rhaphidioptera	67	20	29,85%	?	0	0,00%
Saltatoria	950	90	9,47%	1	0	0,00%
Siphonaptera	150	2	1,33%	?	0	0,00%
Strepsiptera	30	1	3,33%	?	0	0,00%
Symphyta	1020	880	86,27%	20	14	70,00%
Terebrantes	12620	480	3,80%	677	45	6,65%
Tetrapodilina	250	1	0,40%	<40	1?	>2,5%?
Thysanoptera	520	25	4,81%	<10	2	>20%
Trichoptera	860	1	0,12%	1	0	0,00%
Pantophag	-	310	-	-	20	-
Taxon unbekannt	-	1600	-	-	125	-
Summe	76200	13600	17,85%	1800	669	37,17%
Summe ohne Terebrantes	63600	13120	20,63%	1120	624	55,71%

Isoptera, Embioptera, Phthiraptera, Strepsiptera), Priesner 1964 (Thysanoptera), Haupt 1925 (Cicadina), Harz 1957, 1969, 1975, Harz & Kaltenbach 1976 (Orthoptera), Borchsenius 1949, 1957, 1960 (Coccina), Hannemann et al. 1986, Alekseev A.W. 1965 (Coleoptera), Karsholt und Razowski 1996 (Lepidoptera), Gerbatschewskaja et al. 1969, 1970 (Diptera, Siphonaptera), Feider 1965 (Ixodida), Aspöck et al. 1980 (Neuroptera), Wagner 1961 (Heteroptera), Thaler pers. comm. (Opiliona), Beier 1963 (Pseudoscorpionida), Klimaszewski 1973 (Psyllina), Schaefer 1994 (Tetrapodilina), Alderweirldt & Jocque 1994 (Araneae). Wirtsdaten des Göttingen Waldes aus Schaefer (1991a, 1996a).

schrieben worden, in Europa sind es ca. 14000 (Tabelle 2.4, 2.7). Dazu kommen für Europa noch ca. 2400 nichtparasitoiden Hymenopterenarten. Die Gesamtzahl der beschriebenen europäischen Hymenopteren liegt damit bei ca. 16000 Arten.

Braconidae und Ichneumonidae (Ichneumonoidea) stellen davon einen Anteil von fast 50%. Fast 20% aller Ar-

ten sind Erzwespen (Chalcidoidea), 7% Zehrwespen (Proctotrupeoidea) und 4% Cynipoidea. Die Ichneumonoidea sind gleichzeitig die Gruppe mit der höchsten Zahl unbeschriebener Arten. Townes (1969) schätzt, dass etwa 30% aller westpaläarktischen Arten noch unbekannt sind. Trotz vieler neuer Bearbeitungen (vgl. Tobias 1986a, b) ist die Situation bei den Brackwespen nicht bes-

Tabelle 2.6: Artenzahlen von potentiellen Wirten und parasitoiden Hymenopteren eingeteilt nach der Wirtsgilde. Quellen wie in den Tabelle 2.4 und 2.5. Bei den Wirten sind die Werte auf 50 gerundet. Die Zahl der Wirte bei den Eiparasitoiden ist die Summe aller Wirtsarten ohne Terebrantes.

Parasitoide von	Europäische Fauna			Göttinger Wald		
	Zahl der Wirtsarten	Zahl der Parasitoidarten	Verhältnis Parasitoiden / Wirte	Zahl der Wirtsarten	Zahl der Parasitoidarten	Verhältnis Parasitoiden / Wirte
Eiern	63600	670	1%	400	45	11%
Parasitoiden	15050	320	2%	669	37	6%
Räubern	14600	1230	8%	<250	41	>16%
Ektophytophagen	8600	4590	53%	>100	108	» 100%
Minierern	8000	2010	25%	<50	55	>110%
Säftesaugern	5700	760	13%	<40	33	>80%
Saprophagen	4700	1070	23%	>150	63	<42%
Wasserlebenden	4550	13	0%	-	-	-
Holzbohrern	2500	610	24%	?	4	-
Mycetophagen	2450	290	12%	>100	82	<75%
Wurzelfressern	2200	-	-	?	-	-
Gallbildnern	1350	880	65%	<50	68	>140%
Parasiten	1000	3	0%	1	0	0%
Sozialen Insekten	250	40	16%	7	1	14%
Gilde unbekannt	5500	1130	21%	450	133	30%

ser. Das bedeutet, die Gesamtzahl aller europäischen Ichneumonoidea dürfte bei fast 10000 liegen. Einen ähnlichen Anteil unbekannter Arten vermute ich bei den Zehrwespen, was in einer Gesamtzahl von ca. 1500 für Europa münden würde. Die Zahl der Ceraphronoidea kann nur geschätzt werden. Der

Tabelle 2.7: Artenzahlen von potentiellen Wirten und parasitoiden Hymenopteren wichtiger Wirtsgruppen und –gilden der Britischen Fauna. Daten aus Kloet und Hincks (1964, 1972, 1976, 1977, 1978).

Wirtstaxon	Zahl der Wirtsarten	Zahl der Parasitoidarten	Verhältnis Parasitoide / Wirte
Aleyrodina	15	2	13%
Aphidina	530	100	19%
Cicadina	350	50	14%
Coccina	140	115	82%
Coleoptera	3800	340	9%
Diptera	6000	1500	25%
Heteroptera	520	20	4%
Lepidoptera	2250	1300	58%
Planipennia	60	30	50%
Psyllina	140	115	82%
Symphyta	500	450	90%
Terebrantes	5200	250	5%
übrige Parasitoide	-	250	-
Taxon unbekannt	-	700	-
Minierer	1400	550	39%
Gallbildner	640	350	55%
Ektophytophage	3000	1800	60%
Säftesauger	1650	300	18%
Räuber (ohne Aculeata)	2500	130	5%
Myceto- und Saprophage	3300	750	23%
Primärparasitoide	5400	250	5%
übrige Wirte und Parasitoide	3200	1100	-
Summe	21000	5200	25%
Summe ohne Terebrantes	16000	5000	31%

äußerst geringe systematische (und ökologische) Kenntnisstand bei dieser Gruppe macht es wahrscheinlich, dass ältere (Kieffer 1914) aber auch jüngere (Alekseev 1978) Bearbeitungen den tatsächlichen Artenbestand deutlich unterschätzen. Vermutlich existieren mehr als 400 Arten in Europa.

Zusammen mit den Artenschätzungen bei den anderen Gruppen, die neueren Literaturangaben folgen (aufgelistet in Tabelle 2.4), ergibt sich also, dass in Europa vermutlich an die 20000 Hautflüglerarten, und davon vielleicht 17000 Parasitoide oder Räuber, leben. Für die Britischen Inseln dürften ca. 6000 bis 6500 Hautflüglerarten eine realistische Schätzung sein (Ulrich 1999e).

Eine Auflistung der europäischen und britischen Wirtsarten enthalten die Tabelle 2.5 und 2.7. Dort sind auch alle benutzten Kataloge und Faunenübersichten vermerkt. Insgesamt dürften die britischen Inseln ca. 21000 und Europa ca. 76000 Arthropodenarten beherbergen, die als potentielle Wirte in Frage kommen.

Gruppen, wie die Krebse oder viele Milbentaxa, habe ich in Tabelle 2.5 allerdings nicht aufgenommen, da sie keine potentiellen Wirtsgruppen der Parasitoide sind. Auch alle Nichtarthropo-

den fallen, im Gegensatz etwa zu parasitoiden Dipteren, als Wirte für Hautflügler aus. Die von Newman (1867) berichtete Zucht einer Proctotrupide aus *Lithobius forficatus*, die seitdem in der Literatur häufiger wiedergegeben wurde (vgl. Pschorn-Walcher 1971, Townes und Townes 1981, Gauld und Bolton 1988), erscheint nach allen neueren Arbeiten über die Wirte der Proctotrupiden mehr als zweifelhaft. Auch andere Tausendfüßer dürften als Wirte für parasitoide Hymenopteren nicht in Frage kommen.

Natürlich sind die Käfer, die Zweiflügler und die Schmetterlinge die artenreichsten Wirtstaxa der Hautflügler. Etwa 23000 Coleopteren-, 12000-13000 Dipteren- und ca. 8500 Lepidopterenarten gibt es in Europa. Bedeutende Wirtsgruppen sind aber auch die Heteroptera mit 2500 Arten, die Cicadina mit ca. 1500 und die Araneae mit etwa 3500 Arten. Auf den Britischen Inseln leben etwa 3800 Coleoptera, 6000 Diptera und über 2000 Lepidoptera, wobei die geschätzte Zahl an Dipteren sehr hoch erscheint.

Interessant ist ein Blick auf eine Einteilung all dieser Arten anhand der trophischen Gilden, wie ich sie in Kapitel 2.1 für die Parasitoide definiert habe. Mit 14600 und etwa 15000 Arten stellen

die Prädatoren und die Parasitoide (Hymenoptera, Diptera und andere) die wichtigsten Wirtsgruppen. Dabei haben Ektophytophage und Minierer jeweils zwischen 8000 und 9000 Arten. Andere wichtige Wirtsgilden beherbergen zwischen 1000 und 6000 europäische Arten.

Schauen wir uns zunächst einmal an, welche Anteile die einzelnen Parasitoidgruppen an der lokalen Fauna (dem Göttinger Wald) und der regionalen Fauna (ganz Europa) haben. Damit sind wir in der Lage einzuschätzen, welche Parasitoidgruppen im Wald besonders artenreich oder aber unterrepräsentiert sind.

Die Abb. 2.6 zeigt zunächst die Anteile der einzelnen im Wald gefundenen Hymenopterenfamilien im Verhältnis zu ihrem Anteil an der gesamten europäischen Fauna.

Wir sehen, dass unter den Parasitoiden vor allem die Proctotrupiden, und hier besonders die Parasitoide räuberischer Kurzflügelkäfer, die Megaspiliden und Ceraphroniden, aber auch Diapriiden, Platygasteriden und Mymariden und im Wald artenreicher sind als dies ihrem Anteil an der Gesamtf fauna entspricht. Die großen Familien Ichneumonidae, Braconidae, Encyrtidae, Eulophidae und Pteromalidae weichen dage-

gen nicht wesentlich von der Erwartung ab.

Deutlich unterrepräsentiert sind, wie bereits weiter oben erwähnt, die Solitärwespen und –bienen. Dies gilt jedoch nicht für die sozialen Arten.

Interessanter ist ein Blick auf die Abb. 2.7 und 2.8, die die entsprechenden Anteile wie in Abb. 2.6 in Bezug auf Wirtstaxon und Wirtsgilde zeigen.

Erwartungsgemäß sind Parasitoide von Netzflüglern im Wald verhältnismäßig artenreich, sind doch ihre Wirte vor allem Waldbewohner. Erstaunlich ist dagegen der hohe Anteil an Zikadenparasitoiden vergleicht man dies mit der relativ niedrigen Zahl an potentiellen Wirtsarten, wie sie sich aus Tabelle 2.5 ergibt.

Deutlich unterrepräsentiert sind Parasitoide von Lepidopteren und Symphyten. Dies entspricht auch den verhältnismäßig geringen Artenzahlen der Wirte, wie sie sich aus Tabelle 2.5 ergeben. Bei den Schmetterlingen überrascht dies, sind sie doch in anderen Habitaten mit deutlich höheren lokalen Artenzahlen (bis zu 500, Buszko pers. Mitt.) vertreten. Bei den Käfern und Zweiflüglern dagegen weichen die Artenzahl im Wald nicht von der Erwartung ab.

Aus der Abb. 2.8 ersehen wir,

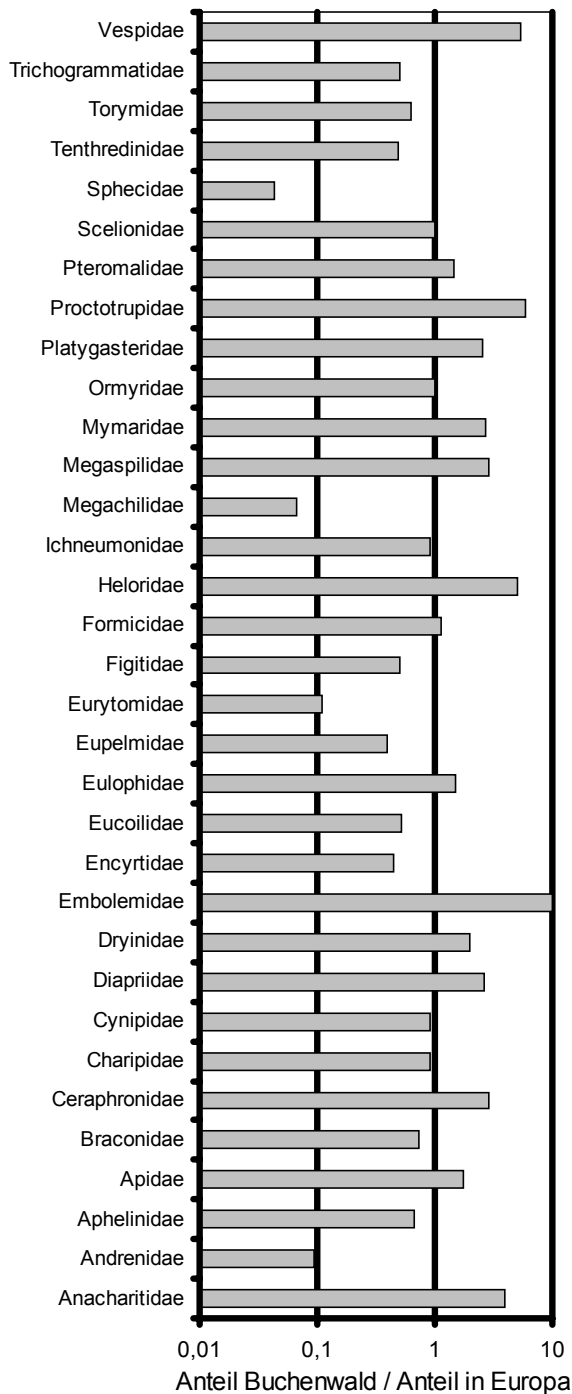


Abbildung 2.6: Der Anteil einzelner Hymenopterenfamilien an der Gesamtfau-
na (Artenzahl / Gesamtzahl der Arten)
im Verhältnis zu ihren Anteilen an der
gesamten mitteleuropäischen Fauna.
Aufgeführt sind nur die im Buchenwald
aufgetretenen Familien.

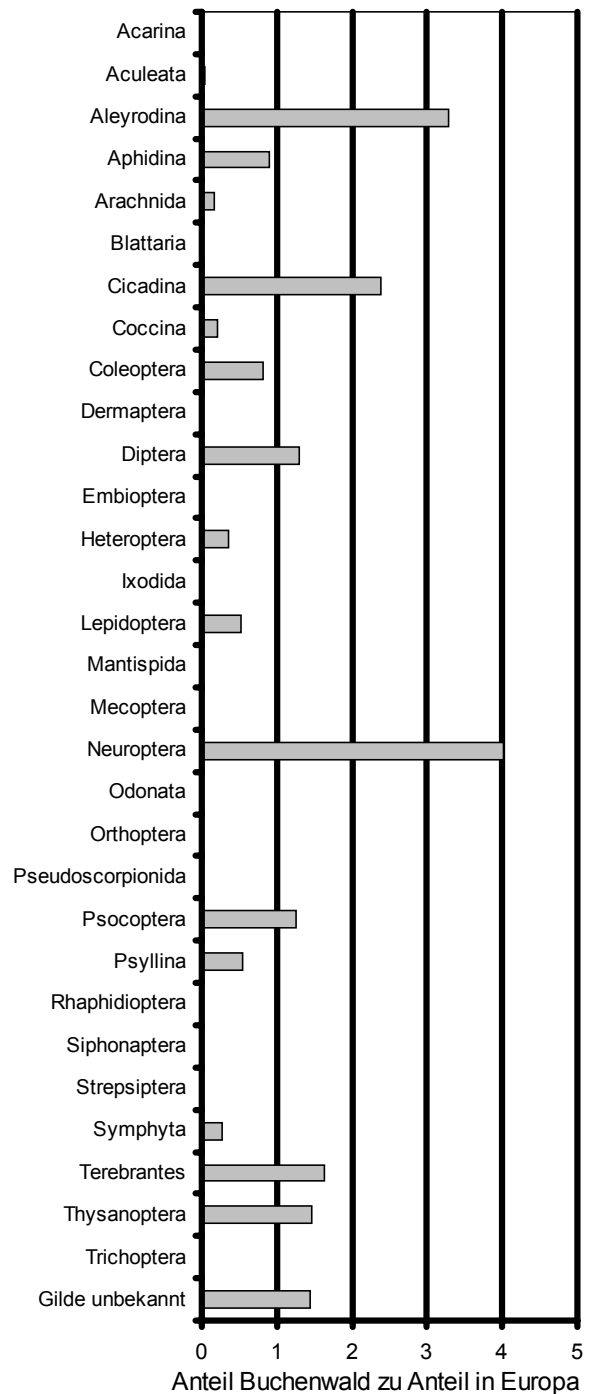


Abbildung 2.7: Der Anteil einzelner
Wirtstaxa an der Gesamtfau-
na (Artenzahl / Gesamtzahl der Arten)
im Verhältnis zu ihren Anteilen an der gesamten
mitteleuropäischen Fauna.

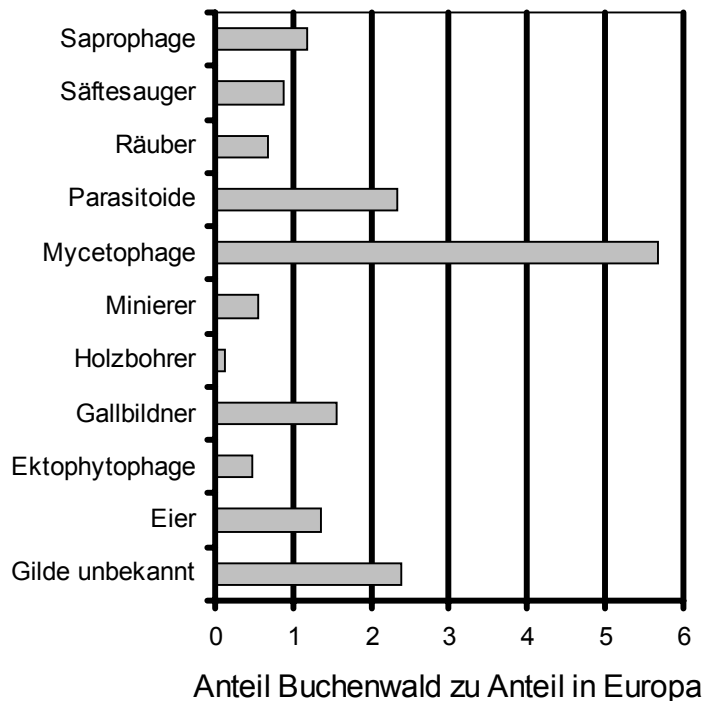


Abbildung 2.8: Der Anteil einzelner Wirtsgilden parasitoider Hymenopteren an der Gesamtfaua (Artenzahl / Gesamtzahl der Arten) im Verhältnis zu ihren Anteilen an der gesamten mitteleuropäischen Fauna zeigt, dass in dem untersuchten Buchenwald vor allem Parasitoide von pilzfressenden Wirten sowie Hyperparasitoide überrepräsentiert sind.

dass im Wald vor allem Parasitoide von pilzfressenden Wirten sowie Hyperparasitoide relativ hohe Artenzahlen erreichen. Etwas überrepräsentiert sind auch die Eiparasitoide und Arten, die Gallbildner befallen.

Dagegen sind die Parasitoide von Minierern und Ektophytophagen artenärmer als erwartet.

Überraschend ist die äußerst niedrige Zahl an Parasitoiden von holzbohrenden Insektenlarven. Wie bereits erwähnt konnte ich nur 4 Arten als mit Sicherheit dieser Gilde zugehörig nachweisen. Dazu kommen allerdings noch einige Spezies, die sehr wahrscheinlich

ebenfalls mit Totholz assoziiert sind. Trotzdem ändert auch die Einrechnung dieser Arten nichts an dem Befund, dass im Wald zu wenig mit Totholz assoziierte Parasitoidarten gefunden wurden. Da Totholz intensiv beprobt wurde (Ulrich 1988, 1998a, in Vorb.), ist auch ein methodischer Fehler auszuschließen. Damit deutet einiges darauf hin, dass, obwohl der untersuchte Buchenwald ein relativ naturnaher ist, der Anteil an Totholz in ihm, in Form von abgestorbenen Bäumen oder Baumstubben, aber auch abgeknickten Zweigen, zu niedrig ist, um eine natürliche Parasitoidfauna zu beherbergen.

2.4.4 Wirte und Parasitoide lokaler und regionaler Faunen

Mit den obigen Zahlen sind wir nun in der Lage, genauere Vergleiche zwischen Parasitoiden und ihren Wirten auf lokaler und regionaler Ebene vorzunehmen. Zunächst einmal zeigt sich, dass die potentiellen Wirtstaxa sehr ungleichmäßig befallen werden. Wenn wir jeweils das Verhältnis von Parasitoid- zu Wirtsartenzahlen (P/W) betrachten, sehen wir, dass in der westeuropäischen Fauna die Blattwespen am stärksten befallen werden. Den 1000 europäischen Symphytenarten stehen fast 900 Parasitoidarten gegenüber, was einem P/W -Verhältnis von 0,86 entspricht. Für die Britische Fauna ist P/W sogar noch höher und liegt bei 0,9. Hohe P/W -Verhältnisse kennzeichnen auch die Schildläuse (0,55), die Schmetterlinge (0,41) und die Blattläuse (0,31). P/W -Verhältnisse unter 10% finden wir dagegen bei den Spinnen, den Käfern, den Wanzen und den Blattläusen.

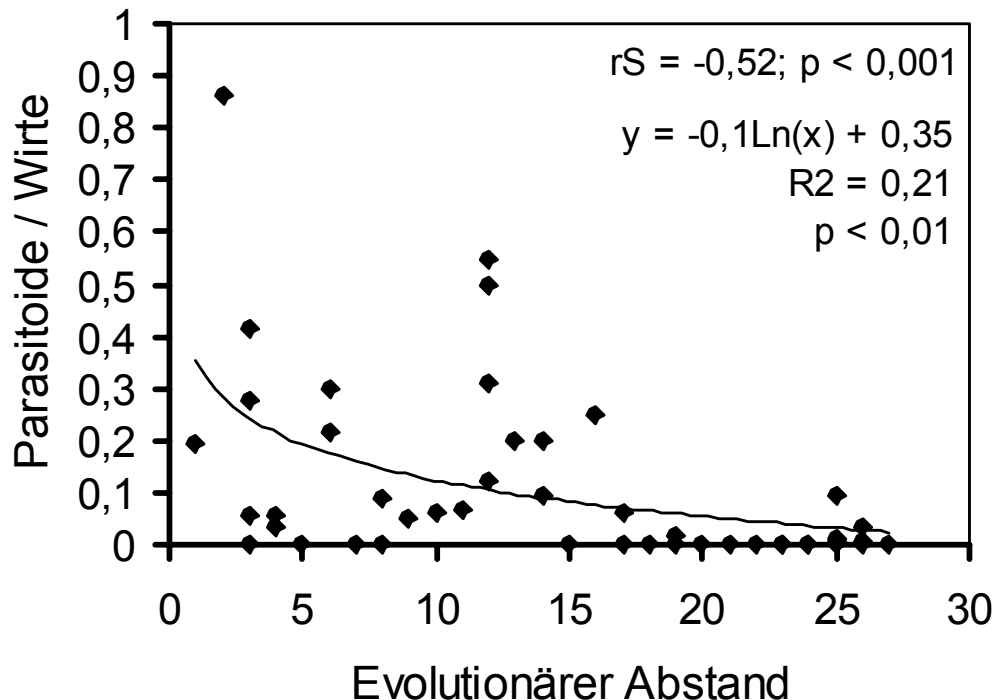
Auf lokaler Ebene sind die P/W -Werte in aller Regel höher und überschreiten bei den Aleyrodina, Aphidina und Coccina, das heißt bei den Säftesaugern, sogar den Wert 1. P/W -Verhältnisse über 0,67 kennzeichnen auf lokaler Ebene auch die Schmetterlinge

und Dipteren.

Parasitoide Hymenoptera befallen vor allem Wirte, die an bestimmte Mikrohabitate gebunden sind, die nicht ausgesprochen mobil oder die über olfaktorische Signale leicht zu finden sind (Miller 1970, Vinson 1986, Askew und Shaw 1986, Ulrich 1988). Pschorn-Walcher (1965) nannte diese Verhalten die ‚ökologische Wirtsspezifität‘. Dies wird jedoch durch die oben beschriebenen P/W -Verhältnisse nur unzureichend widergespiegelt.

Dagegen lässt sich eine ausgesprochene Korrelation zwischen der Befallsrate P/W und der phylogenetischen Position der Wirtsgruppe ausmachen. Auf der Basis des phylogenetischen Systems der Insekten von Hennig (1969) und der Bearbeitung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Hymenopteren durch Königsman (1976), Basibuyuk und Quicke (1997), Dowton et al. (1997) und Ronquist et al. (1999) kann man den phylogenetischen Abstand zwischen den Terebrantes, die die Mehrzahl der Parasitoide stellen, und ihren Wirten ermitteln, wenn man die Zahl der Verzweigungen im phylogenetischen Stammbaum zählt und als Abstandsmaß verwendet. Die Abhän-

Abbildung 2.9: P / W-Verhältnisse sinken mit dem evolutionären Abstand zwischen Wirten (W) und Parasitoiden (P), wie sie über ein phylogenetisches System (Insekten: Hennig 1969, Hymenoptera: Königsman 1976) definiert sind. r_s ist die Rangkorrelation zwischen P/W und Abstand.



gigkeit von P/W von diesem Abstandsmaß zeigt die Abb. 2.9. Es ergibt sich eine deutliche negative Korrelation, dass heißt, je größer der phylogenetische Abstand, desto geringer ist die relative Zahl der Parasitoidarten pro Wirtstaxon. Die evolutiv zweitnächste Gruppe, die Symphyta hat das höchste P/W-Verhältnis. Dabei muss man bedenken, dass Blattwespen mit hoher Wahrscheinlichkeit gleichzeitig die älteste Wirtsgruppe der Parasitoide sind, da diese sich höchstwahrscheinlich aus Blattwespen vorfahren entwickelt haben.

Natürlich ist die Zahl der Parasitoidarten auch mit der Zahl der potenti-

len Wirtsarten korreliert (Spearman's Rangkorrelation der Daten aus Tabelle 2.5: $r = 0,65$, $P < 0,001$). Es ergab sich jedoch keine merkliche Abhängigkeit zwischen dem P/W-Verhältnis und der Größe des Wirtstaxons. Artenreiche Taxa werden nicht mehr oder weniger befallen als artenärmere.

Tabelle 2.5 auf Seite 28 gab auch die P/W-Verhältnisse bezüglich der Wirtsgilde wieder. In Übereinstimmung mit früheren Arbeiten zeigt sich, dass die Gallbildner ($P/W = 0,65$), die Ektophytophagen ($P/W = 0,53$) und die Minierer ($P/W = 0,25$) von den relativ meisten Arten befallen werden. Parasi-

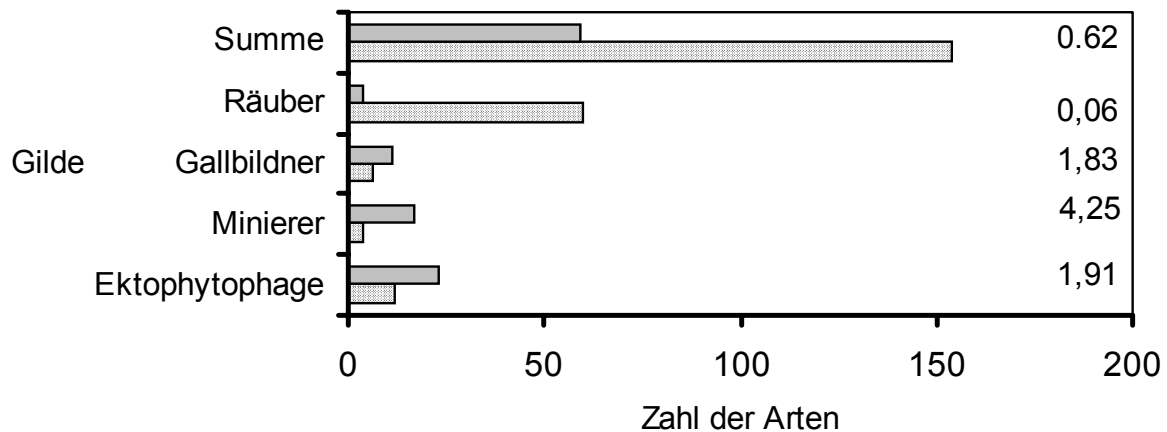


Abbildung 2.10: Parasitoid / Wirts-Verhältnisse bei Arthropodengilden an Besenginster. Gepunktet ist die Zahl der Wirtsarten, grau die Zahl der Parasitoidarten, die Zahlen geben die P / W-Werte wieder. Daten aus Memmott et al. (2000).

ten, Räuber und die Parasitoide selbst haben P/W-Werte unter 0,1.

Zahl der Parasitoide und P/W-Werte waren nicht mit der Artenzahl der Wirtsgilde korreliert. Dies zeigt, dass die Verfügbarkeit von Wirten und nicht so sehr die trophische Ebene die entscheidende Rolle bei den Speziationsraten gespielt hat.

Auf lokaler Ebene sehen wir bei den Parasitoiden von Ektophytophagen, Minierern und Gallbildnern P/W-Werte über 1. Im Göttinger Wald leben also bei diesen Gilden mehr Parasitoid- als potentielle Wirtsarten. Leider sind für den Wald die entsprechenden Räuber / Beute-Relationen nicht bekannt. Obwohl Räuber / Beute-Verhältnisse und Wirts / Parasitoid-Relationen in einer ganzen Reihe von Studien und verschiedenen Habitaten untersucht wur-

den (vergl. Askew und Shaw 1986, Hawkins und Lawton 1987, Memmott et al. 1994, Muller et al. 1999, Schönrogge und Crawley 2000 für Parasitoidarten und Winemiller 1989, 1990, Pimm 1991, Schoener 1989, Schoenly et al. 1991, Havens 1993, 1997, Bersier et al. 1999 für Räuber / Beute-Verhältnisse), fehlen Arbeiten, die beide Relationen in demselben Habitat untersuchen, weitgehend.

Eine Ausnahme macht die Arbeit von Memmott et al. (2000), die für den Besenginster (*Cytisus scoparius*) mittels eines über Jahrzehnte untersuchten Nahrungsnetzes detaillierte Vergleiche vornimmt. Die Abb. 2.10, 2.11 und 2.12 zeigen die von ihnen gefundenen Wirts / Parasitoid und Räuber / Beute-Verhältnisse sowie Mortalitätsraten durch Parasitismus und Prädation. Es zeigt sich,

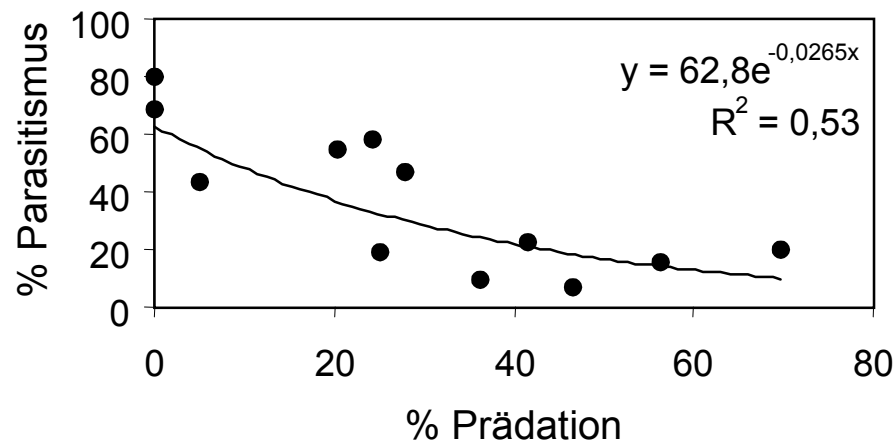


Abbildung 2.11: Mortalitätsraten von Arthropoden an Besenginster als Prozent Mortalität verursacht durch Räuber und Parasitoide. Umgezeichnet aus Memmott et al. (2000).

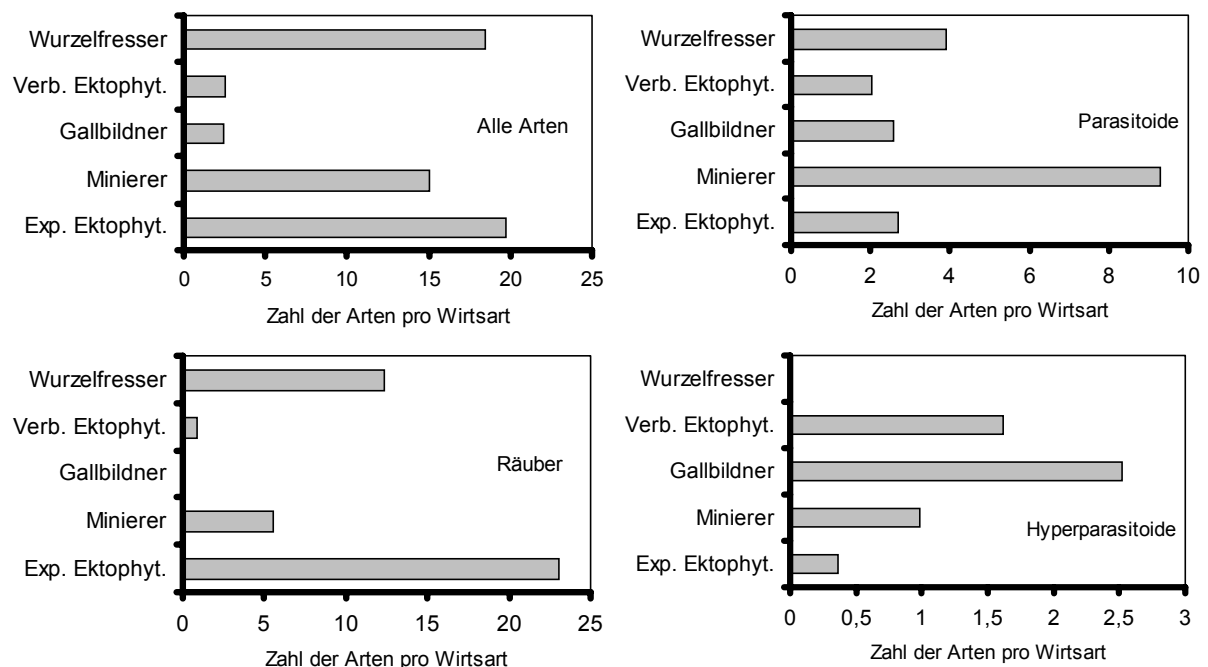


Abbildung 2.12: Durchschnittliche Zahl der Parasitoidarten pro Wirt bei Arthropoden an Besenginster für 5 wichtige trophische Gruppen (exp. Ektophyt.: exponierte Ektophytophage, verb. Ektophyt.: verborgene Ektophytophage). Umgezeichnet aus Memmott et al. (2000).

dass die generellen P / W-Werte (0,62) für dieses Mikrosystem noch höher sind als in der lokalen und regionalen Ebene, obwohl natürlich mikrohabitatspezifische Eigenheiten auftreten. Wichtig ist jedoch das eher komplementäre Verhalten von Räubern und Parasitoiden. Mortalitätsraten durch Parasitoide sind reziprok verknüpft mit den Mortalitätsraten, die durch Räuber verursacht werden (Abb. 2.11).

Ein durchschnittlicher Minier wird in diesem Mikrohabitat von 10 Parasitoidarten befallen, bei einem P/W-Verhältnis von nur 4,25 deutet dies auf einen erheblichen Anteil zumindest oligophager Arten hin.

Ein Vergleich der Gemeinschaft auf Besenginster mit meinen Daten zeigt auch, warum es trotz extrem hoher Artenzahlen und Dichten von Parasitoiden vorteilhaft sein kann als Minierer oder Gallbildner zu leben. Der Nachteil hoher Parasitierung wird durch den Vorteil des Schutzes vor Räubern mehr als ausgeglichen.

Die Tabellen 2.5, 2.6 und 2.7 vergleichen auch die lokalen mit den regionalen P/W-Verhältnissen. Es zeigt sich, dass lokale P/W-Relationen in der Regel deutlich höher sind als die regionalen. Anders ausgedrückt, auf lokaler Ebene ist der Anteil der parasitoiden Hy-

menopteren deutlich höher als auf der regionalen. Insgesamt kennzeichnet den Wald ein P/W-Wert von 0,56, die Britischen Inseln ein Wert von 0,31 und die europäische Fauna eines von 0,21. P/W sinkt also mit wachsendem Areal.

Diese Feststellung gilt für fast alle Wirtstaxa und auch Wirtsgilden, was sich aus einer Gegenüberstellung von lokalen und regionalen P/W-Verhältnissen in Abb. 2.13 ergibt. Allerdings ist bei den Wirtstaxa diese Korrelation nur relativ schwach ausgeprägt. Ausnahmen von diesem generellen Trend bilden die Parasitoide von Spinnen, Blattwespen und Holzbohrern. Vor allem die Spinnenparasitoide sind in dem untersuchten Buchenwald deutlich unterrepräsentiert während etwa Horstmann (1970) an der Nordseeküste und Finch (2001) in norddeutschen Waldgebieten höhere Artenzahlen und Mortalitätsraten durch Spinnenparasitoide feststellten.

Lokale und regionale Artenzahlen zeigten sich hochgradig korreliert. (Abb. 2.14 A). Allerdings ist diese Beziehung nicht linear sondern folgt einer allometrischen Funktion mit einem Exponenten von 0.84.

Schaefer (1996b) fand für verschiedene Arthropodengruppen des Göttinger Waldes eine negative Korrela-

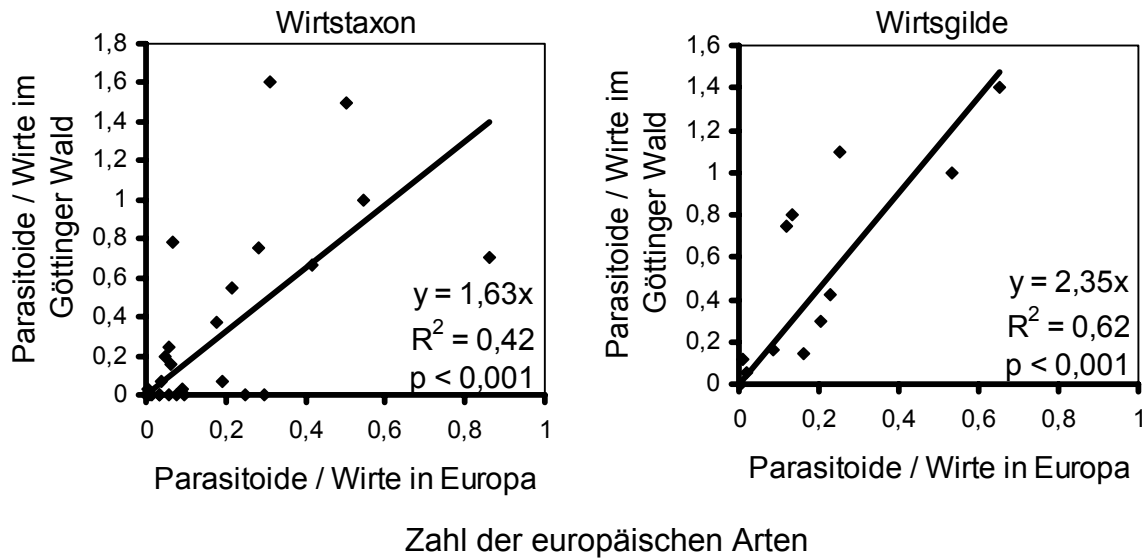


Abbildung 2.13: P / W – Verhältnisse im Göttinger Wald und in Europa im Vergleich.

tion zwischen dem Anteil der Artenzahl des Göttinger Waldes ($S_{\text{lokal}} / S_{\text{regional}}$) und der regionalen Artenzahl S_{regional} . Aus der allometrischen Beziehung in Abb. 2.14 A mit einem Exponenten unter 1 würde man für die Parasitoide eine entsprechende Beziehung vermuten.

Abb. 2.14 B zeigt jedoch, dass dies nur in eingeschränktem Maße gilt, wenn man die im Göttinger Wald nicht vertretenen Taxa nicht berücksichtigt.

Insgesamt konnte ich auf der Forschungsfläche in dem Waldstück 5,2% der europäischen Hautflüglerfauna

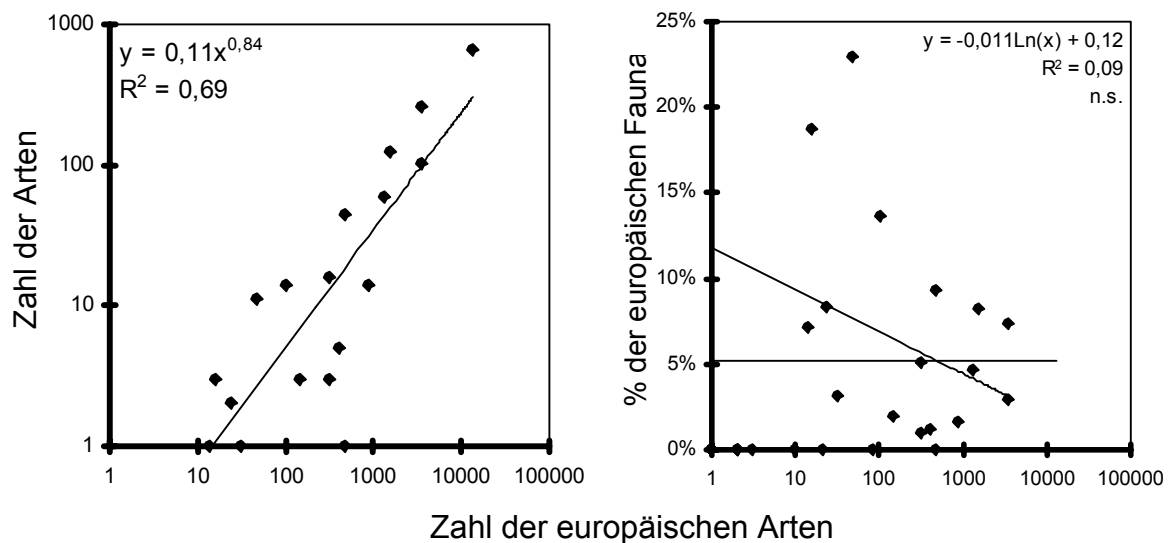


Abbildung 2.14: Artenzahlen (A) und Prozentsätze (B) der europäischen Fauna der Parasitoidarten des Göttinger Waldes gruppiert nach dem Wirtstaxon.

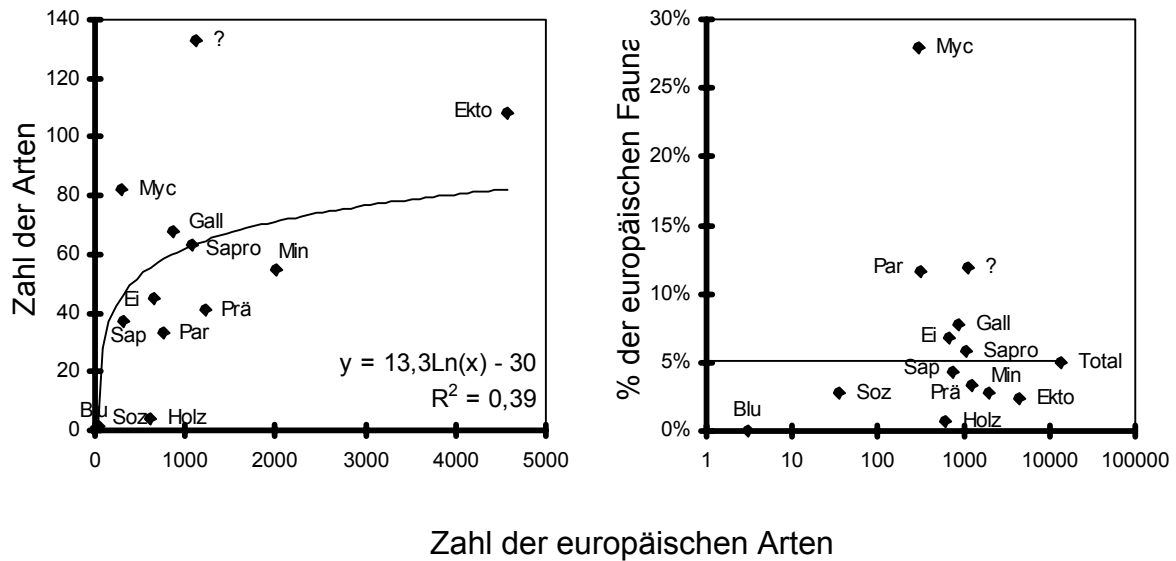


Abbildung 2.15: Artenzahlen (A) und Prozentsätze (B) der europäischen Fauna der Parasitoidarten des Göttinger Waldes gruppiert nach der Wirtsgilde. Par: Parasitoide, Myc: Mucetophage, Ei: Eier, Gall: Gallbildner, Sapro: Saprophage, Ekto: Ektophytophage, Soz: Soziale Insekten, Blu: Blutsauger, Holz: Holzbohrer, Prä: Räuber, Min: Minerer, Sap: Säftesauger.

nachweisen. Bei den Parasitoiden myceto- und saprophager Wirte lag dieser Anteil sogar bei fast 30%. Jedoch macht dieses Resultat nur deutlich, wie wenig über die europäische Fauna bei diesen beiden Gilden immer noch bekannt ist, und wie hoch der Anteil an noch unbeschriebenen Arten einzustufen ist. Unterrepräsentiert sind dagegen die Parasitoide ektophytophager, holzbohrender, räuberischer und minierender Wirte.

Ein Blick auf die Wirtsgilde (Abb. 2.15) zeigt eine logarithmische Abhängigkeit der lokalen von der regionalen Artenzahl. Dies resultiert, lässt man wieder die im Göttinger Wald nicht nachgewiesenen Gilden außer Acht, in einer

deutlichen negativen Korrelation zwischen $S_{\text{lokal}} / S_{\text{regional}}$ und S_{regional} .

Worin liegen nun die Ursachen der Unterschiede zwischen lokaler und regionaler Diversität von Parasitoiden und Räubern. Auszuschließen sind sicherlich methodisch bedingte, zu niedrige Erfassungsgrade der Parasitoide oder auch ihrer Wirte.

Eine erste Hypothese könnte besagen, dass Parasitoide in Wäldern besonders artenreich sind. So fand Force (1974, 1975) eine deutlich steigende Diversität bei Parasitoidkomplexen von gallbildenden Cecidomyiiden in fortgeschrittenen Sukzessionsphasen. Dagegen spricht allerdings, dass ich auf dem untersuchten Halbtrockenrasen (Ulrich

1999k), also einem Habitat in einer mittleren Sukzessionsphase, erheblich höhere Artenzahlen und Artendichten haben feststellen können. Auch andere Autoren (Janzen und Pond 1975, Horstmann 1970, Vidal 1988) fanden eine ausgesprochen hohe Diversität von Parasitoiden in offenen Habitaten früherer und mittlerer Sukzessionsphasen.

Wahrscheinlicher ist, dass parasitoide Hymenopteren im Mittel weniger habitatspezifisch sind als ihre potentiellen Wirte. Sie wären damit in der Lage unterschiedliche Habitate zu besiedeln. Dies würde zur Folge haben, dass eine hohe lokale Diversität und relative große Verbreitungsgebiete der einzelnen Arten eine verhältnismäßig geringere regionale Diversität ergäbe. Für eine geringe Habitatspezifität spricht vor allem die hohe Zahl von Arten, die sowohl auf dem Halbtrockenrasen als auch in dem Buchenwald vorkamen. Obwohl einige ältere Autoren von einem hohen Grad an wirtsspezifischen, monophagen Arten ausgehen (Price 1980, Pschorn-Walcher 1985) deuten die meisten Arbeiten über Nahrungsnetze sowie Kataloge über Wirtsspektren doch auf einen eher geringen Anteil streng monophager Parasitoidarten hin (Boucek und Askew 1968, Boucek 1988, Horstmann 1970, Askew 1975,

1980, Stary und Rajmanek 1981, Askew und Shaw 1986, Huber 1986, Ulrich 1999a). Zwölfer (1971) und Lawton (1986) halten den Anteil streng habitat- und wirtsspezifischer parasitoider Hymenopteren generell für gering.

Monophagie ist natürlich nur bedingt mit Habitatspezifität zu korrelieren und andersherum können monophage Arten natürlich verschiedene Habitate besiedeln, wenn dies auch ihre Wirte tun. Trotzdem sollten polyphage Arten eher einen Trend zu einem größeren Verbreitungsgebiet und geringerer Habitatspezifität zeigen als strikt monophage. Ein Blick in exstierende Verbreitungsverzeichnisse (Shenefelt 1969-1980, Trapitzin 1978, Kasparjan et al. 1981, Townes und Townes 1981, Tobias 1986a, b, Rzelochovziev 1988, Boucek 1988) zeigt, welche weite regionale Verbreitung viele der oft winzigen Parasitoidarten haben.

Das Mikrohabitat dagegen mag der entscheidende Faktor sein. Parasitoide, die Blattunterseiten nach potentiellen Wirten absuchen, können dies unabhängig vom Habitat, vom Ökosystem, tun. Staphylinidenparasitoide vermögen ihre Wirte olfaktorisch am Boden aufzuspüren. Dies wird nur bedingt durch habitatspezifische Faktoren beeinflusst (etwa dem Mikroklima). Dazu

ein kleiner Überblick.

Parasitoide von Minierern gelten generell als eher mikrohabitatspezifisch denn als habitat- oder wirtsspezifisch (Askew 1980). Keiner der im Walde gefunden Parasitoide räuberischer Wirte scheint strikt monophag zu sein und die meisten *Exallonyx*-Arten (Proctotrupidae), die Staphyliniden befallen, wurden in den verschiedensten Habitaten gefangen (Weidemann 1965, Townes und Townes 1981). Dasselbe gilt für die Parasitoide saprophager Wirte. Die artenreichen Genera *Aspilota* (Braconidae), *Basalys* und *Trichopria* (Diapriidae) sind dies sowohl in dem untersuchten Wald als auch auf dem parallel bearbeiteten Halbtrockenrasen (Ulrich

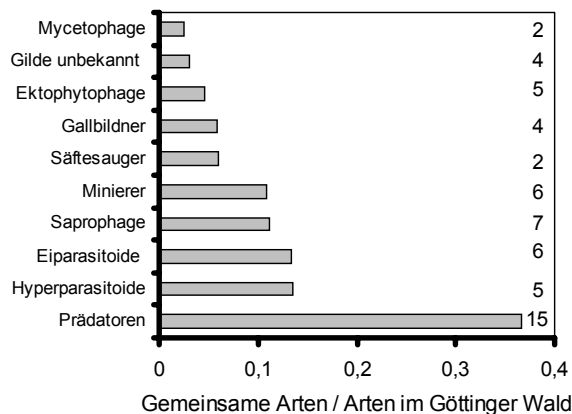


Abbildung 2.16: Parasitoide von Prädatoren, Hyper- und Eiparasitoide sowie Parasitoide von Saprophagen und Minierern haben den höchsten Anteil gemeinsamer Arten zwischen dem untersuchten Buchenwald und einem benachbarten Halbtrockenrasen. Die Zahlen neben den Balken geben die Gesamtzahl gemeinsamer Arten an.

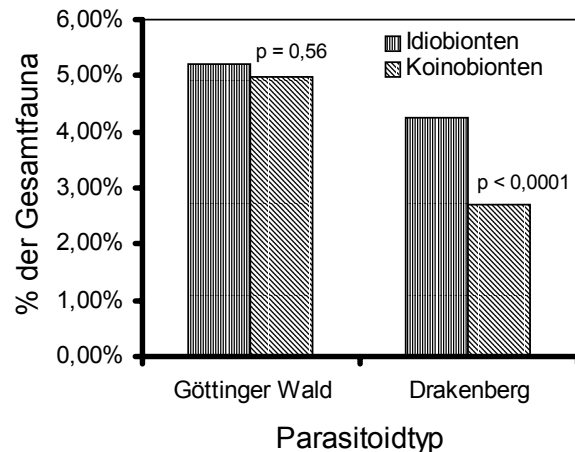


Abbildung 2.17: Koinobionten sind auf dem Halbtrockenrasen signifikant seltener (χ^2 -test) als aus ihrem Anteil an der europäischen Fauna zu erwarten wäre. Im Göttinger Wald besteht kein Unterschied von der Erwartung.

1999i). Allerdings ist aufgrund des noch immer schlechten systematischen Erforschungsstandes nur wenig über die Habitatsprüche insbesondere der Diapriiden bekannt. Ältere Arbeiten (Hellen 1963, Nixon 1957, 1980, Wall 1967, 1971) vermuteten sie vor allem in kühlen und feuchten Habitaten, doch muss diese Ansicht aufgrund ihrer hohen Artenzahlen auch in trockeneren Habitaten revidiert werden.

Auch Parasitoide mycetophager Dipteren (vor allem Belytinae und orthocentrine und oxytorine Ichneumoniden) sind bekannt dafür, in eher feuchten und schattigen Biotopen vorzukommen (Huggert 1979, Gauld und Bolton 1988). In der Tat konnte ich im Wald 82 Arten nachweisen und auf dem Halbtrocken-

rasen nur 24. Allerdings mag hier noch ein erheblicher Unsicherheitsfaktor herrschen aufgrund des unterschiedlichen Erfassungsstandes und der Tatsache, dass fast alle diese Arten ausgesprochen selten sind und nur in Einzelexemplaren gefangen werden konnten (siehe Anhang A, C).

Die Abb. 2.16 zeigt, wie hoch der Anteil gemeinsamer Arten zwischen dem Buchenwald und dem benachbarten Halbtrockenrasen in den einzelnen Wirtsgilden war. Wir sehen, dass vor allem Parasitoide von Räubern, aber auch die Ei- und Hyperparasitoide wenig habitatspezifisch sind.

Ein Test der obigen Hypothese ergibt sich aus dem Vergleich idiobiontischer und koinobiontischer Arten in beiden untersuchten Habitaten. Idiobionten sind aufgrund ihrer meist ektoparasiti-

schen Lebensweise weniger wirtsspezifisch als die endoparasitischen Koinobionten (Haeselbarth 1979, Askew und Shaw 1986). Daher sollte die Fähigkeit unterschiedliche Habitate zu besiedeln bei ihnen stärker hervortreten als bei Koinobionten. Abb. 2.17 zeigt, dass in der Tat Idiobionten in beiden Habitaten artenreicher waren als dies nach ihrem Anteil an der europäischen Fauna zu erwarten wäre. Die europäische Fauna beherbergt ca. 4200 idiobiontische und 8400 koinobiontische Parasitoidarten (Ulrich 1999g), was einem Verhältnis von ziemlich genau 0,5 entspricht. Auf dem Halbtrockenrasen betrug dieses Verhältnis 0,78 und in dem untersuchten Waldstück 0,52. Letzterer Wert weicht allerdings nicht signifikant nicht von der Erwartung ab.

2.5 Wenn sich Arten – Areal-Kurven kreuzen

2.5.1 Arten – Areal-Kurven auf lokaler Ebene: Kollektorkurven

Die häufigst eingesetzte Methode zur Abschätzung lokaler und regionaler Diversitäten sind Arten-Areal-Kurven (auf lokaler Ebene auch Kollektorkurven genannt; Pielou (1975, 1977)). In einer neueren Studie konnten Lande et al. (2000) zeigen, dass für die Einschätzung des relativen lokalen Artenreichtums es von Bedeutung ist, ob die Arten - Areal-Kurven sich schneiden.

Die Abb. 2.18 und 2.19 zeigen die Arten – Arealkurven der Parasitoide insgesamt und die der einzelnen Parasitoidgilden des Göttingen Wald (Ulrich

1999a). Zunächst einmal sehen wir, dass sich in fast allen Fällen Muster ergeben, die am besten durch Potenzfunktionen beschrieben werden. Die Exponenten dieser Funktionen liegen zwischen 0,3 und fast 1, wobei für alle Parasitoide sich ein Wert von 0,43 ergibt. Das ist genau der Exponent, den wir für eine Gemeinschaft erwarten, die entsprechend einer ‚sequential breakage‘ - oder log-Normalverteilung strukturiert ist (Sugihara 1980, Leitner und Rosenzweig 1997, Ulrich 2000 d, e ,f).

In keiner der Fälle sehen wir ein

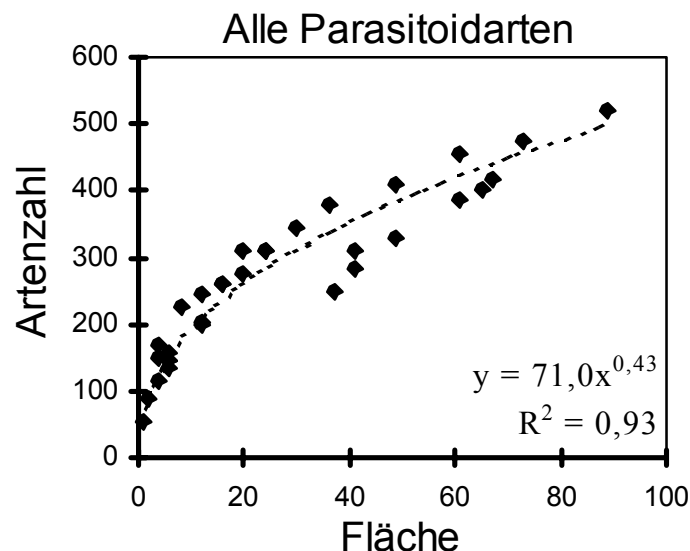


Abbildung 2.18: Arten – Areal-Kurven (Kollektorkurven) der Parasitoide des Göttinger Waldes.

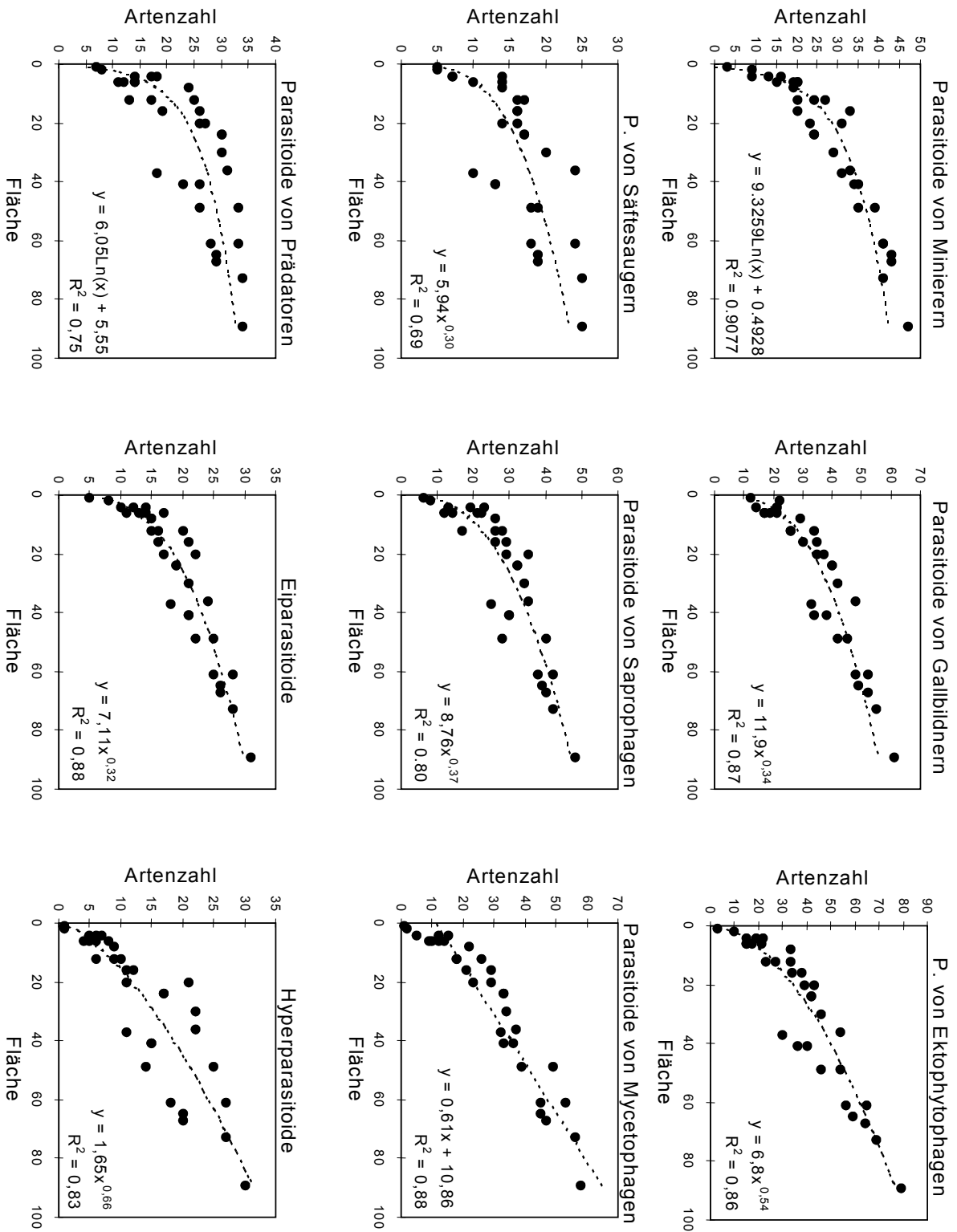


Abbildung 2.19:
Arten – Areal-
Kurven (Kollek-
torkurven) der
Parasitoidgilden
des Göttinger
Waldes.

deutliches asymptotisches Verhalten der Kurven, wie es zu erwarten wäre, wenn wir eine begrenzte Artenzahl vorliegen hätten. Auch dies ist zu erwarten, da die Kurven die Fangresultate mehrerer Jahre darstellen und daher bei Extrapolation die Artenzahl des Artenpools wiedergeben sollten. Allerdings sind sogar mäßig weite Extrapolationen, etwa auf 1 ha schon nicht möglich, da sich etwa bei den Parasitoiden von Mycetophagen oder Ektophytophagen extreme hohe und unrealistische Artenzahlen ergäben.

Sichtbar wird aus den Kurven ein leichter Trend zu relativ höheren Achsenschnittpunkten bei niedrigeren Exponenten. Das bedeutet, dass sich die meisten Arten – Areal-Kurven der Hautflüglergilden kreuzen und dass Gilden mit relativ niedrigen Artendichten pro m² aufgrund der relativen Seltenheit vieler ihrer Arten trotzdem eine hohe Artendiversität besitzen.

Interessant ist ein Vergleich der Arten – Arealkurve für alle Arten mit der nur für das Jahr 1981, die in Abb. 2.3

wiedergegeben ist. Wir sehen in beiden Fällen sehr ähnliche Exponenten und identische Achsenschnittpunkte. Die jährliche und die über mehrere Jahre aggregierte Arten – Areal-Kurve stimmen bei den Hymenopteren gut überein. Die etwas höhere Steigung der letzteren wird durch den zusätzlichen Effekt des jährlichen Artenaustausches hervorgerufen. Bei einer Fläche von 144 m² (soviel wurden insgesamt auf der Untersuchungsfläche während der 8 Untersuchungsjahre abgefangen) ergäbe sich ein Unterschied in der Artenzahl von 15%, das heißt, die mittlere Artenzahl pro Jahr sollte um 15% niedriger sein als der Wert, der sich aus der aggregierten Arten – Areal-Kurve ergibt. Aus Abb. 2.18 erhalten wir einen Wert von 632 Arten, in guter Übereinstimmung mit der tatsächlichen Zahl von 669 gefundenen Arten. Damit ergibt sich aus Abb. 2.3 eine mittlere jährliche Artenzahl von 490, ein Wert der ebenfalls sehr gut mit unseren vorhergehenden Schätzungen übereinstimmt.

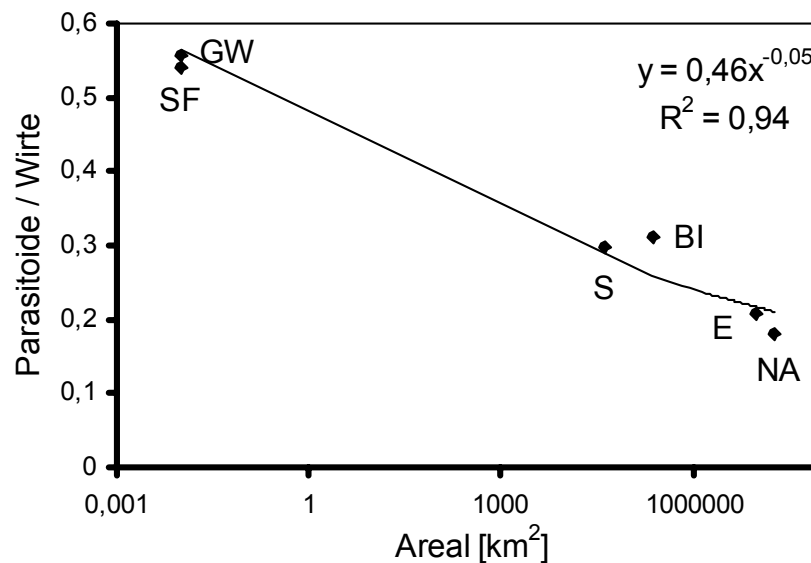


Abbildung 2.20: Das P / W-Verhältnis hängt von dem betrachteten Areal ab. GW: Göttinger Wald, SF: Fichtenforst im Solling (Norddeutschland), S: Schweiz, BI: Britische Inseln, E: Europa, NA: Nordamerika. Daten aus Thiede (1975), Sauter (1974), Danks (1993) und Ulrich (1987, 1999e).

2.5.2 Arten - Arealkurven auf regionaler Ebene oder wie viele Parasitoidarten gibt es pro km²?

Unterschiedliche regionale Verbreitungsmuster von Parasitoiden und ihren potentiellen Wirten müssten sich auch in unterschiedlichen Arten – Arealkurven ausdrücken. Die Tabelle 2.8 enthält eine Abschätzung der regionalen Arten – Areal-Kurven, wie sie sich aus meinen Daten ergeben. Sie zeigt für alle Parasitoidgilden niedrige Exponenten, die im Bereich zwischen 0,07 und 0,19 liegen. Dabei wurde jeweils die Artenzahl pro km² auf einen Schätzwert, der sich aus dem Anteil der Gilde an der gesamten Artendichte pro km² er-

gibt justiert. Ein solches Verfahren liefert deutlich genauere Arten – Areal-Kurven als ein gewöhnlichen Kurvenanpassungsverfahren (Ulrich 1999e). Für alle Hymenoptera ergeben sich bei einem solchen Verfahren und geschätzten Artenzahlen von 2000 bis 3000 pro km² Exponenten zwischen 0,07 und 0,14 (Ulrich 1999e). Diese Werte sind deutlich niedriger als vorangegangene Annahmen eines Exponenten von 0,25, wie sie etwa Kouki et al. (1994) bei ihrer Schätzung regionaler Verbreitungsmuster von Blattwespen zugrunde legten.

Tabelle 2.8: Arten – Areal-Kurven der Hautflügler in Europa. Die Artenzahl / km² (Achsenschnittpunkte) sind Anteile am Gesamtbestand im Göttinger Wald bezogen auf 2000 Arten / km². Signifikanzwerte: *: < 0,05, **: <0,01, ***: <0,001, ****: <0,0001. Die Fläche bezieht sich jeweils auf km².

Parasitoidgilde	Arten - Areal Kurve	Wirtstaxon	Arten - Areal Kurve
Minierer	$S = 152 * \text{Fläche}^{0.153***}$	Aphidina	$S = 45 * \text{Fläche}^{0.112**}$
Gallbildner	$S = 190 * \text{Fläche}^{0.082**}$	Coleoptera	$S = 170 * \text{Fläche}^{0.112**}$
Ektophytophage	$S = 300 * \text{Fläche}^{0.166****}$	Symphyta	$S = 40 * \text{Fläche}^{0.192****}$
Säftesauger	$S = 90 * \text{Fläche}^{0.127***}$	Lepidoptera	$S = 290 * \text{Fläche}^{0.152****}$
Myceto- und Saprophage	$S = 400 * \text{Fläche}^{0.069**}$	Diptera	$S = 730 * \text{Fläche}^{0.166***}$
Eier	$S = 125 * \text{Fläche}^{0.09*}$		
Räuber	$S = 115 * \text{Fläche}^{0.134**}$		
Hyperparasitoide	$S = 100 * \text{Fläche}^{0.074**}$		

Die obige Diskussion deutete schon an, dass P/W-Verhältnisse arealabhängig sein könnten. Je kleiner das betrachtete Areal desto höher zeigte sich der Anteil der Parasitoide. Im Mikrohabitat Besenginster war er am höchsten. Die Abb. 2.20 auf der vorigen Seite zeigt sechs Areale, für die hinreichend genaue Abschätzungen der Zahl der Parasitoid- und Wirtsarten vorliegen. Es sind dies der hier beschriebene Göttinger Wald, ein durch Thiede (1975, 1977) bearbeiteter Fichtenforst im Soling mit ähnlicher Größe, die Schweiz (Sauter 1974), die sehr gut bekannte britische Fauna (Kloet und Hincks (1964, 1972, 1976, 1977, 1978) und die nordamerikanische Fauna (Danks 1993). Es zeigt sich eine annähernd exponentielle Abnahme von P/W mit wachsendem Areal. Ein solches Verhalten ergibt sich, wenn die Arten – Arealkurven von Wirten und Parasitoiden un-

terschiedliche Exponenten haben.

Wenn die Hymenopteren, wie oben beschrieben einen Exponenten von 0.1 haben, bedeutet ein negativer Exponent von –0,05, wie er sich aus Abb. 2.20 ergibt, dass die Wirte einen Exponenten in ihrer Arten – Areal-Kurve von 0,15 hätten:

(2.6)

$$\frac{S_{\text{Wirte}}}{S_{\text{Parasitoide}}} = \frac{S_{0/\text{Wirte}}}{S_{0/\text{Parasitoide}}} \text{Areal}^{0,15-0,1} = \frac{S_{0/\text{Wirte}}}{S_{0/\text{Parasitoide}}} \text{Areal}^{0,05}$$

Die regionale Artendichte der Hymenopteren ($S_{0/\text{Parasitoide}}$), das heißt, die Zahl der Hymenopterenarten pro km², scheint in gemäßigten Breiten der Welt vergleichbar zu sein. Für Europa schätzte ich etwa 1800 bis 2500 Arten / km² (Ulrich 1999e). Anhand der Daten in Taylor (1983), Noyes und Hayat (1984) und Boucek (1988) lässt sich für Australien ein Wert von etwas unter 1900 erschließen (Ulrich (1999e). Für Nordamerika ergibt der Katalog von Krombein et al. (1979) eine Artendichte

von 2600 Arten / km². Diese Artenzahlen stimmen auch sehr gut mit meiner Schätzung des regionalen Artenpools von 2000 bis max. 3200 überein. Gaston et al. (1996) fanden dagegen in Costa Rica einen deutlich höheren Wert von bis zu 7900 Arten / km². Tropische Habitate haben demnach eine deutlich höhere regionale Artendichte.

Das regionale P/W-Verhältnis ergibt sich aus Abb. 2.20 und beträgt etwa 0,5. Diesen Wert kann man mit der

bisher einzigen Studie über tropische P/W Verhältnisse vergleichen. Stork (1987) kompilierte Artenzahlen verschiedener Arthropodengilden in einem Regenwald auf Borneo. Aus seinen Daten lässt sich eine Parasitoid / Wirtsverhältnis von ca. 0,3 ableiten. Dieser Wert ist deutlich niedriger als der hier angegebene und deutet darauf hin, dass Habitate gemäßigter Breiten eine höhere relative lokale Diversität an Parasitoiden haben als tropische.

2.6 Häufigkeit und Seltenheit: eine Sache des Standpunktes

2.6.1 Ein paar Rohdaten

Die Hautflügler sind die artenreichste Tiergruppe des Waldes, aber nicht unbedingt die individuenreichste. Ein Blick auf Tabelle 2.2 zeigte, dass die nichtparasitischen Arten zusammen jährliche Schlupfdichten von nur einigen wenigen Tieren pro m^2 und Jahr (im Folgenden $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$) erreichen (Ulrich 1987a, Ulrich 1998a). Am häufigsten waren noch die Hummeln, die allerdings mit Bodenphotoelektoren nicht erfasst werden. Ausgesprochen selten waren die meisten Blattwespenarten.

Um Dichte und Biomasse der Hummeln zu schätzen, kann man die Arbeit von Banaszak (1996) heranziehen, der gemeldete Abundanzen verschiedener Hummelarten in Europa kompilierte. Danach steigt die Hummeldichte mit sinkender Durchschnittstemperatur und wachsender Höhe über dem Meeresspiegel. Aus Banaszaks Angaben kann man für den Göttinger Wald von einer Hummeldichte von etwa 300 bis 500 Tieren pro ha (0,03 bis 0,05 Tieren pro m^2) ausgehen. Bei einer mittleren Körperlänge von 15 mm entspricht dies entsprechend der Regression in Abb. 2.21 auf Seite 54 einer mittleren

Biomasse von 0,5 bis 1 $\text{mg DW m}^{-2}\text{a}^{-1}$ (DW: aschefreie Trockenmasse).

Die gallbildenden Cynipiden sind an Eichen gebunden und erreichten fleckenhaft höhere Dichten. Allerdings schlüpfen sie auch unter Eichen in Dichten von nur wenigen Individuen pro $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$.

Deutlich höhere Schlupfdichten erreichten dagegen die Parasitoide. Darüber geben die Tabellen 2.9, 2.10 und 2.11 einen Überblick. Wir sehen, dass die Schlupfdichten zwischen 1981 und 1987 (1980 wurde nur eine 1 m^2 -Falle benutzt) zwischen ca. 100 und über 1000 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$ lagen. Im Mittel betrugen sie 430 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$. Hohe Dichten erreichten vor allem die Parasitoide von Dipteren 56 bis über 900 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$. Abundant waren daneben noch die Parasitoide von Käfern (8 bis 65 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$) und Schmetterlingen (14 bis über 40 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$).

Hinsichtlich der Wirtgilde (Tabelle 2.11) fällt die hohe Dichte der Parasitoide von Gallbildnern (20 bis fast 900 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$) auf. Auch Eiparasitoide (20 bis 100 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$) und Arten, die Saprophage befallen (16 bis 90 $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$)

Tabelle 2.9: Schlupfdichten (Ind. m⁻²a⁻¹) häufiger Parasitoidarten des Göttinger Waldes 1981 bis 1987.

Art	Jahr						
	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
<i>Acoelius erythronotus</i>	1 ± 1	2 ± 1	1 ± 1	2 ± 4	2 ± 3	5 ± 1	< 1
<i>Anacharis eucharioides</i>	2 ± 1	3 ± 2	1 ± 1	< 1	< 1	3 ± 2	2 ± 1
<i>Aphelopus melaleucus</i>	3 ± 1	5 ± 2	4 ± 3	15 ± 8	1 ± 2	2 ± 2	1 ± 1
<i>Aspilota</i> GW2	4 ± -	4 ± 2	7 ± 3	< 1	1 ± 2	27 ± 11	18 ± 9
<i>Basalys pedisequa</i>	2 ± 1	< 1	1 ± 1	38 ± 19	10 ± 6	9 ± 4	4 ± 3
<i>Charitopes gastricus</i>	2 ± 1	7 ± 2	3 ± 2	1 ± 2	-	20 ± 4	6 ± 2
<i>Chrysocharis prodice</i>	6 ± 2	5 ± 2	1 ± 1	1 ± 2	3 ± 4	9 ± 3	1 ± 1
<i>Cleruchus</i> spec.	2 ± 2	13 ± 8	1 ± 1	9 ± 24	18 ± 17	50 ± 29	10 ± 6
<i>Eretmocerus mundus</i>	-	4 ± 2	99 ± 43	9 ± 5	< 1	< 1	-
<i>Eustochus atipennis</i>	3 ± 3	4 ± 3	5 ± 6	36 ± 71	1 ± 2	9 ± 7	2 ± 2
<i>Exallonyx quadriceps</i>	1 ± 1	2 ± 1	< 1	-	< 1	5 ± 2	2 ± 1
<i>Exallonyx subserratus</i>	< 1	< 1	1 ± 1	-	1 ± 2	1 ± 1	< 1
<i>Gastrancistrus walkeri</i>	2 ± 3	8 ± 7	7 ± 7	39 ± 19	< 1	7 ± 5	26 ± 7
<i>Glauraspidia microptera</i>	4 ± 2	5 ± 2	4 ± 3	5 ± 2	2 ± 3	3 ± 3	1 ± 1
<i>Ismarus dorsiger</i>	< 1	-	5 ± 3	5 ± 5	2 ± 2	< 1	< 1
<i>Lagynodes pallidus</i>	1 ± 1	1 ± 1	-	2 ± 4	7 ± 4	1 ± 1	1 ± 1
<i>Litus cynipseus</i>	6 ± 9	40 ± 14	2 ± 2	18 ± 36	< 1	22 ± 10	24 ± 28
<i>Mesopolobus</i> GW1	-	-	-	6 ± 4	64 ± 21	3 ± 2	< 1
<i>Phygadeuon ursini</i>	1 ± 1	2 ± 1	12 ± 4	< 1	-	5 ± 2	72 ± 77
<i>Synopeas</i> GW1	1 ± 1	1 ± 1	47 ± 38	658 ± 149	77 ± 28	-	< 1
<i>Tetrastichus ?brachycerus</i>	7 ± 3	25 ± 11	17 ± 10	83 ± 57	< 1	6 ± 5	59 ± 24
<i>Tetrastichus fagei</i>	5 ± 2	3 ± 1	3 ± 1	12 ± 9	10 ± 6	3 ± 2	1 ± 1
<i>Tetrastichus luteus</i>	< 1	< 1	2 ± 2	19 ± 13	12 ± 7	8 ± 3	1 ± 1
<i>Trichogramma embryophagum</i>	< 1	8 ± 4	< 1	< 1	-	4 ± 5	< 1
<i>Trichopria aequata</i>	1 ± 1	1 ± 1	6 ± 4	1 ± 2	< 1	1 ± 1	1 ± 1
<i>Trichopria evanescens</i>	< 1	< 1	1 ± 2	-	-	9 ± 7	< 1

Tabelle 2.10: Schlupfdichten (Ind. $m^{-2}a^{-1}$) und Biomassen (mgDW $m^{-2}a^{-1}$) der parasitoiden Hymenoptera der einzelnen Wirtstaxa des Göttinger Waldes 1981 bis 1987.

Parasitoide von	Arten- zahl	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	
		Ind./m ²	mg/m ²	Ind./m ²	mg/m ²	Ind./m ²	mg/m ²	Ind./m ²	mg/m ²
Arachnida	3	1 ± 1	< 1	1 ± 1	< 1	2 ± 3	1 ± 1	2 ± 1	< 1
Psocoptera	1	< 1	< 1	2 ± 2	< 1	7 ± 4	< 1	< 1	< 1
Thysanoptera	2	1 ± 2	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	3 ± 3	< 1
Heteroptera	3	3 ± 2	1 ± 1	1 ± 1	1 ± 1	7 ± 6	1 ± 1	1 ± 1	< 1
Cicadina	14	9 ± 4	1 ± 1	20 ± 7	1 ± 1	9 ± 3	3 ± 1	4 ± 3	< 1
Aphidina	16	2 ± 1	< 1	2 ± 1	< 1	2 ± 2	< 1	3 ± 2	1 ± 1
Coccina	5	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
Aleyrodina	3	< 1	< 1	4 ± 2	1 ± 1	100 ± 43	< 1	< 1	< 1
Psyllina	1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	1 ± 1	< 1
Planipennia	11	4 ± 2	1 ± 1	13 ± 4	4 ± 1	4 ± 3	< 1	26 ± 6	2 ± 1
Coleoptera	60	25 ± 17	3 ± 1	65 ± 23	5 ± 2	14 ± 7	1 ± 1	56 ± 15	4 ± 2
Symphyta	14	< 1	1 ± 2	1 ± 1	1 ± 2	< 1	1 ± 1	< 1	< 1
Apocrita	46	2 ± 1	< 1	6 ± 3	1 ± 1	9 ± 3	1 ± 1	5 ± 3	< 1
Diptera	262	56 ± 15	6 ± 2	121 ± 40	11 ± 4	137 ± 41	33 ± 7	195 ± 24	261 ± 83
Lepidoptera	103	14 ± 4	6 ± 4	37 ± 9	11 ± 6	12 ± 4	8 ± 14	36 ± 7	32 ± 35
Unbekannt	125	7 ± 3	< 1	30 ± 13	1 ± 1	21 ± 5	1 ± 1	96 ± 30	29 ± 7
Summe	669	123 ± 23	19 ± 5	301 ± 49	36 ± 8	319 ± 61	53 ± 29	428 ± 42	170 ± 92

Tabelle 2.11: Schlupfdichten ($\text{Ind m}^{-2}\text{a}^{-1}$) und Biomassen ($\text{mgDW m}^{-2}\text{a}^{-1}$) der parasitoiden Hymenoptera der einzelnen Wirtsgilden des Göttinger Waldes 1981 bis 1987.

Parasitoide von	Arten- zahl	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	
		Ind./m ²	mg/m ²	Ind./m ²	mg/m ²	Ind./m ²	mg/m ²	Ind./m ²	mg/m ²
Minierer	55	14 ± 4	3 ± 2	23 ± 5	4 ± 2	22 ± 5	15 ± 5	4 ± 5	<1
Gallbildner	68	23 ± 9	1 ± 1	95 ± 39	4 ± 1	86 ± 40	3 ± 1	880 ± 163	29 ± 7
Ektophytophage	108	6 ± 3	7 ± 4	7 ± 3	11 ± 7	8 ± 3	18 ± 10	3 ± 3	8 ± 14
Sätesauger	33	9 ± 3	1 ± 1	15 ± 5	1 ± 1	110 ± 43	3 ± 1	21 ± 9	3 ± 1
Saprophage	82	4 ± 3	1 ± 1	7 ± 3	4 ± 3	3 ± 2	2 ± 2	2 ± 4	<1
Mycetophage	63	24 ± 11	2 ± 1	16 ± 10	1 ± 1	30 ± 9	3 ± 1	50 ± 20	2 ± 1
Räuber	41	10 ± 3	3 ± 1	22 ± 6	8 ± 2	13 ± 4	4 ± 2	10 ± 7	2 ± 1
Eier	45	21 ± 17	<1	94 ± 27	1 ± 1	17 ± 8	<1	65 ± 84	1 ± 1
Parasitoide	37	2 ± 2	<1	6 ± 3	1 ± 1	8 ± 3	1 ± 1	5 ± 5	<1
Xylophage	4	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1
Unbekannt	133	8 ± 3	1 ± 1	16 ± 5	1 ± 1	21 ± 5	3 ± 1	38 ± 22	3 ± 2
Summe	669	123 ± 23	19 ± 5	301 ± 49	36 ± 8	319 ± 61	52 ± 11	1078 ± 186	49 ± 16

waren häufig. Deutlich seltener fanden sich natürlich Hyperparasitoide (2 bis 8 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$) und auch Parasitoide von Räubern (6 bis 44 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$).

Tabelle 2.9 zeigt die Schlupfdichten der häufigsten Arten des Göttinger Waldes. Hierbei sind vor allem der Eiparasitoid *Litus cynipseus* (Mymaridae), die Gallmückenparasitoide *Tetrastichus brachycerus*, *T. fagei* und *T. luteus* (Eulophidae) sowie die Pteromalide *Gastrancistrus walkeri*, die ebenfalls Gallmücken befällt, zu nennen. Die Tabellen machen jedoch auch deutlich, dass Hautflügler eher seltene Arten sind. Nehmen wir eine mittlere Schlupfdichte von ca. 430 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ und eine mittlere jährliche Artenzahl von 450, so beträgt die mittlere Dichte pro Art weniger als 1 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$.

Von allen Hautflüglerarten wurde mindestens ein mittelgroßes Weibchen

vermessen. Darüber hinaus wurden Individuen von 84 Arten aller Größenklassen auf einer Präzisionswaage (mit einer Genauigkeit von 10^{-6} g) gewogen. (siehe Kapitel 5) Aus dem Thoraxvolumen (V), der sich durch eine einfache Formel errechnet

$$V = \text{Länge von Thorax und Propodeum} \times \text{max. Thoraxhöhe} \quad (2.7)$$

ergab sich folgende Regressionsgleichung zur Bestimmung der Körpermasse:

$$\text{DW [mg]} = V [\text{mm}^3] \times 0,52493 [\text{mg} / \text{mm}^3] \quad (2.8)$$

DW steht wiederum für aschefreie Trockenmasse. Mit dieser Formel wurden nachfolgend alle Biomassewerte der Hautflügler errechnet. Die Abb. 2.21 zeigt, dass diese Methode etwas bessere Resultate liefert als die in der Literatur üblicherweise benutzte Regression über die Körperlänge oder auch über

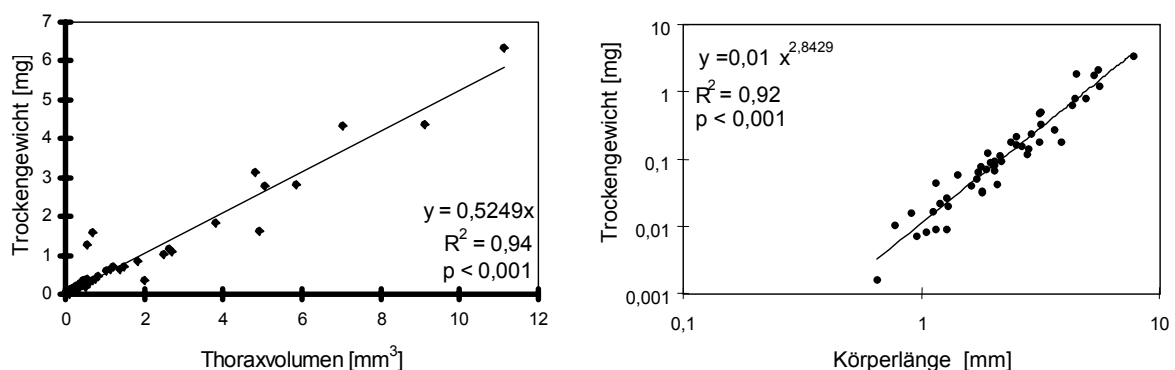


Abbildung 2.21: Die Berechnung des Trockengewichts über eine Regressionsgerade lässt sich sowohl über das Thoraxvolumen als auch über die Körperlänge vornehmen. Die Benutzung des Thoraxvolumens ergibt jedoch genauere Schätzwerte.

die Länge der Hintertibia (Nicol und Mackauer 1999).

Hautflügler, insbesondere die Parasitoide, sind kleine Tiere. Ihre durchschnittliche Körperlänge beträgt nur 1 bis 3 mm, ein mittleres Tier wiegt nur etwa 1 / 100 bis 1 / 10 mg. Damit fällt auch die Gesamtbiomasse der Hautflügler eher bescheiden aus (Tabellen 2.10 und 2.11). Sie betrug zwischen 1981 und 1987 zwischen 19 und 170 mg DW m⁻²a⁻¹ mit einem Mittel von 68 mg DW m⁻²a⁻¹. Den gewichtigsten Anteil daran hatten die Parasitoide von Ektophytophagen, da bei dieser Gilde die eher größeren Ichneumoniden und Braconiden überwiegen. Wir sehen auch, dass die Hummeln als die mit Abstand wichtigste Gruppe und den Nichtparasitoiden mit 0,5 bis 1 mg DW m⁻²a⁻¹ trotz ihrer im Vergleich zu den Parasitoiden geringen Dichten doch etwa 1 bis 2% der gesamten Biomasse der Hautflügler ausmachen.

Wir können die obigen Werte mit denen anderer wichtiger Tiergruppen des Göttinger Waldes vergleichen. Die Tabelle 2.12 listet Schlupfdichten und Biomassen auf, wie sie Schaefer (1991b) angibt.

Die Schlupfdichten der Hymenoptera sind durchaus mit denen anderer artenreicher Tiergruppen des Waldes

vergleichbar. Das wird aus den, zugegeben natürlich sehr groben, Schätzungen der Gesamtparasitierungsraten deutlich. Besonders stark befallen werden Netzflügler, Wanzen, Mycetophiliden, und Agromyziden. Niedrige Befallsraten erleiden Spinnen, die meisten Dipteren und die Laufkäfer, von denen überhaupt keine Parasitoide gefunden wurden. Bei den Netzflüglern wurde dies bereits in anderen Studien berichtet. So fand Pantaleoni (1996) ebenfalls Parasitierungsraten von bis zu 61% bei seiner Bearbeitung italienischer kronenlebender Netzflügler, wobei hierbei vor allem Eiparasitoide der Scelionidengattung *Telenomus* beteiligt waren.

Bei den Spinnen ist der Wert in Tabelle 2.12 insofern ein interessantes Ergebnis, weil in anderen Studien (Horstmann 1970, Austin 1985, van Baarlen et al. 1994, Finch 2001) hohe, zum Teil sehr hohe, Parasitierungsraten festgestellt wurden. Finch (2001) fand in seiner Bearbeitung nordwestdeutscher Waldstandorte bei mehreren Arten Parasitierungsraten von über 40%. Schon Bristowe (1958) vermutete, dass parasitoide Hymenopteren die bedeutendsten Spinnenfeinde sind (außer den Spinnen selbst). Allerdings müssen wir hierbei berücksichtigen, dass sich solche Parasitierungsraten auf untersuchte Kokons

Tabelle 2.12: Schlupfdichten (Individuen $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$) und Biomassen $\text{mgDW m}^{-2}\text{a}^{-1}$) wichtiger Tiergruppen des Göttinger Waldes. Angegeben sind auch die entsprechenden Schlupfdichten der Parasitoide und die daraus errechneten Gesamtparasitierungsraten. Wirtsdaten aus Schaefer (1991b), Hövemeyer (1985) und Ulrich unpubl. (Planipennia).

Gruppe	Dichte	Biomasse	Dichte der Parasitoide	Gesamt-parasitierungsrate
Lumbricidae	205	10700	-	-
Gastropoda	120	430	-	-
Araneida	166	135	2	0,01
Chilopoda	187	265	-	-
Collembola	38000	153	-	-
Heteroptera	4	2	3	0,43
Cicadina	65	< 10	9	0,12
Planipennia	5	-	8	0,61
Carabidae	5	144	0	0,00
Staphylinidae	< 100	76	5	> 0,05
Curculionidae	35	> 64	5	0,13
Hymenoptera	430	68	5	0,01
Lepidoptera	< 20	< 50	26	> 0,5
Cecidomyiinae	400	10 - 50	35	0,08
Mycetophilidae	5	< 10	7	0,58
Phoridae	200	10 - 50	38	0,19
Agromyzidae	3	< 1	2	0,40
Diptera gesamt	1900	120	270	0,12

beziehen, während Tabelle 2.12 Dichten der Adulten benutzt. Trotzdem lässt die niedrige Zahl an gefangenen Spinnenparasitoiden (insgesamt 211 Tiere was einer mittleren Dichte von etwa 1,5 Tieren pro m^2 entspricht) nicht darauf schließen, dass diese einen merklichen Feinddruck auf ihre Wirtspopulationen ausüben.

Bei den mittleren Werten der Parasitierungsraten muss man natürlich die zum Teil extrem hohen Streuungen in

der Parasitierung einzelner Gruppen und natürlich auch die großen Artunterschiede berücksichtigen. So konnte ich in Zuchten von *Aspilota*-Arten aus Phoriden (Ulrich 1999a) 1986 Befallsraten von über 70% feststellen, ein Jahr später betrugen sie im Mittel nur noch knapp 20%. Der letztere Wert entspricht auch dem, der sich über die Schlupfbundanzten ergibt. Bei der Buchengallmücke *Mikiola fagi* ergaben Sektionen Befallsraten in Abhängigkeit von der

Entfernung vom Boden zwischen 59 und 78%. Eine andere Buchengallmücke, bei der es sich wahrscheinlich um die in jungen Buchentrieben lebende *Contarinia fagi* handelt, wird von mindestens vier Pteromaliden, Eulophiden und Platygasteriden befallen (*Gastrancistrus walkeri*, *Tetrastichus brachycerus*, *Platygaster* GW2 und *Synopeas* GW1). Anhand der jährlichen Schlupfdichten lassen sich die Parasitierungsraten errechnen. Sie lagen zwischen 4 und 66%. Starke Unterschiede in der Parasitierung zeigten sich auch bei der sehr häufigen Syrphide *Cheilosia fasciata*, die in Bärlauchblättern miniert (Hövmeyer (1992b)). Die Parasitierungsraten schwanken im Untersuchungszeitraum zwischen 8 und 50%.

Eine ähnliche Schwankungsbreite in den Befallsraten konnte ich auch bei Aleyrodinen feststellen. Die wahrscheinlich in der Mottenschildlaus *Asterbemis avellanae* parasitierende Aphelinide *Eretmocerus mundus* (Zahradnik 1972, Viggiani 1981) hatte Dichteschwankungen zwischen 0 und 99 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$. Da keine entsprechenden Abundanzänderungen des potentiellen Wirtes festge-

stellt werden konnten, deutet dies auf starke Schwankungen im Befall hin.

Es gibt nur zwei weitere Studien, die quantitative Dichte- und auch Biomassedaten von parasitoiden Hautflüglern angegeben. Thiede (1975, 1977) fand in dem von ihm im Rahmen des Solling-Projektes untersuchten norddeutschen Fichtenforst Schlupfdichten von 66 bis 600 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ und ca. 60 mg DW $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ Trockenmasse. Die Biomassewerte sind mit denen des Göttinger Waldes vergleichbar, die Dichten des Fichtenforstes erreichten dagegen nur etwa die Hälfte des Buchenwaldwertes. Hilpert (1989) fand in einem Eichenhainbuchenwald in Süddeutschland Schlupfdichten zwischen 410 und 518 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$. Diese Werte entsprechen den hier angegebenen Dichten. Es scheint also, dass Hymenopteren in mitteleuropäischen Wälder vergleichbare Biomassewerte aufweisen, dass jedoch Nadelwälder individuenärmer (und wohl auch artenärmer) sind. Allerdings beruhen diese Vermutungen nur auf drei Arbeiten und müssen daher mit Vorsicht interpretiert werden.

2.6.2 Sind seltene Arten anders?

Die Frage, warum Arten einer Gemeinschaft selten sind und die vergleichbare Frage welche Faktoren Seltenheit bedingen, ist in der letzten Zeit immer mehr in den Vordergrund ökologischer Fragestellungen getreten (Gaston 1994, Kunin und Gaston 1997, Blackburn und Gaston 1997, Papp 1998, Ferriere und Cazelles 1999, Benayas et al. 2000, Novotny und Basset 2000, Ulrich 2001c).

Die Frage betrifft besonders die Hautflügler. Von den 669 Parasitoidarten habe ich 176 nur mit einem einzigen Tier gefangen und die relativen Dichten der Arten der einzelnen Parasitoidgilden weisen erhebliche Differenzen auf (vgl. Kapitel 2.4). Diese 176 Arten oder 26% des Gesamtbestandes machen daher nur einen Anteil von 0,4% des Gesamtfangs aus.

Allerdings gibt es viele Definitionen von Seltenheit, von denen jede auf einen anderen Aspekt der Biologie einer Art abzielt. Häufig werden lokale oder regionale Dichten als Kriterium herangezogen, aber auch lokales Vorkommen und relative Abundanz (als qualitatives Maß) oder Habitatspezifität werden zur Einschätzung von Seltenheit und damit natürlich auch z. B. bei Klas-

sifizierungen in Roten Listen verwendet. In jedem Fall bedarf es eines Maßstabs und dieser Maßstab in aller Regel die Dichte anderer vergleichbarer Arten.

Wenn wir, wie in unserem Fall, mit Fängen innerhalb lokaler Habitats arbeiten, so wird Seltenheit auch zu einem Problem der Fangintensität und des Fangzeitraums. In diesem Fall müssen wir uns mit einem speziellen Fall von Seltenheit beschäftigen, dem sogenannten Geheimnis der Einzeltiere (Novotny und Basset 2000).

In Fängen aus größeren Gemeinschaften haben wir es fast immer mit einer erheblichen Zahl von Einzeltieren zu tun, also Arten, die nur durch ein einziges Individuum vertreten sind. Hohe Anteile solcher Einzeltiere wurden vor allem aus Fängen in tropischen Lebensräumen berichtet (Morse et al. 1988, Novotny 1993, Stork et al. 1997). Dies führte zu der Vermutung, dass tropische Gemeinschaften durch höhere Anteile seltener Arten gekennzeichnet seien und dass ihre Arten – Rang-Verteilungen von denen der Gemeinschaften gemäßiger Breiten abwichen (Price et al. 1995). Allerdings fehlen entsprechende Studien aus gemäßigten Breiten und das Problem der unterschiedli-

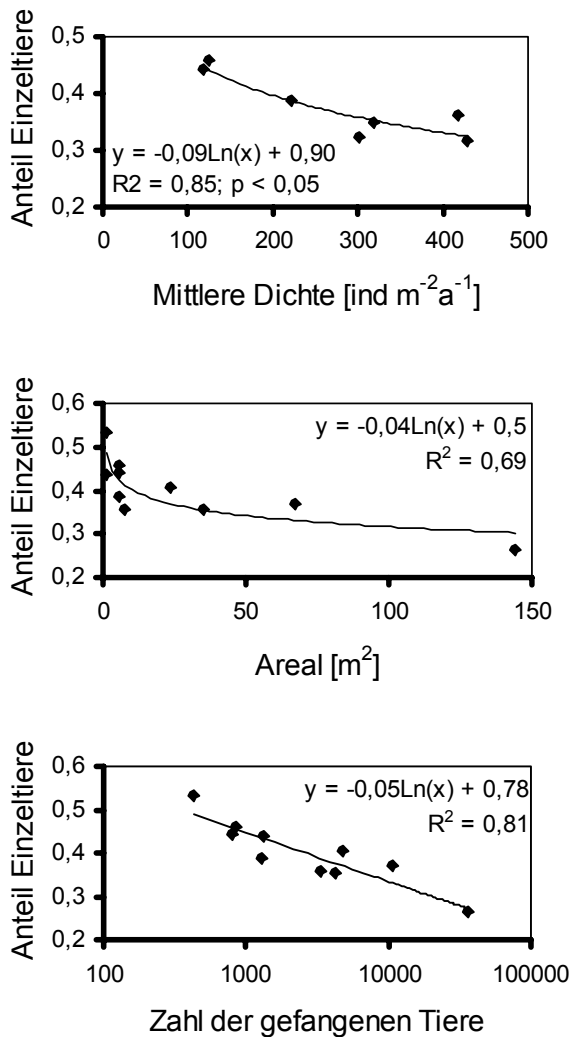


Abbildung 2.22: Der Anteil an Einzeltieren in Fängen hängt von der abgefangenen Fläche und der mittleren Schlupfdichte ab. Das heißt, der entscheidende Faktor, der die Zahl an Einzeltieren bestimmt ist die Gesamtzahl an gefangenen Individuen.

chen Sammelintensität (Erwin 1995, Basset et al. 1997) machte diese Hypothese nicht zu mehr als einer vagen Vermutung.

Natürlich ist die Zahl der Einzeltiere abhängig von der Sammelintensität. Die Sammelintensität ihrerseits lässt

sich ausdrücken durch die Gesamtzahl der gefangenen Tiere oder aber auch durch die abgefangene Fläche. Die Abb. 2.22 zeigt, dass sich in beiden Fällen eine negativ logarithmische Abhängigkeit zwischen dem Anteil and Einzeltieren und der Sammelintensität ergibt. Die Abbildung zeigt auch, dass eine Korrelation zwischen der jährlichen Schlupfdichte und dem Anteil and Einzeltieren besteht. Hohe durchschnittliche Schlupfdichten verursachen ebenfalls höhere mittlere Schlupfdichten der einzelnen Arten und damit (bei gleichem Sammelaufwand) niedrigere Anteile an Einzeltieren. Ein solches Verhalten lässt auf externe Faktoren schließen, die in ähnlicher Weise auf die Populationsdynamik der einzelnen Arten wirken. Dazu mehr in Kapitel 3.5.

Die durchschnittliche Zahl der Einzeltiere pro m² Waldboden betrug ca. 50%. Dies ist ein sehr hoher Anteil und steht entsprechenden Werten aus tropischen Gemeinschaften nicht nach (Novotny und Basset 2000). Für eine abgefangene Fläche von 100 m² würde sich ein Anteil von ca. 1/3 ergeben. Man ist versucht, daraus die notwendige Fläche und die notwendige Individuenzahl zu ermitteln auf der keine neuen Einzeltiere mehr gefunden würden. Daraus ließe sich dann auch auf die Gesamt-

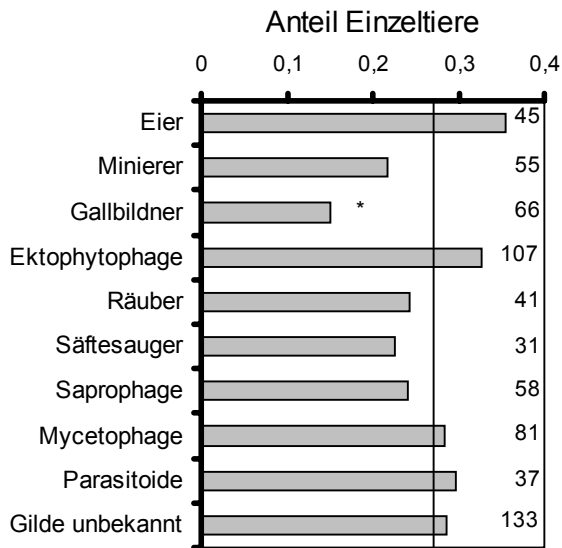


Abbildung 2.23: Mit Ausnahme der Parasitoide von Endophytophagen (vor allem Gallbildnern) sind bezüglich des Anteils an Einzeltieren bei den Parasitoidgilden des Göttinger Waldes keine wesentlichen Abweichungen vom Mittel festzustellen. Die Zahlen am rechten Rand beziehen sich auf die mittels Bodenphotoelektoren gefangenen Arten. *: Signifikante ($p < 0,05$) Abweichung vom Mittel (26% Einzeltiere, markiert der senkrechten Strich).

zahl der Arten sowie auf minimale Dichten, die zum lokalen Überleben notwendig sind, erschließen. Allerdings führt eine solche Berechnung mit den Werten in Abb. 2.22 zu einer Fläche zwischen 0,4 und 56 ha und notwendigen Individuenzahlen von ca. 800000 und zeigt nur, wie schwierig es ist, aufgrund begrenzter Daten Extrapolationen vorzunehmen.

Die Abb. 2.23 zeigt den Anteil der Einzeltiere in den einzelnen Wirtsgilden des Waldes. Es zeigt sich, dass Minie-

rer und Gallbildner, dass heißt Parasitoide von Endophytophagen, die niedrigsten Anteile an Einzeltieren haben. Allerdings muss man wieder die oben beschriebene Abhängigkeit dieses Anteils von der Sammelintensität berücksichtigen. Von den Arten, die Gallbildner befallen, wurden z. B. 11135 Tiere gefangen, von solchen, die räuberische Arten parasitieren nur 1109. Wir müssen also den Anteil der Einzeltiere mit dem erwarteten Anteil, der sich aus der Relation zwischen Anteil und Sammelintensität in Abb. 2.22 ergibt, vergleichen. Ein solcher Vergleich zeigt ein ganz anderes Bild. (Abb. 2.24). Nur die Eiparasitoide weichen von der allgemeinen Erwartung ab. Sie haben einen deutlich überproportionalen Anteil an Einzeltieren. Dies lässt auf eine abweichende Gemeinschaftsstruktur mit einem höheren Anteil an seltenen Arten schließen.

Eine ähnliche Berechnung jedoch bei einer Klassifizierung der Parasitoide anhand ihres Wirtstaxons ergab (Ulrich 2001c), dass nur Blattwespenparasitoide höhere Anteile an Einzeltieren aufweisen.

Keine der Parasitoidgilden hat dagegen zu wenige Einzeltiere. Auch dies lässt Rückschlüsse auf die Gemeinschaftsstruktur zu. Es scheint eine obe-

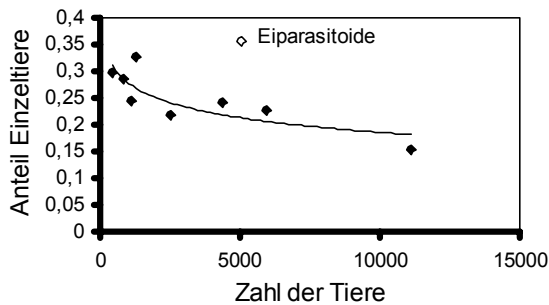


Abbildung 2.24: Der Anteil der Einzeltiere bei verschiedenen Wirtsgilden weicht nicht von der Erwartung ab, wenn man die Sammelintensität (Zahl der gefangenen Tiere) berücksichtigt. Einzig bei den Eiparasitoiden ist der Anteil der Arten, die nur durch ein Tier nachgewiesen wurden, zu hoch.

re Grenze der Gleichverteilung der Arten zu geben. Dazu mehr im nächsten Kapitel.

Eine Klassifikation der Parasitoide anhand des Stratus des Wirtsangriffs, (vgl. Kapitel 5) zeigte, dass Parasitoide mit Wirten in der Kronenschicht den relativ geringsten Anteil an Einzeltieren aufweisen, selbst wenn man den Effekt der Sammelintensität berücksichtigt.

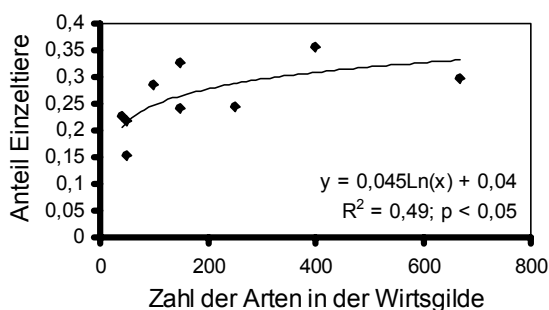


Abbildung 2.25: Der Anteil an Einzeltieren ist positiv mit der Artenzahl in der entsprechenden Wirtsgilde verknüpft.

Dagegen erbrachten Vergleiche zwischen der Art der Überwinterung, dem Parasitoidtyp (koino- oder idiobiontisch) und der Zahl der Generationen keine eindeutigen Unterschiede (Ulrich 2001c). Die Zahl der Einzeltiere ist auch nicht mit der Größe des regionalen Artenpools verknüpft (Ulrich 2001c).

Dagegen zeigte sich die Artenzahl der Wirtsgilde als von Bedeutung. Bei artenreichen Wirtsgruppen (Räuber, Ektophytophage, Myceto- und Saprophage) fand sich ein deutlich erhöhter Anteil an Einzeltieren (Abb. 2.25). Eine multiple Regression, in der die Artenzahl der Wirtsgilde und die Sammelintensität eingingen, bestätigte das Bild in Abb. 2.25. Es ergibt sich eine Regressionsgleichung von

$$\text{Zahl der Einzeltiere} = 0,64 \cdot \text{Artenzahl der Wirtsgilde} - 0,45 \cdot \text{Sammelintensität}.$$

Nur das β -Gewicht der Wirtsgilde ist statistisch signifikant ($p < 0,05$). Es mag sein, dass hohe Dichteunterschiede der Arten von artenreichen Wirtsgilden und die Dichteunterschiede der Parasitoide innerhalb der einzelnen Gilden in multiplikativer Weise verknüpft sind. Dies würde bei artenreichen Wirtsgilden relativ höhere Anteile seltener Arten zur Folge haben.

Deutlich ist auch der Effekt von Dichteschwankungen. Die Abb. 2.26

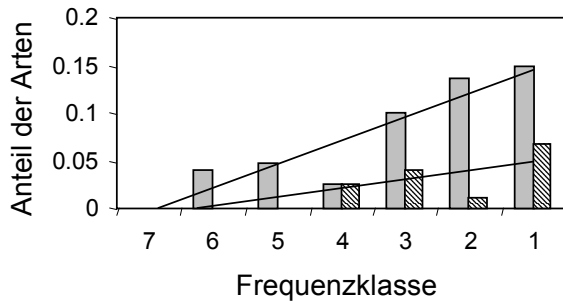


Abbildung 2.26: Seltenerer Arten hatten im Mittel größere Dichteschwankungen als häufigere. Eine Einteilung aller Arten anhand ihres Vorkommens in den einzelnen Untersuchungsjahren zeigt, dass Arten, die nur in einem Jahr gefangen wurden (Frequenzklasse 1), deutlich häufiger Dichten erreichten, die mehr als 2 (graue Balken) oder gar mehr als 3 mal (gestreifte Balken) der mittleren Dichte in dieser Frequenzklasse entsprach.

zeigt, wie viele der Arten in einem der Jahre eine Schlupfdichte erreichte, die mehr als 2 oder mehr als 3 mal höher war, als die durchschnittliche (log-transformierte) Dichte aller Arten, die in einem Jahr gefunden wurden. So hat keine der Arten, die in allen sieben Jahren gefunden wurde, Schlupfdichten erreicht, die mehr als 2 mal höher war als die log-transformierte mittlere Dichte (das heißt 7,4 mal die tatsächliche Dichte). Aber 15% aller Arten, die nur in einem Jahr gefunden wurden, hatten in diesem Jahr Dichten, die mehr als 2 mal höher war als der Durchschnitt in dieser Gruppe. 7% der Arten erreichten sogar die dreifache mittlere Dichte. Anders ausgedrückt, seltene Arten hatten

relativ höhere Dichteschwankungen als häufigere Arten. Und ein solches Verhalten beeinflusst natürlich auch die Stabilität der Gemeinschaftsstruktur sowie die lokalen Extinktionsraten. Ein solches Verhalten entspricht den Modellvorstellungen von Vandermeer (1982), nach denen seltene Arten häufiger hohe und chaotische Dichteschwankungen haben sollten. Dazu mehr in Kapitel 3.4.

Ist lokale Seltenheit verbunden mit der Fähigkeit zur Dispersion auf regionaler Ebene? Um diese Frage zu beantworten, habe ich den Anteil der Einzeltiere bei vollgeflügelten, kurzflügeligen und flügellosen Arten verglichen. Natürlich gilt es auch hier wieder die unterschiedliche Sammelintensität zu berücksichtigen. Es zeigte sich, dass brachyptere und aptere Parasitoidarten den geringsten Anteil an Einzeltieren aufwiesen (Abb. 2.27). Nur 16% der apteren und 22% der brachypteren Arten waren nur durch ein einzelnes Exemplar vertreten. Bei den vollgeflügelten Arten lag dieser Anteil bei 27%. 358 aptere und 3792 brachyptere Individuen wurden überhaupt gefunden. Damit erwarten wir nach der Regression in Abb. 2.22 bei den apteren Arten einen Anteil von 49% Einzeltieren und bei den brachypteren 37%. Die realen Werten lie-

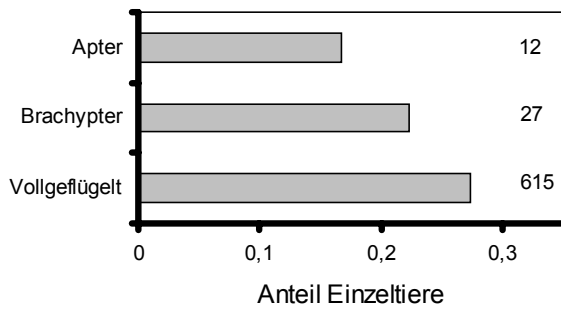


Abbildung 2.27: Der Anteil von Einzeltieren ist bei apteren und brachypteren Arten geringer als bei voll flugfähigen. Die Zahlen rechts geben jeweils die Gesamtzahl der Arten an.

gen deutlich niedriger und zeigen, dass relative Seltenheit bei Hautflüglern tatsächlich mit der Fähigkeit zur Dispersion verbunden ist. Arten mit relativ niedriger Dispersionsrate sind im Durchschnitt lokal häufiger.

Dieser Befund scheint der gängigen Annahme zu widersprechen, dass lokale Abundanz und regionale Verbreitung positiv miteinander verknüpft sind.

Eine ganze Reihe von Untersuchungen zeigte, dass lokal häufige Arten ein größeres Verbreitungsgebiet aufweisen als lokal seltenere Arten (Holt et al. 1997, Gaston und Curnutt 1998, Hartley 1998, Thompson et al. 1998, Huston 1999). Auch Metapopulationsmodelle nehmen in der Regel eine solche positive Korrelation an (Hanski und Gilpin 1997, Hanski 1999). Daher sollten wir bei apteren Hymenopteren relativ niedrigere lokale Dichten erwar-

ten. In der Tat fanden einige Studien solche niedrigen lokalen Dichten bei Arten mit geringer Dispersionsfähigkeit (Hedderson 1992, Oakwood et al. 1993, Gaston 1994, Novotny 1995). Bei Käfern berichtet Crowson (1981) eine reduzierte Flugfähigkeit bei Arten mit begrenzter regionaler Verbreitung.

Meine Daten werfen ein differenzierteres Bild auf die Zusammenhänge. Vor allem muss man bedenken, dass die allgemeinen Angaben über lokale und regionale Verbreitungsmuster gemittelte Werte vieler Arten sind. Zweitens ist zu fragen, ob die Fähigkeit zur Dispersion wirklich Einfluss auf die Verbreitungsmuster nimmt. Hanski et al. (1993) und Ulrich (unpubl.) kompilierten Arbeiten zur Dichte – Verbreitungs-Relation und fanden, dass zwar stochastische Prozesse, wie sie sich aus sogenannten ‚patch occupancy‘ Modellen ergeben, die gefundenen Muster zu

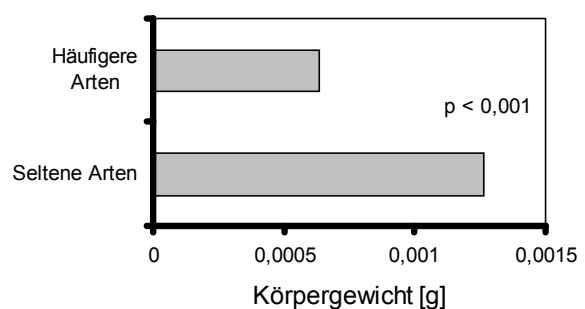


Abbildung 2.28: Seltene Parasitoidarten sind im Durchschnitt größer als häufigere. Seltene Arten sind auch hier, die durch Einzeltiere vertretenen, häufigere alle übrigen.

erklären vermögen, jedoch nicht Unterschiede in der Dispersionsfähigkeit der Arten und auch nicht eine Metapopulationsdynamik. Wenn dem so ist, müssten einige Modellvorstellungen lokaler und regionaler Dispersionsmuster revidiert werden.

Gaston (1994) und Blackburn und Gaston (1997) meinten, dass eines der wenigen, gut begründeten ökologischen Muster die Abhängigkeit der relativen

von der ebenfalls bestehenden Abhängigkeit der Dichte von der Körpergröße (Ulrich 2001c).

Allerdings existiert auch eine Abhängigkeit von der phylogenetischen Position. Nimmt man wiederum das phylogenetische System der Hymenopteren von Königsmann (1976, 1978) als Basis, so sehen wir, dass phylogenetisch ältere Taxa höhere Anteile an Einzeltieren haben als phylogenetisch ab-

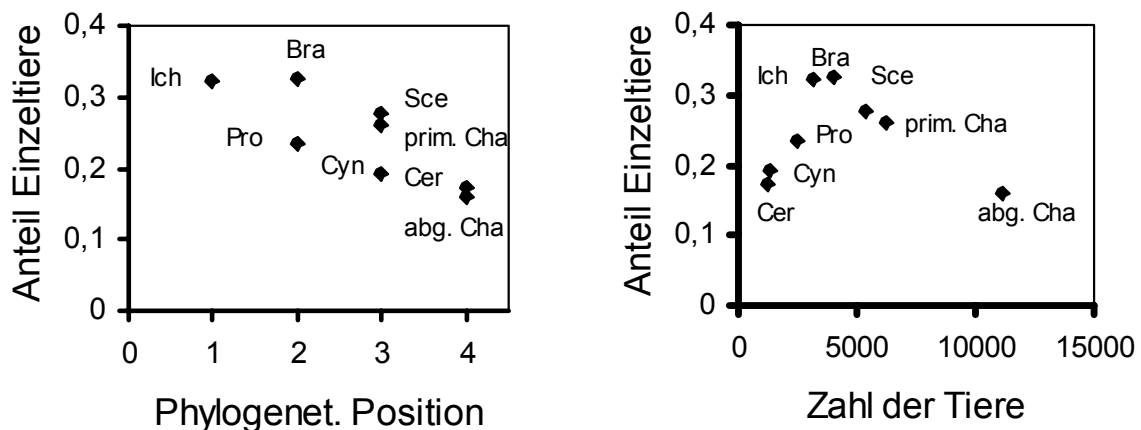


Abbildung 2.29: Der Anteil der Einzeltiere hängt bei Hautflüglern sowohl von der phylogenetischen Position (A) als auch von der Sammelintensität (B) (der Zahl der gefangenen Tiere) ab. Ich: Ichneumonidae, Bra: Braconidae, Pro: Proctotrupeoidea, Sce: Scelionoidea, Cyn: Cynipoidea, prim. und abg. Cha: primitive und abgeleitete Chalcidoidea.

Abundanz von der Körpergröße ist. Gilt dies auch für die seltenen Hautflüglerarten? Die Abb. 2.28 auf der vorhergehenden Seite zeigt, dass in der Tat die selteneren Arten in der Regel auch die größeren Arten sind. Es ergab sich, dass dieses Ergebnis unabhängig ist

geleitete (Abb. 2.29).

Dabei müssen wir allerdings berücksichtigen, dass die exakte Position einiger Taxa noch weitgehend unbekannt ist und ihre Stellung im System auf Vermutungen basiert (Naumann und Masner 1985, Gauld and Bolton

Tabelle 2.13: Eine MANKOVA mit der mittleren Schlupfdichte als Kovariat (Taxa wie in Abb. 2.29) deutet darauf hin, dass die phylogenetische Position bei der Anzahl seltener Arten eine Rolle spielt.

	df Effekt	MS Effekt	df Fehler	MS Fehler	F	p(t)
Taxon	5	0,000106	533	3,75E-06	28,216	< 0,0001
Körpergewicht	1	1,86E-06	533	3,75E-06	0,496252	0,481
Kombinierter Effekt	5	9,43E-06	533	3,75E-06	2,516582	0,029

1988, Kasparjan 1996, Basibuyuk und Quicke 1997, Dowton et al. 1997, Ronquist et al. 1999). Allerdings können wir bei den Hautflüglern deutlich zwischen basalen und abgeleiteten Gruppen unterscheiden (vor allem auf Grund der Reduktion der Flügeläderung). Ichneumoniden erscheinen danach als die primitivste Gruppe der Terebrantes, Cerafronoidea und einige Erzwespenfamilien (Aphelinidae, Eulophidae, Trichogrammatidae, Encyrtidae und Mymaridae) sind dagegen hochgradig abgeleitet. Wir sehen aus der Abb. 2.29, dass primitivere Taxa über 30% Einzeltiere enthielten, während es bei abgeleiteteren unter 20% waren. Diese gilt auch, wenn man die unterschiedlichen Sammelintensitäten berücksichtigt (Abb. 2.29 B). Diese Ergebnis stimmt gut mit entsprechenden Ergebnissen von Cotgreave und Pagel (1993) bei australischen Vögeln überein.

Unglücklicherweise sind aber bei den Hautflüglern die Merkmale ‚phylogenetisch abgeleitet‘ und ‚geringe Kör-

pergröße‘ eng miteinander verknüpft. Deshalb habe ich auch einen Intrataxonvergleich angestellt, um die Variablen Körpergröße und phylogenetische Position zu trennen. Die Tabelle 2.13 zeigt das Ergebnis einer MANKOVA mit der mittleren Schlupfdichte als Kovariat. Es scheint, dass in der Tat die phylogenetische Position der entscheidende Faktor ist. In jedem Fall aber zeigt dieses Beispiel, dass wir nicht einfach Größenvergleiche zwischen Arten unterschiedlicher ökologischer Gilden vornehmen können, wenn wir nicht gleichzeitig andere Einflussfaktoren mit berücksichtigen.

Ist Seltenheit vorhersagbar? Die obigen Ergebnisse geben dazu eine weitgehend negative Antwort. Es zeigte sich, dass seltene und häufige Arten sich nur in zwei Merkmalen deutlich unterschieden. Seltene Arten sind häufig größer und haben relativ ausgeprägtere Dichtefluktuationen. Wirtsgilde und Phänologie scheinen von eher untergeordneter Bedeutung zu sein.

2.7 Strukturen im Vergleich

Einer der wichtigsten Methoden zur Analyse von Gemeinschaftsstrukturen und dem Vergleich verschiedener Gemeinschaften nutzt die Unterschiede in den relativen Dichten der Arten. Plots wie in Abb. 2.30 zeigen relative Dichten der Arten nach einer Reihung aufgrund der Dichte (der Arten – Rang-Folge). Dadurch ergeben sich typische Muster, die untereinander und mit theoretischen Modellen von Arten – Rang-Verteilungen (RADs) verglichen werden können.

Die klassische Theorie sagt, dass Gemeinschaften weitgehend unabhängiger Arten, dass heißt Arten ohne ausgeprägte biotische Interaktionen, sich über das Gesetz der großen Zahlen und multiplikative Effekte von dichtebeeinflussenden Faktoren entsprechend einem log-Poisson oder ‚sequential breakage‘-Muster verteilen sollten, die in einer typisch unsymmetrischen S-förmigen Gestalt resultieren (Sugihara 1980, Nee et al. 1991, Tokeshi 1993, 1996, Bell 2000, Ulrich 2001e, f).

Die Abb. 2.30 zeigt für das Jahr 1981 (dem Jahr mit dem höchsten Fangaufwand und dem besten Erfassungsgrad) solche RADs für die wichtigsten Wirtsgilden und für die Gesamt-

fauna. Mittels des Programms RAD (Ulrich 2000f, 2001 f, g) habe ich in jedem Fall einen Fit des ‚power fraction‘-Modells von Tokeshi (1996) unternommen. Dabei entsprechen Parameter-Werte k um 0,1 einem Verteilungsmuster entsprechend des ‚sequential breakage‘-Modells von Sugihara (1980). Höhere k -Werte weisen auf eine gleichmäßigere Verteilung der Arten als per Zufall zu erwarten hin, niedrigere Werte, besonders solche unter 0 sprechen eher für zu ausgeprägte Dichteunterschiede zwischen den Arten und eine niedrige Äquität (Ulrich 2001g). Dies wird nach klassischer Interpretation als Indiz für begrenzte Ressourcenverfügbarkeit gewertet, was über Konkurrenzfaktoren zu stärkeren Abundanzabstufungen zwischen den Arten führen sollte (May 1975, Pielou 1977, Tokeshi 1993, 1996).

Allerdings können auch unterschiedliche Muster von Dichtefluktuationen solche steileren Arten-Rang-Kurven verursachen (Ulrich 2001e). Damit würden RADs etwas über Muster zeitlicher Variabilität aussagen und damit auch indirekt etwas über Evolutionsstrategien (Ulrich 2001e).

Ein Blick auf die Abb. 2.30 zeigt

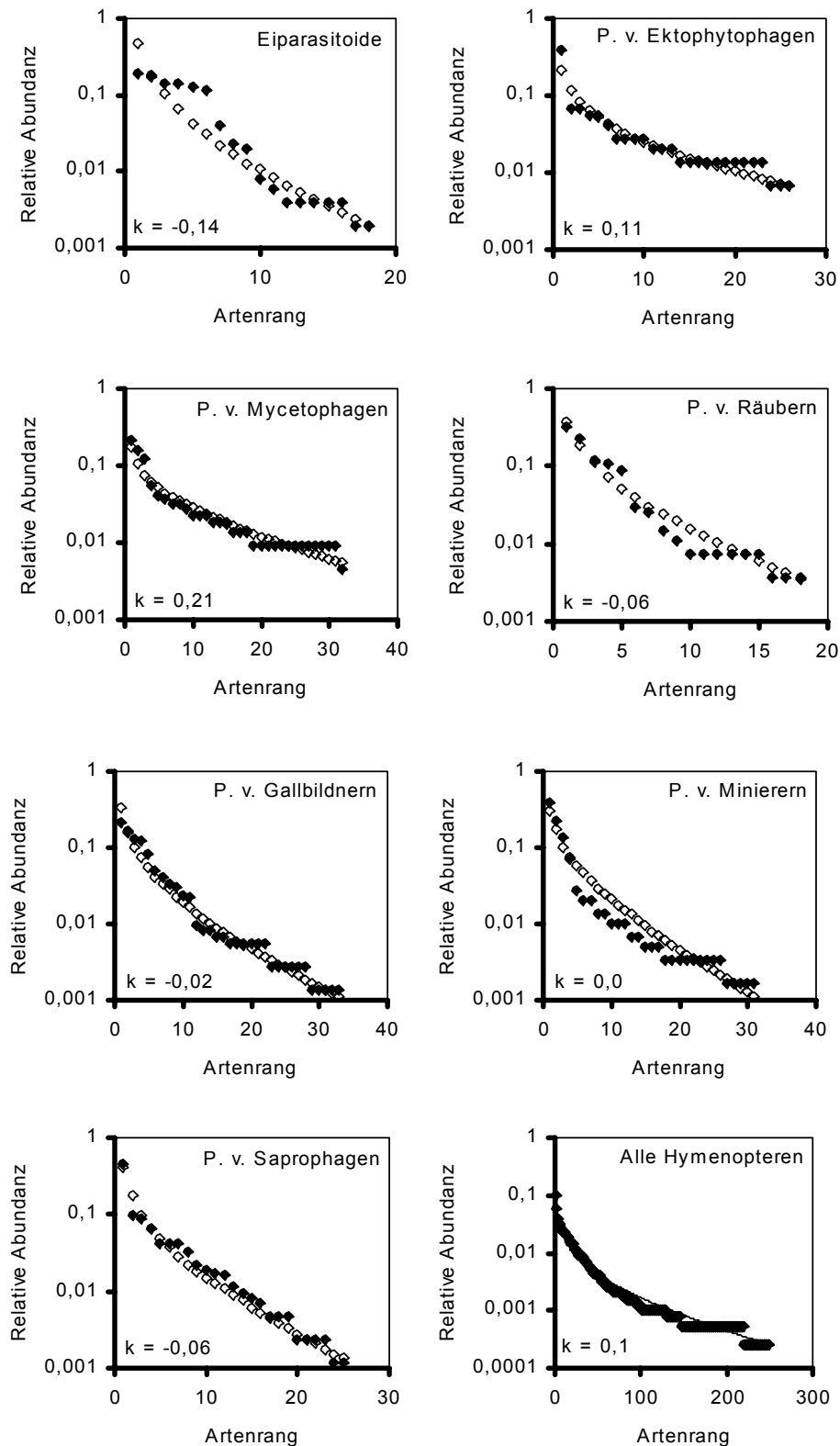


Abbildung 2.30: Arten – Rang-Kurven der wichtigsten Parasitoidgilden des Göttinger Waldes (schwarze Punkte) und Fits des 'power fraction' Modells von Tokeshi (1996) (offene Kreise). Die k -Werte beziehen sich auf den Parameter des Modells. Je kleiner er ist, desto ungleichmäßiger ist die relative Dichteverteilung und desto niedriger die Äquität.

zwei deutliche Trends. Je höher die Zahl der Arten einer Gilde, desto eher entspricht die Arten – Rang-Verteilung der theoretischen Erwartung einer Zufallsgilde. Die Plots in Abb. 2.30 für alle Hymenoptera, (720 Arten), für die Parasitoide von Ektophytophagen (108 Arten) und die der Mycetophagen (82 Arten) weichen nicht signifikant von einer erwarteten ‚sequential breakage‘-Verteilung ab.

Kleinere und potentiell eher homogenere Gilden zeigen dagegen in allen Fällen stärker abgestufte Dichteunterschiede als es die klassischen Vorstellungen erwarten lassen. Am stärksten

ist dies bei den Eiparasitoiden ausgeprägt, deren Verteilung sich auch gut durch ein ‚niche preemption‘-Modell (Tokeshi 1993) beschreiben ließe. Solche Verteilungen sind auch zu erwarten, wenn die Arten ausgeprägte Dichtefluktuationen haben, mit selteneren Fällen sehr hoher Dichten (Gradationen) (vgl. Ulrich 2001e). Dazu passt auch, dass, wie wir schon sahen, die Eiparasitoide überproportional hohe Anteile an relativ seltenen Arten hatten, was ebenfalls auf eine abweichende Gemeinschaftsstruktur schließen ließ.

In keinem der Fälle ergaben sich gleichmäßigere Verteilungen mit k -

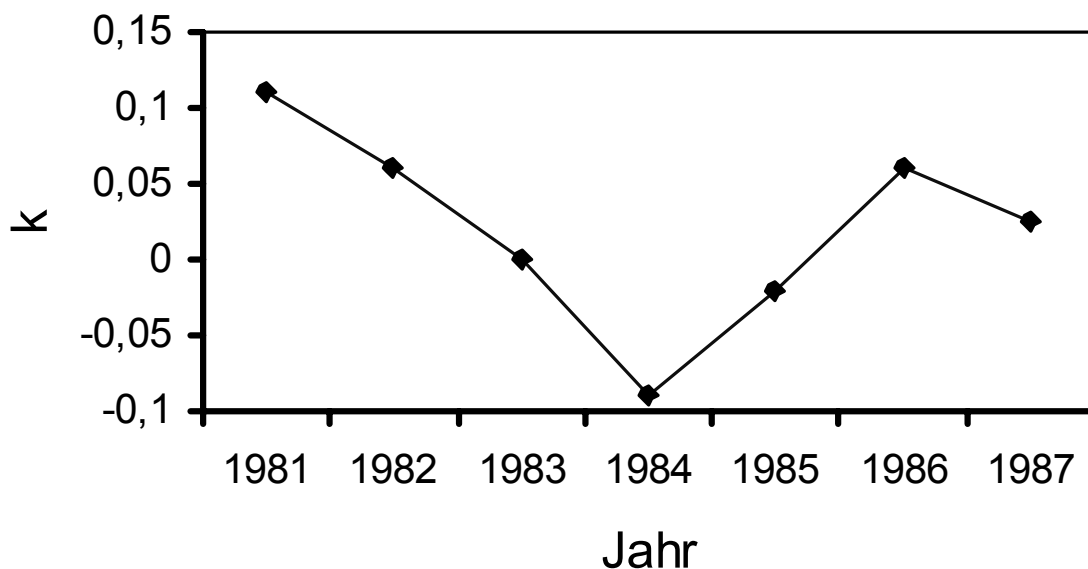


Abbildung 2.31: Fits der Arten – Rang-Kurven für alle Parasitoidarten des Göttinger Waldes zeigen deutliche Unterschiede in der Dominanzstruktur zwischen den Jahren. Von 1983 bis 1987 entsprechen die Verteilungen nicht dem, was für artenreiche heterogene Gemeinschaften zu erwarten ist, Verteilungen entsprechend dem ‚sequential breakage‘ Modell, sondern deutliche steilere Dominanzabstufungen und eine niedrige Äquität.

Werten deutlich über 0,2, wie es verschiedene theoretische Modelle über Sukzessionsstufen hin zu Klimaxgesellschaften vorhersagten (Ebenhöh 1988, Büssenschütt und Pahl-Wostl 1999).

Lassen sich strukturelle Unterschiede zwischen den Jahren feststellen? Die Beantwortung dieser Frage wird natürlich erschwert durch den Fakt, dass in den einzelnen Jahren mit sehr unterschiedlicher Intensität gefangen wurde. Darüber hinaus ist der notwendige Fangaufwand, der benötigt wird, um strukturelle Unterschiede statistisch absichern zu können, extrem hoch.

Um mit 95%-iger Sicherheit erkennen zu können, ob ein ‚sequential breakage‘-Muster oder eine ‚niche preemption‘ vorliegt, muss der Fang zwischen 200 und 500 mal so viele Tiere wie Arten enthalten (Ulrich 2001f), das heißt, selbst für artenärmere Gilden wie die Eiparasitoide (45 Arten) mehr als 9000

Tiere. Gleichzeitig sollte der Fang mehr als 20 Arten umfassen (Ulrich 2001f, g). Solche Erfassungszahlen wurden in keinem der Untersuchungsjahre erreicht.

Trotzdem zeigen die Parameterwerte des ‚power fraction‘-Modells deutliche Abstufungen, die beweisen, dass trotz niedriger Erfassungsrate bei den abundanteren Arten Strukturveränderungen bemerkbar sind. 1983 bis 1985 sind die Arten – Rang-Verteilungen deutlich steiler als in den übrigen Jahren (Abb. 2.31) und entsprechen nicht der Erwartung des ‚sequential breakage‘-Modells. Darüber hinaus scheint es zyklische Muster zu geben. Das Bild aus Abb. 2.31 entspricht in etwa auch dem zeitlichen Muster der Artendichten, dass heißt der Zahl der Arten pro m² Waldfläche, aber nicht dem Muster der jährlichen Artenzahlen (siehe Kapitel 2.4.2).

2.8 Konkurrenz oder Miteinander?

2.8.1 Einnischung oder stochastisches Miteinander?

Die Frage, welche Faktoren die Zahl der Arten einer Gemeinschaft und deren Abundanzen beeinflussen, beschäftigt die Ökologie von Anbeginn. Sind es Konkurrenzbeziehungen hervorgerufen durch begrenzte Ressourcen, die eine obere Grenze von Arten bedingen und die sich in mehr oder minder ausgeprägten Nischendifferenzierungen äußern oder leben die Arten mehr oder weniger unabhängig voneinander. Theoretisch ausgedrückt, sind es interaktive oder nicht-interaktive Gemeinschaften (Cornell und Lawton 1992). Diese Frage stellt sich besonders bei den Hymenopteren mit ihrer Vielzahl von Arten (Memmott und Godfray 1993).

Denkt man an Interaktionen zwischen Arten eines Lebensraumes, so fallen einem zunächst Konkurrenz, oder Prädation ein, vielleicht auch Mutualismus, in jedem Fall also direkte Beziehungen zwischen zwei oder mehreren Arten. Die ökologische Forschung der letzten Jahre hat jedoch gezeigt, dass auch indirekte und schwach entwickelte Beziehungen erheblichen Einfluss auf Gemeinschaften haben können (Fagan

1997, Huxel und McCann 1998, McCann et al. 1998, Fox und Olsen 2000), wobei theoretische Arbeiten in der Regel einen stabilisierenden Effekt solcher Beziehungen zeigten (McCann et al. 1998).

Betrachten wir die Hymenopteren des Waldes als Ganzes, so werden wir auf dieser Ebene kaum Interaktionen zwischen den Arten, wie Konkurrenz um Wirte, aber auch indirekte Effekte, wie eine Sättigung von Räubern durch hochabundante Arten oder eine Erhöhung der Wirtsdichten durch das Ausschalten der Räuber durch ihre Parasitoide erwarten. Parasitoide von Kurzflügeln und Parasitoide von Gallmücken haben wenig miteinander gemein. Auf dieser Ebene sind die Hautflügler eine lose Ansammlung von Arten ähnlicher Biologie, die nicht miteinander interagieren und deren Gemeinschaftsstrukturen durch abiotische Faktoren und über das Gesetz der großen Zahlen durch stochastische Effekte geformt werden.

Allerdings mag es sein, dass sich Konkurrenz auf einer niedrigen Ebene etwa über Multiplikationseffekte bis hin

Tabelle 2.14: Konkurrenz zwischen den Parasitoiden der Phoride *Megaselia ruficornis* in unterschiedlichen Gewichtsklassen des Wirtssubstrates, der Nacktschnecke *Arion rufus*. Die Daten sind Korrelationen (solche mit $p < 0,05$ sind mit ° gekennzeichnet) zwischen den Schlupfzahlen einer Art und denen aller übrigen Arten zusammen.

Gewichtsklasse der Schnecke [g]	Anzahl <i>M. ruficornis</i>	<i>Aspilota</i> A / andere	<i>Aspilota</i> B / andere	<i>Aspilota</i> C / andere	<i>Orthostigma</i> sp. / andere
2	67	-0,570°	-0,33	-0,51	-0,47
3	79	-0,4	-0,28	-	-0,28
4	94	-0,66°	-0,48	-0,22	-0,57°
5	67	-0,18	-0,15	0,21	-0,07
6	55	-0,13	-0,07	0,48	-0,09
7	104	-0,44	-0,3	-	-0,3
8	101	-0,99°	-0,91°	-0,67°	-0,89°
9	48	-0,26	-0,33	-0,28	-0,25
10	75	-0,12	-0,24	0,5	-0,03
Summe	690	-0,37°	-0,25°	-0,16	-0,31°

zur Ebene der gesamten Fauna bemerkbar machen. Untersuchungen darüber fehlen allerdings nicht nur bei den Hymenopteren.

Um Konkurrenzeffekte feststellen zu können, müssen wir auf eine weit tiefere Ebene hinabsteigen, auf die Ebene einzelner Nahrungsnetze. Auf dieser Ebene können wir Interaktionen erwarten, die sich etwa in unterschiedlichen Dispersions- und Parasitierungsmustern oder gegenseitigem Ausschluss äußern. Nun sind bei den meisten Arten die Wirte und erst recht die Nahrungsnetze unbekannt. Wir sind daher auf Einzelbeispiele angewiesen.

Ein solches Beispiel bieten die Ergebnisse von Experimenten zur Besiedlung toter Nacktschnecken (*Arion ater*) durch nekrophage Dipteren (vor allem

Phoriden) und deren Parasitoide (hier vor allem alysiine Braconiden) (Ulrich 1988, 1999a). Die Parasitoide (im ganzen 12 Arten) erwiesen sich überwiegend als oligo- oder polyphag und da die Parasitierungsraten gleichzeitig hoch waren (im Mittel etwa 70%) sollten wir überprüfen können, ob die Arten miteinander konkurrieren.

Die Tabellen 2.14 und 2.15 zeigen jedoch, dass dem nur sehr bedingt so ist. Zwar sind 45 der 63 in den Tabelle aufgeführten gegenseitigen Dichtekorrelationen der einzelnen Arten negativ (die Wahrscheinlichkeit keines Unterschieds von der Gleichverteilung ist 0,04), was auf einen gegenseitigen Ausschluss hindeutet, aber nur 10 von ihnen sind statistisch auf dem 5% Niveau signifikant. In keinem Fall übertrifft

Tabelle 2.15: Konkurrenz zwischen den Parasitoiden der Phoride *Megaselia ?angusta/?pulicaria*, in unterschiedlichen Gewichtsklassen des Wirtssubstrates *Arion ater*. Die Daten sind Korrelationen (solche mit $p < 0,05$ sind mit ° gekennzeichnet) zwischen den Schlupfzahlen einer Art und denen aller übrigen Arten zusammen.

Gewichts- klasse der Schnecke [g]	Anzahl <i>M. ?an- gusta / ?puli- caria</i>	<i>Aspilota</i> A / andere	<i>Aspilota</i> B / andere	<i>Aspilota</i> C / andere	<i>Orthostigma</i> sp. / andere
2	23	-	-	-	-
3	29	-0,15	-0,15	-	-
4	107	0,16	0,32	-	0,65°
5	92	0,65°	0,84°	0,51	-
6	36	-	-0,06	-0,06	-
7	13	-	-	-	-
8	134	-0,27	-0,24	-	0,22
9	167	0,05	0,23	0,5	-0,13
10	190	0,13	-0,1	0,4	0,41
Summe	791	-0,03	-0,05	0,1	0,15

die Varianzaufklärung 40% und liegt im Mittel bei unter 20%, was bedeutet, dass andere Einflussfaktoren eine deutlich größere Rolle bei der Parasitierung solcher Nahrungsinseln spielen als Konkurrenz.

Nun sind in diesem Fall alle Arten hochaggregiert und die Standardtheorie zur Erklärung der Besiedlung solcher ephemerer Inseln und des Vorhandenseins einer hohen Zahl von Arten (Gurney und Nisbet 1978, Shorrocks et al. 1979, 1984, Atkinson und Shorrocks 1984, Shorrocks und Rosewell 1987, Shorrocks und Sevenster 1995, Sevenster 1996) verlangt eben eine solche Aggregation verbunden mit Unterschieden im Dispersionsmuster zwischen den Arten (Hanski 1982, Lee et al. 1998).

Diese Voraussetzungen sind allerdings auch für viele andere Parasitoidnahrungsnetze erfüllt. Zum einen sind ihre Wirte aggregiert. Gallen, Minen, Aggregationen von Säftesaugern, aber auch Pilze, Totholz oder andere Mikrostandorte sind in aller Regel nicht gleichmäßig oder zufällig sondern mehr oder minder ungleichmäßig, eben aggregiert, verteilt. Und fast alle Arbeiten über Parasitoidnahrungsnetze ergaben darüber hinaus auch innerhalb solcher Ressourceninseln ein aggregiertes Verhalten von Parasitoiden und Wirten.

Des weiteren konnten in einer neueren Arbeit Huisman und Weissing (1999) zeigen, dass selbst stochastische Dichtefluktuationsen in der Lage sind, deutlich mehr Arten eine Koexistenz zu ermöglichen, als dies nach dem

klassischen Konkurrenzausschlussprinzip möglich sein sollte. Stochastizität verringert den Grad der interspezifischen Konkurrenz und ermöglicht Koexistenz.

Entsprechend diesen theoretischen Erwartungen fand Shimada (1999) bei Parasitoiden von Samenkäfern, dass ein aggregiertes Vorkommen der Wirte einen deutlichen stabilisierenden Effekt ausübte und eine Koexistenz von zwei Parasitoidarten ermöglichte.

Allerdings zeigen neuere Analysen (Mitsunaga und Fujii 1999) auch, dass nicht nur funktionale Muster wie Aggregation oder auch Dichteabhängigkeit für die Koexistenz und Stabilität eine Rolle spielen, sondern auch artspezifische Unterschiede und die Kombination der Arten des Systems.

Als Ergebnis der obigen Diskussi-

on können wir demnach festhalten, dass selbst auf der Ebene einzelner Nahrungsnetze interspezifische Konkurrenz bei der ganz überwiegenden Zahl der Arten keine Rolle spielen dürfte.

Generell vermute ich, dass biotische Interaktionen bei der Formung von Parasitoidgemeinschaften auf allen Ebenen nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die Arten leben mit- aber nicht für- oder gegeneinander. Entscheidender sind sicherlich abiotische Faktoren und stochastische Effekte. Diese Feststellung hat wichtige Konsequenzen, bedeutet dies doch, dass solche Einflussfaktoren auf allen Ebenen der Betrachtung gleich wirken. Wir dürfen daher hinsichtlich der Gemeinschaften skaleninvariante Muster und Prozesse erwarten, die durch Faktoren von außen generiert werden.

2.8.2 Ein Fallbeispiel

Wenn sich schon aktuell wirkende Konkurrenz der Arten untereinander nicht oder nur sehr schwer nachweisen lässt, ist dann wenigstens ‚the ghost of competition past‘ (Strong 1986) spürbar? Anders ausgedrückt, lassen sich durch die Analyse der Struktur einer Gemeinschaft, Hinweise finden auf Prozesse, die in der Vergangenheit strukturierend wirkten und die mit biotischen Interaktionen wie Konkurrenz in Verbin-

dung gebracht werden können?

Im Göttinger Wald bietet sich zur Beantwortung dieser Frage die Gattungen *Aspilota* i. w. S. an (*Aspilota* und *Orthostigma*, Braconidae), die wir bereits im vorigen Kapitel kennen gelernt haben. Insgesamt konnte ich 25 dieser Arten nachweisen (Ulrich 2000a). Obwohl für die meisten Arten keine Wirte bekannt sind (Ulrich 1987a, 1988), dürften sie nach den vorhandenen Züchter-

gebnissen allesamt koinobiontische interne Parasitoide der Larven von Buckelfliegen sein (Fischer 1971, 1972, 1976, 1995, 1996, 1997, Wharton 1985, Ulrich 1988). *Aspilota* befindet sich darüber hinaus in einem Prozess schneller Artaufspaltung, was eine sichere Identifizierung in vielen Fällen unmöglich macht. Insgesamt dürfte es in Europa mehrere Hundert Arten geben (Tobias

1986b).

Wie oben bereits gesehen sind im Göttinger Wald mindestens 7 Arten oligo- oder polyphage Parasitoide von nekrophagen Phoriden. Die Gattung sollte demnach ein ideales Objekt für Studien über Einnischung und Konkurrenz sein (Ulrich 2000a).

Eine Abschätzung der Artenzahlen ergab zunächst einmal eine Gesamt-

Tabelle 2.16: Ein k-means Clusteranalyse (Euklidisches Abstandsmaß) über 5 morphologische Merkmale der *Aspilota*- und *Orthostigma*-Arten des Göttinger Waldes ergab eine Aufspaltung in 5 Cluster, die in Abb. 2.32 graphisch wiedergegeben sind. Die häufigsten Arten (Schlupfdichten über 0,15 Ind. m⁻²a⁻¹) sind fett markiert.

Cluster	Art	Abstand vom Cluster- mittelpunkt	Schlupfzeitpunkt
1	<i>Aspilota</i> GW1	0,068	gezogen in 1Oktober
1	<i>Aspilota</i> GW3	0,041	2Juni, 2Juli, 2August
1	<i>Aspilota</i> GW15	0,061	1August
1	<i>Aspilota</i> GW21	0,075	1Juni, 2Juli, 1September
1	<i>Aspilota</i> GW23	0,035	1Juni, 2Juli, 2August
1	<i>Aspilota</i> GW27	0,057	1Juli, 1August
1	<i>Aspilota</i> GW33	0,023	gefunden in 2Juli
2	<i>Aspilota</i> GW5	0,044	2Juni, 1August, 1September
2	<i>Aspilota</i> GW8	0,032	2Mai
2	<i>Aspilota</i> GW16	0,029	-
2	<i>Aspilota</i> GW17	0,07	-
2	<i>Aspilota</i> GW19	0,024	gefunden in 1September
2	<i>Aspilota</i> GW20	0,069	2Mai, 1August, 1September
2	<i>Aspilota</i> GW26	0,037	2Juni
2	<i>Aspilota</i> GW29	0,051	gefunden in 2August
2	<i>Aspilota</i> GW31	0,008	2August
2	<i>Aspilota</i> GW32	0,013	gefunden in 1September
3	<i>Aspilota</i> GW6	0,138	1Mai
3	<i>Orthostigma</i> GW1	0,096	2Mai, 1Juli, 1September
3	<i>Orthostigma</i> GW2	0,232	2Juli, 1September
4	<i>Aspilota</i> GW2	0,076	1Juni, 2Juli, 2September
4	<i>Aspilota</i> GW11	0,054	2Juni, 1August, 1September
4	<i>Aspilota</i> GW12	0,07	-
4	<i>Aspilota</i> GW28	0,115	1August
5	<i>Aspilota</i> GW30	0	1Juni

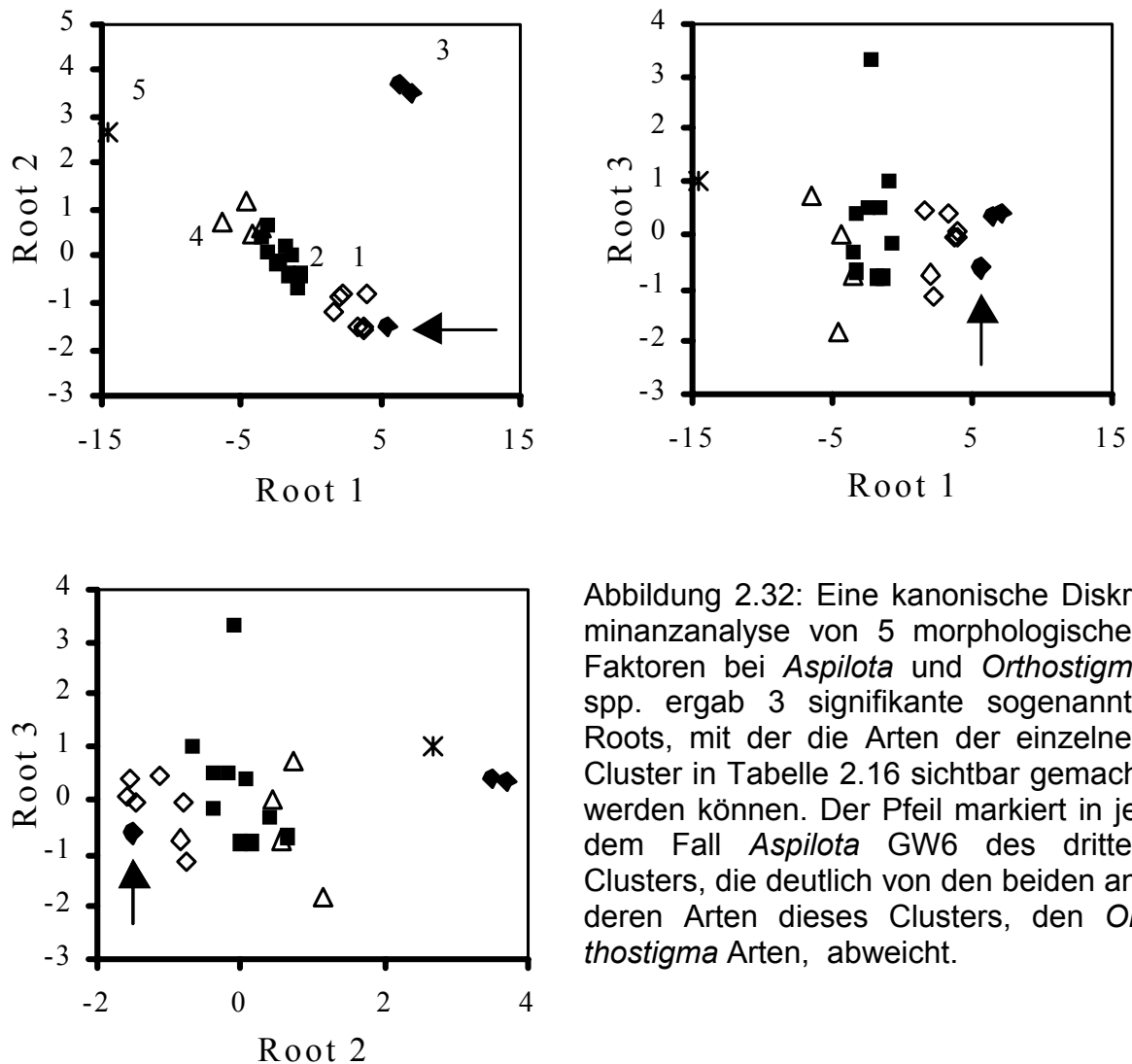


Abbildung 2.32: Eine kanonische Diskriminanzanalyse von 5 morphologischen Faktoren bei *Aspilota* und *Orthostigma* spp. ergab 3 signifikante sogenannte Roots, mit der die Arten der einzelnen Cluster in Tabelle 2.16 sichtbar gemacht werden können. Der Pfeil markiert in jedem Fall *Aspilota* GW6 des dritten Clusters, die deutlich von den beiden anderen Arten dieses Clusters, den *Orthostigma* Arten, abweicht.

zahl von 27 bis 30 Arten und jährliche Zahlen zwischen 11 und 17 Arten. Dies lässt auf ein hohes Maß an jährlichem Artenaustausch schließen, der bis zu 50% betragen könnte. Mit der Methode, wie sie in Gleichung 3.14 auf Seite 109 beschrieben ist, ergibt sich eine minimale Rate von 30%, die notwendig ist, um bei einer mittleren Zahl von 15 Arten nach sieben Jahren eine Gesamtzahl von 30 Arten zu erhalten.

Klassische und moderne Nischen-

theorien (Hutchinson und MacArthur 1959, May 1974, Horn und May 1977, Abrams 1983, Holling 1992, Stevens und Willig 2000) fordern, dass sich ökologisch nahe verwandte Arten hinsichtlich relevanter morphologischer Parameter in einem solchen Grade unterscheiden, der eine Koexistenz ermöglicht.

Diese Fragestellung habe ich versucht, über eine k-means Cluster- und kanonische Diskriminanzanalyse zu untersuchen (Juliano und Lawton 1990)

(Tabelle 2.16 und Abb. 2.32). Die Clusteranalyse identifizierte 5 Cluster mit 1 bis 10 Arten. Dabei sind die abundanten Arten nicht gleichmäßig über die Cluster verteilt, sondern konzentrieren sich im ersten Cluster. Sie sind also morphologisch einheitlicher als per Zufall zu erwarten. Dagegen sind die Arten, die gemeinsam aus toten Schnecken gezogen wurden und die in der Mehrzahl gemeinsame Wirte haben, nicht in einem Cluster vertreten, sondern über 4 verstreut (Tabelle 2.16).

Tabelle 2.17: Schluters Varianztest (Schluter 1984) entdeckte keine negativen Assoziationen zwischen den *Aspilota* und *Orthostigma*-Arten des Göttinger Waldes bezüglich ihrer Schlupfperioden. Der Testwert W für positive oder negative Assoziationen $P(\chi^2) < 0,05$ zwischen den Hauptschlupfzeitpunkten der Arten wären $W_{\text{pos}} = 21,03$ und $W_{\text{neg}} = 5,23$.

Artenkombination	W	$p(\chi^2)$
Alle Arten	22,0	0,05
Alle Arten des 1. Clusters	13,0	n.s.
<i>Aspilota</i> GW3 - <i>Aspilota</i> GW21	12,9	n.s.
<i>Aspilota</i> GW3 - <i>Aspilota</i> GW23	14,0	n.s.
<i>Aspilota</i> GW3 - <i>Aspilota</i> GW27	20,5	n.s.
<i>Aspilota</i> GW21 - <i>Aspilota</i> GW23	12,2	n.s.
<i>Aspilota</i> GW21 - <i>Aspilota</i> GW27	13,9	n.s.
<i>Aspilota</i> GW23 - <i>Aspilota</i> GW27	13,4	n.s.
Alle Arten des 2. Clusters	23,0	0,05
<i>Aspilota</i> GW5 - <i>Aspilota</i> GW20	9,2	n.s.
Alle Arten des 3. Clusters	13,4	n.s.
Alle Arten des 4. Clusters	12,3	n.s.
<i>Aspilota</i> GW2 - <i>Aspilota</i> GW11	12,3	n.s.
8 häufigste Arten	20,9	n.s.
Arten aus toten Nacktschnecken	20,5	n.s.

Eine kanonische Diskriminanzanalyse ist in der Lage Unterschiede zwischen den Clustern graphisch sichtbar zu machen (Abb. 2.32). Die Analyse war in der Lage, die Arten der Gattungen *Aspilota* und *Orthostigma* zu trennen. Sie zeigt auch, dass die Cluster 2 und 4 sich in nur sehr geringem Maße unterscheiden.

Auch der Vergleich von qualitativen Unterschieden morphologisch relevanter Variablen brachte keine deutlichen Hinweise auf eine Separierung der Arten (Mac Nally 1988). Gewichtsverhältnisse und Verhältnisse der Flügelflächen resultierten nicht in gleichmäßigeren Abständen dieser Verhältniszahlen (jeweils größeres durch kleineres Maß geteilt) als per Zufall zu erwarten (Ulrich 2000a). Im Gegenteil, sie erwiesen sich sogar als geringer, was in keinem Fall auf regelmäßige Abstände der Flügelflächen und der Körpergrößen hindeutet.

Unterschieden sich die Arten in phänologischer Hinsicht? Die häufigeren *Aspilota*- und *Orthostigma*-Arten sind bi- oder trivoltin mit Aktivitätsperioden im Mai/Juni und im August (vgl. Ulrich 2000a). Dies gilt nach den vorliegenden Fangdaten wohl auch für die Mehrzahl der selteneren Arten (Ulrich 2000a). Wahrscheinlich alle überwintern

Tabelle 2.18: In Zuchten aus toten Nacktschnecken lässt sich keine räumliche Segregation der Parasitoidarten feststellen. Der Testwert W für positive oder negative Assoziationen $P(\text{CHI}^2) < 0,01$ zwischen den Arten wären $W_{\text{pos}} = 25,19$ und $W_{\text{neg}} = 2,16$. *: $p(\text{CHI}^2) < 0,05$, **: $p(\text{CHI}^2) < 0,01$, *** $p(\text{CHI}^2) < 0,001$. Positive Assoziationen sind fett gedruckt.

Artenkombination	Gewichtsklasse der Schnecken										Alle Gewichtsklassen
	2 - 3	3 - 4	4 - 5	5 - 6	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 12		
Alle Arten	11,3	8,9	10,0	11,5	12,0	9,1	12,7	12,2	11,5		97
<i>Aspilota</i> 2 - <i>Aspilota</i> 3	7,1	8,8	9,4	10,8	11,4	8,8	12,6	12,6	13,0		101,7
<i>Aspilota</i> 2 - <i>Orthostigma</i> 1	0,8***	9,1	16,0	38,6***	5,2	33,5***	27,9**	11,2	58,9***	206,1***	
<i>Aspilota</i> 3 - <i>Orthostigma</i> 1	0,9***	37,7***	11,8	9,3	8,3	8,2	9,3	35,6***	15,2	116,1	
<i>Aspilota</i> 2, 3, <i>Orthostigma</i> 1	0,8***	8,0	8,3	9,8	5,2	7,4	7,4	10,7	12,6		86

als Larve oder Puppe im Wirtspuparium und werden dort durch wenige polyphage Puppenparasitoide angegriffen (vor allen durch die Diapriiden *Basalys* spp., *Trichopria* spp. und *Idiotype nigriceps*, vgl. Ulrich 1999a).

Eine Analyse von Unterschieden in den Aktivitätsperioden (Tabelle 2.17)

mittel des Varianztests von Schluter (1984) zeigte, dass die jährlichen Aktivitätsmuster der Arten sich nicht von dem Zufallsmuster zu erwarten wäre. Im Gegenteil, was schon bei der Besiedlung toter Schnecken und den oben angesprochenen Größenverhältnissen zu

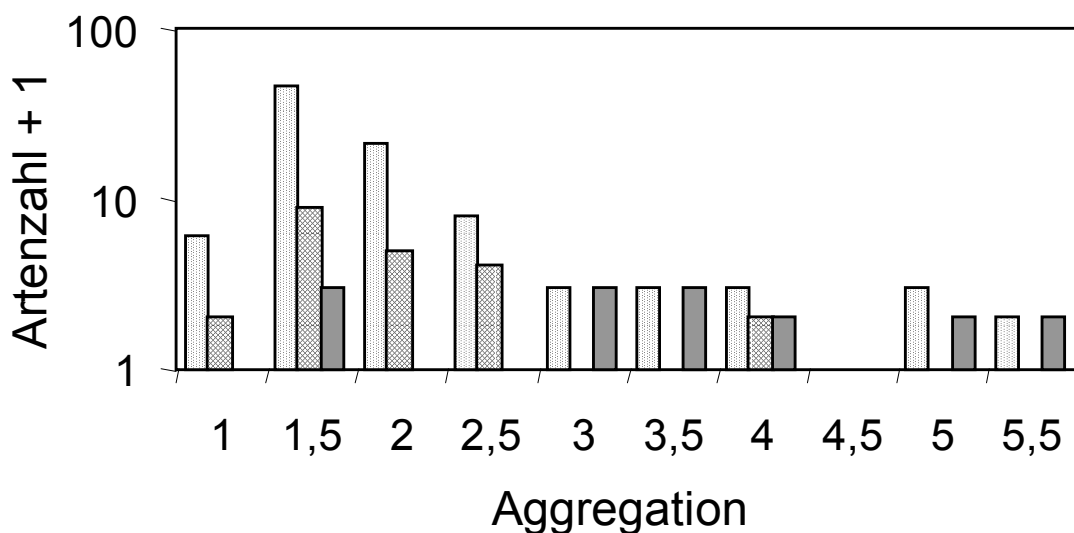


Abbildung 2.33: *Aspilota* und *Orthostigma*-Arten (graue Balken) sind deutlich stärker aggregiert als andere bodenlebende (karierte Balken) oder alle anderen Hymenoptera (punktierte Balken). Als Maß der Aggregation ist der Lloyd-Index angegeben.

beobachten war, wiederholt sich auch diesmal. Es gibt eher einen Trend zu gemeinsamen Schlupfzeitpunkten. Dies sieht man aus Tabelle 2.17, da 7 der 8 paarweisen Vergleiche W-Werte über dem Mittelwert von 12 haben. Auch Einzelvergleiche der 7 häufigsten Arten mittels des Varianztests ergaben keine signifikanten negativen Assoziationen, dafür jedoch in 5 Fällen positive. Das heißt, in diesen Fällen scheinen sich die Schlupfmuster zu ähneln.

Sind die Arten räumlich segregiert. Die Tabelle 2.18 zeigt im Falle der schon oben besprochenen Parasitoide der Phoriden in toten Nacktschnecken wiederum, dass dem nicht so ist. Schluters Varianztest erbrachte nur in der kleinen Gewichtsklasse der Schnecken signifikant negative Assoziationen zwischen den Arten, in allen anderen Fällen erwiesen sich die Verteilungsmuster der Wespen als entweder voneinander

unabhängig oder positiv assoziiert. Die räumlichen Verteilungsmuster waren also eher ähnlich.

Anders ausgedrückt, geeignete Nahrungsinseln werden von den Arten in ähnlicher Weisen genutzt. Auf gegenseitige Konkurrenz lässt sich aufgrund dieser Ergebnisse in keiner Weise schließen.

Dagegen kommen alle *Aspilota*- und *Orthostigma*-Arten, wie es die Theorie für solche Arten, die ephemere Substrate nutzen, fordert, hochaggregiert vor. Ein Vergleich dieser Arten, mit den übrigen Parasitoiden des Göttinger Waldes ergab, dass der mittlere Wert des Lloyd-Indexes bei ihnen 3,5 beträgt, bei den übrigen bodenlebenden Parasitoiden sowie allen Wespenarten dagegen nur 1,5 (Abb. 2.33 auf der vorhergehenden Seite). Dabei erwiesen sich höherabundante Arten als weniger aggregiert als seltenere (Ulrich 2000a).

3. Zeitliche Verteilungsmuster

3.1 Phänologie

Die meisten Hymenopterenarten des Göttinger Waldes haben zwei oder mehrere Generationen pro Jahr (Abb. 3.1 und Anhang A, vgl. Ulrich 1999h). Diese gilt insbesondere für idiobiontische Arten. Unter der Voraussetzung dass es keinen ausgeprägten Bias bei den Arten mit unbekannter Zahl an Generationen gibt, ist das Verhältnis von univoltin zu bi- oder polyvoltin bei diesen Arten 0,52:1. Bei den koinobionten Arten ist dasselbe Verhältnis 0,87:1.

Dieser Unterschied wird im we-

sentlichen durch die hohe Zahl und univoltinen koinobiontischen Parasitoiden von Gallbildnern und Ektophytophagen hervorgerufen (Abb. 3.2). Nur 29 der 73 Parasitoide von exponierten ektophytophagen Insekten sind Idiobioten und nur 12 der 68 Parasitoide von Gallbildnern.

Abb. 3.2 verdeutlicht die Unterschiede zwischen den Parasitoidgilden bezüglich der Zahl der Generationen im Einzelnen. Anhang A enthält für alle determinierten Arten genaue Angaben

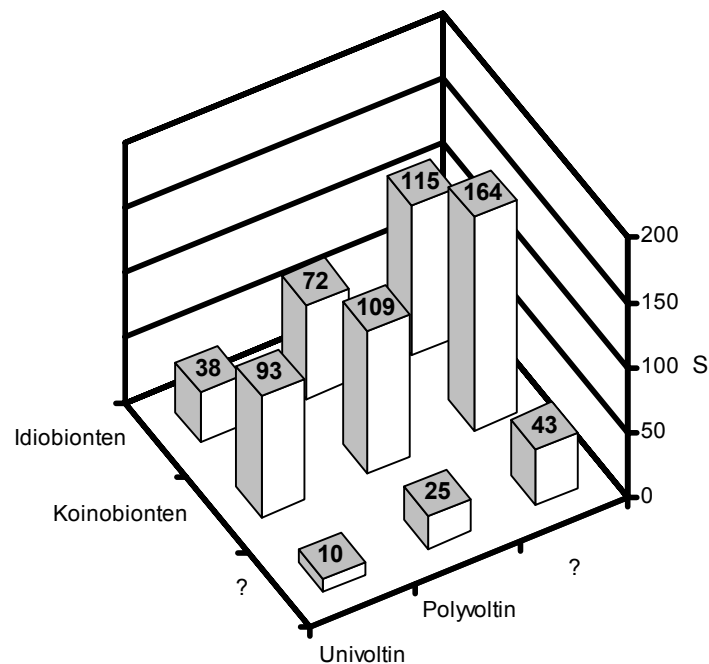


Abbildung 3.1: Die Zahl der idio- und koinobiontischen Parasitoidarten (S) des Göttinger Waldes in Abhängigkeit von der Zahl der Generationen (univoltin oder bi- oder polyvoltin).

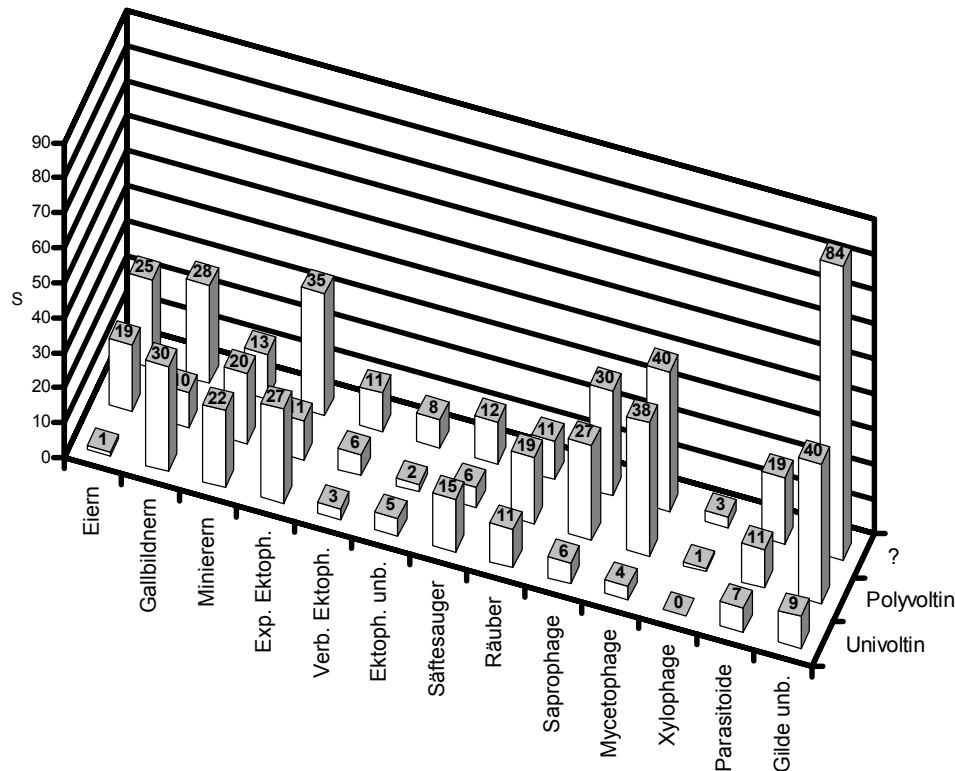


Abbildung 3.2: Die Zahl der uni- und bi- oder polyvoltinen Parasitoidarten (S) des Göttinger Waldes bei verschiedenen Wirtsgilden.

zum Schlupfzeitpunkt und über die Zahl der Generationen.

Fast alle Parasitoide von bodenlebenden saprophagen oder mycetophagen Insekten sowie die Eiparasitoide sind wenigstens bivoltin. Auf der anderen Seite bringen die meisten Parasitoide von Gallbildnern, Ektophytophagen und Säftesaugern nur eine Generation pro Jahr hervor. In den anderen Gilden ist das Verhältnis ausgeglichener.

Die Fangdaten ließen zwei Hauptschlupfperioden erkennen. (Abb. 3.3). Die erste Periode liegt im Mai und Juni, wenn die erste Generation der meisten Wirtsarten erscheint. Eine zweite

Schlupfphase beginnt Anfang August. Im Juli dagegen finden sich in allen Jahren deutlich weniger Tiere.

Die Abb. 3.3. zeigt auch, dass jede der Parasitoidgilden des Göttinger Waldes durch ein spezifisches Phänologiemuster beschrieben werden kann. Parasitoide von saprophagen und mycetophagen bodenlebenden Wirten sind durch zwei klare Schlupfhöhepunkte gekennzeichnet. Diese liegen Ende Mai / Anfang Juni und im August. Eine weitere Fangperiode im Herbst wird durch Weibchen hervorgerufen, die Überwinterungsorte suchen. In wenigen Fällen ist es auch eine weitere Generation im

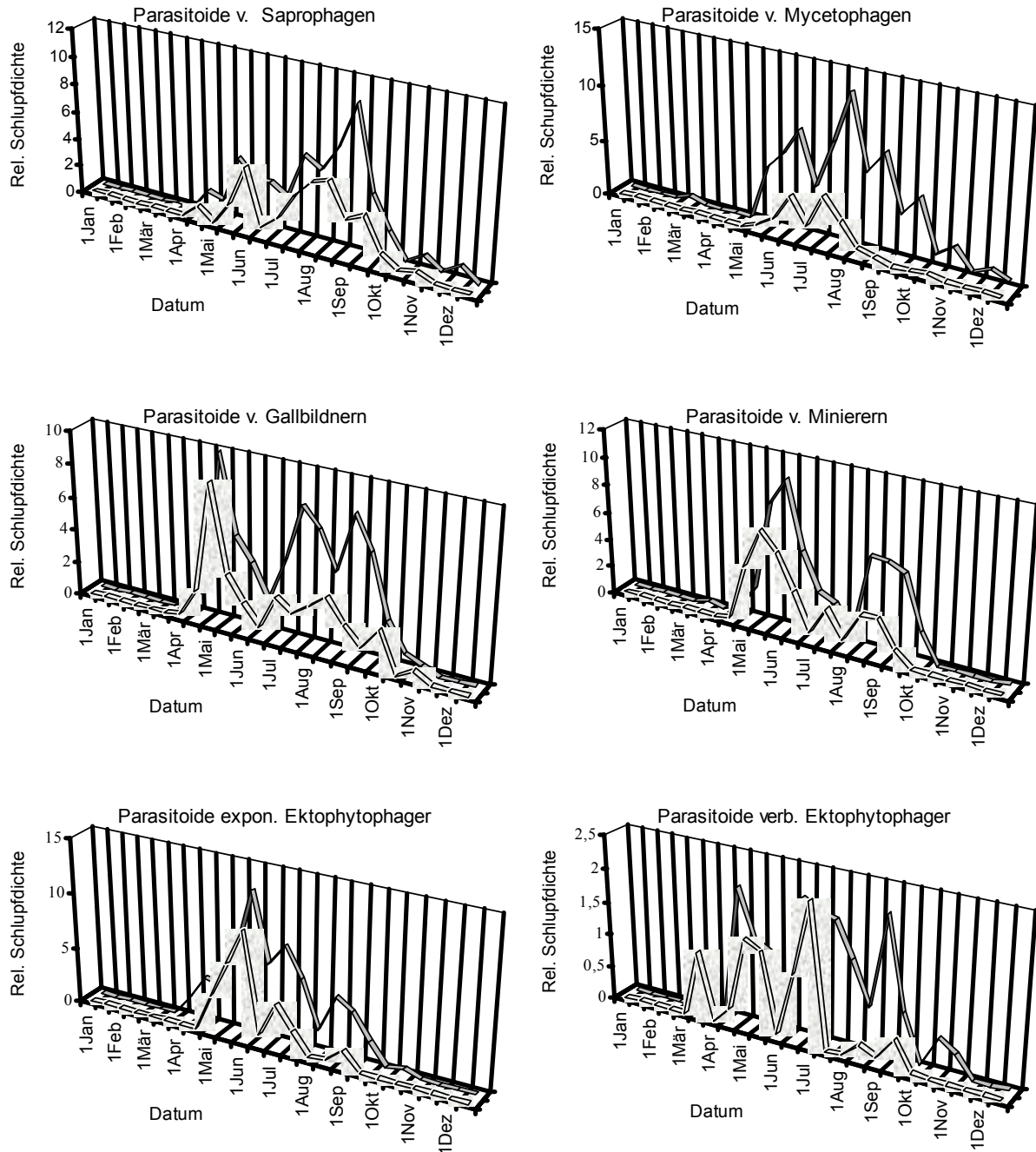


Abbildung 3.3: Kombinierte Phänologien der Parasitoidarten der einzelnen Parasitoidgilden des Göttinger Waldes zeigen gildencharakteristische Schlupfmuster. Weiße Bänder: Männchen, dunkle Bänder: Weibchen. Um jeder Art das gleiche Gewicht zu geben, wurden die einzelnen Schlupfdichten (1. oder 2. Hälfte eines Monats) jeweils durch die Gesamtdichte einer Art geteilt und dann aufaddiert.

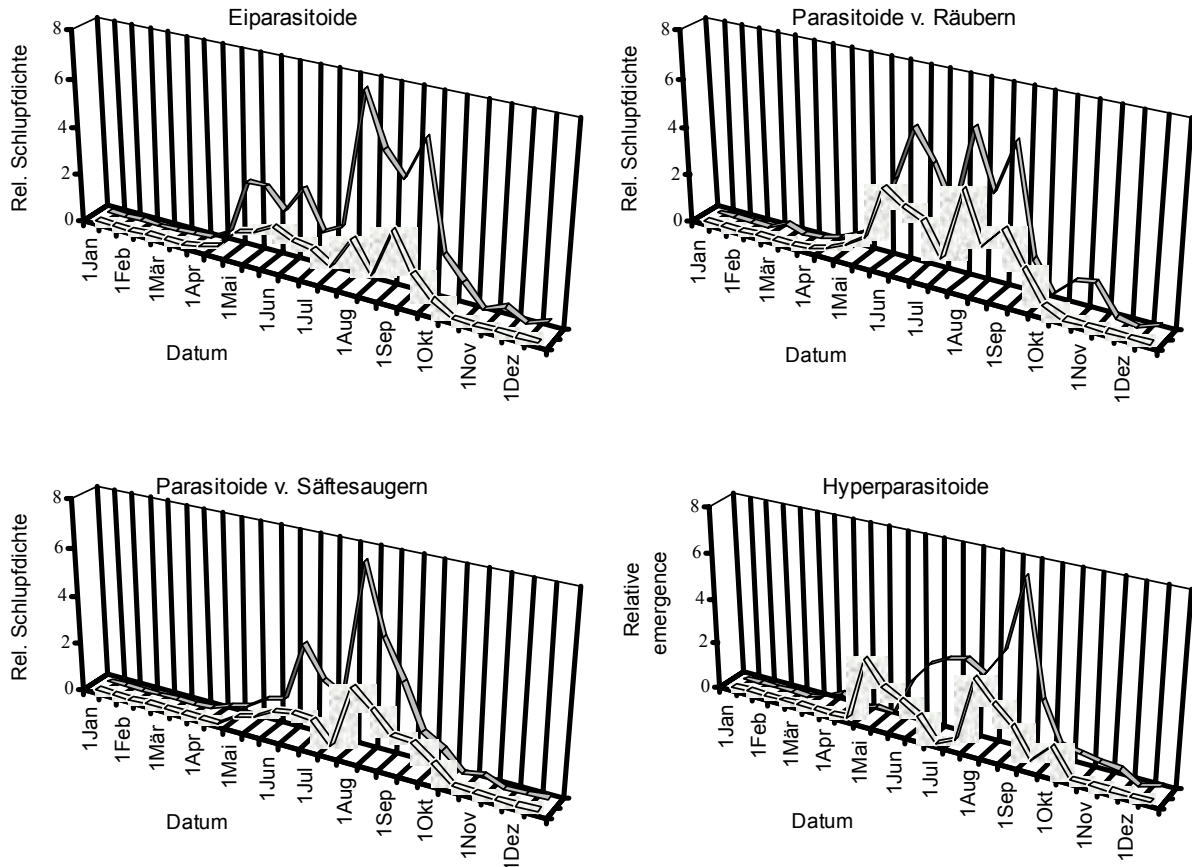


Abbildung 3.3: Fortsetzung.

Herbst. Die Diapriide *Aneurhynchus longicornis* hat wenigstens eine Generation im Herbst. Die Diapriiden *Basalys abrupta*, *Trichopria cameroni*, *T. evanescens*, *Entomacis perplexa* und *Acilista subaequalis* bringen Generation im Juli/August und im September hervor.

Parasitoide von Minierern haben je eine Generation im Mai/Juni und im August/September. Die Eulophidae *Sympiesis xanthostoma* erscheint zu Anfang Mai und die Eucoilidae *Trybliographa melanoptera* schlüpft im Oktober.

Parasitoide von Gallbildnern sind

ganz überwiegend univoltin. Sie erscheinen entweder im Mai oder im August. Die Eulophide *Holcopelte obscura* jedoch bringt eine Generation im Juli hervor. *Spaniopus amoenus* (Pteromalidae) ist bivoltin mit Generationen im Juli und im September.

Eiparasitoide und Parasitoide räuberischer Arthropoden haben drei Haupterscheinungsphasen. Diese liegen im Juni, im August und im September. Im März und im April wurden häufiger überwinterte Weibchen gefangen. Parasitoide ektophytophager Wirte wi-

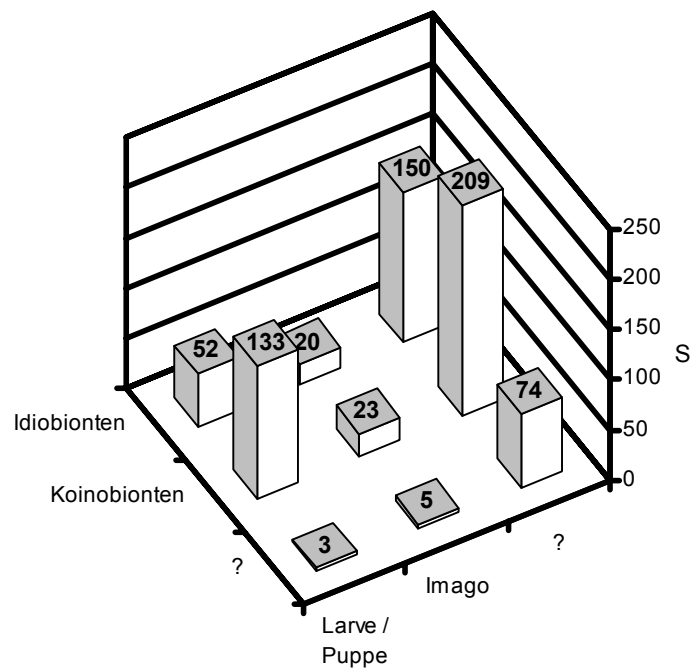


Abbildung 3.4: Die Zahl der idio- und koinobiontischen Parasitoidarten (S) des Göttinger Waldes in Abhängigkeit von der Art der Hibernation.

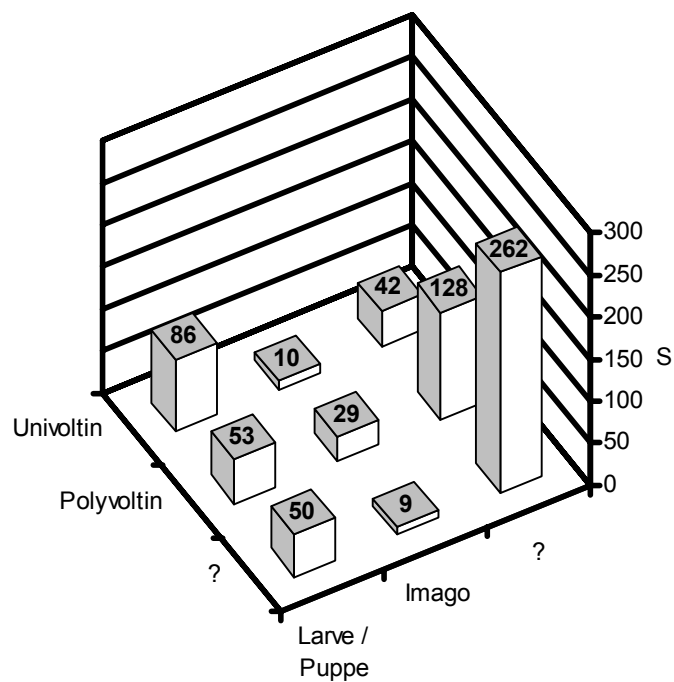


Abbildung 3.5: Die Zahl der uni- und bi- oder polyvoltinen Parasitoidarten (S) des Göttinger Waldes in Abhängigkeit von der Art der Hibernation.

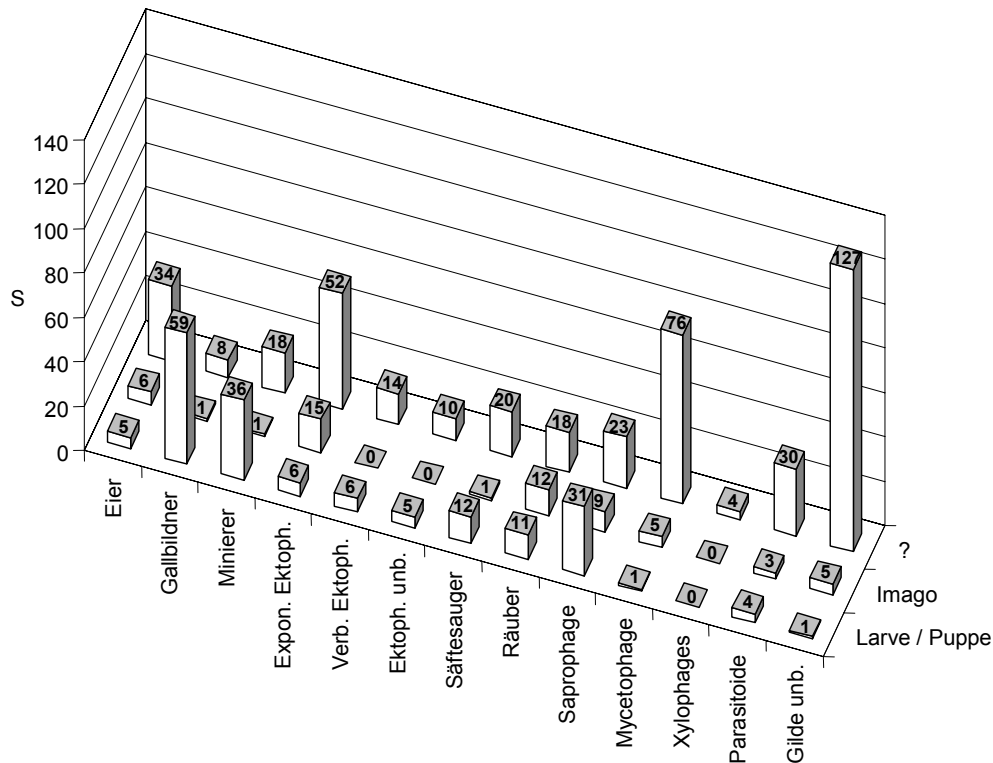


Abbildung 3.6: Die Zahl der Parasitoidarten (S) des Göttinger Waldes, die als Larve oder Puppe oder als Imago überwintern, bei verschiedenen Wirtsgilden.

dersprechen der Regel, dass im Juli nur wenige Tiere schlüpften. Bei den Parasitoiden verborgener Ektophytophager deuten die vier Schlupfhöhepunkte darauf hin, dass es sich hierbei um eine relative heterogene Gilde handelt. Parasitoide exponierter Ektophytophager dagegen zeigen drei deutliche Schlupfmaxima.

Parasitoide von Säftesaugern waren durchweg univoltin und schlüpften entweder im Juni oder im August. *Amittus minervae* (Platygasteridae) erschien im Juli und die Aphidiinen *Diaeretiella rapae* und *Trioxys bicuspis* im September und Oktober. Hyperparasitoide wa-

ren ebenfalls überwiegend bivoltin mit Generationen im Mai und Ende September.

Nur sehr wenige Arten erschienen sehr früh oder sehr spät im Jahr. Von den determinierten Arten hatten *Aclastus micator*, *Anagrus atomus*, *Exallonyx quadricaps*, *Exeristes ?longiseta*, *Megastylus cruentator*, *Pantoclis similis*, *Trioxys bicuspis* und *Trybliographa melanoptera* Generationen im Oktober. Insgesamt gab es 16 Arten (4,6% der Arten, für die die Zahl der Generationen bestimmt werden konnte), die erst spät im Jahr, das heißt im Oktober oder später, erschienen. Dabei gab es keine Be-

vorzugung einzelner Wirtsgilden, Straten oder der Überwinterungsart. Insbesondere das letztere überrascht, würde man hier doch ein Überwiegen von Imaginalüberwinterern vermuten. Allerdings gibt es unter den späten Arten keine Parasitoide von Minierern oder auch Hyperparasitoide. Der Eiparasitoid *Teleonomus* spec. (Scelionidae) fand sich in hohen Individuenzahlen im Dezember und Januar in einem Stammanflugekektor. Die brachyptere Eucoilidae *Glauraspidia microptera* schlüpfte im September. Ich konnte sie jedoch noch im Dezember und Januar aus Laubstreuprobe sammeln. *Aulogymnus arsamis* (Eulophidae) und eine *Platygaster*-Art schlüpften früh im April. Alle anderen Arten erschienen zumindest zwei Wochen später.

Auch nach acht Jahren intensiver Bearbeitung konnte ich für mehr als die

Hälfte aller Hautflüglerarten nicht feststellen, ob sie als Imago oder als Larve/Puppe überwintern. Geht man jedoch nur von den Arten mit bekannter Hibernationsart aus, so fällt auf, dass koinobiontische Arten dazu tendieren, als Larve oder Puppe zu überwintern (Abb. 3.4). Bei Idiobionten ist der Anteil der Imaginalüberwinterer deutlich höher. Dabei überwintern einige Arten als Imago innerhalb des Wirtskokons oder der Wirtsgalle. Dazu gehören Arten der Cynipidengattung *Andricus* oder die Ichneumoniden *Ophion* spp. Sie habe ich dennoch als Larvalüberwinterer gezählt.

Univoltine Arten überwintern fast ausschließlich als Larve oder Puppe (Abb. 3.5). Der Anteil der Arten, die als Imago überwintern ist besonders hoch bei Parasitoiden von Räubern, exponierten Ektophytophagen und bei den Eiparasitoiden (Abb. 3.6)

3.2 Stochastische oder regulierte Dichteschwankungen?

Welche Faktoren beeinflussen die Abundanzdynamik der einzelnen Arten? Sind es externe, abiotische Faktoren wie Niederschläge, oder Temperaturen oder sind es biotische Faktoren wie Wirtsdichten, Konkurrenz oder Nahrungsmengen? Im ersteren Fall würden wir wohl eher chaotische oder pseudo-chaotische Schwankungen der Populationsdichten erwarten. Im zweiten Fall sagen die klassischen Räuber – Beute und Konkurrenz-Modelle ein mehr oder weniger zyklisches Verhalten der Populationsdichten voraus, die typischerweise durch Autoregressionstests nachgewiesen werden (Bulmer 1975, Den Boer 1988, 1991, Royama 1992, Woiwod und Hanski 1992, Fox und Ridsdill-Smith 1995, Sinclair und Pech 1996, Rothery et al. 1997, Turchin et al. 1999). Ein Problem bei der Anwendung solcher Tests ist die relative lange Untersuchungszeit, die notwendig ist, da-

mit die Irrtumswahrscheinlichkeit eines solchen Tests minimal wird. Solow und Steele (1990) geben als minimale untere Grenze 20 untersuchte Generationen an, um eine Dichteabhängigkeit nachzuweisen. Bei den Hautflüglern des Göttinger Waldes sind dies maximal 16. Ein Nichtnachweis dichteabhängiger Populationsfluktuationen mag daher bei den hier untersuchten Parasitoiden auf den zu kurzen Untersuchungszeitraum zurückzuführen sein.

Die Tabelle 3.1 zeigt für die frequentesten Arten des Waldes die Ergebnisse von Bulmers Autokorrelations-test (Bulmer 1975), einem Test der am häufigsten verwendet wird, um eine dichteabhängige Regulierung der Populationen nachzuweisen und dessen statistisches Verhalten genau bekannt ist (Solow und Steele 1990). In 7 der 9 Fälle ergab sich eine signifikante Autokorrelation, die nach klassischer Lesart als

Tabelle 3.1: Bulmers Test zur Aufdeckung dichteabhängiger Regulierung der Schlupfdichte ergibt in der Mehrzahl der Fälle auf dem 1% Niveau ($R_L|0,01$) ein signifikantes Ergebnis (fett gedruckt) .

Arten	R	$R_L 0,01$	$R_L 0,001$
<i>Aphanogmus</i> sp.	0,526	0,597	0,488
<i>A. melaleucus</i>	0,432	0,597	0,488
<i>Aspilota</i> sp.	1,057	0,597	0,488
<i>Ch. gastricus</i>	0,706	0,597	0,488
<i>Ch. prodice</i>	0,524	0,597	0,488
<i>E. ater</i>	0,383	0,597	0,488
<i>E. atripennis</i>	0,503	0,597	0,488
<i>L. cynipseus</i>	0,554	0,597	0,488
<i>L. pallidus</i>	0,421	0,597	0,488

Hinweis für eine dichteabhängige Regulation der Populationsdichte gilt.

Allerdings zeigen einige neuere Arbeiten, dass auch abiotische Faktoren wie Temperaturzyklen, zu periodischen Populationsschwankungen führen können (Thacker et al. 1997, Hunter und Price 1998). Dies gilt insbesondere in Fällen wie denen in Tabelle 3.1, wo bivoltine Arten mit Sommer und Wintergenerationen in die Analyse eingehen. In solchen Fällen können temperatur- oder niederschlagsbedingte Unterschiede während der Aktivitätszeit oder auch im Winter schnell zu vermeintlichen Zyklen führen. Kapitel 3.4 enthält mehr zu diesem Thema und zeigt, dass auch in unserem Falle es wohl eher Unterschiede im Wetter sind, die für die positiven Testergebnisse in Tabelle 3.1 verantwortlich sind.

Chaos lässt sich natürlich überhaupt nicht nachweisen. Chaos oder Pseudochaos ist das Nichtvorhandensein erkennbarer Regelmäßigkeiten. Der Einfluss regelnder Faktoren mag aber sehr unterschiedlich ausgeprägt sein und mit immer längeren Untersuchungszeiträumen würden sich auch immer kleinere Einflussgrößen nachweisen lassen. Schauen wir uns aber die Jahresgänge der häufigsten Arten an, so können wir doch wenigstens von ei-

ner ‚hinreichend nichtvorhersagbaren Abundanzdynamik der Arten‘ sprechen.

Interessanter ist für uns die Analyse der zeitlichen Variabilität einzelner Arten und Vergleiche zwischen verschiedenen Parasitoidgilden in dieser Hinsicht. Dazu reichen auch die Daten aus sieben Untersuchungsjahren aus. Im Prinzip gibt es nun zwei Möglichkeiten, um zeitliche Variabilität zu untersuchen. Ein erster metapolationsorientierter Ansatz beschäftigt sich im Wesentlichen mit der zeitlichen Folge und Variabilität von Habitatkolonisationen und lokalen Extinktionen (Harrison 1991, Hanski and Gilpin 1997, Lande et al. 1998, Hanski 1999). Der Fokus sind also lokale oder regionale Mikrohabitate oder Habitate, wobei oft mit reinen Nachweisdaten gearbeitet wird.

Ein zweiter Ansatz zielt mehr auf die zeitliche Variabilität innerhalb eines Habitats (Ulrich 2001d). Dieser Ansatz wird natürlich am häufigsten bei der Analyse von Dichteschwankungen verfolgt, jedoch sind Arbeiten, die Gemeinschaften als Ganzes in dieser Hinsicht untersuchen und Vergleiche anstellen überraschend selten. Hier sind vielleicht Den Boers (1981, 1985) Studien über Laufkäfer zu nennen oder Hövemeyers (1999a) Arbeiten über Abundanzmuster der Dipteren des Göttinger Kalkbuchen-

waldes. Über Hymenopteren war in dieser Hinsicht bisher nichts bekannt.

Analysen der zeitlichen Variabilität sind natürlich nur möglich bei Arten die hinreichend oft gefangen wurden. Allerdings ist auch das Fehlen einer Art in einem Jahr von Bedeutung und darf nicht ignoriert werden, etwa durch das Weglassen solcher Nichtfänge. Für die folgende Analyse habe ich deshalb einen Kompromiss gewählt und die zeitliche Variabilität aller der Arten verglichen, die ich mindestens in 4 der sieben Jahren gefangen habe (63 Arten). Diese Arten sind in Anhang D aufgelistet. Die Dichten der fehlenden Jahre wurden jeweils durch den Kehrwert der abgefangenen Fläche ersetzt, so dass dieses Verfahren in den meisten Fällen wohl zu einer leichten Unterschätzung der tatsächlichen Variabilität führt

(Ulrich 2001d). Ein geeignetes Maß dafür ist der Variabilitätskoeffizient. Ich habe ihn in der Form

$$CV^2 = \frac{\sigma^2 - \bar{\mu}}{\mu^2} + 1 \quad (3.1)$$

benutzt, wobei σ^2 und μ Varianz und Mittelwert der Probe bedeuten (McArdle et al. 1990, Leps 1993, Gaston und McArdle 1993, McArdle und Gaston 1995, Thomas 1996).

Die Abb. 3.7 zeigt zunächst einmal, dass der Grad an zeitlicher Variabilität, gemessen über CV^2 , unabhängig ist von der Größe einer Art. Kleine Arten hatten zumindest bei den hier zugrunde liegenden 63 frequentesten Arten ähnliche Abundanzschwankungen wie größere.

Taylors Potenzregel verbindet die Dichte einer Art mit ihrer Varianz über eine Potenzfunktion mit einem Expo-

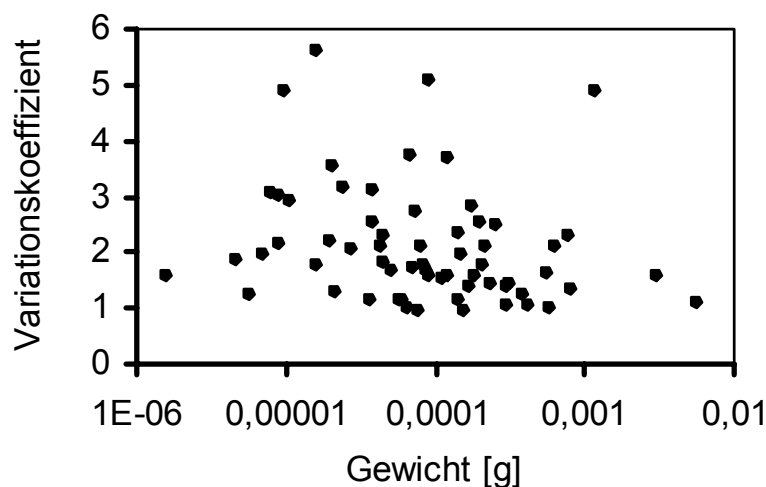


Abbildung 3.7: Die zeitliche Variabilität (gemessen als Variationskoeffizient CV^2) ist bei Parasitoidarten unabhängig von der Körpergröße.

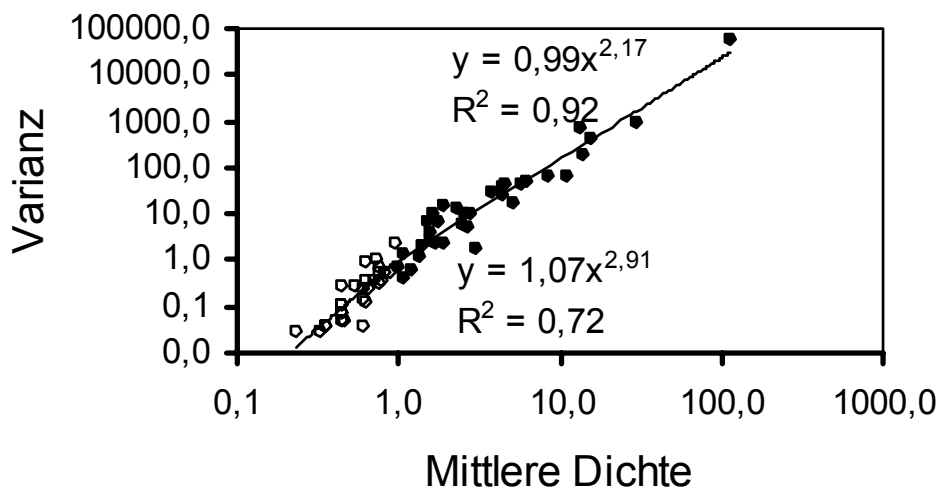


Abbildung 3.8: Bei Parasitoidarten mit Dichten über 1 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ entspricht die Beziehung zwischen Varianz und Mittelwert Taylors Potenzregel. Bei Arten mit niedrigerer Dichte ergibt sich dagegen ein zu hoher Exponent.

nenten von 2 (Taylor 1961, Taylor et al. 1980, Soberon and Loevinsohn 1987, Leps 1993). Die Abb. 3.8 beweist, dass diese Regel auch für die Hautflügler des Göttinger Waldes gilt. Leps (1993), Gaston und McArdle (1993), and McArdle und Gaston (1995) bemerkten, dass diese Regel bei niedrigen Dichten unter 1 Tier pro Maßeinheit aufgrund von stochastischen und Poisson-Fehlern verletzt sein sollte. Abb. 3.8 zeigt deshalb getrennte Regressionen für seltenere und häufigere Arten. Wir sehen, dass die häufigeren Arten Taylors Regel folgen. Das heißt auch, dass bei ihnen der Grad an Populationsfluktuation und die mittlere Dichte voneinander unabhängig sind. Häufige Arten haben ebenso hohe Dichtefluktuationen wie seltene. Bei den Arten mit einer mittleren

Dichte unter 1 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ spielen Poisson-Fehler eine größere Rolle. Bei ihnen sagten Leps (1993) und Gaston und McArdle (1993) eine negative Abhängigkeit der Varianz vom Mittelwert voraus. Die Abb. 3.8 zeigt uns jedoch eine positive Korrelation zwischen beiden Variablen mit einem hohen Exponenten von 2,91. Dies führt insgesamt zu der Abb. 3.9, die eine insgesamt positive Korrelation zwischen zeitlicher Variabilität und Schlupfdichte bei diesen frequentesten Arten zeigt. Eine multiple Regression mit CV^2 als abhängiger und der mittleren Dichte, dem Grad an Aggregation sowie dem Körpergewicht der Arten bestätigte dieses Ergebnis (Ulrich 2001d). Es ergab sich nur eine positive Korrelation zwischen CV^2 und Dichte (β -Gewicht 0,38, $p < 0,01$).

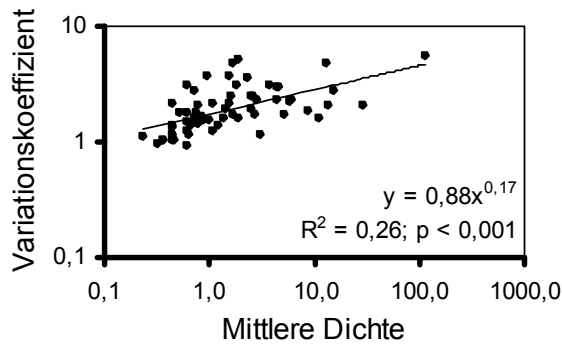


Abbildung 3.9: Bei den höher abundanten Parasitoidarten des Göttinger Waldes sind mittlere Schlupfdichte und zeitliche Variabilität (gemessen als CV^2) positiv miteinander verknüpft.

Dieses Ergebnis scheint auf den ersten Blick in Widerspruch zu stehen mit dem Ergebnis in Kapitel 2.6.2, das höhere absolute Populationsschwankungen bei den sehr seltenen Arten zeigte.

Um diesen Widerspruch aufzulösen müssen wir etwas tiefer in die Theorie einsteigen. Johst und Brandl (1997) untersuchten theoretisch die Beziehungen von Körpergröße und Extinktionsrate bei Modellpopulationen, bei denen Reproduktionsrate und Körpergröße durch eine negative allometrische Beziehung verknüpft waren. Ihre Analyse ergab eine U-förmige Beziehung zwischen Extinktionsrate und Körpergröße mit einer minimalen Aussterberate bei einer mittleren Körpergrößenklasse. (Abb. 3.10 und Kapitel 3.5). Nun sind mittlere Dichte (D) und Körpergröße (W) ebenfalls durch eine allometrische Be-

ziehung mit negativem Exponenten verbunden (Currie 1993, Currie und Fritz 1993, Cyr et al. 1997a, b, Hendriks 1999, Ulrich 1999e, f; vgl. für die Hymenoptera Kapitel 5.2 und 5.3):

$$D = cW^{-z} \quad (3.2)$$

Johst und Brandls (1997) U-förmige Beziehung zwischen Aussterbewahrscheinlichkeit p und Körpergröße W lässt sich durch eine quadratische Funktion ausdrücken (mit den Parametern a_1 , a_2 und a_3):

$$p = a_1 (\ln W + a_2)^2 + a_3 \quad (3.3)$$

Aus beiden Funktionen erhalten wir nun durch Einsetzen

$$p = a_1 (\ln c - z \ln D + a_2)^2 + a_3 \quad (3.4)$$

Dies ist wieder eine quadratische Funktion und beschreibt die Beziehung zwischen Aussterbewahrscheinlichkeit

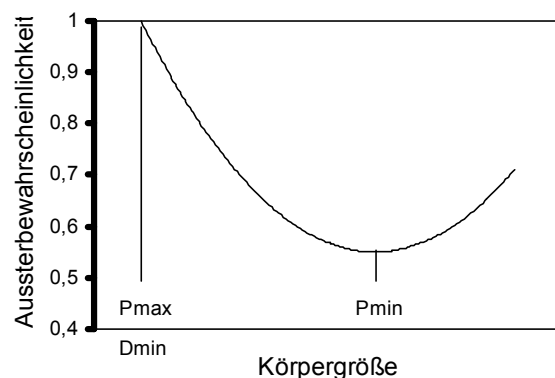


Abbildung 3.10: Nach dem Modell von Johst und Brandl (1997) sind Aussterbewahrscheinlichkeit und Körpergröße über eine U-förmige Beziehung miteinander verbunden. Die größte Aussterbewahrscheinlichkeit P_{max} liegt natürlich bei der unteren Dichtegrenze D_{min} vor. Bei einer mittleren Körpergröße sollte die Aussterbewahrscheinlichkeit (P_{min}) am geringsten sein.

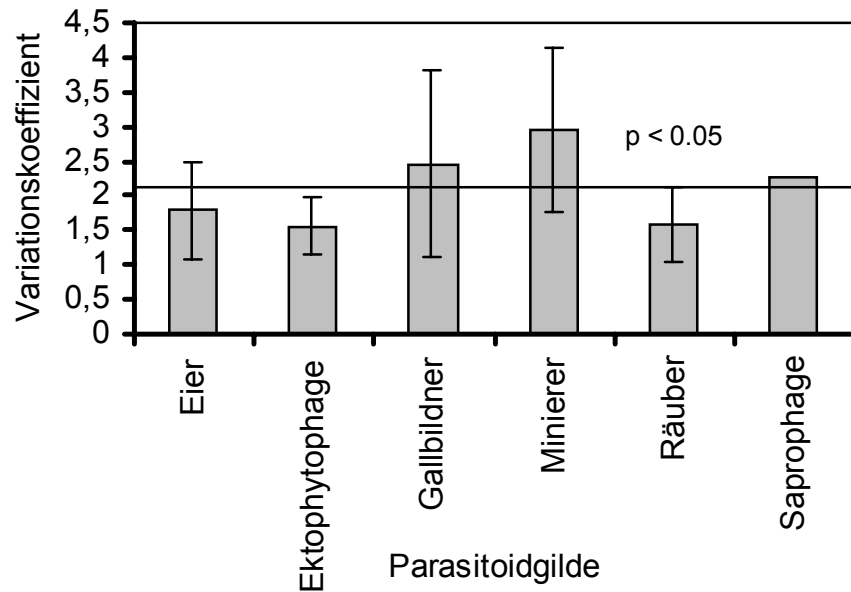


Abbildung 3.11: Die zeitliche Variabilität (gemessen als Variationskoeffizient CV^2) der Arten verschiedener Parasitoidgilden. Die Parasitoide von Räubern hatten im Mittel geringere Populationsfluktuationen als die der anderen Gilden. Der Signifikanzwert bezieht sich auf die Abweichung vom generellen Mittelwert.

und mittlerer Dichte. Da $\ln D$ und $\ln W$ bei Benutzung von Standardeinheiten gegensätzliche Vorzeichen haben, sind 3.3 und 3.4 beides Parabeln mit einem Minimum.

Nun sind Aussterbewahrscheinlichkeit und CV^2 ebenfalls miteinander verbunden. Je höher der Grad an Dichtefluktuations desto höher ist auch die Wahrscheinlichkeit lokaler Extinktion (Schoener und Spiller 1992, Stewart-Oaten et al. 1995, Ulrich 2001d). Damit ergibt sich aus Gleichung 3.4 auch eine U-förmige Beziehung zwischen CV^2 und mittlerer Dichte. Und das ist genau das, was wir auch bei unseren Hymenopteren fanden. Hohe Populationsfluktuationen bei sehr seltenen Arten, wie in Ka-

pitel 2.6.2 beschrieben und wiederum höhere Fluktuationen bei den sehr häufigen Parasitoidarten, wie dieses Kapitel zeigte. Dazwischen befindet sich eine Dichtezone, in der die Arten durch relativ niedrigere Populationsfluktuationen charakterisiert sind.

Die Parasitoidarten verschiedener Gilden unterscheiden sich hinsichtlich ihrer zeitlichen Variabilität (Abb. 3.11). Parasitoide von Minierern hatten vergleichsweise hohe Dichtefluktuationen, während die meisten Parasitoide räuberischer Arthropoden durch eher konstante Populationsdichten gekennzeichnet waren. Eine MANCOVA, bei der die Abhängigkeit von CV^2 von der mittleren Schlupfdichte berücksichtigt wurde,

bestätigte dieses Ergebnis (Ulrich 2001d).

Die nebenstehende Abb. 3.12 zeigt Unterschiede in der zeitlichen Variabilität zwischen Arten, die als Imago überwintern und solchen, die dies als Larve oder Puppe tun. Letztere Gruppe ist durch deutlich höhere Dichteschwankungen charakterisiert.

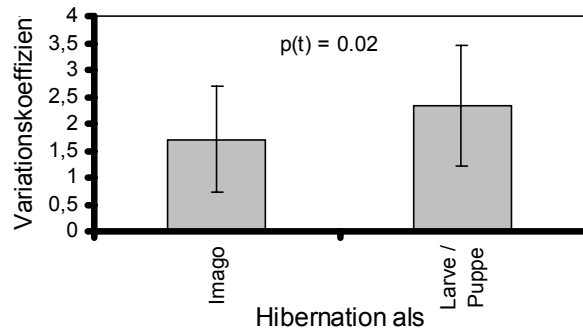


Abbildung 3.12: Parasitoidarten, die als Imago überwintern, hatten geringere Populationsfluktuationen (gemessen als CV^2) als solche, die dies als Larve oder Puppe tun.

3.3 Konstanz oder Fluss? Strukturen der Gemeinschaften

Bisher haben wir die Parasitoidgilden als relativ statische Gemeinschaften betrachtet, die zwar durch Artenaus-tausch und Dichtefluktuationen gekennzeichnet sind, deren Struktur jedoch als gegeben erschien. Ist dies wirklich so oder ist auch die Struktur der Gemeinschaft selbst, also etwa die Schlüpf-folge, die relative Dichteverteilung, die Diversität oder die Struktur der Nahrungs-netze weniger stabil und kontinuierli-chen zeitlichen Veränderungen ausge-setzt?

Um diese Frage zu beantworten, gilt es zunächst einmal, den Begriff der

Stabilität etwas näher zu betrachten. Der Begriff der Stabilität wurde in der ökologischen Literatur sehr unterschiedlich benutzt (vgl. die Definitionen von Holling (1973, Connell und Sousa 1983, Lawton 1984, Williamson 1987, McCann 2000). Er bezieht sich jedoch weitgehend auf Populationen. Für Ge-meinschaften gaben Lawton und Gas-ton (1989) und Cornell und Lawton (1992) Klassifizierungskriterien hinsicht-lich ihrer zeitlichen Stabilität. Danach lassen sich Tier- und auch Pflanzenge-meinschaften in zwei grundsätzliche Ty-pen einordnen, in interaktive und nicht-

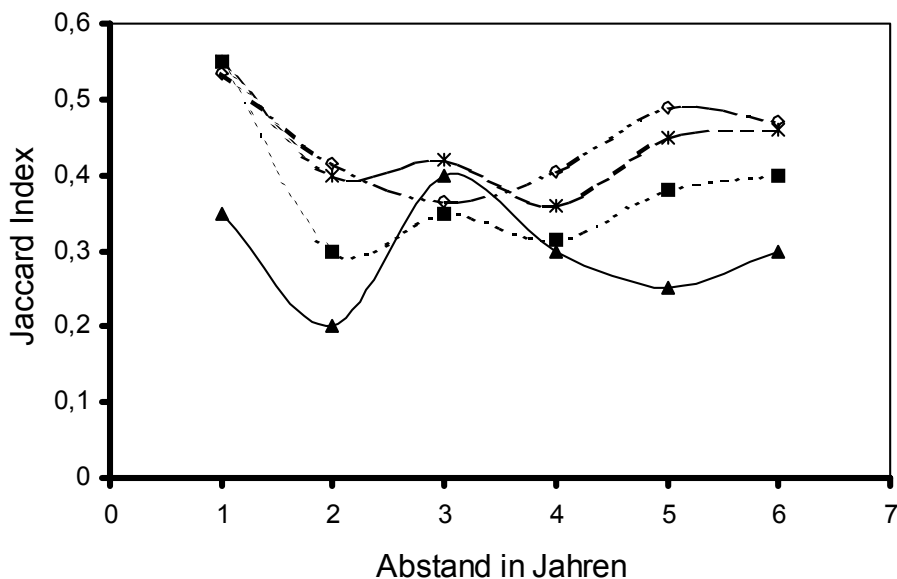


Abbildung 3.13: Jaccards Index der Artenidentität zwischen verschiedenen Untersuchungs-jahren (mittlere Werte bei 1 bis 6-jährigen zeitlichem Abstand) für die häufigsten 10 (▲), 30(■), 50(*) und allen (○)Arten.

interaktive Gemeinschaften. Interaktive Gemeinschaften sind solche, in denen biotische Faktoren eine wichtige Rolle spielen, die über dichteabhängige Faktoren reguliert werden und weitgehend mit Arten gesättigt sind. In ihnen lassen sich mehrere Stufen der Stabilität unterscheiden. Nichtinteraktive Gemeinschaft sollten dagegen weitgehend durch abiotische Faktoren beeinflusst werden, biotische Interaktionen sollten gering ausgebildet sein und es sollte ein höheres Maß an Artenaustausch geben. Die Populationsdynamiken der einzelnen Arten sollten weitgehend unabhängig voneinander sein.

Wo lassen sich die Hautflügler in ein solches Schema einordnen? Die Abb. 3.13 auf der vorherigen Seite zeigt zunächst einmal die Werte des Ähnlichkeitsindex von Jaccard für alle Untersuchungsjahre aufgeschlüsselt nach den häufigsten 10, 30, 50 und allen Arten (Ulrich 1999f). Die Werte liegen zwischen 0,25 und 0,55 und zeigen keinen Trend zu niedrigeren Werten beim Vergleich entfernterer Jahre. Die Werte sind relativ niedrig, bedeuten sie doch, dass nur etwa 25 bis 55% der Arten, die in einem Jahr häufig waren dies auch in anderen Jahren waren. Nur 25 der 720 Hymenopterenarten (3%) (20 der 669 Parasitoide) konnte ich in allen Untersu-

chungsjahren nachweisen.

Solche Vergleiche mit Indexwerten müssen immer mit entsprechenden Nullmodellen getestet werden, um zu erfahren, ob die gefundenen Werte höher oder niedriger oder aber gleich den Werten sind, die wir per Zufall erwarten (Philippi et al. 1998). Dazu habe ich ein Nullmodell konstruiert mit derselben Arten – Rang-Verteilung wie bei den Hautflüglern des Waldes (vgl. Kapitel 2.5), diesen Arten zufällige Dichten zugewiesen und die sich ergebenden Werte des Jaccard-Index berechnet (Ulrich 1999f). Es ergaben sich mittlere Jaccard-Werte in Abhängigkeit von der Artenzahl zwischen 0,27 (10 Arten) und 0,46 (100 Arten). Diese Werte stimmen sehr genau mit den empirischen überein. Das heißt, wir können die Nullhypothese, dass sich die Dichteränge der Parasitoidarten und damit auch die Abundanzdynamik entsprechend einem Zufallsmuster ergeben, nicht verwerfen.

Eine andere Methode, um Änderungen der Gemeinschaftsstruktur zu erfassen, ist der Vergleich der Arten – Rang-Kurven selbst (vgl. Kapitel 2.5). Spearmans Rangkorrelation zwischen den Artenrängen ist dazu ein Standardverfahren (Lawton 1984). Nichtsignifikante Korrelationen deuten in jedem Fall auf erheblichere Strukturänderun-

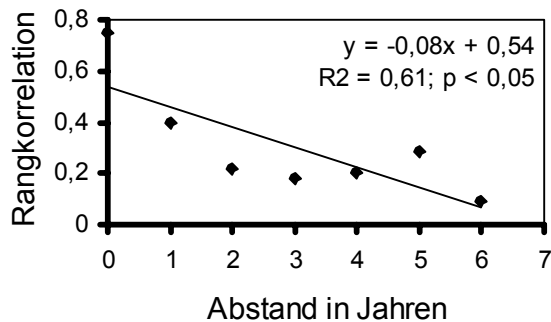


Abbildung 3.14: Die Korrelation zwischen den Artenrängen (Spearman's Rangkorrelationskoeffizient) nimmt mit größerem Abstand zwischen den Jahren ab. Der Wert bei 0 entspricht der Korrelation, wie sie in einem Jahr (1981) auf zwei unterschiedlichen Fazies der Untersuchungsfläche gemessen wurde und damit einem Wert, wie er per Zufall zu erwarten wäre. Alle übrigen Korrelationen sind deutlich geringer, was auf erhebliche strukturelle Verschiebungen zwischen den Jahren hindeutet.

gen in der Gemeinschaft hin (Lawton 1984, Ulrich 1999f). Für die Hautflügler des Göttinger Waldes ergaben sich sehr niedrige Werte dieses Koeffizienten (Abb. 3.14). Er lag im Mittel bei 0,2 und nur 2 von 21 Korrelationen waren statistisch signifikant. Ein Vergleich mit dem obigen Nullmodell zeigte wiederum keine Abweichung von dem, was bei einer Zufallsverteilung zu erwarten wäre.

Wir sehen aber auch eine deutliche Abnahme des Koeffizienten bei dem Vergleich zeitlich weiter auseinanderliegender Jahre. Mit anderen Worten, die Gemeinschaft ist in einem ste-

ten Umbau begriffen, ohne dass ein stochastisches, längerfristiges Gleichgewicht, wie bei unserem einfachen Nullmodell, zu beobachten wäre. Dasselbe Phänomen wurde jüngst auch von Bengtsson et al. (1997) bei Vögeln beobachtet.

Lawton und Gaston (1989) machten auf ein anderes Merkmal von Stabilität aufmerksam, der zeitlichen Abfolge im Schlupf. Danach sollte eine Gemeinschaft zeitlich stabil sein, wenn ihre jährliche Schlupffolge keinen größeren Verschiebungen unterliegt. Die Abb. 3.15 zeigt wiederum, dass dies bei den Hautflüglern nicht so ist. Zwar sind Spearman's Rangkorrelationen in diesem Fall deutlich höher als per Zufall zu erwarten wäre, wir sehen aber wiederum eine signifikante Abnahme bei zeitlich weiter auseinanderliegenden Jahren. Auch die Schlupffolge ist einer stetigen Veränderung unterworfen.

Diese Ergebnisse stehen in einem gewissen Widerspruch zu anderen Arbeiten über Insektengemeinschaften, vor allem von Phytophagen, die eine bemerkenswerte Konstanz und Vorhersagbarkeit in den Schlupffolgen und den Arten – Rang-Kurven, und damit auch der Gemeinschaftsstruktur, feststellen konnten (Lawton 1984, Joern und Pruss 1986, Evans 1988, Owen

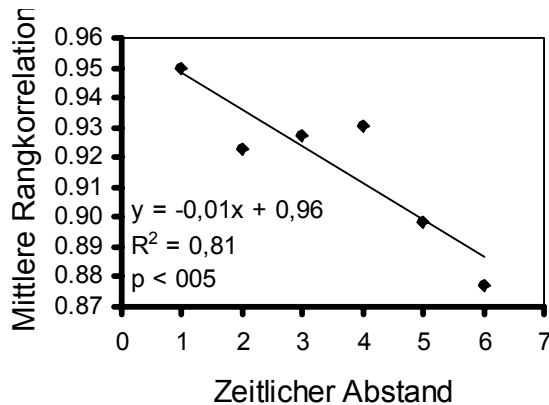


Abbildung 3.15: Die Korrelation zwischen den jährlichen Schlüpfsequenzen (Spearman's Rangkorrelationskoeffizient) nimmt mit größerem Abstand zwischen den Jahren ab. Für die Abbildung wurden 39 Arten verglichen, die wenigsten 6 Untersuchungsjahren gefangen wurden und gleichzeitig deutliche Schlupfmaxima aufwiesen.

und Gilbert 1989, Root und Cappuccino 1992).

Es scheint, dass Parasitoidgemeinschaften, also Arten einer höheren trophischen Ebene weniger stabile Gemeinschaftsstrukturen haben, als solche niedrigerer trophischer Ebenen. Wir müssen allerdings auch bedenken, dass die Art der Gildeneinteilung Einfluss auf das Ergebnis haben kann, wie dies etwa bei der Analyse von Nahrungsnetzen über aggregierte Datensätze der Fall ist (Bersier et al. 1999). Allerdings sind die Syrphidengemeinschaften, die Owen und Gilbert (1989) untersuchten oder die Fauna auf Gold-

rute, deren Struktur Root und Cappuccino (1992) analysierten, sicherlich ähnlich heterogen, wie die Hautflügergemeinschaft des Göttinger Waldes. Eingehende Studien über Stabilitätsunterschiede auf verschiedenen trophischen Ebenen fehlen jedoch weitgehend.

Zurückkommend auf die oben genannten Klassifizierungen von Lawton und Gaston (1989) und Cornell und Lawton (1992) müssen wir die Hautflügler als nichtinteraktive Gemeinschaft klassifizieren. Ob die Gemeinschaftsstruktur allerdings gegenüber starken Störungen von außen in irgendeiner Weise abgepuffert ist, also nach solchen Störungen wieder zu einer Struktur zurückkehrt, die mit den gefundenen vergleichbar ist, muss offen bleiben. Allerdings zeigte ein Vergleich der Gemeinschaftsstruktur bodenlebender Parasitoide nach einer drastischen Erhöhung des Laubangebotes mit denen von Kontrollflächen ohne Manipulation (vgl. Kapitel 4.2.1), dass nach anfänglichen deutlichen Unterschieden die Strukturen mit fortschreitender Normalisierung der Manipulationsflächen sich wieder angleichen (Ulrich 1988). Eine abschließende Bewertung des Experimentes ist aber aufgrund der kurzen Laufzeit (4 Jahre) nur schwer möglich.

3.4 Wetter oder Konkurrenz?

Wer hat den größeren Einfluss auf die Dichten?

In den vorigen Kapiteln hatten wir uns mit der zeitlichen Variabilität der Hautflüglerpopulationen beschäftigt. Wir sahen, dass die meisten Arten hohen Dichteschwankungen unterliegen mit der Folge, dass bei vielen Arten die Wahrscheinlichkeit lokaler Extinktion merklich ist. Es stellt sich die Frage, welche Faktoren für diese Dichteschwankungen verantwortlich sind?

Da wären zum Einen dichteabhängige biotische Faktoren, wie Konkurrenz, Prädation aber auch Mutualismus oder indirekte Effekte zu nennen. Zum Anderen könnten abiotische, klimatische Einflussgrößen wie Temperatur, Niederschlagsmenge oder winterliche Verhältnisse über Dichteschwankungen entscheiden. In diesem Fall ist zu erwarten, dass Populationsschwankungen vieler Arten in ähnlicher Weise erfolgen und wir Korrelationen zwischen Klimadaten und der zeitlichen Dichtevariabilität herstellen können.

Der Einfluss klimatischer Faktoren auf Tierpopulationen ist bereits häufig untersucht worden. Allerdings wurden die meisten Studien an einzelnen Populationen vorgenommen (vgl. Davidson

und Andrewartha 1948a, b, Andrewartha und Birch 1984, Tauber et al. 1986, Den Boer 1988, Pollard 1988, Thomas und Hanski 1997, Lewellen und Vessey 1998, Lindblad und Solbreck 1998, Whittaker und Tribe 1998, Stenseth et al. 1999, Ulrich 2000b).

Arbeiten, die Tiergemeinschaften als ganzes betrachten, fehlen wiederum weitgehend. Eine Ausnahme macht hier die Arbeit von Kendeigh (1979), die zwar den Einfluss klimatischer Faktoren auf sämtliche Arthropoden einer Region untersucht und deutlichen Korrelationen fand, die allerdings aufgrund einer relativ kritiklosen Verwendung multipler Regressionen methodisch problematisch ist. Alle diese bisherigen Arbeiten zeigten, wie bei einer so artenreichen, heterogenen Gruppe wie den Arthropoden mit so unterschiedlichen Lebensstrategien nicht anders zu erwarten, sehr unterschiedliche Reaktionen der Populationen auf wechselnde klimatische Verhältnisse.

Über den Einfluss des Wetters auf Hymenopterengemeinschaften ist erstaunlicherweise wenig bekannt, und

das, obwohl viele Arten in Programmen der biologischen Schädlingsbekämpfung eingesetzt und ökologisch und phänologisch untersucht wurden (Clausen 1940, Franz und Krieg 1982, Greathead 1986, Martinat 1987). Davon zeugt, dass die Kompendien von Waage und Greathead (1986), Gauld und Bolton (1988) und Hochberg (2000) das Thema überhaupt nicht oder nur sehr kurz behandeln. Diese Wissenslücke ist sicherlich darauf zurückzuführen, dass in den letzten 30 Jahren Dichteschwankungen bei Parasitoiden fast ausschließlich in Zusammenhang mit dichteabhängigen biotischen Faktoren gesehen wurden und auch moderne metapopulationsorientierte Ansätze Klima als Faktor weitgehend vernachlässigen (Hanski und Gilpin 1997, Hanski 1999).

In letzter Zeit ist das Thema Klima allerdings wieder mehr in den Vordergrund getreten, weil sich zeigte, dass selbst reguläre Populationsfluktuationen, die ein zyklische Muster zeigen, durch periodische klimatische Veränderungen auf regionaler Ebene hervorgerufen werden können (Burroughs 1992, Thacker et al. 1997, Hunter und Price 1998, Stenseth et al. 1999).

Für den Göttinger Wald liegen für alle Untersuchungsjahre Klimadaten der Göttingen Wetterstation vor (Abb. 2.2).

Allerdings lassen maximal 8 Untersuchungsjahre natürlich keine signifikanten Korrelationen zwischen Wettervariablen und Schlupfdichten oder Parasitierungsraten zu. Vor allen Dingen natürlich deshalb, weil noch erheblich mehr Faktoren Dichteschwankungen beeinflussen und die erwartete Varianzaufklärung durch Wettervariablen deutlich unter 100% liegen wird. Allerdings lassen sich solche Korrelationen mit sehr vielen Arten vornehmen und wenn das Klima Einfluss auf die Parasitoidpopulationen nimmt, müsste sich dies in überproportional vielen gemeinsamen Reaktionen zeigen (Ulrich 1988, 2000b).

Unter dieser Annahme habe ich für alle Arten, die in mehr als 4 Untersuchungsjahren gefunden wurden (insgesamt 63 Arten, vgl. Anhang D) multiple Regressionen durchgeführt, die von folgendem Model ausgingen

$$Dichte_{t+1} = \beta_1 Dichte_t + \beta_2 \text{ Klimawert während der Aktivitätsperiode oder des Winters nach } t \quad (3.5)$$

Klimavariablen waren also in allen Fällen mittlere Werte in den vier Wochen nach dem Schlupf oder mittlere Werte während des Winters nach dem Schlupf.

Um die Dichtewerte für alle Arten zu standardisieren, wurden ausschließ-

lich Rangkorrelationen durchgeführt. Nach der obigen Nullhypothese müsste sich ein Einfluss eines klimatischen Faktors auf die Populationsdichten nun in einer überproportional hohen oder niedrigen Zahl von positiven oder negativen β -Faktoren ausdrücken.

Eine solche Methode funktioniert natürlich nur, wenn es keine andere Umweltfaktoren gibt, die parallele Dichteschwankungen verursachen. Solche Faktoren würden die Verteilung der Vorzeichen in ähnlicher Weise beeinflussen wie Klimafaktoren. Allerdings lässt die Vielzahl der in die Analyse eingeschlossenen Arten und ihre sehr unterschiedliche Biologie es unwahrscheinlich er-

scheinen, dass andere Faktoren, und hier wären vor allem gemeinsame Ressourcen zu nennen, die Abundanzdynamik in ähnlicher Weise beeinflussen.

Die Abb. 3.16 zeigt uns zunächst, dass sich für wichtige Parasitoidgilden des Göttinger Waldes gemeinsame Trends in der Dichteentwicklung ausmachen lassen (Ulrich 1988, 2000b). Eine Varianzanalyse über die Summe aller Dichteränge ergab in 4 der 6 untersuchten Fälle signifikante Abweichungen vom erwarteten Mittelwert. Am deutlichsten ist dies bei den Arten abzulesen, die als Larve oder Puppe überwintern und im Sommer aktiv sind. Das- selbe gilt auch für alle Imaginalüberwin-

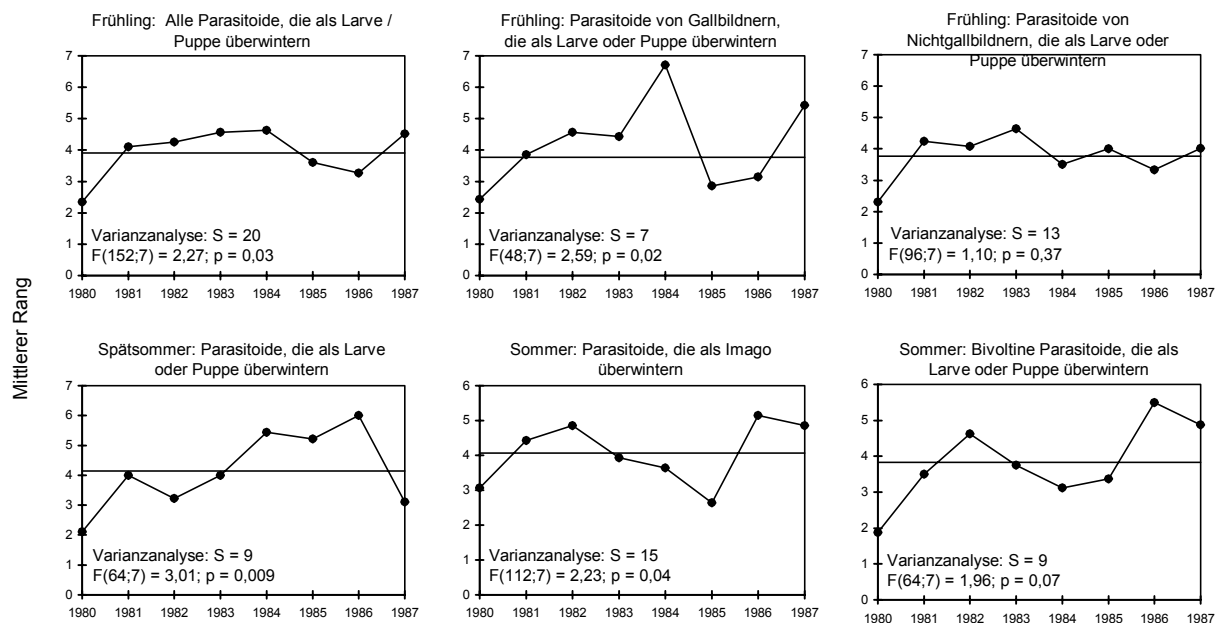


Abbildung 3.16: Trends in der zeitlichen Variabilität der Parasitoidarten des Göttinger Waldes. Aufgetragen sind die mittleren Dichteränge der 63 häufigsten Arten des Waldes (Anhang D). Für jede Art erhielt das Jahr mit der höchsten Schlupfdichte den Rang 7, das Jahr mit der niedrigsten den Rang 0. Die horizontale Linie zeigt den Mittelwert dieser Ränge. Die Varianzanalyse testete jeweils auf signifikante Abweichungen vom Mittelwert.

terer. Deutlich zu erkennen ist ein gleichgerichteter Anstieg der Populationsdichten der Sommergeneration mit Maxima 1982 und 1986. Die Frühlingsgenerationen zeigen dieses Maximum nicht.

Wenn es gemeinsame Dichtetrends der Arten gibt, so sollten die Dichteränge positiv miteinander korreliert sein. Dies war in der Tat der Fall. Von 73 solchen Korrelationen waren 54 positiv und nur 19 negativ (Vorzeichen

Tabelle 3.2: Der Einfluss klimatischer Faktoren auf die Dichten parasitoider Hautflügler im Göttinger Wald. Die Tabelle gibt Resultate multipler Regressionen entsprechend Gleichung 3.5 wieder und zeigt die Anzahl positiver und negativer β -Werte des entsprechenden klimatischen Faktors. 63 Arten wurden getestet (vgl. Anhang D), davon waren 21 bivoltin. Die angegebenen p-Werte beziehen sich auf Abweichungen von einer Gleichverteilung der positiven und negativen Vorzeichen und wurden mittels des Vorzeichentests errechnet.

Aktivitätsperiode Mitte Juli bis Mitte August						
Gilde	β -Wert	Klimafaktor				
		Temperatur	Luftfeuchtigkeit	Niederschlag	Sonnenscheinstunden	Bewölkung
P. of Myceto- oder Saprophagen	positiv	1	5	4	2	3
	negativ	4	0	1	3	2
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Andere Parasitoide	positiv	4	12	11	3	11
	negativ	10	2	3	11	3
	p	n.s.	p=0,02	p=0,06	p=0,06	p=0,06
Gilde unbekannt	positiv	0	0	0	0	0
	negativ	0	0	0	0	0
	p					
Alle Arten	positive	5	17	15	5	14
	negative	14	2	4	14	5
	p	p=0,02	p<0,001	p=0,02	p=0,02	p=0,02

Aktivitätsperiode in anderen Monaten						
Gilde	β -Wert	Klimafaktor				
		Temperatur	Luftfeuchtigkeit	Niederschlag	Sonnenscheinstunden	Bewölkung
P. of Myceto- oder Saprophagen	positiv	7	3	3	10	6
	negativ	7	11	11	4	8
	p	n.s.	p=0,06	p=0,06	n.s.	n.s.
Andere Parasitoide	positiv	28	18	14	22	18
	negativ	16	26	30	19	26
	p	n.s.	n.s.	p=0,04	n.s.	n.s.
Gilde unbekannt	positiv	3	4	3	6	5
	negativ	4	3	4	4	2
	p					
Alle Arten	positiv	38	25	20	38	29
	negativ	27	40	45	27	36
	p	n.s.	p=0,003	p<0,001	n.s.	n.s.

Test: $p < 0,0001$).

Ein zweiter Auswertungsschritt gilt der Frage, wie die Wetterverhältnisse während der Aktivitätsperiode die Schlupfdichten der nachfolgenden Generation beeinflussen. Dazu zeigt die Tabelle 3.2 die Zahl der in Gleichung 3.5 angegebenen β_2 -Werte für folgende Klimafaktoren: Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Niederschlag, Sonnenscheinstunden während des Tages, Bewölkungsgrad. Natürlich sind diese Faktoren nicht voneinander unabhängig. Dies gilt besonders für die beiden letzten Variablen.

Es zeigt sich, dass eine hohe Luftfeuchtigkeit, bzw. höhere Niederschläge während der Aktivitätszeit und damit verbundene geringere Sonnenscheinphasen im Juli und August die Populationsdichten positiv beeinflussen. 17 von

19 Regressionen mit der rel. Luftfeuchtigkeit und 15 von 19 mit der Niederschlagsmenge waren positiv ($p < 0,001$ und $p = 0,02$). Dieses Ergebnis wirkt zunächst befremdlich, können doch die meisten Insekten bei Regen nicht fliegen. Allerdings fand Kendeigh (1979) dasselbe Phänomen in seiner Studie. Wir sollten bedenken, dass die Sommermonate sowieso die regenreichsten des Jahres sind, dass aber aufgrund der höheren Temperaturen und des schnelleren Abtrocknens noch genügend Aktivitätszeiten übrig bleiben. Zu trockene Zeiten im Sommer aber wirken vermutlich negativ auf viele Wirte der Hautflügler, vor allem solche, die sapro- oder mycetophag sind oder als Minierer leben.

Ein Blick auf Tabelle 3.2 zeigt uns weiterhin, dass die Frage nach dem Ein-

Tabelle 3.3: Der Einfluss winterlicher klimatischer Faktoren auf die Dichten parasitoider Hautflügler im Göttinger Wald. Die Berechnung erfolgte wie in Tabelle 3.2.

Hibernation als	β -Wert	Klimafaktor				
		Temperatur	Luftfeuchtigkeit	Niederschlag	Sonnenscheinstunden	Bewölkung
Imago	positiv	5	11	7	10	7
	negativ	10	4	8	5	8
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Larve/Puppe P. of Gallbildnern	positiv	9	3	5	8	6
	negativ	5	11	9	6	8
	p	n.s.	p=0,06	n.s.	n.s.	n.s.
Andere Parasitoide	positiv	12	11	16	12	16
	negativ	13	17	9	13	9
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Alle Arten	positiv	29	30	33	33	34
	negativ	34	33	30	30	29
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

fluss von Niederschlägen differenziert betrachtet werden muss. Arten, deren Aktivitätsperiode im Frühling, vor allem in den Monaten Mai und Juni liegt, reagieren in der Regel negativ auf höhere Regenmengen. 40 von 65 Regressionen hatten ein negatives Vorzeichen ($p < 0,001$). Das zeigt uns auch, dass einfache Korrelationen zwischen Dichten und jährlichen Regenmengen zu falschen Schlussfolgerungen führen können.

Ein nächster Schritt gilt der Frage, ob winterliche Wetterverhältnisse die Schlupfdichten im Frühling beeinflussen? Dazu zeigt die Tabelle 3.3 wiederum die Zahl der in Gleichung 3.5 angegebenen β_2 -Werte für folgende Klimafaktoren: Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Niederschlag, Sonnenscheinstunden

während des Tages, Bewölkungsgrad. Da die Schneemenge nicht direkt gemessen wurde, muss eine Kombination von Niederschlag und Temperatur als Maß für die Schneeeauflage verwendet werden.

Anders als bei den Aktivitätsperioden ergaben sich keinerlei signifikante Abweichungen der Verteilungen der β_2 -Koeffizienten von einer Zufallsverteilung. Daraus müssen wir schließen, dass der Einfluss winterlicher Klimafaktoren durch andere Einflussfaktoren verdeckt wird und höchstens einen geringen Anteil an der Gesamtvarianz hat. Diese Interpretation wird gestützt durch einen Blick auf die Fangdaten einzelner Arten, die als Imago überwintern, vor und nach der Hibernation (Tabelle 3.4). Es zeigt sich, dass die winterlichen Mor-

Tabelle 3.4: Mortalitätsraten (%M) parasitoider Hymenoptera während der Wintermonate. Angegeben sind die Fangzahlen (mittels Bodenphotoelektoren) von Weibchen im Herbst und dem darauf folgenden Frühling. Die abgefangenen Flächen waren dabei in jedem Fall gleich.

Gilde	Jahre					
	Herbst 1981	Frühling 1982	% M	Herbst 1982	Frühling 1983	% M
P. von Myceto- oder Saprophagen	14	4	71%	16	15	6%
Parasitoide von Räubern	15	20	0%	7	6	14%
Eiparasitoide	56	19	66%	304	1	99%
	Herbst 1986	Frühling 1987	% M	Summe aller Jahre: Herbst	Summe aller Jahre: Frühling	% M
P. von Myceto- oder Saprophagen	22	12	45%	52	31	40%
Parasitoide von Räubern	16	5	69%	38	31	18%
Eiparasitoide	169	0	-	529	20	96%

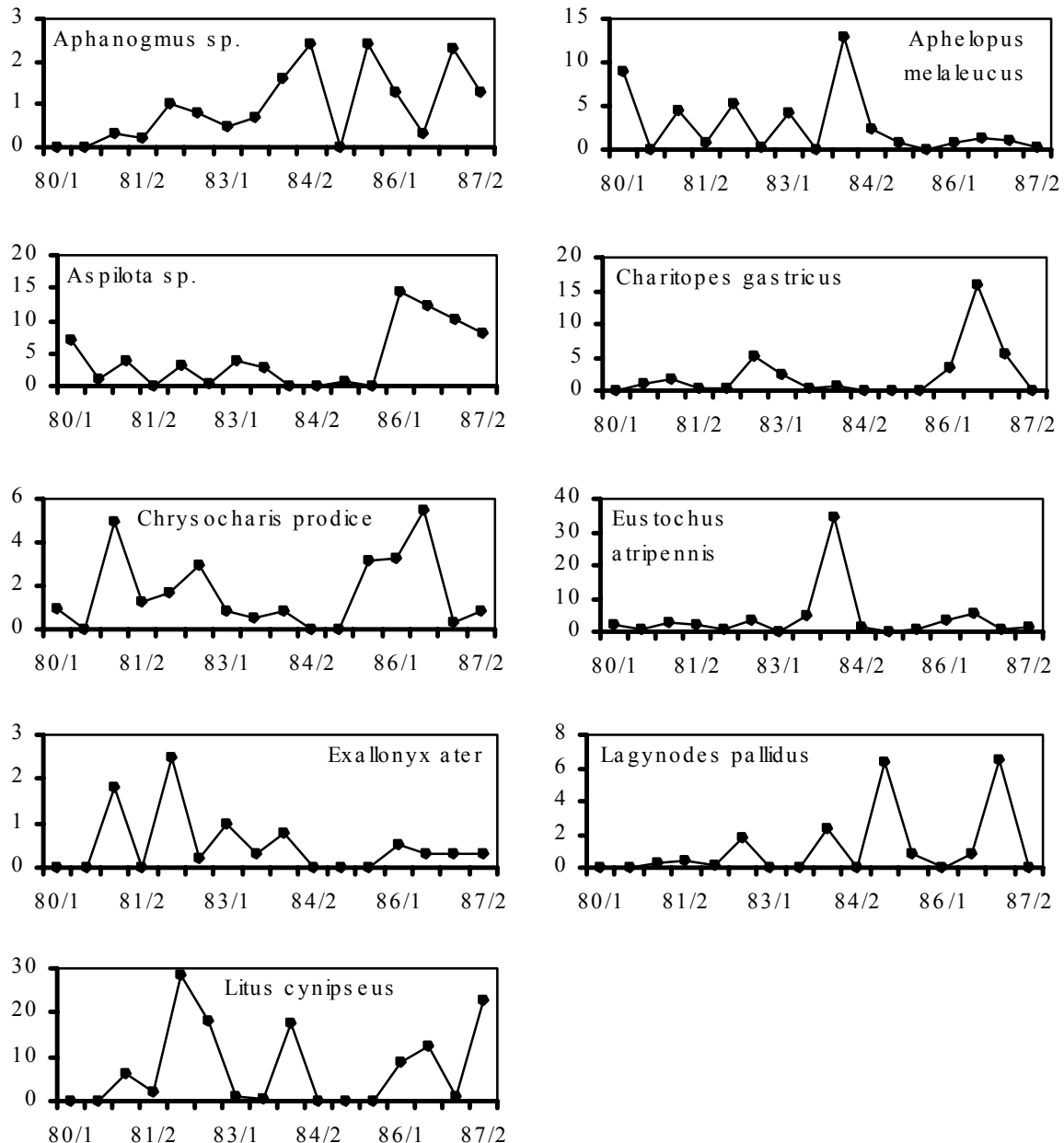


Abbildung 3.17: Phänologien von 9 Parasitoidarten des Göttinger Waldes 1980 bis 1987. 80/1 oder 81/1 stehen jeweils für die erste und zweite Generation in einem Jahr, die y-Achsen geben die Schlupfdichten in Ind. m⁻² an.

talitätsraten gering sind und wohl im Schnitt unter 50% betragen. Bei diesen Werten ist natürlich zu bedenken, dass solche Vergleiche nur einen ungefähren Eindruck von den tatsächlichen Raten geben können, da viele Arten sich Sonderstandorte, etwa unter Rinde oder im

Moos alter Baumstubben, als Überwinterungsorte aussuchen, Orte, die mit Bodenphotoelektoren nicht erfasst werden. Ein solches Verhalten dürfte vor allem die geringen Wiederfangraten bei den Eiparasitoiden erklären. So überlebten vor allem bei den Parasitoid-

den räuberischer Staphyliniden (Arten der Gattungen *Exallonyx* und *Phaneroserphus*), mehr als 80% der Weibchen bis zum nächsten Frühling.

Dagegen fand Tereshkin (1996) eine deutlichere Abhängigkeit der Parasitoiddichten von winterlichen klimatischen Faktoren bei seiner 9-jährigen Analyse der Populationsfluktuationen von Ichneumoninen in weißrussischen Mooren. Er berichtet, dass kalte Winter verbunden mit einem späten Einsetzen des Frühlings einen negativen Effekt auf die Populationsdichten der ersten Generation (der Junigeneration) der Ichneumoninen ausübten, während warmen Wintern generell höhere Dichten folgten. Tereshkin interpretiert diese Ergebnisse durch eine schlechte Anpassung an niedrige Temperaturen vor allem der Arten, die als Larve oder im Präimaginalstadium überwintern.

Andererseits fanden Toft et al. (1999) keinen Hinweis auf einen wesentlicheren Einfluss klimatischer Faktoren bei der Hibernation des Wespenparasitoiden *Sphecophaga vesparum*, der in unterirdischen Kokons überwintert. Im Mittel überlebten 56% der Kokons den Winter und Räuber sowie die Bodenfeuchte erwiesen sich als die Hauptmortalitätsfaktoren.

Neun bivoltine Arten konnte ich in

wenigsten 12 der 16 Generationen in der achtjährigen Untersuchungszeit nachweisen. Die Abb. 3.17 auf der vorhergehenden Seite zeigt die Abundanzdynamik dieser Arten. Auch bei ihnen ist die Biologie der einzelnen Arten sehr unterschiedlich, was auch eine unterschiedliche Ressourcennutzung und -verteilung bedeutet.

Auf den ersten Blick lassen sich wenige Gemeinsamkeiten feststellen. Nur zwei Dinge sind erkennbar: niedrige Dichten 1985 und generell hohe Dichten 1986. Wenn wir aber die Ränge aller Arten aufaddieren (wie in Abb. 3.16), ergibt sich eine klare Abweichung von einer Zufallsverteilung ($p < 0,001$) (Abb. 3.18).

Bei diesen Arten war es aufgrund der höheren Zahl an Datenpunkten möglich, ein allgemeineres Regressionsmodell zu entwickeln, das auch quantitative Vorhersagen erlaubt:

$$Dichte_{t+1} = \beta_1 Dichte_t + (\beta_n \text{ Klimawerte während der Aktivitätsperiode oder des Winters nach } t) \quad (3.6)$$

Es gelang, für sieben der neun Parasitoidarten Regressionsgleichungen zu erstellen, die wenigstens auf dem 5%-Niveau signifikant waren (angegeben sind wiederum die β -Werte):

Aphelopus melaleucus:

$$Dichte_{t+1} = 0,52 \text{ Temp}_t \quad (R^2 = 0,27) \quad (3.7)$$

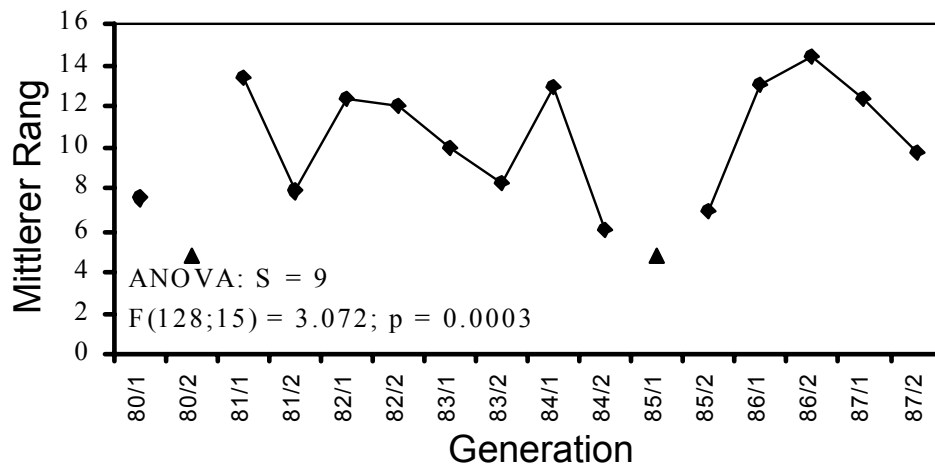


Abbildung 3.18: Ein Plot der mittleren Ränge der Parasitoidarten aus Abb. 3.17 zeigt deutliche gemeinsame Trends in der zeitlichen Dichteentwicklung. Die Dreiecke stehen für Generationen, die methodisch bedingt nicht vollständig erfasst wurden. Sie wurden bei der ANOVA nicht berücksichtigt.

Aspilota spec.:

$$\text{Dichte}_{t+1} = 0,65 \text{ Hum}_t - 0,85 \text{ Nieder}_t + 0,58 \text{ Dichte}_t \quad (R^2 = 0,45) \quad (3.8)$$

Chrysocharis prodice:

$$\text{Dichte}_{t+1} = 0,85 \text{ Nieder}_t + 0,89 \text{ Sonne}_t \quad (R^2 = 0,34) \quad (3.9)$$

Eustochus atripennis:

$$\text{Dichte}_{t+1} = 0,51 \text{ Sonne}_t \quad (R^2 = 0,25) \quad (3.10)$$

Lagynodes pallidus:

$$\text{Dichte}_{t+1} = 0,60 \text{ Nieder}_t - 0,84 \text{ Bewöl}_t \quad (R^2 = 0,37) \quad (3.11)$$

$$\text{Charitopes gastricus: Dichte}_{t+1} = 0,68 \text{ Sonne}_t \quad (R^2 = 0,46) \quad (3.12)$$

Exallonyx ater:

$$\text{Dichte}_{t+1} = 0,63 \text{ Temp}_t \quad (R^2 = 0,39) \quad (3.13)$$

Keine Regressionsgleichung konnte ich für *Aphanogmus* GW3 aufstellen, eine Arten, über deren Biologie nichts

bekannt ist, und für *Litus cynipseus*, einem Parasitoiden der Eier bodenlebender Kurzflügler. Letztere Art ist durch sehr hohe Dichtefluktuationsen und ein sehr aggregiertes Verhalten gekennzeichnet, was sicherlich auf die Genauigkeit der Dichteschätzungen erheblichen Einfluss hat.

Eine solche Regressionsmethode hat den erheblichen Nachteil, dass bei einer begrenzten Zahl von Datenpunkten die Kombination einer bestimmten Anzahl Variablen immer zu signifikanten Regressionen führen wird. Es gilt daher mittels eines geeigneten Nullmodells zu überprüfen, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist, bei 16 Datenpunkten und einer Kombination von maximal 6 Variablen ein auf dem 5%-Niveau signifikantes Regressionsmodell zu erhalten. Ein sol-

ches Nullmodel wird durch eine Zufallsvariable erzeugt, die anstatt der Dichte in $t+1$ eingesetzt wird. Danach erwarten wir in 16 von 100 solchen Regressionen mit einer Zufallszahl eine signifikante multiple Korrelation. Mit den echten Dichtewerten dagegen erhielt ich in 7 von 9 Fällen (78%) ein statistisch signifikantes Ergebnis.

Natürlich ist der Faktor, der die Parasitoiddichten am meisten beeinflussen sollte, die Zahl der verfügbaren Wirte und die vergleichsweise niedrigen Raten der Varianzaufklärung spiegeln dies wieder. Obwohl alle statistisch signifikant sind, liegen sie in jedem Falle unter 60% was erheblichen Raum für andere Faktoren lässt.

Es zeigt sich, dass die Sonnenscheindauer (Sonne), die relative Luftfeuchtigkeit (Hum) und die Temperatur (Temp) in allen Fällen durch positive Vorzeichen gekennzeichnet sind, was auch der Erwartung und den Ergebnissen in den Tabellen 3.2 und 3.3 entspricht. Niederschläge (Nieder) haben entweder ein positives oder ein negatives Vorzeichen, auch dies in Einklang mit den vorherigen Resultaten.

Auffallend ist, dass die Dichte der vorangegangenen Generation ($Dichte_t$) nur in einer der Gleichungen auftritt und nur 12% der aufgetretenen Varianz er-

klärt. Dies lässt wiederum auf ein geringes Maß an dichteabhängiger Regulierung schließen. Ein Blick zurück auf Tabelle 3.1 auf der Seite 87 zeigt uns noch einmal die Ergebnisse für Bulmer's Autokorrelationstest (Bulmer 1975, Solow und Steele 1990). Wir sahen, dass sich in 7 von 9 Fällen eine statistisch signifikante Autokorrelation ergibt, ein Faktum, dass generell als Hinweise auf eine dichteabhängige Dichteregulierung gilt (Turchin 1990, Haukioja 1991, Royama 1992, Woiwod und Hanski 1992, Sinclair und Pech 1996, Turchin et al. 1999).

Das Ergebnis widerspricht jedoch dem obigen Resultat. Im Prinzip benutzen alle Autokorrelationstests Vergleiche zwischen den Dichten in $t+1$ und denen in t . Dies tut auch unser Regressionsmodel der Gleichungen 3.7 bis 3.13. Es scheint, dass der Einbau klimatischer Faktoren wesentlicher ist als die Abhängigkeit der Dichten in $t+1$ von denen in t . Sollten Klimafaktoren Zyklen generieren, die ähnlich denen sind, wie wir sie von klassischer Dichteabhängigkeit kennen? Dies mag tatsächlich der Fall sein. Thacker und Mitarbeiter (1997) beschrieben ein solches Verhalten bei der Populationsdynamik von *Aphis fabae*, wo mehr oder weniger zyklische Wetterverhältnisse Dichtezyk-

len bei der Blattlaus *Aphis fabae* hervorriefen. Hunter und Price (1998) berichteten einen ähnlichen Effekt bei der Blattlaus *Euura lasiolepis*. Und auch die Populationsdynamik der Hautflügler des Göttinger Buchenwaldes lässt es zweifelhaft erscheinen, ob. Autoregressionsmethoden in der Lage sind, ein dichteabhängiges Regulieren von Populationsdichten und -fluktuationen zu entdecken (Rothery et al. 1997). In unserem Fall scheint es wesentlich wahrscheinlicher, dass unterschiedliche Klimaverhältnisse während der Sommer- und der Frühjahrgeneration und die Mortalitätsraten im Winter zu zyklischen Dichteschwankungen führen, die signifikante Werte bei klassischen Autoregressionsmethoden ergeben. In jedem Fall konnte ich, trotz der zugegebenermaßen relativ geringen Zahl untersuchter Generationen, keinen deutlichen Fall einer dichteabhängigen Regulierung einer

Hymenopterenpopulation feststellen. Besonders Klimafaktoren während der Aktivitätszeit scheinen in jedem Fall einen deutlich höheren Einfluss auszuüben und mögliche Dichteabhängigkeiten zu überlagern.

Allerdings lassen sich aus meinem Datenmaterial keine Rückschlüsse darüber treffen, inwieweit Sonnenscheindauer, Niederschläge oder die relative Luftfeuchtigkeit direkt auf die Hymenopteren oder indirekt über die Wirtsdichte wirken. Solche Aussagen bedürfen wesentlich längerer Untersuchungszeiten und detaillierte Analysen der vorhandenen Nahrungsnetze insbesondere auch mit ihren schwachen Wechselwirkungen. Letzteres erscheint wichtig, weil die meisten Hautflügler wohl als zumindest oligophag einzustufen sind und niedrige Dichten ihrer Primärwirte durch Wirtswechsel ausgleichen können (Askew und Shaw 1986).

3.5 Aussterben werden sie alle: Extinktionsraten und Artenaustausch

In den vorigen Kapiteln hatten wir gesehen, dass die jährliche Zahl der Parasitoidarten des untersuchten Waldstückes etwa zwischen 300 und 600 schwankt. Eine solche Schwankungsbreite deutet auch auf einen erheblichen jährlichen Artenaustausch hin und auf hohe Raten lokaler Extinktion und Immigration. Hohe Raten lokaler Extinktion implizieren darüber hinaus, dass diese Hautflüglergemeinschaft höchst labil ist und zeitlich gesehen keine konstanten Strukturen aufbaut.

Im Prinzip bieten sich vier unterschiedliche Methoden an, solche jährlichen Extinktionsraten und den Grad an Artenaustausch zu ermitteln. Vergleichen wir zunächst die geschätzten jährlichen Artenzahlen mit der Gesamtzahl gefundener Arten. Nach sieben (intensiven) Untersuchungsjahren ergaben sich insgesamt 720 nachgewiesene Arten. Da fast alle diese Nachweise mittels Schlupffallen erfolgten, können wir bei dieser Zahl sogenannte Touristen (Southwood et al. 1982) weitgehend ausschließen. Dem stehen jährliche Artenzahlen zwischen 300 und 600 gegenüber, wobei das Mittel wohl bei 400

bis 500 liegen dürfte. Nun können wir berechnen, wie groß der jährliche Artenaustausch sein muss, um nach sieben Jahren auf 720 Arten zu kommen (Ulrich 1999f). Wenn S_0 die Zahl der Arten in t_0 bedeutet, dann ergibt sich die Zahl S_1 im folgenden Jahr aus

$$S_1 = S_0 + xS_0 \frac{S_{\text{regional}} - S_0}{S_{\text{regional}}} \quad (3.14)$$

Dabei ist S_{regional} die Artenzahl im regionalen Artenpool und x der jährliche Artenaustausch. Die Arten des regionalen Pools sind potentiell in der Lage, unser entsprechendes Habitat zu kolonisieren.

Nach t Generationen haben wir demnach eine kumulierte Artenzahl von

$$S_t = S_{t-1} + xS_{t-1} \frac{S_{\text{regional}} - S_{t-1}}{S_{\text{regional}}} \quad (3.15)$$

Bei Gleichung 3.15 wurde natürlich implizit angenommen, dass alle Arten die gleiche Kolonisationswahrscheinlichkeit haben. Wenn Arten, die in $t-1$ lokal ausstarben, eine höhere Wahrscheinlichkeit der Rekolonisation besitzen, muss in 3.15 ein weiterer Korrekturterm eingefügt werden, der natürlich dazu führt, dass unsere notwendige Artenausstauschrate x größer sein muss, um nach sieben Jahren 720 Arten zu

liefern. Die mit 3.15 geschätzte Rate x ist deshalb als untere Grenze zu verstehen.

Wenn der regionale Pool im Vergleich zu den lokalen Artenzahlen sehr groß ist, ist der Term $(S_{\text{regional}} - S_{t-1}) / S_{\text{regional}}$ nahe 1 und kann vernachlässigt werden. In diesem Fall lässt sich 3.15 analytisch lösen. In unserem Fall jedoch hatten wir S_{regional} auf 2000 bis 3000 Arten geschätzt. S_{lokal} erreicht daher 10 bis 20% des regionalen Artenpools und 3.15 sollte besser rekursiv gelöst werden. Dies ist in diesem Fall leicht zu bewerkstelligen und liefert bei 400 bis 500 jährlichen Arten eine notwendige Austauschrate x von 8 bis 15%. Dabei ist wie bereits gesagt, eine solche Rate immer als minimale zu verstehen. Bereits Diamond und May (1977) zeigten, dass Austauschraten vom Zensusintervall abhängen. Je länger man untersucht

desto niedriger erscheinen die berechneten Aussterberaten und Kolonisationsraten, ein Effekt der durch höhere Wiederkolonisationsraten hervorgerufen wird. Mit Diamonds und May (1977) Korrekturgleichung lässt sich in unserem Beispiel vorhersagen, dass die tatsächlichen jährlichen Austauschraten etwa doppelt so hoch sind wie die mittels 3.15 berechneten also bei mindestens 20% liegen.

Eine zweite Methode zur Abschätzung des jährlichen Artenaustausches ergibt der Vergleich von Arten – Areal-Kurven. Aus den Kollektorkurven in Abb. 2.3 und denen in Abb. 2.18 lassen sich erwartete Artenzahlen pro Fläche errechnen. Diese zeigt die Tabelle 3.5. Natürlich sind in jedem Fall die erwarteten Artenzahlen bei mehrjährigem Sammeln höher als die jährlichen. Aus der Tabelle 3.5 ergeben sich auch Schät-

Tabelle 3.5: Erwartete Artenzahlen pro Jahr und während der gesamten Untersuchungszeit, wie sie sich aus den Kollektorkurven der Abbildungen 2.3 und 2.18 ergeben.

Abgefangene Fläche m²	Erwartete Artenzahl				Fangzeit- raum (16 m² Flä- che / Jahr)	Artenaus- tausch / Jahr	% jährli- cher Artenaus- tausch	% Arten- aus- tausch / jährliche Artenzahl
	Pro Jahr	Über meh- rere Jahre	Unter- schied					
1	48	71	23	1	23	48%	48%	
16	230	237	7	1	7	3%	3%	
100	376	525	149	6	25	7%	40%	
150	406	626	220	9	24	6%	54%	
200	427	709	282	13	22	5%	66%	
Max. Artenzahl	1184	3178	1994	27	74	6%	168%	

Tabelle 3.6: Mittels Kollektorkurven lassen sich erwartete Artenzahlen und minimale Dichten errechnen mittels derer man abschätzen kann, wie viele der Arten während des Untersuchungszeitraums sehr geringe Dichten erreicht haben, die ein lokales Aussterben wahrscheinlich machen.

Parasitoide von	Arten- zahlen auf Kon- trollflä- chen	Zahl der Arten mit Dichtefluk- tuationen > 10-fach und > auf Kon- 100-fach und % der Kontroll- flächen				> 10				> 100				< 0.01				< 0.003				Erwartete Ar- tenzahl mit 0,01 und 0,005 Ind. m ⁻² a ⁻¹
		Zahl		%		Zahl		%		Zahl		%		Zahl		%		Zahl		%		
Minierern	44	9	20%	0	0%	1	32	43	2	5,2%	0	0,0%	50	7								
Gallbildnern	52	16	31%	4	8%	12	38	58	8	14,1%	2	2,7%	74	16								
Ektophytophagen	64	2	3%	1	2%	7	43	82	2	2,2%	1	0,7%	119	37								
Säftesaugern	24	7	29%	2	8%	6	17	24	3	12,3%	1	2,4%	30	6								
Saprophagen	41	10	24%	1	2%	9	31	49	5	10,1%	1	2,0%	64	15								
Mycetophagen	38	1	3%	0	0%	11	29	72	1	1,6%	0	0,0%	132	60								
Räubern	27	10	37%	0	0%	6	26	33	3	7,9%	0	0,0%	38	5								
Eiern	29	8	28%	1	3%	7	21	31	3	10,5%	1	3,2%	39	8								
Parasitoiden	20	1	5%	0	2%	2	15	34	1	3,6%	0	1,1%	53	19								
Xylophagen	1	0	0%	0	0%	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
Gilde unbekannt	82	13	16%	1	1%	10	55	99	8	7,6%	1	0,7%	138	39								
Alle Parasitoide	422	78	18%	9	2%	71	311	525	45	8,5%	5	1,1%	709	184								

zungen des Artenaustausches. Zunächst sehen wir, dass die erwarteten Raten mit größerer Fläche sinken. Dieser Effekt entspricht dem von Diamond und May (1977) bei größeren Zeitintervallen. Auf lokaler Ebene, der Ebene des untersuchten Waldstückes, deuten die Zahlen in Tabelle 3.5 auf einen Artenaustausch pro Jahr von 6% hin. Dieser Wert ist niedriger als der oben berechnete, aber wir müssen bedenken, dass es sich in jedem Fall um minimale Schätzwerte handelt.

Ein dritte Möglichkeit zu Schätzung von Aussterbewahrscheinlichkeiten und Artenaustauschraten besteht in der Abschätzung minimaler Schlupfdichten, die zum lokalen Überleben notwendig sind und deren Vergleich mit aktuellen Populationsfluktuationen. Daraus ergeben sich Schätzwerte, wie viele Arten pro Jahr diese minimalen Dichten unterschreiten und demnach wahrscheinlich lokal aussterben. Dazu gibt die Tabelle 3.6 die Zahl der Arten mit Dichtefluktuationen um mehr als die Faktoren 10 und 100, erwartete Artenzahlen pro Flächeneinheit und erwartete minimale Dichten. Dabei ergibt sich die minimale erwartete Dichte $D_{\min}$ einer Art aus:

$$D_{\min} = \frac{\bar{D}}{\sqrt{f}} \quad (3.16)$$

wobei f der Faktor der Dichtefluktuation ist.

Wir sehen aus Tabelle 3.6, dass nach dieser Methode mindestens 8,5% aller Arten in einem der Jahre Dichten von unter $0,01 \text{ Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$ erreicht haben sollten und 1,1% der Arten Dichten von unter $0,003 \text{ Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$. Das deutet auf eine jährliche Aussterberate zwischen 1 und 10% hin. Dabei müssen wir bedenken, dass diese Methode nur die häufigeren Arten erfasst, also die, für die Dichtefluktuationen überhaupt erfasst werden konnten und das sind Arten, die mindestens in 2 der Untersuchungsjahre gefangen wurden und Dichten von mindestens 1 Tier / m^2 erreichten. Dies betrifft weniger als die Hälfte des gesamten Artenbestandes (vgl. Anhänge A und C).

Ein letzte Methode zur Schätzung des Artenaustausches besteht in der direkten Berechnung von Aussterbewahrscheinlichkeit über die Rate der zeitlichen Variabilität der Populationen (Ulrich 2001d). Eine solche Methode ist natürlich nur anwendbar bei den Arten, die in zumindest in der Mehrzahl der Untersuchungsjahre gefangen wurden und betrifft demnach nur die häufigsten Arten des Waldes.

Wir hatten in den vorigen Kapitel bereits gesehen, dass abiotische Fakto-

ren einen erheblichen Einfluss auf die Parasitoidpopulationen haben und dass die Populationsschwankungen mehr oder minder stochastisch sind. Damit können wir eine Methode zur Abschätzung lokaler Extinktionsraten und –wahrscheinlichkeiten benutzen, die Foley (1994) über Diffusionsmodelle zur Beschreibung der Brownschen Molekularbewegung abgeleitet hatte. Seine Schätzgleichung für die Aussterbezeit $T_e(n_0)$ lautet:

$$T_E(n_0) = \frac{2n_0}{\text{var}_R} \left(k - \frac{n_0}{2} \right) \quad (3.17)$$

Dabei ist n_0 die log-transformierte Zahl an Tieren zur Zeit t_0 , k die ebenfalls log-transformierte maximale Individuenzahl (die Kapazitätsgrenze in den Lotka-Volterra Modellen) und var_R die Varianz der log-transformierten Wachstumsraten der Population. Diese lässt sich aus den jährlichen Populationsdichten mittels

$$N_t = r N_{t-1} \quad (3.18)$$

schätzen. Die obere Dichtergrenze K ist natürlich bei fast allen Arten unbekannt, aber in Kapitel 5 werden wir eine Möglichkeit kennen lernen, diese über die Beziehung von Populationsdichte und Körpergröße abzuschätzen (Ulrich 2001d).

Aus 3.17 ergibt sich die jährliche Aussterbewahrscheinlichkeit $P(t)$ über

einen Poisson Prozess durch:

$$P(t) = 1 - e^{-\frac{t}{T_E(n_0)}} \quad (3.19)$$

Die mittels 3.17 berechneten Aussterbewahrscheinlichkeiten sind natürlich über die eingesetzten Individuenzahlen flächenabhängig. Je größer die betrachtete Fläche, auf der eine Art vorkommt, desto geringer wird die berechnete Wahrscheinlichkeit lokaler Extinktion. Die folgenden Berechnungen beziehen sich daher grundsätzlich auf die Größe der untersuchten Forschungsfläche (ca. 4 ha).

Lande (1993) und Wissel et al. (1993) untersuchten ein ähnliches Diffusionsmodell, wie es Foley (1994) benutzte, und sagten eine negative Korrelation zwischen Kapazität K und Aussterbewahrscheinlichkeit voraus. Je höher K desto niedriger sollte $P(t)$ sein. Die Abb. 3.19 zeigt für die Hautflügler des Göttinger Waldes jedoch keine solche Abhängigkeit. Die Aussterbewahrscheinlichkeit ist für die hier untersuchten Arten (dieselben 63 höherabundanten Arten, wie sie im vorigen Kapitel hinsichtlich des Einflusses des Wetters verwendet wurden; vgl. Anhang D) weitgehend unabhängig von K . Dieses Ergebnis ist wichtig, da die Schätzung von K den höchsten Unsicherheitsfaktor in sich trägt.

Aus Gleichung 3.17 ergibt sich da-

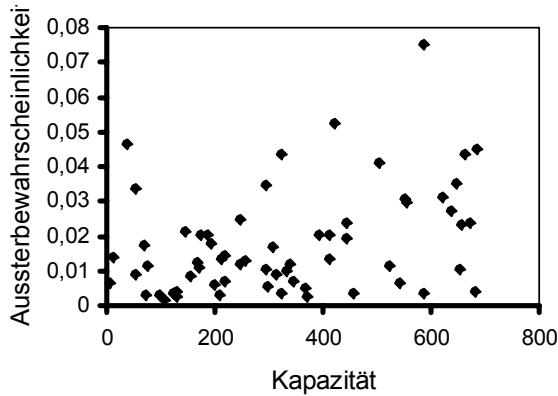


Abbildung 3.19: Die Aussterbewahrscheinlichkeit einer Parasitoidart ist nicht mit der maximal möglichen Dichte (der Kapazität des Lebensraumes) verknüpft.

mit, dass Aussterbezeiten allein von der mittleren Populationsdichte, der Varianz ihrer zeitlichen Variabilität und dem betrachteten Areal abhängen.

Ludwig (1998) und Fieberg und Ellner (2000) bemerkten, dass solche nach 3.17 und 3.19 errechnete Aussterbewahrscheinlichkeiten extrem große Fehlerbreiten haben, wenn die zugrundeliegende Untersuchungszeit, die nötig zur Abschätzung der Varianz ist, zu kurz ist. Ihre Modellrechnungen ergaben, dass eine Voraussage in die Zukunft nur sinnvoll ist, wenn der Voraussagezeitraum nicht länger als 5 bis 20% des Untersuchungszeitraumes ist. In unserem Fall bedeutet das, dass sich vernünftigerweise nur jährliche Aussterbewahrscheinlichkeiten angeben lassen.

Schauen wir uns nun die mittels

des obigen Modells errechneten Aussterberaten an. Der Anhang D zeigt uns, dass die mittlere Zeit bis zum lokalen Aussterben einer häufigeren Art 125 Jahre beträgt. Die durchschnittliche jährliche Aussterbewahrscheinlichkeit beträgt etwa 2%, wobei keine der errechneten Wahrscheinlichkeiten über 10% liegt. Damit können wir auch den erwarteten jährlichen Artenaustausch in dieser Gruppe der häufigsten Parasitoidarten berechnen. Er beträgt 1 bis 2% ($0,02\% \times 63$ Arten). Dieser Wert ist deutlich niedriger als der Wert von 1 bis 10% für mittelabundante Arten und von 20% oder mehr für den gesamten Artenbestand.

Dieses Ergebnis zeigt uns ein Phänomen, dass sich auch schon bei der Besprechung der Populationschwankungen in Kapitel 2.6.2 andeutete. Je seltener die Arten desto größer werden offensichtlich ihre Populationschwankungen (zumindest auf lokaler Ebene) und desto größer ist die Wahrscheinlichkeit lokalen Aussterbens.

Welche Arten sind nun besonders anfällig für lokale Extinktionen? Die Abb. 3.20 zeigt uns zunächst einmal, dass Aussterbewahrscheinlichkeit unabhängig von dem Grad der Aggregation einer Art ist. Dagegen erwiesen sich diese Wahrscheinlichkeit und die

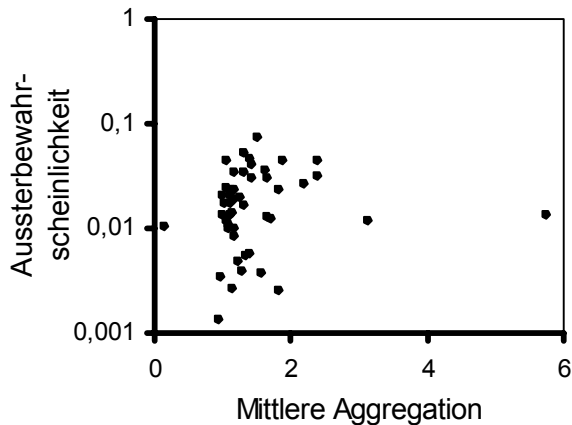


Abbildung 3.20: Aussterbewahrscheinlichkeit und Aggregation sind bei Parasitoidarten voneinander unabhängig.

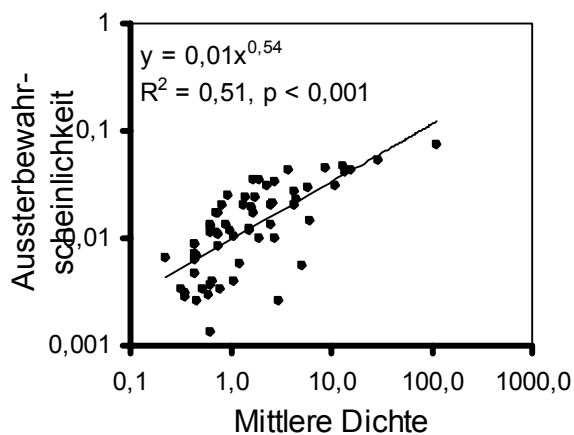


Abbildung 3.21: Aussterbewahrscheinlichkeit und mittlere Dichte sind bei abundanten Parasitoidarten positiv miteinander verknüpft.

Schlupfdichte sogar als positiv miteinander korreliert (Abb. 3.21). Dieser Befund passt genau zu dem bereits oben erwähnten Modell von Johst und Brandl (1997), die eine U-förmige Beziehung zwischen Aussterbewahrscheinlichkeit und Körpergröße (und damit indirekt der Abundanz) vorhersagten. Die Abb. 3.22 gibt die entsprechende Beziehung im Falle unserer Hautflügler wieder.

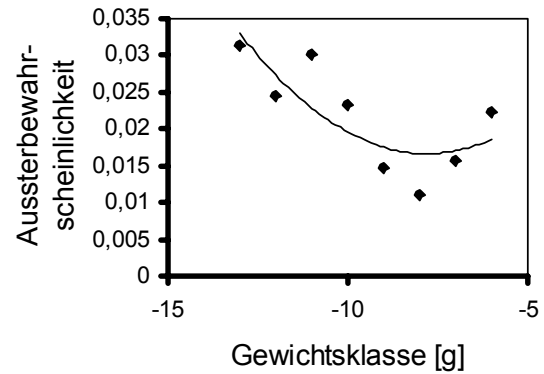


Abbildung 3.22: Die Aussterbewahrscheinlichkeit einer Parasitoidart hängt von ihrer Körpergröße (hier als log Trockenmasse angegeben) ab. Mittlere große Arten haben geringere Extinktionswahrscheinlichkeiten als sehr kleine oder größere. Dies entspricht den theoretischen Vorstellungen von Johst und Brandl (1997).

Die Abb. 3.23 auf der nächsten Seite zeigt Aussterbewahrscheinlichkeiten der Arten verschiedener Wirtsgilden. Es zeigt sich, dass Parasitoide von Räubern die geringsten jährlichen Aussterbewahrscheinlichkeiten haben. Bei ihnen ist demnach auch der jährliche Artenaustausch am geringsten. Hohe jährliche Extinktionswahrscheinlichkeiten und Artenaustauschraten charakterisieren Parasitoide von endophytophagen Wirten, Gallbildnern und Minierern. Vergleichen wir diese Gruppe mit den Parasitoiden exponierter Wirte so hat die erstere Gilde eine jährliche Rate von 0,25%, die letztere von nur 0,11. MAN-KOVAs mit dem mittleren Gewicht einer Art ($F = 11,2$, $p = 0,001$) oder seiner

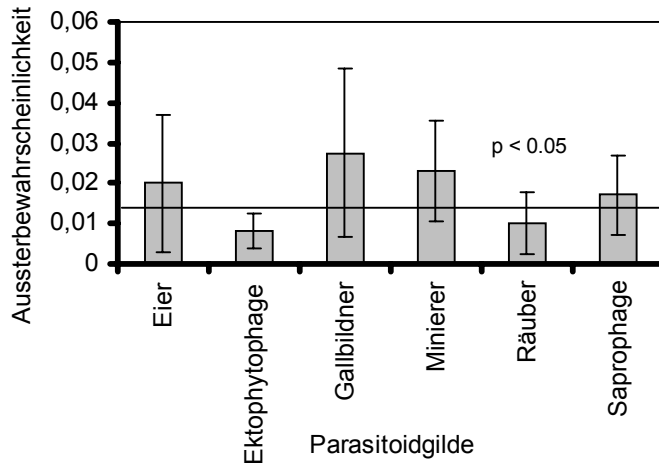


Abbildung 3.23: Aussterbewahrscheinlichkeiten der Arten einzelner Parasitoidgilden des Göttinger Waldes. Der angegebene Signifikanzwert bezieht sich auf die Abweichung vom Mittelwert, der durch die horizontale Linie markiert wird.

Schlupfdichte ($F = 8,2$, $p < 0,01$) als Kovariat bestätigten diesen Unterschied.

Stratum, Zahl der Generationen und Parasitoidtyp erwiesen sich als unabhängig von der Aussterbewahrscheinlichkeit. Dagegen zeigte sich, dass Arten, die als Imago überwintern, ein deutlich niedrigeres Risiko lokaler Extinktion haben als Arten, die als Larve oder Puppe den Winter überdauern (Abb. 3.24).

Vergleichen wir unsere Ergebnisse mit denen anderer Studien. Hilpert (1989) gibt für die von ihm untersuchten Hautflügler eines Eichen-Hainbuchen-

mischwaldes jährliche Artenaustausch-raten zwischen 10 und 15% an. Den Boer (1985) kalkulierte für Laufkäferpopulationen solche bis 8% und Harrison (1991) und Foley (1994) fanden bei Schmetterlingen jährliche Extinktionsraten von 1 bis 2%. Die obigen Ergebnisse stimmen also quantitativ mit den Werten früherer Arbeiten überein, zeigen darüber hinaus jedoch auch, wie sich Populationsdichten und Aussterbewahrscheinlichkeiten zueinander verhalten.

Aussterbewahrscheinlichkeiten wie die hier vorgestellten deuten auf ei-

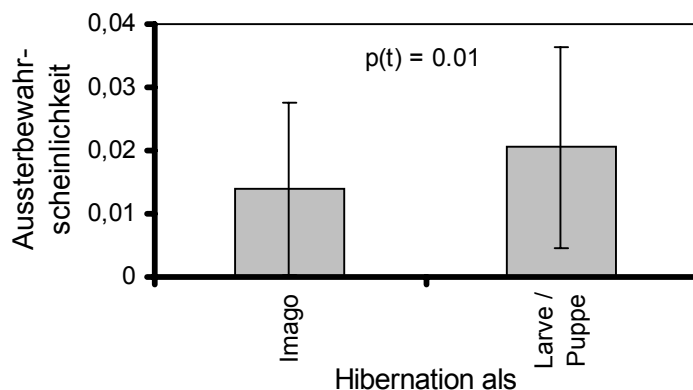


Abbildung 3.24: Parasitoidarten, die als Larve oder Puppe überwintern, haben ein größeres lokales Aussterberisiko als Arten, die dies als Imago tun.

nen permanenten Artenaustausch und einen kontinuierlichen Umbau der Gemeinschaftsstruktur hin. Wir müssen daher auch die gegenteilige Frage stellen, welche und wie viele Arten wir wohl jedes Jahr konstant auf der untersuchten Waldfläche antreffen werden? Dazu ein Blick auf Abb. 3.25. Sie zeigt die Zahl der Arten, die genau in einem, zwei, drei... Jahren gefangen wurden. 38,5% der Arten konnten nur in einem der Untersuchungsjahre nachgewiesen werden. Nur 2,8% waren in allen 8 Jahren vertreten. Die Abhängigkeit der Artenzahl von der Präsenz lässt sich sehr gut mittels einer Potenzfunktion der Form $S_t = S_1 t^z$ beschreiben. Diese hängt natürlich ganz stark von der Intensität ab, mit der in den einzelnen Jahren gefangen wurde. Aber sie hat

interessante Eigenschaften, die unabhängig von den eingesetzten Fangmethoden sind. Mehr Sammeljahre ließen erwartungsgemäß den Achsenabschnitt S_1 steigen. Der Exponent erwies sich dagegen als weitgehend konstant. Eine Analyse aller Kombinationen zwischen 5 und 8 Untersuchungsjahren ergab z-Werte zwischen -1,10 und -1,31. Damit können wir abschätzen, dass nur etwa 0,5 bis 0,1% der mittleren jährlichen Artenzahl konstant in dem untersuchten Waldstück zu finden sein wird (Ulrich 1998a). Das sind weniger als 5 Hautflüglerarten. Alle anderen sterben über kurz oder lang in dem Waldstück aus und müssen es wieder neu kolonisieren: bei den häufigsten Arten nach im Schnitt 125 Jahren, bei den selteneren schon nach wenigen Jahren.

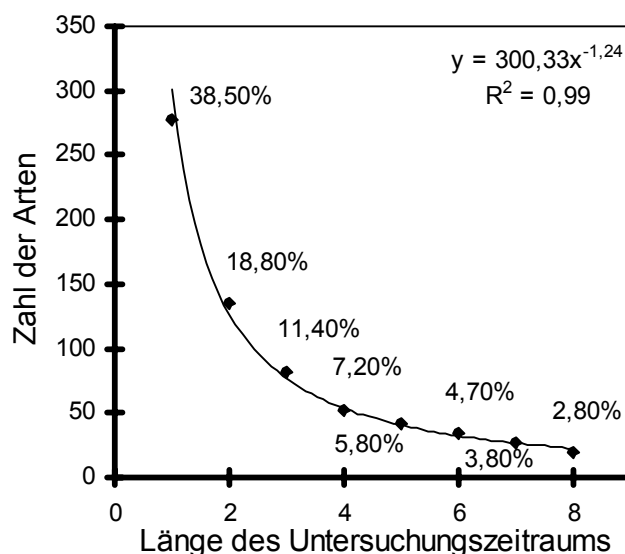


Abbildung 3.25: Die Zahl der Parasitoidarten, die in genau 1, 2, 3...8 Untersuchungsjahren gefangen wurde, nimmt exponentiell ab. Die Prozentsätze beziehen sich auf den Anteil an der Gesamtfuna.

4. Räumliche Verteilungsmuster

Im letzten Kapitel haben wir uns mit den Strukturen der Hautflüglergemeinschaften und zeitlichen Mustern beschäftigt. In diesem Kapitel soll es um Verteilungsmuster im Raum gehen. Das heißt, wir untersuchen, wie die Arten die verschiedenen Straten des Waldes, die Kronenregion, die Krautschicht und den bodennahen Bereich, besie-

deln, welche Aggregationsmuster vorkommen und welche Sonderstandorte und Mikrohabitate für sie von Bedeutung sind. Sonderstandorte im Wald, das sind vor allem die unmittelbare Umgebung der Buchenstämme, Totholz oder unterschiedliche pflanzensoziologische Areale.

4.1 Drei Straten des Waldes

4.1.1 Ein allgemeiner Überblick

Die Abb. 4.1 zeigt zunächst die Zahl der Parasitoidarten des Waldes aufgeschlüsselt nach Stratum und Parasitoidtyp (idio- oder koinobiontisch). Wir sehen, dass jede der drei Straten des Waldes über 100 Parasitoidarten beherbergt, wobei mit der Krautschicht wohl die geringste Zahl assoziiert ist. Diese Zahl bezieht sich auf den Gesamtfang, schließt also den jährlichen Artenaustausch mit ein. Eine jährliche Gesamtzahl von 300 bis 600 Arten bedeutet aber in jedem Fall auch, dass mindestens eine der drei Straten, vermutlich aber alle drei auch pro Jahr mehr als 100 Arten haben. Mit einem Stratum oder auch Sonderstandort assoziiert heißt im Folgendem in jedem Fall, dass bei den

Parasitoidarten dort die entsprechenden Wirte leben. Bei den Nichtparasitoiden ist damit der Lebensraum der Larven gemeint.

Nur wenige Parasitoide scheinen mit mehreren Straten, etwa der Kraut- und der Kronenschicht, assoziiert zu sein. Dies mag für die Zikadenparasitoide der Gattung *Aphelopus* und die Netzflüglerparasitoide der Gattung *Anacharis* gelten, obwohl die Mehrzahl der Wirte sicherlich in der Kronenschicht zu suchen ist.

Abb. 4.1 zeigt auch, dass in der Krautschicht und am Boden die Rate von Koinobionten zu Idiobionten etwa 3:1 beträgt, in der Kronenschicht ist der Anteil der Idiobionten deutlich höher.

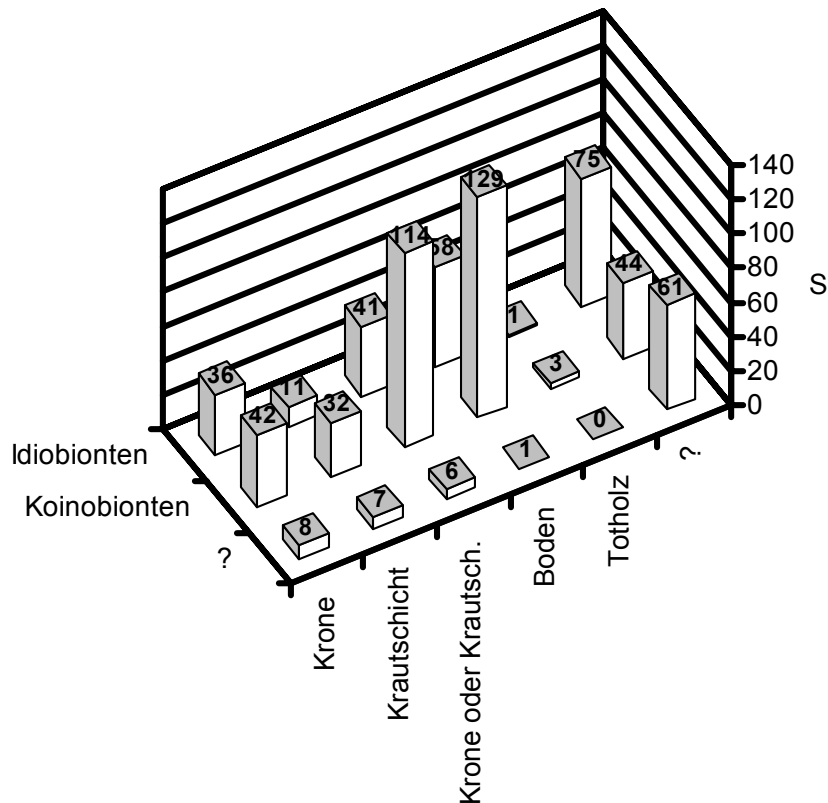


Abbildung 4.1: Die Parasitoidarten des Göttinger Waldes aufgeschlüsselt nach Parasitoidtyp und Stratum des Wirtsangriffs.

Der Grund ist die hohe Anzahl idiobiontischer Parasitoide von Minierern und von Hyperparasitoiden in der Kronenschicht.

Aufgenommen in die Abb. 4.1 und in einige folgende habe ich noch Arten die sicher und ausschließlich mit Totholz assoziiert sind. Allerdings konnte ich davon nur vier Arten nachweisen. Viele der bodenlebenden Parasitoidarten (so etwa die Arten der Brackwespengattung *Aspilota*) schlüpfen allerdings auch aus einem Buchenstubben (siehe unten) und aus Totholz eines Langzeitexperimentes, das dem Studi-

um der Sukzessionsfolge bei der Verrottung diene (Hövemeyer 1998, Ulrich und Hövemeyer in Vorbereitung). Diese Arten sind demnach sowohl an eine Wirtssuche in der Laubstreu als auch an Totholz angepasst.

Die Tabelle 4.1 zeigt die Artenzahlen und die Schlupfdichten der einzelnen Wirtsgilden in jeder der Straten. Wir sehen, dass die Parasitoide phytophager Insekten in der Kronenschicht artenreicher sind als in der Krautschicht. Das überrascht, ist doch die Kronenschicht ein homogenerer Raum als die Krautschicht mit seiner viel größeren Zahl an

Tabelle 4.1: Artenzahlen und mittlere Schlupfdichten (Ind. m⁻²a⁻¹) der parasitoiden Hymenopteren des Göttinger Waldes aufgeschlüsselt nach dem Stratum des Parasitoidangriffs.

Wirtsgilde	Boden		Kronenregion		Krautschicht		Kraut- oder Kronenschicht		Stratum unbekannt	
	Artenzahl	Schlupfdichte	Artenzahl	Schlupfdichte	Artenzahl	Schlupfdichte	Artenzahl	Schlupfdichte	Artenzahl	Schlupfdichte
Minierer	-	-	17	11	26	1	10	<1	-	-
Gallbildner	1	< 1	22	72	4	< 1	40	7	1	<1
Ektophytophage	19	2	13	2	8	< 1	56	4	12	1
Säftesauger	1	< 1	12	38	8	2	12	4	-	-
Saprophage	63	31	-	-	-	-	-	-	-	-
Mycetophage	82	6	-	-	-	-	-	-	-	-
Räuber	13	5	7	4	-	-	19	4	2	<1
Eier	5	18	4	7	2	2	10	1	24	7
Parasitoide	2	< 1	10	2	-	-	10	1	15	<1
Gilde Unbekannt	1	2	1	1	1	< 1	6	< 1	126	16
Alle Parasitoide	187	63	86	135	49	5	163	21	180	24

Pflanzenarten. So sind Parasitoide von Minierern in der Krautschicht relativ häufiger. Allerdings ist das Volumen der Kronenschicht deutlich größer als das der Krautschicht und wir können wohl in Analogie zu Arten – Areal-Kurven schließen, dass auch in diesem Fall dem Raum an sich eine größere Bedeutung bei der Artenzahl zukommt als der Heterogenität.

Die Vielzahl der vorangegangenen Daten macht es möglich, ein allgemeines Modell der Stratenauftteilung der Hautflüglerarten, vor allem der Parasitoide, zu erstellen. Dies habe ich in der folgenden Abb. 4.2 versucht. Wir sehen aus ihr, dass sich die Parasitoidarten in 8 grundsätzliche Phänologietypen einteilen lassen, wobei sich diese Einteilung vor allem über das Stratum und die Zahl der Generation ergibt.

Zunächst einmal ist zu erkennen, dass die weit überwiegende Mehrzahl der Arten in ihrem Lebenszyklus das Stratum wechselt. Oft erfolgt die Verpuppung am oder im Boden, während die Wirte in der Kraut- oder Kronenschicht leben. Von allen Arten, die mit der Krautschicht oder der Kronenregion assoziiert sind (297 Arten), sind nur etwa 10 bis maximal 20, d. h. 3 bis 6%, reine Kronenbewohner. Dazu kommen noch einmal etwa 20 Arten (6%), die sich bei ihrer zweiten oder Sommergeneration in der Kronenschicht verpuppen ohne das Stratum zu wechseln. Die große Mehrzahl der Arten (> 85%) wechselt bei jeder Generation vom Boden in die Kraut- oder Kronenschicht.

Zu den 8 Phänologietypen

1. Totholzlebende Insekten werden durch eine ganze Reihe relativ eu-

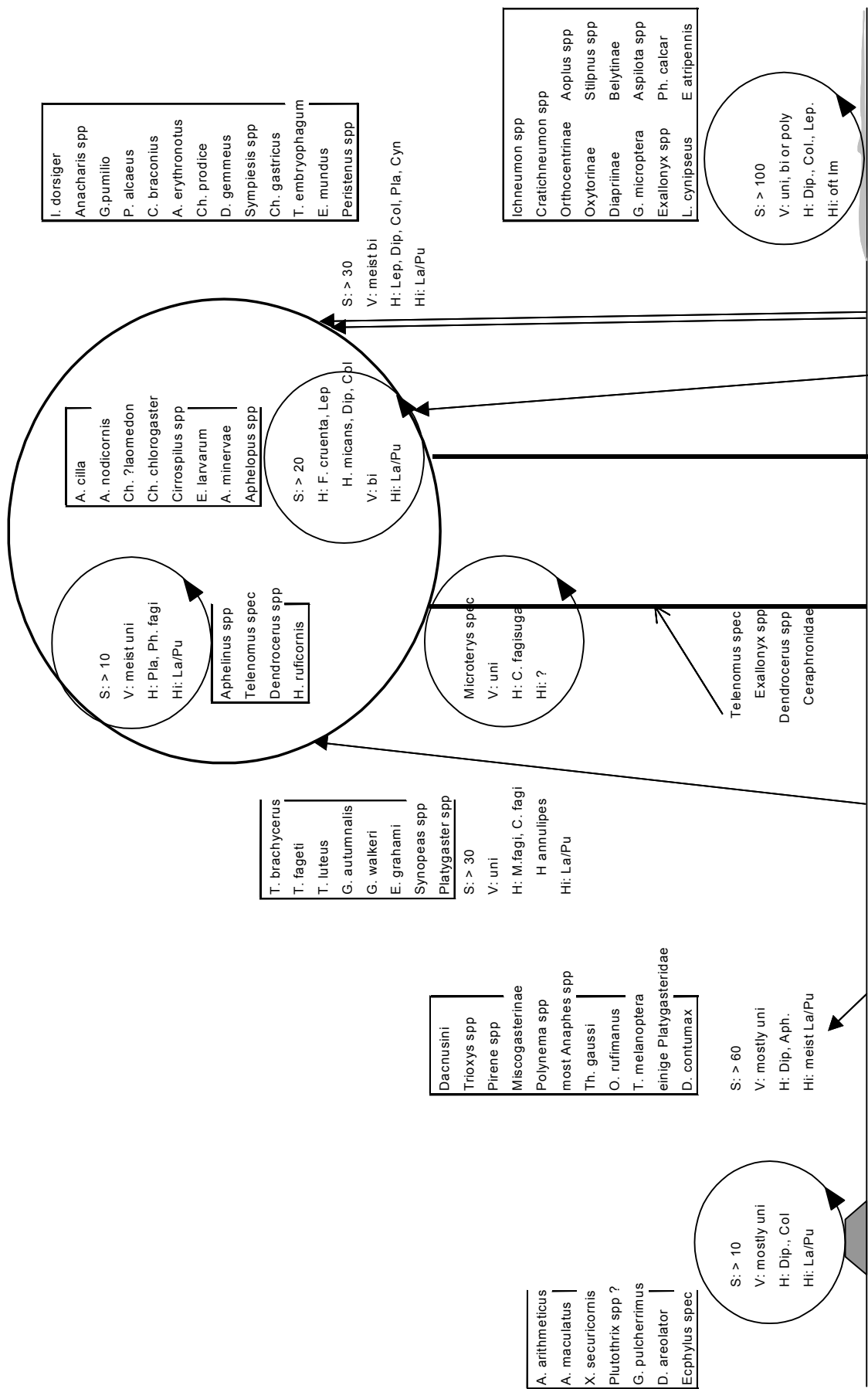


Abbildung 4.2: Ein Model zur Stratenauflteilung der Parasitoidarten des Göttinger Waldes. S: Artenzahl, V: Voltinismus

ryöcker Parasitoide befallen. Strikt mit Totholz assoziiert sind wohl nur zwei Arten aus der Eulophidengattung *Astichus* sowie die Ichneumonide *Xorides securicornis* und die Proctotrupide *Disogmus areolator*. Vielleicht gilt dies auch für die Arten der Gattung *Plutothrix* (Pteromalidae). Bei allen handelt es sich um Parasitoide von verschiedenen Holzkäfern. Alle Arten erreichten nur sehr geringe Schlupfdichten von deutlich unter 1 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$. Sie scheinen überwiegend univoltin zu sein und als Larve oder Puppe zu überwintern.

2. Die mehr als 60 Parasitoidarten, die sicher der Krautschicht zuzuordnen waren, sind ebenfalls in ihrer großen Mehrzahl univoltin und überwintern als Larve oder Puppe. Eine Ausnahme ist der polyvoltine Eiparasitoid *Anaphes dorcas* (Mymaridae), der fakultativ als Imago überwintern kann. Die meisten Arten attackieren Minierer (26 Arten), Säftesauger (8 Arten) oder Gallbildner (wahrscheinlich mehr als 20 Arten). Etwa 10 Arten sind Eiparasitoide.

3. Deutlich mehr als 100 Arten finden ihre Wirte am Boden oder in der Streuschicht. Sie sind ganz überwiegend bi- oder seltener auch polyvoltin. Bei 27 von ihnen konnte ich eine Überwinterung als Imago nachweisen, bei 21 eine als Larve oder Puppe. Beide Über-

winterungsformen scheinen daher etwa zu gleichen Anteilen vorzukommen. Am Boden ist der relative Anteil der Imagonalüberwinterer deutlich höher als in der Krautschicht oder der Region der Baumkronen.

4. Nur eine Art der Gattung *Microterys* (Encyrtidae) konnte eindeutig als Parasitoid von Wirten identifiziert werden, die mit Baumstämmen assoziiert sind. In diesem Fall ist der Wirt vermutlich die Schildlaus *Cryptococcus fagisuga* (Coccina). Die *Microterys*-Art ist univoltin und kein Stratenwechsler.

5. 10 bis 15 Arten parasitieren mit der Baumkrone assoziierte Neuroptera. Unter den Netzflüglern war *Hemerobius micans* (Hemerobiidae) mit etwa 2 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ in den Eklektoren am häufigsten (Ulrich 1987a). Die tatsächlichen Dichten dürften jedoch um einiges höher liegen. Ein weiterer ausschließlich mit der Kronenregion assoziierter Wirt ist die Blattlaus *Phyllaphis fagi*, die durch einige Aphidiinen (vor allem wohl *Trioxys macroceratus*), sowie durch Arten der Gattung *Aphelinus* (Aphelinidae) und möglicherweise auch durch Hyperparasitoide der Gattung *Dendrocerus* (Megaspilidae) befallen wird. Die Parasitoide sind überwiegend univoltin und überwintern als Larve oder Puppe.

6. Die Arten der drei folgenden Ty-

pen wechseln bei jeder Generation ihr Stratum vom Boden zur Kronenregion. Mehr als 30 Parasitoidarten von Gallbildnern sind alle univoltin und überwintern als Larve oder Puppe. In dieser Gruppe finden sich die Arten mit den höchsten Schlupfdichten (über 100 Ind. m⁻²a⁻¹) und gleichzeitig mit sehr hohen Populationsschwankungen (*Tetrastichus brachycerus*, *Gastrancistrus walckeri*, *Synopeas* spec.).

7. Überwiegend zwei Generationen pro Jahr haben die mehr als 30 Parasitoidarten minierender oder ektophytophager Wirte und die Eiparasitoide,

die mit der Kronenschicht assoziiert sind. Die meisten von ihnen verpuppen sich am oder im Boden. Nur zwei Arten (*Trichionotus flexorium* (Ichneumonidae) und eine *Telenomus*-Art (Scelionidae) überwintern als Imago.

8. Im letzten Typ sind mehr als 20 Arten vereint, die ebenfalls im oder am Boden überwintern, jedoch eine zweite Generation hervorbringen, die ihren Lebenszyklus in der Kronenregion vollendet, ohne das Stratum zu wechseln. Die meisten dieser Arten befallen Minierer oder Säftesauger. Alle überwintern als Larve oder Puppe.

4.1.2 Die Krautschicht als Beispiel

Im vorigen Kapitel hatten wir uns einen allgemeinen Überblick über die Strataaufteilung der Hymenopteren gemacht und gesehen, dass wir die Arten anhand ihrer Phänologie in 8 verschiedenen Grundtypen einteilen können. Wir sahen, dass die weit überwiegende Mehrzahl der Arten in einer oder mehreren Phasen ihres Lebenszyklus das Stratum vom Boden zur Kraut- oder zur Kronenschicht wechselt. Dass heißt, sie passieren in jedem Fall die Krautschicht, die damit so etwas wie eine Zwischenschicht darstellt, die passiert werden muss. Ihr kommt damit

nicht nur eine Bedeutung als Ort der Wirtssuche zu sondern auch als Ort, wo mögliche Fressfeinde lauern, abgestorbene oder verwesende Pflanzenteile potentiellen Wirten der Bodenregion Nahrung geben oder aber wo Nahrung in Form von Pollen oder Nektar vorhanden ist. Bei letzterem sollte man bedenken, dass viele Parasitoidadulti entweder gar keine Nahrung mehr zu sich nehmen, oder aber Körpersaft ihrer Wirte aufsaugen (siehe Jervis und Kidd 1986 für einen Überblick). Es scheint daher angebracht, die Rolle der Krautschicht etwas genauer zu beleuchten.

Tabelle 4.2: Die Artenzahlen der Parasitoide verschiedener Straten des Göttinger Waldes differieren in den Jahren 1983 bis 1985 zwischen Arealen, auf denen vorher die Krautschicht entfernt worden war und solchen, die als Kontrollareale mit normaler Krautschicht dienten.

Stratum der Parasitoide	1983		1984		1985	
	Kontrolle	Krautfrei	Kontrolle	Krautfrei	Kontrolle	Krautfrei
Boden	38	27	18	14	19	19
Krautschicht	4	2	1	0	2	0
Kronenregion	39	21	20	29	24	28

Zwischen 1983 und 1985 wurde ein 100 m² großes Areal mit Schlupffallen beprobt, auf dem vorher zwei Jahre lang die Krautschicht entfernt worden war (Hövemeyer 1985, Stippich 1986).

Natürlich sollten Parasitoide mit Wirten in der Krautschicht auf der Fläche ohne diese fehlen. Die Tabellen 4.2 und 4.3 zeigen dies auch ganz deutlich.

Ansonsten aber ergibt sich ein sehr uneinheitliches Bild. Die Artenzahlen der Parasitoide mit Wirten am Boden oder in der Kronenregion ähneln einander. Bei den Schlupfdichten jedoch zeigen sich Unterschiede. Bei den bodenlebenden Arten ergaben sich leicht niedrigere Schlupfdichten, hervor-

gerufen vor allem durch das weitgehende Fehlen der Parasitoide von Staphyliniden (*Exallonyx* spp.) (Ulrich 1988). Auch Parasitoide von Buckelfliegen (vor allem die Arten der Brackwespengattung *Aspilota*) schlüpften in geringerer Dichte, wie dies Hövemeyer (1985) auch für ihre Wirte, die Buckelfliegen selbst, berichtet.

Parasitoide mit Wirten in der Kronenschicht dagegen erreichten auf der Krautfreifläche deutlich höhere Abundanzen. Eine Analyse auf Artniveau zeigt, dass dies vor allem durch zwei hochabundante Arten hervorgerufen wurde, die auch auf Flächen mit manipulierter Laubauflage ein abweichendes

Tabelle 4.3: Schlupfdichten der Parasitoide verschiedener Straten des Göttinger Waldes (Ind. m⁻²a⁻¹) differieren in den Jahren 1983 bis 1985 zwischen Arealen, auf denen vorher die Krautschicht entfernt worden war und solchen, die als Kontrollareale mit normaler Krautschicht dienten. Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$, zweiseitiger t-Test) zur Kontrolle sind fett markiert.

Stratum der Parasitoide	1983		1984		1985	
	Kontrolle	Krautfrei	Kontrolle	Krautfrei	Kontrolle	Krautfrei
Boden	60 ± 12	23 ± 5	113 ± 82	29 ± 14	34 ± 11	43 ± 13
Krautschicht	5 ± 2	1 ± 1	2 ± 4	0	3 ± 5	0
Kronenregion	218 ± 59	356 ± 56	910 ± 164	584 ± 93	204 ± 39	438 ± 178
ohne <i>Eretmocerus mundus</i>	119 ± 40	193 ± 50				
ohne <i>Synopeas</i> GW1			252 ± 67	274 ± 65	128 ± 27	125 ± 28

Verhalten zeigten, die Aphelinide *Eretmocerus mundus* und die Platygasteride *Synopeas* GW1. Erstere Art befällt Mottenschildläuse, die zweite Gallmücken. Beide schlüpften auf der Krautfreifläche, wie auch auf einer Fläche ohne Laubauflage in extremer Dichte (vgl. das folgende Kapitel 4.2.1). In ähnlichem Maße gilt dieser Befund auch für zwei weitere Parasitoide von Gallmücken mit Wirten in der Kronenregion, der Eulophide *Tetrastichus brachycerus* und der Pteromalide *Gastrancistrus walkeri*. Bei allen übrigen Arten ließen sich keine deutlichen Unterschiede zwischen beiden Flächen feststellen.

Warum reagieren diese Arten, mit sehr unterschiedlichen Wirten, anders als die übrigen Parasitoide der Kronenregion? Leider liegen über andere wichtige Tiergruppen, vor allem räuberische, auf der Krautfreifläche keine Daten vor, doch ist man versucht, das Ergebnis mit eben diesen Räuberdichten und einem

dichteabhängigen Antwortverhalten gegenüber den in diesen drei Jahren außergewöhnlich abundanten Arten in Verbindung zu bringen (Stichwort ‚prey-switching‘). Wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, waren nämlich die Räuberdichten, vor allem die der Spinnen, auf der Streufreifläche deutlich erniedrigt, die Spinnendichten von Kontrolle und Krautfrei glichen sich dagegen nach Stippich (1986) mehr oder weniger.

Insgesamt zeigt sich jedoch, dass ein so wesentlicher Eingriff, wie die Entfernung der Krautschicht auf die Zahl der Arten und die Schlupfdichte einen nur geringen Einfluss hat. Die Mehrzahl der Arten findet nicht in der Krautschicht ihre Wirte und diese interagieren, mit den genannten Ausnahmen, offensichtlich nur gering mit der Krautschicht als Strukturelement oder den in ihr lebenden Arten, vor allen den räuberischen.

4.2 Der Raum als Ort der Wirtssuche

Der Wald wird nicht nur beherrscht durch seine Aufteilung in Straten. Wichtig ist natürlich auch die räumliche Verteilung von Ressourcen, Strukturelementen, Lichtinseln und Freiflächen oder Mikrostandorten. Für die Hautflügler seien in diesem Zusammenhang vor allem die unmittelbare Umgebung der Baumstämme, Baumrinde, Totholz, Pilze oder Moospolster als Mikrostandorte genannt. Ein wichtiges Strukturelement für Stratenwechsler, und das ist, wie wir sahen, die große Mehrzahl aller Arten,

die Laubschicht, die einen potentiellen Einfluss auf den Wirtsangriff am Boden hat, aber auch eine mögliche Schutzfunktion vor Räubern oder das Gegenteil darstellt, eine Schicht hoher Räuberdichte. In den folgenden drei Unterkapiteln möchte ich Untersuchungen über den Einfluss der Laubstreu besprechen sowie die Ergebnisse von Fängen dreier Mikrostandorte, der Umgebung der Buchenstämme, Totholz, und der Buchenstämme selbst.

4.2.1 Die Laubstreu

Laubstreu hat in einem Wald nicht nur die Funktion einer Nahrungsressource für die Zersetzergemeinschaft, für allem für Regenwürmer (Schaefer 1996a). Sie ist auch und vor allem ein wichtiges Strukturelement, dass vielen Tieren, insbesondere Räubern, ein Lückensystem und damit Mikrostandorte schafft (Poser 1991). Sie beeinflusst darüber hinaus entscheidend das Mikroklima im Oberboden (Ulrich 1988). Welchen Einfluss hat nun die Laubstreu auf Arten einer noch höheren trophischen Ebene, den Parasitoiden?

Um diese Frage zu beantworten, habe ich die Fänge auf Flächen zweier Großversuche zur Streumanipulation im Göttinger Wald ausgewertet, Flächen auf denen über 5 Jahre die Laubschicht entfernt wurde (sog. Streufreiflächen), Flächen auf denen ebenfalls 5 Jahre lang eine zu Beginn auf das fünffache erhöhte Laubschicht lag (sog. Streuvermehrungsflächen), sowie Flächen auf denen in einem Kurzzeitversuch die Laubaufgabe verfünffacht oder abgeräumt wurde. Die Versuche sind detailliert beschrieben in Ulrich (1988,

Tabelle 4.4: Artenzahlen und Schlupfdichten bei den einzelnen Parasitoidgilden auf den Flächen des Streuexperimentes 1983 bis 1986.

Parasitoide von	1983										1984									
	Kontrolle					Laubfrei					Kontrolle					Laubfrei				
	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte
Minierern	13	22	5	9	17°	6	17	20	6	3	4	5	5	5	6	7	5	6	7	5
Gallbildnern	15	86	40	12	190°	67	15	75	14	13	880	163	12	1048°	214	13	369°	79		
Ektophytophagen	15	8	3	14	10°	3	20	11°	4	3	3	3	2	2	3	3	3	3		
Säftesaugern	7	110	43	9	25°	5	10	823°	116	5	21	9	6	18	10	5	18	12		
Saprophagen	14	30	9	11	14°	11	14	41°	14	8	50	20	9	74	53	9	34	19		
Mycetophagen	6	3	2	6	5	3	10	5	3	1	2	4	1	2	4	3	2	3		
Räubern	14	13	4	12	13	4	11	11	6	6	10	7	3	5	4	6	10	6		
Hyperparasitoiden	7	8	3	8	11	5	4	4°	2	1	5	5	3	6	4	3	3	3		
Eiparasitoiden	12	17	8	12	18	7	12	26°	14	5	65	83	5	14	8	5	14	8		
Wirte in der Kraut- oder Kronen- schicht	62	234	59	60	258°	68	72	948°	118	27	920	164	32	1104°	216	34	411°	80		
Wirte am Boden oder in der Streu	38	60	12	29	41°	13	36	70°	18	18	113	82	14	82	54	20	52°	21		
Stratum unbekannt	26	26	6	30	26	6	32	22°	5	15	45	32	11	28	16	14	30	12		
Alle Parasitoide	126	319	61	119	324	69	140	1041°	119	60	1078	186	57	1214°	223	68	493°	84		

Parasitoide von	1985										1986									
	Kontrolle					Laubfrei					Kontrolle					Laubfrei				
	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte	S.A.	S	S	Dichte
Minierern	8	36	13	5	7°	5	9	49	13	16	31	6	9	15°	3	12	25°	8		
Gallbildnern	17	167	37	10	243°	46	13	154	28	21	72	12	17	58°	20	19	67	14		
Ektophytophagen	8	7	5	0	0	0	2	2	2	23	11	3	12	40°	61	18	8°	3		
Säftesaugern	1	1	2	3	6	5	1	2	4	9	12	6	6	8	3	5	4°	2		
Saprophagen	7	18	9	5	25	10	12	77°	31	25	87	19	15	23°	7	21	91	32		
Mycetophagen	4	4	3	0	0	0	8	31°	20	18	15	5	10	7°	3	13	16	9		
Räubern	4	6	3	2	5	4	5	6	4	17	44	8	9	15°	4	14	18°	5		
Hyperparasitoiden	2	3	3	2	2	2	1	2	4	6	5	2	8	4	2	3	2°	1		
Eiparasitoiden	6	24	18	5	8°	5	4	66	71	16	102	33	10	53°	23	14	39°	14		
Wirte in der Kraut- oder Kronen- schicht	35	217	40	24	265°	47	26	206	31	80	168	18	53	140°	65	60	111°	15		
Wirte am Boden oder in der Streu	19	34	11	7	27	10	29	173°	73	65	155	24	38	48°	10	52	152	37		
Stratum unbekannt	14	101	28	10	27°	10	11	135°	45	44	107	30	25	57°	25	34	37°	8		
Alle Parasitoide	68	352	50	41	319°	49	66	514°	92	189	431	42	116	245°	70	146	299°	40		

1998c), Poser (1991) und Hövemeyer (1992a).

Wenden wir uns zunächst der langfristigen Auswirkung einer Streumanipulation zu. Eine Reduzierung der Laubauflage führt zu einer entsprechenden Abnahme der Zahl der Parasitoide. Dies betrifft allerdings nur Arten die ihre Wirte am Boden finden. Ihre Artenzahl sowie die mittleren Schlupfdichten waren zum Teil reduziert (Tabelle 4.4 auf der vorhergehenden Seite). Das gilt jedoch nicht für Arten, die ihre Wirte in der Kronen- oder Krautschicht finden und die als Stratenwechsler im oder am Boden überwintern oder sich verpuppen. Ihre Schlupfdichten waren auf den Streufreiflächen im Mittel sogar höher

als auf den Kontrollarealen. In jedem Fall aber wurde durch die Streumanipulation die Zahl der Arten reduziert. Die Streuauflage beeinflusst also die Biodiversität.

Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang das Verhalten von vier Parasitoiden der Buchengallmücke *Contarinia fagi*: *Gastrancistrus walkeri*, *Tetrastichus brachypterus*, *Platygaster* GW2 und *Synopeas* GW 1). Sie und ihr Wirt (Hövemeyer 1985) erreichten 1983 bis 1985 auf der Streufreifläche extrem hohe Dichten im Vergleich zur Kontrolle. Man ist versucht zu vermuten, ein solches Verhalten mit der deutlich reduzierten Zahl von Räubern, insbesondere Spinnen (Stippich 1986) und Hundertfü-

Tabelle 4.5: Siedlungsdichten (Eklektordichten) wichtiger Wirtsgruppen und Räuber auf den Flächen eines Kurzzeit- und Langzeitexperimentes zur Laubstreumanipulation 1986. Bei der Kurzzeitmanipulation wurde im Frühling die Streu auf 4 Flächen abgeräumt (vgl. Ulrich (1988, 1998c) für eine detaillierte Beschreibung des Experimentes und ab Mitte Juli mit Eklektoren beprobt. Signifikante Unterschiede zwischen Experimental- und Kontrollflächen: °: $p(t) < 0,05$ oder °°: $p(t) < 0,01$.

Gilde	Kurzzeitmanipulation Ind. /m ²			Langzeitmanipulation Ind. /m ²		
	Kontrolle	Laubfrei	5-fach	Kontrolle	Laubfrei	5-fach
Araneida	63 ± 5	53 ± 24	64 ± 47	116 ± 20	67 ± 22°°	143 ± 26°°
Carabidae	4 ± 3	3 ± 2	2 ± 2	8 ± 6	6 ± 3	9 ± 8
Räub. Staphylinidae	19 ± 2	10 ± 8°	19 ± 9	-	-	-
Curculionidae	33 ± 13	26 ± 7	21 ± 7°	48 ± 20	51 ± 25	32 ± 17°°
Microlepidoptera	7 ± 2	5 ± 2	9 ± 3	13 ± 3	7 ± 3°°	9 ± 3°
Macrolepidoptera	2 ± 1	3 ± 1	3 ± 3	9 ± 4	4 ± 1°°	10 ± 2
Cecidomyiinae	20 ± 6	20 ± 11	20 ± 2	139 ± 73	342 ± 156°°	304 ± 131°°
Phoridae	265 ± 94	133 ± 50°	124 ± 26°°	333 ± 112	95 ± 30°°	206 ± 54°°
Mycetophilidae	10 ± 7	8 ± 6	2 ± 2°	11 ± 7	3 ± 3°°	9 ± 5
Fanniidae	2 ± 2	2 ± 1	5 ± 4	3 ± 2	1 ± 1°	3 ± 2
Sphaeroceridae	13 ± 12	4 ± 3°	4 ± 4°	13 ± 12	< 1°°	6 ± 3

Tabelle 4.6: Spearmans Rangkorrelationskoeffizienten $r(S)$ zwischen den Artenrängen der Flächen mit veränderter Laubstreu und der Kontrolle zeigen deutliche Strukturveränderungen nach einer Manipulation der Laubauflage an.

Parasitoide von	1983				1986			
	Laubfrei		5-fach		Laubfrei		5-fach	
	$r(S)$	$p(t)$	$r(S)$	$p(t)$	$r(S)$	$p(t)$	$r(S)$	$p(t)$
Minierern	0,62	0,001	0,33	0,12	0,82	<0,0001	0,82	<0,0001
Gallbildnern	0,51	0,03	0,68	0,001	0,33	0,05	0,47	0,004
Ektophytophagen	0,22	0,23	-0,07	0,71	-0,05	0,76	0,25	0,15
Säftesaugern	0,64	0,02	0,64	0,02	0,29	0,45	0,49	0,15
Räubern	0,50	0,03	0,29	0,25	0,18	0,43	0,70	0,0004
Mycetophagen	0,45	0,15	-0,17	0,60	-0,32	0,10	0,05	0,81
Saprophagen	0,32	0,18	0,45	0,04	0,51	0,007	0,74	<0,0001
Eiern	0,19	0,94	0,44	0,06	0,69	0,002	0,86	<0,0001
Parasitoiden	0,18	0,60	0,38	0,24	0,02	0,96	0,49	0,10

ßern (Poser 1991) in Verbindung zu bringen (Tabelle 4.5), wie dies auch Hövemeyer im Fall der Dipteren annimmt (Hövemeyer 1985). Wie stark Räuber, vor allem Spinnen, den Schlupf von Insekten beeinflussen können, mag die Arbeit von Kajak (1978) verdeutlichen, die berichtet, dass bis zu 37% aller schlüpfenden Dipteren einer Wiese von Spinnen abgefangen wurden. Der zusätzliche Einfluss der wichtigsten Räubergruppe des Waldes, den Lithobiiden kann nur vermutet werden.

Der Wegfall der Laubauflage hatte einen erheblichen Einfluss auf das Mikroklima des Oberbodens. Er war deutlich trockener und die saisonalen Temperaturschwankungen waren stärker ausgeprägt (Ulrich 1988). Obwohl eine klare Auswirkung solcher veränderter mikroklimatischer Variablen, das heißt in diesem Fall eines ausgeprägteren mikroklimatischen Stresses, nicht direkt

gemessen werden können, so ist es doch wahrscheinlich dass die direkte Schneeeauflage im Winter oder trockenere Verhältnisse im Sommer die Mortalitätsraten beeinflussen sollten. Das heißt für Parasitoide, die das Stratum wechseln (vom Boden zur Kronenschicht) eine mögliche Kompensation gegensätzlicher Einflussfaktoren: höherer Klimastress und geringere Wirtsdichten auf der einen Seite und geringerer Feinddruck auf der anderen. Letzterer Faktor sollte vor allem die Schlupfdichten beeinflussen, ersterer auch die Struktur der Parasitoidgemeinschaft und die Zahl der Arten. Tatsächlich nahmen auf der Streufreifläche bei allen Gilden die Artenzahlen von 1983 bis 1986 kontinuierlich ab, während die Schlupfdichten weniger eindeutige Trends zeigten.

Auch die Struktur der Parasitoidgemeinschaft änderte sich auf den

Streufreiflächen. (Tabelle 4.6). Nimmt man als Maß für solche Änderungen den Koeffizienten der Rangkorrelationen der Dichten zwischen Kontrolle und Streufrei (Lawton 1984) so sehen wir, das in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle beide Flächen signifikante Strukturunterschiede zeigen. 8 der 18 Rangkorrelationen sind signifikant, was bedeutet, das die relativen Dichten der Arten auf den Kontroll- und den Streufreiflächen sich deutlich unterschieden. In allen Fällen sind die entsprechenden Korrelationskoeffizienten niedrig und liegen mit zwei Ausnahmen unter 0,6.

Welchen Effekt hat nun die Erhöhung der Laubauflage? Betrachten wir die Schlupfdichten, so sehen wir einen generellen Trend zu höheren Dichten auf den Flächen der Laubvermehrung. Allerdings sehen wir auch, das Parasitoide, die ihre Wirte am Boden oder in der Streu finden, stärker beeinflusst wurden als die Parasitoide mit Wirten in anderen Straten. Dies mag mit entsprechenden Änderungen der Dichten ihrer potentiellen Wirte zusammenhängen (Tabelle 4.5).

Natürlich reagierten auch räuberische Arthropoden auf die Laubmanipulation. Ihre Abundanzen stiegen auf den Flächen mit erhöhter Laubauflage, bei den Spinnen um 50% (Stippich 1986),

bei den Lithobiiden um 40% (Poser 1991). Und so können wir, entsprechend der obigen Argumentation, die geringeren Schlupfdichten bei einigen Parasitoidgilden (den Eiparasitoiden und den Parasitoiden von Minierern, Gallbildnern und Räubern) wohl mit einem erhöhten Räuberdruck in Verbindung bringen.

Anders als auf den Streufreiflächen ergaben sich zwischen Streuvermehrung und Kontrolle keine wesentlichen Änderungen in der Gemeinschaftsstruktur. Eine Ausnahme bildeten die Parasitoide von Dipteren, was darauf hindeutet, dass sie am sensibelsten auf Änderungen von Strukturelementen wie der Laubstreu reagieren.

Wir haben oben gesehen, dass sich auf den Flächen der Streuverminderungen die Gemeinschaftsstruktur der Parasitoidgilden änderte. In welche Richtungen gingen diese Änderungen. Dazu zeigt die Abb. 4.3 auf der nächsten Seite die Schlupfdichten und die Artenzahlen auf den Experimentalflächen aufgeschlüsselt nach der Phänologie der Arten und dem Parasitoidtyp. Wir sehen, dass eine verringerte Laubauflage den relativen Anteil koinobiontischer Endoparasitoide verringert. Auf diesen Flächen schlüpften auch relativ mehr Arten, die als Larve oder Puppe über-

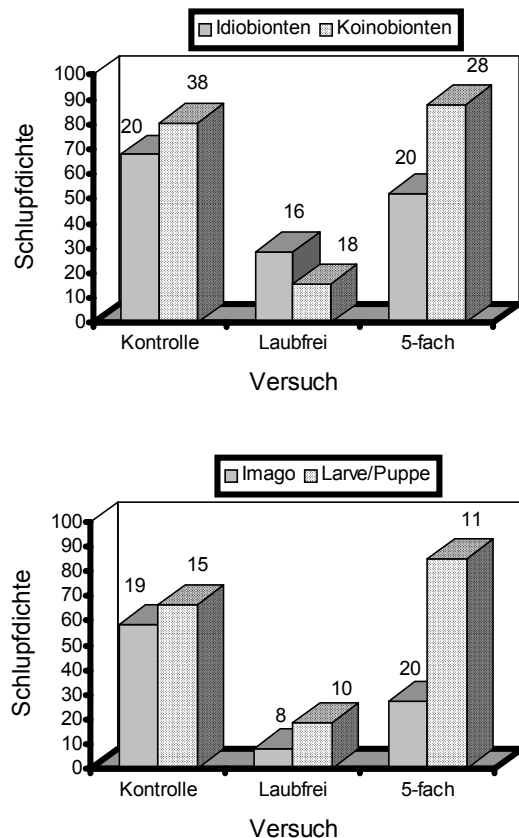


Abbildung 4.3: Schlupfdichten der parasitoiden Hautflügler ($\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$) auf Flächen mit unterschiedlich hoher Streuschicht (Kontrolle, ohne Streuauflage, mit 5-facher Streuauflage) in Beziehung zum Parasitoidtyp und zur Art der Überwinterung. Angegeben sind auch die entsprechenden Artenzahlen.

wintern. Eine Streuvermehrung dagegen verringert die Zahl der Imaginalüberwinterer und Idiobionten. Da beide Faktoren, Überwinterung als Imago und idiobiontischer Parasitoidtyp, miteinander positiv korreliert sind (vgl. Kapitel 3.1) scheint vor allem die Art der Überwinterung für die veränderte Gemeinschaftsstruktur verantwortlich zu sein. Vielleicht schafft das erhöhte Angebot

von Strukturelementen auf den Vermehrungsflächen zusätzliche Überwinterungsorte, während der erhöhte Klimastress auf den Streufreiflächen eine Hibernation dort erschwert.

Ein Blick auf die relativen Schlupfdichten (Abb. 4.3) zeigt überraschenderweise einen gegenläufigen Trend: erhöhte Abundanzen von Larvalüberwinterern auf den Streuvermehrungsflächen, relativ niedrigere auf den Flächen ohne Laubauflage. Es scheinen also artspezifische Unterschiede eine wesentliche Rolle zu spielen. So sanken auf den Vermehrungsflächen vor allem die Dichten von zwei häufigen idiobiontischen Larvalüberwinterern, den Diapriiden *Basalys pedisequa* und *Trichopria evanescens*, sowie den Mymariden *Litus cynipseus* und *Eustochus atripennis* um mehr als die Hälfte. Die beiden letzteren Arten überwintern wohl als Imago, was bedeutet, dass in ihrem Fall eine dickere Laubauflage weniger geeignet für eine Überwinterung ist.

Das oben beschriebene Experiment zur Manipulation der Laubauflage veränderte eine ganze Reihe von Faktoren gleichzeitig. Um festzustellen, welchen Einfluss die Laubauflage auf die Wirtsfindung hat, ohne das deren Entfernung oder Vermehrung gleichzeitig vor allem das Mikroklima oder die

Tabelle 4.7: Artenzahlen und Schlupfdichten (Ind. m⁻²) parasitoider Hymenopteren weichen auf Flächen mit einer kurzfristigen Laubmanipulation im Frühling im Sommer deutlich von denen auf entsprechenden Kontrollflächen ab.

Gilde	Kontrolle		Laubfrei		5-fach	
	S	Dichte	S	Dichte	S	Dichte
Eiparasitoide mit Wirten am Boden	4	26 ± 11	4	22 ± 17	3	55 ± 47
Andere Eiparasitoide	10	39 ± 18	6	20 ± 20°	8	8 ± 5°°
Parasitoide von Ektophytophagen	9	5 ± 1	4	3 ± 2°	4	3 ± 1°°
Parasitoide von Minierern	9	12 ± 3	8	9 ± 3°	6	5 ± 2°°
Parasitoide von Gallbildnern	13	35 ± 8	12	18 ± 8°°	10	20 ± 5°°
Parasitoide von bodenlebenden Räubern	6	9 ± 3	8	17 ± 5°°	6	10 ± 3
Andere Parasitoide von Räubern	9	26 ± 4	6	12 ± 3°°	7	10 ± 4°°
Parasitoide von Säftesaugern	6	4 ± 2	7	5 ± 2	7	2 ± 1°
Hyperparasitoide	4	3 ± 2	6	2 ± 1	7	2 ± 1
Parasitoide von Mycetophagen	10	7 ± 4	8	5 ± 3	5	6 ± 3
Parasitoide von Saprophagen	22	53 ± 11	15	54 ± 13	17	28 ± 8°°
Parasitoide mit Wirten in der Kraut- oder Kronenschicht	47	95 ± 12	41	56 ± 9°°	42	50 ± 9°°
Parasitoide mit Wirten am Boden	48	99 ± 14	37	100 ± 18	36	103 ± 48

Bodenstruktur verändert, konnten Schlupfdaten kurzfristiger Laubmanipulationen herangezogen werden (Ulrich 1988, 1998c). Die Tabelle 4.7 zeigt, dass eine Manipulation der Laubauflage im Frühling deutlich Auswirkungen auf den Schlupf der Sommergeneration hat. Eine Entfernung der Streuschicht verringerte die Abundanzen von Parasitoiden von Ektophytophagen, Gallbildnern, Minierern und die der Eiparasitoide deutlich. Dieses Ergebnis lässt sich nur teilweise durch eine mögliche gleichzeitige Entfernung der Wirte mit der Entfernung der Laubauflage erklären, da die meisten Arten zur Verpuppung in den Boden wandern. Gleichzeitig produzieren fast alle Parasitoide von Minierern und die Eiparasitoide zwei Generationen pro Jahr, sollten also von der Manipulation

nicht beeinflusst werden. Dies wird durch die Schlupfdichten der potentiellen Wirte bestätigt, sie erreichten normale Dichten (Tabelle 4.5 auf Seite 128).

Die Erhöhung der Laubschicht bewirkte bei den meisten Parasitoidgilden eine deutliche Abnahme der Schlupfdichte (Tabelle 4.4 auf Seite 127). Dies ist vor allem merklich bei den Arten, die ihre Wirte in der Kronen- oder Krautschicht finden. Bodenlebende Parasitoidarten waren weit weniger durch die Laubmanipulation beeinflusst. Dies deutet auf eine bessere Adaptation dieser Arten an unterschiedliche Laubangebote hin.

Natürlich ist die Schlupfdichte der Parasitoide von einer Vielzahl potentieller Einflussfaktoren abhängig, etwa den

Tabelle 4.8: Eine Kovarianzanalyse zur Abhängigkeit von Wirts- und Parasitoidpopulationen von wichtigen biotischen und abiotischen Faktoren deutet an, dass potentielle Wirte eher auf die Streuauflage reagieren als ihre Parasitoide.

Unabhängige Variable	Kovariat	R ²	p(F)	Varianzaufklärung der Laubstreu	
				%	p(F)
<i>Aspilota</i> 2	Bodentiefe, Dichte der Phoridae	0,73	0,004	21	0,09
<i>Aspilota</i> 23	Bodentiefe, Dichte der Phoridae	0,49	0,12	44	n.s.
<i>Aspilota</i> 5	Bodentiefe, Dichte der Phoridae	0,37	0,33	15	n.s.
<i>Aspilota</i> spp.	Bodentiefe, Dichte der Phoridae	0,45	0,18	30	n.s.
<i>Glauraspidia microptera</i>	Bodentiefe, Dichte der Phoridae	0,44	0,2	30	n.s.
<i>Basalys abrupta</i>	Bodentiefe, Dichte der Phoridae, Fanniidae, Sphaeroceridae	0,76	0,01	63	0,004
<i>Basalys pedisequa</i>	Bodentiefe, Dichte der Phoridae, Sphaeroceridae	0,62	0,03	48	0,03
<i>Trichopria evanescens</i>	Bodentiefe, Dichte der Phoridae	0,71	0,005	7	n.s.
Alle Parasitoide von Saprophagen	Bodentiefe, Dichte von saprophagen Brachycera	0,57	0,18	19	n.s.
Alle Parasitoide von Mycetophagen	Bodentiefe, Dichte der Mycetophilidae	0,32	0,46	12	n.s.
<i>Exallonyx quadriceps</i>	Bodentiefe, Dichte räuberischer Staphyliniden	0,5	0,12	5	n.s.
Alle Parasitoide von Staphyliniden	Bodentiefe, Dichte räuberischer Staphyliniden	0,6	0,03	31	0,09
Mycetophilidae	Bodentiefe	0,55	0,03	20	n.s.
Phoridae	Bodentiefe	0,66	0,003	17	n.s.
Sphaeroceridae	Bodentiefe	0,58	0,02	34	0,07
Fanniidae	Bodentiefe	0,67	0,003	66	0,01
Räuberische Staphylinidae	Bodentiefe	0,69	0,002	31	0,03

Schlupfdichten der Wirte, den Dichten der vorangegangenen Generation, dem Mikroklima oder Wetterverhältnissen. Ist es möglich diese Faktoren, zusammen mit dem Effekt der Laubauflage zu separieren? Die Tabelle 4.8 zeigt für wichtige bodenlebende Parasitoidarten die Ergebnisse einer Kovarianzanalyse der Schlupfdichten über die Experimentalflächen und der Kontrolle, in die die Schlupfdichten, die Dichten der potentiellen Wirtsgruppe, die mittlere Bodentiefe und die Laubauflage als Faktoren

eingingen (Ulrich 1988, 1998c). Wir sehen, dass bei allen Wirtsgruppen, aber auch bei der Mehrzahl der Parasitoide diese Faktoren die gefundenen Unterschiede zwischen den drei Streuauflagehöhen erklären. Im Falle der Parasitoide ist dies vor allem die Dichte der potentiellen Wirte, was natürlich der Erwartung entspricht. Die Laubauflage dagegen erklärt nur in 7 von 17 Fällen einen signifikanten Anteil an der Gesamtvarianz. Auch dieses Ergebnis deutet an, wie gut die Arten an unterschiedli-

che Streumengen angepasst sind. Insbesondere zeigten diese Ergebnisse und weitere Analysen, vor allem Beobachtungen von Tieren bei der Eiablage (Ulrich 1988, 1998c), dass insbesondere die Wirtsfindung durch eine erhöhte Laubauflage nicht behindert wird.

Diese Befunde werden auch durch die Ergebnisse eines anderen Experimentes, bei dem entsprechend der Kurzzeitmanipulation der Laubauflage in Tabelle 4.7 anstatt normaler Laubstreu eine fünffache Menge an Kunststreu (dunkle Plastikschnipsel) verwendet wurden (Ulrich 1988). Bei diesem Experiment wurden Struktur und Mikroklima gleichzeitig verändert, da unter der Kunststreuauflage ein erheblich feuchteres Mikroklima herrschte (Ulrich 1988 und unpubliziert, Poser 1991). Interessanterweise ergaben sich trotz dieser erheblichen Manipulation keinerlei erkennbare Unterschiede zwischen dieser Fläche und der Kontrolle. Dies gilt sowohl hinsichtlich der Schlupfdichten als auch hinsichtlich der Gemein-

schaftsstrukturen und betrifft die Parasitoide aller drei Straten. Die Laubmanipulation hatte offensichtlich keinen Einfluss auf die Wirtsfindung und den Schlupf der Parasitoide.

Wir können am Ende dieses Kapitels die Ergebnisse also in vier Punkten zusammenfassen:

1. Parasitoide und ihre Wirte reagieren artspezifisch auf experimentell veränderte Laubauflagen
2. Eine abschirmende Wirkung der Laubauflage konnte nicht nachgewiesen werden.
3. Erhöhte Räuberichten hatten einen merklichen Einfluss auf den Schlupf parasitoider Hautflügler und ihrer Wirte.
4. Eine längerfristige Streureduktion führt zu generell niedrigeren Parasitoidichten und Artenzahlen. Die Struktur der Gemeinschaft ändert sich merklich. Viele Arten, vor allem solche, die als Imago überwintern, sind benachteiligt.

4.2.2 Drei Sonderstandorte

1980 und 1981 wurden auch zwei Sonderstandorte mit Eklektoren untersucht: die Region um Buchenstämme herum sowie der Schlupf aus einem alten Baumstubben (Hövmeyer 1985, 1992a, 1998). Es zeigte sich, dass hinsichtlich der Schlupfabundanz und auch der Biomasse die Umgebung der Buchenstämme dem ‚normalen‘ Waldboden gleicht (Tabelle 4.9). Ich konnte keine Art als sicher mit diesem Sonderstandort assoziiert nachweisen.

Sehr viel mehr Parasitoide, nämlich 190 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ schlüpften dagegen aus oder in der Nähe des Buchenstubbens. Dies galt besonders für Parasitoide von Dipterenlarven und -puppen,

die zusammen 88 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ erreichten. Sehr viel höher war auch die Biomasse an diesem Sonderstandort. Sie erreichte 41 mg DW $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ und war damit doppelt so hoch wie anderswo. Dieser Biomasseanstieg wurde vor allem durch die hohe Zahl größerer Parasitoide (Ichneumonidae und Belytinae) von mycetophagen Dipteren hervorgerufen. Die Zahl der Arten war dagegen nur unwesentlich höher als erwartet (57 Arten gegenüber durchschnittlich 48 Arten pro m^2 Waldboden). Dieses Ergebnis verdeutlicht, welche potentielle Bedeutung Totholz für die Diversität der Parasitoidfauna eines Waldes hat.

Ein anderer interessanter Sonder-

Tabelle 4.9: Schlupfdichten (Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$) und Biomassen (mgGW $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$) von Parasitoiden aus einem alten Buchenstubben (1980) und in der Nähe der Buchenstämme (1981).

Parasitoide von	Mittlere Schlupfdichte			Mittlere Biomasse		
	um Buchenstämme	aus einem Buchenstubben	Mittlere Dichte 1981	um Buchenstämme	aus einem Buchenstubben	Mittlere Biomasse 1981
Minierern	17 ± 3	5	14 ± 4	6 ± 2	1	3 ± 2
Gallbildnern	21 ± 4	27	23 ± 9	1 ± 1	1	1 ± 1
Ektophytophagen	5 ± 1	8	6 ± 3	10 ± 4	14	4 ± 4
Säftesaugern	6 ± 1	10	9 ± 3	1 ± 1	2	1 ± 1
Mycetophagen	8 ± 2	45	4 ± 3	2 ± 1	11	1 ± 1
Saprophagen	23 ± 4	43	24 ± 11	2 ± 1	3	2 ± 1
Räubern	8 ± 2	9	10 ± 3	3 ± 1	2	3 ± 1
Eiern	14 ± 5	13	21 ± 17	1 ± 1	2	< 1
Parasitoiden	1 ± 1	< 1	2 ± 2	1 ± 1	< 1	< 1
Xylophagen	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
Gilde unbekannt	10 ± 2	30	8 ± 3	2 ± 1	5	1 ± 1
Summe	113 ± 9	190	123 ± 23	27 ± 4	41	19 ± 5

standort ist die Region der Buchenstämme. Viele Arthropoden sind bekannt dafür, dass sie Buchenstämme anfliegen (Funke 1971) und auch von den Hymenopteren fingen sich in 6 Fallen (Stammanflugklektoren), die 1981 und im Winter 1982 um Buchenstämme montiert waren, insgesamt 109 Arten und 524 Tiere. Davon gehörten allerdings 244 Tiere zu nur einer Art, einer kleinen Scelionidae (*Telenomus spec*), die überraschenderweise winteraktiv ist mit Aktivitätspeaks im Dezember, Februar und März. 96 weitere Tiere repräsentieren insgesamt 39 Ichneumonidenarten (vor allem *Ichneumon*, *Cratichneumon*, *Gelis* und *Phygadeuon*-Arten). Von den übrigen 69 Arten fanden sich daher nur 184 Tiere, was zeigt, dass fast alle Arten nur durch 1 oder 2 Individuen vertreten sind. Dies

lässt auch auf einen nicht unerheblichen Anteil an Zufallsfängen (oder Touristen im Sinne von Southwood et al. 1982) schließen und macht weitergehende Aussagen über Verhaltensmuster schwierig.

Deutlich ist jedoch, dass viele Arten die Buchenstämme in den Herbstmonaten anfliegen, vor allem die Proctotrupiden (*Exallonyx trichomus* und *quadriceps*, *Phaneroserphus calcar*) und Ichneumoniden. Bei ihnen handelt es sich offensichtlich um Arten, die als Imago überwintern und geeignete Überwinterungsorte an den Stämmen, in der Rinde oder in Moospolstern, suchen.

Interessant war auch die außerordentlich hohe Zahl an Ceraphroniden und Megaspiliden, die sich in den Stammanflugklektoren fingen. Ich

Tabelle 4.10: Anteil an Parasitoidarten, die sich in sechs Eklektoren fingen (Funke 1971), der an Buchenstämmen in 2 m Höhe montiert waren, im Verhältnis zum Anteil an der Gesamtfaua.

Anteil an Arten im Verhältnis zum Anteil an der Gesamtfaua					
Parasitoide von		Stratum		Zahl der Generationen	
Minierern	33%	Boden	92%	univoltin	100%
Gallbildnern	36%	Krautschicht	213%	bi- oder polyvoltin	140%
Ektophytophagen	97%	Kraut- oder Kronenschicht	26%	unbekannt	74%
Säftesaugern	167%	Kronenregion	164%		
Mycetophagen	90%	Stratum unbekannt	109%		
Saprophagen	29%				
Räubern	150%				
Eiern	109%				
		Parasitoidtyp		Art der Hibernation	
Parasitoiden	182%	koinobiontisch	87%	Larve / Puppe	72%
Xylophagen	307%	idiobiontisch	141%	Imago	281%
Gilde unbekannt	111%	unbekannt	52%	unbekannt	92%

fand 10 Ceraphronidarten (18 Tiere), dass sind 10% am Gesamtfang und damit mehr als dreimal so viel, wie ihrem Anteil an der Gesamtfaua entspricht. 9 Megaspilidarten flogen die Fallen an, mehr als 4 mal so viel, wie aufgrund der Gesamtartenzahl zu erwarten. Im letzteren Fall sind dies vor allem die Hyperparasitoide bei Blatt- und Schildläusen der Gattung *Dendrocercus* (Fergusson 1980).

Die Tabelle 4.10 zeigt die Anteile der einzelnen Parasitoidgilden im Verhältnis zu ihren entsprechenden Anteilen an der Gesamtfaua. Eine solche Darstellung erlaubt eine unmittelbare Einschätzung darüber, welche Artengruppen überproportional häufig die Stammregion anfliegen.

Wir sehen aus der Tabelle, dass vor allem Parasitoide von Säftesaugern, Räubern und die Hyperparasitoide (die bei Säftesaugern) mit der

Stammregion assoziiert sind. Parasitoide von Minierern, Gallbildnern und Säftesaugern dagegen fliegen offensichtlich nur selten die Stämme an. Dies gilt insbesondere, wenn man nicht nur die Arten, sondern auch die hohen Schlupfdichten eben dieser Arten mit einkalkuliert (Ulrich 1985).

Interessant ist der hohe Anteil von Arten, die mit der Krautschicht assoziiert sind. Allerdings dürfte dies vor allem ein Siebungseffekt sein, hervorgerufen durch die geringe Zahl an bodenlebenden Arten in der Fallen.

Die Tabelle zeigt noch einmal deutlich, dass vor allem Imaginalüberwinterer die Stammregion anfliegen. Da bei ihnen der Anteil an bi- oder polyvoltinen Arten sowie an Idiobionten überproportional hoch ist, hat dies auch Auswirkung auf deren Anteil an den Fängen der Stammanflugeklektoren.

4.2.3 Zufällig oder aggregiert? Zur räumlichen Verteilung

Räumliche Verteilungsmuster sind immer eine Frage der betrachteten Skala, aber auch eine Frage der eingesetzten Untersuchungsmethode. Was auf einer sehr kleinen Untersuchungsebene, etwa der einer einzelnen Ressourceninsel als aggregiert erscheint, mag bei der Betrachtung vieler solcher Inseln über eine größere Fläche als zufällig verteilt erscheinen. Die vorliegende Arbeit stützt sich weitgehend auf die Fänge von Bodenphotoelektronen mit einer Grundfläche von 1 m². Die Analy-

se der Dispersion der Arten bezieht sich daher des Weiteren auf genau solche eine Skala. Des weiteren muss man beachten, dass ein aggregiertes Vorkommen zur Zeit der Wirtsattacke nicht bedeuten muss, dass der nachfolgende Fang dies widerspiegelt. Wie wir bereits gesehen haben, sind die meisten Arten der Kronenregion Stratenwechsler. Der Prozess des Wechsels des Stratum von der Krone hin zum Boden führt in den meisten Fällen zu einem eher zufälligen Verteilungsmuster in den

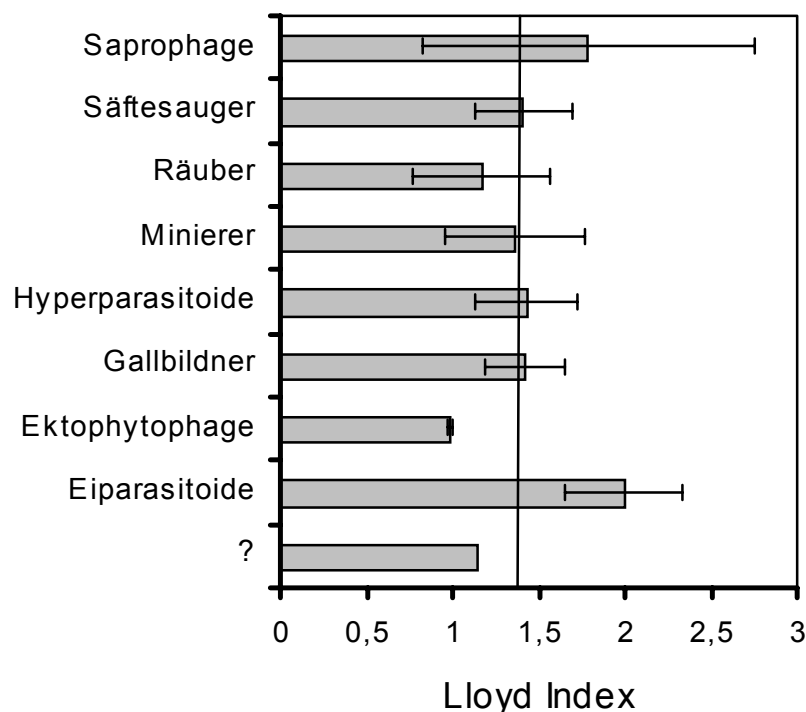


Abbildung 4.4: Mittlere Aggregationen (gemessen mittels des Indexes von Lloyd (1967)) der Arten der einzelnen Parasitoidgilden des Göttinger Waldes. Die vertikale Linie markiert den mittleren Wert des Lloyd Indexes.

Verpuppungs- oder Überwinterungsplätzen am Boden. So hatten Arten mit Wirten in der Kronenschicht einen mittleren Wert des Lloyd-Indexes (Lloyd 1967) von $I = 1,38$, bodenlebende Arten dagegen einen von $I = 1,64$.

Die Abb. 4.4 zeigt die mittleren Werte des Lloyd-Indexes für die Wirtsgilden. Wir sehen, dass Parasitoide von Phytophagen und Räubern Werte zwischen 1 und 1,5 haben, was auf eine höchstens schwache Aggregation der Arten hindeutet. Dies dürfte jedoch auch durch den oben erwähnten Prozess des Wechsels des Stratum bedingt sein. Höher aggregiert erscheinen nur die Parasitoide von Saprophagen und die Eiparasitoide. In der zweiten Gruppe ist dies wenig überraschend, kommen doch auch Insekteneier in der Regel als Eipakete aggregiert vor.

Ist der Grad an Aggregation mit anderen Faktoren verbunden. Die Abb. 4.5 zeigt, dass kleinere Arten in der Regel höher aggregiert sind als große. Es

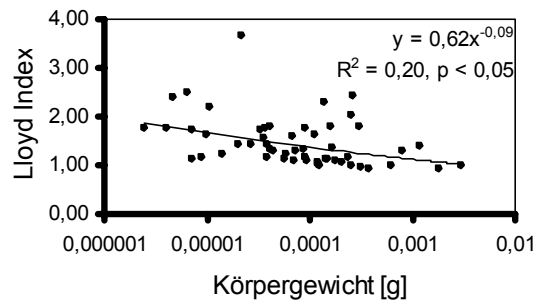


Abbildung 4.5: Kleinere Parasitoidarten sind in der Regel höher aggregiert als größere.

besteht eine deutliche Korrelation zwischen Körpergröße und Wert des Lloyd-Indexes. Dagegen konnte ich keinerlei Korrelationen zwischen Aggregation und Schlupfdichte, dem Geschlechterverhältnis und der Dichtefluktuations nachweisen.

Keine signifikanten Unterschiede ergaben sich auch hinsichtlich der Aggregation zwischen Imaginal- ($I = 1,36$) und Larvalüberwinterern ($I = 1,57$) sowie zwischen Idio- ($I = 1,53$) und Koinobionten ($I = 1,40$). Auch die Zahl der Generationen scheint nicht die Aggregation zu beeinflussen ($I_{\text{polyvoltin}} = 1,52$, $I_{\text{univoltin}} = 1,4$).

4.2.4 Waldboden ist nicht gleich Waldboden: zur kleinräumigen Heterogenität

Ein Buchenwald ist ein äußerst heterogenes Gebilde. Das gilt nicht nur für weiter entfernte Bereiche des Waldes sondern auch sehr kleinräumig für unmittelbar aneinander grenzende Areale.

Dies betrifft sowohl den pflanzensoziologischen Aspekt als auch die Bodenmorphologie (Dierschke und Song 1982, Grochla 1984, Meiwes et al. 1981, Meiwes und Beese 1988, Poser

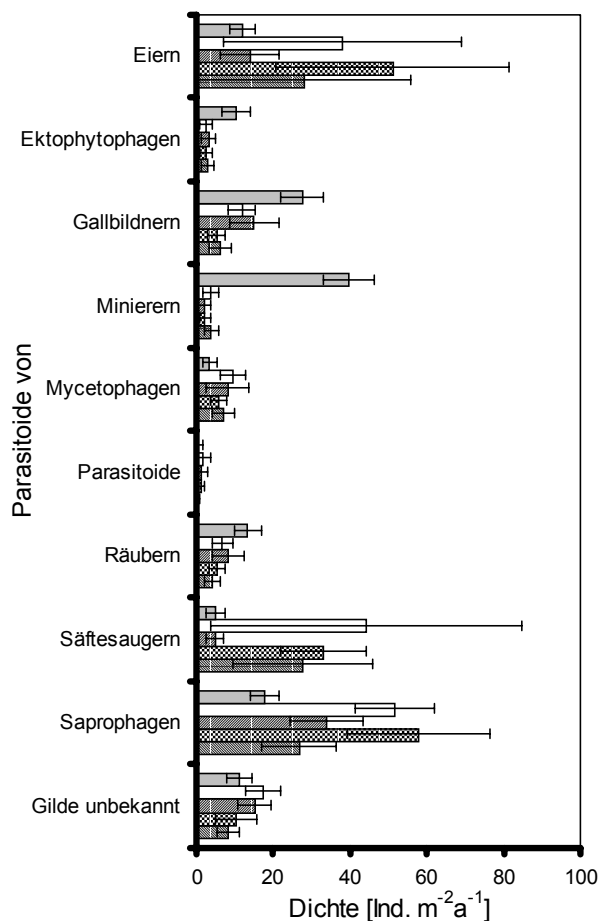


Abbildung 4.6: Parasitoide verschiedener Wirtsgilden zeigen kleinräumig ausgeprägte Unterschiede in den Schlupfdichten. Ergebnisse von 5 Teilflächen auf einem Areal von insgesamt weniger als 1000 m² mit derselben pflanzensoziologischen Unterassoziation mit einem hohen Anteil an Bärlauch, *Allium ursinum*.

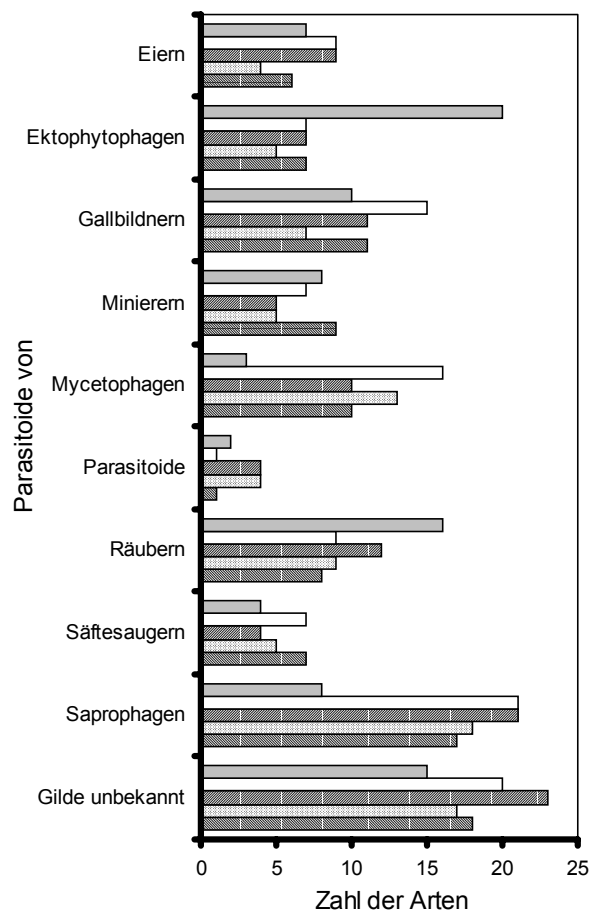


Abbildung 4.7: Auch die Artenzahlen unterscheiden sich auf den in Abb. 4.6 genannten Flächen deutlich.

1991). Es stellt sich die Frage, ob sich eine solche Variabilität auch bei den Tiergemeinschaften ausmachen lässt, ob also nahe beieinander liegende Areale sich in den Strukturen der Gemeinschaften oder den Abundanzen und Biomassen unterscheiden?

Zur Beantwortung dieser Frage zeigen die Abb. 4.6 bis 4.8 und die Tabelle 4.11 Daten von 5 nahe beieinander liegenden, 10 bis 20 m² kleinen Flächen, die 1987 mit Schlupffallen beprobt wurden. Das gesamte Areal, auf dem dies 5 Flächen lagen, war knapp 1000 m² groß und wies eine mehr oder minder einheitliche pflanzensoziologische Struktur auf, mit einem hohen Anteil an *Allium ursinum* und *Melica uniflora* (Ulrich 1988).

Die Abb. 4.6 zeigt, dass sich die Schlupfdichten der Parasitoide auf diesen 5 Teilflächen zum Teil sehr deutlich voneinander unterscheiden, was insbesondere bei den Parasitoiden von Minierern und Gallbildnern auffällt. Ein Blick auf Tabelle 4.11 zeigt, dass von 10 möglichen Einzelvergleichen zwischen den 5 Flächen bei den Parasitoiden von Gallbildnern 8 signifikante Unterschiede zwischen den Teilflächen zutage traten. Bei den Parasitoiden von Minierern, Saprophagen und Räubern waren es je 4. Insgesamt betrug der

Tabelle 4.11: Parasitoide verschiedener Gilden zeigen kleinräumig signifikante Dichteunterschiede. Die Tabelle gibt die Zahl signifikanter Dichteunterschiede zwischen 5 Flächen wieder (zweiseitiger t-test, 5% Irrtumsniveau) bei insgesamt 10 möglichen Einzelvergleichen (in der Summe 110 Vergleiche, der Erwartungswert auf dem 5%-Niveau wäre $22 = 110 \cdot 0,05 \cdot 4$, da 4 Unterschiede das Minimum bei einer signifikanten Abweichung sind).

Parasitoide von	Zahl signifikanter Unterschiede zwischen den Arealen	Prozent der Gesamtheit (10 Einzelvergleiche)
Eiern	1	10%
Minierern	4	40%
Gallbildnern	8	80%
Ektophytophagen	3	30%
Säftesaugern	2	20%
Saprophagen	4	40%
Mycetophagen	2	20%
Räubern	4	40%
Parasitoiden	0	0%
Gilde unbekannt	4	40%
Summe aller Arten	6	60%
Summe der signifikanten Unterschiede	38	35%

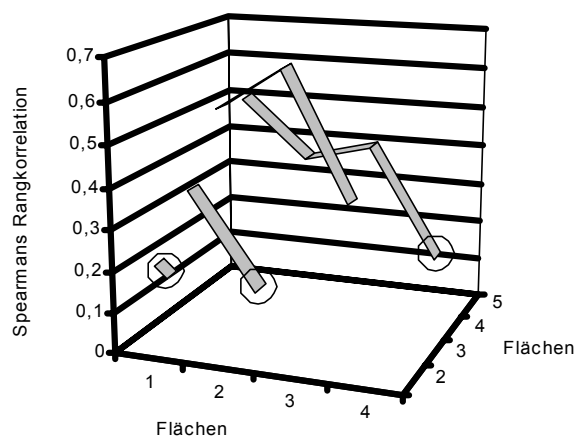


Abbildung 4.8: Spearman's Rangkorrelation zwischen allen Artenrängen auf 5 Teilflächen des Waldes (vgl. Abb. 4.6) zeigt deutliche Unterschiede in der Artenzusammensetzung und damit der Gemeinschaftsstruktur.

Prozentsatz signifikanter Unterschiede zwischen den Flächen 35 % der Gesamtzahl an Einzelvergleichen (= 110), was etwa zweimal mehr ist als bei einem 5% Irrtumsniveau zu erwarten wäre (vgl. Tabelle 4.11).

Auch die Zahl der Arten variierte zwischen den Flächen (Abb. 4.7), jedoch erheblich weniger als bei den Schlupfdichten und diese Variabilität unterscheidet sich nicht von der, die statistisch bei einer Zufallsverteilung zu erwarten wäre.

Hohe Dichteunterschiede bei ähnlichen Artenzahlen deuten auch auf Veränderungen in der Gemeinschafts-

struktur hin. Dazu zeigt die Abb. 4.8 entsprechend der Methode von Lawton (1984) alle gegenseitigen Rangkorrelationen der Artenränge zwischen den Teilflächen. Keine der Korrelationskoeffizienten war größer als 0,5 und 3 der 10 Werte waren statistisch nicht signifikant. Dies deutet auf erhebliche Unterschiede in der Dominanzfolge der Arten auf den 5 Teilflächen hin.

Auch die Artenzusammensetzung unterschied sich merklich. Jaccards Index der Artenidentität ergab bei allen Einzelvergleichen zwischen den 5 untersuchten Teilflächen Werte zwischen 0,25 und 0,53. Solche Indexwerte müs-

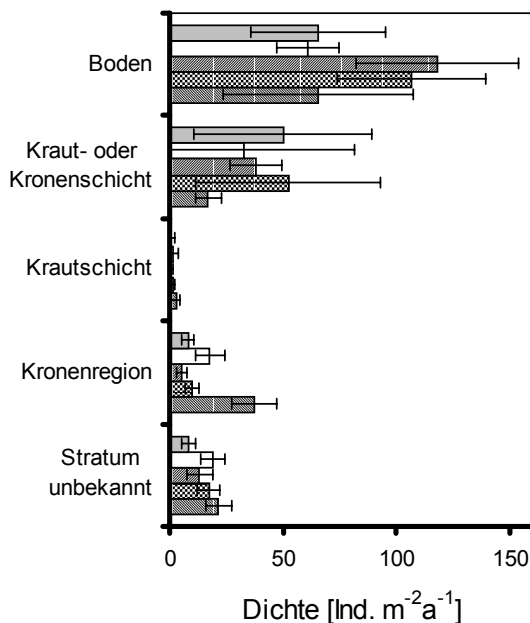


Abbildung 4.9: Parasitoide verschiedener Straten zeigen nur bei den bodenlebenden Arten kleinräumig ausgeprägte Unterschiede in den Schlupfdichten. Ergebnisse der 5 Teilflächen aus Abb. 4.6.

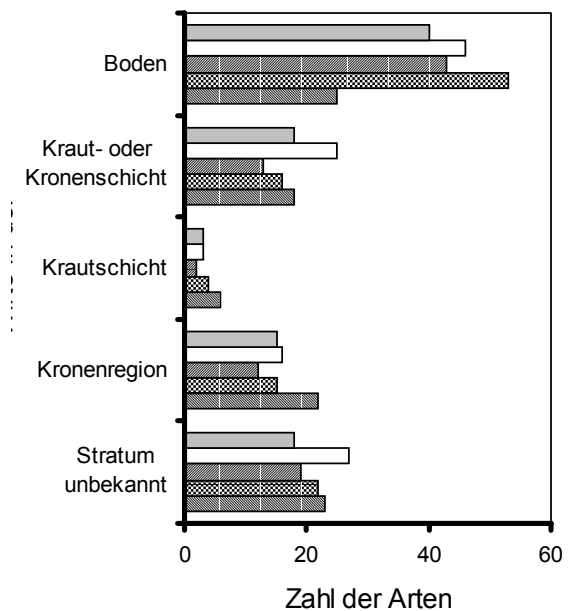


Abbildung 4.10: Unterteilt man die Arten entsprechend dem Stratum des Wirtsangriffs verschwinden die kleinräumigen Unterschiede weitgehend.

Tabelle 4.12: Nur bei bodenlebenden Parasitoiden ergeben sich wesentliche kleinräumige Dichteunterschiede. Die Tabelle gibt die Zahl signifikanter Dichteunterschiede zwischen 5 Flächen wieder (zweiseitiger t-test, 5% Irrtumsniveau) bei insgesamt 10 möglichen Einzelvergleichen (in der Summe 50 Vergleiche, der Erwartungswert auf dem 5% Niveau wären 10 signifikante Unterschiede).

Parasitoide von	Zahl signifikanter Unterschiede zwischen den Arealen	Prozent der Gesamtheit (10 Einzelvergleiche)
Boden	6	60%
Kraut- oder Kronenschicht	0	0%
Krautschicht	0	0%
Kronenregion	4	40%
Stratum unbekannt	5	50%
Summe der signif. Unterschiede	15	30%

sen, um sie interpretieren zu können, mit solchen eines realistischen Nullmodells verglichen werden. Ein solches Nullmodell enthält Ulrich (1999k) und bei entsprechenden Vergleichen mittels des Jaccard Index wie oben ergeben sich Werte zwischen 0,27 und 0,46. Die betrachteten Teilflächen unterscheiden sich also in einem solchen Maße, wie er bei Zufallskombinationen von Arten aus einem gemeinsamen größeren Pool zu erwarten ist.

Welches sind nun die Gründe für diese kleinräumigen Dichteunterschiede. Da das Kronendach relativ homogen ist und beim Stratenwechsel über Verdriftung ein gewisser Ausgleich stattfinden sollte, sollten vor allem Unterschiede in der Streuschicht und des Bodens in Frage kommen. Die Abb. 4.9 zeigt ein Bild, dass dieser Erwartung entspricht. Deutliche kleinräumige Un-

terschiede gibt es vor allem bei den Parasitoidarten, die ihre Wirte am Boden oder in der Streuschicht finden. 60% der paarweisen Vergleiche zeigten signifikante Dichteunterschiede (Tabelle 4.12). Die Artenzahlen selbst ähnelten sich jedoch wiederum (Abb. 4.10).

Damit stellt sich die Frage, ob wir diese Dichteunterschiede mit kleinräumigen Unterschieden in der Bodenstruktur oder den Dichten wichtiger Wirtsgruppen in Zusammenhang bringen können. Dies war auf Artniveau für wichtige Parasitoide bodenlebender Wirte für die obigen kleinräumigen Probenflächen in der Tat möglich (Ulrich 1988, 2000c), während Regressionsanalysen mit aggregierten Dichtedaten in keinem Fall signifikante Ergebnisse lieferten. Insbesondere für Parasitoide mit Wirten in der Kraut- oder Kronenregion ließen sich in keinem Fall Abhän-

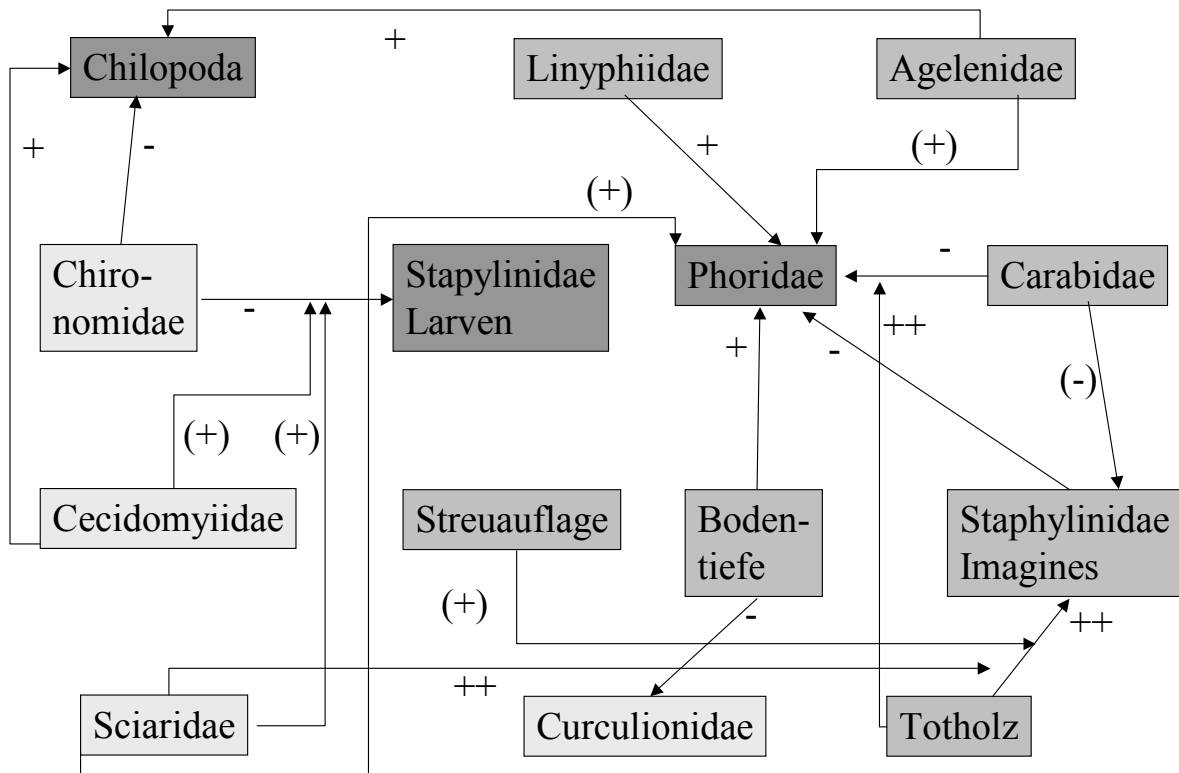


Abbildung 4.11: Eine Pfadanalyse mit Daten der im Text beschriebenen 5 Teilflächen (4 Proben pro Fläche), bei der wichtige Räuber- und Beutegruppen, sowie die Hauptwirte bodenlebender Parasitoide eingingen, zeigt, dass sich dieses System in zwei Untersysteme, eines, das zu den Staphylinidenlarven und eines das zu den Phoriden führt, unterteilen lässt. Aus den assoziierten Regressionsgleichungen (Ulrich 2000c) und der in Tabelle 2.11 auf der nächsten Seite gezeigten Faktorenanalyse wird ersichtlich, dass in diesem Modell den abiotischen Faktoren Totholzanteil, Bodentiefe und Streuauflage die größte Bedeutung zukommt.

gigkeiten von gemessenen Variablen, die in Abb. 4.11 wiedergegeben sind, nachweisen. Dies entspricht natürlich in gewissem Maße der Erwartung, da Variablen, die mit der Kraut- oder Kronenschicht assoziiert sind, nicht ermittelt wurden. Die Ursachen für die gefundenen kleinräumigen Dichteunterschiede dieser Arten müssen daher vorerst im Dunkeln bleiben.

Für bodenlebende Arten zeigte

sich (ebenfalls erwartungsgemäß), dass den Dichten der potentiellen Wirte der größte Einfluss auf die Verteilung der Parasitoidarten zukommt. Dagegen erwies sich unter den abiotischen Faktoren nur der Menge an Totholz als bedeutsam (Ulrich 2000c).

Damit stellt sich die Frage nach den Gründen für kleinräumige Dichtevanzen potentieller Wirte. Dazu zeigen die Abb. 4.11 und die Tabelle 4.13 Er-

Tabelle 4.13: Eine Hauptkomponentenanalyse mit den Variablen aus Abb. 4.11 extrahierte 6 Faktoren. Die zur Interpretation der Faktoren herangezogenen Variablen sind fett markiert. Es zeigt sich, dass in den drei ersten Faktoren den abiotischen Variablen Streuzusammensetzung, Bodentiefe und Totholz offensichtlich die entscheidende Bedeutung zukommt. Die Faktoren 4 bis 6 ergeben sich aus der Varianz wichtiger Räubergruppen.

Variable	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 4	Faktor 5	Faktor 6
Phoridae	0,77	-0,02	0,03	0,07	0,4	-0,2
Linyphiidae	-0,15	0,01	-0,1	-0,16	0,92	-0,04
Agelenidae	0,43	-0,24	-0,04	0,11	0,63	0,34
Staphylinidae Imagines	-0,12	0,11	0,88	0,03	0,07	-0,09
Staphylinidae Larven	0,16	0,37	0,09	0,72	-0,27	-0,17
Carabidae Imagines	0,08	0,04	0,11	0,01	0,04	0,93
Lithobiidae	0,16	0,1	-0,13	0,78	0,25	0,41
Cecidomyiidae	-0,08	0,85	-0,01	0,09	-0,12	0,22
Chironomidae	0,05	0,52	-0,05	-0,77	0,17	0,09
Sciaridae	0,55	0,63	0,05	0,01	0,08	-0,17
Curculionidae	-0,76	-0,12	0,2	-0,03	0,23	-0,33
% Nichtbuchenlaub	-0,08	-0,56	-0,36	0,04	0,08	0,39
Menge an Totholz	-0,09	-0,01	0,91	-0,03	-0,23	0,2
Bodentiefe	0,84	0,02	-0,12	0,11	-0,09	0,08
Eigenwert	2,99	2,43	1,9	1,57	1,33	1,17
% Varianzaufklärung	21,4	17,4	13,6	11,2	9,5	8,3

gebnisse einer kombinierten Hauptkomponenten- und Pfadanalyse (über ein Regressionsmodell), wie sie im einzelnen in Ulrich (2000c) beschrieben ist. In diese Analyse gingen als Zielvariablen die Dichten der zwei wichtigsten Wirtsgruppen bodenlebender Parasitoide ein, der Staphyliniden und der Phoriden.

Ein wichtiges Ergebnis dieser Analyse war, dass sich nach einer Faktorenanalyse mit wichtigen Wirts- und Räubergruppen sowie Variablen, die abiotische Faktoren widerspiegeln, letztere, also die abiotischen Faktoren, sich als die entscheidenderen erwiesen. Die Faktoren, die die Laubzusammensetzung, die Bodentiefe und den Tot-

holzanteil enthielten, erklärten zusammen etwa 50% der aufgetretenen Varianz. Das sich ergebende pfadanalytische Modell zeigt dies graphisch (Abb. 4.11).

Das Modell verdeutlicht aber auch, dass wir es bei diesem Beispiel mit zwei mehr oder minder getrennten Teilsystemen zu tun haben, von denen eines, mit den Phoriden als wichtigster Wirtsgruppe, deutlich von der Zusammensetzung der Streuschicht und dem Totholzanteil abhängt, während das andere, mit den Staphylinidenlarven als Wirte der Procotrupiden und einiger Mymariden, vor allem mit der Verteilung wichtiger Beutegruppen korreliert. Wovon diese wie-

derum abhängen bleibt vorerst unklar.

Ein interessantes Nebenergebnis des obigen Modells ist der geringe Einfluss bodenlebender räuberischer Gruppen, wie den Chilopoden, den Spinnen oder den Staphyliniden und Carabiden auf die Hautflügler, wie er sich aus den für die Abb. 4.11 benutzten Regressionsgleichungen ergibt (Ulrich 2000c). Dies entspricht den Befunden von Stipich (1986), dass Hymenopteren nur etwa 0,3 bis 2,2% der Beute von Spinnen ausmachen und denen von Poser (1991), die bei Darmanalysen von Chilopoden über Präzipitintests keine Spuren von Hautflüglerproteinen nachweisen konnte.

Dieses Ergebnis steht in gewissem Widerspruch zu der Argumentation in Kapitel 4.2.1, wo erhöhte Räuberichten auf Flächen mit manipulierter Laubauflage mit niedrigeren Schlupfichten der Parasitoide in Verbindung gebracht wurden. Allerdings betraf dies vor allem die Stratenwechsler, also Arten, die vom Boden vor allen in die Kronenschicht wechseln, während wir es hier mit Arten zu tun haben, die mit der Streuschicht oder dem Boden assoziiert sind. Ein Grund für die gefundenen Differenzen mögen also gildenspezifische Unterschiede im Feinddruck sein, wobei Räuber bei Stratenwechslern eine deut-

lich höhere Mortalitätsrate bewirken würden. Trotzdem müssen weitere Analysen den genauen Einfluss räuberischer Arthropoden auf parasitoide Hymenopteren im Einzelnen klären.

Kann man nach den obigen Ergebnissen von einer Hautflüglerpopulation in einem Wald oder auch nur in einem Waldstück wie der untersuchten Forschungsfläche sprechen oder muss man aufgrund der gefundenen kleinräumigen Dichteunterschiede auf eine noch kleinere Ebene, vielleicht der kleiner Vegetations- oder Bodentypinseln gehen, um Populationen zu untersuchen. Eine solche Hypothese vertraten bereits Andrewartha und Birch (1984) mit ihrer Konzeption der multipartiten Populationen, also Populationen, die sehr kleinräumig eigenständige Subpopulationen ausbilden mit eigener Populationsdynamik, die jedoch auf dieser Ebene nicht mit Metapopulationen zu verwechseln sind. Letztere verlangen mehr oder minder räumlich getrennte Teilpopulationen mit einer Dispersionsdynamik zwischen ihnen (Hanski und Gilpin 1997, Hanski 1999). Davon kann bei den meist gut flugfähigen Hymenopteren innerhalb eines Waldstücks von nicht mehr als 4 ha Größe keine Rede sein.

Aufgrund der vorhandenen Daten

jedoch lassen sich die gefundenen Dichteunterschiede eher mit kleinräumig wechselnden Wirtsdichten und entsprechend unterschiedlichen Parasitierungsmustern erklären. Jedoch lassen die gefundenen Unterschiede in der Gemeinschaftsstruktur und der Artenzusammensetzung auch kleinräumige Unterpopulationen mit eigenständiger A-

bundanzdynamik als möglich erscheinen.

In jedem Fall aber zeigen die obigen Ergebnisse, wie schwer es ist, aufgrund begrenzter Probengrößen innerhalb eines zu untersuchenden Areals von dem Areal zu sprechen und aufgefundenene Muster zu verallgemeinern.

5. Gemeinschaftsstruktur und Körpergröße

5.1 Morphologie und Ökologie

Seit den Zeiten von G. E. Hutchinson hat die Frage, inwieweit morphologische Merkmale ökologische Spezialisierungen widerspiegeln und die verwandte Frage, ob. biotische Interaktionen (in der evolutiven Vergangenheit aber auch in ökologischen Zeiträumen) sich in morphologischen Differenzierungen äußern, die Ökologen beschäftigt (Hutchinson 1959, Horn und May 1977, Abrams 1983, Peters 1983, Strong 1986, Mac Nally 1988).

Allerdings hat eine Vielzahl intensiver Untersuchungen nur wenige eindeutige Beispiele erbracht, etwa die hinlänglich bekannten Schnabeldifferenzierungen der Darwinfinken (Lack 1947, Schoener 1986), regelmäßige Abstände von Körpergrößen bei nordamerikanischen Brutvögeln und Säugern (Holling 1992), oder Fenchels (1975) Beispiel von ‚character displacement‘ bei Strandschnecken.

Bei den Hymenopteren sagt natürlich die Länge des Ovipositors etwas darüber aus, ob die Wirte exponiert oder verborgen leben. Ebenso mögen Körpergröße, Flügelgröße oder die Län-

ge der Körperanhänge etwas über den Wirtskreis und ihr Habitat aussagen.

In neuerer Zeit haben vor allem Verhältnisse von Körpergrößen und ihre Beziehung etwa zur Abundanz, zu Dichteschwankungen, oder zur Dispersion verstärkt Aufmerksamkeit erfahren (Griffiths 1992, Mauer et al. 1992, Currie 1993, Currie und Fritz 1993, Cyr and Pace 1993, Gaston 1993, Cyr et al. 1997a, b, Ritchie und Olff 1999, Ulrich 1999b, c, Ulrich 2001 a, b). Dabei ging es vor allem um die Frage, inwieweit Strukturen von Gemeinschaften in Beziehung zu Körpergewichts- und Biomassemustern stehen und wie Parameter wie Energiekonsum, Biomasse oder Reproduktionsraten über Gewichtsklassen innerhalb von Tiergemeinschaften oder ganzen Ökosystemen verteilt sind (Peters 1983, Blackburn et al. 1993, Currie und Fritz 1993, Blackburn und Gaston 1996, Cyr et al. 1997b, Basset 1997, Hendriks 1999). Dies führte unter anderem zur Aufstellung der sogenannten ‚equal biomass hypothesis‘ (=energy equivalence rule) durch Damuth (1981, 1987) und Maurer und Brown (1988),

die besagt, dass die Gesamtbiomasse (oder der Energieumsatz) der Arten verschiedener Gewichtsklassen innerhalb eines Ökosystems annähernd gleich ist.

Bei den Hautflüglern ist über die Beziehung von Körpergröße und Morphologie zu ökologischen Parametern und zu der Gemeinschaftsstruktur so gut wie nichts bekannt gewesen. Eine wenige Arbeiten zeigten Körpergrößenverteilungen der Hymenoptera als Ganzes zwischen verschiedenen Straten

(Basset und Kitching 1991, Stork und Blackburn 1993) und Zinnert (1969) verband Larvalmorphologie bei Ichneumoniden mit ihrer Ökologie. Aufgrund dieses geringen Kenntnisstandes und des umfangreichen Datenmaterials, das aus dem Göttinger Wald zu Verfügung stand, seien im Folgenden die Beziehungen von Gemeinschaftsstruktur und morphologischen Merkmalen und Körpergewicht etwas ausgiebiger dargestellt.

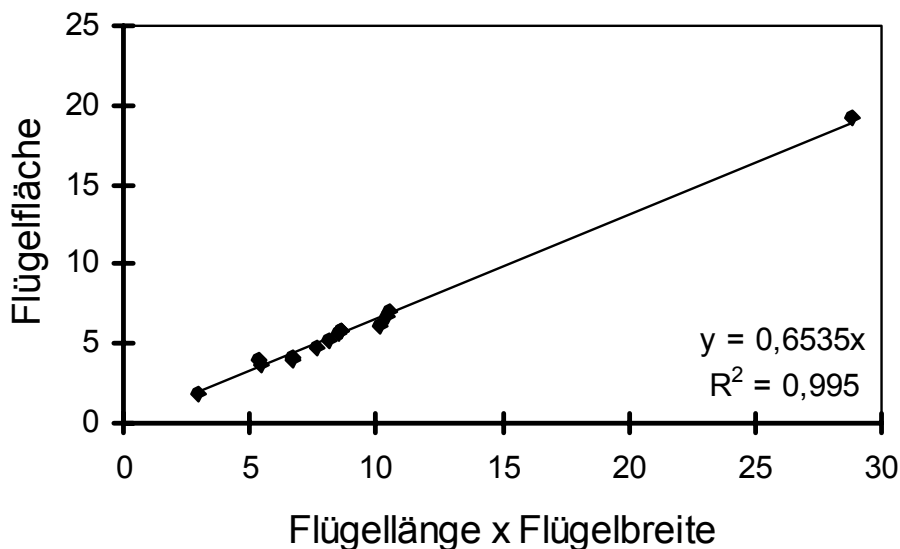


Abbildung 5.1: Flügelfläche und das Produkt aus Flügelänge und Flügelbreite sind über eine lineare Beziehung verknüpft, so dass letzteres Produkt zu Schätzung der Flügelfläche herangezogen werden kann. Werte von 15 Parasitoidarten verschiedener Größenklassen. Literaturabbildungen der Flügel wurden gescannt und exakt vermessen.

5.1.1 Die Flugfähigkeit

Ein erster Punkt, der bei der Bearbeitung von Hymenopterenmaterial auffällt, ist die Tatsache, dass viele Arten brachypter oder apter sind, dass aber auch die vollflügeligen Arten ganz unterschiedlich große und verschieden gestaltete Flügel haben.

Um Flügeligkeit und Ökologie zueinander in Beziehung setzen zu können, bedarf es zunächst einer Methode, die Flügelgröße angeben zu können. Dazu zeigt die Abb. 5.1, dass ein Produkt aus maximaler Flügelbreite und maximaler Flügelhöhe zu einer Regressionsgleichung führt, die die Flügelgröße sehr genau wiedergibt. Die Flügelgrößen aller gefundenen Hautflüglerarten wurden so geschätzt (Ulrich 1999d).

Es gibt nur wenige Arten, die abweichende Flügelformen haben, so dass die Regressionsmethode zu ungenau ist. Dazu zählen die relativ häufige Diapriide *Entomacis perplexa* und einige seltene Encyrtiden. Viele kleine Mymariden und Diapriiden haben relativ kleine Flügel dafür aber lange Endfransen, so dass ihre effektive Flügelgröße größer ist. Sie rudern mehr durch die Luft, als dass sie fliegen.

Die Flügelgröße ist natürlich abhängig vom Körpergewicht. Um relative

Flügelgrößen vergleichen zu können, muss man daher Flügelgröße und Körpergröße in Beziehung setzen. Das zeigt die Abb. 5.2 für die Hymenopteren des Göttinger Waldes. Wir sehen, dass sich eine allometrische Beziehung ergibt mit einem Exponenten von 0,68. In einer vorangegangenen Arbeit habe ich mittels dieser Regression einen Koeffizienten der relativen Flügelgröße entwickelt, der es ermöglicht, nicht nur einzelne Arten hinsichtlich ihrer Flügelgröße zu vergleichen, sondern auch Unterschiede zwischen den Hymenoptergilden festzustellen. Der Index lautet:

$$WQ = \frac{\text{Flügelgröße}[\text{mm}^2]^{1/2}}{\text{Thoraxvolumen}[\text{mm}^3]^{1/3}} \quad (5.1)$$

ist dimensionslos und benutzt natürlich den Umstand, dass der Exponent 0,68 in Abb. 5.2 fast genau $2/3$ entspricht. Er korreliert nicht merklich mit dem Thoraxvolumen (Ulrich 1999d).

Viele der Hymenopterenarten des Göttinger Waldes sind flügellos oder kurzflügelig. Allerdings ist es aufgrund der in Abb. 5.2 gezeigten allometrischen Relation zwischen Flügelgröße und Körpergewicht in einigen Fällen schwer zu entscheiden, ob eine Art voll- oder kurzflügelig ist. Wir sehen aber, dass sich eine untere Grenze angeben

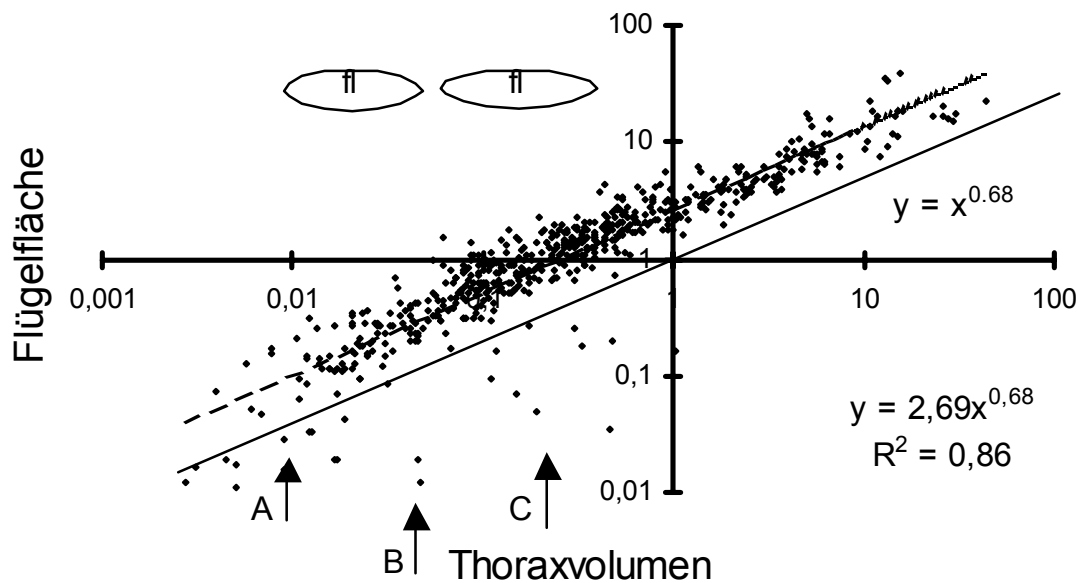


Abbildung 5.2: Thoraxvolumen [mm³] (und damit auch das Körpergewicht) und Flügelfläche [mm²] stehen in einer allometrischen Beziehung mit einem Exponenten von ca. 2/3. Über eine Regression mit diesen Exponenten lässt sich auch eine untere Grenze der Vollflügeligkeit definieren, wobei drei Typen der Kurzflügeligkeit sichtbar werden (A, B, C). Deren entsprechende Größenklassen finden sich auch bei den flügellosen Arten (markiert durch fl) wieder.

lässt und können so definieren, dass alle Arten mit Flügelflächen kleiner als durch die Grenze angegeben, brachyppter zu nennen sind. Danach sind 27 Arten kurzflügelig (3,75%) und 12 Arten (1,7%) flügellos.

Gleichzeit sehen wir auch, dass es keine Arten mit deutlich zu großen Flügeln gibt. Die Regression für die untere Grenze der Flügelfläche könnte auch eine obere Grenze der „Normalität“ beschreiben, wenn sie einen y-Achsen-schnittpunkt von 10 hätte. Alle Arten liegen unterhalb dieser oberen Grenze.

Man kann die so definierte untere Grenze der Vollflügeligkeit auch auf den

oben definierte Flügelindex anwenden und sieht, dass alle vollflügeligen Arten Indexwerte über 1 und all brachyppteren Arten solche unter 0,9 haben.

Ein weiterer Blick auf Abb. 5.2 zeigt, dass es in dem Wald keine apteren oder brachyppteren Arten gibt mit einem Thoraxvolumen von mehr als 1 mm³, das heißt einem Körpergewicht von mehr als 0,54 mg DW. Die größten flügellosen Arten sind die Ichneumoniden *Gelis* spp. und *Polyaulon* spec. sowie die Emboleme *Emblemus antennalis*. Die größte kurzflügelige Art ist die Ichneumonide *Pleolophus vestigialis* (0,54 mg DW), einem Parasitoiden ver-

schiedener Lepidopteren- und Dipterenpuppen (Hövmeyer 1995).

Wir sehen auch, dass man drei verschiedene Typen von Kurzflügeligkeit unterscheiden kann (vgl. Tabelle 5.1). Typ A repräsentiert vor allem sehr

kleine Arten der Familien Mymaridae und Diapriidae. Ihr Flügelflächen folgen mehr oder weniger der unteren Grenzlinie und die Mehrzahl von ihnen ist durch lange Flügelfransen gekennzeichnet. Das heißt, bei ihnen handelt es sich

Tabelle 5.1: Aptere und brachyptere Parasitoidarten des Göttinger Waldes lassen sich anhand von 3 Typen, wie sie mittels Abb. 5.2 definiert wurden, in Gruppen einteilen.

Arten	Familie	Gilde	Zahl	% Ge- der Arten	Ge-Arten saamt- fauna	Stratum	Zahl	% Ge- der Arten	Ge- saamt- fauna
Brachypter					Brachypter				
Typ A	Mymaridae	Eiparasitoide	10	1,5%	Typ A	Kronenregion	3	0,5%	
	Diapriidae	Parasitoide v. Saprophagen	2	0,3%		Krautschicht	3	0,5%	
	Megaspiliidae	Unbekannt	1	0,2%		Boden	3	0,5%	
Typ B	Megaspiliidae	Unbekannt	1	0,2%	Typ B	Unbekannt	4	0,6%	
	Ceraphronidae	Unbekannt	2	0,3%		Unbekannt	3	0,5%	
Typ C	Scelionidae	Eiparasitoide	4	0,6%	Typ C	Kraut- oder Kronenschicht	0	0,0%	
	Diapriidae	Parasitoids v. Saprophagen	2	0,3%		Boden	6	0,9%	
	Pteromalidae	P. von Mycetophagen	1	0,2%		Unbekannt	5	0,8%	
	Diapriidae	P. von Mycetophagen	3	0,5%					
	Ichneumonidae	P. of Ektophytophagen	1	0,2%					
Apter	Scelionidae	Eiparasitoide	1	0,2%	Apter	Kraut- oder Kronenschicht	1	0,2%	
	Braconidae	P. von Säftesaugern	1	0,2%		Boden	4	0,6%	
	Diapriidae	P. von Mycetophagen	1	0,2%		Unbekannt	7	1,1%	
	Ichneumonidae	P. von Räubern	1	0,2%					
	Ichneumonidae	Hyperparasitoide	1	0,2%					
	Megaspiliidae	Unbekannt	1	0,2%					
	Ceraphronidae	Unbekannt	2	0,3%					
	Pteromalidae	Unbekannt	1	0,2%					
	Embolemidae	Unbekannt	1	0,2%					
	Ichneumonidae	Unbekannt	2	0,3%					

Tabelle 5.2: Die relative Flügelfläche, wie sie durch den Index WQ (Gleichung 5.1) definiert ist, nimmt vom Boden zur Kronenschicht ab. Die Parasitoidarten des Waldes haben vergleichsweise größere Flügel als die auf einem benachbarten Halbtrockenrasen.

Flugfähigkeit	Halbtrockenrasen			Göttinger Wald		
	Zahl der Arten	% der Gesamtfau- na	WQ	Zahl der Arten	% der Gesamtfau- na	WQ
Normal						
Boden	57	19,7%	1,69	194	29,6%	1,81*
Krautschicht	122	42,1%	1,59	49	7,5%	1,77***
Kronenregion	-	-	-	81	12,3%	1,62
Typ A	11	3,8%	0,70	13	2,0%	0,70
Typ B	13	4,5%	0,39	3	0,5%	0,58
Typ C	3	1,0%	0,52	11	1,7%	0,54
Apter	10	3,4%		12	1,8%	
Alle brachypteren oder apte- ren Arten	37	12,8%		39	5,9%	

wohl um morphologisch kurzflügelige jedoch um funktionell geflügelte Arten. Zum Typ B gehören ebenfalls kleine Arten der Familien Ceraphronidae, Megaspilidae und Pteromalidae (Tabelle 5.1). Typ C sind kleine bis mittelgroße Arten. Hier dominieren Diapriidae, Scelionidae und Ichneumonidae. Auch bei den apteren Arten lassen sich diese drei Typen wiederfinden, wobei allerdings die flügellosen Mymaridae im Göttinger Wald fehlen, während sie auf dem ebenfalls in dieser Hinsicht untersuchten Halbtrockenrasen gut repräsentiert sind (Ulrich 1999d).

Es gibt interessante ökologische Unterschiede zwischen diesen drei Typen (Tabelle 5.1). Typ A enthält überwiegend Eiparasitoide und Parasitoide saprophager Dipteren. Die Wirte der Ar-

ten des Typ B sind weitgehend unbekannt, doch scheint es sich wohl in der Regel um Parasitoide von Dipteren (vielleicht räuberischer Gallmücken der Unterfamilie Lestremiinae) zu handeln, die mit dem Boden oder der Krautschicht assoziiert sind. Im Typ C finden wird ebenfalls Parasitoide bodenlebener Wirte (wohl ausschließlich Dipteren) und zwar solcher, die mycetophag oder saprophag sind.

Die Mehrzahl der apteren und brachypteren Arten ist natürlich mit dem Boden assoziiert. Nur 7% der insgesamt 39 Arten lassen sich mit Sicherheit der Krautschicht oder der Kronenregion zuordnen. Bei den vollflügeligen Arten dagegen lässt sich ein umgekehrter Trend erkennen (Tabelle 5.2). Die relative Flügelfläche, wie durch den in Gleichung 5.1 definierten Index WQ ausgedrückt, nimmt vom Boden zur Kronenschicht ab.

Tabelle 5.3: Mittlere Bohrerlängen, Kompaktheit (Index BC; vgl. Abb. 5.4 auf Seite 153) und relative Flügelgröße WQ differieren zwischen verschiedenen Parasitoidgilden. *: $p(U) < 0,05$, **: $p(U) < 0,01$, ***: $p(U) < 0,001$, ****: $p(U) < 0,0001$. Diese Signifikanzwerte beziehen sich auf Unterschiede vom Mittelwert der Arten mit unbekannter Gildenzugehörigkeit, die als Nullmodellgilde diente.

Parasitoide von	Zahl der Arten	Mittlere Länge des Legebohrers [mm]	BC	WQ
Säftesaugern	33	0,24±0,17****	0,04	1,65±0,27
Eiern	45	0,29±0,31**	0,08	1,48±0,38*
Saprophagen	63	0,47±0,31**	0,09***	1,94±0,35****
Gallbildnern	68	0,52±0,85*	-0,09***	1,60±0,18
Minierern	55	0,72±0,69	-0,05	1,78±0,27****
Mycetophagen	82	0,97±1,08	0,07***	1,85±0,23****
Räubern	41	0,83±0,62	0,002	1,59±0,20
Gilde unbekannt	133	0,86±0,75	-0,06	1,62±0,30
Hyperparasitoiden	37	0,99±0,78	0	1,66±0,23
Ektophytophagen	108	1,76±1,81**	0,002	1,63±0,32
Xylophagen	4	2,29±2,49	0,02	1,68±0,14
Alle Arten	669	1,00±1,130	0,003	1,69±0,30

chung 5.1 definierten Index gegeben ist, nimmt vom Boden zur Kronenschicht ab. Arten, die ihre Wirte in der Kronenschicht suchen, haben relativ kleinere Flügel als solche mit Wirten am Boden.

Es existieren auch Unterschiede zwischen den Parasitoidgilden (Tabelle 5.3). Arten, die Saprophage, Mycetophage und Minerer befallen, haben vergleichsweise große Flügel. Eiparasi-

toide und solche, die räuberische Arthropoden befallen, sind durch eher kleine Flügel gekennzeichnet.

Die Tabelle 5.2 gibt auch als Vergleich die entsprechenden Werte des parallel untersuchten Halbtrockenrausens (Ulrich 1999d, i, k). Wir sehen, dass der Wald erheblich weniger aptere oder brachyptere Parasitoidarten beherbergt als die Wiese, ein Fakt, der sich

Tabelle 5.4: Die Schlupfdichten ($\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$) der apteren und brachypteren Hautflügler sind auf offenen Standorten prozentual deutlich höher als im Wald.

Flugfähigkeit	Göttinger Wald		Halbtrockenrasen	
	Schlupfdichte % der gesamt-ten Dichte		Schlupfdichte % der gesamt-ten Dichte	
Typ A	51	11,8%	81	11,1%
ohne <i>Litus cynipseus</i>	35	8,1%	73	10,0%
Typ B	<1	<0,5%	45	6,2%
Typ C	<1	<0,5%	1	0,1%
Apter	4	0,9%	38	5,2%
Vollflügelig	376	87,2%	563	77,3%

nicht allein mit der Existenz einer Kronenschicht im Wald, die natürlich nur wenige solche Arten hat, erklären lässt. Auf der Wiese waren 13% aller Arten apter oder brachypter, ein mehr als doppelt so hoher Prozentsatz wie in dem Wald. Auch bei den vollflügeligen Arten gibt es auf der Wiese verhältnismäßig mehr Arten mit eher kleinen Flügeln (Tabelle 5.2).

Eine Zählung in Ulrich (1999e und unpubl.) ergab, dass in Europa etwa 150 flügellose und zwischen 400 und 600 kurzflügelige Arten leben. Dass heißt, zwischen 550 und 750 Arten sind apter oder brachypter. Dies sind 3,4 bis 4,7% der gesamten europäischen Fauna. Der Halbtrockenrasen hat also etwa doppelt so viele solcher Arten wie aufgrund des regionalen Pools zu erwarten wäre, während der Wald nicht vom regionalen Mittel abweicht.

Wald und Wiese weichen nicht nur in der Zahl der flügellosen und kurzflügeligen Arten ab. Auch ihre Dichten differieren (Tabelle 5.4). Auf der Wiese schlüpfen sie mit einer etwa dreifach höheren Dichte als im Wald. Die Typ B und C Arten sind sogar bis zu 50 mal häufiger. Insgesamt erreichen die apteren und brachypteren Arten auf der Wiese etwa 23% des Gesamtschlupfes der Hymenopteren, im Wald sind es nur

13%. Dabei muss man bedenken, dass Bodenphotoelekktoren vor allem geflügelte, positiv phototaktische Arten abfangen. Ob Arten mit reduzierter Flugfähigkeit quantitativ erfasst werden, scheint fraglich. Das bedeutet, dass ihr relativer Anteil am Gesamtfang wohl in Wirklichkeit höher ist, ein Umstand, der jedoch die gefundenen relativen Unterschiede zwischen Wald und Wiese nicht beeinflussen sollte.

Am auffälligsten ist der hohe Anteil kurzflügeliger Ceraphroniden auf der Wiese (3,4% des Gesamtschlupfes). Insgesamt lässt sich aus den Daten erkennen, dass auf der Wiese solche Hautflüglertaxa überrepräsentiert sind, die auch regional erhöhte Anteile kurzflügeliger oder flügelloser Arten besitzen (Ulrich 1999d). Es sind dies Parasitoide von Säftesaugern, Eiparasitoide und Ceraphronoidea, über deren Ökologie fast nichts bekannt ist. Dieser Umstand mag die gefundenen Differenzen zwischen Wald und Wiese erklären.

Ein interessanter Randaspekt betrifft Unterschiede zwischen idiobiontischen und koinobiontischen Arten. Obwohl der Prozentsatz idiobiontischer Arten an der Gesamtf fauna des Waldes nur etwa 50% beträgt, so viel wie auch im regionalen Artenpool, ist bei ihnen der Anteil apterer und brachypterer Ar-

ten viel höher. 26 der 30 Arten (87%), bei denen der Typ bekannt ist, sind Idio-bionten. Dasselbe Phänomen konnte ich auf der Wiese beobachten, wo ihr Anteil bei 83% liegt.

Unterschiede in der Flugfähigkeit wurden bisher nur bei wenigen Insektengilden untersucht. Insofern lassen sich die hier gezeigten Ergebnisse nur schwer mit anderen Arbeiten vergleichen. Das kurzflügelige und flügellose Insekten in offenen Habitaten, also etwa auf einer Wiese, höhere Anteile an der Gesamtfau-na haben, berichteten bereits Brown und Southwood (1983, 1987). Waloff (1983) fand einen geringeren Flügelpolymorphismus, einhergehend mit einem höheren Prozentsatz vollflügeliger Formen, bei arborikolen phytophagen Hemipteren. Waloff (1983) und Brown (1985) brachten ihre Ergebnisse mit einer gleichmäßigeren Ressourcenverteilung in mittleren Sukzessionsstadien in Verbindung, eine Erklärung, die bei parasitoiden Hymenopteren wenig wahrscheinlich ist.

Vielleicht ist der erhöhte Räuberdruck durch Spinnen für den hohen Anteil apterer und brachypterer Arten auf der Wiese verantwortlich (Ulrich 1999d). So gibt Kajak (1978) an, dass bis zu 38% aller fliegenden Insekten auf einer von ihr untersuchten Wiese durch Spin-

nen abgefangen wurden. Möglicherweise vermeiden Insekten einen solch hohen Räuberdruck durch eine Reduktion ihrer Flügelfläche, um sich schlechter in den Spinnennetzen zu verfangen. Zu dieser Erklärung würden auch die generell geringeren relativen Flügelflächen der Parasitoidarten auf der Wiese passen (Ulrich 1999d).

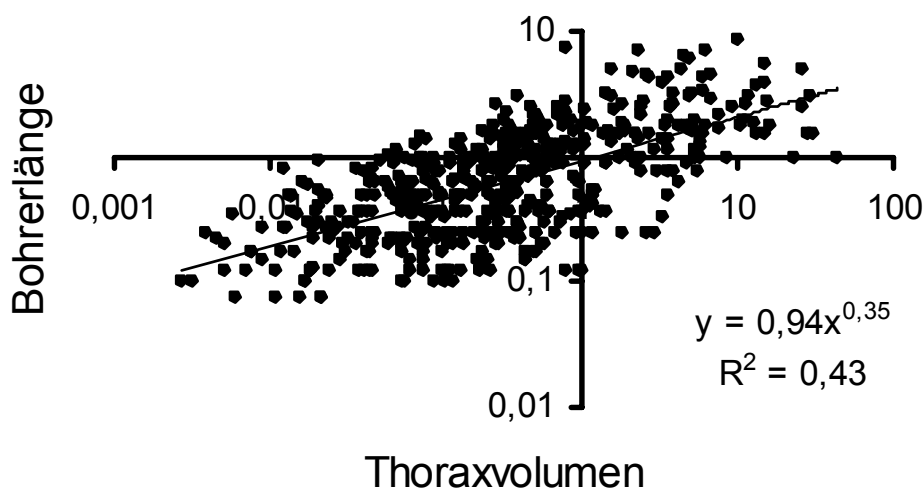
Wir sahen, dass der Wald in etwa den Anteil apterer und brachypterer Parasitoidarten hat, den wir aufgrund ihres Anteils an der regionalen, also in diesem Fall der europäischen Fauna, erwarten. Das offene Habitat, der Halbtrockenrasen, dagegen akkumuliert Arten mit reduzierter Flugfähigkeit und diese erreichen auch verhältnismäßig höhere Schlupfdichten. Man mag spekulieren, dass sich dies auch auf Konkurrenzbeziehungen zwischen den Arten auswirkt. Die bisherigen Ergebnisse zeigen, dass aptere und brachyptere Arten ganz überwiegend solche sind, die idio-biontisch Puppen oder Puparien befallen oder Eiparasitoide sind. Vollflügelige Parasitoide sind dagegen eher koinobiontische Larvalparasitoide. Sie sollten bei höheren Prozentsätzen kurzflügeliger oder flügelloser Arten überproportional mit ihnen konkurrieren, was sich in unterschiedlichen Proportionen von Koinobionten und Idiobionten in den Grö-

ßenklassen mit und ohne kurzflügeligen Arten auswirken müsste. In der Tat ist im Wald das Verhältnis von Koinobionten zu Idiobionten (die kurzflügeligen und flügellosen nicht eingerechnet) bei den Arten unter 0,1 mg 0,74, bei den größeren Arten dagegen nur 0,42. Auf der Wiese finden wir entsprechende Verhältnisse (0,9 zu 0,52).

Flügelreduktion vermindert natürlich die Fähigkeit zur Dispersion und wir sollten in einem stabilen Habitat wie dem Wald eher einen erhöhten Anteil

kurzflügeliger Arten erwarten als auf der Wiese, wie es z. B. Johnson (1969) oder Harrison (1980) für weniger stabile Lebensräume berichten. Die obigen Daten zeigen das Gegenteil. Man mag spekulieren, dass es ein Gleichgewicht gibt zwischen der Notwendigkeit zur Dispersion und dem Vorteil, flügellos zu sein. Allerdings sind zur endgültigen Klärung dieser Frage weitere Studien in anderen Habitaten und anderen Tiergruppen notwendig.

Abbildung 5.3: Thoraxvolumen [mm^3] und Bohrerlänge [mm] sind bei Hymenopteren über eine allometrische Beziehung verknüpft. Es ergibt sich, unabhängig von der Körpergröße, eine untere Grenze der Bohrerlänge von etwa 0,1 mm.



5.1.2 Groß und schlank oder klein und kompakt?

Ein morphologisches Merkmal, das bei den meisten Hautflüglerweibchen sofort ins Auge springt, ist der Legebohrer. Er kann in seiner Länge erheblich schwanken und erreicht bei nicht wenigen Arten sogar ein Mehrfaches der Körperlänge. Bei den Platygasteriden ist er im Abdomen eingerollt, was in einigen Fällen zu auffälligen Abdominalformen führt.

Natürlich sagt die Bohrerlänge etwas darüber aus, ob die Wirte exponiert sind oder verborgen, etwa in Minen, Gallen oder unter Rinde. Im letzteren Fall sind längere Bohrer zu erwarten.

Die Tabellen 5.3 (auf Seite 149)

und 5.5 zeigen die mittleren Bohrerlängen der einzelnen Parasitoidgilden des Waldes und Unterschiede hinsichtlich des Stratum. Wir sehen, dass Parasitoide von Pflanzensaftsaugern und Saprophagen sowie die Eiparasitoide die kürzesten Bohrerlängen haben, Parasitoide von Ektophytophagen dagegen die relativ längsten. Dieses Ergebnis spiegelt natürlich hauptsächlich die unterschiedlichen mittleren Körpergrößen der Arten dieser Gilden wieder. Wenn wir jedoch Bohrerlänge und Körpergröße in Beziehung setzen (Abb. 5.3 auf Seite 152) sehen wir wieder eine allometrische Beziehung mit einer aller-

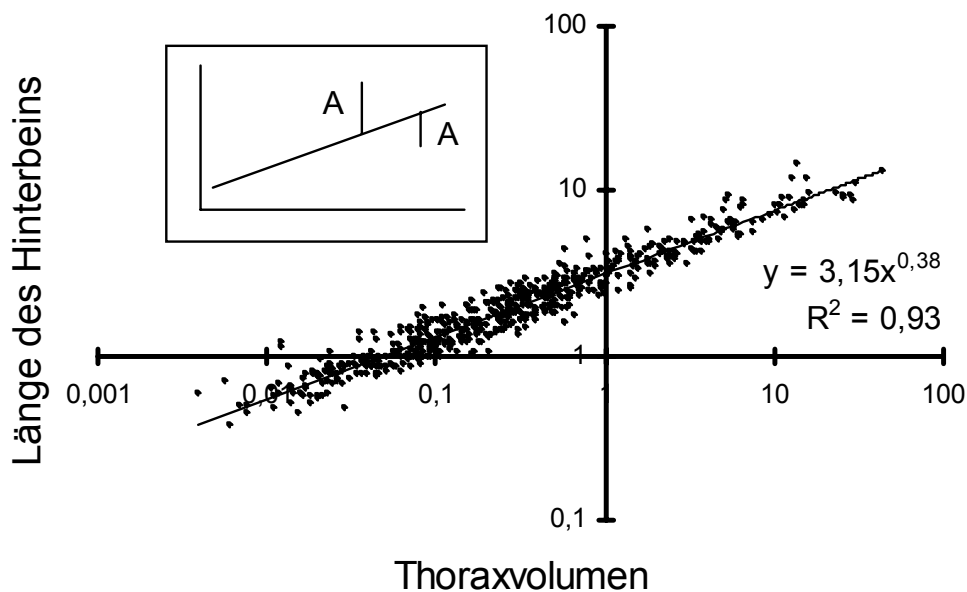


Abbildung 5.4: Thoraxvolumen [mm^3] und Länge des Hinterbeins [mm] sind bei Hymenopteren über eine allometrische Beziehung verknüpft. Die Residuen (A) können zur Formulierung eines Indizes der Grazilität herangezogen werden.

Tabelle 5.5: Mittlere Bohrerlänge (mm), Kompaktheit des Körpers (Index BC) und Thoraxvolumen (mm³) sind bei parasitoiden Hautflüglern abhängig vom Stratum des Wirtsangriffs. S: Zahl der Arten.

Stratum	S	Mittlere Länge des Legebohrers	BC	Thoraxvolumen
Buchenwald				
Kronenregion	81	1,21±1,52	Krone-Kraut: p(U) < 0,01	1,06±2,16
Krautschicht	49	0,51±0,44	Boden-Kraut: p(U) < 0,01	1,71±3,34
Boden	194	0,95±1,05	Boden-Krone: n.s.	1,92±5,38
Halbtrockenrasen				
Krautschicht	122	0,63±0,70	Boden-Kraut: n.s.	0,57±2,84
Boden	57	0,69±0,73	0,06	1,02±3,86

dings großen Streuung, die die Unterschiede bei den Wirten widerspiegelt.

Aus Abb. 5.3 wird aber auch deutlich, dass es eine untere Bohrerlänge von 0,1 mm zu geben scheint, die unabhängig von der Körpergröße nicht unter-

schritten wird.

Ein Blick auf die Tabelle 5.5 zeigt Unterschiede zwischen den Straten des Waldes. Arten mit Wirten in der Krautschicht haben deutlich kleinere Legebohrer als solche in der Kronenschicht oder am Boden. Die Arten der beiden untersuchten Habitate unterscheiden sich dagegen nicht in der Länge ihrer Bohrer (Ulrich 1999d).

Ein anderer Aspekt, der etwas über Wirts- und Habitatanpassungen der Arten aussagen könnte, ist die relative Länge der Körperanhänge. Als Maß dafür bietet sich die Länge des Hinterbeins in Beziehung zur Körpergröße (ausgedrückt wiederum als Thoraxvolumen) an. Wie bei der Flügelgröße ergibt sich auch diesmal eine sehr schöne al-

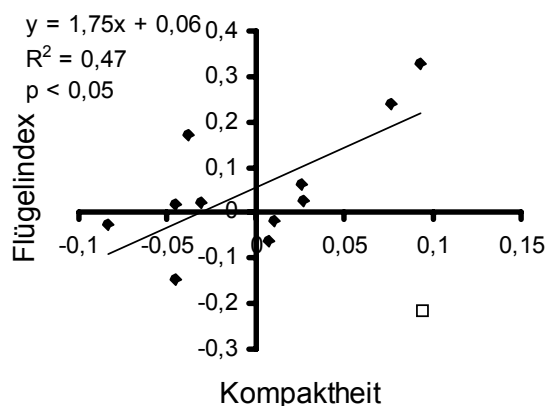


Abbildung 5.5: Flügelindex (Gleichung 5.1) und Kompaktheit (gemessen über die Residuen in Abb. 5.4) sind positiv miteinander korreliert. Eine Ausnahme bilden die Eiparasitoide (weißes Quadrat), die im Verhältnis zu kleine Flügel haben.

lometrische Beziehung zwischen beiden Variablen (Abb. 5.4 auf Seite 158) und wir können den Abstand von der Regressionsgrade als Maß für die Kompaktheit des Körpers nehmen (Ulrich 1999d). Dabei sehen wir, dass es nur sehr wenige Arten gibt, die deutlich zu kompakt sind. Beispiele sind der Hyperparasitoid *Pediobius foliorum*, der Puparienparasitoid *Spalangia erythromera*, und die Platygasteride *Iphitrachelus lar*, deren Wirte nicht bekannt sind. Häufiger sind relativ grazile Arten mit zu langen Beinen. Dazu gehören vor allem einige sehr große Ichneumoniden, wie die Arten der Unterfamilie Ophioninae und einige sehr kleine Mymaridae wie *Mymar pulchellum* oder *Polynema spec.*

Die Regressionsgeraden in Abb. 5.4 wie auch die in Abb. 5.3 entsprechen etwa einem allometrischen Verhältnis mit einem Exponenten von $1/3$, dass heißt, wie schon bei der zweidimensionalen Flügelfläche skalieren in diesem Falle die linearen Maße Länge des Hinterbeins und Bohrerlänge mit der dritten Wurzel des dreidimensionalen Thoraxvolumens. Alle drei Resultate entsprechen damit eher klassischen Allometrieregeln mit Exponenten von $1/3$ und $2/3$, jedoch nicht denen ($1/4$ und $3/4$), wie sie West et al. (1997, 1999)

und Brown und West (1999) aufgrund des Prinzips der Selbstähnlichkeit (des fraktalen Baus) bei ontologischen Prozessen vorhersagten.

Abb. 5.5 zeigt, dass Flügeligkeit und Kompaktheit des Körpers in Beziehung stehen. Je graziler die Arten, desto größer ist auch ihre relative Flügelfläche. Dabei zeigt sich auch ein deutlicher Trend zu mehr grazilem Körperbau bei den kurzflügeligen und flügellosen Arten.

Die Tabellen 5.3 und 5.5 geben die Unterschiede zwischen den Parasitoidgilden in den einzelnen Straten wieder und wir erkennen, dass Parasitoide von Saprophagen, von Mycetophagen (also bodenlebende Arten) und von Gallbildnern die relativ längsten Körperanhänge haben, es sind dies gleichzeitig Gruppen mit relativ großen Flügeln.

Tabelle 5.5 verdeutlicht auch einen Trend zu grazilerem Körperbau von der Kronenregion hin zum Boden. Dieser Trend ist derselbe wie bei der relativen Flügelfläche und dem Thoraxvolumen. Dies mag darauf hindeuten, dass dem Stratum eine Rolle bei der Formung der Gemeinschaftsstruktur hinsichtlich morphologischer Trends zukommt.

5.1.3 Lässt sich die Biologie durch die Morphologie vorhersagen?

Die große Menge an morphologischen und biologischen Daten über die Hautflügler des Göttinger Waldes lässt die Frage aufkommen, ob es korrelative Beziehungen zwischen morphologischen Merkmalen und ökologischen Parametern gibt und ob sich Ökologie vorhersagen lässt. Dies ließe sich über eine Serie multipler Regressionen überprüfen, bei denen ökologische Faktoren, etwa die Wirtsgilde, die Art der Überwinterung oder das Stratum als abhängige und ein Satz morphologischer Merkmale als unabhängige Variable dienen.

Die Tabelle 5.6 zeigt zunächst einmal die Ergebnisse einer Hauptkompo-

nentenanalyse (Varimax normalisiert) in der alle wichtigen ökologischen und phänologischen Variablen sowie fünf morphologische Merkmale eingehen. Wir sehen, dass eine solche Analyse 7 Faktoren extrahiert, von denen allerdings nur in zwei Fällen mehrere Variablen kombiniert sind. Es sind dies absolute Flügelgröße und Trockenmasse, was natürlich der allometrischen Beziehung in Abb. 5.2 entspricht, und die Indizes der Flügelgröße und der Kompaktheit, was nach Abb. 5.2 und 5.4 ebenfalls unserer Erwartung entspricht. Alle anderen Variablen sind nur schwach korreliert und auch die einzelnen Faktoren sind korrelativ voneinan-

Tabelle 5.6: Eine Hauptkomponentenanalyse (Varimax-Rotation normalisiert) identifiziert 5 Faktoren, bei denen morphologische und ökologische Variablen getrennt erscheinen. Variablen, die zur Interpretation der Faktoren herangezogen wurden, sind fett gedruckt.

Variable	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 4	Faktor 5
Thoraxvolumen	-0,97	0,03	-0,06	0,03	0,02
Bohrerlänge	-0,42	0,19	-0,54	-0,04	-0,16
Flügelgröße	-0,88	0,02	-0,28	0,09	0,02
Länge des Hinterbeins	-0,85	0,03	-0,40	0,13	0,04
Körpergewicht	-0,97	0,03	-0,06	0,03	0,02
Wirtsgilde	0,41	-0,12	0,73	-0,11	-0,09
Wirtstaxon	0,26	0,12	0,74	-0,18	-0,20
Stratum	0,13	0,00	0,09	-0,89	0,12
Zahl der Generationen	-0,07	0,70	0,19	0,18	0,33
Hibernation	0,04	-0,82	0,18	0,15	-0,04
Parasitoidtyp	0,06	0,39	0,32	-0,50	-0,36
Mittlere Schlupfdichte	0,04	-0,16	0,11	0,10	-0,87
Eigenwerte	3,826	1,403	1,808	1,180	1,087
Varianzaufklärung	0,319	0,117	0,151	0,098	0,091

Tabelle 5.7: Morphologische Variablen sind bei Parasitoiden keine guten Prädiktoren ökologischer Variablen. Die Ergebnisse einer multiplen Regression ergaben nur bei der Wirtsgilde eine nennenswerte Varianzaufklärung, die jedoch nicht zur Vorhersage der Gilde aufgrund morphologischer Merkmale ausreicht.

Variable	R ²	Körpergewicht	Bohrerlänge	Flügelfläche	Länge des Hinterbeins	Kompaktheit	Relative Flügelfläche
Mittlere Dichte	0,00	-	-	-	-	-	-
Wirtsgilde	0,48	0,23	0,24	-	-0,95	-	-
Wirtstaxon	0,00	-	-	-	-	-	-
Stratum	0,05	-	-	-	-0,25	-	-
Zahl d. Generationen	0,00	-	-	-	-	-	-
Hibernation	0,22	-	0,22	-	0,42	-0,42	-
Parasitoidtyp	0,17	-	0,37	-	-0,38	-	-0,20

der unabhängig. Dies deutet nicht darauf hin, dass sich über eine lineare Kombination von morphologischen Merkmalen Aussagen über ökologische machen ließen.

Die Regressionsanalyse in Tabelle 5.7 erhärtet diesen Befund. Zwar ließen sich bei der Vorhersage der Wirtsgilde signifikante Regressionsgleichungen aufstellen, die Varianzerklärung liegt jedoch nur um 0,5. Die Güte der Vorhersage betrug in diesem besten Fall lediglich 27%. Obwohl dies deutlich besser

ist als per Zufall zu erwarten (10%), ist die Qualität der Vorhersage natürlich viel zu gering, um von praktischer Bedeutung zu sein. In allen anderen der in Tabelle 5.7 wiedergegebenen Fällen war die Vorhersagequalität nicht besser als per Zufall zu erwarten. Wir können daraus schließen, dass es auch im Falle der Hautflügler nicht möglich ist, ökologische Merkmale aus morphologischen abzuleiten. ‚The ghost of competition past‘ (Strong 1986) liegt doch allzu weit in der Vergangenheit.

5.2 Körpergrößenabhängige ökologische Verteilungen

Theoretische Arbeiten und Kompilationen über die Beziehung von Populationsdichte, Biomasse oder anderen ökologischen Faktoren zur Körpergröße der betrachteten Gruppe zeigten eine Reihe von Mustern, falls die Spanne der Größenklassen hinreichend groß genug war. So fanden eine Reihe von Arbeiten eine negative allometrische Regression zwischen der Populationsdichte und der Körpergröße (Currie 1993, Currie und Fritz 1993, Gaston 1993, Cyr et al. 1997a, b, Hendriks 1999). Der Exponent dieser Regression erwies sich als mehr oder weniger konstant und liegt bei -0,9. Plots der Populationsdichte in Abhängigkeit von der Körpergröße zeigten oft eine etwa dreieckige Gestalt, so dass die abundantesten Arten solche mit mittlerer bis geringer aber nicht sehr kleiner Körpergröße waren. Auffallend war auch eine ausgeprägte obere Begrenzungslinie, die eine maximale Dichte bei gegebener Körpergröße markiert (Damuth 1981, Peters und Raelson 1984, Blackburn et al. 1992, Gaston 1993, Scharf et al. 1998). Sie wurde meist mit metabolischen Zwängen erklärt (Peters 1983, Griffiths 1992). Aus dieser Dichte - Körpergrößen Beziehung ergeben sich einige weitere Relati-

onen, so eine, die die Gesamtbiomasse mit der Körpergröße in Beziehung setzt oder auch das Verbreitungsgebiet mit der Abundanzdynamik (Holling 1992, Damuth 1981, 1987, Stork und Blackburn 1993, Ulrich 1999b, c).

Bei den Hymenopteren war über körpergrößenabhängige ökologische Muster bisher so gut wie nichts bekannt. Deshalb seien im Folgenden zunächst einige grundsätzliche Abhängigkeiten dargestellt.

In Einklang mit früheren Kompilationen (Novotny und Kindlmann 1996) sind auch bei den Hautflüglern mittlere Größenklassen am artenreichsten. Dies gilt sowohl für den regionalen Artenpool als auch für die Fauna des Göttinger Waldes (Abb. 5.6). Im Wald sind die Gewichtsklassen mit 0,18 bis 0,36 mg DW mit jeweils 108 Arten am artenreichsten. Die Artenzahl - Körpergrößen Beziehung lässt sich gut mit einer Normalverteilung mit einem Mittelwert von 8,5 (der Größenklasse) und einer Varianz von 0,52 beschreiben.

Die Dichte - Körpergrößen Beziehung (Abb. 5.6) dagegen ist eher glockenförmig, wobei die höchsten Dichten in der Gewichtsklasse von 0,0224 mg DW erreicht werden. Die Beziehung

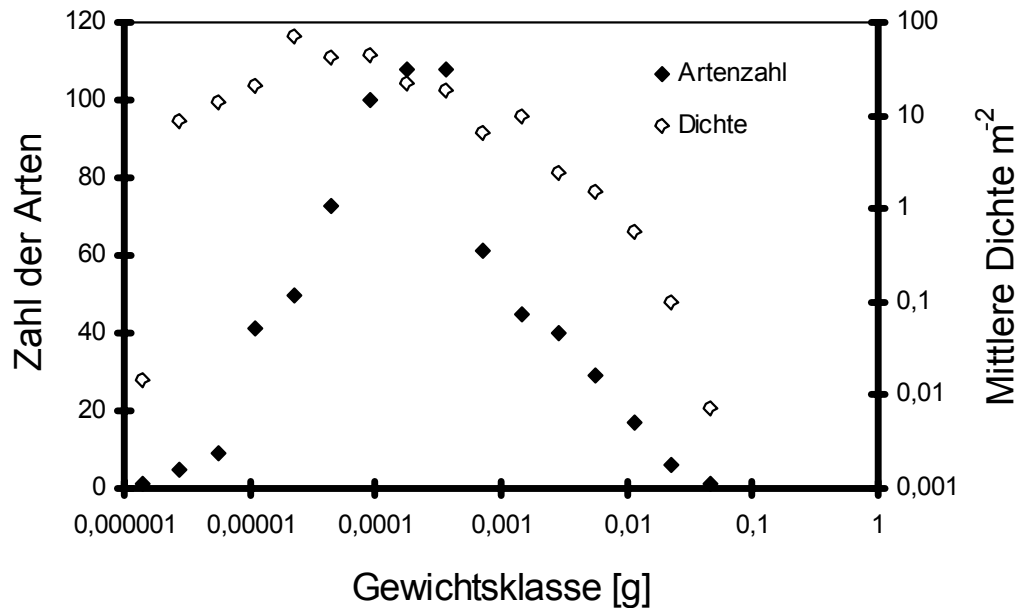


Abbildung 5.6: Artenzahlen und Mittlere Schlupfdichten pro binärer Gewichtsklasse sind bei Hymenopteren unimodal verteilt, wobei die Artenzahl – Gewichtsklasse Beziehung einer Normal- (oder log-normal-, siehe Ulrich 1999b, c) Verteilung entspricht, während die Dichte - Gewichtsklasse Beziehung ein Maximum bei der 5. Gewichtsklasse hat.

folgt nicht der allometrischen Beziehung, wie sie Cyr et al. (1997b) und Hendriks (1999) als typisch für terrestrische Lebensgemeinschaften annehmen. Dazu müssten die unteren Größenklassen höhere mittlere Dichten und damit auch Biomassen erreichen. Ein ähnliches vom allgemeinen Muster abweichendes Verhalten konnte ich auch für die entsprechende Beziehung auf dem parallel untersuchten Halbtrockenrasen nachweisen (Ulrich 1999b).

Ein anderer wichtiger Aspekt ist die Gesamtbiomasse der einzelnen Größenklassen pro Flächeneinheit. Nach der ‚equal biomass‘ Hypothese, die Damuth (1981, 1987) für Säuger beschrieb, müssten die einzelnen Größen-

klassen etwa gleich Anteile an der Gesamtbiomasse beitragen. Die Kompilationen von Currie und Fritz (1993) und Hendriks (1999) lassen dagegen eher einen leichten Anstieg bei den oberen Größenklassen vermuten. Ein Blick auf die Abb. 5.7 zeigt ein Muster, dass je nach Interpretation mit keiner von beiden oder mit beiden Modellen in Einklang zu bringen ist. Wir sehen bei der mittleren jährlichen Biomasse pro m² einen anfänglichen deutlichen Anstieg in der Größenklassenbiomasse. Ab der fünften Klasse jedoch bleibt die Biomasse relativ konstant, um dann erst bei der letzten Größenklasse wieder deutlich abzunehmen. Es ergibt sich also ein glockenförmiges Muster. Betrachten wir

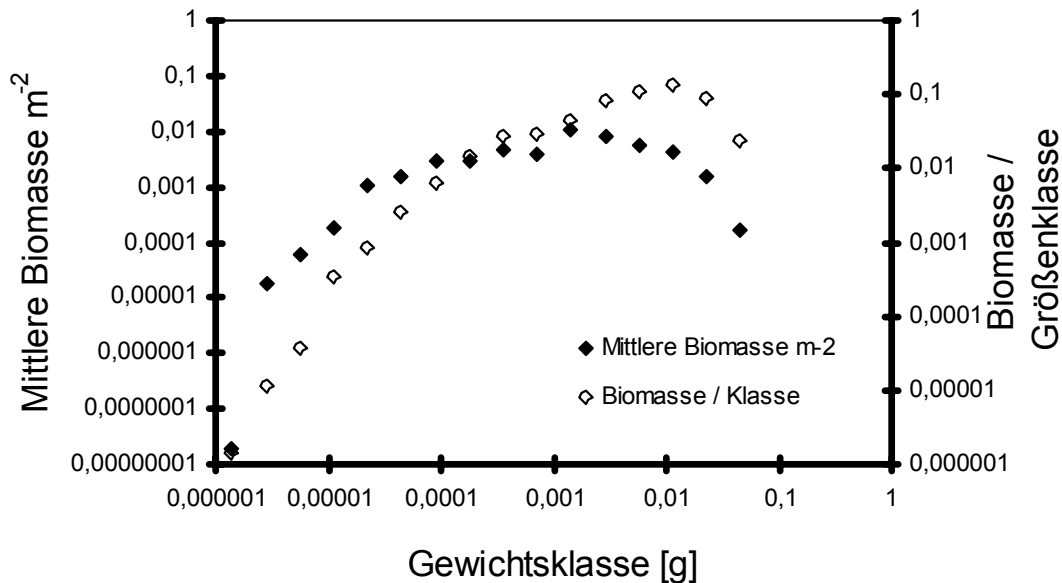


Abbildung 5.7: Die Biomassen – Gewichtsclassen Beziehungen folgen bei Hymenopteren ebenfalls unimodalen Verteilungen wobei die Beziehung der mittleren Biomasse pro m^2 und Gewichtsclassen zwischen der 5. und der 15. Gewichtsclassen mehr oder weniger konstant ist. Das Gesamtgewicht aller Arten pro Größenclassen dagegen steigt kontinuierlich bis zur 14. Classen an.

jedoch die Gesamtbio­masse pro Größenclassen (die Summe der Bio­massen aller Arten unabhän­gig von der Schlupf­dichte) ergibt sich ein deutlicher Anstieg, der erst bei den obersten zwei Classen endet.

Mit diesem Ergebnis haben wir auch einen Hinweis darauf, warum verschiedene Untersuchungen so unterschiedliche Ergebnisse brachten. Das Biomassen - Größenclassen Verhältnis hängt offenbar von der Methode ab, Biomassen zu berechnen. Damuth (1981, 1987) bezog sie in seiner Studie über Säuger über eine energetische Argumentation indirekt auf Ressourcen, Stork und Blackburn (1993), die einen mehr oder weniger linearen Anstieg der

Beziehung bei tropischen Arthropoden berichteten, berechneten Biomassen über allometrische Formeln aus der Literatur aus den Größenclassen. Meine Berechnung nach beiden Methoden unterstützt daher beide Modelle.

Ein anderer Aspekt betrifft die Bio­masse, die jede Art zur Gesamtbio­masse aller Hautflügler beiträgt. Dies zeigt für die drei Straten des Waldes die Abb. 5.8. Wir sehen wiederum eine positive Beziehung zwischen Bio­masse und Gewicht, was auch in diesem Fall zeigt, dass große Arten einen höheren Beitrag zur Gesamtbio­masse leisten als kleinere. Die gefundenen Beziehungen sind für die drei Straten des Waldes ähnlich. Die Abbildung zeigt auch, dass die bo-

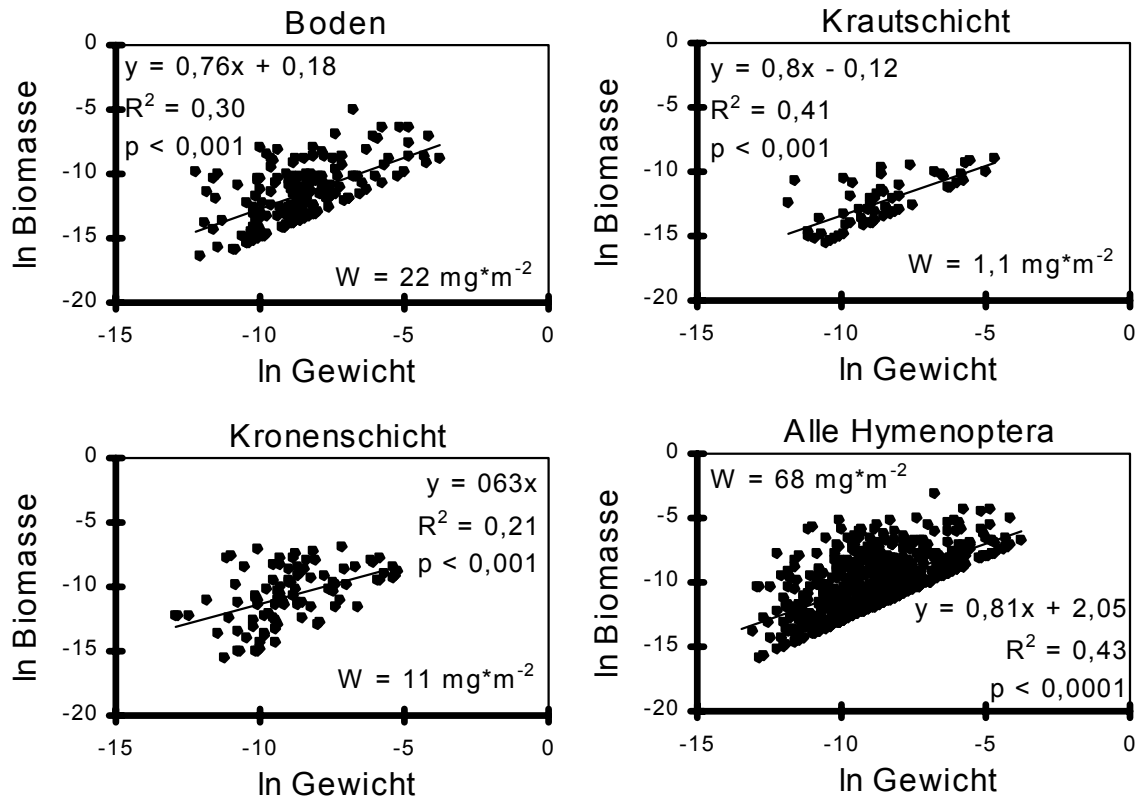


Abbildung 5.8: Die Biomasse der Hautflüglerarten im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht und dem Stratum des Wirtsangriffs (Gewicht und Biomasse in g). W ist die Gesamtbiomasse aller Arten pro Stratum und m^2 .

denlebenden Arten mit ca. 22 mg DW pro m^2 den verhältnismäßig größten Anteil an der gesamten Biomasse haben, während die Arten mit Wirten in Krautschicht nur etwa 1 mg DW pro m^2 aufbringen.

Plots zwischen mittlerer Schlupf-

dichte und Körpergröße (Abb. 5.9) zeigen das auch für andere, sogar nicht-ökologische Gemeinschaften typische Bild (Gaston 1993): eine weite Streuung der Punkte über den Plot mit niedrigeren Dichten größerer Arten. Eine eindeutige negative Regression ergibt sich

Tabelle 5.8: Grenzdichten bei parasitoiden Hymenopteren des Göttinger Waldes, wie sie sich aus Abb. 5.9 ergeben.

Stratum	Funktion	Maximale Dichte einer mittelgroßen Art (Ind. m^{-2})	Maximale Dichte der kleinsten Art (Ind. m^{-2})
Boden	$\ln D = -0,084 \cdot (\ln X)^2 - 2,024 \cdot \ln X - 9,58$	1,42	18,64
Krautschicht	$\ln D = -0,023 \cdot (\ln X)^2 - 1,133 \cdot \ln X - 9,06$	0,11	4,34
Kronenregion	$\ln D = -0,181 \cdot (\ln X)^2 - 4,123 \cdot \ln X - 20,08$	0,98	19,17
Alle Hymenoptera	$\ln D = -0,0938 \cdot (\ln X)^2 - 2,313 \cdot \ln X - 10,73$	1,99	69,45

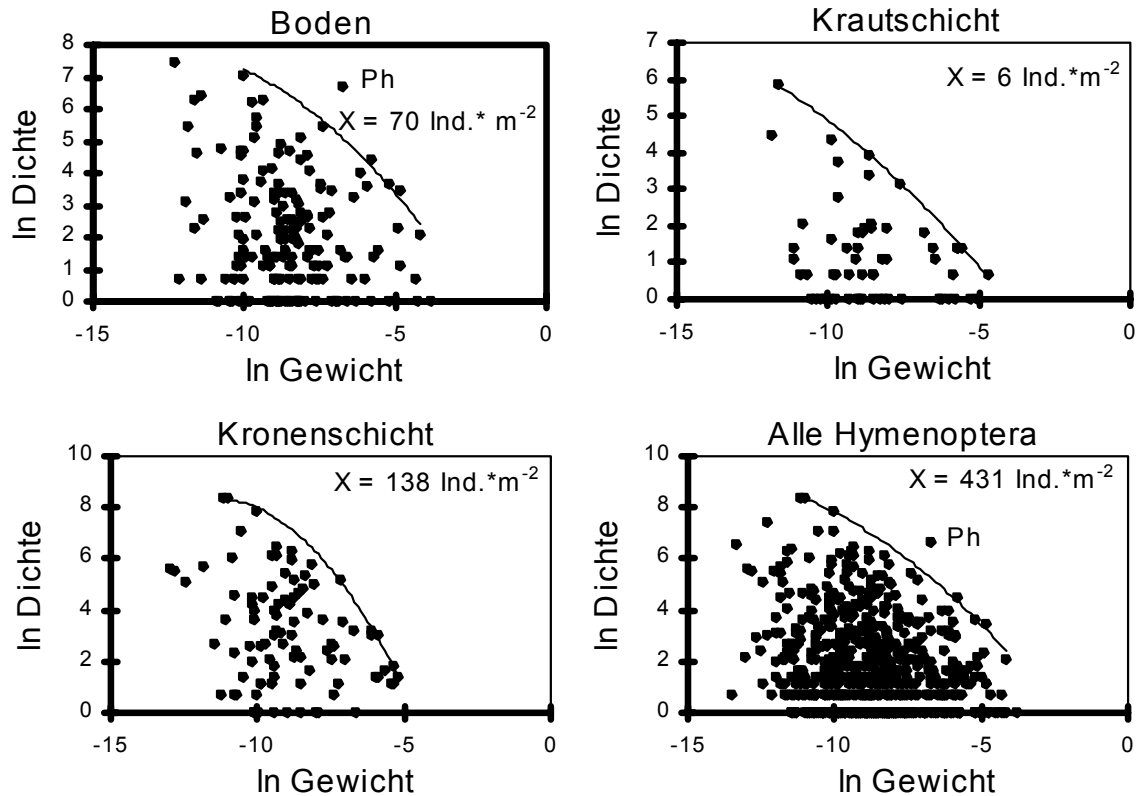


Abbildung 5.9: Die Schlupfdichte der Hautflüglerarten im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht und dem Stratum des Wirtsangriffs (Gewicht in g, Schlupfdichte in Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$). X ist die Gesamtdichte aller Arten pro Stratum und m^2 . PH; *Phygadeuon ursinum*, eine Art., die im Mittel deutlich höhere Dichten erzielte als über die eingezeichneten Regressionen, die eine obere Dichtegrenze markieren, erwartet. Die Regressionsgleichungen enthält Tabelle 5.8.

jedoch nicht. Betrachten wir den Plot für alle Hautflügler sehen wir allerdings auch die häufig beschriebene dreieckige Gestalt mit niedrigeren mittleren Schlupfdichten der kleinsten Arten.

Wichtiger ist jedoch die deutlich markierte obere Dichtegrenze. Die Tabelle 5.8 auf der vorherigen Seite zeigt Funktionen, die diese oberen Grenzen markieren und nach der Methode von Blackburn et al. (1992) berechnet wurden (Ulrich 1999b). Mit nur einer Ausnahme, der Ichneumonidae *Phygadeu-*

on ursini, einem Parasitoiden der in Bärlauch minierenden Syrphide *Cheilosia fasciata* (Hövmeyer 1992b), hatten alle 720 Hymenopterenarten des Wald mittleren Dichten unterhalb oder entlang dieser Grenze.

In den einzelnen Jahren jedoch wurde diese Grenze häufiger überschritten. Betrachten wir, was mit diesen Arten in den folgenden Generationen geschah. Insgesamt betraf dies 25 Arten (3,4% der Gesamtfäuna). Nur 10 Arten hatten Dichten, die deutlich (mehr

als 10 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$) über der Grenze lagen. Diese Arten fasst die Tabelle 5.9 zusammen. Wir sehen, dass ihre Dichten in den folgenden Generationen in jedem Fall deutlich abnahmen oder sogar kollabierten. Nur fünf der Arten ü-

mes und der entsprechenden Grenzdichte, wie sie sich aus Tabelle 5.8 ergibt. Wir sehen, dass die maximalen erreichten Dichten bei kleinen Arten deutlich unter der jeweiligen Grenzdichte liegen bei einer gleichzeitigen merklichen

Tabelle 5.9: Parasitoidarten, die ihre in Tabelle 5.8 und Abb. 5.9 definierte obere Dichtegrenze in einem der Untersuchungsjahre überschritten, hatten in darauf folgenden Jahren deutlich geringere Schlupfdichten bis hin zu einem Kollabieren der Population.

Art	Grenzdichte	Maximale Dichte	Differenz	Jahr der max. Dichte	Dichte im darauffolgenden Jahr	Jahr
<i>Synopeas</i> GW1	30	658	627	1984	nicht gefunden	1986
<i>Phygadeuon ursini</i>	1	72	70	1987	-	-
<i>Eretmocerus mundus</i>	33	99	66	1983	< 1	1984
<i>Tetrastichus brachycerus</i>	18	83	65	1984	nicht gefunden	1985
<i>Mesopolobus</i> GW1	19	64	45	1985	3	1986
<i>Omphale</i> GW2	13	50	37	1985	13	1986
<i>Gastrancistrus walkeri</i>	24	39	16	1984	< 1	1985
<i>Tetrastichus ?charoba</i>	20	34	14	1982	< 1	1983
<i>Charitopes gastricus</i>	5	20	14	1986	6	1987
<i>Tetrastichus luteus</i>	8	19	11	1984	9	1985

berschritten ihre Grenzdichte und hatten sogar höhere Dichten in der folgenden Generation. Für die 10 Arten der Tabelle 5.9 sehen wir dagegen in jedem Fall eine unmittelbar auf das Maximum folgende drastische Abnahme der Abundanz bis zu einem Wert unter die Grenzdichte, in der Hälfte der Fälle sogar bis zu einer Dichte unterhalb einem Tier $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$.

Die Abb. 5.10 auf der nächsten Seite zeigt dazu für alle Arten mit einer maximalen Dichte von mehr als 1 Ind. $\text{m}^{-2}\text{a}^{-1}$ die Differenz von maximaler Dichte während des Untersuchungszeitrau-

Streuung, während Arten über 0,1 mg Körpergewicht diese mehr und mehr erreichen. In der letzteren Gruppe hatte nur die schon erwähnte *Phygadeuon ursini* deutlich zu hohe Dichten.

Schlupfdichte und Biomasse sind nicht die einzigen Faktoren, die in Beziehung zur Körpergröße stehen. Die Abb. 5.11 zeigt, dass auch die Dichteschwankungen der Arten gewichtsabhängig sind. Kleine Arten hatten absolut und auch relativ höhere Dichteschwankungen als größere Arten. Dieser Befund mag auf den ersten Blick im Widerspruch zu den Ergebnissen der Kapitel

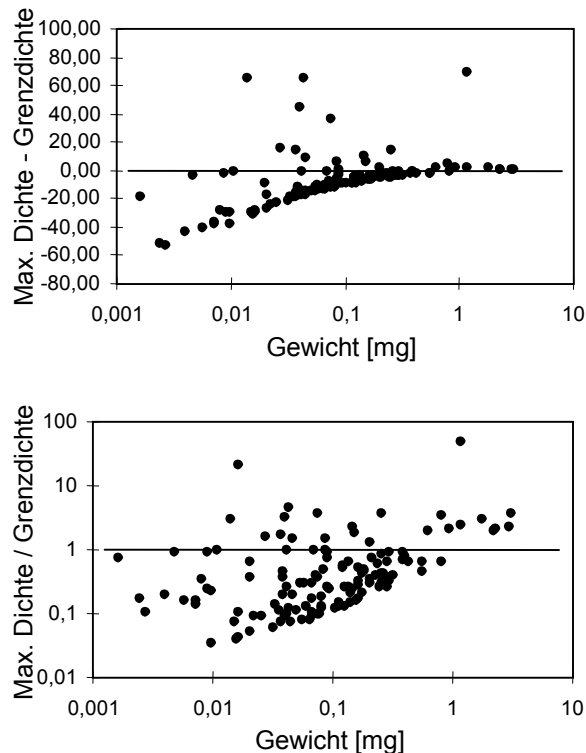


Abbildung 5.10: Das Verhältnis von maximaler Dichte zu Grenzdichte ist gewichtsabhängig. Je höher das Körpergewicht einer Art, desto näher liegen maximale Dichte und Grenzdichte (wie in Abbildung 5.9 definiert) beieinander.

2.6.2 und 3.2 stehen, wo gezeigt wurde, das seltenere Arten ebenfalls höhere Populationsschwankungen hatten. Gleichzeitig sind größere Arten relativ seltener. Damit müssten größere Arten stärker fluktuieren. Allerdings sind beide genannten Korrelationen, besonders die Dichte - Körpergrößen Beziehung alles andere als perfekt und die vielen kleineren und gleichzeitig selteneren Arten bewirken den Trend zu geringeren Fluktuationen bei größeren Arten in Abb. 5.11.

Wie lassen sich nun die gefunde-

nen Muster erklären? Gaston (1993) erklärte das Auftreten einer oberen Grenzdichte mit zwei sich einander nicht unbedingt ausschließenden Hypothesen: metabolischen Zwängen, dass heißt Ressourcenknappheit bei großen Arten, die nur geringe Populationsdichten zulassen und einen möglichen Zusammenhang zwischen der relativen Dichteverteilung der Arten und ihrem Körpergewicht. In einer vorangegangenen Arbeit (Ulrich 1999b) habe ich jedoch eine plausible Alternative skizziert.

Körpergrößenabhängige ökologische Muster stehen mit Dichtefluktuationen in Verbindung. Wie bereits gesehen fluktuieren die Hymenopteren des Göttinger Waldes z. T. außerordentlich stark mit Schwankungsraten von bis zu über 100 (maximale / minimale Dichte). Da Populationsfluktuationen mit der

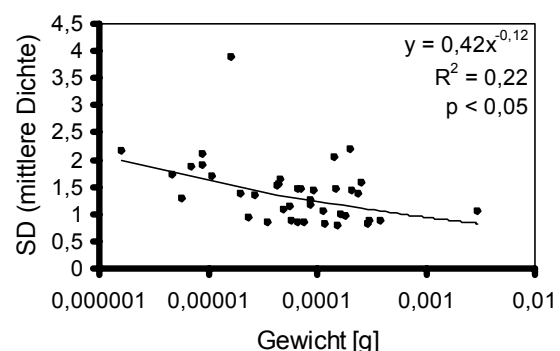


Abbildung 5.11: Die Standardabweichung der log-transformierten Schlupfdichten als Maß der zeitlichen Variabilität einer Art korreliert negativ mit dem Körpergewicht. Aufgetragen sind alle Arten, die wenigstens in 6 Untersuchungsjahren nachgewiesen wurden (39 Arten).

Dichte - Körpergrößen mittelbar in Beziehung stehen (über die Abhängigkeit der zeitlichen Variabilität von der mittleren Dichte, vgl. Kapitel 2.6.2 und 3.1), sollten sie bei der Interpretation von dichteabhängigen Mustern in Betracht gezogen werden. So ließen sich unterhalb der Grenzdichte keine eindeutigen Relationen zwischen Körpergewicht und Abundanzdynamik ausmachen (Ulrich 1999b), oberhalb dieser Grenzdichte jedoch nahm die Dichte der meisten Arten unmittelbar nach ihrem Maximum z. T. drastisch ab. Die obere Grenzdichte - eine untere lässt sich über Fänge nicht abbilden (Lawton und Gaston 1989) - könnte daher einen Bereich der Stabilität markieren. Innerhalb der Grenzen fluktuieren die Dichten stochastisch und eine dichteabhängige Regulation lässt sich nicht nachweisen. Dichten oberhalb der Grenze dagegen werden in dichteabhängiger Weise reguliert, in den folgenden Generationen kehren die Schlupfdichten immer wieder zu Werten unterhalb der Grenzdichte zurück (Ulrich 1999b). Dabei ist es interessant

zu sehen, dass größere Arten ihrer Grenzdichte näher sind als kleinere. Auch dieser Befund passt zu der obigen Hypothese, weil kleinere Arten relativ größere Dichtefluktuationen haben. Um ebenso häufig wie größere Arten im stabilen Bereich zu bleiben, müssen ihre Populationen relativ niedrigere mittlere Dichten haben.

Theoretische Modelle zur dichteabhängigen Regulation von Populationsdichten und zum Nachweis einer solchen Regulation enthalten oft eine obere Grenze der Dichte, die selten überschritten wird (Chesson 1978, Chesson und Ellner 1989, Den Boer 1991, Pollard et al. 1987, Crowley 1992). Ein Problem dieser Modelle ist die Schwierigkeit, empirische Werte für solche oberen Grenzen anzugeben. Abundanz - Körpergrößen Plots wie in Abb. 5.9 könnten eine Methode sein, um für ganze artenreichere Gemeinschaften solche Werte zu schätzen (Ulrich 1999c). Dazu aber sind weitere Studien an anderen Gemeinschaften notwendig.

5.3 Ein Modell

Die vielen, oben dargestellten körpergrößenabhängigen ökologischen Muster lassen die Frage aufkommen ob und wie diese zueinander in Beziehung stehen? Es stellt sich auch die Frage ob wir sie aus einer begrenzten Zahl basaler Beziehungen ableiten können?

In einer vorangegangenen Studie (Ulrich 1999c) konnte ich zeigen, dass sich typische Dichte - Körpergröße Be-

ziehungen über stochastische Populationsfluktuationen generieren lassen, wenn die zugrunde liegende Arten - Körpergröße Beziehung der Gemeinschaft einer Normal- oder log-Normalverteilung entspricht. Ein solches stochastisches Modell sagte im Falle der Hymenopteren nicht nur die Abundanz richtig voraus, sondern auch die entsprechenden Biomasseverteilungen.

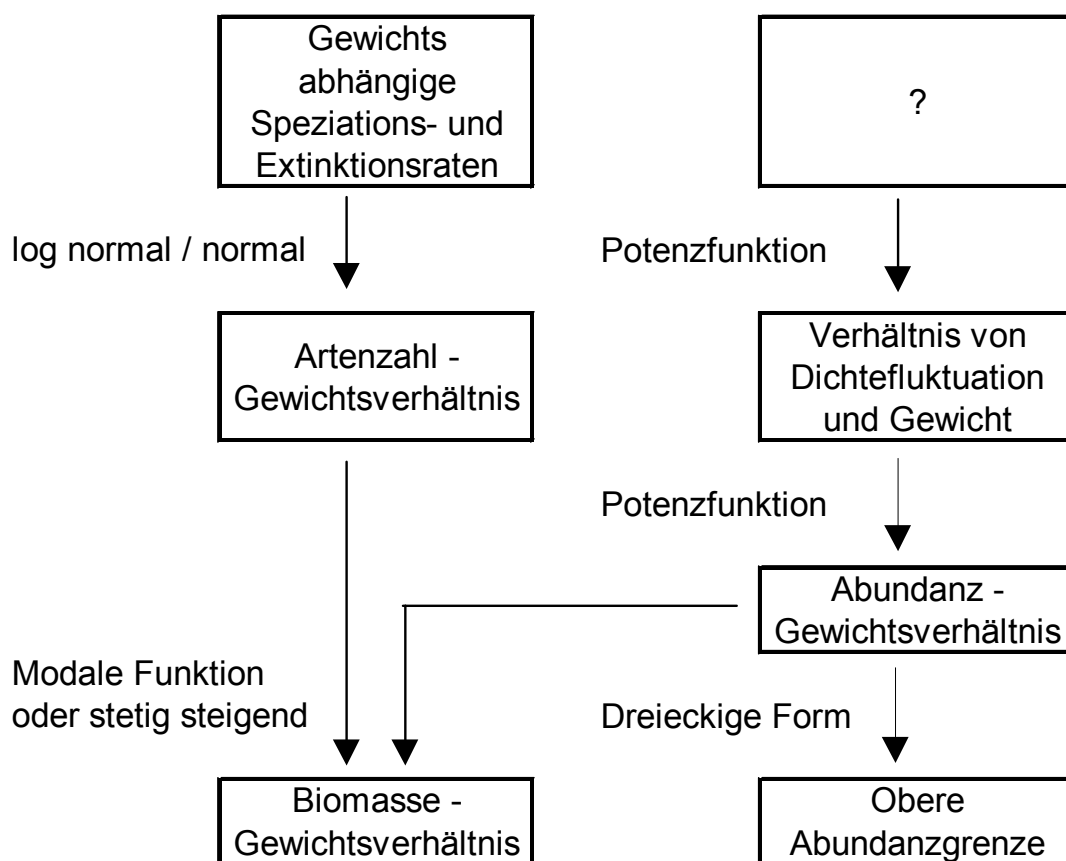


Abbildung 5.12: Ein allgemeines Modell, welches die verschiedenen Gewichtsabhängigen ökologischen Verteilungen und ihre gegenseitigen Beziehungen zeigt. Wir sehen, dass sie alle sich aus zwei basalen Verteilungen ableiten lassen, wobei unklar ist, welcher Mechanismus die Beziehung zwischen Dichtefluktuationen und Gewicht generiert.

Dabei ergab sich die Gesamtbiomasse B_i pro Größenklasse i aus dem mittleren Gewicht der Arten pro Größenklasse $W_{m(i)}$ als

$$B_i = af(i)W_{m(i)}^{1+z} \quad (5.2)$$

Dabei sind a und z Konstanten der Dichte - Größenklasse Beziehung. $f(i)$ eine gewichtsklassenabhängige Funktion, die die Beziehung zwischen B_i und der Arten - Größenklasse Relation beschreibt.

Damit war es möglich, die verschiedenen größenabhängigen ökologischen Muster in einem Modell zusammenzufassen, wenn man als basale Muster körpergrößenabhängige Speziations- und Extinktionsraten sowie ebenfalls körpergrößenabhängige Dichtefluktuationen annimmt. Das sich daraus ergebende Modell zeigt die Abb. 5.12 auf der vorhergehenden Seite.

Körpergrößenabhängige Speziations- und Extinktionsraten legten bereits Dial und Marzluff (1988) zugrunde, um beobachtete Muster von Arten - Größenklassen Beziehungen zu erklären. Vereinfacht gesagt ergeben solche Modelle, dass zufällig über das gesamte Gewichtsspektrum verteilte Speziations- und Extinktionsereignisse über längere Sicht zu normalverteilten Arten - Größenklassen Beziehungen führen, die ih-

rerseits wiederum den Trend zu körpergrößenabhängigen Speziations- und Extinktionsraten verstärken. Der Prozess führt damit zu typischen Mustern wie sie die Abb. 5.6 und 5.7 im Falle der Hymenopteren zeigen.

Falls Dichtefluktuationen auch abhängig von der Körpergröße sind, so ergibt sich daraus zunächst einmal eine typische allometrische Dichte - Körpergröße Beziehungen mit einer dreieckigen Gestalt und mehr oder minder scharf markierten oberen Dichtegrenzen. Eine Kombination beider Relationen führt zu realistischen Biomasse - Körpergröße Beziehungen, die bei einigen Parameterkombinationen zu einer gleichmäßigen Verteilung der Biomassen über alle Größenklassen führen. In der Regel aber ergaben sich unimodale Biomasse - Körpergröße Verteilungen mit einem Maximum im oberen Größenbereich. Dies stimmt exakt mit dem Befund aus Abb. 5.7 überein und widerspricht demnach der ‚equal biomass‘ Hypothese.

Wir haben es demnach möglicherweise mit zwei basalen Verteilungen zu tun, aus denen sich andere körpergrößenabhängige ökologische Muster ergeben. Die Frage ist, welche Prozesse dafür verantwortlich sind, dass kleinere Arten relativ größere Dichtefluktuationen

nen haben. Wir können an evolutive Trends denken, die in Abhängigkeit von der Körpergröße in Richtung einer r oder K-Strategie weisen (Southwood 1977, Greenslade 1983). Größere Arten sind durch ihren höheren Ressourcen- und hier vor allem ihrem Energieverbrauch häufiger K-Strategen und solche Unterschiede vermögen sich auch in Dichteschwankungen auszudrücken (Owen und Gilbert 1989). Allerdings grenzt eine solche Argumentation an einen Zirkelschluss, ist doch eine Definition für r-Strategen das Auftreten hoher Dichtefluktuationsen.

Eine zweite Erklärung könnte sich

wieder auf stochastische Effekte stützen. Nehmen wir wieder eine typische unimodale Arten - Körpergrößen Verteilung (wie in Abb. 5.6 für die Hymenoptera) an, so könnten sich höhere Dichtefluktuationsen bei kleineren Arten schlicht aus der Tatsache ergeben, dass in diesen Körpergrößenklassen mehr Arten zu finden sind. Damit ist dort die Wahrscheinlichkeit von Arten mit höheren Dichtefluktuationsen ebenfalls höher. Ein solches Modell würde demnach alle körpergrößenabhängigen Verteilungen durch eine einzige basale Relation, die Beziehung zwischen Artenzahl und Körpergröße ableiten.

6. Geschlechterverhältnisse

Ein Punkt, der bei der Bearbeitung von Hymenopteren sofort ins Auge fällt, sind die oft sehr ungleichen und wechselnden Geschlechterverhältnisse (Geschlechterverhältnis bedeutet im Folgenden immer der Anteil Männchen an der Gesamtpopulation). Hautflügler sind ganz überwiegend haplo-diploide Organismen, das heißt, aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich (meistens) Männchen, aus befruchteten Weibchen.

Die Evolution hat diesen Mechanismus genutzt und die Weibchen mit der Möglichkeit ausgestattet, die Befruchtungsrate der Eier zu steuern. Damit sind sie in der Lage, das Geschlechterverhältnis den aktuellen Gegebenheiten anzupassen. Allerdings ist auch die vollständige Unterdrückung des männlichen Geschlechts, die sogenannte Thelytokie nicht selten, und bei einigen Familien mit überwiegend kleinen bis sehr kleinen Arten, etwa den Encyrtiden, den Apheliniden oder den Mymariden, kann man einen deutlichen Trend zum verstärkten Auftreten thelytoker Formen feststellen.

Damit sind wir auch schon bei der Frage, welche Umweltgegebenheiten auf das Geschlechterverhältnis Einfluss nehmen oder zur Thelytokie führen. Die

soziobiologischen Forschungen der letzten Jahrzehnte haben dazu eine ganze Reihe von Modellen erbracht, wobei ein grundsätzlicher Leitgedanke hinter allen Überlegungen die Vorstellung war, dass die Geschlechterverhältnisse hinsichtlich des reproduktiven Erfolges optimal justiert werden (Waage 1986). Dies kann sich sowohl in langfristigen evolutiven Trends als auch in kurzfristigen Reaktionen auf veränderte Umweltbedingungen äußern.

Die klassische Theorie zu Geschlechterverhältnissen ist die der ‚local mate competition‘ (Hamilton 1967, Charnov 1982). Danach sollten einzelne Weibchen die Geschlechterverhältnisse auf der Ebene einzelner Wirtsindividuen oder lokaler Mikrohabitate entsprechend einem optimalen reproduktiven Erfolg justieren. Das heißt, es sollte jeweils in das aktuell reproduktivere Geschlecht investiert werden, zu Zeiten hoher Weibchendichten und / oder geringer Wirtsdichten in Männchen, zu Zeiten hoher Männchendichten oder auch hoher Wirtsdichten in Weibchen. Daneben existieren aber noch eine ganze Reihe weiterer Faktoren, die direkt oder indirekt das Geschlechterverhältnis beeinflussen können.

Da ist vor allem die Wirtsgröße, seine Verfassung und sein Alter zu nennen. Generell kann man sagen: je besser der Wirt desto mehr befruchtete Eier, also potentielle Weibchen werden abgelegt (Sandlan 1979, Charnov et al. 1981, Van Alphen und Thunissen 1983, King 1987, Kenis 1996, Mayhew and Godfray 1997, Bernal et al. 1998, Ueno 1999a, b). Der Grad an Aggregation bei

den Wirten oder deren Ressourcen spielt ebenfalls eine Rolle. Je höher die Aggregation, desto niedriger sollte der Anteil der Männchen sein (Hamilton 1967). Einen unmittelbaren Einfluss auf die Eiablagestrategie haben darüber hinaus natürlich noch die Konstitution oder das Alter des Parasitoidweibchen oder auch der Füllungsgrad der Spermathek (King 1987, Ode et al. 1997).

6.1 Ein Überblick

Schauen wir uns nun die Geschlechterverhältnisse der Hautflügler des untersuchten Buchenwaldes im Hinblick auf diese theoretischen Vorstellungen an. Dabei muss man berücksichtigen, dass es sich bei den Geschlechterverhältnissen über Fänge von Schlupffallen um aggregierte Werte handelt, wie sie selbst pro einzelner Falle von mehreren Weibchen aus potentiell einer Vielzahl von Wirten produziert werden können. ‚Local mate competition‘ und verwandte Theorien beziehen sich dagegen in den meisten Fällen auf die Eiablagestrategie eines Weibchens oder mehrerer Weibchen an einem Mikrostandort.

Blicken wir auf die Geschlechterverhältnisse der Hautflüglerarten des Waldes im einzelnen (siehe Anhang A

und Ulrich 1998b für die nichtdeterminierten Arten), so sehen wir eine große Spanne von der Thelytokie bis zu einem deutlichen Überwiegen an Männchen.

Dabei ist natürlich zu berücksichtigen, dass von vielen Arten nur wenige Tiere gefangen wurden und daher bei ihnen keinen sicheren Aussagen über den Anteil der Männchen zu machen sind. Im folgenden beziehe ich mich daher immer auf einen Ausschnitt von 148 Arten, die mit mehr als 20 Tieren gefangen wurden (vgl. Ulrich 1998b).

Nimmt man die mittleren Geschlechterverhältnisse aller Individuen dieser Arten, wie sie in den acht Untersuchungsjahren gefangen wurden und sortiert die Arten entsprechend ihrer Wirtsgilde, so erkennen wir vier mehr oder minder klar getrennte Gruppen

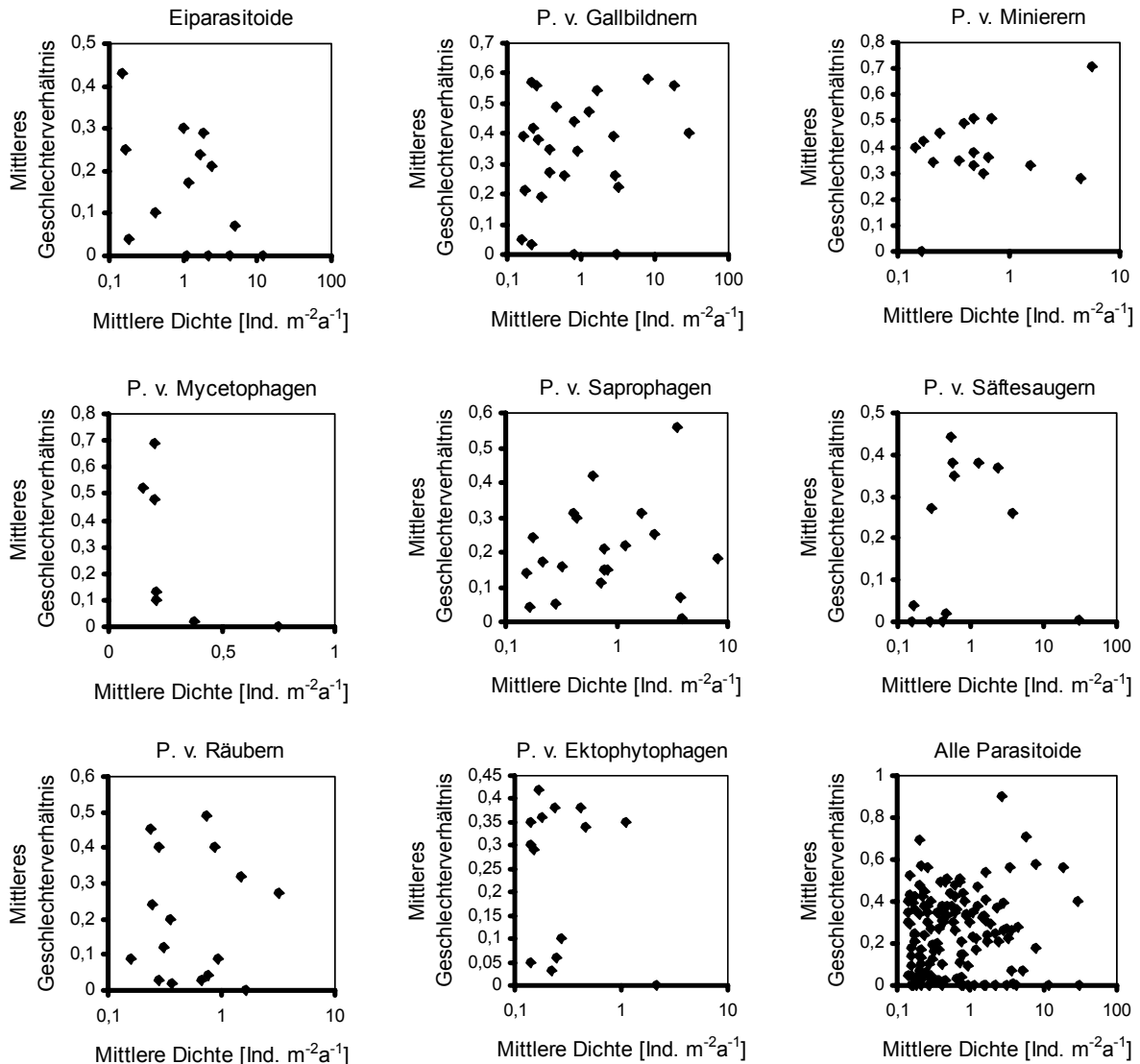


Abbildung 6.1: Mittlere Geschlechterverhältnisse der Parasitoidarten des Göttinger Waldes zeigen keine eindeutigen Trends in Beziehung zu ihrer mittleren Schlupfdichte.

(Tabelle 6.1 und Abb. 6.1).

Mit einem Anteil von 30 bis 40% Männchen haben Arten, die minierende oder gallbildende, also endophytophage, Wirte befallen die durchschnittlich höchsten Geschlechterverhältnisse. In dieser Gruppe fand ich nur zwei (4%) thelytoke Arten (die Eulophiden *Omphale aetius* und *Tetrastichus fagei*).

Die zweite Gruppe enthält die Pa-

rasitoide ektophytophager Wirte (Lepidoptera und Coleoptera) sowie solche bodenlebender sapro- oder mycetophager Wirte. Dazu gehören auch Parasitoide nicht-bodenlebender räuberischer Insekten (Neuroptera und Metoptera). Das mittlere Geschlechterverhältnis war 20 bis 30% nur eine der 65 Arten (1,5%) ist thelytok. Es handelt sich um eine Art der Gattung *Copidosoma*

Tabelle 6.1: Mittlere Geschlechterverhältnisse (Mittelwert der einzelnen Arten) bei verschiedenen Parasitoidgilden des Göttinger Waldes und die Zahl der thelytoken Arten.

Gilde	Mittleres Geschlechterverhältnis	Standardabweichung des Geschlechterverhältnisses	Zahl der Arten	Zahl der thelytoken Arten
Hyperparasitoide	0,05	0,08	4	2
Parasitoide bodenlebender Räuber	0,09	0,11	6	1
Eiparasitoide	0,15	0,14	14	4
Parasitoide von Säftesaugern	0,19	0,18	14	4
Parasitoide von Saprophagen	0,21	0,15	20	0
Parasitoide nicht bodenlebender Räuber	0,24	0,13	4	0
Parasitoide von Mycetophagen	0,28	0,28	21	0
Parasitoide von Ektophytophagen	0,29	0,18	20	1
Parasitoide von Gallbildnern	0,34	0,18	26	2
Parasitoide von Minierern	0,39	0,15	13	0

(Encyrtidae), einem wahrscheinlich gregären Parasitoiden ektophytophager Wirte. Im Falle der Parasitoide eben dieser ektophytophagen Wirte erkennen wir aus Abb. 6.1 allerdings, dass es zwei deutlich getrennte Untergruppen gibt, eine mit einem Anteil Männchen um 40% und eine mit einem niedrigen Männchenanteil um 10%.

Eine solche Zweiteilung gibt es auch in den nächsten Gruppe, bei den Eiparasitoiden und den Parasitoiden von Säftesaugern. Das mittlere Geschlechterverhältnis bei dieser Gruppe beträgt 10 bis 20%, jedoch lassen sich aus Abb. 6.1 in beiden Fällen eine obere und eine untere Untergruppe ausmachen. Von 9 der 28 Arten fand ich keine Männchen (*Eustochus atripennis*, *Litus cynipseus*, *Polynema fumipenne*, *Tri-*

chogramma embryophagum, *Encarsia* GW1, *Diaeretellus ephippium*, *Aphelinus* GW1, *Amitus minervae*, *Telenomus* GW1) oder fast keine Männchen (*Eretmocerus mundus*: 12 Männchen, 4359 Weibchen). Dabei ist interessant, dass von den Eiparasitoiden *Eustochus atripennis* und *Polynema fumipenne* Männchen bekannt sind. Die von *E. atripennis* sind brachypter und leben in der Laubstreu (Trjapitzin et al. 1978, Ulrich unpubl.), die von *P. fumipenne* dagegen sind vollflügelig. Ich fand sie häufig auf dem parallel untersuchten Halbtrockenrasen. Bei der letzten Art gibt es also einen deutlichen Unterschied im Geschlechterverhältnis zwischen Populationen in einen Wald und in einem offenen Lebensraum.

Einen ähnlichen Unterschied

konnte ich auch bei der letzten Parasitoidgruppe, den Arten mit einem mittleren Geschlechterverhältnis unter 10%, nachweisen. In dieser Gruppe finden wir die Hyperparasitoide, die allerdings nur durch 4 Arten vertreten sind und die Parasitoide bodenlebender räuberischer Arthropoden (Spinnen und Kurzflügler). 3 der 10 Arten sind im Göttinger Wald thelytok (*Ismarus dorsiger*, *Dibrachys cavus*, *Exallonyx quadriceps*). Dies ist wiederum bei der letzten Art und überhaupt bei den Proctotrupiden interessant. Sie hatten durchweg nur sehr

niedrige Geschlechterverhältnisse (unter 10%), während aus anderen Habitaten bei allen Arten deutlich höhere Männchenanteile bekannt sind (Weidemann 1965, Townes und Townes 1981). Allerdings fand auch Hilpert (pers. Mitt.) in dem von ihm untersuchten Eichen-Hainbuchenmischwald niedrige Geschlechterverhältnisse, so dass auch hier, wie bei der oben erwähnten *Polynema fumipenne*, Unterschiede zwischen Populationen verschiedener Habitate zu existieren scheinen.

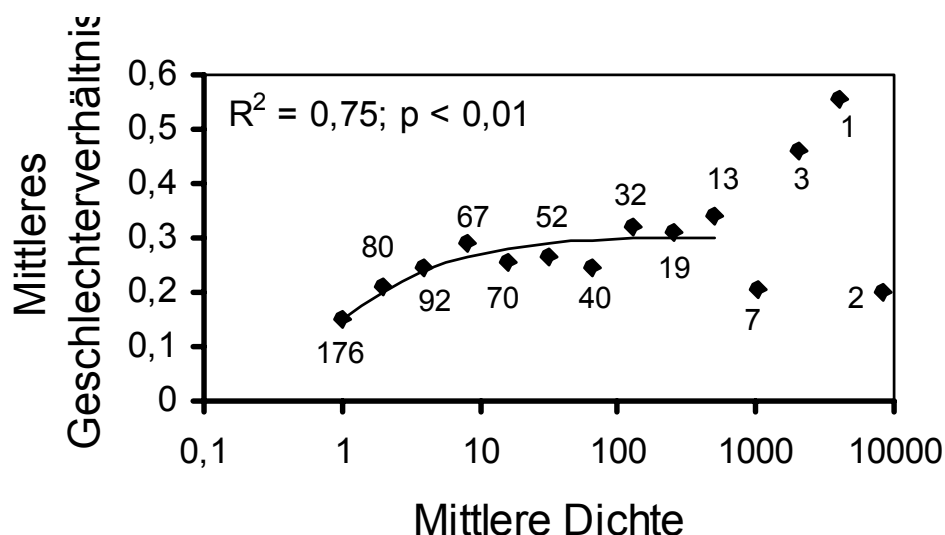


Abbildung 6.2: Das mittlere Geschlechterverhältnis ist bei selteneren Arten niedriger als bei häufigen. Die Zahlen über den Punkten geben die betrachtete Artenzahl an. Die letzten vier Datenpunkte wurden aufgrund der geringen Zahl an Arten nicht mit in die Regression einbezogen.

6.2 Geschlechterverhältnisse und Schlupfdichten

Wie bereits erwähnt sollte die Schlupfdichte ebenfalls Einfluss auf Geschlechterverhältnisse nehmen. Dies könnte in zweifacher Hinsicht geschehen. Arten mit sehr geringer Dichte sollten einen Trend zur Thelytokie zeigen, da möglicherweise das Auffinden der Geschlechtspartner erschwert ist. Aber bei sehr hohen Schlupfdichten sollte es vorteilhaft sein, mehr Männchen zu produzieren, da es für Weibchen zunehmend schwieriger wird, geeignete Wirte zu finden (King 1987, Strand 1988).

Die Abb. 6.2 auf der vorhergehenden Seite zeigt uns, dass seltene Arten des Göttinger Waldes tatsächlich niedrigere Geschlechterverhältnisse haben als häufigere. Ein Plot der Gesamtzahl der Geschlechterverhältnisse (berechnet über die Gesamtzahl der Männchen und Weibchen) pro Häufigkeitsklasse zeigt eine deutliche logarithmische Abhängigkeit zwischen Geschlechterverhältnis und mittlerer Dichte. Wir sehen aus der Trendlinie auch, dass bei Dichten unterer $0,001 \text{ Ind. m}^{-2} \text{a}^{-1}$ die Grenze zur obligatorischen Thelytokie erreicht sein dürfte. Bei Dichten oberhalb $1 \text{ Ind. m}^{-2} \text{a}^{-1}$ ist allerdings kein deutlicher Zusammenhang zwischen Schlupfdichte und Geschlechterverhältnis mehr er-

kennbar. Dies zeigte auch schon die Abb. 6.1. Bei den einzelnen Parasitoidgilden gibt es keinen deutlichen Zusammenhang zwischen Geschlechterverhältnis und Schlupfdichte.

Die zweite Voraussage muss auf Artniveau überprüft werden. Ein einfacher Plot der Schlupfdichte gegen das Geschlechterverhältnisses ist bei weitem nicht so aussagekräftig wie eine Differenzierung zwischen den Geschlechtern auf Artniveau. Weibchen bestimmen nicht allein die Schlupfdichte, aber sie sind in der Lage die Anzahl der potentiellen Geschlechtspartner, die Dichte der artgleichen Weibchen oder die Zahl der bereits parasitierten Wirte zu schätzen. So fanden Gauthier et al. (1997), dass die Pteromalide *Dinarmus basalis* zwischen bereits parasitierten und unparasitierten (frischen) Wirtsansammlungen unterscheiden und im ersteren Falle mehr Männchen, im letzteren Falle mehr Weibchen produzieren. Biswas und Singh (1995) überprüften eine Vorhersage der LMC-Theorie über Geschlechterverhältnisse (Hamilton 1967), dass höhere lokale Weibchendichten zu größeren Anteilen an Männchen führen sollten und fanden bei der Aphidiide *Lysiphlebus delhiensis* tat-

sächlich ein höheres Geschlechterverhältnis in Zuchten, bei denen mehrere Weibchen pro Wirtsansammlung beteiligt waren.

Höhere lokale Parasitoiddichten führen also zu mehr Männchen, wie von

der Theorie verlangt. Auch King (1996) beschreibt ein ähnliches Phänomen, jedoch auch bei hohen Dichten von Männchen, während die klassische LMC-Theorie die verstärkte Produktion von Männchen nur bei hohen Weib-

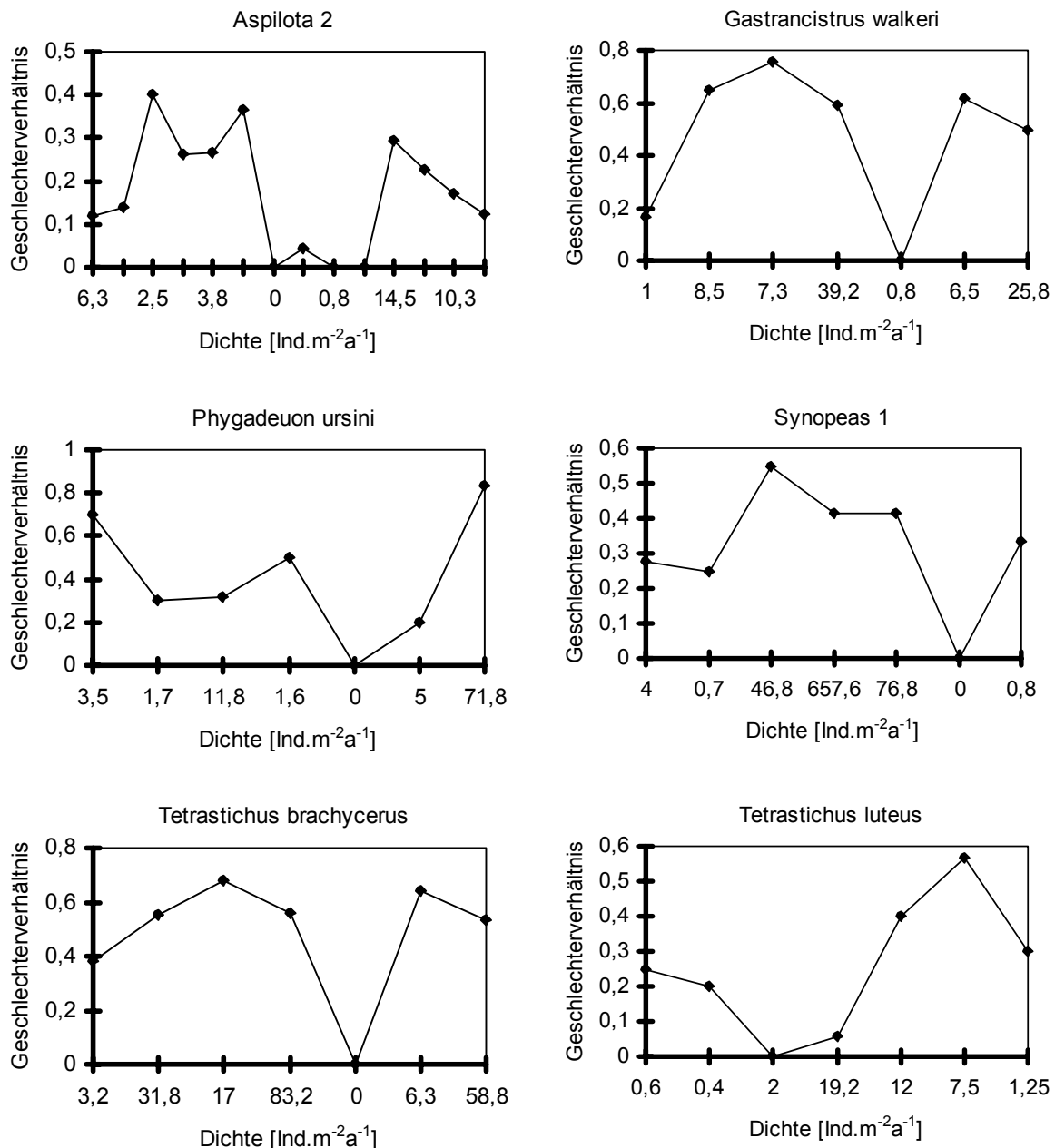


Abbildung 6.3: Zeitlicher Verlauf der Geschlechterverhältnisse bei 6 abundanten Parasitoidarten des Göttinger Waldes in Beziehung zur Schlupfdichte während des Untersuchungszeitraumes 1981 bis 1987. Anstatt der Jahreszahlen sind die Dichten in diesen Jahren angegeben.

Tabelle 6.2: Korrelationen zwischen den Geschlechterverhältnissen und den Dichten der Männchen und der Weibchen bei den 18 abundantesten Parasitoidarten des Göttinger Waldes.

Korrelationen zwischen Geschlechterverhältnis und Schlupfdichte		Zahl der Korrelationen (der betrachteten Arten)	Zahl signifikanter Korrelationen		
Männchen	Weibchen		Männchen	Weibchen	Gesamtdichte
positiv	positiv	7	5	0	0
positiv	negativ	9	5	2	0
negativ	negativ	2	0	1	0
negativ	positiv	0	0	0	0

chendichten vorhersagt.

Die Tabelle 6.2 zeigt für die 18 häufigsten Parasitoidarten des Göttinger Waldes Korrelationen zwischen dem Geschlechterverhältnis und sowohl der Schlupfdichte der Männchen als auch der der Weibchen. Natürlich ist das Geschlechterverhältnis als Quotient Männchen zu Weibchen positiv mit der Dichte der Männchen korreliert (16 von 18 Korrelationen, davon 10 auf dem 5%-Niveau signifikant). Aber nur in drei Fällen gab es signifikante (negative) Korrelationen zwischen Geschlechter-

verhältnis und der Schlupfdichte der Weibchen.

Für die sechs häufigsten Arten war es möglich, die Geschlechterverhältnisse über 7 aufeinanderfolgende Jahre zu verfolgen (Abb. 6.3). Obwohl sich ein Trend ausmachen lässt, dass auf hohe Geschlechterverhältnisse deutlich niedrigere folgen (eine Art dichteabhängige Regulierung des Geschlechterverhältnisses), steht dieser Trend nicht in Zusammenhang mit der zeitlichen Entwicklung der Schlupfdichten. Bei keiner Art folgten niedrigere Geschlechterver-

Tabelle 6.3: Dichteschwankungen (Verhältnis von maximaler zu minimaler Schlupfdichte) und Geschlechterverhältnisse sind bei Parasitoiden überwiegend negativ miteinander verknüpft.

Gilde	Zahl der Arten	Korrelationskoeffizient	p (t)
Parasitoide von Gallbildnern	26	0,09	n.s.
Parasitoide von Minierern	16	0,59	0,01
Parasitoide von Säftesaugern	14	-0,25	n.s.
Parasitoide von Ektophytophagen	17	-0,50	0,05
Parasitoide von Mycetophagen	9	-0,96	0,001
Parasitoide von Saprophagen	20	-0,36	n.s.
Eiparasitoide	13	-0,19	n.s.
Parasitoide von Räubern	16	0,24	n.s.

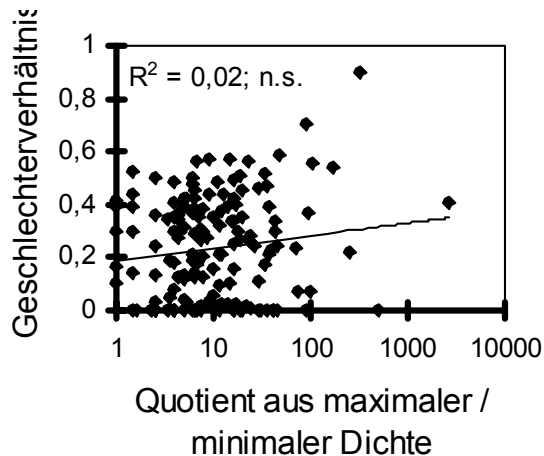


Abbildung 6.4: Das Geschlechterverhältnis ist unabhängig von dem Grad der Dichtefluktuations einer Art. Aufgetragen sind alle Parasitoidarten, von denen mehr als 20 Tiere gefangen wurden.

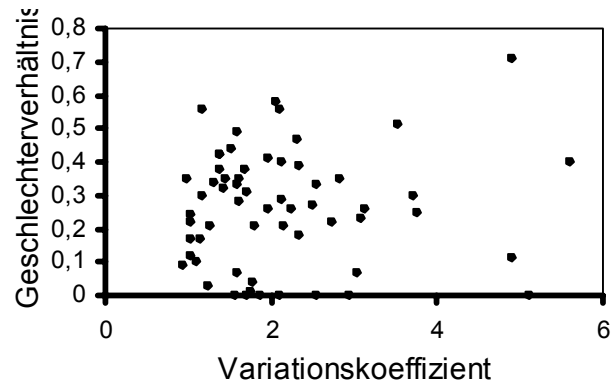


Abbildung 6.5: Das Geschlechterverhältnis ist auch unabhängig von dem Grad der Dichtefluktuations, wenn man als Maß für letzteres den Variationskoeffizienten benutzt. Der Datensatz ist derselbe wie in Kapitel 2.6.2 und 3.4 benutzt.

hältnisse hohen Dichten und bei drei Arten gibt es einen (statistisch nicht signifikanten, weil nur sieben Datenpunkte) Trend zu höheren Anteilen der Männchen nach niedrigeren Schlupfdichten. Dass heißt auf dem Niveau aggregierter Daten, wie sie durch Fänge entstehen, lassen sich Zusammenhänge zwischen Geschlechterverhältnis und Schlupfdichte bei abundanten Arten nicht nachweisen.

Auf den ersten Blick scheinen auch Geschlechterverhältnis und Dichtefluktuations nicht zusammenzuhängen (Abb. 6.4 und 6.5). Ein Blick auf Tabelle

6.3 auf der vorherigen Seite zeigt jedoch, dass nach einer Differenzierung gemäß der Wirtsgilde 5 von 8 Korrelationen zwischen dem Anteil der Männchen und dem Faktor der Dichtefluktuations (maximale / minimale Dichte) negativ sind. Nur die Parasitoide von minierenden Wirten widersprechen diesem Trend deutlich. Man ist versucht, den Befund mit dem $r - K$ -Kontinuum von Southwood (1977) in Verbindung zu bringen. Danach würden K -selektionierte Arten mit stabileren Populationen einen relativ höheren Anteil von Männchen haben.

6.3 ‚Local mate competition‘

Begeben wir uns noch eine Ebene tiefer und betrachten einzelne Wirtsansammlungen, dem eigentlichen Feld der Theorie der ‚local mate competition‘ (Hamilton 1967). Dazu schauen wir noch einmal auf die Ergebnisse der Zuchten des bereits oben erwähnten Experimentes zur Besiedlung toter Schnecken durch Dipteren und deren Parasitoide (Ulrich 1988, 1998b, 1999a). Und wir sehen, dass bei drei der fünf untersuchten Parasitoidarten sich hochsignifikante und positive Korrelationen zwischen lokaler Schlupfdichte der Weibchen (pro Schnecke) und dem Geschlechterverhältnis ergeben (Tabelle 6.4).

Dagegen haben die Anzahl der Wirte oder die aktuelle Parasitierungsrate keinen merklichen Einfluss auf das

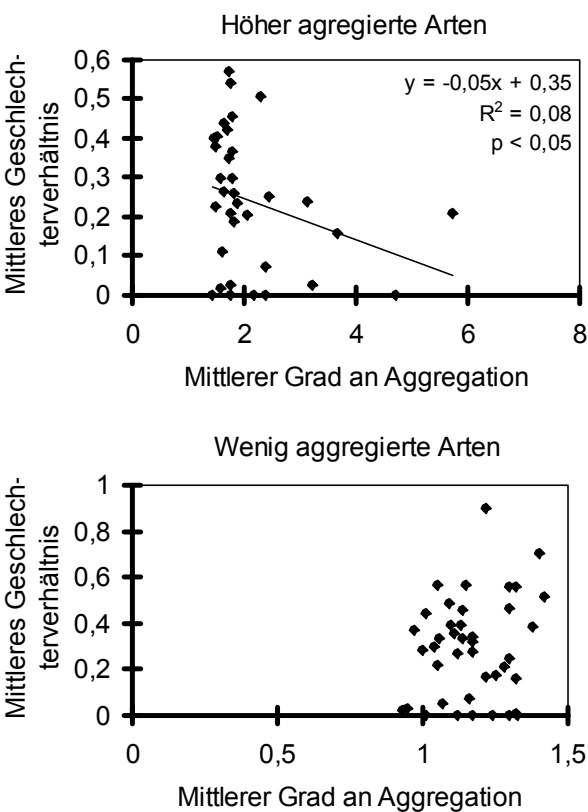


Abbildung 6.6: Das Geschlechterverhältnis ist bei den meisten Parasitoidarten unabhängig vom Grad der Aggregation. Nur bei den sehr hoch aggregierten Arten deutet sich ein Trend zu niedrigeren Geschlechterverhältnissen an.

Tabelle 6.4: Spearmans Rangkorrelationen (r) zwischen Geschlechterverhältnissen und der Zahl der schlüpfenden Weibchen, der Zahl an vorhandenen Wirten pro Substrat und der Parasitierungsrate in Zuchten von Buckelfliegen und ihren Parasitoiden aus toten Nacktschnecken als Substrat ergab höhere Anteile an Männchen aus Schnecken mit einer hohen Weibchendichte. p: Signifikanzwert.

Arten	Zahl der Fälle	Geschlechterverhältnis gegen Zahl der schlüpfenden Weibchen		Geschlechterverhältnis gegen Zahl der vorhandenen Wirte		Geschlechterverhältnis gegen Parasitierungsrate	
		r	p	r	p	r	p
<i>Kleidotoma psiloides</i>	45	0,37	0,01	0,29	0,05	0,02	n.s.
<i>Orthostigma</i> GW1	37	-0,16	n.s.	-0,26	n.s.	0,03	n.s.
<i>Aspilota</i> GW2	44	0,19	n.s.	0	n.s.	0,18	n.s.
<i>Aspilota</i> GW3	37	0,4	0,01	0,27	n.s.	0,13	n.s.
<i>Aspilota</i> GW5	17	0,66	0,001	0,09	n.s.	0,49	0,05

Geschlechterverhältnis. Dass zwei Arten vom vorhergesagten Trend abweichen, zeigt uns allerdings auch, dass noch weitere Einflussfaktoren bei der Justierung des Geschlechterverhältnisses eine Rolle spielen und allzu starke Verallgemeinerungen der Theorie nicht gemacht werden dürfen.

Eine zweite Vorhersage von Hamiltons Theorie besagt, dass Arten den

Anteil der Männchen reduzieren sollten, wenn sie hochaggregiert sind. Die Abb. 6.6 zeigt uns, dass tatsächlich alle Arten, die stark aggregiert vorkamen (Arten mit Werten des Lloyd-Indexes von über 3) relativ niedrige Geschlechterverhältnisse hatten. Allerdings betrifft dies nur sechs Arten und mag daher auch ein Zufallsprodukt sein.

6.4 Geschlechterverhältnisse und Phänologie

Unterscheiden sich Arten verschiedener Straten des Waldes oder unterschiedlicher Phänologien in ihren Geschlechterverhältnissen? Die Tabellen 6.5 und 6.6 zeigen dazu entsprechende Analysen. Dabei habe ich jeweils zwischen idiobiontischen und koinobiontischen Arten unterschieden, da ihre doch sehr unterschiedlichen Parasitierungsarten auch weitergehende Differenzierungen vermuten lassen. In der Summe unterscheiden sich beide Gruppen jedoch nicht in den mittleren Geschlechterverhältnissen (27,4 % und 24%).

Die Tabelle 6.5 enthält einfache Vergleiche zwischen den Straten und den phänologischen Variablen. Es zeigt

sich, dass koinobiontische Parasitoidarten, die am Boden ihre Wirte finden, deutlich niedrigere mittlere Geschlechterverhältnisse haben, als die anderer Straten. Ebenso haben univoltine Arten im Mittel einen höheren Anteil an Männchen als bi- oder polyvoltine. Drittens charakterisiert Arten, die als Imago überwintern, dass sie relativ weniger Männchen haben, als solche, die dies als Larve oder Puppe tun. Bei den Idiobionten gibt es dagegen nicht solche ausgeprägten Unterschiede. Allein der relativ niedrige Anteil an Männchen lässt sich auch bei ihnen feststellen.

Eine MANOVA mit all diesen Variablen (Tabelle 6.6) bestätigt das obige Ergebnis und zeigt darüber hinaus,

Tabelle 6.5: Geschlechterverhältnisse sind nur bei koinobiontischen Arten mit anderen phänologischen Merkmalen, vor allem der Zahl der Generationen, verknüpft. Die Tabelle nutzt Vergleiche mittels des U-tests.

Typ	Faktor	Zahl der Arten	Mittleres Geschlechterverhältnis	Variable	z (U)	p
Koinobionten	Streuschicht / Boden	25	0,21			
	Kraut- oder Kronenschicht	52	0,31	Stratum	-2,46	0,01
	univoltin	44	0,32			
	bi- oder polyvoltin	37	0,22	Voltinismus	-2,89	0,004
	Larve / Puppe	55	0,30			
Idiobionten	Imago	10	0,17	Art der Hibernation	-2,15	0,03
	Streuschicht / Boden	16	0,20			
	Kraut- oder Kronenschicht	28	0,28	Stratum	-1,31	0,19
	univoltin	17	0,28			
	bi- oder polyvoltin	36	0,22	Voltinismus	-0,93	0,35
	Larve / Puppe	22	0,33			
	Imago	12	0,16	Art der Hibernation	2,2	0,03

Tabelle 6.6: Eine MANOVA zeigt, dass dem Faktor Voltinismus bei der Justierung der Geschlechterverhältnisse parasitoider Hymenopteren die entscheidende Rolle zukommt. Univoltine Arten haben unabhängig von anderen Faktoren, höhere Anteile an Männchen als bi- oder polyvoltine.

Idiobiontische Arten	Faktoren	SS	F (1;25)	p
	Stratum	0,001	0,21	0,89
	Voltinismus	0,187	5,78	0,02
	Art der Hibernation	0,115	3,55	0,07
	Stratum + Voltinismus	0,147	4,52	0,04
	Stratum + Hibernation	0,002	0,05	0,83
	Voltinismus + Hibernation	0,001	0,16	0,90
Koinobiontische Arten	Faktoren	SS	F (1;58)	p
	Stratum	0,006	0,28	0,56
	Voltinismus	0,031	15,26	0,0002
	Art der Hibernation	0,001	0,27	0,60
	Stratum + Voltinismus	0,200	9,90	0,003
	Stratum + Hibernation	0,000	-	-
	Voltinismus + Hibernation	0,360	1,76	0,19

dass wohl der Zahl der Generationen die entscheidende Bedeutung zukommt. Bei beiden Parasitoidgruppen liefern Voltinismus und Kombinationen mit diesem Faktor signifikante Resultate. Das heißt, univoltine Arten, egal in welchem Stratum des Waldes sie ihre Wirte finden, bringen deutlich mehr Männchen hervor als Arten mit zwei oder mehreren Generationen pro Jahr.

Damit lohnt es sich, sich den Faktor Zahl der Generationen pro Jahr näher anzuschauen. Einige Parasitoidarten zeigten deutliche Unterschiede im Geschlechterverhältnis zwischen den Generationen. In 14 von 22 der in Tabelle 6.7. aufgelisteten bivoltinen Arten hatte die erste, die Frühjahrsgeneration einen niedrigeren Anteil an Männchen

als die zweite oder Sommergeneration. In nur 5 Fällen war dies umgekehrt. Ein solches Phänomen war bereits früher durch Delucchi (1958), Askew und Ruse (1974) und Godfray und Shaw (1987) berichtet worden. Letztere Autoren diskutieren zwei Hypothesen, um das Phänomen zu erklären:

1. eine verstärkte Eiablage der Weibchen der Sommergeneration bevor der Befruchtung und
2. ein hohes Maß an Nahrungskonkurrenz zwischen den Geschlechtern.

Eine Eiablage der Weibchen vor der Befruchtung wurde bereits bei vielen Arten beschrieben (King 1987) und die besseren klimatischen Verhältnisse im Sommer mögen einen solchen Trend

Tabelle 6.7: Geschlechterverhältnisse der zweiten Generation sind bei Hymenopteren in der Regel größer als in der ersten. Daten von 22 abundanten Parasitoidarten mit zwei Generationen pro Jahr.

Arten	Parasitoide von	1. Generation		2. Generation		1. Generation / 2. Generation
		N	Geschl. Verh.	N	Geschl. Verh.	
<i>Aclastus micator</i>	Eiern	31	0,32	96	0,14	>
<i>Alaptus</i> GW1	Eiern	199	0,27	27	0,11	>
<i>Anagrus atomus</i>	Eiern	64	0,28	195	0,3	<
<i>Anaphes dorcas</i>	Eiern	130	0,22	129	0,24	<
<i>Anaphes longicornis</i>	Eiern	69	0,28	64	0,34	<
<i>Cleruchus</i> GW1	Eiern	542	0,09	174	0,01	>
<i>Tetrastichus ?charoba</i>	Gallbildnern	108	0,52	119	0,56	<
<i>Acoelius erythronotus</i>	Minierern	114	0,32	70	0,44	<
<i>Chrysocharis prodice</i>	Minierern	246	0,22	226	0,33	<
<i>Derostenus gemmeus</i>	Minierern	37	0,43	47	0,32	>
<i>Aspilota</i> GW2, Zucht	Saprophagen	276	0,25	45	0,34	<
<i>Aspilota</i> GW3, Zucht	Saprophagen	284	0,35	77	0,41	<
<i>Aspilota</i> GW5	Saprophagen	157	0,22	132	0,28	<
<i>Basalys abrupta</i>	Saprophagen	88	0,28	14	0,36	<
<i>Basalys pedisequa</i>	Saprophagen	25	0,04	478	0,07	<
<i>Entomacis perplexa</i>	Saprophagen	51	0,16	45	0,16	=
<i>Kleidotoma psiloides</i>	Saprophagen	41	0,12	44	0,2	>
<i>Anacharis eucharoides</i>	Räubern	70	0,27	106	0,34	<
<i>Charitopes gastricus</i>	Räubern	172	0,25	218	0,28	<
<i>Aphelopus melaleucus</i>	Säftesaugern	364	0,27	49	0,33	<
<i>Ephedrus lacertosus</i>	Säftesaugern	23	0,43	306	0,36	>
<i>Rhyssalus clavator</i>	?	40	0,5	23	0,3	>

begünstigen. Nahrungskonkurrenz zwischen den Geschlechtern sollte zur verstärkten Produktion von Männchen führen, da diese in der Regel kürzer leben und auch weniger Nahrung brauchen. Aber es ist völlig unklar warum es im letzten Fall Unterschiede zwischen den Generationen geben sollte und ob überhaupt eine Nahrungskonkurrenz herrscht. Für die doch sehr kleinen Parasitoide scheint dies wenig wahrscheinlich und so ist die zweite Hypothese nicht mehr als eine ad hoc Annahme.

Eine bessere Erklärung könnten Unterschiede in der Dichte oder der Dispersion zwischen den Generationen liefern. Fünf der Parasitoidarten hatten in einigen Jahren in beiden Generationen so hohe Dichten, dass Vergleiche zwischen den Geschlechterverhältnissen beider Generationen und der Schlupfdichte sowie dem Grad der Aggregation möglich waren (Tabelle 6.8 auf der nächsten Seite). Es zeigte sich, dass bei den *Aspilota*-Arten, dem Eiparasitoiden *Cleruchus* GW1 und bei *Charitopes gastricus*, einem Netzflüglerpa-

Tabelle 6.8: Höhere Anteile von Männchen sind bei einigen abundanten Parasitoidarten mit entsprechenden Dichteunterschieden verbunden, wobei höhere Dichten mit einem höheren Geschlechterverhältnis korrelieren. Der Grad an Aggregation (gemessen über den Lloyd-Index) zeigt dagegen keine Beziehung zu den beiden anderen Variablen.

Arten	Parasitoide von	Jahr	1. Generation				2. Generation			
			N	Geschl. Verh.	Dichte (Ind./m ²)	Lloyd-index	N	Geschl. Verh.	Dichte (Ind./m ²)	Lloyd-index
<i>Charitopes gastricus</i>	Räubern	1986	13	0,23	3	0,93	64	0,27	16	0,99
<i>Aspilota</i> GW2	Saprophagen	1986	58	0,29	15	1,4	49	0,22	12	1,01
		1987	41	0,17	10	1,09	32	0,13	8	1,83
<i>Chrysocharis prodice</i>	Minierern	1981	90	0,14	4	0,89	46	0,35	2	0,63
		1982	23	0,22	2	0,95	37	0,35	3	1,11
		1986	35	0,29	3	1,1	58	0,29	5	0,99
<i>Anagrus atomus</i>	Eiern	1982	22	0,45	4	0,77	42	0,19	7	1,6
<i>Cleruchus</i> GW1	Eiern	1982	101	0,12	17	1,43	43	0,02	7	2,99
		1986	113	0,17	28	1,68	85	0	21	1,46

rasitoiden, Änderungen im Geschlechterverhältnis mit entsprechenden Änderungen in der Schlupfdichte korrespondieren. Bei den beiden anderen Arten der Tabelle 6.7 gab es keine wesentlichen Dichteunterschiede zwischen den Generationen und auch keinen deutlichen Trend bei den Geschlechterverhältnissen. Die Tabelle zeigt auch, dass wiederum keine erkennbare Beziehung

zwischen Aggregation und Anteil Männchen besteht. Als Ergebnis lässt sich demnach festhalten, dass, wenn Unterschiede im Geschlechterverhältnis zwischen den Generationen bestehen, diese wohl auf entsprechende Dichteunterschiede zurückzuführen sind, wobei höhere Schlupfdichten einen höheren Anteil an Männchen bedingen.

7. Epilog

Zum Abschluss dieses Bandes müssen wir noch einmal auf den Titel zurück kommen und fragen, wie wir nun die Raum-Zeit-Muster der untersuchten Hymenopterengemeinschaft einzuschätzen haben und inwiefern es sich tatsächlich um eine Modellgruppe handelt.

Die zweite Frage lässt sich leicht beantworten. Wir hatten in Abb. 1.1 ein allgemeines Schema entworfen, unter welchen Aspekten eine Tiergemeinschaft untersucht werden kann. In der vorliegende Arbeit haben wir die meisten dieser Aspekte beleuchtet und gesehen, dass mittels der Hymenopteren viele allgemeine ökologische Fragestellungen analysiert werden können. Dies betrifft vor allem die zeitliche Variabilität nicht nur einzelner Arten sondern der gesamten Gemeinschaftsstruktur, makroökologische Probleme, sowie Muster der lokalen und regionalen Diversität. Einzig die Nahrungsnetze konnten mangels geeigneter Daten nicht genauer untersucht werden.

Die Hymenopteren erwiesen sich für eine solch detaillierte Analyse der verschiedenen Aspekte der Struktur einer Gemeinschaft insofern als besonders geeignet, da es sich um eine aus-

gesprochen artenreiche Gruppe handelt, die in eine Vielzahl von Gilden eingeteilt werden kann (vgl. Tabelle 2.1), so dass ganz unterschiedliche Einflussfaktoren (etwa die Wirtsgilde, das Wirtstaxon, die Art der Überwinterung oder das Stratum des Wirtsangriffs) beleuchtet werden können. Die Arten sind darüber hinaus in ökologischer und phänologischer Sicht sehr breit gefächert, obwohl es sich in der ganz überwiegenden Mehrzahl um Parasitoide handelt und damit auf einer hohen trophischen Ebene angesiedelt sind. Nicht untersucht werden konnten die phytophagen Hymenopteren, vor allem die Blatt- und Gallwespen, da sie trotz einer Zahl von 29 Arten allesamt nur sehr geringe Dichten erreichten.

Lässt sich nun eine generelle Aussage über die Strukturen der einzelnen Parasitoidgilden machen? Wir hatten gesehen, dass die meisten Arten durch relativ hohe und weitgehend unvorhersehbare Dichtefluktuationen gekennzeichnet sind. Ihre Populationen scheinen wohl vor allem abiotischen und hier vor allem klimatischen Einflussfaktoren zu unterliegen. Konkurrenzbeziehungen ließen sich nur auf der Ebene direkter Nahrungskonkurrenz um einzelne Wirte

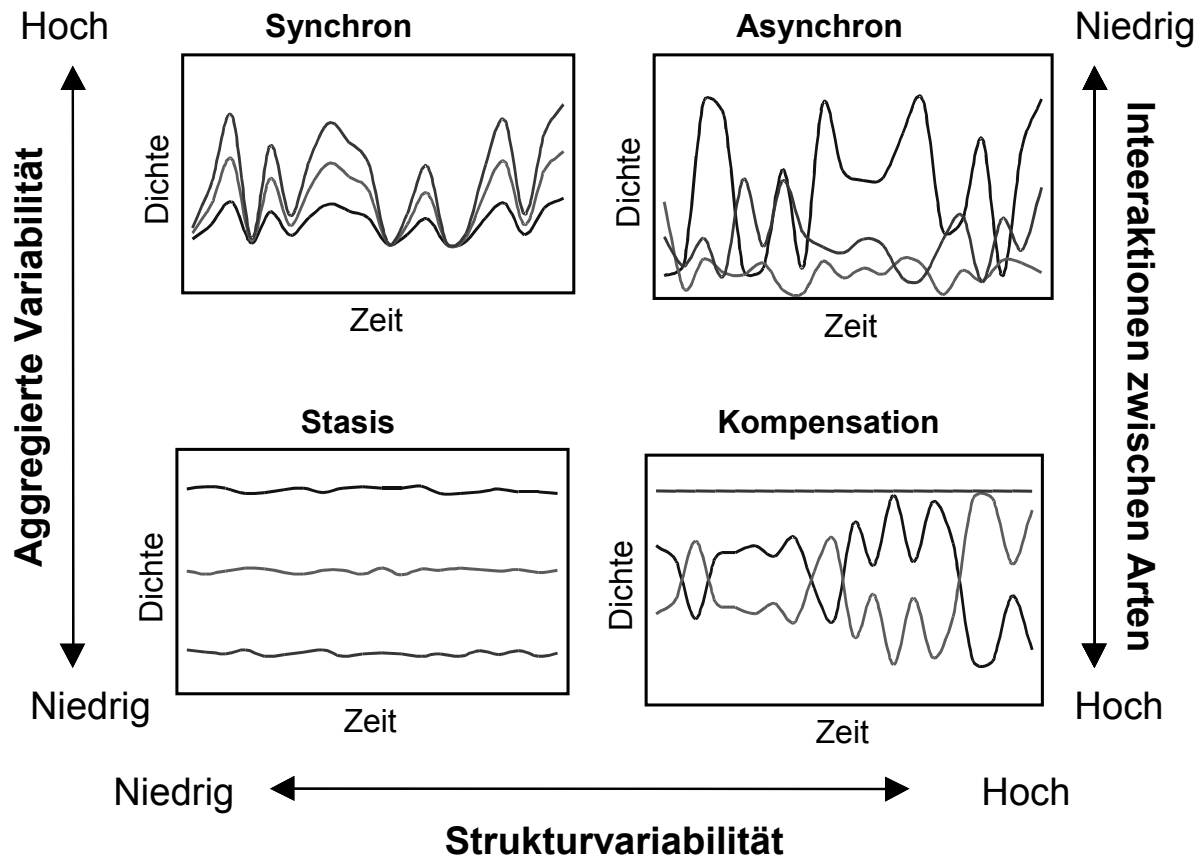


Abbildung 7.1: Das Modell zur Klassifizierung von Tier- und Pflanzengemeinschaften von Micheli et al. (1999) baut auf einem zweidimensionalen Schema auf, in dem zwischen Strukturvariabilität, also etwa der Artenzusammensetzung und Elementen der Gemeinschaftsstruktur, und der aggregierten Variabilität, also den Merkmalen einer Gemeinschaft, die sich aus dem Zusammenspiel aller Arten ergeben, unterschieden wird. Auf dieser Basis lassen sich vier Haupttypen von Gemeinschaften ausmachen. Als Beispiel für ein Merkmal der aggregierten Variabilität wurde die Dichte gewählt, andere solche Merkmale sind etwa die Biomasse, die Produktivität oder der Grad an Stabilität der Gemeinschaft.

nachweisen und waren auch hier schwach entwickelt. Auch die Gemeinschaftsstrukturen waren ständigen Veränderungen unterworfen was sich vor allem in hohen Artenaustauschraten und Aussterbewahrscheinlichkeiten äußerte. Legen wir die Klassifikationen von Cornell und Lawton (1992) und

Lawton und Gaston (1989) zugrunde, so müssen wir die Gemeinschaften (zumindest auf der Ebene einzelner Wirtsgilden) als Typ 1 oder nichtinteraktive Gemeinschaften einstufen. Damit sind sie nach klassischer Sicht (Holling 1973, Connell und Sousa 1983, Lawton 1984, Williamson 1987) auch nicht sta-

bil.

Einen neueren und sehr allgemeinen Weg zur Klassifikation von Gemeinschaften zeigten Micheli et al. (1999). Sie unterschieden zwischen aggregierter und struktureller Stabilität (Abb. 7.1). Dabei zielt aggregierte Stabilität mehr auf das Zusammenspiel einzelner Arten, das sich etwa in der Gesamtbio-masse, der Gesamtdichte, oder der Konstanz und dem Funktionieren von Ökosystemprozessen äußert. Es handelt sich also eher um einen Blick von außen. Der Begriff strukturelle Stabilität zielt mehr auf die innere Verfassung einer Gemeinschaft, etwa auf den Arten-austausch, Änderungen in der Domi-nanzstruktur sowie dem Grad und dem Muster der zeitlichen Variabilität einzel-ner Arten.

Schauen wir uns die Abb. 7.1 ge-nauer an. Sicherlich sind die einzelnen Hymenopterengilden nicht in die Kate-gorie ‚Stasis‘ einzuordnen. Auch kom-pensatorische Effekte zur Regulation etwa der Gesamtdichte oder –biomasse konnte ich nicht nachweisen. Dazu

müssten biotische Interaktionen viel ausgeprägter sein. Synchroner Populati-onsschwankungen ließen sich in eini-gen Fällen nachweisen wie die Analy-sen in den Kapiteln 3.2 und 3.4 zeigten. Allerdings erwiesen sich gleichzeitig die Artenzusammensetzung und die Domi-nanzstruktur als wenig stabil.

Es bleibt der vierte Typ, der chao-tische. Sowohl die hohen Fluktuationen in der Gesamtdichte der einzelnen Gil-den als auch die wenig vorhersagbare Gemeinschaftsstruktur deuten darauf hin, dass die Gemeinschaften der Haut-flügler des Göttinger Waldes wohl als chaotisch eingestuft werden müssen. Ob dies auch auf einer niedrigeren Ebe-ne als der einzelner Wirtsgilden gilt, et-wa für die Arten innerhalb eines Nah-rungsnetzes, muss offen bleiben. Die Ergebnisse der Zuchten aus toten Weg-schnecken (Ulrich 1999a, f, 2000a) deu-ten jedoch nicht darauf hin, dass auf dieser ökologischen Ebene Gemein-schaftsstrukturen und aggregierte Vari-abeln (in diesem Fall etwa Gesamtpara-sitierungsraten) wesentlich stabiler sind.

8. Literatur

- Abraham R. 1969 - Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hymenoptera, Chalcidoidea) aus dem Grenzraum Land-Meer - Thesis Kiel.
- Abrams P. 1983 - The theory of limiting similarity - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 359-376.
- Adams J. 1985 - The definition and interpretation of guild structure in ecological communities - *J. Animal. Ecol.* 54: 43-59.
- Aitchison C. W. 1979 - Winter-active subnivean invertebrates in southern Canada IV. Diptera and Hymenoptera - *Pedobiologia* 19: 176-182.
- Alderweirldt M., Jocque R. 1994 - Biodiversity in Africa and Europe: The case of spiders (Araneae) - *Biol. Jb. Dodonaea* 61: 57-67.
- Alekseev A. W. 1965 - Coleoptera - *Opred.Fauna SSSR II*, Leningrad.
- Alekseev W. N. - 1978 - Ceraphronoidea (In: - Bethyloidea, Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Cera-phronoidea, W. A. Trjapitzin, W. N. Alekseev, K. A. Dzhanokmen, M. D. Zerova, M. A. Koslow, W. W. Kostjukow, M. N. Nikol'skaja, N. G. Ponomarenko, A. P. Sorokina, E. S. Sugonjaev, W. A. Jasnosh)- *Opred. Fauna SSSR* 120, Leningrad, pp. 664-691.
- Alphei J. 1998 - Differences in soil nematode community structure of beech forests: Comparison between a mull and a moder soil - *Applied Soil Ecology* 9: 9-15.
- Anderson D. R., Burnham K. P. 1994 - AIC Model selection in overdispersed capture-recapture data - *Ecology* 75: 1780-1793.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. 1984 - *The Ecological Web* - Chicago (Univ. Press).
- Aspöck H., Aspöck U., Hölzel H. 1980 - *Die Neuropteren Europas* - Vol. 1, 2, Krefeld.
- Askew R. R. 1975 - The organisation of chalcid dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts (In: *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*, Eds.: P. W. Price) - London, pp. 130-153.
- Askew R. R. 1980 - The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls - *J. Anim. Ecol.* 49: 817-829.
- Askew R. R., Ruse J. M. 1974 - Biology and taxonomy of species of the genus *Enaysma* DELUCCHI (Hymenoptera, Eulophidae, Entedontinae), with special reference to the British fauna - *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 125: 257-294.
- Askew R. R., Shaw M. R. 1986 - Parasitoid communities: their size, structure and development (In: *Insect Parasitoids*, Eds. J. K. Waage, D. J. Greathead) - 13th Symp. R. Entomol. Soc. Lond., London, pp. 225-264.
- Atkinson W. D., Shorrocks B. 1984 - Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence - *Am. Nat.* 124: 336-351.
- Austin A. D. 1985 - The function of spider egg-sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the Australian fauna - *J. Nat. Hist.* 19: 359-376.
- Baarden P. v., Sunderland K. D., Topping C. J. 1994 - Egg-sac parasit-

- ism of money spiders (Araneae, Linyphiidae) in cereals, with a simple method for estimating percentage parasitism of *Erigone* spp. Egg-sacs by Hymenoptera – J. Appl. Ent. 118: 217-223.
- Banaszak J. 1996 - Variability in density of bumblebees in Europe (Hymenoptera: Apoidea: *Bombus* Latr.) - Pol. J. Entomol. 65: 21-31.
- Basibuyuk H. H., Quicke D. L. J. 1997 - Hamuli in the Hymenoptera (Insecta) and their phylogenetic implications – J. Nat. Hist. 31: 1563-1585.
- Basset Y. 1997 – Species–abundance and body size relationships in insect herbivores associated with New Guinea forest trees, with particular reference to insect–host specificity (In: Canopy arthropods, Eds.: Stork, Adis, Didham (Chapman&Hall), 237-264.
- Basset Y., Aberlene A.-P., Springate N. D., Delvare G. 1997 – A review of methods for sampling arthropods in tree canopies (In : Canopy arthropods, Eds.: N. E. Stork, J. A. Adis, R. K. Didham) – Chapman & Hall, pp. 341-361.
- Basset Y., Kitching R. L. 1991 - Species number, species abundance and body length of arboreal arthropods associated with an Australian rain-forest tree - Ecol. Entomol. 16: 391-402.
- Beier M. 1963 - Ordnung Pseudoscorpionida - Bestb. Bodenf. Europas 1, Berlin.
- Bell G. 2000 - The distribution of abundance in neutral communities - Am. Nat. 155: 606-617.
- Benayas J. M., Scheiner S. M., Sanchez-Colomer M. G., Levassor C. 2000 - Commonness and Rarity: Theory and Application of a New Model to Mediterranean Montane Grasslands - Cons. Ecol. (online) 3: 5.
- Bendel-Janssen M. 1977 - Zur Biologie, Ökologie und Ethologie der Chalcidoidea (Hym.) - Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin Dahlem 176: 1-163.
- Bengtsson J., Baillie St. R., Lawton J. 1997 - Community variability increases with time - Oikos 78: 249-256.
- Bernal J. S., Luck R. F., Morse J. G. 1998 - Sex ratios in field populations of two parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) of *Coccus hesperidum* L. (Homoptera: Coccidae) – Oecologia 116: 510-518.
- Benson R. B. 1952 - Hymenoptera Symphyta Tenthredinidae - Handb. Ident. Br. Insects 6 (2b), London.
- Benson R. B. 1958 - Hymenoptera Symphyta - Handb. Ident. Br. Insects 6 (2c), London.
- Bersier L. F., Dixon P., Sugihara G. 1999 - Scale invariant or scale dependent behavior of the link density property in food webs: a matter of sampling effort? - Am. Nat. 153: 676-682.
- Biswas, S., Singh R. 1995 - Offspring sex ratio of a cereal aphid parasitoid, *Lysiphlebus delhiensis* (Subba Rao and Sharma) in response to maternal crowding – Insect Sci. Appl. 16: 287-291.
- Blackburn, T. M., Lawton J. H., Perry J. N. 1992 - A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance in natural animal assemblages - Oikos 65: 107-112.
- Blackburn, T. M., Brown V. K., Doube B. M., Greenwood J. D., Lawton J. H., Stork N. E. 1993 - The relationship between abundance and body size in natural animal assem-

- blages - J. Anim. Ecol. 62: 519-528.
- Blackburn T. M., Gaston K. J. 1996 - Abundance - body size relationships: the area you census tells you more - *Oikos* 75: 303-309.
- Blackburn T. M., Gaston K. J. 1997 - Who is rare? Artefacts and complexity of rarity - (In: The biology of rarity, Eds.: W. E. Kunin, K. J. Gaston - London (Chapman and Hall), pp. 48-60.
- Borchsenius N. S. 1949 - Pseudococcidae - *Fauna USSR* 7, Moskau.
- Borchsenius N. S. 1957 - Coccoidea of the USSR, Coccidae - *Zool. Inst. Acad. Sci.* 9: 1-282.
- Borchsenius N. S. 1960 - Asterolecaniidae, Lecanodiaspididae, Acleridae - *Fauna SSSR* 8, Moskau.
- Boucek Z., Askew R. R. 1968 - Palearctic Eulophiae (excl. Tetrastichinae) - *Ind. Enomoph. Insects* 3: 1-254.
- Bouček Z. 1988 - Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera) - Wallingford (Cap International).
- Brehm J., Mejerling M. 1982 - Fließgewässerkunde - *Biol. Arbeitsb.* 36, Heidelberg.
- Bristowe W. S. 1958 - The world of spiders - London (Collins).
- Brown V. K. 1985 - Insect herbivores and plant succession - *Oikos* 44: 17-22.
- Brown V. K., Southwood T. R. E. 1983 - Trophic diversity, niche breadth and generation times of exopterygote insects in a secondary succession - *Oecologia* 56: 220-225.
- Brown V. K., Southwood T. R. E. 1987 - Secondary succession: patterns and strategies (In: Colonization, Succession and Stability, Eds. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) - Blackwell, London, 315-337.
- Brown J. H., West G. B. 1999 - Scaling in Biology - Univ. Press, Oxford.
- Buhl P. N. 1998 - Proctotrupoidea (Hymenoptera) from different habitats at the Mols Laboratory area, Jutland, Denmark - *Natura Jutlandica* 23: 79-90.
- Bulmer M. G. 1975 - The statistical analysis of density dependence - *Biometrics* 51: 901-911.
- Burnham K. P., Overton W. S. 1978 - Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals - *Biometrika* 65: 623-633.
- Burroughs W. J. 1992 - Weather Cycles: Real or Imaginary - Cambridge Univ. Press.
- Büssenschütt M, Pahl-Wostl C. 1999 - Diversity patterns in climax communities - *Oikos* 87: 531-540
- Charnov E.L. 1982 - The Theory Of Sex Allocation - Princeton (Univ. Press).
- Charnov E. L., Los-den Hertogh R. L., Jones W. T., van den Assem J. 1981 - Sex ratio evolution in a variable environment - *Nature* 289: 27-33.
- Chesson P. 1978 - Predator-prey theory and variability - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9: 323-347.
- Chesson P., Ellner S. 1989 - Invasibility and stochastic boundedness in monotonic competition models - *J. Math. Biol.* 27: 117-138.
- Chinery M. 1993 - Insects of Britain and Northern Europe - 3. Aufl., London.
- Claridge M. F., Dawah H. A. 1994. Assemblages of herbivorous chalcid wasps and their parasitoids associated with grasses - (In: Plant galls: Organisms, Interactions, Populations, Ed. M.A.J. Williams) - Oxford (Blackwell), pp. 313-329.

- Clausen C. P. - Entomophagous Insects - McGraw-Hill.
- Connell H. N., Sousa W. P. 1983 – On the evidence needed to judge ecological stability or persistence – *Am. Nat.* 121: 789-824.
- Cornell H. V., Lawton J. H. 1992 – Species interactions, local and regional processes, and limits to richness of ecological communities: a theoretical perspective – *J. Animal Ecol.* 61: 1-12.
- Cotgreave P., Pagel M. D. 1997 – Predicting and understanding rarity: the comparative approach (In: The biology of rarity, Eds.: W. E. Kunin, K. J. Gaston - London (Chapman and Hall), pp. 237-261.
- Crowley, P. H. 1992 - Density dependence, boundedness, and attraction: detecting stability in stochastic systems. - *Oecologia* 90: 246-254.
- Crowson R. A. 1981 – The biology of Coleoptera – London (Academic press).
- Currie D. J. 1993 - What shape is the relationship between body mass and population density - *Oikos* 66: 353.
- Currie D. J., Fritz J. T. 1993 - Global patterns of animal abundance and species energy use - *Oikos* 67: 56-68.
- Cyr H., Pace M. L. 1993 - Allometric theory: Extrapolation from individuals to communities - *Ecology* 74: 1234-1245.
- Cyr H., Downing J. A., Peters R. H. 1997a - Density - body size relationships in local aquatic communities - *Oikos* 79: 333-346.
- Cyr H., Peters R. H., Downing J. A. 1997b - Population density and community size structure: comparison of aquatic and terrestrial systems - *Oikos* 80: 139-149.
- Czechowska W. 1995 – Charakterystyka faunistyczna siatkoskrzydłych (Neuropteroidea) lawów Polski – Dissertation Warschau.
- Davidson J, Andrewartha H. G. 1948a: Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera) - *J. Anim. Ecol.* 17: 193-199.
- Davidson J, Andrewartha H. G. 1948b: The influence of rainfall, evaporation, and atmospheric temperature on fluctuations in size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera) - *J. Anim. Ecol.* 17: 200-222.
- Dalla Torre K. W., Kieffer J. J. 1910 – Cynipidae - *Das Tierreich* 24, Berlin.
- Damuth J. 1981 - Population density and body size in mammals - *Nature* 230: 699-700.
- Damuth J. 1987 - Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use - *Bio. J. Linn. Soc.* 31: 193-246.
- Danks H. V. 1993. Patterns of diversity in the Canadian insect fauna. *Mem. Entomol. Soc. Canad.* 165: 51-74.
- Dawah A. H., Hawkins B. A., Claridge M. F. 1995. Structure of the parasitoid communities of grass-feeding chalcid wasps. *J. Animal Ecol.* 64: 708-720.
- De Beaumont J. 1964 - Hymenoptera: Sphecidae - *Insecta Helvetica Fauna* 3, Lausanne.
- Delfin G. H., Burgos R., D. 2000 - Braconidae as a parameter group in biodiversity in tropical deciduous forests: A discussion about their possible use – *Acta Zool. Mex. Nov. Ser.* 79: 43-56.

- Delucchi D. 1958 - *Lithocolletis mesaniella* Zeller (Lepidoptera, Gracilariidae). Analysis of some mortality factors with particular reference to its parasit complex - *Entomophaga* 3: 203-270.
- Den Boer P. J. 1981 - On the survival of populations in a heterogeneous an variable environment - *Oecologia* 50: 39-53.
- Den Boer P. J. 1985 - Fluctuations of density and survival of carabid populations - *Oecologia* 67: 322-330.
- Den Boer P. J. 1988 - Density dependence and the stabilization of animal numbers 3. The winter moth reconsidered - *Oecologia* 75: 161-168.
- Den Boer P. J. 1991 - Seeing the trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? - *Oecologia* 86: 484-491.
- Dial K. P., Marzluff J. M. 1988 - Are the smallest organisms the most diverse - *Ecology* 69: 1620-1624.
- Diamond J. M., May R. M. 1977 - Species turnover rates on islands: dependence on census interval - *Science* 197: 266-270.
- Dierschke H., Song Y. 1982 - Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes (In: Struktur und Dynamik von Wäldern, Ed. H. Dierschke) - Rinteln 1981, pp.: 513-539.
- Dollfuss H. 1991 - Bestimmungsschlüssel der Grabwespen Nord- und Zentraleuropas (Hymenoptera, Sphecidae) - *Stapfia* 24, Linz.
- Dornieden K. 1997 - Die Carabidenfauna des Göttinger Waldes (Coleoptera: Carabidae) - *Göttinger Naturkundliche Schriften* 4, 107-115;
- Downton M., Austin A. D., Dillon N., Barrowsky E. 1997 - Molecular phylogeny of the apocritan wasps: The Proctotrupomorpha and Evanioromorpha - *Syst. Entomol.* 22: 245-255.
- Dreyer W. 1982 - Synökologische Untersuchungen an phytophagen und entomophagen Insekten an Weißdorn (*Crataegus*) - Dissertation Bayreuth.
- Ebenhöh W. 1988 - Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system - *Theor. Pop. Biol.* 34: 130-144.
- Eady R. D., Quinlan J. 1963 - Hymenoptera Cynipoidea - *Handb. Ident. Br. Insects* 8 (1a), London
- Ellenberg H. 1982 - Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht - 3. Aufl., Stuttgart (Ulmer).
- Ellenberg H., Mayer R., Schauer mann J. 1986 - Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986 - Stuttgart (Ulmer).
- Erdős J. 1955 - Chalcidoidea I - Fauna Hungariae, Budapest.
- Erdős J. 1959 - Chalcidoidea II - Fauna Hungariae, Budapest.
- Erdős J. 1969 - Eulophidae - Fauna Hungariae, Budapest.
- Erwin T. L. 1995 - Measuring arthropod biodiversity in the tropical forest canopy (In : Forest canopies, Eds.: Lowmann M. D., Nadkarni N. M.) - Academic Press, pp. 109-127.
- Evans E. W. 1988 - Community dynamics of prairie grasshoppers subject to periodic fire: predictable trajectories or random walks in time? - *Oikos* 52: 283-292.
- Fabricius K. 1975 - Bibliographia Suprafam. Proctotrupeoidea et Cera-phronoidea (Hymenoptera) - 1. Constanta.
- Fagan W. F. 1997 - Omnivory as a stabilizing feature of natural communi-

- ties - Am. Nat. 150: 554-567.
- Feider Z. 1965 - Arachnida, Acaromorphia - Fauna rep. Pop. Romane, Bucharest.
- Fenchel T. 1975 - Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae) - *Oecologia* 20: 19-32.
- Fergusson N. D. M. 1980 - A revision of the British species of *Dendrocercus* Ratzeburg (Hymenoptera: Cerafronoidea) with a review of their Biology as aphid hyperparasits - *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.)* 41: 255-314
- Fergusson M. D. M. 1986 - Charipidae, Ibalidae & Figitidae. Hymenoptera: Cynipoidea. *Handb. Ident. Br. Ins.* 8 (1c): 1-55.
- Ferriere R., Cazelles B. 1999 - Universal power laws govern intermittent rarity in communities of interacting species - *Ecology* 80: 1505-1521.
- Fieberg J., Ellner St. P. 2000 - When is it meaningful to estimate an extinction probability - *Ecology* 81: 2040-2047.
- Finch O.- D. 2001 - Zöologische und parasitologische Untersuchungen an Spinnen (Arachnida, Araneae) niedersächsischer Waldstandorte - Thesis Univ. Oldenburg, Nürmbrecht (Galunder Verlag).
- Fischer M. 1971 - Untersuchungen über die europäischen Alysiinae mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Niederösterreichs (Hymenoptera, Braconidae) - *Pol. J. Entomol.* 41: 19-160.
- Fischer M. 1972 - Erste Gliederung der paläarktischen Aspilota-Arten (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) - *Pol. J. Entomol.* 42: 323-459.
- Fischer M. 1973 - Braconidae. Opiinae I - *Das Tierreich* 91, Berlin, New York.
- Fischer M. 1976 - Erste Nachweise von Aspilota-Arten im Burgenland (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) - *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 80: 343-410.
- Fischer M. 1995 - On the old world Orthostigma species and additions to the Aspilota group of the genera (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) - *Linzer Zool. Beitr.* 27: 669-752
- Fischer M. 1996 - Contribution to the knowledge of the species of the Aspilota genus group in Spain (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae, Alysiini) - *Linzer Zool. Beitr.* 28: 659-673.
- Fischer M. 1997 - Taxonomic investigations on jaw-wasps (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) of the Old World - *Ann. Naturh. Museum Wien B. Botanik und Zoologie* 99: 97-143.
- Foley P. 1994 - Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity - *Conserv. Biol.* 8: 124-137.
- Force D. C. 1974 - Ecology of insect-host-parasitoid communities - *Science* 184: 624-632.
- Force D. C. 1975 - Succession of r and K strategists in parasitoids - (In: *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*, Ed.: P. W. Price) - London, pp. 112-129.
- Fox D. R., Ridsdill-Smith J. 1995 - Tests for density dependence revisited - *Oecologia* 103: 435-443.
- Fox J. W., Olsen E. 2000 - Food web structure and the strength of transient indirect effects - *Oikos* 90: 219-226.
- Franz J. M., Krieg A 1982 - *Biologische Schädlingsbekämpfung* - Berlin, Hamburg (Parey), 2. Aufl.
- Funke W. 1971 - Food and energy turn-

- over of leaf-eating insects and their influence on primary production (In: Integrated experimental ecology, Ed.: H. Ellenberg) - Ecol. St. 2: 81-93.
- Funke W. 1983 - Arthropodengesellschaften mitteleuropäischer Wälder. Abundanz und Biomasse - Eklektorfauna - Verh. Ges. Ökol. 11L 111-129.
- Garbarczyk H. 1981 - Tybelaki (Proctotrupoidea, Hymenoptera) - Fragmenta Faunistica 26: 325-340.
- Gaston K. J. 1993 - Spatial patterns in the description and richness of the Hymenoptera (In: Hymenoptera and Biodiversity, Eds. J. LaSalle, I. D. Gauld) - Wallingford, pp. 277-293.
- Gaston K. J. 1993 - Comparing animals and automobiles: a vehicle for understanding body size and abundance relationships in species assemblages? - Oikos 66: 172-179.
- Gaston K. 1994 - Rarity - Chapman & Hall, London.
- Gaston K. J., Curnutt J. L. 1998 - The dynamics of abundance - range size relationships - Oikos 81: 38-44.
- Gaston K. J., McArdle B. H. 1993 - Measurement of variation in the size of populations in space and time: some points of clarification - Oikos 68: 357-360.
- Gaston K. J., Gauld I. D., Hanson P. 1996 - The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica - J. of Biogeography 23: 105-113.
- Gauld I. D., Bolton B. (Eds.) 1988 - The Hymenoptera - Br. Museum (Nat. Hist.) and Oxford Univ. Press, London, 1-332.
- Gauthier N., Monge J. P., Huignard J. 1997 - Sex-allocation behavior of a solitary ectoparasitoid: Effects of host-patch characteristics and female density - Entomol. Exper. Appl. 82: 167-174.
- Gerbatschewskaya A. A. et al. 1969 - Diptera I - Opred. Fauna SSSR V, Leningrad.
- Gerbatschewskaya A. A. et al. 1970 - Diptera II - Opred. Fauna SSSR V, Leningrad.
- Godfray, H. C. J. 1993 - Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology - Princeton (Univ. Press).
- Godfray, H. C. J., Shaw M.R. 1987 - Seasonal variation in the reproductive strategy of the parasitic wasp *Eulophus larvarum* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophidae) - Ecol. Entomol. 12: 251-256.
- Graham M. W. R. de V. 1969 - The Pteromalidae of Northwestern Europe - Bull. Br. Mus. (Nat.-Hist.). Entomol. Suppl. 16. London.
- Graham M. W. R. De V. 1987 - A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera - Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Ent. 51: 1-392.
- Greathead D. J. 1986 - Parasitoids in classical biological control (In: Insect Parasitoids, Eds. J.K. Waage, D.J. Greathead). 13th Symp. R. Entomol. Soc. Lond., London, pp. 289-318.
- Greenslade P. J. M. 1983 - Adversity selection and habitat template - Am. Nat. 122: 352-365.
- Griffiths D. 1992 - Size, abundance, and energy use in communities - J. Animal Ecol. 61: 307-315.
- Grochla R. 1984 - Phänologische Untersuchungen zum Jahresrhythmus kolliner und submontaner Kalkbuchenwälder - Diplomarbeit Göttingen.
- Gurney W. S. C., Nisbet R. M. 1978 -

- Single-species population fluctuations in patchy environments - *Am. Nat.* 112: 1075-1090.
- Haeselbarth E. 1979. Zur Parasitierung der Puppen von Foreule (*Panolis flammea* (Schiff.)), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* (L.)) und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistortana* (Goeze)) in bayerischen Kiefernwäldern. *Z. Ang. Entomol.* 87: 186-202; 311-322.
- Hamilton W.D. 1967 - Extraordinary sex ratios - *Science* 156: 477-488.
- Hannemann H. J., Klausnitzer B., Senglaub K. 1986. Stresemann, Exkursionsfauna. Berlin.
- Hanski I. 1982 - Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis - *Oikos* 38: 210-221.
- Hanski I. 1999 – *Metapopulation Ecology* – Oxford (Univ. Press).
- Hanski I., Gilpin M. E. (Eds.) 1997 - *Metapopulation Biology* - London (Academic Press).
- Hanski I., Kouki J., Halkka A. 1993 - Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species (In: *Species Diversity in Ecological Communities*, Eds.: R. E. Ricklefs, D. Schluter) - Univ. Press, Chicago, pp. 108-116.
- Harrington R., Tatchell G. M., Bale J. S. 1990 - Weather, life cycle strategy and spring populations of aphids - *Acta Phytop. Entomol. Hung.* 25: 423-432.
- Harrison R. G. 1980 - Dispersal polymorphism in insects - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 95-118.
- Harrison S. 1991 - Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation - *Biol. J. Linnean Soc.* 42: 73-88.
- Hartley St. 1998 - A positive relationship between local abundance and regional occupancy is almost inevitable (but not all positive relationships are the same) - *J. Anim. Ecol.* 67: 992-994.
- Harz K. 1957 - *Die Geradflügler Mitteleuropas* - Jena.
- Harz K. 1969-1975 - *Die Orthopteren Europas I, II* - The Hague.
- Harz K., Kaltenbach A. 1976 - *Die Orthopteren Europas III* - The Hague.
- Hassan E. 1967 - Untersuchungen über die Bedeutung der Kraut- und Streuschicht als Nahrungsquelle für Imagines entomophager Hymenopteren - *Z. Ang. Ent.* 60: 238-265.
- Haukioja E. 1991 - Cyclic fluctuations in density: interactions between a defoliator and its host tree - *Acta Ecologica* 12: 77-88.
- Haupt H. 1925 - Gleichflügler, Homoptera. In: Brohmer, Ehrmann, Ulmer, *Die Tierwelt Mitteleuropas: IV,3* - Leipzig (Nachdruck 1958).
- Havens K. E. 1992 - Scale and structure in natural food webs - *Science* 257: 1107-1109.
- Havens K. E. 1997 - Unique structural properties of pelagic food webs - *Oikos* 78: 75-80.
- Hawkins B. A. 1990. Global patterns of parasitoid assemblage size. *J. Animal Ecol.* 59: 57-72.
- Hawkins B. A. 1993a – *Pattern and Process in Host – Parasitoid Interactions* – Cambridge (Univ. Press).
- Hawkins B. A. 1993b. Refuges, host population dynamics and the genesis of parasitoid diversity. (In: *Hymenoptera and Biodiversity*, Eds. J. LaSalle, I. D. Gauld). Wallingford (CAP International), pp. 235-256.
- Hawkins B. A., Gagne R. J. 1989. Determinants of assemblage size for

- the parasitoids of Cecidomyiidae. *Oecologia* 81: 75-88.
- Hawkins B. A., Lawton J. H. 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature* 326: 788-790.
- Hedderson T. A. 1992 – Rarity at range limits; dispersal capacity and habitat relationships of extraneous moss species in a boreal Canadian National Park – *Biol. Cons.* 59: 113-120.
- Hellen W. 1963 - Die Diapriinen Finnlands (Hymenoptera, Diapriidae) - *Fauna Fennica* 14: 1-35.
- Hendriks A. J. 1999 - Allometric scaling of rate, age and density parameters in ecological models - *Oikos* 293-310.
- Hennig W. 1969 - Die Stammesgeschichte der Insekten - Senckenberg Buch 49, Frankfurt a.M.
- Hilpert H. 1989 - Zur Hautflüglerfauna eines südbadischen Eichen-Hainbuchenmischwaldes - *Spixiana* 12: 57-90.
- Hochberg M. E. 2000 – Parasitoid Population Biology – Princeton (Univ. Press).
- Hochberg M. E., Hawkins B. A. 1993. Predicting parasitoid species richness. *Am. Nat.* 142: 671-693.
- Holling C. S. 1973 – Resilience and stability of ecological systems – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Holling C. S. 1992 - Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems - *Ecol. Monogr.* 62: 447-502.
- Horn H. S., May R. N. 1977 - Limits to similarity among co-existing competitors - *Nature* 270: 660-661.
- Horstmann K. 1970. Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden (Hymenoptera) an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. *Oecologia* 4: 29-73.
- Horstmann K. 1985 - Schlupfwespen der Familie Ichneumonidae (Hymenoptera) in Küstensalzwiesen Schleswig-Holsteins - *Verh. Ges. Ökol.* 13: 77-80.
- Horstmann K. 1988 - Die Schlupfwespenfauna der Nordsee-Inseln Mellum und Memmert (Hymenoptera, Ichneumonidae) - *Drosera* '88: 183-206.
- Holt R. D., Lawton J. H., Gaston K. J., Blackburn T. M. 1997 - On the relationship between range size and local abundance: back to basics - *Oikos* 78: 183-190.
- Hövmeyer K. 1985 - Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie – Dissertation Göttingen.
- Hövmeyer K. 1992a – Die Dipteren-gemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes: eine siebenjährige Untersuchung – *Zool. Jb. Syst.* 119: 225-260.
- Hövmeyer K. 1992b - Population studies of *Cheilosia fasciata* (Diptera: Syrphidae), a leaf miner of *Allium ursinum* - *Ecol. Entomol.* 17: 331-337.
- Hövmeyer K. 1995 - Trophic links, nutrient fluxes, and natural history in the *Allium ursinum* food web, with particular reference to life history traits of two hoverfly herbivores (Diptera: Syrphidae) - *Oecologia* 102: 86-94.
- Hövmeyer K. 1998 - Diptera associated with dead beech wood - *Studia dipterologica* 5: 113-122.
- Hövmeyer K. 1999a - Abundance patterns in terrestrial dipteran communities - *Pedobiologia* 43: 28-43.

- Hövmeyer K. 1999b – Diversity patterns in terrestrial dipteran communities - *J. Anim. Ecol.* 68: 400-416.
- Hövmeyer K. 2000a - Ecology of Diptera. (In: Manual of palaearctic Diptera. Volume 1. General and applied dipterology, Eds.L. Papp, B. Darvas) -Budapest (Science Herald), pp.437-489.
- Hövmeyer K. 2000b - Habitat-Heterogenität und die Diversität von Dipteren- und Spinnengemeinschaften - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 30:139.
- Hövmeyer K., Stippich G. 2000 - Assessing spider community structure in a beech forest: Effects of sampling method - *Eur. J. Entom.* 97: 359-375.
- Huber J. T. 1986. Systematics, biology, and hosts of the Mymaridae and Mymaromatidae (Insecta: Hymenoptera): 1758-1984. *Entomographa* 4: 185-243.
- Huggert L. 1979. Cryptoserphus and Belytinae wasps (Hymenoptera, Proctotrupoidea), parasitizing fungus and soil-inhabiting Diptera. *Notulae Entomol.* 59: 139-144.
- Huisman J., Weissing F. J. 1999 - Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos - *Nature* 402: 407-410.
- Hunter M. D., Price P.W. 1998 - Cycles in insect populations: delayed density dependence or exogenous driving variables - *Ecol. Entom.* 23: 216-222.
- Huston M. A. 1999 - Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals - *Oikos* 86: 393-401.
- Hutchinson G. E. - 1959 - Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kinds of animals - *Am. Nat.* 93: 145-159.
- Hutchinson G. E., MacArthur R. H. 1959 - A theoretical ecological model of size distributions among species of animals - *Am. Nat.* 93: 117-125.
- Huxel G. R., McCann K. 1998 - Food web stability: the influence of trophic flows across habitats - *Am. Nat.* 152: 460-469.
- Janzen D. H., Pond C. M. 1975 - A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica - *Trans. R. Ent. Soc. London* 127: 33-50.
- Jervis M. A., Kidd N. A. C. 1986 - Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids - *Bio. Rev. Cambridge* 61: 395-434.
- Joern A., Pruess K. P. 1986 – Temporal constancy in grasshopper assemblies (Orthoptera: Acrididae) – *Ecol. Entomol.* 11: 379-385.
- Johnson C. G. 1969 - Migration and Dispersal of Insects by Flight - London (Methuen).
- Johst K., Brandl R. 1997 - Body size and extinction risk in a stochastic environment - *Oikos* 78: 612-617.
- Juliano S. A., Lawton J. H. 1990 - The relationship between competition and morphology. I. Morphological patterns among co-occurring dytiscid beetles - *J. Anim. Ecol.* 59: 403-419.
- Kajak, A. 1978 - Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions - *Ecol. Pol.* 26: 409-428.
- Karsholt O., Razowski J. 1996 - The Lepidoptera of Europe - Stenstrup.
- Kasparjan D. R. 1996 - Principal trends in the evolution of parasitism in Hymenoptera – *Entomol. Oboz.* 75:

756-789.

- Kasparjan D. R., Atanasov A. M., Jonajtis W. P., Kuslitzhij W. S., Rasnizyn A. P., Sijtan U. W., Tolkanitz W. I. 1981 – Ichneumonidae - Opred. Fauna SSSR 129, Leningrad.
- Kendeigh S. Ch. 1979 - Invertebrate populations of the deciduous forest: fluctuations and relations to weather - Illinois Biol. Monogr. 50: 1-107.
- Kenis M. 1996 - Factors affecting sex ratio in rearing of *Coeloides sordidator* (Hym.: Braconidae) – Entomophaga 41: 217-224.
- Kieffer J. J. 1914 - Serphidae et Calliceratidae - Das Tierreich 42, Berlin.
- King B. H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. Quart. Rev. Biol. 62: 367-396.
- King B.H. 1996 - Sex ratio responses to other parasitoid wasps: Multiple adaptive explanations - Behavioral Ecology and Sociobiology 39: 367-374
- Klimaszewski, S. M. 1973 - The Jumping Plant Lice or psyllids (Homoptera, Psyllodea) of the Palearctic - An annotated check list. Ann. Zool. 30: 155-286.
- Kloet G. C., Hincks W. D. 1964: Small orders and Hemiptera - Check List Br. Insects 1. 2nd Ed., London.
- Kloet G. C., Hincks W. D. 1972: Lepidoptera - Check List Br. Insects 2. 2nd Ed., London.
- Kloet G. C., Hincks W. D. 1976: Diptera and Siphonaptera - Check List Br. Insects 5. 2nd Ed., London.
- Kloet G. C., Hincks W. D. 1977: Coleoptera and Strepsiptera - Check List Br. Insects 3. 2nd Ed., London.
- Kloet G. C., Hincks W. D. 1978. A Check list of British insects. Part 4. Hymenoptera. 2nd ed., London.
- Klug B. 1965 - Die Hymenopteren am Tuniberg, im Mooswald und Rieselselfeld; eine vergleichend faunistisch-ökologische Untersuchung dreier extremer Biotope des südlichen Oberrheitals - Ber. Naturfr. Ges. 55: 5-225.
- König R. 1969 - Zur Ökologie und Systematik der Braconiden der Nordseeküste Schleswig-Holsteins (Hymenoptera, Braconidae) – Dissertation Kiel.
- Königsmann, E. 1976. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. Dtsch. Ent. Z. N.F. 23: 253-279.
- Königsmann, E. 1978 - Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita) - Dtsch. Ent. Z. N.F. 25: 1-55.
- Kouki J., Niemelä P., Viitasaari M. 1994. Reversed latitudinal gradient in species richness of sawflies (Hymenoptera, Symphyta). Ann. Zool. Fenn. 31: 83-88.
- Krombein K. V., Hurd P. D., Smith D. R., Burks B. D. (Eds.) 1979 - Catalog Of Hymenoptera In America North Of Mexiko, Vol. I: Symphyta and Apocrita - Washington D.C.
- Kunin W. E., Gaston K. J. (Eds.) 1997 - The biology of rarity - London (Chapman and Hall).
- Kussmaul K. Schmidt K. 1987 - Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 10: Die Hymenopteren - Caroleinea 45: 135-146.
- Kutter H. 1977 - Hymenoptera: Formicidae - Insecta Helvetica Fauna 6, Zürich.
- Lack D. 1947 - Darwin's finches - Cambridge (Univ. Press).

- Lande R. 1993 – Risks of population extinctions from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes – *Am. Nat.* 142: 911-927.
- Lande R., Engen St., Saether B.-E. 1998 – Extinction times in finite metapopulation models with stochastic local dynamics – *Oikos* 83: 383-389.
- Lande R., DeVries Ph. J., Walla Th. R. 2000 - When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples - *Oikos* 89: 601-605.
- LaSalle J., Gauld I. D. (Eds.) 1993a - Hymenoptera and Biodiversity - Wallingford.
- LaSalle J., Gauld I. D. 1993b - Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms (In: Hymenoptera and Biodiversity, Eds. J. LaSalle, I. D. Gauld) - Wallingford, 1-26.
- Lawton, J.H. 1984 - Herbivore community organization: general models and specific tests with phytophagous insects - In: *A New Ecology. Novel Approaches To Interactive Systems*, Ed. P.W. Price, C.N. Slobodchikoff & W.S. Gaud) - New York (Wiley), pp. 329-352.
- Lawton J. H. 1986. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities (In: *Insect Parasitoids*, Eds.: J. K. Waage, D. J. Greathead). 13th Symp. R. Entomol. Soc. London, London (Academic Press): 265-287.
- Lawton J. H., Gaston K. J. 1989 – Temporal patterns in the herbivorous insects of bracken: a test of community predictability – *J. Animal Ecol.* 58: 1021-1034.
- Lee H. L., DeAngelis D., Koh H. L. 1998 - Spatial distribution of the Unionid mussels and the core-satellite hypothesis - *Water-Science-and-Technology*. 38:73-79.
- Leitner W. A., Rosenzweig M. L. 1997 - Nested species-area curves and stochastic sampling: a new theory - *Oikos* 79: 503-512.
- Leps J. 1993 - Taylor's power law and the measurement of variation in the size of populations in space and time - *Oikos* 68: 349-356.
- Lewellen R. H., Vessey S. H. 1998 - The effect of density dependence and weather on population size of a polyvoltine species - *Ecol. Monogr.* 68: 571-594.
- Lewis C. N., Whitfield J. B. 1999 - Braconid wasp (Hymenoptera: Braconidae) diversity in forest plots under different silvicultural methods – *Environm. Entomol.* 28: 986-997.
- Lindblad M., Solbreck C. 1998: Predicting *Oscinella* frit population densities from suction trap catches and weather data - *J. Appl. Ecol.* 35: 871-881.
- Lloyd M. 1967 - Mean crowding - *J. Anim. Ecol.* 36: 1-30.
- Ludwig D. 1998 – Is it meaningful to estimate a probability of extinction? – *Ecology* 80: 298-310.
- Mac Nally R. Ch. 1988 - On the statistical significance of the Hutchinsonian size-ratio parameter - *Ecology* 69: 1974-1982.
- Martinat P. J. 1987 - The role of climatic variation and weather in forest insect outbreaks (In: *Insect Outbreaks*, Eds.: P. Barbosa, J. C. Schultz) - San Diego, pp. 241-268.
- Martius C. 1986 - Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) eines Kalkbuchenwaldes - *Drosera '86*, 1-11.
- Maurer B. A., Brown J. H. 1988 - Distribution of energy use and biomass

- among species of North American terrestrial birds - *Ecology* 69: 1923-1932.
- Maurer B. A., Brown J. H., Rusler R. D. 1992 - The micro and macro in body size evolution - *Evolution* 46: 939-953.
- Mayhew P. J. Godfray & H. C. J. 1997 - Mixed sex allocation strategies in a parasitoid wasp - *Oecologia* 110: 218-221.
- May R. M. 1974 - On the theory of niche overlap - *Theor. Pop. Biol.* 5: 297-332.
- May R. M. 1975 - Patterns of species abundance and diversity - (in: *Ecology and evolution of communities*, Eds.: M. L. Cody, J. M. Diamond) - Belknap (Cambridge), pp. 81-120.
- McArdle B. H., Gaston K. J., Lawton J. H. 1990 - Variation in the size of animal populations: patterns, problems and artefacts - *J. Anim. Ecol.* 59: 439-454.
- McArdle B. H., Gaston K. J. 1995 - The temporal variability of densities: back to the basics - *Oikos* 74: 165-171.
- McCann K. S. 2000 - The diversity - stability debate - *Nature* 405: 228-233.
- Mc Cann K., Hastings A., Huxel G. R. 1998 - Weak trophic interactions and the balance of nature - *Nature* 395: 794-798.
- Meiwees K. J., Beese F. 1988 - Ergebnisse der Untersuchung des Stoffhaushaltes eines Buchenwaldes auf Kalkgestein - *Ber. Forsch.Zentr. Waldökos.*, B, Bd. 9: 1-141.
- Meiwees K. J., Beese F., Prenzel J. 1981 - Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk - *Mitt. Dtsch. Bodenk. Ges.* 32: 609-622.
- Memmott J., Godfray H. Ch. 1993. Parasitoid webs (In: *Hymenoptera and Biodiversity*, Eds. J. LaSalle, I. D. Gauld). Wallingford (CAB International), pp. 217-234.
- Memmott J., Godfray H. C. J., Gauld I. D. 1994 - The structure of a tropical host parasitoid community - *J. Anim. Ecol.* 63: 521-540.
- Memmott J., Martinez N. D., Cohen J. E. 2000 - Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web - *J. Anim. Ecol.* 69: 1-15.
- Mercet R. G. 1921 - *Himenopteros. Fam Encirtidos* - Madrid.
- Micheli F., Cottingham K. L., Bascompte J., Bjoernstad O. N., Eckert G. L., Fischer J. M. Keitt T. H., Kendall B. E., Klug J. L., Rusak J. A. 1999 - The dual nature of community variability - *Oikos* 85: 161-169.
- Miller C. D. 1970. The nearctic species of *Pnigalio* and *Sympiesis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Mem. Ent. Soc. Can.* 68: 1-121.
- Mitsunaga T., Fufii K. 1999 - An experimental analysis of the relationship between species combination and community persistence - *Res. Pop. Ecol.* 41: 127-134.
- Moran V. C., Southwood T. R. E. 1982 - The guild composition of arthropod communities in trees - *J. Animal Ecol.* 51: 289-306.
- Morris R. K. A. 1997 - The Hymenoptera of Mitcham Common: The fauna of a south London grass heath, with comments on the use of site quality scores for site evaluation - *London Natur.* 0(76): 105-127.
- Morse D. R., Stork N. E., Lawton J. H. 1988 - Species number, species abundance and body length rela-

- tionships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees - *Ecol. Entomol.* 13: 25-37.
- Mound L. A., Halsey S. H. 1978 - Whitefly of the World. A systematic catalog of the Aleyrodidae (Homoptera) with host-plant and natural enemy data - *Br. Mus. (Nat.-Hist.)*. London.
- Muche W. 1974 - Die Nematineengattungen *Pristiphora*, *Pachynematus* Kownow und *Nematus* Panzer - *Deutsch. Ent. Zschr., N.F.* 21: 1-137.
- Muche W. H. 1968-1970 - Die Blattwespen Deutschlands I. IV - *Tenthredinidae*. *Ent. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden* 36: Supplement.
- Muche W. H. 1977 - Die Blattwespen Mitteleuropas. Die Gattungen *Nematinus* Rohw., *Euura* Newm. Und *Croesus* Leach (*Nematinae*) sowie *Heterarthrus* Steph. (*Heterarthrinae*)(*Hymenoptera*, *Nematinae* et *Heterarthrinae*). Die *Argidae* von Europa, Vorderasien und Nordafrika (mit Ausnahme der Gattung *Aprosthemina*) (*Hymenoptera* *Symphyta*) - *Ent. Abh. Statl. Mus. Tierk. Dresd.* 41: Supplement.
- Muller C. B., Adriaanse I. C. T., Belshaw R., Godfray H. C. J. 1999 - The structure of an aphid-parasitoid community - *J. Anim. Ecol.* 68: 346-370.
- Naumann I. D., Masner L. 1985 - Parasitic wasps of the proctotrupid complex: a new family from Australia and a key to world families (*Hymenoptera*: *Proctotrupoidea* s. l.) - *Austr. J. Zool.* 33: 761-783.
- Nee S, Harvey P.H., May R. M. 1991 - Lifting the veil on abundance patterns - *Proc. R. Soc. Lond. B* 243: 161-163.
- Newman E. A. 1867 - *Proctotrupes* parasitic on myriapod - *Entomologist* 3: 342-344.
- Nicol C. M. Y., Mackauer M. 1999 - The scaling of body size and mass in a host-parasitoid association: Influence of host species and stage - *Entomol. Exp. Appl.* 90: 83-92.
- Nixon G. E. J. 1957 - *Hymenoptera. Proctotrupoidea. Diapriidae. Subfamily Belytinae* - *Handb. Ident. Br. Insects* 8, Part 3 (dii). London.
- Nixon G. E. J. 1980 - *Hymenoptera. Proctotrupoidea. Diapriidae (Diapriinae)* - *Handb. Ident. Br. Insects* 8, Part 3 (di). London.
- Noskiewicz J. 1936 - Die Palearktischen *Colletes*-Arten - *Lemberg*.
- Novotny V. 1993 - Spatial and temporal components of species diversity in *Auchenorrhyncha* (*Insecta*: *Hemiptera*) communities of Indochinese montane rain forest - *J. Trop. Ecol.* 9: 93-100.
- Novotny V. 1995 - Relationships between the life histories of leafhoppers (*Auchenorrhyncha* - *Hemiptera*) and their hosts plants (*Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*) - *Oikos* 73: 33-42.
- Novotny V., Basset Y. 2000 - Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons - *Oikos* 89: 564-572.
- Novotny V., Kindlmann P. 1996 - Distribution of body sizes in arthropod taxa and communities - *Oikos* 75: 75-82.
- Noyes J. S., Hayat M. 1984. A review of the genera of Indo-Pacific-Encyrtidae (*Hymenoptera*: *Chalcidoidea*). *Bull. Br. Mus. (Nat.-Hist.) Ent.* 48: 131-395.
- Oakwood M., Jurado E., Leishman M.,

- Westoby M. 1993 – Geographic ranges of plant species in relation to dispersal, morphology, growth form, and diaspore weight – *J. Biogeogr.* 20: 563-572.
- Oatman E. R. 1985 - *Aphanogmus floridanus*, a primary parasite of *Feltiella acarivira*, a predator of spider mites on strawberry (Hymenoptera: Ceraphronidae; Diptera: Cecidomyiidae) - *Proc. Ent. Soc. Wash.* 87: 714-716.
- Ode P. J., Antolin M.F., Strand M. R. 1997 - Constrained oviposition and female-biased sex allocation in a parasitic wasp - *Oecologia* 109: 547-555.
- Owen J., Gilbert F. S. 1989 – On the abundance of hoverflies (Syrphidae) – *Oikos* 55: 183-193.
- Owen D. F., Svensson B. W. 1974 – Massive species diversity in a sample of Ichneumonidae (Hym.) in Southern Sweden – *Ent. Scand.* 5: 289-290.
- Pantaleoni R.-A. 1996 - Spatial distribution of some Neuroptera Planipennia on trees – *Boll. dell'Istituto di Entomol. "Guido Grandi" Univ. degli Studi di Bologna* 50(0): 133-141.
- Papp L. 1998 - "Outlaws": Some evolutionary aspects of rarity in insects - *Tiscia Szeged.* 31: 29-33.
- Papp L. Kisbenedek T. 1996 - Compositions and structures of the braconid communities in two oak forests of Hungary (Hymenoptera: Braconidae) - *Folia-Entomol. Hung.* 57: 157-169.
- Perkins J. F. 1976 - Hymenoptera Bethyloidea (excl. Chrysididae) - *Handb. Ident. Br. Insects* 6 (3a), London.
- Peters R. H. 1983 - The ecological implications of body size - Cambridge (Univ. Press).
- Peters R. H., Raelson J.V. 1984 - Relations between individual size and mammalian population density - *Am. Nat.* 124: 498-517.
- Philippi Th. E., Dixon Ph. M., Taylor B. E. 1998 - Detecting trends in species composition - *Ecol. Appl.* 8: 300-308.
- Pielou E. C. 1975 – *Ecological Diversity* - New York (John Wiley and Sons).
- Pielou E. C. 1977 - *Mathematical Ecology* - New York (John Wiley & Sons).
- Pimm S. L. 1991 - *The balance of nature?* - Chicago (University Press).
- Pollard E. 1988 - Temperature, rainfall and butterfly numbers - *J. Appl. Ecol.* 25: 819-828.
- Pollard E. 1991 - Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly populations - *Oikos* 60: 7-10.
- Pollard E., Lakhani K. H., Rothery P. 1987 - The detection of density-dependence from a series of annual censuses - *Ecology* 68: 2046-2055.
- Poser, G. 1991 - Die Hundertfüßer (Myriopoda: Chilopoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsökologie, Nahrungsbiologie und Gemeinschaftsstrukturen - *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Göttingen, A, Bd. 71*: 1-211.
- Pujade V. J., Nieves-Aldrey J. L., Delvare G. 1998 - Taxocenosis of Chalcidids (Hymenoptera, Chalcidoidea, Chalcididae) in two habitats well conserved in the center of Spain - *Boletin-de-la-Real-Sociedad-Espanola-de-Historia-Natural- Seccion-Biologica* 94: 87-96.
- Price P. W. 1980 - *Evolutionary Biology*

- of Parasites - Princeton.
- Price P. W., Diniz I. R., Morais H. C., Marques E. S. A. 1995 – The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species – *Biotropica* 27: 468-478.
- Priesner H. 1964 - Ordnung Thysanoptera. Bestb. Bodenf - Europas 2, Berlin.
- Pschorn-Walcher H. 1956 - *Aphanogmus nigrifornicatus* nov.spec. (Proctotrupoidea, Ceraphronidae) ein Parasit der räuberisch an Adelgiden lebenden Gallmückenlarven von *Aphidoteles thompsoni* Moehn - Mitt. Schw. Ent. Ges. 29: 353-362.
- Pschorn-Walcher H. 1965 - Die Wirtsspezifität der parasitischen Hymenopteren in ökologisch-phylogenetischer Betrachtung (unter besonderer Berücksichtigung der Blattwespenparasiten) - 10. Wandervers. Deutsch. Entomol. 1965: 55-63.
- Pschorn-Walcher H. 1971 – Hymenoptera – Heloridae et Proctotrupidae – *Insecta Helvetica Fauna* 4, Zürich.
- Pschorn-Walcher H. 1985 - Konkurrenz und Mannigfaltigkeit bei Parasitoiden - *Z. Zool. Syst. Evolutionsf.* 23: 286-298.
- Quicke D. L. J. 1997 – Parasitic Wasps - London (Cpaman & Hall).
- Quinlan J. 1978 - Hymenoptera Cynipoidea Eucilidae - Handb. Ident. Br. Insects 8 (1c), London.
- Quinlan J., Gauld I. D. 1981 - Symphyta (except Tenthredinidae) - Handb. Ident. Br. Insects 6 (2a), London.
- Reddingius J., Den Boer P. J. 1989 – On the stabilization of animal numbers. Problems of testing. 1. Power estimates and estimation errors – *Oecologia* 78: 1-8.
- Ritchie M. E., Olff H. 1999 - Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity - *Nature* 400: 557-560.
- Ronquist F., Rasnitsyn A. P., Roy A., Ericksson K., Lindgren M. 1999 - Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data – *Zool. Scripta* 28: 13-50.
- Root R. B., Cappuccino N. 1992 – Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod – *Ecol. Monogr.* 62: 393-420.
- Rothery P., Newton I., Dale L., Wesolowski T. 1997 - Testing for density dependence allowing for weather effects - *Oecologia* 112: 518-523.
- Royama T. 1992 - Analytical Population Dynamics - Chapman and Hall London.
- Rzelochovziev A. N., Tobias A. N., Kozlov W. I. 1988 - Symphyta, Evanoidea, Stephanoidea, Trigonalioidea - *Opred. Fauna SSSR* 158, Leningrad.
- Sandlan K. 1979 - Sex ratio regulation in *Coccygomimus turionella* LINNAEUS (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its ecological implications - *Ecol. Entomol.* 4: 365-378.
- Sauter W. 1974. Der Stand der faunistischen Erforschung der Schweiz. *Fol. Entomol. Hung.* 27: 265-274.
- Sawoniewicz J. 1981 - Ichneumonidae - *Frag. Faunistica* 26: 285-306.
- Sawoniewicz J. 1999 – Development dynamic of Ichneumonidae (Hymenoptera) communities of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest canopies in the three health zones of Poland's forests – Warszawa (Fundacja Rozwój SGGW)).

- Schaefer M. 1989 - Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: eines Ökosystemforschungsprojekt - Verh. Dtsch. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- Schaefer M. 1990 - The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget - *Oecologia* 82: 128-136.
- Schaefer M. 1991a - Fauna of the European temperate deciduous forest (In: Temperate deciduous forests, Eds. E. Röhrig, B. Ulrich) - *Ecosystems of the world* 7, Amsterdam, pp. 503-525.
- Schaefer M. 1991b - The animal community: diversity and resources (In: Temperate deciduous forests, Eds. E. Röhrig, B. Ulrich) - *Ecosystems of the world* 7, Amsterdam, pp. 51-120.
- Schaefer M. 1994 - Brohmer. Fauna von Deutschland - 19. ed., Heidelberg, Wiesbaden.
- Schaefer M. 1995 - Die Artenzahl von Waldinsekten: Muster und mögliche Ursachen der Diversität - *Mitt. Deutsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* 10: 387-395.
- Schaefer M. 1996a - Die Bodenfauna von Wäldern: Biodiversität in einem ökologischen System - *Abh. Math.-Naturw. Klasse* 1996,2, Stuttgart:1-81.
- Schaefer M. 1996b - Diversity of the animal community in a beech forest. Patterns and processes (In: Preservation of Our World in the Wake of Change, Ed. Y. Steinberger) - Jerusalem, pp. 464-468.
- Schaefer M. 1997 - Die Mannigfaltigkeit von Flora und Fauna - Zur ökologischen Bedeutung der Biodiversität - *Jahrb. Akad. Wiss. Göttingen* 1995: 58-79.
- Schaefer, M. 1999 - The diversity of the fauna of two beech forests: some thoughts about possible mechanisms causing the observed patterns (In: Biodiversity in ecosystems, Eds. A. Kratochwil) - Dordrecht (Kluwer), pp 45-64.
- Schaefer M., Scheu S. 1996 - Animal-oriented ecosystem research - the importance of long-term studies - *Verh. Dtsch. Zoolog. Ges.* 89:189-203.
- Scharf S. F., Juanes F., Sutherland M. 1998 - Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparisons of regression techniques - *Ecology* 79: 448-460.
- Scheu S., Schaefer M. 1998 - Bottom up control of the soil macrofauna community in a beech forest on limestone: manipulation of food resources - *Ecology* 79: 1573-1585.
- Scheu S., Schaefer, M. 1999 - Struktur und Funktion der Bodenmesofauna in unveränderten und durch anthropogene Einflüsse veränderten Waldökosystemen - *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Göttingen (B)* 62, 360-376.
- Schluter D. 1984 - A variance test for detecting species associations, with some example applications - *Ecology* 65: 998-1005.
- Schmidt Nielsen E. 1977 - En undersøgelse af netvingef faunaen (Neuroptera s. Str.) i en dansk bogeskov - *Entomol. Meddel.* 45: 45-64.
- Schoener T. W. 1986 - Patterns in terrestrial vertebrate versus arthropod communities: do systematic differences in regularity exist? (In: Community Ecology, Eds.: J. Diamond, T. J. Case) - Harper & Row, New York, pp. 556-586.
- Schoener T. W. 1989 - Food webs from the small to the large - *Ecology* 70: 1559-1589.
- Schoener T. W., Spiller D. A. 1992 - Is

- extinction rate related to temporal variation in population size? An empirical answer for orb spiders - *Am. Nat.* 139: 1176-1207
- Schoenly K., Beaver R. A., Heumier T. A. 1991 - On the trophic relations of insects: a food-web approach - *Am. Nat.* 137: 597-638.
- Schönrogge K., Crawley M. J. 2000 - Quantitative webs as a means of assessing the impact of alien insects - *J. Anim. Ecol.* 69: 841-868.
- Sevenster J. G. 1996 - Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis - *J. Anim. Ecol.* 65: 297-307.
- Shenefelt R. D. 1969 - 1980 - Braconidae pars 1-11 - *Hym. Cat.* (Nov. Ed.) 4-7, 9-13, 15, 16, Den Hague.
- Shimada M. 1999 - Population fluctuation and persistence of one-host-two-parasitoid systems depending on resource distribution: From parasitizing behavior to population dynamics - *Res. Pop. Ecol.* 41: 69-79.
- Shorrocks B., Atkinson W. D., Charlesworth P. 1979 - Competition on a divided and ephemeral resource - *J. Anim. Ecol.* 48: 899-908.
- Shorrocks B., Rosewell J., Edwards K., Atkinson W. D. 1984 - Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities - *Nature* 310: 310-312.
- Shorrocks B., Rosewell J. 1987 - Spatial patchiness and community structure: coexistence and guild size of Drosophilids on ephemeral resources (In: *Organization of Communities Past and Present*, Eds.: J. H. R. Gee, P. S. Giller) - Blackwell Oxford, pp. 29-5
- Shorrocks B., Sevenster J. G. 1995 - Explaining local species diversity - *Proc. R. Soc. Lond. B* 260: 305-309.
- Sinclair A. R. E., Pech R. P. 1996 - Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation - *Oikos* 75: 164-173.
- Soberon J., Loevinsohn M. 1987 - Patterns of variations in the numbers of animal population and the biological foundations of Taylor's law of the mean - *Oikos* 48: 249-252.
- Solow A. R., Steele J. H. 1990 - On sample size, statistical power, and the detection of density dependence - *J. Anim. Ecol.* 59: 1073-1076.
- Southwood T. R. E. 1977 - Habitat, the templet for ecological strategies - *J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- Southwood T. R. E. 1978 - *Ecological Methods* - London (Chapman & Hall).
- Southwood T. R. E., Moran V. C., Kennedy C. E. J. 1982 - The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees - *J. Animal. Ecol.* 51: 635-649.
- Stary P., Rejmanek M. 1981. Number of parasitoids per host in different systematic groups of aphids: the implications for introduction strategy in biological control (Homoptera: Aphidoidea; Hymenoptera: Aphidiidae). *Entomol. Scand.* 15 (suppl.): 341-351.
- Stenseth N. Ch., Chan K. S., Tong H., Boonstra R., Boutin S., Krebs Ch. J., Post E., O'Donoghue M., Yoccoz N. G., Forchhammer M. C., Hurrell J. W. 1999 - Common dynamic structure of Canada Lynx populations within three climatic regions - *Science* 285: 1071-1073.
- Sterzyński W. 1981 - Braconidae, Hymenoptera - *Fragm. Faunistica* 26: 309-324.
- Stevens R. D., Willig M. R. 2000 - Community structure, abundance, and morphology - *Oikos* 88: 48-56.

- Stewart-Oaten A. St., Murdoch W., Walde S. J. 1995 - Estimation of temporal variability in populations - *Am. Nat.* 146: 519-535.
- Stippich G. 1986 - Die Spinnenfauna (Arachnida: Araneida) eines Kalkbuchenwaldes: Bedeutung von Habitatstruktur und Nahrung – Dissertation Göttingen.
- Stork N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecol. Entomol.* 12: 69-80.
- Stork N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *J. Trop. Ecol.* 7: 161-180.
- Stork N. E., Adis J. A., Didham R. K. (Eds.) 1997 – Canopy arthropods – Chapman & Hall.
- Stork N. E., Blackburn T. M. 1993 - Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest - *Oikos* 67: 483-489.
- Strand M.R. 1988 - Variable sex ratio strategy of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera, Scelionidae) - adaptation to host and conspecific density - *Oecologia* 77: 219-224.
- Strong D. R. 1986: Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects (In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, Eds.: D. R. Strong, D. S. Simberloff, L. G. Abele, A. B. Thistle) - Princeton, pp. 28-41.
- Sugihara G. 1980 - Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns - *Am. Nat.* 116: 770-787.
- Sührig A. 1997 - Die Spinnenfauna des Göttinger Waldes (Arachnida: Araneida). *Göttinger Naturkundliche Schriften* 4: 117-135.
- Swetnam T. W., Jynch A. M. 1993 - Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks - *Ecol. Monogr.* 63: 399-424.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986 - *Seasonal Adaptations of Insects* - Oxford Univ. Press, 411 pp.
- Taylor L. R. 1961 - Aggregation, variance and the mean - *Nature* 332: 721-722.
- Taylor L. R., Woiwod I. P., Perry J. N. 1980 - Variance and the large scale spatial stability of aphids, moths and birds - *J. Anim. Ecol.* 49: 831-854.
- Taylor R. W. 1983. Descriptive taxonomy: past, present and future (In: *The conservation of insects and their habitats*, Eds. N.M. Collins, J. A. Thomas). Melbourne, pp. 93-134.
- Tereshkin A. M. 1996 - Ichneumoninae Stenopneusticae of raised bog, with special reference to long term dynamics (Hymenoptera, Ichneumonidae) – *Linzer Zool. Beitr.* 28: 367-385.
- Thacker J. I., Thieme T., Dixon A. F. G. 1997 - Forecasting of periodic fluctuations in annual abundance of the bean aphid: the role of density dependence and weather - *J. Appl. Ent.* 121: 137-145.
- Thiede U. 1975 - Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten - Thesis Göttingen.
- Thiede U. 1977 - Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz) - *Zool. Jahrb. Syst.* 104: 137-202.
- Thomas Ch. D., Hanski I. 1997 - Butterfly metapopulations - (In: *Metapopulation Biology*, Eds.: I. Hanski, M. E. Gilpin) Academic Press, pp. 359-386.
- Thomas L. 1996 - Monitoring long-term population change: why are there so many analysis methods - *Ecol.*

ogy 77: 49-58.

- Thompson K., Hodgson J. G., Gaston K. J. 1998 - Abundance - range size relationships in the herbaceous flora of central England - *J. Animal. Ecol.* 86: 439-448.
- Tilman D. 1999 - The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles - *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilman D., Lehman Cl. L., Bristow Ch. E. 1998 - Diversity-stability relationships: statistical inevitability of ecological consequence - *Am. Nat.* 151: 277-282.
- Tobias, W. I., Nikolskaya M. I., Arnolbli K. W., Dluskij G. M., Kursenko N. W., Lelej A. S., Osbitschniuk A. S., Zafilov D. W., Ponomarewa A. A. & Zulawkij W. W. 1978 – *Aculeata* - *Opred. Fauna SSSR* 119. Leningrad.
- Tobias W. I. 1986a. *Braconidae* I. *Opred. Fauna SSSR* 145, Leningrad.
- Tobias W. I. 1986b. *Braconidae* II. *Opred. Fauna SSSR* 147, Leningrad.
- Toft. R., Malham J. P., Beggs J. R. 1999 - Mortality and emergence pattern of overwintering cocoons of the wasp parasitoid *Sphecophaga vesparum vesparum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in New Zealand – *Environm. Entomol.* 28: 9-13.
- Tokeshi M. 1993 – Species abundance patterns and community structure – *Adv. Ecol. Res.* 24: 111-186.
- Tokeshi M. 1996 - Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages - *Oikos* 75: 543-550.
- Townes H. 1969-1975 - The Genera Of Ichneumonidae Part I-IV - *Mem. Am. Entomol. Inst.* 11, 12, 13, 17, Ann Arbor.
- Townes H., Townes M. 1981 - Revision of the Serphidae - *Mem. Am. Entomol. Inst.* 32, Ann Arbor.
- Trjapitzin W. A., Alekseev W. N., Dzhankmen K. A., Ze-rova M. D., Koslow M. A., Kostjukow W. W., Nikol'skaja M. N., Ponomarenko N. G., Sorokina A. P., Sugonjaev E. S., Jasnosh W. A. 1978 - *Bethyloidea, Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Ceraphronoidea* – *Opred. Fauna SSSR* 120, Leningrad.
- Trojan P., Chudzicka E., Pilipiuk I., Skibińska E., Sterzyńska M., Wytwer J. 1994 - Secondary succession of fauna in the pine forests of Puszcza Białowieska - *Frag. Faun.* 37: 1-105.
- Turchin P. 1990 - Rarity of density dependence or population regulation with lags? - *Nature* 344: 660-663.
- Turchin P., Taylor A. D., Reeve J. D. 1999 - Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test - *Science* 285: 1068-1071.
- Ueno K. 1999a - Sex allocation by a parasitoid wasp (Hymenoptera: Ichneumonidae) to different host species: A question for the mechanism of host size estimation – *J. Insect Beh.* 11: 811-821.
- Ueno K. 1999b - Host suitability and sex-ratio differences in wild-caught and laboratory-reared parasitoid *Pimpla parnarae* (Hymenoptera: Ichneumonidae) – *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92: 609-614.
- Ulrich W. 1985 - Hymenopteren in einem Kalkbuchenwald: Artenspektrum, Phänologie und Wirtsbeziehungen - Diplomarbeit Göttingen.
- Ulrich W. 1987a - Wirtsbeziehungen der parasitoiden Hautflügler in einem Kalkbuchenwald (Hymenoptera) -

- Zool. Jb. Syst. 114: 303-342.
- Ulrich W. 1987b - Parasitoide und ihre Wirte in einem Kalkbuchenwald: Vergleiche zwischen den Artenzahlen - Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Ang. Entomol. 5: 36-39.
- Ulrich W. 1988 - Welche Faktoren beeinflussen die Populationen und die Strukturen der Gemeinschaften von bodenlebenden parasitoiden Hymenopteren in einem Buchenwald - Dissertation Göttingen.
- Ulrich W. 1989 - Parasitoidgilden des Göttinger Waldes: Zahl der Arten, Populationsschwankungen und Aggregation - Verhandl. Ges. Ökol. 17: 299-306.
- Ulrich W. 1998a - The parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone I: species composition, species turnover, abundance and biomass - Polish J. Ecol. 46: 261-289.
- Ulrich W. 1998b - The parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone II: study of the sex ratios and their dependence on ecological factors - Polish J. Ecol. 46: 291-310.
- Ulrich W. 1998c - The parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone III: the role of leaf litter for the parasitoid species - Polish J. Ecol. 46: 311-326.
- Ulrich W. 1999a - Species composition, coexistence and mortality factors in a carrion-exploiting community composed of necrophagous Diptera and their parasitoids (Hymenoptera) - Polish J. Ecol. 46: 49-72.
- Ulrich W. 1999b - Abundance, biomass and density boundaries in the Hymenoptera: analysis of the abundance - body size relationship and differences between forest and open landscape habitats - Polish J. Ecol 47: 73-86.
- Ulrich W. 1999c - The density - size and the biomass - weight distribution is generated by the species - size distribution together with density fluctuations: evidence from model species distributions in the Hymenoptera - Polish J. Ecol 47: 87-101.
- Ulrich W. 1999d - Morphology and ecology in the parasitic Hymenoptera: analysis of three morphological parameters and their relationship to ecological factors - Polish J. Ecol 47: 117-133.
- Ulrich W. 1999e - The numbers of species of Hymenoptera in Europe and assessment of the total number of Hymenoptera in the world - Polish J. Entomol. 68: 151-164.
- Ulrich W. 1999f - Temporal stability of community structure of the parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone - Pol. J. Ecol. 47: 257-270.
- Ulrich W. 1999g - Regional and local faunas of Hymenoptera - Polish J. Entomol. 68: 217-230.
- Ulrich W. 1999h - Phenology, stratification and life cycles of the parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone - Pol. J. Entomol. 68: 231-257.
- Ulrich W. 1999i - Phenology and life cycles of the parasitic Hymenoptera of a dry meadow on limestone - Pol. J. Entomol. 68: 383-405.
- Ulrich W. 1999j - Ecological and morphological factors shaping communities of parasitic Hymenoptera - Unpublished habilitation thesis, Toruń.
- Ulrich W. 1999k - The Hymenoptera of a dry meadow on limestone: species composition, abundance and biomass - Polish J. Ecol. 46: 29-47.
- Ulrich W. 1999l - Estimating species numbers by extrapolation I: Comparing the performance of various

- estimators using large model assemblages - Pol. J. Ecol. 47: 271-291.
- Ulrich W. 2000a - Niche segregation and coexistence of parasitic Hymenoptera of the *Aspilota* genus group (Hymenoptera, Braconidae) in a beech forest on limestone - Pol. J. Ecol. 48: 225-238.
- Ulrich W. 2000b - Influence of weather conditions on populations of parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone - Pol. J. Entomol. 69: 47-64.
- Ulrich W. 2000c - Parasitic Hymenoptera and their hosts in a beech forest on limestone: dependence on biotic and abiotic factors. Pol. J. Entomol. 69: 1-11.
- Ulrich W. 2000d - On species - area relationships I: fit of power function and exponential model - Pol. J. Ecol. 48: 3-20.
- Ulrich W. 2000e - On species - area relationships II: slope and factor values of power function and exponential model - Pol. J. Ecol. 48: 21-35.
- Ulrich W. 2000f - Species area relations generated by theoretical relative abundance distributions: parameter values, model fit and relation to species saturation studies - Pol. J. Ecol. 48: 67-78.
- Ulrich W. 2001a - Spatial scaling laws and weight dependent distributions in guilds of Diptera and parasitic Hymenoptera - Pol. J. Ecol. 49: 59-66.
- Ulrich W. 2001b - Estimating species numbers by extrapolation: a cautionary note - Pol. J. Ecol. 49: 299-305.
- Ulrich W. 2001c - Ecological characterization of rare species: the case of parasitic Hymenoptera - Pol. J. Ecol. 49: in press.
- Ulrich W. 2001d - Differences in temporal variability and extinction probabilities between species of guilds of parasitic Hymenoptera - Pol. J. Entomol. 70: in press.
- Ulrich W. 2001e - Relative abundance distributions of species: The need to have a new look at them - Pol. J. Ecol. 49: in press.
- Ulrich W. 2001f - Models of relative abundance distributions I: model fitting by stochastic models - Pol. J. Ecol. 49: in press.
- Ulrich W. 2001g - Models of relative abundance distributions II: diversity and evenness -statistics - Pol. J. Ecol. 49: in press.
- Van Alphen J.J.M., Thunnissen I. 1983 - Host selection and sex allocation by *Pachycrepoideus vindemiae* RONDANI (Pteromalidae) as a facultative hyperparasitoid of *Asobara tabida* NEES (Braconidae: Alysiniinae) and *Leptopilina heterotoma* (Cynipoidea: Eucoilidae) - Neth. J. Zool. 33: 497-514.
- Vandermeer J. 1982 - To be rare is to be chaotic - Ecology 63: 1167-1168.
- Vidal St. 1988 - Analyse der Fauna der Erzwespenfamilien Eulophidae und Tetracampidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) der Nordseeinseln Mellum und Memmert nach Farbschalfängen - Drosera '88: 155-174.
- Viggiani G. 1981 - Afelinidi parassiti di *Asterobemisia avellanae* (Signoret) (Homoptera, Aleyrodidae), con descrizione di una nuova specie - Boll. Lab. Ent. Agr. Filippo Silvestri 38: 67-72.
- Vinson S. B. 1986. How parasitoids locate their hosts: a case of insect espionage (In: Insect parasitoids, Eds. J. K. Waage , D. J. Greathead). 13th Symp. R. Entomol. Soc. Lond.,

- London, pp. 325-348.
- Waage, J.K. 1986 - Family planning in parasitoids: adaptive patterns of progeny and sex allocation - In: J.K. Waage & D.J. Greathead (Ed.): Insect Parasitoids - 13th Symp. R. Entomol. Soc. London. London (Academic Press): 63-95.
- Waage J, Greathead D. (Eds.) 1986 - Insect Parasitoids - London (Academic Press).
- Wagner E. 1961 - Ungleichflügler, Wanzen, Heteroptera - Die Tierwelt Mitteleuropas IV, 3 (Xa), Leipzig.
- Wall I. 1967 - Die Ismarinen und Belytinen der Schweiz - Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 35: 123-266.
- Wall I. 1971 - Beitrag zur Kenntnis der mitteleuropäischen Arten der Gattung *Aneurhynchus* Westwood (1932) (Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae, Diapriinae) - Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 38: 357-372.
- Waloff N. 1983 - Absence of wing polymorphism in the arboreal, phytophagous species of some taxa of temperate Hemiptera: a hypothesis - Ecol. Entomol. 8: 229-232.
- Weidemann G. 1965 - Ökologische und biometrische Untersuchungen an Proctotrupiden (Hymenoptera, Proctotrupidae s.str.) der Nordseeküste und des Binnenlandes - Z. morph. Ökol. Tiere 55: 425-514.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. 1997 - A general model for the origin of allometric scaling laws in biology - Science 276: 122-126.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. 1999 - The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms - Science 284: 1677-1679.
- Westrich P. 1989 - Die Wildbienen Baden-Württembergs - Teil 1 und 2, Stuttgart.
- Wharton R. A. 1985 - Characterization of the genus *Aspilota* (Hymenoptera, Braconidae) - Syst. Entomol. 10: 227-237.
- Whittaker J. B., Tribe N. P. 1998 - Predicting numbers of an insect (*Neophilaenus lineatus*: Homoptera) in a changing climate - J. Anim. Ecol. 67: 987-991.
- Williamson M. 1987 - Are communities ever stable (In: Colonization, Succession and Stability, Eds. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) - 26th Symp. Br. Ecol. Soc. Blackwell, pp. 353-370.
- Winemiller K. O. 1989 - Must connectance decrease with species richness? - Am. Nat. 134: 960-968.
- Winemiller K. O. 1990 - Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks - Ecol. Monogr. 60: 331-367.
- Winter K. 1985 - Über die Rolle phytophager Insekten in Buchenwäldern - Forst- und Holzwirt 4: 93-99.
- Wissel Ch., Stephan T., Zschke S. H., 1993 - Modeling extinction and survival of small populations (In: Minimum viable populations, Ed. H. Remmert) - Berlin (Springer), pp. 67-103.
- Włodarczyk J. 1968 - Gryzki Psocoptera - Katalog Fauny Polski 18, Warszawa.
- Woiwod I. P., Hanski I. 1992 - Patterns of density dependence in aphids and moths - J. Anim. Ecol. 61: 619-630.
- Wolf H. 1972 - Hymenoptera: Pompilidae - Insecta Helvetica Fauna 5. Zürich.
- Wolters V., Schaefer M. 1994 - Effects of acid deposition on soil organisms

- and de-composition processes. (In: Effects of acid rain on forest processes, Eds. D. L. Godbold, A. Hüttermann) - New York, pp. 83-127.
- Wytwer J., Sawoniewicz J. 1998 - Diversity indices of double classification in the study of Ichneumoninae (Hymenoptera, Ichneumonidae) communities - Frag. Faun. 41: 151-165.
- Yu D. S., Horstmann K. 1997 - A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera) - Mem. Am. Entomol. Inst. 58: 1-1558.
- Zahradnik J. 1972 - Aleyrodina, Motten (schild)läuse, Weiße Fliegen, Schildmotten (In: Die Forstschädlinge Europas, Ed.: W. Schwenke) - Hamburg, Bd. 1.
- Zinnert K. D. 1969 - Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Larvenparasiten (Hymenoptera Ichneumonidae und Braconidae) mitteleuropäischer Blattwespen aus der Subfamilie Nematinae (Hymenoptera: Tenthredinidae) - Zeitschr. Ang. Entomol 64: 180-217, 277-306.
- Zwölfer H. 1971. The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects (In: Dynamics of Numbers in Populations, Eds.: P. J. den Boer, G. R. Gradwell). Oosterbeek, pp. 405-416.

Anhang A: Liste aller determinierten Arten des Göttinger Waldes mit ihren faunistischen und ökologischen Merkmalen. Die Abkürzungen ergeben sich aus Tabelle 2.1.

Artnamen	Familie	Wirtstyp	Wirtsgilde	Stratum	Zahl der Generationen	Hibernation	Stadium des Wirtes	Parasitoidtyp	Flügel- fläche	Flügel- länge	Thorax- Volumen	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlecht- verhältnis	Faktor der Dichte- fluktuation	Phänologie
Acanosema nervosa Thoms.	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,665	n	0,229	0,00012	2	0,0143			Probably 2 gen, 1 July, 1 October
Achrysocharoides cilla Walker	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,468	n	0,072	3,79E-05	69	0,4929	0,33	44,00	1,17 2 gen, 1 June, 1 August
Aclastus micator Grav.	Ichneumonidae	Ara	Ei	Boden	3	Imago	Puppe	Id	2,322	n	0,568	0,000298	166	1,1857	0,17	6,00	1,81 Polyvoltine, from 2 May to 1 October
Aclastus solutus Thoms.	Ichneumonidae	Ara	Ei	Boden	2	?	Puppe	Id	0,732	n	0,499	0,000262	24	0,1714	0,25	16,00	2 gen, 1 July, 1 September
Aclista ? analis Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	3,352	n	0,512	0,000269	1	0,0071			1 female in 2 July
Aclista ? hämorrhoidalis Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,598	n	0,244	0,000128	2	0,0143			2 females in 2 July
Aclista ? janssoni Nixon	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,225	n	0,354	0,000186	1	0,0071			1 female in 1 August
Aclista cantianus Curtis	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,955	n	0,086	4,53E-05	7	0,0500			2 or 3 gen from 1 June to 1 September
Aclista prolongata Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	2,051	n	0,338	0,000177	7	0,0500			Probably 2 gen in June and August
Aclista rufopetiolata Nees	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	0,133	c	0,229	0,00012	2	0,0143			2 females in 1 October
Aclista soror Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	2,022	n	0,450	0,000236	10	0,0714			2 gen from 2 June to 2 August, no marked peaks of emergence
Aclista striolata Thoms.	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	2,344	n	0,338	0,000177	9	0,0643			2 gen, 1 July, 1 September
Aclista subaequalis Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,423	n	0,266	0,000139	9	0,0643			2 gen, 1 August, 1 September
Acoelius erythronotus Förster	Braconidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,649	n	0,228	0,00012	222	1,5857	0,33	16,67	1,06 2 gen, 2 June, 1 September
Acrolyta marginata Bridgman	Ichneumonidae	Apo	Hyp	KraKro	3	?	Puppe	Id	2,472	n	0,780	0,00041	9	0,0643			3 gen, 1 May, 2 August, 1 September
Acrolyta nens Hartig	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Puppe	Id	3,356	n	0,961	0,000504	1	0,0071			1 female in 1 September

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax- Volumen	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlechter- verhältnis	Faktor der Dichte- fluktuation	Phänologie	
Acropiasta flavipes Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	1	Larve	Larve	Ko	2,637	n	0,527	0,000277	21	0,1500	0,52	1,50	1 gen in 2 June, marked peak of emergence
Acropiasta macrocera Thoms.	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,262	c	0,175	9,19E-05	5	0,0357			2 gen, 2June, 2August
Acropiasta rufiventris Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	1	Larve	Larve	Ko	1,848	n	0,344	0,00018	29	0,2071	0,48	2,50	1 gen in 2May
Agrothereutes abbreviator F.	Ichneumonidae	Lep	nEkto	?	?	?	?	Id	6,758	n	5,988	0,003143	1	0,0071			1 female in 2Sep- tember
Agrypon flaveolatum Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	15,553	n	5,168	0,002713	2	0,0143			1 female in 1April, 1 female in 2April
Allotropa mecirida Walker	Platygasteridae	Coc	Säfte	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,117	n	0,016	8,2E-06	9	0,0643			1 gen in 2August, marked peak of emergence
Alloxysta ?subclavata Förster	Charipidae	Apo	Hyp	KraKro	1	?	Larve	Ko	0,437	n	0,081	4,25E-05	3	0,0214			1 female 1July, 2 females in 2July
Alloxysta victrix Westw.	Charipidae	Apo	Hyp	KraKro	2	?	Larve	Ko	0,874	n	0,112	5,86E-05	53	0,3786	0,17	6,67	1,22 2 or 3 gen, 1June, 1August, 1Sept- ember
Amblyaspis nodicornis Nees	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	2	Larve	Larve	Ko	0,936	n	0,143	7,53E-05	52	0,3714	0,35	4,33	2 gen, 2May, 2 July
Amblyteles armatorius Förster	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Larve	Ko	22,970	n	43,700	0,022939	1	0,0071			1 female in 2Au- gust
Amitus minervae Silvestri	Platygasteridae	Aley	Säfte	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,281	n	0,024	1,25E-05	22	0,1571	0,00	1,67	1 gen in 1July, marked peak of emergence
Anacharis eucharioides Dalm.	Anacharitidae	Pla	Prä	Krone	2	Larve	Larve	Ko	1,665	n	0,451	0,000237	208	1,4857	0,32	11,67	2 gen, 1June, 1August
Anacharis immunis F.	Anacharitidae	Pla	Prä	Krone	2	Larve	Larve	Ko	1,461	n	0,488	0,000256	49	0,3500	0,20	7,67	2,05 2 gen, 1June, 1August
Anagrus atomus L.	Mymaridae	Cic	Ei	Krone	3	?	Ei	Id	0,019	a	0,005	2,4E-06	269	1,9214	0,29	42,80	1,78 2 gen, 1July, 1October
Anagrus subfuscus Förster	Mymaridae	Cic	Ei	KraKro	?	?	Ei	Id	0,032	a	0,013	6,6E-06	1	0,0071			1 female in 2Au- gust

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wir- tes	Stadium des Wir- tes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- tnis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Phänologie
Anaphes ?diana Girault	Mymaridae	Col	Ei	?	2	?	Ei	Id	0,046	n	0,007	3,6E-06	11	0,0786			3 gen, 2May, 1A- ugust, 1Septe- mber
Anaphes aries Debauche	Mymaridae	Col	Ei	?	2	?	Ei	Id	0,150	n	0,025	1,29E-05	14	0,1000			2 gen, 1June, 2August
Anaphes dorcas Debauche	Mymaridae	Col	Ei	Kraut	2	Imago	Ei	Id	0,070	n	0,017	0,000009	346	2,4714			3(4?) gen, 2May, 2July, 1Septe- mber, except May no marked peaks of emergence, facultatively hiber- nates as Imago
Anaphes longicornis Wal- ker	Mymaridae	Col	Ei	?	2	?	Ei	Id	0,175	n	0,068	3,57E-05	141	1,0071	0,30	4,60	1,57 2 gen, 1June, 1August
Ancylocentrus edentatus Hal.	Braconidae	Col	eEkto	Kraut	1	?	Larve	Ko	2,247	n	0,621	0,000326	3	0,0214			2 females in 2May, 1 female in 2June
Aneurhynchus longicornis Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	1,966	n	0,436	0,000229	4	0,0286			4 males in 2Sep- tember
Aneurhynchus ruficornis Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	?	Puppe	Id	0,035	c	0,467	0,000245	7	0,0500			Probably 2 gen in June and August
Anopedias obscurus Kieffer	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,189	n	0,026	1,35E-05	2	0,0143			2 females in 2July
Aoplus castaneus Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	6,492	n	5,742	0,003014	1	0,0071			1 female in 1A- ugust
Aoplus ochropis Gmel.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	3	Imago	Puppe	Id	13,316	n	10,710	0,005622	39	0,2786	0,10	5,00	2 gen, 2May, 2Ju- ly, no marked peaks of emer- gence
Aoplus ruficeps Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	7,990	n	5,670	0,002976	0	0,0000			1 female ?
Apechthis quadridentata Thoms.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	?	?	?	Puppe	Id	16,978	n	11,625	0,006102	6	0,0429			1 gen in 2May, 1 specimen found in 1September
Apechthis rufata Gmel.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	?	?	Puppe	Id	19,974	n	25,900	0,013596	1	0,0071			1 female in 1June

Artname	Familie	Wirstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie
<i>Ap haereta tenuicornis</i> Nixon	Braconidae	Dip	Min	Kraut	2	Larve	Larve	Ko	2,097	n	0,363	0,00019	7	0,0500			Probably polyvol- tine between 2Ju- ne and 2Septem- ber
<i>Aphelopus holomelas</i> Ri- chards	Dryinidae	Cic	Säfte	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,811	n	0,234	0,000123	75	0,5357	0,44	12,50	1,01 2 gen, 1July, 1A- ugust, marked peaks of emer- gence
<i>Aphelopus melaleucus</i> Dalm.	Dryinidae	Cic	Säfte	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,749	n	0,287	0,000151	521	3,7214	0,26	19,00	1,12 2 gen, 1June, 2 July
<i>Aphelopus serratus</i> Ri- chards	Dryinidae	Cic	Säfte	Krone	1	Larve	Larve	Ko	0,845	n	0,313	0,000164	179	1,2786	0,38	4,80	1,38 2 gen, 2June, 1August
<i>Aphidius ervi</i> Hal.	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	?	?	Larve	Ko	1,225	n	0,221	0,000116	3	0,0214			Probably 2 gen, 2April, 1August
<i>Asaphes suspensus</i> Nees	Pteromalidae	Apo	Hyp	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,504	n	0,127	6,64E-05	1	0,0071			1 female in 1Se- ptember
<i>Asaphes vulgaris</i> Walker	Pteromalidae	Apo	Hyp	KraKro	2	Imago	Larve	Ko	0,660	n	0,154	8,09E-05	11	0,0786			2 or 3 gen, 1June, 2July, 1Septem- ber
<i>Asobara tabida</i> Nees	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	?	Larve	Ko	0,791	n	0,081	4,23E-05	3	0,0214			Probably 2 gen, 2July, 2August
<i>Asichus arithmeticus</i> För- ster	Eulophidae	Col	Xyl	Totholz	?	?	Larve	Ko	0,352	n	0,058	3,04E-05	1	0,0071			1 female in 2Sep- tember
<i>Asichus maculatus</i> He- dquist	Eulophidae	Col	Xyl	Totholz	?	?	Larve	Ko	0,526	n	0,094	4,92E-05	1	0,0071			1 female in 2Sep- tember
<i>Asiphromma strenuum</i> Holmgr.	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	8,655	n	6,000	0,00315	1	0,0071			1 female in 2July
<i>Aulogymmus arsames</i> Wal- ker	Eulophidae	Apo	Gall	Krone	?	?	Larve	Ko	0,541	n	0,144	7,56E-05	3	0,0214			1 female in 1April, 2 females in 1May
<i>Aulogymmus euedoreschus</i> Walker	Eulophidae	Apo	Gall	Krone	?	?	Larve	Ko	1,573	n	0,654	0,000343	1	0,0071			1 female in 1May
<i>Basalys abrupta</i> Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	Imago	Puppe	Id	0,845	n	0,126	6,61E-05	169	1,2071	0,22	7,50	2 gen, 2July, 1Se- ptember
<i>Basalys cymodes</i> Nixon	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	0,204	n	0,011	5,5E-06	2	0,0143			2 females, 1 in 2August, 1 in 1September

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wir- tes	Stadium des Wir- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie	
Basalys parva Nees	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	3	Larve	Puppe	Id	0,033	a	0,012	6,4E-06	22	0,1571	0,14	0,14	2,50	2 or 3 gen from 1August to 2October
Basalys pedisequa Kieffer	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	3	Larve	Puppe	Id	0,019	a	0,017	8,8E-06	523	3,7357	0,07	75,20	1,16	From 2June to 1October perma- nently, polyvoltin
Basalys singularis Nixon	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	0,730	n	0,094	4,92E-05	1	0,0071				1 female in 1D- ecember
Basalys tripartita Marshall	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	0,416	n	0,037	1,92E-05	1	0,0071				1 female in 2July
Basalys tuberculata Kieffer	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id		n			1	0,0071				1 female in 1Se- ptember
Bathytrix pellucidator Grav.	Ichneumonidae	Dip	Prä	Krone	1	Larve	Puppe	Id	3,225	n	1,551	0,000814	33	0,2357				1 gen in 2June
Batythrix margaretae Sa- woniewicz	Ichneumonidae	Dip	Prä	?	?	?	Puppe	Id	2,996	n	0,894	0,000469	1	0,0071				1 female in 1Se- ptember
Belyta ?flicornis Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	3,549	n	2,400	0,00126	4	0,0286				4 females from 1August to 2Sep- tember
Belyta elegans Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	2,344	n	0,720	0,000378	15	0,1071				2 gen, 2June, 2September
Belyta monilineata Came- ron	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	3,289	n	0,546	0,000287	2	0,0143				2 females in 2Ju- ne
Belyta quadridens Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	2,197	n	0,840	0,000441	2	0,0143				Probably 2 gen, 2May, 2Septem- ber
Blacus fischeri Haeselbar- th	Braconidae	Col	?	?	1	?	Larve	Ko	0,899	n	0,111	5,85E-05	10	0,0714				1 gen in 2August
Blacus humilis Nees	Braconidae	Col	Sapro	Boden	2	?	Larve	Ko	1,651	n	0,446	0,000234	8	0,0571				2 gen, 1June, 2September
Blacus ruficornis Nees	Braconidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,248	n	0,303	0,000159	1	0,0071				1 female in 1Se- ptember
Blastothrix britannica Gi- raut	Encyrtidae	Coc	Säfte	Krone	?	?	Larve	?	0,714	n	0,151	7,92E-05	1	0,0071				1 female in 2June

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhät- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie
<i>Bothriothorax intermedia</i> Claridge	Encyrtidae	Dip	Prä	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	1,132	n	0,508	0,000266	22	0,1571	0,09	11,50	1 gen in 1August, marked peak of emergence
<i>Brachyserphus laeviceps</i> Thoms.	Proctotrupidae	Col	nEkto	Kraut	?	?	Larve	Ko	1,531	n	0,385	0,000202	1	0,0071			1 female in 2De- cember
<i>Campoplex hercynicus</i> Hörstn.	Ichneumonidae	Lep	nEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	3,079	n	2,133	0,00112	6	0,0429			1 gen in 2June
<i>Campoptera aula</i> Debau- che	Mymaridae	?	Ei	?	2	?	Ei	Id	0,012	a	0,003	1,4E-06	2	0,0143			Probably 2 gen, 2May, 2Septem- ber
<i>Centistes cuspidatus</i> Hal.	Braconidae	Col	Prä	Boden	2	?	Larve	Ko	1,456	n	0,326	0,000171	4	0,0286			Probably 2 gen, 2July, 1Septem- ber
<i>Ceranisus pacuvius</i> Wal- ker	Eulophidae	Thy	Säfte	Kraut	1	?	Larve	Ko	0,137	n	0,014	7,2E-06	86	0,6143	0,35	20,00	1,72 1 gen in 1May
<i>Cercobelus jugaeus</i> Wal- ker	Encyrtidae	Psy	Säfte	Krone	1	?	?	?	0,507	n	0,135	7,09E-05	8	0,0571			1 gen in 2June
<i>Ceroptres arator</i> Hartig	Cynipidae	Apo	Gall	Krone	2	Larve	Larve	Ko		n	0,084	4,39E-05	2	0,0143			2 gen, 2July, 1Se- ptember
<i>Charitopes carri</i> Roman	Ichneumonidae	Pla	Prä	KraKro	?	Larve	Puppe	Id	1,248	n	0,267	0,00014	1	0,0071			1 female in 1July
<i>Charitopes clausus</i> Thoms.	Ichneumonidae	Pla	Prä	KraKro	1	Larve	Puppe	Id	2,322	n	0,791	0,000415	43	0,3071	0,12	4,00	1 gen in 1July
<i>Charitopes gastricus</i> Hol- mgr.	Ichneumonidae	Pla	Prä	KraKro	2	Larve	Puppe	Id	1,997	n	0,485	0,000255	444	3,1714	0,27	24,38	1,00 2 or 3 gen, 2June, 1August, 1Septem- ber, no marked peaks of emer- gence
<i>Charmon extensor</i> L.	Braconidae	Lep	eEkto	Krone	2	?	Larve	Ko	6,232	n	2,280	0,001197	25	0,1786	0,36	2,50	2 gen, 2May, 1A- ugust
<i>Chlorocyrtus ultonicus</i> Gra- ham	Pteromalidae	?	Min	Kraut	2	?	Larve	Ko	0,936	n	0,248	0,00013	1	0,0071			1 female in 1June
<i>Chorebus nerissa</i> Nixon	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	1,665	n	0,273	0,000143	6	0,0429			1 gen in 2June
<i>Chorebus phaedra</i> Nixon	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	1,835	n	0,337	0,000177	29	0,2071	0,34	3,33	1 gen in 2May
<i>Chrysocharis ?laomedon</i> Walker	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Id	1,139	n	0,259	0,000136	69	0,4929	0,51	18,67	2,30 2 gen, 1June, 1August

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlüpf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie
Chrysocharis acoris Wal- ker	Eulophidae	?	Min	KraKro	?	?	Larve	?	0,749	n	0,119	6,25E-05	1	0,0071			1 female in 1Se- ptember
Chrysocharis nephereus Walker	Eulophidae	Col	Min	Krone	2	Larve	Larve	Id	0,583	n	0,100	5,27E-05	3	0,0214			2 gen, 1May, 2August
Chrysocharis pilosa Deluc- hi	Eulophidae	Lep	Min	KraKro	2	Larve	Larve	Ko	1,831	n	0,422	0,000222	3	0,0214			2 gen, 2June, 1August
Chrysocharis prodice Wal- ker	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,749	n	0,169	8,88E-05	622	4,4429	0,28	8,80	1,17 2 or 3 gen, 1June, 1August, 1Septem- ber, except Ju- ne no marked peaks of emer- gence
Chrysonotomomya chloroga- ster Erdős	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,175	n	0,020	1,05E-05	15	0,1071			2 gen, 1June, August/ September
Cinetus ?atriceps Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,663	n	0,485	0,000255	1	0,0071			1 female in 1June
Cinetus monilicornis Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,132	n	0,131	6,89E-05	8	0,0571			2 gen, 2July, 1Se- ptember
Cinetus perplexus Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	2,124	n	0,516	0,000271	6	0,0429			2 or 3 gen, 1June, 2 July, 1Septem- ber
Cinetus procris Nixon	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,160	n	0,216	0,000113	1	0,0071			1 female in 2Au- gust
Cirrospilus diallus Walker	Eulophidae	?	Min	Krone	2	Larve	Larve	Id	0,572	n	0,079	4,14E-05	55	0,3929	0,49	6,00	2 gen, 2June, 1September
Cirrospilus vittatus Walker	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Id	0,354	n	0,039	2,04E-05	100	0,7143	0,51	34,67	2 gen in 2May, 1September
Cleruchus pluteus Enoch	Myrmidae	Col	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,017	a	0,005	2,7E-06	1	0,0071			1 male in 1June
Coelichneumon desinatorius Thunb.	Ichneumonidae	Lep	eEkt	Boden	2	?	Puppe	Id	16,770	n	25,819	0,013553	2	0,0143			Probably 2 gen, 1June, 1August
Colastes braconius Hal.	Braconidae	Col	Min	Krone	2	Larve	Larve	Id	1,225	n	0,165	8,66E-05	24	0,1714	0,42	1,50	Polyvoltin betwe- en 2June and 2September, no marked peaks of emergence

Hymenopteren in einem Kalkbuchenwald

226

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wir- tes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie	
Corynopia solida Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	Imago	Puppe	Id	0,221	n	0,017	8,9E-06	10	0,0714			2 gen, 1July, 1Se- ptember	
Cratichneumon culex Müll.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	2	?	Puppe	Id	4,994	n	3,354	0,001761	25	0,1786	0,00	2,50	2 gen, 1July, 1Se- ptember	
Cratichneumon dissimilis Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	5,951	n	4,766	0,002502	2	0,0143			2 females in 1July	
Cratichneumon fabricator F.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	2	Imago	Puppe	Id	11,319	n	14,875	0,007808	31	0,2214	0,03	5,00	2 gen, 1July, 1 September	
Cratichneumon foersteri Wesm.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	7,490	n	7,563	0,00397	5	0,0357			1 gen in 1July, 1 female also found in 1September	
Cratichneumon luteiventris Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	9,987	n	10,519	0,005522	1	0,0071			1 female in 1July	
Cratichneumon punctifrons Holmgr.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	1	?	Puppe	Id	6,437	n	6,256	0,003284	4	0,0286			Probably 1 gen in 2June	
Cratichneumon rufifrons Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	1	?	Puppe	Id	5,693	n	5,742	0,003014	85	0,6071	0,00	6,67	0,99	1 gen in 2June
Cryptoserphus aculeator Hal.	Proctotrupidae	Col	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	5,593	n	0,900	0,000472	3	0,0214			3 females in 1November	
Ctenichneumon funereus Geoffroy	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	17,078	n	22,950	0,012047	1	0,0071			1 female in 2July	
Cyrtogaster vulgaris Wal- ker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	1	Imago	Puppe	Id	0,526	n	0,122	0,000064	16	0,1143			1 gen in 1Septe- mber, marked peak of emergen- ce, winterractive	
Dacnusa laeta Nixon	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	1,236	n	0,280	0,000147	2	0,0143			1 gen in 2May	
Dapsilarthra dictynna Marshall	Braconidae	Dip	Min	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	3,799	n	0,407	0,000214	2	0,0143			1 male in 1May, 1 female in 2May	
Dapsilarthra rufiventris Nees	Braconidae	Dip	Min	Kraut	2	Larve	Larve	Ko	2,097	n	0,236	0,000124	6	0,0429			2 gen, 2May, 2Ju- ly	
Dendrocerus carpenteri Curtis	Megaspilidae	Apo	Hyp	Krone	1	Larve	Larve	Id	0,624	n	0,172	9,02E-05	44	0,3143	0,02	10,00	1,77	1 gen in 1August
Dendrocerus dubiosus Kieffer	Megaspilidae	Apo	Hyp	Krone	2	Larve	Larve	Id	0,424	n	0,115	6,04E-05	14	0,1000			2 gen, 2June, 1August	

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie	
Corynopia solida Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	Imago	Puppe	Id	0,221	n	0,017	8,9E-06	10	0,0714			2 gen, 1July, 1Se- ptember	
Cratichneumon culex Müll.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	2	?	Puppe	Id	4,994	n	3,354	0,001761	25	0,1786	0,00	2,50	2 gen, 1July, 1Se- ptember	
Cratichneumon dissimilis Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	5,951	n	4,766	0,002502	2	0,0143			2 females in 1July	
Cratichneumon fabricator F.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	2	Imago	Puppe	Id	11,319	n	14,875	0,007808	31	0,2214	0,03	5,00	2 gen, 1July, 1 September	
Cratichneumon foersteri Wesm.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	7,490	n	7,563	0,00397	5	0,0357			1 gen in 1July, 1 female also found in 1September	
Cratichneumon luteiventris Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	9,987	n	10,519	0,005522	1	0,0071			1 female in 1July	
Cratichneumon punctifrons Holmgr.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	1	?	Puppe	Id	6,437	n	6,256	0,003284	4	0,0286			Probably 1 gen in 2June	
Cratichneumon rufifrons Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	1	?	Puppe	Id	5,693	n	5,742	0,003014	85	0,6071	0,00	6,67	0,99	1 gen in 2June
Cryptoserphus aculeator Hal.	Proctotrupidae	Col	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	5,593	n	0,900	0,000472	3	0,0214			3 females in 1November	
Ctenichneumon funereus Geoffroy	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	17,078	n	22,950	0,012047	1	0,0071			1 female in 2July	
Cyrtogaster vulgaris Wal- ker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	1	Imago	Puppe	Id	0,526	n	0,122	0,000064	16	0,1143			1 gen in 1Septe- mber, marked peak of emergen- ce, winterractive	
Dacnusa laeta Nixon	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	1,236	n	0,280	0,000147	2	0,0143			1 gen in 2May	
Dapsilarthra dictynna Marshall	Braconidae	Dip	Min	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	3,799	n	0,407	0,000214	2	0,0143			1 male in 1May, 1 female in 2May	
Dapsilarthra rufiventris Nees	Braconidae	Dip	Min	Kraut	2	Larve	Larve	Ko	2,097	n	0,236	0,000124	6	0,0429			2 gen, 2May, 2Ju- ly	
Dendrocerus carpenteri Curtis	Megaspilidae	Apo	Hyp	Krone	1	Larve	Larve	Id	0,624	n	0,172	9,02E-05	44	0,3143	0,02	10,00	1,77	1 gen in 1August
Dendrocerus dubiosus Kieffer	Megaspilidae	Apo	Hyp	Krone	2	Larve	Larve	Id	0,424	n	0,115	6,04E-05	14	0,1000			2 gen, 2June, 1August	

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Phänologie
<i>Dipara petiolata</i> Walker	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	0,000	fl	0,066	3,45E-05	2	0,0143			1 male, 1 female in 1July
<i>Diphyus palliatorius</i> Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	Imago	Larve	17,477	n	30,600	0,016063	1	0,0071			1 female in 1April
<i>Diplazon laetatorius</i> F.	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	?	Imago	Larve	4,794	n	2,958	0,001553	1	0,0071			1 female in 1November
<i>Disogmus areolator</i> Hal.	Proctotrupidae	?	?	?	1	?	Larve	1,332	n	0,264	0,000139	37	0,2643	0,30	1,00	1 gen in 2May
<i>Disogmus basalis</i> Thoms.	Proctotrupidae	?	?	?	2	?	Larve	1,172	n	0,378	0,000198	8	0,0571			2 gen, 1July, 1Se- ptember
<i>Dusona contumax</i> Förster	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Kraut	1	?	Larve	6,192	n	7,459	0,003915	4	0,0286			1 gen in 1June
<i>Dusona försteri</i> Roman	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	?	Larve	17,977	n	15,960	0,008378	1	0,0071			1 female in 1June
<i>Dusona oxyacantha</i> Boie	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	?	Larve	12,484	n	9,281	0,004872	3	0,0214			Probably 1 gen in 1June
<i>Earinus gloriatorius</i> Panzer	Braconidae	Lep	vEkto	KraKro	?	Larve	Larve	7,191	n	4,092	0,002148	1	0,0071			1 male in 2March
<i>Earinus thoracicus</i> Nees	Braconidae	Lep	vEkto	KraKro	?	Larve	Larve	8,096	n	6,054	0,003178	1	0,0071			1 female in 2April
<i>Elachertus inunctus</i> Nees	Eulophidae	Lep	Min	KraKro	?	?	Larve	1,309	n	0,303	0,000159	2	0,0143			2 females in 2Au- gust
<i>Embolemus antennalis</i> Kieffer	Embolemidae	?	?	?	?	?	?	0,000	fl	0,341	0,000179	1	0,0071			1 male, 1 female in 1October
<i>Entedonastichus gaussi</i> Ferrière	Eulophidae	Thy	Säfte	Kraut	?	?	Larve	0,283	n	0,045	2,35E-05	2	0,0143			1 female in 1July, 1 female in 1A- ugust
<i>Entomacis perplexa</i> Hal.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	Imago	Puppe	0,513	n	0,077	4,06E-05	107	0,7643	0,15	16,67	2 gen, 2July, 1Se- ptember, marked peak of emergen- ce
<i>Entomacis platyptera</i> Hal.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	0,332	n	0,021	1,08E-05	2	0,0143			2 females in 1Se- ptember
<i>Ephedrus lacertus</i> Hal.	Braconidae	Aph	Säfte	KraKro	2	?	Larve	0,905	n	0,079	4,15E-05	329	2,3500	0,37	94,00	1 gen in 2August, marked peak of emergence
<i>Epitomus infuscatus</i> Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	?	?	?	Larve	2,374	n	0,586	0,000308	2	0,0143			2 females in 2Au- gust
<i>Erdoesia tessellata</i> Boucek	Pteromalidae	Col	Myc	Boden	?	?	Larve	1,311	n	0,439	0,000231	7	0,0500			Perhaps 1 gen in 2July

Artnamen	Familie	Wirtstyp	Wirtsgilde	Stratum	Zahl der Generationen	Hibernation	Stadium des Wirtstest	Parasitismus	Flügel-Fläche	Flügel-Verhältnis	Thorax-Volumen	Trockenmasse	Summe Tiere	Mittlere Schlupfdichte	Ge-schlecht-verhältnis	Faktor der Dichtefluktu-ation	Aggregation	Phänologie
<i>Eretmocerus mundus</i> Mercet	Aphelinidae	Aley	Säfte	Krone	1	Larve	Larve	?	0,198	n	0,026	1,39E-05	4359	31,1357	0,00	492,50	1,24	1 gen, constant sharp peak of emergence first half of August
<i>Ethelurgus sodalis</i> Tasch.	Ichneumonidae	Dip	Prä	?	2	?	Puppe	Id	4,120	n	3,375	0,001772	51	0,3643	0,02	14,00	0,93	2 gen, 1 July, 2 August
<i>Euceros albitarsus</i> Curtis	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	11,984	n	14,219	0,007464	1	0,0071				1 male in 2 May
<i>Eulophus larvarum</i> L.	Eulophidae	Lep	eKto	Krone	2	Larve	Larve	Id	2,289	n	0,605	0,000317	154	1,1000	0,35	6,00	0,97	2 gen, 2 May, 1 August
<i>Eumaceopolus grahmi</i> v. Rosen	Pteromalidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	3,495	n	1,499	0,000787	178	1,2714	0,47	36,50	1,30	1 gen in 2 August, marked peak of emergence
<i>Eupelmus urozonus</i> Dalman	Eupelmidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,624	n	0,100	5,27E-05	1	0,0071				1 female in 1 August
<i>Eusterinx alpinus</i> Strobl	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	4,294	n	1,814	0,000952	1	0,0071				1 female in 1 August
<i>Eustochus atripennis</i> Hal.	Mymaridae	Col	Ei	Boden	2	?	Ei	Id	0,281	n	0,020	1,07E-05	613	4,3786	0,00	45,00	2,19	3 gen, 2 June, 1 August, 1 September
<i>Exallonyx ater</i> Grav.	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,997	n	0,720	0,000378	93	0,6643	0,03	5,40	0,95	2 gen, 1 August, 1 September
<i>Exallonyx brevicornis</i> Hal.	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	1	Imago	Larve	Ko	1,758	n	0,546	0,000287	16	0,1143				1 gen in 2 July
<i>Exallonyx longicornis</i> Nees	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	1	Imago	Larve	Ko	3,728	n	0,576	0,000302	12	0,0857				1 gen in 1 July
<i>Exallonyx microcerus</i> Kieffer	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,049	n	0,264	0,000139	40	0,2857	0,03	9,00		2 gen, 1 July, 1 September
<i>Exallonyx minor</i> Townes	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	1	Imago	Larve	Ko	0,639	n	0,090	4,72E-05	14	0,1000				1 gen in 1 September
<i>Exallonyx quadriceps</i> Ashmead	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	3,036	n	1,190	0,000625	230	1,6429	0,00	16,67	1,01	2 gen, 1 August, September/October
<i>Exallonyx subserratus</i> Kieffer	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,332	n	0,297	0,000156	133	0,9500	0,09	4,33		2 or 3 gen from 2 July to 2 September, no marked peaks in emergence

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirt- stadiums	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit	Thorax Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Aggre- gation Dichte- fluktu- ation	Phänologie		
Eretmocerus mundus Mer- cet	Aphelinidae	Aley	Säfte	Krone	1	Larve	Larve	?	0,198	n	0,026	1,39E-05	4359	31,1357	0,00	492,50	1,24	1 gen, constant sharp peak of emergence first half of August
Ethelurgus sodalis Tasch.	Ichneumonidae	Dip	Prä	?	2	?	Puppe	Id	4,120	n	3,375	0,001772	51	0,3643	0,02	14,00	0,93	2 gen, 1 July, 2Au- gust
Euceros albitarsus Curtis	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	11,984	n	14,219	0,007464	1	0,0071				1 male in 2May
Eulophus larvarum L.	Eulophidae	Lep	eEkto	Krone	2	Larve	Larve	Id	2,289	n	0,605	0,000317	154	1,1000	0,35	6,00	0,97	2 gen, 2May, 1A- ugust
Eumaceopolus grahami v. Rosen	Pteromalidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	3,495	n	1,499	0,000787	178	1,2714	0,47	36,50	1,30	1 gen in 2August, marked peak of emergence
Eupelmus urozonus Dal- man	Eupelmidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,624	n	0,100	5,27E-05	1	0,0071				1 female in 1A- ugust
Eusterinx alpinus Strobl	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	4,294	n	1,814	0,000952	1	0,0071				1 female in 1A- ugust
Eustochus atripennis Hal.	Mymaridae	Col	Ei	Boden	2	?	Ei	Id	0,281	n	0,020	1,07E-05	613	4,3786	0,00	45,00	2,19	3 gen, 2June, 1 August, 1Septem- ber
Exallonyx ater Grav.	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,997	n	0,720	0,000378	93	0,6643	0,03	5,40	0,95	2 gen, 1August, 1September
Exallonyx brevicornis Hal.	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	1	Imago	Larve	Ko	1,758	n	0,546	0,000287	16	0,1143				1 gen in 2July
Exallonyx longicornis Nees	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	1	Imago	Larve	Ko	3,728	n	0,576	0,000302	12	0,0857				1 gen in 1July
Exallonyx microcerus Kieffer	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,049	n	0,264	0,000139	40	0,2857	0,03	9,00		2 gen, 1July, 1Se- ptember
Exallonyx minor Townes	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	1	Imago	Larve	Ko	0,639	n	0,090	4,72E-05	14	0,1000				1 gen in 1Septem- ber
Exallonyx quadriceps Ashmead	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	3,036	n	1,190	0,000625	230	1,6429	0,00	16,67	1,01	2 gen, 1August, September/ October
Exallonyx subserratus Kieffer	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,332	n	0,297	0,000156	133	0,9500	0,09	4,33		2 or 3 gen from 2July to 2Septem- ber, no marked peaks in emer- gence

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhältnis	Flüge- ligkeit	Thorax- Volumen	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlecht- verhältnis	Faktor Dichte- fluktuation	Phänologie
<i>Gonatocerus litoralis</i> Hal.	Mymaridae	Cic	Ei	KraKro	?	?	Ei	Id	0,166	n	0,034	1,77E-05	1	0,0071		1 female in 2September
<i>Gregopimpla inquisitor</i> Scopoli	Ichneumonidae	Lep	nEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	10,719	n	4,570	0,002399	1	0,0071		1 female in 2June
<i>Halictoptera aenea</i> Walker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	1	?	?	?	0,774	n	0,158	8,27E-05	4	0,0286		1 gen in 1September
<i>Helorus ruficornis</i> Förster	Heloridae	Pla	Prä	Krone	2	?	Larve	Ko	2,770	n	1,400	0,000735	3	0,0214		2 gen, 1July, 1September
<i>Hemiptarsenus fulvicollis</i> Westw.	Eulophidae	?	Min	KraKro	2	Larve	Larve	Id	0,347	n	0,021	1,09E-05	4	0,0286		2 gen, 2May, 1September
<i>Hemiptarsenus unguicellus</i> Zetterst.	Eulophidae	?	Min	Kraut	2	Larve	Larve	Id	0,965	n	0,244	0,000128	4	0,0286		2 gen, 2June, 2August
<i>Hercus fontinalis</i> Holmgr.	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	3	Larve	Larve	Ko	4,120	n	1,733	0,000909	19	0,1357		3 gen, 1May, 1July, 1September
<i>Holcaeus calligetis</i> Walker	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	0,697	n	0,177	9,29E-05	1	0,0071		1 female in 2May
<i>Holcaeus stenogaster</i> Walker	Pteromalidae	?	?	?	1	?	?	?	1,453	n	0,345	0,000181	4	0,0286		1 gen in 2May
<i>Holcopelte obscura</i> Förster	Eulophidae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,449	n	0,051	2,69E-05	12	0,0857		1 gen in 1July, marked peak of emergence
<i>Homolobus annulicornis</i> Nees	Braconidae	Lep	eEkto	KraKro	2	?	Larve	Ko	17,977	n	11,250	0,005906	9	0,0643		2 gen, 2June, 2August
<i>Homotherus varipes</i> Grav.	Ichneumonidae	Lep	nEkto	?	?	?	Puppe	Id	4,394	n	3,287	0,001726	2	0,0143		1 male in 1August, 1 female in 2August
<i>Hyperimerus pusillus</i> Walker	Pteromalidae	?	Säfte	Krone	1	?	?	?	0,391	n	0,098	5,17E-05	13	0,0929		1(2?) gen, 1August, no marked peak of emergence
<i>Ichneumon albiger</i> Wesm.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	9,321	n	13,300	0,006982	1	0,0071		1 female in 2August
<i>Ichneumon stramentarius</i> Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	14,981	n	29,325	0,015394	8	0,0571		Probably 2 gen, 1August, 1October

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirt- stages	Stadium des Wirt- stages	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie
Ichneutes reunitor Nees	Braconidae	Sym	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	2,705	n	0,961	0,000504	1	0,0071			1 female in 2April	
Idiotypa nigriceps Kieffer	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	?	Puppe	Id	0,574	n	0,086	4,53E-05	2	0,0143			2 gen, 1July, 2August	
Iphitrachelus lar Walker	Platygasteridae	?	?	?	?	?	Larve	Ko	0,145	n	0,015	8,1E-06	3	0,0214			1 male in 1July, 2 females in 2November	
Isadelphus inimicus Grav.	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	2	?	Puppe	Id	3,662	n	1,540	0,000808	4	0,0286			2 gen, 2June, 1September	
Ismarus dorsiger Curtis	Diapriidae	Apo	Hyp	Krone	1	Larve	?	?	0,886	n	0,140	7,35E-05	134	0,9571	0,00	30,00	1,30	1 gen in 1August
Itoplectis alternans Grav.	Ichneumonidae	?	eEkto	?	2	?	Puppe	Id	7,490	n	3,924	0,00206	5	0,0357			2 gen, 2May, 2July	
Kleidotoma psiloides Westw.	Eucoilidae	Dip	Sapro	Boden	2	Imago	Larve	Ko	0,399	n	0,041	2,17E-05	115	0,8214	0,15	10,00	3,67	2 gen, 1August, 1September
Kleidotoma tetratoma Thoms.	Eucoilidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	0,340	n	0,033	1,72E-05	3	0,0214			1 female in 2April, 2 females in 2May	
Labolips innupta Hal.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	0,499	n	0,054	2,83E-05	1	0,0071			1 female in 2August	
Laepserus dentifer Thoms.	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	3,017	n	1,040	0,000546	2	0,0143			2 females in 2May	
Lagynodes pallidus Boheman	Megaspilidae	?	?	Boden	3	Imago	?	Id	0,000	fl	0,014	7,1E-06	229	1,6357	0,41	28,80	1,14	Polyvoltin, 2June to 2September, no marked peaks of emergence
Leiothron basalis Curtis	Braconidae	Col	eEkto	Krone	1	Larve	Larve	Ko	0,757	n	0,151	7,92E-05	21	0,1500	0,29	8,00		1 gen in 2June
Leiothron fascipennis Rutherford	Braconidae	Het	?	KraKro	1	?	Larve	Ko	1,436	n	0,436	0,000229	28	0,2000	0,14	1,50		1 gen in 1June
Leptacis tipulae Kirby	Platygasteridae	Dip	Gall	Krone	2	Larve	Larve	Ko	0,332	n	0,055	2,89E-05	4	0,0286			Probably 2 gen, 1August, 2September	
Lissonota biguttata Holmgr.	Ichneumonidae	Lep	vEkto	Krone	?	?	Larve	Ko	8,655	n	10,186	0,005347	4	0,0286			1 gen in 1August, 1 female also found in 1September	
Litus cynipseus Hal.	Mymaridae	Col	Ei	Boden	2	Imago	Ei	Id	0,016	a	0,009	4,7E-06	1679	11,9929	0,00	32,20	2,40	2 or 3 gen from 1August to 2September

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Phänologie
Macroglenes chalybea Hal.	Pteromalidae	Dip	Gall	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	0,376	n	0,070	3,67E-05	1	0,0071	1 female in 1A- ugust
Macroglenes conjungens Graham	Pteromalidae	Dip	Gall	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	0,322	n	0,057	2,99E-05	1	0,0071	1 female in 1Se- ptember
Macroglenes varicoxis	Pteromalidae	Dip	Gall	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	0,225	n	0,028	1,46E-05	3	0,0214	3 females in 1July
Mastrus deminuens Hartig	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	2	?	Puppe	Id	3,845	n	1,846	0,000969	1	0,0071	1 female in 2Au- gust
Mastrus varicoxis Tasch.	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	Imago	Puppe	Id	2,640	n	0,858	0,00045	3	0,0214	1 female in 1J- une, 2 females in 1October, 1Nove- mber
Megastigmus dorsalis F.	Torymidae	?	?	?	2	?	?	Id	1,061	n	0,309	0,000162	3	0,0214	2 gen, 1July, 2Au- gust
Megastylus cruentator Schiodte	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	3	Imago	Larve	Ko	5,493	n	4,219	0,002215	53	0,3786	2 or 3 gen from 2July to 1Octobe- , no marked pe- aks in emergence
Melanips opacus Hartig	Figitidae	Dip	?	?	1	?	Larve	Ko	2,297	n	1,044	0,000548	37	0,2643	1 gen in 2 May, perhaps a second gen in 1August
Merismus megapterus Walker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	?	?	?	?	0,990	n	0,181	9,47E-05	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Merismus nitidus Walker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	?	?	?	?	1,498	n	0,390	0,000205	2	0,0143	1 female in 2Au- gust, 1 female in 2September
Mesoleius aulicus Grav.	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	7,340	n	5,750	0,003018	6	0,0429	1 gen in 1June, 1 male, 1 female also in 2July
Mesoleptus scrutator Hal.	Ichneumonidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Larve	Ko	6,242	n	2,939	0,001543	2	0,0143	1 female in 1Se- ptember, 1 female in 2September

Arname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flügel- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlüpf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Phänologie
Mesopolobus dubius Wal- ker	Pteromalidae	Apo	Gall	Krone	?	Larve	Larve	Id	0,699	n	0,245	0,000129	0	0,0000	1 female in 1Jan- uar
Mesopolobus tibialis Westw.	Pteromalidae	Apo	Gall	Krone	?	Larve	Larve	Id	1,030	n	0,380	0,0002	3	0,0214	1 male, 2 females in 1July, 1 female in January
Metanopiedias lasiopterae Kieffer	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,315	n	0,081	4,23E-05	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Meteorus colon Hal.	Braconidae	?	?	?	?	?	Larve	Ko	6,286	n	1,366	0,000717	1	0,0071	1 female in 2June
Meteorus jaculator Hal.	Braconidae	?	?	?	?	?	Larve	Ko	1,798	n	0,356	0,000187	3	0,0214	2 females in 2September, 1 female in 2Octo- ber
Meteorus vexator Hal.	Braconidae	Col	?	?	?	?	Larve	Ko	1,456	n	0,388	0,000203	3	0,0214	1 female in 1A- ugust, 1 male, 1 female in 2August
Microlycus heteroceris Thoms.	Eulophidae	?	?	Kraut	1	?	Larve	Id	0,255	n	0,039	2,03E-05	8	0,0571	Probably 1 gen in 1August
Microplitis mediator Hal.	Braconidae	Lep	eEkto	Krone	?	?	Larve	Ko	2,197	n	1,186	0,000623	2	0,0143	2 females in 1J- une
Mymar pulchellum Curtis	Mymaridae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,083	n	0,012	6,3E-06	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Necremnus leucarthros Nees	Eulophidae	Col	eEkto	KraKro	?	?	Puppe	Id	0,624	n	0,120	6,27E-05	1	0,0071	1 female in 2April
Netelia latungula Thoms.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	?	Larve	Ko	13,632	n	5,400	0,002835	4	0,0286	1 gen in 2May
Netelia testacea Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	33,290	n	13,365	0,007016	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Omphale aetius Walker	Eulophidae	Dip	Gall	KraKro	2	Larve	Larve	Ko	1,104	n	0,169	8,88E-05	115	0,8214	1,17 2 gen, 1August, 1 September
Omphale versicolor Nees	Eulophidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	0,583	n	0,155	8,13E-05	52	0,3714	1 gen in 1May
Ooetonus vulgatus Hal.	Mymaridae	Cic	Ei	KraKro	2	Imago	Ei	Id	0,190	n	0,022	1,15E-05	8	0,0571	2 or 3 gen, 2May, 1June, 2Septem- ber
Ophion minutus Kriechb.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	Larve	Larve	Ko	17,311	n	5,031	0,002641	4	0,0286	1 gen in 2April
Ophion mocsaryi Brauns	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	38,949	n	15,624	0,008202	3	0,0214	Probably 1 gen in 2May

Arname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flügel- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Phänologie
Mesopolobus dubius Wal- ker	Pteromalidae	Apo	Gall	Krone	?	Larve	Larve	Id	0,699	n	0,245	0,000129	0	0,0000	1 female in 1Jan- uar
Mesopolobus tibialis Westw.	Pteromalidae	Apo	Gall	Krone	?	Larve	Larve	Id	1,030	n	0,380	0,0002	3	0,0214	1 male, 2 females in 1July, 1 female in January
Metanopiedias lasiopterae Kieffer	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,315	n	0,081	4,23E-05	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Meteorus colon Hal.	Braconidae	?	?	?	?	?	Larve	Ko	6,286	n	1,366	0,000717	1	0,0071	1 female in 2June
Meteorus jaculator Hal.	Braconidae	?	?	?	?	?	Larve	Ko	1,798	n	0,356	0,000187	3	0,0214	2 females in 2September, 1 female in 2Octo- ber
Meteorus vexator Hal.	Braconidae	Col	?	?	?	?	Larve	Ko	1,456	n	0,388	0,000203	3	0,0214	1 female in 1A- ugust, 1 male, 1 female in 2August
Microlycus heteroceris Thoms.	Eulophidae	?	?	Kraut	1	?	Larve	Id	0,255	n	0,039	2,03E-05	8	0,0571	Probably 1 gen in 1August
Microplitis mediator Hal.	Braconidae	Lep	eEkto	Krone	?	?	Larve	Ko	2,197	n	1,186	0,000623	2	0,0143	2 females in 1J- une
Mymar pulchellum Curtis	Mymaridae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,083	n	0,012	6,3E-06	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Necremnus leucarthros Nees	Eulophidae	Col	eEkto	KraKro	?	?	Puppe	Id	0,624	n	0,120	6,27E-05	1	0,0071	1 female in 2April
Netelia latungula Thoms.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	?	Larve	Ko	13,632	n	5,400	0,002835	4	0,0286	1 gen in 2May
Netelia testacea Grav.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	33,290	n	13,365	0,007016	1	0,0071	1 female in 2Sep- tember
Omphale aetius Walker	Eulophidae	Dip	Gall	KraKro	2	Larve	Larve	Ko	1,104	n	0,169	8,88E-05	115	0,8214	1,17 2 gen, 1August, 1 September
Omphale versicolor Nees	Eulophidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	0,583	n	0,155	8,13E-05	52	0,3714	1 gen in 1May
Ooctonus vulgatus Hal.	Mymaridae	Cic	Ei	KraKro	2	Imago	Ei	Id	0,190	n	0,022	1,15E-05	8	0,0571	2 or 3 gen, 2May, 1June, 2Septem- ber
Ophion minutus Kriechb.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	Larve	Larve	Ko	17,311	n	5,031	0,002641	4	0,0286	1 gen in 2April
Ophion mocsaryi Brauns	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	38,949	n	15,624	0,008202	3	0,0214	Probably 1 gen in 2May

Artnamen	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhät- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Phänologie
<i>Opius caudatus</i> Wesm.	Braconidae	Col	Sapro	Boden	2	?	Larve	Ko	3,995	n	0,967	0,000508	2	0,0143		1 male, 1 female in 1June
<i>Ormyrus rufimanus</i> Mayr	Ormyridae	Dip	Gall	Kraut	1	Larve	Larve	Id	1,455	n	0,476	0,00025	1	0,0071		1 female in 1Se- ptember
<i>Orthizema triannulatum</i> Thoms.	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	5,247	n	2,405	0,001263	1	0,0071		1 female in 1July
<i>Oxylabis bisulca</i> Nees	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,623	n	0,532	0,000279	2	0,0143		2 gen, 2June, ?
<i>Oxylabis thomsoni</i> Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,798	n	0,574	0,000301	1	0,0071		1 female in 2July
<i>Pachyneuron formosum</i> Walker	Pteromalidae	Dip	Prä	KraKro	2	?	?	?	0,932	n	0,253	0,000133	15	0,1071		2 gen, 2June, 2August, marked peaks of emer- gence
<i>Pachyneuron grande</i> Thoms.	Pteromalidae	Dip	Prä	KraKro	2	?	?	?	1,521	n	0,501	0,000263	1	0,0071		1 female in 1July
<i>Panstenon oxylus</i> Walker	Pteromalidae	Cic	Ei	Kraut	?	?	Ei	Id	0,558	n	0,082	4,32E-05	1	0,0071		1 female in 1A- ugust
<i>Pantoclis ?ruralis</i> Nixon	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,132	n	0,204	0,000107	1	0,0071		1 female in 2July
<i>Pantoclis mese</i> Nixon	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,311	n	0,273	0,000144	1	0,0071		1 female in 2June
<i>Pantoclis scotica</i> Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,340	n	0,252	0,000132	1	0,0071		1 female in 1June
<i>Pantoclis similis</i> Thoms.	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,863	n	0,265	0,000139	30	0,2143	0,13	2 gen, 1June, 1 August
<i>Pantoclis sulcata</i> Thoms.	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	0,932	n	0,281	0,000147	1	0,0071		1 female in 2Sep- tember
<i>Pantolyta ashmeadi</i> Mayr	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,000	fl	0,047	2,46E-05	2	0,0143		Probably 2 gen, 1July, 1Sept- ember
<i>Pantolyta atrata</i> Förster	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,093	c	0,112	5,86E-05	4	0,0286		Probably 2 gen, 2July, 1October
<i>Pantolyta parvula</i> Haliday	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,699	n	0,072	3,75E-05	4	0,0286		Probably 2 gen, 2May, 1August
<i>Paroxylabis semirufa</i> Kieffer	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	1	?	Larve	Ko	1,864	n	0,437	0,000229	13	0,0929		1 gen in 1August
<i>Paroxylabis spinifer</i> Nixon	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,197	n	0,936	0,000491	0	0,0000		1 male in 1June
<i>Pediobius alcaeus</i> Walker	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Ko	1,020	n	0,230	0,000121	84	0,6000	0,30	2 gen, 1June, 2August

Artnamen	Familie	Wirtstyp	Wirtsgilde	Stratum	Zahl der Generationen	Hibernation	Stadium des Wirtes	Parasitoidtyp	Flügel- fläche verhältnis	Flügel- länge verhältnis	Thorax- Volumen	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlecht- verhältnis	Faktor Dichte- fluktuation	Aggregation	Phänologie
<i>Pediobius cassidae</i> Erdős	Eulophidae	?	?	KraKro	?	?	Puppe	Id	0,624	n	0,135	7,11E-05	2	0,0143				1 female in 2June, 1 female in 1July
<i>Pediobius foliorum</i> Geoffroy	Eulophidae	Apo	Hyp	Krone	1	Larve	Puppe	Id	0,811	n	0,206	0,000108	15	0,1071				1 gen in 1June, marked peak of emergence
<i>Pentapleura angustula</i> Hal.	Braconidae	Dip	Min	Kraut	?	?	Larve	Ko	0,574	n	0,036	1,87E-05	2	0,0143				2 females in 2August
<i>Peridesmia congrua</i> Walker	Pteromalidae	Col	nEkto	Kraut	2	?	?	?	0,504	n	0,175	9,18E-05	2	0,0143				Probably 2 gen, 1August, 1September
<i>Perilissus sericeus</i> Grav.	Ichneumonidae	Sym	eEkto	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	7,033	n	3,570	0,001874	1	0,0071				1 female in 2May
<i>Phaedroctonus transfuga</i> Grav.	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	2	Larve	Larve	Ko		n	0,503	0,000264	64	0,4571	0,34	6,00		3 gen, 2June, 2August, 2September
<i>Phaenoglyphis stricta</i> Thoms.	Charipidae	Apo	Hyp	KraKro	1	?	Larve	Ko	0,649	n	0,084	4,43E-05	9	0,0643				1 gen in 1September, marked peak of emergence
<i>Phaenoglyphis villosa</i> Hartig	Charipidae	Apo	Hyp	KraKro	1	?	Larve	Ko	0,624	n	0,105	5,51E-05	18	0,1286				1 gen in 1September, marked peak of emergence
<i>Phaneroserphus calcar</i> Hal.	Proctotrupidae	Col	Prä	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,611	n	1,120	0,000588	34	0,2429	0,24	4,33		2 gen, 1July, 1September
<i>Phobocampe crassiuscula</i>	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	3	?	Larve	Ko	3,662	n	2,137	0,001122	2	0,0143				2 females in 1September
<i>Phygadeuon cheilosiae</i> Horstm.	Ichneumonidae	Dip	Min	Boden	1	Larve	Puppe	Id	2,423	n	1,050	0,000551	5	0,0357				1 gen in 2May
<i>Phygadeuon trichops</i> Thoms.	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	1,748	n	0,725	0,000381	3	0,0214				1 female in 2June, 1 female in 1September, 1 female in 2September
<i>Phygadeuon ursini</i> Horstm.	Ichneumonidae	Dip	Min	Boden	1	Larve	Puppe	Id	4,394	n	2,250	0,001181	797	5,6929	0,71	89,75	1,40	1 gen in June
<i>Picrostigeus obscurus</i> Horstm.	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	0,832	n	0,084	4,43E-05	5	0,0357				1 gen in 1 September

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wir- tes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Phänologie	
Picrostigeus recticauda Thoms.	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,798	n	0,275	0,000144	105	0,7500		2 gen, 2 May, 2 August	
Plestopleura flavimanus Kieffer	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,395	n	0,063	3,28E-05	36	0,2571	0,56	15,00	1 gen in 1August, no marked peak of emergence between August and September
Pimpla melanacrias Per- kins	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	2	?	Puppe	Id	16,479	n	14,656	0,007694	10	0,0714			1 gen in 2August
Pimpla turionellae L.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	?	Puppe	Id	18,476	n	14,884	0,007813	3	0,0214			1 female in 2July, 1 female in 1Se- ptember, 1 female in 2September
Platylabus histrio Wesm.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	?	?	Larve	Ko	11,652	n	8,473	0,004448	3	0,0214			1 female in 1J- une, 1 female in 2June, 1 female in 1July
Platyleptetrus laeviscuta Thoms.	Eulophidae	Lep	nEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Id	1,238	n	0,384	0,000202	14	0,1000			1 gen in 1May, marked peak of emergence
Pleolophus vestigialis För- ster	Ichneumonidae	?	eEkto	?	?	?	Puppe	Id	0,166	c	1,031	0,000541	4	0,0286			1 gen in 1July
Plutothrix scenicus Walker	Pteromalidae	Col	Myc	Boden	?	?	Larve	Id	0,200	c	0,484	0,000254	10	0,0714			1 gen in 1June, marked peak of emergence, per- haps a second gen in 1Septem- ber
Plutothrix trifasciatus Thoms.	Pteromalidae	Col	Myc	Boden	1	?	Larve	Id	2,064	n	0,701	0,000368	14	0,1000			1 gen in 2June
Pnigalio pectinicornis L.	Eulophidae	Lep	Min	KraKro	?	?	Larve	Id	1,198	n	0,315	0,000165	1	0,0071			1 female in 2May
Pnigalio soemius Walker	Eulophidae	?	Min	KraKro	2	Larve	Larve	Id	0,916	n	0,122	6,42E-05	9	0,0643			2 gen, 2July, 2Au- gust
Polyaulon paradoxus Zett.	Ichneumonidae	Ara	Prä	Boden	2	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,307	0,000161	19	0,1357			2 gen, 1June, 1 August
Polynema fumipenne Hal.	Myrmacidae	Cic	Ei	KraKro	2	Larve	Ei	Id	0,343	n	0,023	1,23E-05	26	0,1857	0,04	130,00	1 gen in 1August

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Phänologie
<i>Probes microcephalus</i> Grav.	Ichneumonidae	Col	?	?	?	?	Larve	Ko	1,601	n	0,328	0,000172	1	0,0071	1 female in 1Se- ptember
<i>Probes nigriventris</i> Hornm.	Ichneumonidae	Col	?	?	2	?	Larve	Ko	3,495	n	0,796	0,000418	8	0,0571	2 gen, 2May, 1September
<i>Psilus caecutiens</i> Marshall	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	0,050	c	0,193	0,000102	1	0,0071	1 female in 2April
<i>Psityrus bohemicus</i> Seidl	Apidae	Apo	Säfte	Boden	1	Imago	?	?		n			0	0,0000	1 female ?
<i>Pygostolus sticticus</i> F.	Braconidae	Col	nEkto	Krone	1	Larve	Larve	Ko	9,954	n	4,140	0,002173	24	0,1714	1 gen in 1June
<i>Rhombobius perscrutator</i> Thunb.	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Puppe	Id	3,745	n	3,516	0,001846	1	0,0071	1 female in 1A- ugust
<i>Rhyssalus clavator</i> Hal.	Braconidae	Col	?	Krone	2	?	Larve	Id	1,864	n	0,313	0,000164	85	0,6071	2 gen, 2May, 1A- ugust
<i>Saphonecrus connatus</i> Hartig	Cynipidae	Apo	Gall	Krone	2	Larve	Larve	Ko		n	0,039	2,05E-05	10	0,0714	2 gen, 1May, 2September
<i>Seladerma breve</i> Walker	Pteromalidae	?	Min	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	2,497	n	0,902	0,000474	10	0,0714	1 gen in 1June, marked peak of emergence
<i>Skleroceras clavigerum</i> Thoms.	Pteromalidae	?	?	?	2	?	Larve	?	3,021	n	1,436	0,000754	6	0,0429	2 or 3 gen, speci- men in 1June, 1August and 1Se- ptember
<i>Spalangia erythromera</i> Förster	Pteromalidae	Dip	Sapro	Boden	2	?	Puppe	Id	0,524	n	0,165	8,65E-05	3	0,0214	Probably 2 gen, 1July, 1August
<i>Spaniopus amoenus</i> För- ster	Pteromalidae	Dip	Gall	Kraut	2	Imago	?	?	0,676	n	0,239	0,000126	24	0,1714	2 gen, 2July, 2September
<i>Spilomicrus ?annulicornis</i> Kieffer	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	Larve	Puppe	Id	1,966	n	1,838	0,000965	1	0,0071	1 male in 2April
<i>Spilomicrus integer</i> Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	Imago	Puppe	Id	2,081	n	0,385	0,000202	2	0,0143	2 females in 2May
<i>Spudastica robusta</i> Woldst.	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	3,862	n	2,389	0,001254	3	0,0214	3 females in 1May
<i>Stenichneumon culpator</i> Schränk	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Boden	?	Imago	Puppe	Id	15,813	n	27,900	0,014646	1	0,0071	1 female in 2April
<i>Stenomalina gracilis</i> Wal- ker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	?	?	?	?	1,706	n	0,622	0,000326	7	0,0500	Emergence in 1September, 1 specimen in 2May

Artname	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhält- nis	Flüge- ligkeit	Thorax- Volu- men	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlech- ter- verhält- nis	Faktor Dichte- fluktu- ation	Aggre- gation	Phänologie
<i>Stilbops vetula</i> Grav.	Ichneumonidae	Lep	vEkto	Kraut	1	?	Larve	Ko	5,576	n	2,190	0,001149	6	0,0429			1 gen in 2June
<i>Sussaba cognata</i> Holmgr.	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	?	?	Larve	Ko	4,195	n	1,230	0,000645	1	0,0071			1 female in 2August
<i>Susteraia acerina</i> Graham	Pteromalidae	Col	?	?	1	?	Larve	Id	1,665	n	0,529	0,000278	9	0,0643			1 gen in 2July
<i>Symplesis gordius</i> Walker	Eulophidae	Lep	Min	Krone	2	Larve	Larve	Id	0,624	n	0,098	5,12E-05	3	0,0214			2 gen, 2May, 2August
<i>Symplesis sericeicornis</i> Nees	Eulophidae	Lep	Min	Krone	1	Larve	Larve	Id	1,032	n	0,306	0,000161	33	0,2357	0,45	20,00	1,80 1 gen in 1June
<i>Symplesis xanthostoma</i> Nees	Eulophidae	Lep	Min	Krone	1	Larve	Larve	Id	1,344	n	0,315	0,000165	9	0,0643			1 gen in 1May, marked peak of emergence
<i>Synergus alipes</i> Hartig	Cynipidae	Apo	Gall	Krone	2	Larve	Larve	Ko		n	0,158	8,27E-05	4	0,0286			2 gen, 2May, 1August
<i>Synopeas decurvatus</i> Nees	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,300	n	0,059	0,000031	1	0,0071			1 female in 1September
<i>Synopeas mamertes</i> Kieffer	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,306	n	0,079	4,13E-05	1	0,0071			1 female in 2August
<i>Tates heterocera</i> Thoms.	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,999	n	0,334	0,000175	51	0,3643	0,35	10,00	1,11 1 gen in 1June
<i>Tetrastichus ?charoba</i> Walker	Eulophidae	Dip	Gall	KraKro	2	Larve	Larve	Ko	0,481	n	0,070	0,000037	233	1,6643	0,54	171,00	1,76 2 gen, 1July, 2August
<i>Tetrastichus brachycerus</i> Thoms.	Eulophidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	0,520	n	0,083	4,33E-05	2648	18,9143	0,56	104,00	1,30 1 gen 2April, 1May
<i>Tetrastichus fageti</i> Graham	Eulophidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	1,132	n	0,167	8,77E-05	440	3,1429	0,00	10,40	1,33 1 gen 2August
<i>Tetrastichus intermedius</i> Thoms.	Eulophidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Ko	1,706	n	0,328	0,000172	11	0,0786			1 gen in 2June
<i>Tetrastichus luteus</i> Ratz.	Eulophidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Larve	Id	1,665	n	0,273	0,000143	392	2,8000	0,39	38,40	1,13 1 gen, 2August
<i>Thymaris contaminatus</i> Grav.	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	Larve	Ko	2,164	n	1,016	0,000533	1	0,0071			1 female in 1September
<i>Torymus auratus</i> Fonsc.	Torymidae	Apo	Gall	Krone	?	Larve	Puppe	Id	1,423	n	0,388	0,000204	0	0,0000			2 males, 2 females in January
<i>Torymus fulgens</i> F.	Torymidae	Dip	Gall	Boden	1	Larve	Puppe	Id	3,116	n	1,520	0,000798	31	0,2214	0,42	6,50	1 gen in 1August
<i>Torymus persicariae</i> Mayr	Torymidae	Dip	Gall	Krone	1	Larve	Puppe	Id	2,190	n	0,802	0,000421	37	0,2643	0,38	12,00	1 gen in 2 June, perhaps a second gen in 2August

Artnamen	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Stadium des Wirtes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche verhältnis	Flügel- länge Verhältnis	Thorax- Volumen	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlecht verhältnis	Faktor Dichte- fluktuation	Aggregation	Phänologie
<i>Tranosema rostrale</i> Brisch- ke	Ichneumonidae	Lep	nEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	n	3,806	0,001998	2	0,0143				1 female in 1May, 1 female in 1September
<i>Tranosemella citrofrontalis</i> Hedwig	Ichneumonidae	Lep	nEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	4,494	2,658	0,001395	0	0,0000				1 female ?
<i>Tretoserphus laticis</i> Hal.	Proctotrupidae	?	?	?	?	?	Imago	Ko	1,731	0,945	0,000496	9	0,0643				Emergence in 2May
<i>Trichacis pisis</i> Kieffer	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,599	0,104	5,44E-05	23	0,1643	0,39	1,50		2 gen, 2April, 1June, marked peaks of emergence
<i>Trichionotus flexorium</i> Thunb.	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	Imago	Larve	Ko	7,990	5,330	0,002798	20	0,1429	0,35	5,00		1 gen in 1July
<i>Trichogramma embryophagum</i> Hartig	Trichogrammatidae	Lep	Ei	Krone	2	Larve	Ei	Id	0,175	0,008	0,000004	162	1,1571	0,00	35,67	1,76	Polyvoltin, from 1June to 2September
<i>Trichopria aequata</i> Thoms.	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	1	Imago	Puppe	Id	1,731	0,135	7,09E-05	232	1,6571	0,31	11,00	1,09	1 gen in 2August, marked peak of emergence
<i>Trichopria cameroni</i> Kieffer	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	2	Imago	Puppe	Id	0,383	0,069	3,61E-05	14	0,1000				2 gen, 2July, 2September
<i>Trichopria evanescens</i> Nixon	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	1	Imago	Puppe	Id	0,173	0,019	9,8E-06	103	0,7357	0,11	30,00	1,62	2 gen, 1August, 1September
<i>Trichopria inermis</i> Kieffer	Diapriidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Puppe	Id	0,433	0,058	3,03E-05	1	0,0071				1 female in 2May
<i>Trichosteresis glabra</i> Boheman	Megaspilidae	Dip	Prä	KraKro	?	?	?	Id	1,132	0,549	0,000288	1	0,0071				1 female in 2June
<i>Trioxys bicuspidis</i> Mack.	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,874	0,096	5,02E-05	79	0,5643	0,38	6,33		1 gen in 1October, marked peak of emergence
<i>Trioxys macroceratus</i> Mack.	Braconidae	Aph	Säfte	Krone	1	Larve	Larve	Ko	0,416	0,071	3,74E-05	7	0,0500				1 gen in 2August, marked peak of emergence
<i>Trybliographa melanoptera</i> Hartig	Eucolidae	Dip	Min	Kraut	1	?	Larve	Ko	3,204	0,938	0,000492	23	0,1643	0,00	2,50		1 gen in 1October

Artnamen	Familie	Wirtstyp	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Gene- ratio- nen	Hiber- nation des Wir- tes	Parasi- toidtyp	Flügel- fläche	Flüge- ligkeit	Thorax Volumen	Trocken- masse	Summe Tiere	Mittlere Schlupf- dichte	Ge- schlechter- verhältnis	Faktor der Dichte- fluktu- ation	Phänologie	
Tyndarichus ?navae Howard	Encyrtidae	Lep	Ei	KraKro	?	?	Ei	Id	0,572	n	0,148	7,75E-05	1	0,0071		1 female in 1 October	
Woldstedtius flavolineatus Grav.	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	2	?	Larve	Ko	7,723	n	5,520	0,002898	19	0,1357		2 gen, 2 June, 2 August	
Xenomerus ergenna Walker	Scelionidae	?	Ei	?	2	Imago	Ei	Id	0,165	n	0,020	1,06E-05	13	0,0929		2 gen, 2 June, 1 August	
Xestomnaster chrysochlorus Walker	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	1	?	Larve	Ko	1,498	n	0,292	0,000153	7	0,0500		1 gen in 1 September, marked peak of emergence	
Xorides securicornis Holmgr.	Ichneumonidae	Col	Xyl	Totholz	2	?	Larve	Ko	8,655	n	4,894	0,002569	6	0,0429		2 gen, 2 June, 2 August	
Zeledceptor Wesm.	Braconidae	Lep	eKto	Krone	1	?	Larve	Ko	15,819	n	6,612	0,003471	5	0,0357		1 gen in 2 July	
Zygota claviscapa Thoms.	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,072	n	0,252	0,000132	4	0,0286		4 females found in 1 June, 2 June and 1 July	
Zygota ruficornis Curtis	Diapriidae	Dip	Myc	Boden	2	Imago	Larve	Ko	1,498	n	0,437	0,000229	30	0,2143	0,10	5,00	obviously polyvoltine between 2 May and 2 August

Anhang B: Liste der nichtparasitoiden Hautflügler, die im Göttinger Wald nachgewiesen wurden. n: normalflügelig, a, b, c: Typen der Kurzflügeligkeit, fl: apter

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Strat- um	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hi- ber- na- tion	Stadi- um des Wirtes	Para- sitoid- typ	Flüge- ligkeit	Thorax Volumen	Trocken- masse	Sum- me Tiere	Mittlere Schlupf- dichte
andrena GW1	Andrenidae	phyt	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			1	0,0071
bombus hortorum L.	Apidae	soz	*	Boden	1	*	*	*	n				
bombus lucorum L.	Apidae	soz	*	Boden	1	*	*	*	n				
bombus pascuorum Gmelin	Apidae	soz	*	Boden	1	*	*	*	n				
bombus pratorum L.	Apidae	soz	*	Boden	1	*	*	*	n				
bombus soerhoeensis Gerstaecker	Apidae	soz	*	Boden	1	*	*	*	n				
bombus terrestris L.	Apidae	soz	*	Boden	1	*	*	*	n				
andricus curvator Har- tig	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	0,935	0,000491	11	0,0786
andricus GW1	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	1,764	0,000926	8	0,0571
andricus GW2	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	0,709	0,000372	1	0,0071
andricus ostreus Har- tig	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	0,515	0,00027	5	0,0357
cynipidae GW1	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	0,151	7,91E-05	6	0,0429
neuroterus aprilius Giraud	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	0,089	4,68E-05	1	0,0071
neuroterus quercus- baccarum L.	Cynipidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	0,561	0,000294	331	2,3643
xestophanes GW1	Cynipidae	phyt	*	Kraut	?	?	*	*	n	0,049	2,57E-05	1	0,0071
tetramesa longula Dalm.	Eurytomidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	0,355	0,000186	8	0,0571
hypoconer punctatis- sima Roger	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n				
lasius flavus F.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n				
lasius mixtus Nyl.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			7	0,0500
lasius niger L.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			10	0,0714
lasius umbratus Nyl.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			1	0,0071
leptothorax nylanderii Förster	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			1	0,0071
myrmica lobicornis Nyl.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			1	0,0071
myrmica rubra L.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			4	0,0286
myrmica ruginodis Nyl.	Formicidae	soz	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n			2	0,0143
osmia rufa L.	Megachilidae	phyt	*	Boden	1	Ima- go	*	*	n				
rhopalum clavipes L.	Sphecidae	Nest	*	?	?	?	*	*	n			1	0,0071
aglaostigma aucupari- ae Kl.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	6,342	0,003329	4	0,0286
blennocampinae GW1	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	0,479	0,000251	1	0,0071
dolerus GW1	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	4,810	0,002525	1	0,0071
hoplocampa minuta Christ	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	?	*	*	n	1,105	0,00058	1	0,0071
mesoneura opaca F.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	5,500	0,002887	2	0,0143
monophadnus palles- cens Gmelin	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	2,743	0,00144	4	0,0286
nematus fagi Zadd.	Tenthredinidae	phyt	*	Krone	2	Larve	*	*	n	8,906	0,004675	6	0,0429

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Strat- um	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hi- ber- um na- Wirtes	Stadi- um dessitoid- ligkeit	Para- typ	Flüge- ligkeit	Thorax Volumen	Trocken- masse	Sum- me Tiere	Mittlere Schlupf dichte
nematus GW1	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	2	Larve	*	*	n	5,816	0,003053	5	0,0357
pachyprotasis rapae L.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	6,309	0,003312	4	0,0286
phymatocera aterrima Kl.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	10,131	0,005318		
profenusa GW1	Tenthredinidae	phyt	*	Krone	1	Larve	*	*	n	1,107	0,000581	8	0,0571
pseudodineura parvula Knw.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	0,770	0,000404	1	0,0071
selandria serva F.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	3,578	0,001878	1	0,0071
sterictophora GW1	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	2,961	0,001554	3	0,0214
tenthredo bipunctula Kl.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	17,063	0,008957	1	0,0071
Tenthredo	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	12,375	0,006496	1	0,0071
ferruginea Schrank	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	16,575	0,008701	1	0,0071
tenthredo livida L.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	?	*	*	n	21,000	0,011024	1	0,0071
tenthredopsis annuligera Evers.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	17,680	0,009281	2	0,0143
tenthredopsis litterata Geoffr.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	5,977	0,003137	1	0,0071
tenthredopsis nassata L.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n				
dolichovespula saxonica F.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				
dolichovespula sylvestris Scop.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				
paravespula rufa L.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				
paravespula vulgaris L.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Strat- um	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hi- ber- um na- Wirtes	Stadi- um dessitoid- ligkeit	Para- typ	Flüge- ligkeit	Thorax Volumen	Trocken- masse	Sum- me Tiere	Mittlere Schlupf dichte
nematus GW1	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	2	Larve	*	*	n	5,816	0,003053	5	0,0357
pachyprotasis rapae L.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	6,309	0,003312	4	0,0286
phymatocera aterrima Kl.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	10,131	0,005318		
profenusa GW1	Tenthredinidae	phyt	*	Krone	1	Larve	*	*	n	1,107	0,000581	8	0,0571
pseudodineura parvula Knw.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	0,770	0,000404	1	0,0071
selandria serva F.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	3,578	0,001878	1	0,0071
sterictophora GW1	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	2,961	0,001554	3	0,0214
tenthredo bipunctula Kl.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	17,063	0,008957	1	0,0071
Tenthredo	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	12,375	0,006496	1	0,0071
ferruginea Schrank													
tenthredo livida L.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	Larve	*	*	n	16,575	0,008701	1	0,0071
tenthredopsis annuligera Evers.	Tenthredinidae	phyt	*	KraKro	?	?	*	*	n	21,000	0,011024	1	0,0071
tenthredopsis litterata Geoffr.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	1	Larve	*	*	n	17,680	0,009281	2	0,0143
tenthredopsis nassata L.	Tenthredinidae	phyt	*	Kraut	?	Larve	*	*	n	5,977	0,003137	1	0,0071
dolichovespula saxonica F.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				
dolichovespula sylvestris Scop.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				
paravespula rufa L.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				
paravespula vulgaris L.	Vespidae	soz	*	Boden	1	Imago	*	*	n				

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hiber- nation	Stadi- um des Wirtes	Para- sitoid- typ	Flügel- fläche	Flü- gelig- keit	Tho- rax Volu- men	Trocken- masse	Sum- me der Tiere
chorebus GW3	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,780	n	0,080	4,18E-05	1
dacnusa GW1	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,936	n	0,117	6,14E-05	2
dacnusa GW2	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,974	n	0,102	5,37E-05	2
doryctinae GW1	Braconidae	Col	Sapro	Boden	?	?	Larve	Id	1,398	n	0,399	0,00021	1
dyscritulus GW1	Braconidae	Aph	Säfte	KraKro	2	?	Larve	Ko	1,311	n	0,231	0,000121	3
ecphyllus GW1	Braconidae	Col	Xyl	Totholz	?	?	Larve	Id	0,424	n	0,045	2,35E-05	1
microctonus GW1	Braconidae	Col	eEkto	?	2	?	Larve	Ko	0,757	n	0,121	6,33E-05	58
microctonus GW2	Braconidae	Col	eEkto	?	1	?	Larve	Ko	4,359	n	0,437	0,000229	15
opius GW1	Braconidae	Dip	?	?	2	?	Larve	Ko	1,498	n	0,061	0,000032	7
opius GW2	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	1,911	n	0,239	0,000126	2
opius GW3	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	2,663	n	0,503	0,000264	3
opius GW4	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	4,328	n	0,861	0,000452	2
opius GW6	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	1,498	n	0,150	7,87E-05	1
opius GW7	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	2,247	n	0,456	0,000239	1
opius GW8	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	1,058	n	0,179	9,37E-05	1
orthostigma GW1	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	Larve	Larve	Ko	1,509	n	0,349	0,000183	5
orthostigma GW2	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	Larve	Larve	Ko	1,438	n	0,465	0,000244	11
pentapleura GW1	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	Larve	Larve	Ko	0,999	n	0,054	2,84E-05	25
peristenus GW1	Braconidae	Het	Prä	Krone	1	Larve	Larve	Ko	1,186	n	0,350	0,000184	104
peristenus GW2	Braconidae	Het	Prä	Krone	1	Larve	Larve	Ko	1,415	n	0,404	0,000212	121
phaenocarpa GW1	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	2,047	n	0,397	0,000209	3
phaenocarpa GW2	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	3,329	n	0,543	0,000285	1
phaenocarpa GW3	Braconidae	Dip	?	?	2	?	Larve	Ko	1,158	n	0,111	5,82E-05	2
praon GW"1"	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	?	?	Larve	Ko	0,899	n	0,125	6,57E-05	41
pseudomesocina GW1	Braconidae	Dip	Min	Kraut	?	?	Larve	Ko	4,195	n	0,648	0,00034	1
syntretus GW1	Braconidae	Apo	Hyp	?	1	?	Larve	Ko	1,798	n	0,338	0,000177	10
syntretus GW2	Braconidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	1,675	n	0,267	0,00014	4
syntretus GW3	Braconidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	2,081	n	0,647	0,00034	1
syrrhizus GW1	Braconidae	Col	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	1,463	n	0,266	0,00014	1
syrrhizus GW2	Braconidae	Col	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko		n	0,260	0,000137	1
toxares GW1	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	0,999	n	0,114	5,97E-05	0
trioxys GW1	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,262	n	0,028	1,48E-05	4
trioxys GW2	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,624	n	0,096	5,04E-05	1
aphanogmus GW1	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,146	n	0,030	0,000016	101
aphanogmus GW10	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,156	n	0,024	1,28E-05	5
aphanogmus GW11	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,062	n	0,011	5,7E-06	0
aphanogmus GW12	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,195	n	0,044	0,000023	2
aphanogmus GW13	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,125	n	0,018	9,4E-06	2
aphanogmus GW14	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,112	n	0,016	8,3E-06	3
aphanogmus GW15	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,112	n	0,017	0,000009	1
aphanogmus GW16	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,108	n	0,017	8,7E-06	2
aphanogmus GW17	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,109	n	0,018	9,4E-06	1
aphanogmus GW2	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,146	n	0,012	6,2E-06	7
aphanogmus GW3	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,096	n	0,011	5,7E-06	246
aphanogmus GW4	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,052	n	0,006	3,1E-06	19
aphanogmus GW5	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,221	n	0,039	2,02E-05	54
aphanogmus GW6	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,100	n	0,014	7,6E-06	8
aphanogmus GW7	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,125	n	0,021	1,11E-05	11
aphanogmus GW8	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,200	n	0,045	2,37E-05	2
aphanogmus GW9	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,155	n	0,021	1,11E-05	4
ceraphron GW1	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,250	n	0,048	2,51E-05	14
ceraphron GW10	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,216	n	0,036	1,89E-05	40
ceraphron GW11	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,233	n	0,046	0,000024	14
ceraphron GW12	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,112	n	0,019	9,8E-06	1
ceraphron GW13	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,348	n	0,093	4,87E-05	6
ceraphron GW2	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,222	n	0,046	2,39E-05	79
ceraphron GW3	Ceraphronidae	?	?	?	2	Imago	?	Ko	0,000	fl	0,017	0,000009	14
ceraphron GW4	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,227	n	0,063	3,32E-05	5
ceraphron GW5	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,195	n	0,041	2,18E-05	38

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hiber- nation	Stadi- um des Wirtes	Para- sitoid- typ	Flügel- fläche	Flü- gelig- keit	Tho- rax Volu- men	Trocken- masse	Sum- me der Tiere
chorebus GW3	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,780	n	0,080	4,18E-05	1
dacnusa GW1	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,936	n	0,117	6,14E-05	2
dacnusa GW2	Braconidae	Dip	Min	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,974	n	0,102	5,37E-05	2
doryctinae GW1	Braconidae	Col	Sapro	Boden	?	?	Larve	Id	1,398	n	0,399	0,00021	1
dyscritulus GW1	Braconidae	Aph	Säfte	KraKro	2	?	Larve	Ko	1,311	n	0,231	0,000121	3
ecphyllus GW1	Braconidae	Col	Xyl	Totholz	?	?	Larve	Id	0,424	n	0,045	2,35E-05	1
microctonus GW1	Braconidae	Col	eEkto	?	2	?	Larve	Ko	0,757	n	0,121	6,33E-05	58
microctonus GW2	Braconidae	Col	eEkto	?	1	?	Larve	Ko	4,359	n	0,437	0,000229	15
opius GW1	Braconidae	Dip	?	?	2	?	Larve	Ko	1,498	n	0,061	0,000032	7
opius GW2	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	1,911	n	0,239	0,000126	2
opius GW3	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	2,663	n	0,503	0,000264	3
opius GW4	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	4,328	n	0,861	0,000452	2
opius GW6	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	1,498	n	0,150	7,87E-05	1
opius GW7	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	2,247	n	0,456	0,000239	1
opius GW8	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	1,058	n	0,179	9,37E-05	1
orthostigma GW1	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	Larve	Larve	Ko	1,509	n	0,349	0,000183	5
orthostigma GW2	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	Larve	Larve	Ko	1,438	n	0,465	0,000244	11
pentapleura GW1	Braconidae	Dip	Sapro	Boden	2	Larve	Larve	Ko	0,999	n	0,054	2,84E-05	25
peristenus GW1	Braconidae	Het	Prä	Krone	1	Larve	Larve	Ko	1,186	n	0,350	0,000184	104
peristenus GW2	Braconidae	Het	Prä	Krone	1	Larve	Larve	Ko	1,415	n	0,404	0,000212	121
phaenocarpa GW1	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	2,047	n	0,397	0,000209	3
phaenocarpa GW2	Braconidae	Dip	?	?	?	?	Larve	Ko	3,329	n	0,543	0,000285	1
phaenocarpa GW3	Braconidae	Dip	?	?	2	?	Larve	Ko	1,158	n	0,111	5,82E-05	2
praon GW"1"	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	?	?	Larve	Ko	0,899	n	0,125	6,57E-05	41
pseudomesocina GW1	Braconidae	Dip	Min	Kraut	?	?	Larve	Ko	4,195	n	0,648	0,00034	1
syntretus GW1	Braconidae	Apo	Hyp	?	1	?	Larve	Ko	1,798	n	0,338	0,000177	10
syntretus GW2	Braconidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	1,675	n	0,267	0,00014	4
syntretus GW3	Braconidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	2,081	n	0,647	0,00034	1
syrrhizus GW1	Braconidae	Col	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	1,463	n	0,266	0,00014	1
syrrhizus GW2	Braconidae	Col	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko		n	0,260	0,000137	1
toxares GW1	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	?	Larve	Larve	Ko	0,999	n	0,114	5,97E-05	0
trioxys GW1	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,262	n	0,028	1,48E-05	4
trioxys GW2	Braconidae	Aph	Säfte	Kraut	1	Larve	Larve	Ko	0,624	n	0,096	5,04E-05	1
aphanogmus GW1	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,146	n	0,030	0,000016	101
aphanogmus GW10	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,156	n	0,024	1,28E-05	5
aphanogmus GW11	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,062	n	0,011	5,7E-06	0
aphanogmus GW12	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,195	n	0,044	0,000023	2
aphanogmus GW13	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,125	n	0,018	9,4E-06	2
aphanogmus GW14	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,112	n	0,016	8,3E-06	3
aphanogmus GW15	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,112	n	0,017	0,000009	1
aphanogmus GW16	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,108	n	0,017	8,7E-06	2
aphanogmus GW17	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,109	n	0,018	9,4E-06	1
aphanogmus GW2	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,146	n	0,012	6,2E-06	7
aphanogmus GW3	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,096	n	0,011	5,7E-06	246
aphanogmus GW4	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,052	n	0,006	3,1E-06	19
aphanogmus GW5	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,221	n	0,039	2,02E-05	54
aphanogmus GW6	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,100	n	0,014	7,6E-06	8
aphanogmus GW7	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,125	n	0,021	1,11E-05	11
aphanogmus GW8	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,200	n	0,045	2,37E-05	2
aphanogmus GW9	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,155	n	0,021	1,11E-05	4
ceraphron GW1	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,250	n	0,048	2,51E-05	14
ceraphron GW10	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,216	n	0,036	1,89E-05	40
ceraphron GW11	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,233	n	0,046	0,000024	14
ceraphron GW12	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,112	n	0,019	9,8E-06	1
ceraphron GW13	Ceraphronidae	?	?	?	?	?	?	Ko	0,348	n	0,093	4,87E-05	6
ceraphron GW2	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,222	n	0,046	2,39E-05	79
ceraphron GW3	Ceraphronidae	?	?	?	2	Imago	?	Ko	0,000	fl	0,017	0,000009	14
ceraphron GW4	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,227	n	0,063	3,32E-05	5
ceraphron GW5	Ceraphronidae	?	?	?	2	?	?	Ko	0,195	n	0,041	2,18E-05	38

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hiber- nation	Stadi- um des Wirtes	Para- sitoid- typ	Flügel- fläche	Flü- gelig- keit	Tho- rax Volu- men	Trocken- masse	Sum- me der Tiere
diplazontinae GW3	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	1	?	Larve	Ko	5,593	n	2,185	0,001147	40
diplazontinae GW4	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	?	?	Larve	Ko	3,246	n	1,160	0,000609	1
endasys GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	Larve	Puppe	Id	4,852	n	3,652	0,001917	3
endasys GW2	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	Larve	Puppe	Id	1,415	n	0,331	0,000174	1
eridolius GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	7,990	n	4,746	0,002491	1
euryproctini GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	11,485	n	6,300	0,003307	1
exochus GW1	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	4,994	n	3,071	0,001612	2
gelinae GW7	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	?	Id	5,410	n	3,563	0,00187	11
gelis GW1	Ichneumonidae	?	?	?	2	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,340	0,000178	10
gelis GW2	Ichneumonidae	?	?	?	2	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,504	0,000265	5
gelis GW5	Ichneumonidae	Apo	Hyp	Boden	?	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,205	0,000107	3
glypta GW1	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	?	Larve	Ko	8,323	n	4,266	0,002239	20
grypocentrus GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	1,931	n	0,588	0,000309	1
habronyx GW1	Ichneumonidae	Lep	eEkto	?	?	?	Larve	Ko	7,357	n	12,334	0,006474	1
hadrodactylus GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	Kraut	?	?	Larve	Ko	8,655	n	3,882	0,002038	1
helictes GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	3,329	n	0,772	0,000405	10
hemigasterini GW1	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	4,028	n	3,713	0,001949	1
hemigasterini GW2	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	4,994	n	3,558	0,001868	1
hyposoter GW2	Ichneumonidae	Lep	nEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	5,992	n	3,805	0,001998	3
lissonota GW1	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	6,874	n	6,125	0,003215	2
medophron GW1	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	?	Id	2,663	n	1,493	0,000784	7
megastylus GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	3,495	n	1,320	0,000693	8
mesochorus GW1	Ichneumonidae	Apo	Hyp	KraKro	?	?	Larve	Ko	3,479	n	1,413	0,000742	2
mesochorus GW2	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	2	?	Larve	Ko	2,830	n	0,506	0,000266	4
mesochorus GW3	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	0,936	n	0,100	5,27E-05	3
mesochorus GW4	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	2,247	n	0,496	0,00026	1
mesoleius GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	9,737	n	5,363	0,002815	3
mesoleptus GW1	Ichneumonidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Larve	Ko	2,996	n	0,964	0,000506	1
netelia GW2	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	35,953	n	12,870	0,006756	4
neurateles GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	3	?	Larve	Ko	1,236	n	0,245	0,000129	16
neurateles GW2	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,931	n	0,263	0,000138	2
neurateles GW3	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	0,905	n	0,108	5,67E-05	1
olesicampe GW1	Ichneumonidae	Sym	nEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	7,324	n	4,653	0,002443	20
oresbius GW1	Ichneumonidae	Sym	nEkto	?	1	Larve	Puppe	Id	2,397	n	2,002	0,001051	2
orthocentrinae GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,612	n	0,070	3,69E-05	8
orthocentrus GW2	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,456	n	0,298	0,000156	12
orthocentrus GW3	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,248	n	0,356	0,000187	13
orthocentrus GW5	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,980	n	0,231	0,000121	24
orthocentrus GW6	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	Imago	Larve	Ko	3,163	n	1,181	0,00062	14
orthocentrus GW7	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,064	n	0,533	0,00028	1
orthocentrus GW8	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,081	n	0,521	0,000273	1
orthocentrus GW9	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,414	n	0,541	0,000284	1
oxytorinae GW5	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,996	n	0,790	0,000415	5
oxytorinae GW8	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	4,694	n	2,700	0,001417	1
phobocampe GW1	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	2,846	n	1,406	0,000738	34
phobocampe GW3	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko		n			1
phygadeuon GW10	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	1,848	n	0,678	0,000356	2
phygadeuon GW12	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	3,204	n	0,714	0,000375	1
phygadeuon GW3	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	1,997	n	0,738	0,000388	40
phygadeuon GW4	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	2,064	n	0,746	0,000392	30
phygadeuon GW5	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	0,780	n	0,174	9,15E-05	17
phygadeuon GW6	Ichneumonidae	Dip	?	?	1	?	Puppe	Id	1,631	n	0,545	0,000286	17
phygadeuon GW7	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	3,912	n	1,969	0,001034	1
phygadeuon GW8	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	3,662	n	1,776	0,000932	82
phygadeuon GW9	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	4,005	n	2,344	0,00123	4

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hiber- nation	Stadi- um des Wirtes	Para- sitoid- typ	Flügel- fläche	Flü- gelig- keit	Tho- rax Volu- men	Trocken- masse	Sum- me der Tiere
diplazontinae GW3	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	1	?	Larve	Ko	5,593	n	2,185	0,001147	40
diplazontinae GW4	Ichneumonidae	Dip	Prä	KraKro	?	?	Larve	Ko	3,246	n	1,160	0,000609	1
endasys GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	Larve	Puppe	Id	4,852	n	3,652	0,001917	3
endasys GW2	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	Larve	Puppe	Id	1,415	n	0,331	0,000174	1
eridolius GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	7,990	n	4,746	0,002491	1
euryproctini GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	11,485	n	6,300	0,003307	1
exochus GW1	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	4,994	n	3,071	0,001612	2
gelinae GW7	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	?	Id	5,410	n	3,563	0,00187	11
gelis GW1	Ichneumonidae	?	?	?	2	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,340	0,000178	10
gelis GW2	Ichneumonidae	?	?	?	2	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,504	0,000265	5
gelis GW5	Ichneumonidae	Apo	Hyp	Boden	?	?	Puppe	Id	0,000	fl	0,205	0,000107	3
glypta GW1	Ichneumonidae	Lep	eEkto	Krone	1	?	Larve	Ko	8,323	n	4,266	0,002239	20
grypocentrus GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	1	?	Larve	Ko	1,931	n	0,588	0,000309	1
habronyx GW1	Ichneumonidae	Lep	eEkto	?	?	?	Larve	Ko	7,357	n	12,334	0,006474	1
hadrodactylus GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	Kraut	?	?	Larve	Ko	8,655	n	3,882	0,002038	1
helictes GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	3,329	n	0,772	0,000405	10
hemigasterini GW1	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	4,028	n	3,713	0,001949	1
hemigasterini GW2	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	4,994	n	3,558	0,001868	1
hyposoter GW2	Ichneumonidae	Lep	nEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	5,992	n	3,805	0,001998	3
lissonota GW1	Ichneumonidae	Lep	vEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	6,874	n	6,125	0,003215	2
medophron GW1	Ichneumonidae	?	?	?	?	?	?	Id	2,663	n	1,493	0,000784	7
megastylus GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	3,495	n	1,320	0,000693	8
mesochorus GW1	Ichneumonidae	Apo	Hyp	KraKro	?	?	Larve	Ko	3,479	n	1,413	0,000742	2
mesochorus GW2	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	2	?	Larve	Ko	2,830	n	0,506	0,000266	4
mesochorus GW3	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	0,936	n	0,100	5,27E-05	3
mesochorus GW4	Ichneumonidae	Apo	Hyp	?	?	?	Larve	Ko	2,247	n	0,496	0,00026	1
mesoleius GW1	Ichneumonidae	Sym	eEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	9,737	n	5,363	0,002815	3
mesoleptus GW1	Ichneumonidae	Dip	Sapro	Boden	?	?	Larve	Ko	2,996	n	0,964	0,000506	1
netelia GW2	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko	35,953	n	12,870	0,006756	4
neurateles GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	3	?	Larve	Ko	1,236	n	0,245	0,000129	16
neurateles GW2	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	1,931	n	0,263	0,000138	2
neurateles GW3	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	0,905	n	0,108	5,67E-05	1
olesicampe GW1	Ichneumonidae	Sym	nEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	7,324	n	4,653	0,002443	20
oresbius GW1	Ichneumonidae	Sym	nEkto	?	1	Larve	Puppe	Id	2,397	n	2,002	0,001051	2
orthocentrinae GW1	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,612	n	0,070	3,69E-05	8
orthocentrus GW2	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,456	n	0,298	0,000156	12
orthocentrus GW3	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	1,248	n	0,356	0,000187	13
orthocentrus GW5	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	?	Larve	Ko	0,980	n	0,231	0,000121	24
orthocentrus GW6	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	2	Imago	Larve	Ko	3,163	n	1,181	0,00062	14
orthocentrus GW7	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,064	n	0,533	0,00028	1
orthocentrus GW8	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,081	n	0,521	0,000273	1
orthocentrus GW9	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,414	n	0,541	0,000284	1
oxytorinae GW5	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	2,996	n	0,790	0,000415	5
oxytorinae GW8	Ichneumonidae	Dip	Myc	Boden	?	?	Larve	Ko	4,694	n	2,700	0,001417	1
phobocampe GW1	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	2,846	n	1,406	0,000738	34
phobocampe GW3	Ichneumonidae	Lep	eEkto	KraKro	?	?	Larve	Ko		n			1
phygadeuon GW10	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	1,848	n	0,678	0,000356	2
phygadeuon GW12	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	3,204	n	0,714	0,000375	1
phygadeuon GW3	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	1,997	n	0,738	0,000388	40
phygadeuon GW4	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	2,064	n	0,746	0,000392	30
phygadeuon GW5	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	0,780	n	0,174	9,15E-05	17
phygadeuon GW6	Ichneumonidae	Dip	?	?	1	?	Puppe	Id	1,631	n	0,545	0,000286	17
phygadeuon GW7	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	3,912	n	1,969	0,001034	1
phygadeuon GW8	Ichneumonidae	Dip	?	?	2	?	Puppe	Id	3,662	n	1,776	0,000932	82
phygadeuon GW9	Ichneumonidae	Dip	?	?	?	?	Puppe	Id	4,005	n	2,344	0,00123	4

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hiber- nation	Stadi- um des Wirtes	Para- sitoid- typ	Flügel- fläche	Flü- gelig- keit	Tho- rax Volu- men	Trocken- masse	Sum- me der Tiere
synopeas GW3	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,128	n	0,014	7,2E-06	22
synopeas GW4	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,262	n	0,029	1,51E-05	5
synopeas GW5	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,290	n	0,051	2,68E-05	30
synopeas GW6	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,210	n	0,023	1,18E-05	2
synopeas GW7	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,330	n	0,042	2,18E-05	1
gastrancistrus GW1	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,520	n	0,075	3,94E-05	30
gastrancistrus GW2	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,531	n	0,092	4,81E-05	2
gastrancistrus GW3	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,879	n	0,202	0,000106	2
gastrancistrus GW4	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,573	n	0,098	5,13E-05	3
gastrancistrus GW6	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	1,273	n	0,490	0,000257	65
habrocytus GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	1,075	n	0,342	0,000179	8
habrocytus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,874	n	0,336	0,000177	1
habrocytus GW3	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,674	n	0,186	9,77E-05	1
holcaeus GW1	Pteromalidae	?	?	?	2	?	?	?	0,416	n	0,046	0,000024	8
holcaeus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	1,032	n	0,227	0,000119	3
mesopolobus GW1	Pteromalidae	?	?	?	2	?	Larve	Id	0,524	n	0,076	3,99E-05	388
mesopolobus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	Larve	Id	0,549	n	0,093	4,87E-05	1
mesopolobus GW3	Pteromalidae	?	?	?	?	?	Larve	Id	1,423	n	0,591	0,00031	4
pteromalidae GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	0,356	n	0,066	3,44E-05	3
pteromalus GW1	Pteromalidae	?	?	?	2	Imago	?	Id	0,816	n	0,188	9,84E-05	22
pteromalus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,903	n	0,196	0,000103	6
seladerma GW1	Pteromalidae	?	Min	Krone	1	?	Larve	Ko	1,415	n	0,282	0,000148	20
semitellus GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	1,198	n	0,238	0,000125	1
stictomischus GW1	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	1	?	Larve	Ko	1,997	n	0,508	0,000267	3
trichomalus GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,967	n	0,341	0,000179	18
trichomalus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	1,278	n	0,371	0,000195	1
anteris GW1	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,180	n	0,023	1,18E-05	1
gryon GW1	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,094	n	0,023	1,19E-05	1
telenomus GW1	Scelionidae	?	Ei	Krone	2	Imago	Ei	Id	0,112	n	0,014	7,4E-06	304
telenomus GW2	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,189	n	0,030	0,000016	2
trimorus GW1	Scelionidae	?	Ei	?	2	Larve	Ei	Id	0,160	c	0,118	0,000062	16
trimorus GW2	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,306	n	0,096	5,05E-05	7
trimorus GW3	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,300	n	0,060	3,12E-05	1
trimorus GW4	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,183	c	0,328	0,000172	1
trimorus GW5	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,070	c	0,151	7,92E-05	1
trimorus GW6	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,250	c	0,305	0,00016	2
trimorus GW7	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,000	fl	0,009	4,7E-06	1
trissolcus GW1	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,645	n	0,305	0,00016	1
torymidae GW1	Torymidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	0,175	n	0,024	1,25E-05	1
torymus GW1	Torymidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	1,092	n	0,328	0,000172	2
trichogramma GW1	Trichogramma- tidae	?	Ei	KraKro	?	?	Ei	Id	0,151	n	0,008	0,000004	3

Artnamen	Familie	Wirts- typ	Wirts- gilde	Stratum	Zahl der Ge- nera- tio- nen	Hiber- nation um des Wirtes	Stadi- um des sitoid- typ	Para- sitoid- typ	Flügel- fläche	Flü- gelig- keit	Tho- rax Volu- men	Trocken- masse	Sum- me der Tiere
synopeas GW3	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,128	n	0,014	7,2E-06	22
synopeas GW4	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,262	n	0,029	1,51E-05	5
synopeas GW5	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,290	n	0,051	2,68E-05	30
synopeas GW6	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,210	n	0,023	1,18E-05	2
synopeas GW7	Platygasteridae	Dip	Gall	KraKro	?	Larve	Larve	Ko	0,330	n	0,042	2,18E-05	1
gastrancistrus GW1	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	0,520	n	0,075	3,94E-05	30
gastrancistrus GW2	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,531	n	0,092	4,81E-05	2
gastrancistrus GW3	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,879	n	0,202	0,000106	2
gastrancistrus GW4	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	?	?	Larve	Ko	0,573	n	0,098	5,13E-05	3
gastrancistrus GW6	Pteromalidae	Dip	Gall	KraKro	1	Larve	Larve	Ko	1,273	n	0,490	0,000257	65
habrocytus GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	1,075	n	0,342	0,000179	8
habrocytus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,874	n	0,336	0,000177	1
habrocytus GW3	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,674	n	0,186	9,77E-05	1
holcaeus GW1	Pteromalidae	?	?	?	2	?	?	?	0,416	n	0,046	0,000024	8
holcaeus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	1,032	n	0,227	0,000119	3
mesopolobus GW1	Pteromalidae	?	?	?	2	?	Larve	Id	0,524	n	0,076	3,99E-05	388
mesopolobus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	Larve	Id	0,549	n	0,093	4,87E-05	1
mesopolobus GW3	Pteromalidae	?	?	?	?	?	Larve	Id	1,423	n	0,591	0,00031	4
pteromalidae GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	0,356	n	0,066	3,44E-05	3
pteromalus GW1	Pteromalidae	?	?	?	2	Imago	?	Id	0,816	n	0,188	9,84E-05	22
pteromalus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,903	n	0,196	0,000103	6
seladerma GW1	Pteromalidae	?	Min	Krone	1	?	Larve	Ko	1,415	n	0,282	0,000148	20
semitellus GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	?	1,198	n	0,238	0,000125	1
stictomischus GW1	Pteromalidae	Dip	Min	Kraut	1	?	Larve	Ko	1,997	n	0,508	0,000267	3
trichomalus GW1	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	0,967	n	0,341	0,000179	18
trichomalus GW2	Pteromalidae	?	?	?	?	?	?	Id	1,278	n	0,371	0,000195	1
anteris GW1	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,180	n	0,023	1,18E-05	1
gryon GW1	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,094	n	0,023	1,19E-05	1
telenomus GW1	Scelionidae	?	Ei	Krone	2	Imago	Ei	Id	0,112	n	0,014	7,4E-06	304
telenomus GW2	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,189	n	0,030	0,000016	2
trimorus GW1	Scelionidae	?	Ei	?	2	Larve	Ei	Id	0,160	c	0,118	0,000062	16
trimorus GW2	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,306	n	0,096	5,05E-05	7
trimorus GW3	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,300	n	0,060	3,12E-05	1
trimorus GW4	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,183	c	0,328	0,000172	1
trimorus GW5	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,070	c	0,151	7,92E-05	1
trimorus GW6	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,250	c	0,305	0,00016	2
trimorus GW7	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,000	fl	0,009	4,7E-06	1
trissolcus GW1	Scelionidae	?	Ei	?	?	?	Ei	Id	0,645	n	0,305	0,00016	1
torymidae GW1	Torymidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	0,175	n	0,024	1,25E-05	1
torymus GW1	Torymidae	?	?	?	?	?	Puppe	Id	1,092	n	0,328	0,000172	2
trichogramma GW1	Trichogramma- tidae	?	Ei	KraKro	?	?	Ei	Id	0,151	n	0,008	0,000004	3

Art	Gewicht [g]	Wirtsgilde	Wirtstaxon	Stratum	Zahl der Genera- tionen	Hibernati- on als	Parasitoid- typ	Aggre- gation	Mittlere Dichte	Std.Abw. der Dichte	Variations- koeffizient	Extinkti- onszeit [Jahre]	Extinkti- onszeit wahr- scheinlich keit
<i>Exallonyx quadriceps</i>	0,0006247	Räuber	Coleoptera	Boden	2	Imago	Koinobiont	1,01	0,8	0,8	2,1	58	0,017
<i>Exallonyx subterratus</i>	0,0001559	Räuber	Coleoptera	Boden	2	Imago	Koinobiont		0,6	0,2	0,9	336	0,003
<i>Exallonyx trichomus</i>	0,0002047	Räuber	Coleoptera	Boden	2	Imago	Koinobiont	1,07	0,8	0,7	1,8	90	0,011
<i>Gastrancistrus autumnalis</i>	0,000113	Gallbildner	Diptera	Kra / Kro	1	Larva	Koinobiont	1,64	0,6	0,5	1,5	76	0,013
<i>Gastrancistrus walkeri</i>	0,0000269	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont	1,42	13,7	14,0	2,0	24	0,041
<i>Glauraspidia microptera</i>	0,0000574	Saprophage	Diptera	Boden	1	Imago	Koinobiont	1,15	3,1	1,3	1,2	382	0,003
<i>Lagynodes pallidus</i>	0,0000071	?	?	Boden	3	Imago	?	1,14	1,4	1,4	2,0	42	0,024
<i>Leioleptus basalis</i>	0,0000792	Ektophytophage	Coleoptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont		0,4	0,5	2,1	112	0,009
<i>Litus cynipseus</i>	0,0000047	Eier	Coleoptera	Boden	2	Imago	Idiobiont	2,4	8,6	8,0	1,9	22	0,045
<i>Melanips opacus</i>	0,0005481	?	Diptera	?	1	?	Koinobiont		0,7	0,6	1,6	89	0,011
<i>Omphale aetius</i>	0,0000888	Gallbildner	Diptera	Kra / Kro	1	Larva	Koinobiont	1,17	1,9	3,8	5,1	28	0,035
<i>Omphale GW1</i>	0,0000379	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont	1,82	1,8	2,6	3,1	41	0,024
<i>Omphale GW2</i>	0,0000742	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont	1,05	15,4	20,4	2,7	22	0,044
<i>Pediobius alcaeus</i>	0,0001206	Minierer	Lepidoptera	Kronenschicht	2	Larva	Koinobiont	1,04	0,9	1,6	3,7	40	0,025
<i>Peristenus GW1</i>	0,0001837	Räuber	Heteroptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont		1,3	1,1	1,6	49	0,020
<i>Peristenus GW2</i>	0,0002119	Räuber	Heteroptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont	1,71	1,5	1,7	2,1	79	0,013
<i>Phanerosomus calcar</i>	0,0005879	Räuber	Coleoptera	Boden	2	Imago	Koinobiont		0,4	0,2	1,0	328	0,003
<i>Phygadeuon ursini</i>	0,0011811	Minierer	Diptera	Boden	1	Larva	Idiobiont	1,4	13,2	26,1	4,9	21	0,047
<i>Picrostigeus GW1</i>	0,0001442	Mycetophage	Diptera	Boden	2	?	Koinobiont		0,4	0,3	1,2	139	0,007
<i>Platygaster GW1</i>	0,0000215	Gallbildner	Diptera	Kra / Kro	1	Larva	Koinobiont		0,4	0,3	1,3	157	0,006
<i>Platygaster GW2</i>	0,0000199	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont	1,64	5,8	6,5	2,2	33	0,030
<i>Stilpnus GW1</i>	0,0002973	Saprophage	Diptera	Boden	1	Larva	Koinobiont		0,7	0,5	1,4	251	0,004
<i>Synopeas GW1</i>	0,0000162	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Koinobiont	1,52	112,8	242,0	5,6	13	0,075
<i>Tates heterocera</i>	0,0001754	Minierer	Diptera	Kra / Kro	1	Larva	Koinobiont	1,11	0,7	1,0	2,8	56	0,018
<i>Tetrastichus brachycerus</i>	0,0000433	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Idiobiont	1,3	29,4	30,9	2,1	19	0,052
<i>Tetrastichus fageti</i>	0,0000877	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Idiobiont	1,33	5,1	4,3	1,7	181	0,006
<i>Tetrastichus GW1</i>	0,0002009	?	?	?	1	?	Idiobiont	1,12	2,5	3,2	2,5	49	0,020
<i>Tetrastichus luteus</i>	0,0001432	Gallbildner	Diptera	Kronenschicht	1	Larva	Idiobiont	1,13	6,2	7,2	2,3	69	0,014
<i>Tonymus fulgens</i>	0,0007979	Gallbildner	Diptera	Boden	1	Larva	Idiobiont		0,4	0,3	1,4	113	0,009
<i>Trichopria aequata</i>	0,0000709	Saprophage	Diptera	Boden	1	Imago	Idiobiont	1,09	2,7	2,3	1,7	100	0,010
<i>Trichopria evanescens</i>	0,0000098	Saprophage	Diptera	Boden	1	Imago	Idiobiont	1,62	1,6	3,3	4,9	28	0,035
<i>Trioxys bicuspis</i>	0,0000502	Säftesauger	Aphidina	Krautschicht	1	Larva	Idiobiont		0,8	0,7	1,7	49	0,020
Mittelwert								1,46	4,7		2,1	125	0,018