

**Die Hymenopteren einer Wiese auf Kalkgestein:  
Ökologische Muster einer lokalen Tiergemeinschaft**

von

**Werner Ulrich**



# Inhalt

|   |    |
|---|----|
| 1. Einleitung.....  | 1  |
| 1.1 Das Untersuchungsgebiet.....  | 5  |
| 1.2 Die Erfassungsmethoden.....   | 7  |
| 1.3 Zur systematischen Einteilung der Hautflügler.....  | 9  |
| 1.4 Zur Berechnung der Biomasse.....  | 14 |
| 1.5 Eine ökologische Klassifizierung der Hautflügler.....   | 15 |
| 2. Ein paar Rohdaten.....   | 17 |
| 2.1 Die Zahl der nachgewiesenen Arten.....  | 17 |
| 2.2 Wie viele Hautflüglerarten gibt es auf der untersuchten Wiese?.....                                     | 19 |
| 2.3 Die Zahl der Hautflüglerarten auf der untersuchten Wiese<br>im Verhältnis zum regionalen Artenpool..... | 27 |
| 2.4 Artenzahlen pro Gattung.....  | 33 |
| 2.5 Zur regionalen Verbreitung der Arten.....   | 37 |
| 2.6 Häufigkeit und Seltenheit.....  | 43 |
| 2.6.1 Schlupfdichten und Biomassen der Parasitoide.....   | 43 |
| 2.6.2 Das Rätsel der Einzeltiere.....   | 50 |
| 3. Zur Phänologie der Hautflügler des Drakenberges.....   | 56 |
| 3.1 Zur Klassifizierung der Phänologietypen.....  | 56 |
| 3.2 Das jahreszeitliche Erscheinen der Arten.....   | 63 |
| 4. Morphologie und Ökologie.....  | 67 |
| 4.1 Zur Flugfähigkeit.....  | 67 |
| 4.2 Kompakter oder graziler Körperbau?.....   | 74 |
| 4.3 Ein Wort zur Länge des Legebohrers.....   | 78 |
| 4.4 Lässt sich die Biologie durch die Morphologie vorhersagen?.....   | 80 |
| 5. Strukturen der Gemeinschaften.....   | 81 |
| 5.1 Einige allgemeine Bemerkungen.....  | 81 |

## II

|   |     |
|---|-----|
| 5.2 Die Aggregation .....                                       | 87  |
| 5.3 Dominanz - Rangordnungen.....                               | 89  |
| 5.4 Dominanz - Rangordnungen auf der Basis von Biomassen .....  | 95  |
| 6. Krautschicht und Boden als Lebensräume der Parasitoide ..... | 97  |
| 6.1 Ein Überblick .....   | 97  |
| 6.2 Schlupfdichten und Biomassen .....                          | 101 |
| 7. Körpergrößenabhängige ökologische Verteilungen .....         | 103 |
| 7.1 Metabolismus und Ökologie .....                             | 103 |
| 7.2 Schlupfdichte und Körpergewicht .....                       | 105 |
| 7.3 Energieäquivalenz? .....                                    | 113 |
| 7.4 Generationszeit und Körpergröße .....                       | 118 |
| 7.5 Artenzahl und Metabolismus .....                            | 119 |
| 8. Evolutive Aspekte der Körpergröße .....                      | 121 |
| 8.1. Zur Einführung.....  | 121 |
| 8.2 Arten - Gewichtsverteilungen.....                           | 124 |
| 8.3 Zur Konstanz des Gewichts innerhalb eines Taxons.....       | 130 |
| 8.4 Gleichmäßige oder zufällige Gewichtsverteilungen? .....     | 134 |
| 9. Biomasse und Diversität .....                                | 140 |
| 9.1 Einige theoretische Überlegungen.....                       | 140 |
| 9.2 Biomasse und Diversität auf dem Drakenberg .....            | 145 |
| 10. Epilog.....   | 148 |
| 11. Literatur.....  | 152 |
| Anhang A.....   | 171 |
| Anhang B.....   | 184 |
| Anhang C.....   | 196 |
| Anhang D.....   | 199 |
| Anhang E.....   | 200 |

# 1. Einleitung

Die Hymenopteren sind mit über 100000 beschriebenen und 1 bis 5 Millionen geschätzten Arten weltweit nach den Coleopteren die größte Insektenordnung. Gleichzeitig ist die Ordnung auch in biologischer Hinsicht äußerst divers. Die ganz überwiegende Zahl der Arten der klassischen Unterordnung Symphyta (der Blattwespen) aber auch viele Arten der beiden anderen Unterordnungen Parasitica und Aculeata (der Stechimmen) sind phytophag. Die meisten Parasitica Arten dagegen leben als Parasitoide. Am vielfältigsten sind die Aculeata, wo es bekanntermaßen neben ursprünglicheren parasitoiden Arten alle Stufen hin zu räuberischen, phyto- oder polyphagen nestbauenden und eusozialen Arten gibt.

Diesem Artenumfang und der biologischen Mannigfaltigkeit entspricht auch die Zahl der wissenschaftlichen und populären Arbeiten, die jedes Jahr neu erscheinen. Daher überrascht es, wie wenig über die Biologie der meisten Arten und die Artenzusammensetzung verschiedener Lebensräume bekannt ist. Es genügt, einen Blick in neuere Handbücher über Hautflügler zu werfen (Waage and Greathead 1986, Gauld

und Bolton 1988, Godfray 1993, Hawkins 1993, LaSalle und Gauld 1993, Quicke 1997, Hochberg 2000, Ulrich 2001a, Melik und Thuróczy 2002). Viel Theorie über Parasitoid - Wirtsverhältnisse monophager Parasitoide, Beschreibungen von Gemeinschaften solitärer Wespen und Bienen, Nahrungsnetze bei ausgewählten Pflanzen, bei Minen und Gallen sowie Soziobiologie. Wenig dagegen über Gemeinschaftsstrukturen, die über die Bearbeitung einzelner Gattungen oder Familien hinausgehen, wenig über die derzeit so aktuellen diversen makroökologischen Verteilungen und auch wenig vergleichende Untersuchungen zur Ökologie und Bedeutung der Parasitoide insgesamt (Ulrich 2001a).

Dieses etwas einseitige Wissen liegt nur zum Teil an den taxonomischen Schwierigkeiten, die die Gruppe bietet. Die meisten Gattungen und Familien sind in den letzten 30 Jahren revidiert worden, so dass eine Analyse auf Artniveau erheblich erleichtert wurde. Vor allem sollte man hervorheben, dass für die meisten ökologischen Analysen eine genaue Artdetermination nicht notwendig ist. Wichtig ist jedoch

eine Artabgrenzung, die die Schätzung der tatsächlichen Diversität und der mit ihr verbundenen ökologischen Verteilungen ermöglicht. Dies ist für die meisten Gattungen möglich, auch die der Unterordnung Parasitica. Ausnahmen sind weiterhin einige Ichneumoniden-gattungen und vielleicht die meist winzi-gen Ceraphroniden. Trotzdem zeigen

einige Arbeiten, dass man komplette Parasitoidkomplexe ganzer Habitats auf Artniveau bearbeiten kann (Thiede 1975, 1977, Hilpert 1989, Ulrich 1999a, b, 2001a).

Ein anderer und vielleicht sogar wichtigerer Grund für die geringen makroökologischen Kenntnisse ist die all-gemeine Beschränkung der meisten

Tabelle 1.1: Einige der wichtigeren Arbeiten über Artenzahlen und Siedlungsdichten parasitoider Hymenopteren in offenen Habitaten der gemäßigten Breiten.

| Autor                             | Methode                     | Habitat                               | Untersuchungs-<br>umfang            | Genauig-<br>keit      |
|-----------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|
| Abraham (1969)                    | Gelbschalen                 | Westküste Schleswig Hol-<br>stein     | Pteromalidae                        | nicht quali-<br>tativ |
| Aitchison (1979)                  | Handfänge, Eklekto-<br>ren  | Kanadische Felder                     | Hymenoptera                         | nicht quali-<br>tativ |
| Horstmann<br>(1970, 1985)         | Gelbschalen                 | Westküste Schleswig Hol-<br>stein     | Ichneumonidae                       | nicht quali-<br>tativ |
| Horstmann<br>(1988)               | Gelbschalen                 | Nordseeinseln                         | Ichneumonidae                       | nicht quali-<br>tativ |
| Janzen und Pond<br>(1975)         | Streifnetz                  | Englische Wald- und Rude-<br>ralwiese | Hymenoptera                         | qualitativ            |
| Klug (1965)                       | Streifnetze, Exhaus-<br>tor | verschiedene Biotope                  | Hymenoptera                         | nicht quali-<br>tativ |
| König (1969)                      | Gelbschalen                 | Westküste Schleswig Hol-<br>stein     | Braconidae                          | nicht quali-<br>tativ |
| Kruess und<br>Tschardtke<br>2000a | versch. Methoden            | Norddeutsche Agrarland-<br>schaften   | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Kruess und<br>Tschardtke<br>2000b | versch. Methoden            | Norddeutsche Agrarland-<br>schaften   | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Kruess und<br>Tschardtke 2002     | versch. Methoden            | Norddeutsche Agrarland-<br>schaften   | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Neerup-Buhl<br>(1998)             | versch. Methoden            | Habitats in Jutland                   | Ceraphronoidea,<br>Proctotrupeoidea | qualitativ            |
| Owen und<br>Svensson (1974)       | Gelbschalen                 | Südschwedische Habitats               | Ichneumonidae                       | nicht quali-<br>tativ |
| Schmitt und Roth<br>2002          | Eklektoren                  | Ostdeutsche Agrarlandschaft           | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Schmitt (2003)                    | Eklektoren                  | Ostdeutsche Agrarlandschaft           | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Schmitt (2004)                    | Eklektoren                  | Ostdeutsche Agrarlandschaft           | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Tschardtke et al.<br>2001         | versch. Methoden            | Norddeutsche Agrarland-<br>schaften   | Chalcidoidea                        | quantitativ           |
| Ulrich (1999a, b)                 | Eklektoren                  | Norddeutsche Wiese                    | Hymenoptera                         | quantitativ           |
| Vidal (1988)                      | Gelbschalen                 | Nordseeinseln                         | Eulophidae,<br>Tetracampidae        | nicht quali-<br>tativ |
| Weidemann<br>(1965)               | Gelbschalen                 | Westküste Schleswig Hol-<br>stein     | Proctotrupidae                      | nicht quali-<br>tativ |

Forschungsprojekte auf ein (Diplomarbeiten) bis vier Jahre (Promotions- und Habilitationsschriften). Diese Beschränkungen lassen eine vergleichende Analyse kompletter artenreicher Parasitoidgemeinschaften nur in wenigen Fällen zu.

Ein dritter Punkt ist sicherlich auch die eher europäische faunistische Tradition vieler Spezialisten, die sich mit den Hymenopteren beschäftigten, und die eher zu annotierten Artenlisten statt zu eingehenderen statistischen Analysen und Modellen führte (die bekannte Datenhuberei). In angelsächsischen Ländern dagegen standen und stehen Theorien und Hypothesenbildung im Vordergrund, was oft genug den Vorrang vor umfangreicher (und langfristiger) Datenerhebung hatte (die ebenso bekannte Sinnhuberei). Umfangreiche Datenbanken aber sind bei den Hymenopteren unerlässlich. An solchen aber ist ein evidenten Mangel.

Dieser Mangel an umfassenden und vergleichenden Arbeiten über komplette Hautflüglergemeinschaften veranlasste mich, den 2001 erschienenen Band über die Hymenopteren des Göttinger Kalkbuchenwaldes (Ulrich 2001a) fortzusetzen und meine Daten über ein auch von mir untersuchtes offenes Biotop, eine ebenfalls in der Nähe von Göt-

tingen gelegene Wiese auf Kalkgestein, in einer zusammenfassenden Weise darzustellen (Ulrich 1999a, b, 2004a).

Die Tab. 1 zeigt, wie selten solche zusammenfassenden Darstellungen sind. Unter den wichtigen Arbeiten über die Ökologie der Hautflügler in offenen Biotopen gibt es keine, die sich in vergleichender Weise mit allen Hymenopteren beschäftigt. Die Arbeiten von Kruess und Tscharncke (2000a, b, 2002) und Tscharncke et al. (2001) analysierten einzelne Nahrungsnetze oder ausgewählte Parasitoidgruppen. Die Mehrzahl der Arbeiten ist darüber hinaus bestenfalls halbquantitativ, so dass produktionsbiologische und makroökologische Analysen, die auf Dichten und Biomassen beruhen, unmöglich sind. Einzig Schmitt (2003, 2004) gibt quantitative Daten über Schlupfdichten (Eklektorfänge) und Phänologien offener Habitats, ostdeutscher Agrarlandschaften. Dies geschieht allerdings nur auf Gattungs- (Chalcidoidea) und Familienniveau, so dass makroökologische Aspekte weitgehend außen vor bleiben.

Die folgende Arbeit setzt ihren Schwerpunkt auf die Analyse und den Vergleich mit aktuellen, vor allem makroökologischen Theorien. Die Beschreibung der Fauna, ihre Artenzusammensetzung, Schlupfdichten, und

Phänologien der einzelnen Arten treten dagegen in den Hintergrund. Einen Schwerpunkt bilden körpergrößenabhängige Verteilungen sowie makroökologische Vergleiche von regionalen und kontinentalen Artenzahlen (Ulrich 1999g, i, 2005a, b). Die Anhänge enthalten wie beim ersten Band alle wichtigen Rohdaten.

An dieser Stelle möchte ich den vielen Personen danken, die an dem Zustandekommen dieser Arbeit Anteil hatten. Vor allem danke ich 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. Besonders danken möchte ich Prof. Klaus Hövemeyer für die Möglichkeit, sein Probenmaterial des Jahres 1986 hinsichtlich der Hymenopteren auswerten zu dürfen, für seine Hilfsbereitschaft bei der Probennahme und für die Überlassung einiger Photos des untersuchten Drakenberges und der Eklektoren. Danken möchte ich auch den Mitarbeitern des II. Zool. Instituts der Universität Göttingen für ihre ständige Hilfsbereitschaft und Zusam-

menarbeit. Prof. J. Buszko danke ich für anregende Diskussionen 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 Determination des Ichneumonidenmaterials und eine Überprüfung der Zehrwespendeterminationen übernommen. Prof. K. Horstmann und R. Hinz gaben darüber hinaus wertvolle Hinweise zur Biologie einiger Ichneumoniden. Vor allem aber möchte ich meiner Frau Jolanta und meiner Tochter Ewa danken, die mir so viele Computer- und Lektüreabende nachsahen.

Diese Arbeit und die ihr zugrunde liegenden Einzelpublikationen (Ulrich 1999a, b, 2004a) sowie die Entwicklung der zur Analyse benutzten Computerprogramme (Ulrich 2002a, b, 2003a, b, 2005c, d, e) wurden durch ein Stipendium der Friedrich-Ebert Stiftung sowie durch die finanzielle Unterstützung der Nicolaus Copernicus Universität Thorn und die Finanzierung durch das polnische KBN (KBN, 3 F04F 034 22) ermöglicht.

## 1.1 Das Untersuchungsgebiet

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit wichtigen ökologischen Verteilungen am Beispiel der Hautflügler eines offenen Biotops innerhalb einer norddeutschen Agrarlandschaft, dem Drakenberg in der Nähe von Göttingen in Südniedersachsen.

Der Drakenberg ist ein Hügel auf Kalkgestein, dessen Plateau etwa 350 m aufweist. Der Kalk wird überlagert von einer Lößschicht (Thöle und Meyer 1979). Der Boden besteht aus einer

dünnen Rendzina mit pH-Werten von 6,2 bis 7,8. Der Wassergehalt des Bodens schwankte von 15% bis 20% im Sommer und 20% bis 35% im Frühling und Herbst (Hövemeyer 1996).

Umgeben ist der Drakenberg auf der nördlichen, eher flach abfallenden Seite von landwirtschaftlichen Flächen, auf der südlichen steileren Seite gibt es Halbtrockenrasen.

Die mittlere jährliche Temperatur betrug während des Untersuchungszeit-



Abb. 1.1.1: Der Drakenberg bei Göttingen mit aufgestellten Schlupffallen 1986. Photo: Klaus Hövemeyer.

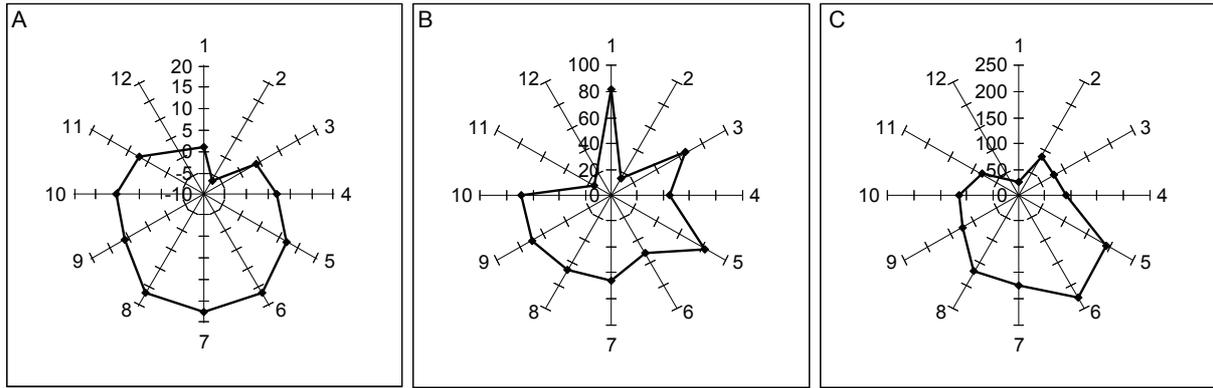


Abb. 1.1.2: Mittlere monatliche Temperaturen (A), Niederschläge (B) und Sonnenscheindauern 1986. Messwerte der Wetterstation Göttingen.

raumes (1986 und 1988)  $8,5^{\circ}$  C. Die Sommer waren relativ kühl mit einer mittleren Temperatur von  $16^{\circ}$  C (Abb. 1.1.2).

Auf dem Plateau des Drakenberges liegt eine etwa 1 ha große Wiese, die von Hasel-Buchenhecken umgeben ist. Sie wurde während des Untersuchungszeitraumes einmal pro Jahr, im Juni, gemäht.

Nauenburg (1980) beschrieb diese

Wiese als Gentiano-Koelerietum. Es dominierten *Cirsium acaule*, *Poa pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Plantago media*, *P. lanceolatum*, *Pimpinella saxifraga*, *Galium album*, *Lotus corniculatus*, *Viola hirta*, *Medicago falcata*, *Linum catharticum*, *Campanula rotundifolia*, *Achillea millefolium*, *Agrimonia eupatoria* und *Rhinanthus minor*. Häufig waren auch die Gräser *Bromus erectus* und *Carex flacca*.

## 1.2 Die Erfassungsmethoden

1986 und 1988 wurde die Drakenbergwiese mit Bodenphotoeklektoren, also Schlupffallen, beprobt (Hövemeyer 1996, Ulrich 1999a, b, 2004b).

1986 gab es 12 solcher Fallen mit einer Grundfläche von je 0,25 m<sup>2</sup>. Es wurden also insgesamt 3 m<sup>2</sup> abgefangen. Diese wurden von April bis Juli in Gruppen zu vier alle zwei Wochen umgesetzt. Von Juli bis September wurden sie in Sechsergruppen alle vier Wochen umgesetzt (Hövemeyer 1996). 1988 gab es acht Eklektoren, die eine Grundfläche von 1 m<sup>2</sup> hatten. Sie wurden Ende März installiert, fingen bis Ende November und wurden nur einmal, in der ersten Juliwoche, umgesetzt. Die Daten der vorliegenden Arbeit basieren also auf 11 m<sup>2</sup> abgefangener Fläche innerhalb von zwei Untersuchungsjahren.

In beiden Jahren diente Picrinsäure als Fangflüssigkeit in der Kopfdose. Die Kopfdosen wurden wöchentlich geleert und das Tiermaterial in Alkohol aufbewahrt.

Bodenphotoeklektoren (auch Abundanz- oder Schlupffallen genannt; Funke 1971 1983, Southwood 1978, Ellenberg et al 1986, Ulrich 1985, 1987a, 1988, Schmitt 2004) haben 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 (Thiede 1975, Hilpert 1989, Ulrich 1988). Natürlich werden nur solche Arten erfasst, die mindestens ein Stadium ihres Lebens am oder im Boden, in Totholz oder in der Krautschicht verbringen. Arten mit vollständigem Lebenszyklus etwa in der Kronenregion eines Waldes 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 (Froese 1992, Steinborn und Meyer 1994, Weber und Prescher 1995, Schmitt 2004).

Es muss allerdings kritisch bemerkt werden, dass trotz der über 40-jährigen Anwendung von Bodenphotoeklektoren zur quantitativen Erfassung von positiv phototaktischen Arthropoden (und das sind fast alle) noch immer keine kritische Studie über die

Fangeffizienz vorliegt. Allerdings deuten alle bisherigen Arbeiten auf einen weitgehenden Abfang und somit auf brauchbare Dichteschätzungen hin. Inwieweit allerdings artspezifische Unterschiede in der Erfassung Einfluss auf die Analyse der Gemeinschaftsstruktu-

ren haben, ist nach wie vor unbekannt.

Diese Kritik betrifft natürlich in noch größerem Maße andere Fangtechniken wie Malaise Fallen, Klebfallen, Gelbschalen, Streifnetzfänge oder gar Handfänge.



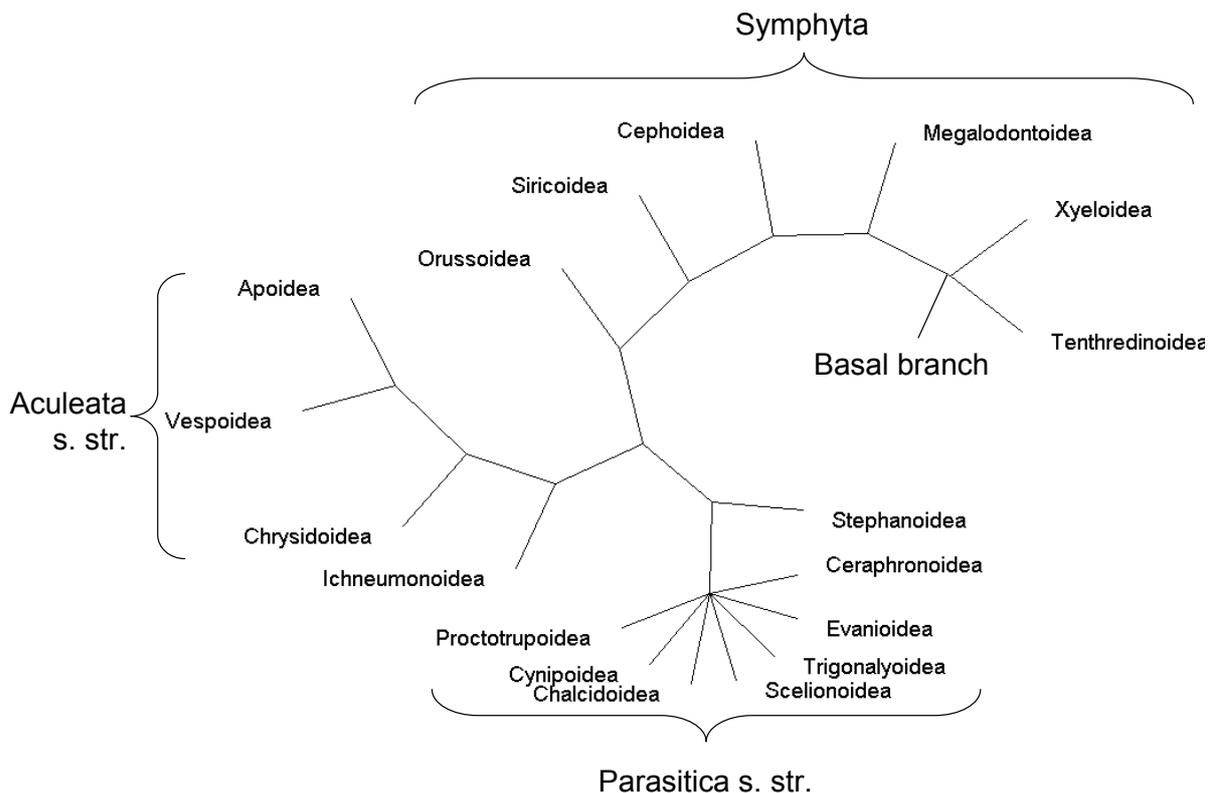
Abb. 1.2.1: Die Schlupffallen 1986 mit dem Verfasser. Photo: Klaus Hövemeyer.

### 1.3 Zur systematischen Einteilung der Hautflügler

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 auseinandersetzen. 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

Abb. 1.3.1: Wichtige gesicherte phylogenetische Beziehungen innerhalb der Hymenoptera.



| Überfamilie             | Quellen   |
|-------------------------|---|
| <b>Apoidea</b>          | Tobias (1978), Westrich 1989  |
| <b>Cephoidea</b>        | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Ceraphronoidea</b>   | Tryapitsyn (1978)   |
| <b>Chalcidoidea</b>     | Tryapitsyn (1978, 1989), Graham (1969, 1987, 1991), Boucek (1988), Erdös (1955, 1959, 1969)             |
| <b>Chrysoidea</b>       | Tobias (1978)   |
| <b>Cynipoidea</b>       | Dalla Torre und Kiefer (1910), Eady und Quinlan (1963), Quinlan (1978)                                  |
| <b>Evanoidea</b>        | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Ichneumonoidea</b>   | Kasparyan (1981, 1990), Yu und Horstmann (1997), Tobias (1986a, b), Fischer (1972, 1973, 1976, 1996)    |
| <b>Megalodontoidea</b>  | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Orussoidea</b>       | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Proctotrupeoidea</b> | Tryapitsyn (1978), Townes & Townes (1977, 1981), Nixon (1957, 1988), Wall 1967, 1971)                   |
| <b>Scelionoidea</b>     | Tryapitsyn (1978), Kozlov und Kononova (1990)   |
| <b>Siricoidea</b>       | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Stephanoidea</b>     | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Tenthredinoidea</b>  | Benson (1952, 1958), Muche (1968-1970, 1974, 1977), Quinlan und Gauld (1981) Tobias und Zinoviev (1988) |
| <b>Trigonalyoidea</b>   | Tobias und Zinoviev (1988)  |
| <b>Vespoidea</b>        | Tobias (1978), Kutter (1977)  |
| <b>Xyeloidea</b>        | Tobias und Zinoviev (1988)  |

Tab. 1.3.1 Die Überfamilien der Hymenoptera und die wichtigsten Arbeiten, mit denen die Hautflügler des Drakenberges bestimmt wurden.

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 gefundenen 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

bestimmen. Eine Trennung auf Gattungsebene reicht aus. Dies gilt selbst dann, wenn Vergleiche zwischen verschiedenen Habitaten gezogen werden sollen.

Die Tab. 1.3.1 gibt einen Überblick über die Überfamilien der Hautflügler und die wichtigsten Schlüssel und Kataloge, mit denen eine Artunterscheidung und -determination erfolgte. Daneben wurden eine Vielzahl weiterer Gattungs- und Familienrevisionen verwendet, die in Ulrich (1987, 1988, 1998a, 1999e, g, 2001a) aufgeführt sind. Die systemati-

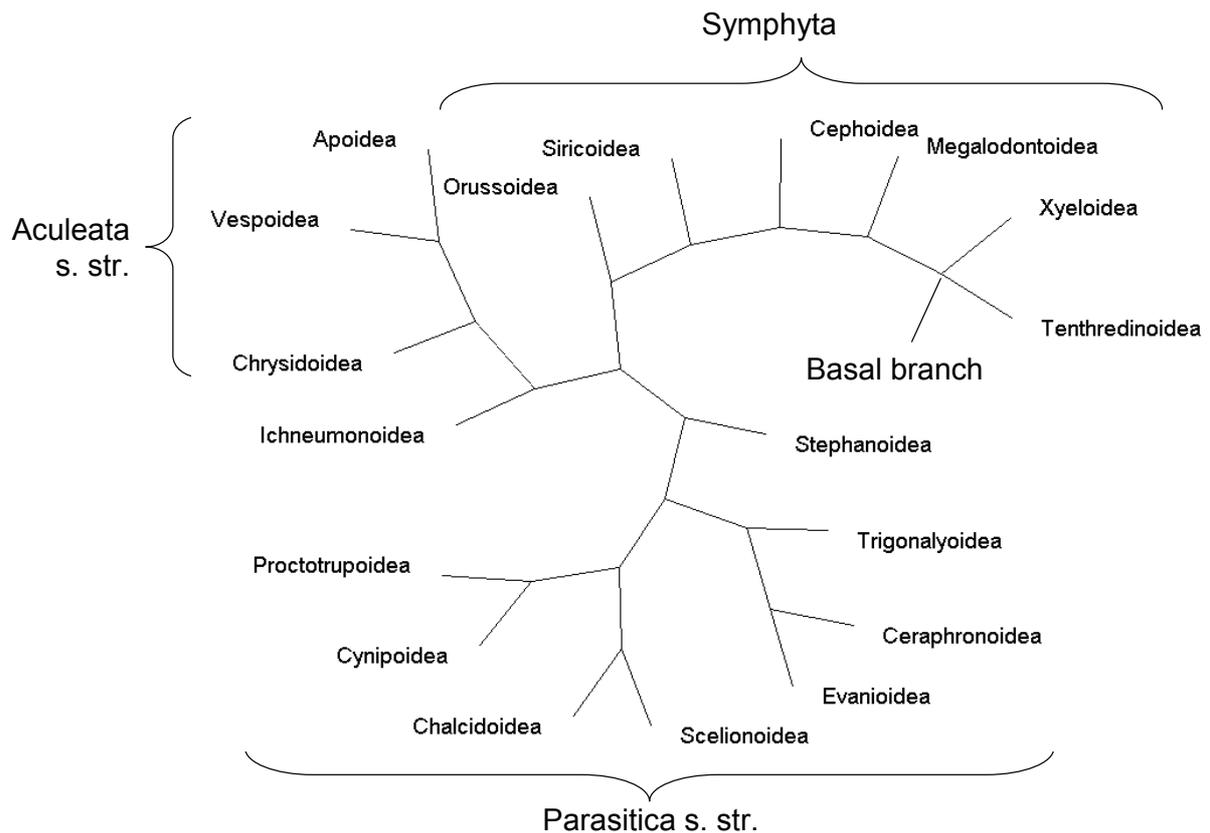


Abb. 1.3.2: Ein mehr spekulatives Bild der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Parasitica s. str.

sche Einteilung der Überfamilien stützt sich auf das Handbuch von Gauld und Bolton (1988).

Leider gibt es bis heute keine abgesicherte phylogenetische systematische Einteilung der Hautflügler oberhalb der Familienebene (Kasparyan 1996, Dowton et al. 1997, Whitfield 1998, Ronquist 1999, Carpenter 2000, Vilhelmsen 2001). Insbesondere die Großgliederung innerhalb der Parasitica ist nach wie vor völlig ungeklärt, und dies nach fast als 30 Jahren intensiver morphologischer und molekularbiologischer Arbeit seit den ersten Untersuchungen

von Eberhard Königsmann (1976, 1977, 1978a, b). Geklärt sind nur einige der Beziehungen innerhalb der Ordnung (Abb. 1.3.1).

Die Hymenopteren sind eine sehr alte Gruppe der holometabolen Insekten. Die ältesten fossilen Nachweise datieren 220 Millionen Jahre zurück ins Trias (Labandera und Sepkoski 1993, Hansen und Gauld 1995). Jedoch werden 300 Millionen Jahre alte Fraßspuren aus dem Karbon ebenfalls primitiven Hautflüglern zugeschrieben (Labandera und Phillips 1996, Whitfield 1998). Die nächsten Verwandten der Hyme-

nopteren unter den holometabolen Insekten sind trotz intensiver Bemühungen weiterhin unklar. Kristensen (1981, 1991) und Königsmann (1976) sahen die Mecopteroidea als die nächsten Verwandten der Hymenoptera während Rasnitsyn (1980) die Gruppe als basales Taxon allen übrigen Holometabola gegenüberstellte. Neuere Arbeiten (Whitfield 1998) konnten keine der beiden Hypothesen eindeutig belegen.

Die Abb. 1.3.1 zeigt die wichtigsten der eindeutigen oder sehr wahrscheinlichen Verwandtschaftsbeziehungen. Danach gibt es bei den Hymenopteren zwei Unterordnungen, die wahrscheinlich paraphyletischen Symphyta mit fünf Überfamilien und die monophyletischen Apocrita. Die parasitoiden Orussoidea scheinen den Apocrita am nächsten zu stehen (Whitfield 1998, Ronquist 1999).

Innerhalb der Apocrita sind die Parasitica s. str. (ohne Ichneumonoidea) wahrscheinlich monophyletisch. Die klassischen Aculeata + Ichneumonoidea bilden vermutlich ein zweites monophyletisches Taxon (Ronquist 1999, Vilhelmsen 2001). Unter den Aculeata s. str. (Chrysidoidea + den klassischen Stechimmen) scheinen die Apoidea monophyletisch zu sein, während die Chrysoidea und Vespoidea sicherlich pa-

raphyletisch sind. Die Apoidea scheinen sich aus einer Gruppe der heutigen ebenfalls paraphyletischen Sphecidae entwickelt zu haben (Ronquist 1999).

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Microhymenoptera oder Parasitica s. str. sind weiterhin völlig unklar (Whitfield 1998, Ronquist 1999). Die Abb. 1.3.2 gibt ein spekulativeres Bild der Beziehungen innerhalb der Parasitica s. str. wieder. Danach sind die Stephanoidea (Whitfield 1998) oder auch die Trigonalioidea; Carpenter und Wheeler 1999, Carpenter 2000) die Schwestergruppe aller anderen Parasitica s. str. Daneben gibt es drei Großgruppen: Evanioidea + Ceraphronoidea, Chalcidoidea + Scelionoidea und Cynipoidea + Proctotrupeoidea. Alle diese Überfamilien scheinen monophyletisch zu sein. Ihre Kombinationen sind jedoch spekulativ (Whitfield 1998). Insbesondere die Stellung der Ceraphronoidea ist umstritten.

Unbestritten ist jedoch, dass fast alle basalen Gruppen der parasitoiden Hymenopteren (Orussoidea, Ichneumonoidea, Chrysidoidea, Stephanoidea, Evanioidea, Cynipoidea, Proctotrupeoidea, Chalcidoidea und die außereuropäische Gruppe der Megalyroidea) Käferlarven, vor allem solche, die mit Holz assoziiert sind, befallen. Ausnahmen

bilden die Scelionoidea (ursprünglich wohl Ei / Larvenparasitoide), Trigonalyoidea (sie legen ihre Eier an Pflanzen ab und diese müssen dann zur weiteren Entwicklung von Lepidopteren- oder Symphytenlarven gefressen werden) und Ceraphronoidea (ursprüngliche Wirte völlig unbekannt). Weiterhin waren die ursprünglichen Apocrita sicherlich ektoparasitische Idiobionten (vergl. Kap 1.5)(Whitfield 1999).

Die genannten taxonomischen Unsicherheiten haben Einfluss auf viele ökologische Untersuchungen. Analysen von Gemeinschaftsstrukturen können in erheblichem Maße von sogenannten phylogenetischen Randbedingungen („phylogenetic constraints“, Felsenstein 2004) beeinflusst werden. Regressionsanalysen etwa setzen voraus, dass die einzelnen Datenpunkte voneinander unabhängig sind. Vergleichen wir aber Arten aus unterschiedlichen Gattungen und Familien, so sind Arten derselben Gattung oder Familie miteinander näher verwandt als Arten unterschiedlicher Gattungen oder Familien. Diese Unterschiede im Verwandtschaftsgrad könnten zu einer Verletzung der Unabhängigkeitsvoraussetzung führen (Felsenstein 2004).

Inzwischen sind Analysen, die die-

se potentiellen Einflussfaktoren über ein statistisches Verfahren eliminieren, Standard bei ökologischen Arbeiten (Frekleton 2000, Felsenstein 2004). Bei den Hymenopteren jedoch stößt die Anwendung dieser Verfahren aufgrund der Unsicherheiten bezüglich der Taxonomie, die auf allen systematischen Ebenen herrscht, auf große Schwierigkeiten.

Die vorliegende Arbeit versucht diese Unsicherheiten über einen Nullmodellansatz zu umgehen (Gotelli und Graves 1996, Gotelli 2000, 2001). Anstatt phylogenetische Randbedingungen anhand von Stammbäumen zu schätzen, werden beobachtete Muster mit Mustern verglichen, wie sie durch Zufallsstammbäume und Zufallsproben entstehen würden. Als Basis für solche Zufallsproben wurde jeweils meine Datenbank der europäischen Hymenopteren herangezogen (Ulrich 2005a und unveröff.), die biologische und morphometrische Daten von über 15000 europäischen Hautflüglerarten enthält. Abweichungen der beobachteten Muster von denen des Nullmodells deuten dann auf einen Einfluss der Phylogenese und damit auf eine Verletzung der Unabhängigkeitsvoraussetzung hin.

## 1.4 Zur Berechnung der Biomasse

Ein wichtiges Element bei allen ökologischen Analysen, insbesondere bei makroökologischen, ist die Gesamtbiomasse eines Taxons innerhalb eines Systems oder eines Areals.

Für diese Arbeit habe ich die von mir für die Hautflügler des Göttinger Buchenwaldes (Ulrich 1988, 2001a) ermittelte Regressionsgleichung verwendet. Dazu wurden von allen Hautflüglerarten 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), das sich durch eine einfache Formel errechnet

$V = \text{Länge von Thorax und Propodeum} \times \text{max. Thoraxhöhe} \times \text{max. Thoraxbreite}$

ergab sich folgende Regressionsgleichung zur Bestimmung der Körpermasse:

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

DW steht für aschefreies Trockengewicht. Mit dieser Formel wurden nachfolgend alle Biomassewerte der Hautflügler errechnet. Die Abb. 1.4.1 zeigt, dass diese Methode etwas bessere Resultate liefert als die in der Literatur üblicherweise benutzte Regression über die Körperlänge oder auch über die Länge der Hintertibia (Nicol und Mackauer 1999).

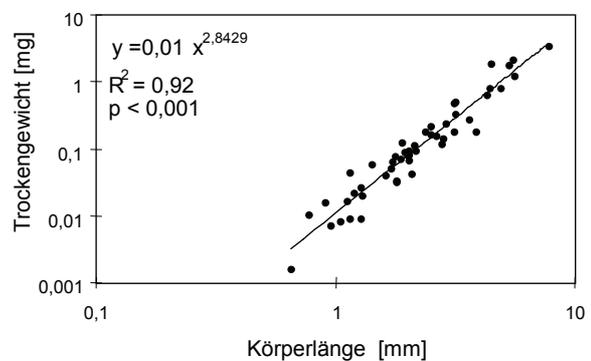
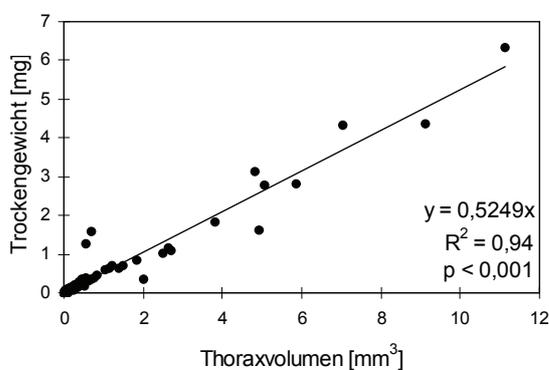


Abbildung 1.4.1: Die Berechnung des Trockengewichts über eine Regressionsgerade lässt sich sowohl über das Thoraxvolumen als auch über die Körperlänge vornehmen. Die Benutzung des Thoraxvolumens ergibt jedoch genauere Schätzwerte.

## 1.5 Eine ökologische Klassifizierung der Hautflügler

In diesem Band habe ich dieselbe Einteilung der Hautflügler beibehalten, die ich auch für die Arten des vorher untersuchten Kalkbuchenwaldes vorgenommen hatte (Ulrich 2001a) und wie sie auch weitgehend meine Datenbank der Hymenopteren Europas verwendet (Ulrich 2005a). Eine solche gleichartige Klassifizierung ist natürlich unerlässlich für jede vergleichende Bearbeitung. Diese Klassifikation gibt die Tab. 1.5.1 wieder. Sie enthält auch die entsprechenden Artenzahlen.

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. Koinobiontische Arten erlauben den Wirten eine weitere Entwicklung bis zum nächsten Entwicklungsstadium. Sie sind in der Regel Endparasitoide. Die meist ektoparasitoiden Idiobionten dagegen paralisieren oder töten ihre Wirte unmittelbar oder zumindest kurz nach dem

Anstich (Haeselbarth 1979, Askew 1980, Askew und Shaw 1986).

Die Einteilung in Parasitoidtypen und entsprechend der Wirte erfolgte überwiegend anhand von Literaturangaben, bei Ichneumoniden auch aufgrund von Angaben der jeweiligen Bestimmer.

Die Anhänge A und B 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 am Boden oder sogar im Wurzelbereich.

Eine vergleichende Diskussion der Artenzahlen erfolgt in den folgenden Kapiteln.

Tab. 1.5.1: Einteilung der Hautflügler in ökologische Gilden und Artenzahlen pro Gilde auf dem Drakenberg.

| Parasitoide      | Nichtparasitoide    |                           |                           |                         |
|------------------|---------------------|---------------------------|---------------------------|-------------------------|
|                  | Wirtsgilde          | Stratum                   | Wirtsstadium beim Anstich | Parasitoidtyp           |
| Araneida (6)     | Minierer (47)       | Laubschicht / Boden (102) | Imago (0)                 | Koinobiontisch (227)    |
| Aphindina (13)   | Galbildner (35)     | Krautschicht (186)        | Puppe (84)                | Idiobiontisch (178)     |
| Blattaria (1)    | Ektophytophage (44) | Kronenschicht (6)         | Larve (226)               | Unbekannt (50)          |
| Heteroptera (2)  | Säftesauger (30)    | Unbekannt (180)           | Ei (47)                   |                         |
| Cicadina (22)    | Saprophage (36)     |                           | Unbekannt (99)            |                         |
| Thysanoptera (1) | Mycetophage (24)    |                           |                           |                         |
| Coccina (7)      | Mycetophage (24)    |                           |                           |                         |
| Aleyrodina (3)   | Räuber (25)         |                           |                           |                         |
| Psyllina (1)     | Eier (47)           |                           |                           |                         |
| Planipennia (3)  | Parasitoide (22)    |                           |                           |                         |
| Coleoptera (36)  | Xylophage (1)       |                           |                           |                         |
| Symphyla (3)     | Unbekannt (144)     |                           |                           |                         |
| Apocrita (23)    |                     | Hibernation               | Volitinismus              |                         |
| Diptera (155)    |                     | Imago (36)                | Univoltine (37)           |                         |
| Lepidoptera (48) |                     | Larve (93)                | Bi- oder polyvoltin (125) |                         |
| Unbekannt (135)  |                     | Unbekannt (346)           | Unbekannt (313)           |                         |
|                  |                     |                           |                           | 0                       |
|                  |                     |                           |                           | Solitäre Phytophage (7) |
|                  |                     |                           |                           | Nestbauer (13)          |
|                  |                     |                           |                           | Touristen               |

## 2. Ein paar Rohdaten

### 2.1 Die Zahl der nachgewiesenen Arten

Insgesamt konnte ich in den zwei Untersuchungsjahren 475 Arten aus 27 Familien nachweisen (Tab. 2.1.1). 7084 Tiere konnten Arten zugeordnet werden. Dazu kommen noch 949 Tiere, die keiner Art oder gar Gattung eindeutig zugeordnet werden konnten, so dass das Gesamtmaterial 8033 Tiere umfasst. Die Hauptmasse der Arten, näm-

Tab. 2.1.1: Artenzahlen der auf der Drakenbergwiese gefundenen Familien, Zahl der determinierten Arten und die Gesamtzahl der Tiere, die Arten zugeordnet werden konnten.

| Familie           | Zahl der Arten | Zahl der determinierten Arten | Determinierungsgrad | Anteil an der Gesamtartenzahl | Summe der Tiere |
|-------------------|----------------|-------------------------------|---------------------|-------------------------------|-----------------|
| Aphelinidae       | 5              | 2                             | 0,40                | 1,05%                         | 85              |
| Apidae            | 3              | 0                             | 0,00                | 0,63%                         | 3               |
| Evaniidae         | 1              | 1                             | 1,00                | 0,21%                         | 2               |
| Braconidae        | 75             | 31                            | 0,41                | 15,79%                        | 582             |
| Ceraphronidae     | 24             | 0                             | 0,00                | 5,05%                         | 734             |
| Charipidae        | 6              | 2                             | 0,33                | 1,26%                         | 62              |
| Diapriidae        | 38             | 21                            | 0,55                | 8,00%                         | 414             |
| Dryinidae         | 7              | 3                             | 0,43                | 1,47%                         | 28              |
| Encyrtidae        | 22             | 0                             | 0,00                | 4,63%                         | 149             |
| Eucoilidae        | 9              | 3                             | 0,33                | 1,89%                         | 70              |
| Eulophidae        | 26             | 6                             | 0,23                | 5,47%                         | 481             |
| Eupelmidae        | 3              | 2                             | 0,67                | 0,63%                         | 5               |
| Eurytomidae       | 4              | 2                             | 0,50                | 0,84%                         | 42              |
| Formicidae        | 5              | 5                             | 1,00                | 1,05%                         | 615             |
| Ichneumonidae     | 101            | 46                            | 0,46                | 21,26%                        | 475             |
| Megaspilidae      | 13             | 4                             | 0,31                | 2,74%                         | 134             |
| Mymaridae         | 25             | 7                             | 0,28                | 5,26%                         | 857             |
| Platygasteridae   | 25             | 4                             | 0,16                | 5,26%                         | 1316            |
| Pompilidae        | 3              | 3                             | 1,00                | 0,63%                         | 22              |
| Proctotrupidae    | 13             | 13                            | 1,00                | 2,74%                         | 63              |
| Pteromalidae      | 42             | 18                            | 0,43                | 8,84%                         | 573             |
| Scelionidae       | 14             | 1                             | 0,07                | 2,95%                         | 310             |
| Sphecidae         | 2              | 2                             | 1,00                | 0,42%                         | 2               |
| Tenthredinidae    | 5              | 5                             | 1,00                | 1,05%                         | 30              |
| Torymidae         | 2              | 0                             | 0,00                | 0,42%                         | 17              |
| Trichogrammatidae | 2              | 0                             | 0,00                | 0,42%                         | 13              |
| Summe             | 475            | 181                           | 0,38                |                               | 7084            |

lich 455, stellen naturgemäß die Parasitoide. Nur 20 nichtparasitoide Arten konnte ich nachweisen. Davon stellen die Ameisen mit 5 Arten die größte Gruppe. Am häufigsten waren *Myrmica rubra* (387 Tiere), *Lasius niger* (137) und *Lasius flavus* (82). *Formica rufa* and *Lasius ruginodis* waren dagegen selten.

Erstaunlich gering erscheint auf den ersten Blick die Zahl der aculeaten Bienen und solitären Wespen. Zwei *Andrena* Arten, eine *Osmia*, und die Grabwespen *Oxybelus uniglumis* und *Spilomena troglodytes* (Sphecidae) fingen sich in den Schlupffallen. Dazu kamen die Wegwespen (Pompiliden) *Anoplius viaticus*, *Priocnemis perturbator* und *P. femoralis*.

Diese geringe Artenzahl ist nur zum Teil methodisch bedingt. Nestbauende Wespen und Bienen sind vergleichsweise selten und die Wahrscheinlichkeit, eine Falle über ein Nest zu stellen ist dementsprechend gering.

Mit andern Worten, die Probe war zu klein, um alle Arten zu fangen.

Auf der anderen Seite aber beinhalten viele traditionelle Artenlisten einen Großteil von reinen Blütenbesuchern und „Touristen“. Schlupffallen dagegen „zählen“ nur die Arten, die auch im untersuchten Areal Nester bauen und sich also fortpflanzen. Insofern ist die Zahl von 9 solitären Wespen und Bienen vielleicht gar nicht so gering.

Dagegen war ich über die geringe Zahl an Blattwespen erstaunt. Es fingen sich nur 30 Individuen der fünf Tenthredinidenarten *Rhogogaster viridis*, *Pristiphora monogyniae*, *Pachyprotasis rapae*, *Macrophya quadrimaculata* und *Allantus truncatus*. Dem entsprach auch die geringe Zahl an Blattwespenparasitoiden. Ich konnte nur *Olesicampe patellana* und *O. subcallosa* und eine Art der Gattung *Synomelix* (Ichneumonidae) nachweisen. Die Schlupfdichten dieser Arten waren allesamt deutlich unter einem Tier pro m<sup>2</sup> und Jahr.

## 2.2 Wie viele Hautflüglerarten gibt es auf der untersuchten Wiese?

Die Frage nach der Gesamtartenzahl eines Habitats oder eines ökologischen Systems ist wesentlich für die Analyse vieler ökologischer Muster. Leider gibt es jedoch keine eindeutige Antwort.

Erstens basiert jede Angabe von Artenzahlen auf Beobachtungen, also Ausschnitten aus der Gesamtheit. Die 475 ermittelten Arten des Drakenbergs basieren auf den Fängen von 20 Eklektoren, die insgesamt eine Fläche von 11m<sup>2</sup> abfingen.

Um zu ermitteln, wie viele Arten insgesamt auf der Wiese vorkamen, gibt es verschiedene Methoden. Die einfachste ist, eine Arten-Arealkurve aufzustellen und auf die Fläche der

Wiese, etwa 1 ha, zu extrapolieren. Allerdings führt eine solche Extrapolation für die Kurve in Abb. 2.2.1 zu einer völlig unrealistischen Schätzung von 35600 Arten, weil die Kurve nicht durchgängig derselben Potenzfunktion folgt.

Allerdings zeigt die Abbildung ein anderes wichtiges Kennzeichen einer Gemeinschaft, die Zahl der Arten pro Flächeneinheit, auch Artendichte genannt. Die Artendichte der Hautflügler der Drakenbergwiese ist extrem hoch und beträgt 187 Arten pro m<sup>2</sup>. Zum Vergleich, die Artendichte der ebenfalls auf der Wiese untersuchten Dipteren betrug weniger als 100 Arten pro m<sup>2</sup> (Hövmeyer 1996) und die der Hautflügler des benachbarten Kalkbuchen-

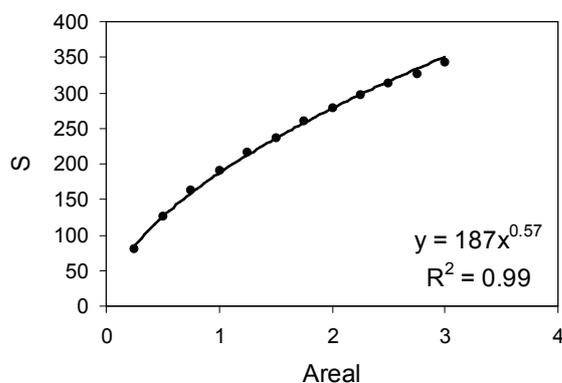


Abb. 2.2.1: Arten - Arealkurve des Draakenberges 1986. S: Zahl der gefangenen Arten, Areal in m<sup>2</sup>.

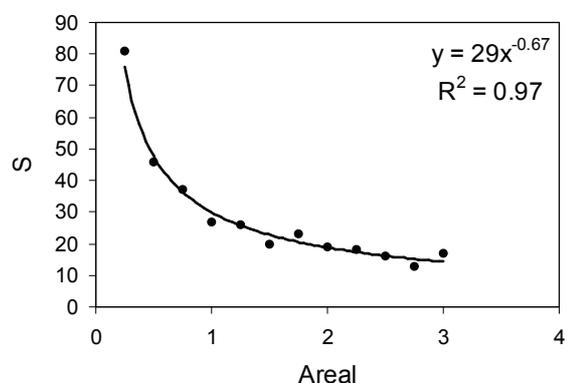


Abb. 2.2.2: Die Zahl der neu gefangenen Arten pro Eklektor 1986. S: Zahl der gefangenen Arten, Areal in m<sup>2</sup>.

waldes (Ulrich 2001a) betrug 1986 76 Arten. Andere Arthropodentaxa des Buchenwaldes hatten viel geringere Artenzahlen pro m<sup>2</sup>: Diptera 30 - 60 Arten (Hövmeyer 1992, 1999a), Lepidoptera, Araneida und andere artenreiche Taxa waren mit deutlich weniger als 30 Arten pro m<sup>2</sup> vertreten (Schaefer 1991a). Wahrscheinlich erreichen nur noch die Käfer ähnliche Werte wie die Hymenopteren. Jedoch liegen für den Drakenberg keine entsprechende Daten vor.

Die Abb. 2.2.2 gibt eine weitere Möglichkeit, Artenzahlen zu bestimmen. Die Zahl der neuen Arten pro zusätzli-

chem Eklektor sollte, wenn die Zahl der Arten endlich ist, bei einer hinreichend großen Anzahl von Eklektoren gegen Null streben. Die Gesamtfläche unter der Funktion entspricht daher der Gesamtzahl der Arten. Allerdings hat in unserem Fall die sich ergebende Funktion ( $S = 29 A^{-0,67}$ ) einen Exponenten  $> -1$ . Man kann daher die Artenzahl nicht über das Integral

$$S = 29 \int_{0,5}^{\infty} x^{-0,67} dx = 29 \left( \frac{x^{0,23}}{0,23} \right) \Big|_{0,5}^{\infty}$$

berechnen. Die numerische Lösung (Ulrich 1999)

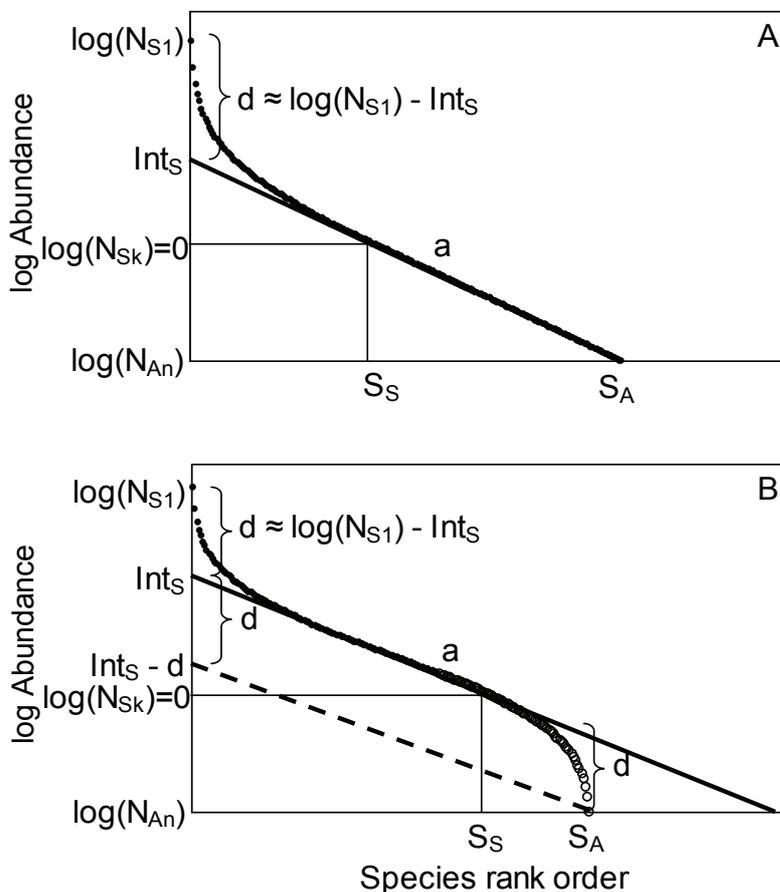


Abb. 2.2.3: Wie schätzt man obere und untere Grenzen des Artenreichtums mittels relativen Dichteverteilungen (Ulrich und Ollik 2005)? Abk: S1: Art S mit der größten Abundanz N, A: Gesamtareal, S<sub>S</sub>: Gesamtzahl der beobachteten Arten. Int: Schnittpunkt der Geraden mit der Steigung a. S<sub>A</sub>: zu schätzende Gesamtartenzahl im Areal A. N<sub>Sk</sub>: Zahl der Individuen der Art S, die mit genau einem Tier in der Probe vertreten ist (log (1) = 0).

$$S = \frac{29}{4} \left( \sum_{i=1}^k i^{-0,67} + \sum_{i=k+1}^{40000} i^{-0,67} i^{-0,67} \right) = 1664$$

ergibt ebenfalls eine deutlich zu hohe Schätzung der Gesamtartenzahl.

Wie schätzt man obere und untere mögliche Artenzahlen? Eine Möglichkeit besteht in der Ausnutzung von relativen Dichteverteilungen oder Artenrangkurven (Ulrich und Ollik 2005). Falls die relative Dichteverteilung einer Logserie folgt, lässt sich die Gesamtartenzahl  $S_A$  einfach über eine geometrische Konstruktion lösen (Abb. 2.2.3; Ulrich und Ollik 2005):

$$S_{A;\log\text{-series}} \approx \frac{Int_S + \ln(N_{A1}) - \ln(N_{S1})}{a}$$

Im Falle einer Potenzfunktion ergibt sich  $S_A$  aus

$$S_{A;\text{Power function}} \approx e^{\frac{Int_S + \ln(N_{A1}) - \ln(N_{S1})}{a}}$$

Bei einer Lognormalverteilung ist  $S_A$

$$S_{A;\lognormal} \approx \frac{2Int_S + \ln(N_{A1}) - 2\ln(N_{S1})}{a}$$

Mit diesen beiden Formeln und den entsprechenden Artenrangkurven (Abb. 2.2.3) lassen sich nun obere und untere Grenzen des Artenreichtums extrapolieren. Basierend auf den Daten des Jahres 1988 ( $N_{S1} = 332$  Tiere) ergibt sich als untere Grenze (Lognormalverteilung)

$$S \equiv \frac{2(2.23) + \ln\left(\frac{10000}{8} \cdot 332\right) - 2\ln(332)}{0.0096} \equiv 602$$

und als obere Grenze (Logserie)

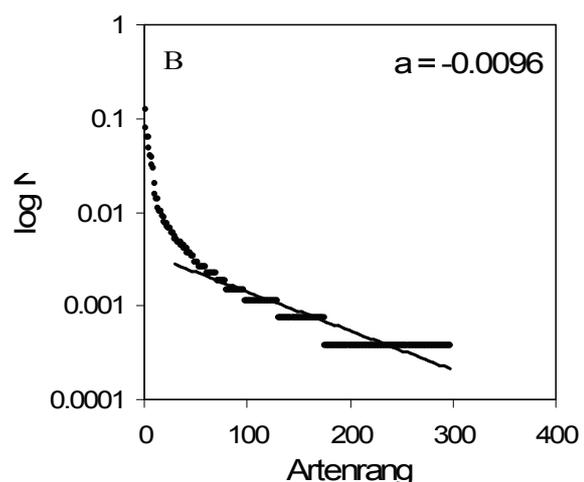
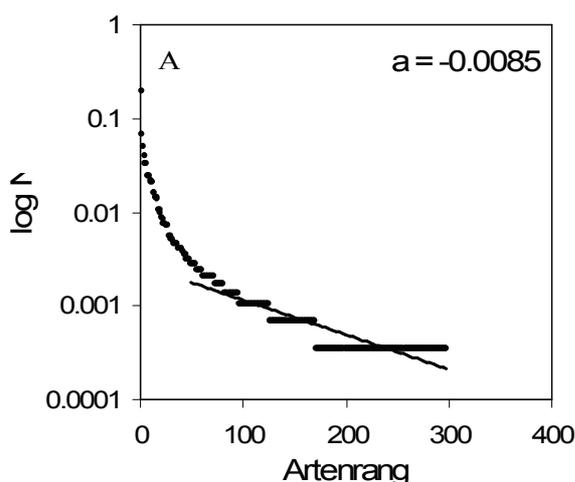


Abb. 2.2.4: Die Artenrangkurven der Hymenopteren des Drakenberges 1986 (A) und 1988 (B). Da es sich um Erhebungen handelt, beinhalten die Kurven nicht die Abundanzen aller Arten sondern nur die der nachgewiesenen. Sie folgen daher auch keinem der gängigen Modelle.

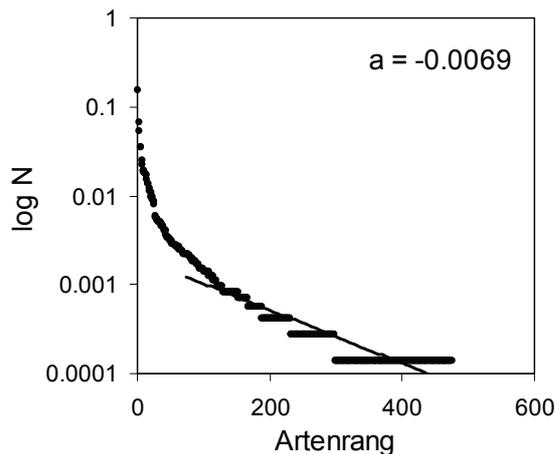


Abb. 2.2.5: Die Artenrangkurven aller Hymenopteren des Drakenberges 1986 und 1988.

$$S \equiv \frac{2.23 + \ln\left(\frac{10000}{8} \cdot 332\right) = \ln(332)}{0.0096} \equiv 975$$

Für 1986 ( $N_{S1} = 559$  Tiere) ergibt sich entsprechend  $688 < S < 1193$ .

Die Werte beider Jahre sind einander sehr ähnlich und zeigen, dass höchstwahrscheinlich in beiden Jahren weniger als die Hälfte aller Arten erfasst wurde. Für beide Jahre zusammen ergibt sich mittels der obigen Methode  $756 < S < 1475$  (Abb. 2.2.5).

Die Artenrangkurven folgen mit Sicherheit keiner Potenzfunktion, da sich sonst für beide Jahre extraordinary Artenzahlen von weit über 10000 ergäben.

Eine solche Fangsituation erschwert die Anwendung konventioneller Artenschätzer, wie sie Standardprogramme (EstimateS, ws2m) bieten. Schätzer wie Chao1 und Chao2 (Chao

und Lee 1992, Chao et al. 1992) oder die Jackknife Estimatoren (Burnham und Overton 1978, 1979) haben bei zu niedrigen Probengrößen einen stark negativen Bias und geben also zu niedrige Schätzwerte (Brose et al. 2003, Ulrich 1999, Ulrich und Ollik 2005). So ergibt der „2. order Jackknife“ für 1986 eine Artenschätzung von 338 Arten, weniger als insgesamt nachgewiesen.

Unabhängig von der Schätzmethode ergibt sich also ein enormer Artenreichtum der untersuchten Wiese. Die nachgewiesenen 475 und die geschätzten 600 bis über 1000 jährlichen Arten machen die Hymenopteren wohl zur eindeutig artenreichsten Gruppe der untersuchten Wiese.

Eine andere Frage ist, ob alle gefundenen Hymenopterenarten sich auch auf der Wiese fortpflanzten, dort also ihre Wirte oder Fraßpflanzen hatten oder dort Nester bauten. Es könnte ja auch ein erheblicher Anteil an reinen Blütenbesuchern oder „Touristen“ darunter sein. In diesem Fall würde man die tatsächliche Zahl der Arten deutlich nach unten korrigieren müssen.

391 der 475 Arten (82%) wurden mit Eklektoren gefangen, die mindestens zwei Wochen am selben Ort standen und vorher einmal geleert wurden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dies

Tab. 2.2.1: Zahl der Parasitoidarten der einzelnen Wirtstaxa, erwartete Artenzahlen nach der entsprechenden Arten - Arealcurve des benachbarten Göttinger Kalkbuchenwaldes (Ulrich 2001a) und die entsprechenden Artenzahlen in diesem Wald 1982. Ich habe 1982 als Vergleichswert genommen, da mit 12 m<sup>2</sup> eine ähnliche Fläche wie auf dem Drakenberg abgefangen wurde.

| Parasitoide von | Drakenberg: Zahl der auf 11m <sup>2</sup> nachgewiesenen Arten | Erwartete Artenzahl nach der Arten - Arealcurve des benachbarten Göttinger Waldes | Verhältnis erwartet zu nachgewiesen | Göttinger Wald 1982: Artenzahl auf 12 m <sup>2</sup> Waldboden |
|-----------------|--|---|-------------------------------------|--|
| Arachnida       | 6  | -   | -                                   | 2  |
| Blattaria       | 1  | -   | -                                   | 0  |
| Heteroptera     | 2  | -   | -                                   | 1  |
| Aphidina        | 13   | 4   | 0,31                                | 7  |
| Cicadina        | 22   | 5   | 0,23                                | 6  |
| Coccina         | 7  | -   | -                                   | 3  |
| Aleyrodina      | 0  | -   | -                                   | 3  |
| Psocoptera      | 0  | -   | -                                   | 1  |
| Thysanoptera    | 1  | -   | -                                   | 1  |
| Planipennia     | 3  | -   | -                                   | 6  |
| Coleoptera      | 36   | 23  | 0,64                                | 21   |
| Symphyta        | 3  | -   | -                                   | 4  |
| Apocrita        | 23   | 9   | 0,39                                | 8  |
| Diptera         | 155  | 79  | 0,51                                | 75   |
| Lepidoptera     | 48   | 30  | 0,63                                | 34   |
| Wirt unbekannt  | 135  | 33  | 0,24                                | 32   |
| <b>Summe</b>    | <b>455</b>   | <b>201</b>  | <b>0,44</b>                         | <b>204</b>   |

Tab. 2.2.2: Dieselbe Tabelle wie oben für die Zahl der Parasitoidarten der einzelnen Wirtsgilden.

| Parasitoide von | Drakenberg: Zahl der auf 11m <sup>2</sup> nachgewiesenen Arten | Erwartete Artenzahl nach der Arten - Arealcurve des benachbarten Göttinger Waldes | Verhältnis erwartet zu nachgewiesen | Göttinger Wald 1982: Artenzahl auf 12 m <sup>2</sup> Waldboden |
|-----------------|--|---|-------------------------------------|--|
| Minierern       | 47   | 23  | 0,49                                | 24   |
| Galbildnern     | 35   | 27  | 0,77                                | 26   |
| Ektophytophagen | 44   | 25  | 0,57                                | 27   |
| Säfteaugern     | 30   | 12  | 0,40                                | 18   |
| Saprophagen     | 36   | 22  | 0,61                                | 17   |
| Mycetophagen    | 24   | 18  | 0,75                                | 19   |
| Prädatoren      | 25   | 20  | 0,80                                | 17   |
| Eiern           | 47   | 15  | 0,32                                | 16   |
| Parasitoiden    | 22   | 8   | 0,36                                | 7  |
| Xylophagen      | 1  | -   | -                                   | -  |
| Gilde unbekannt | 144  | 34  | 0,24                                | 33   |
| <b>Summe</b>    | <b>455</b>   | <b>201</b>  | <b>0,44</b>                         | <b>204</b>   |

Arten sind, die tatsächlich unter den Eklektoren geschlüpft waren. Damit verbleiben 84 mögliche ‚Touristen‘. Allerdings sind darunter keine Arten, die eindeutig nicht zum Habitat Wiese passen, etwa reine Waldbewohner oder an feuchte Habitate gebundene Arten (soweit sich dies bei den geringen Kenntnisse über Habitatspezifitäten bei Parasitoiden sagen lässt). Mit anderen Worten, alle nachgewiesenen Arten könnten auf der Wiese vorkommen. Ich vermute daher, dass ich mit den Fallen nur sehr wenige reine Blütenbesucher oder vorüber fliegende Hymenopterenarten gefangen habe. Deshalb werden im Folgenden alle Arten in die Analyse miteinbezogen.

455 Arten gehörten zu den Parasitoiden. Damit stellt sich die Frage, welche Parasitoidgruppen für diesen enormen Artenreichtum im wesentlichen verantwortlich waren. Die artenreichste Gilde waren mit 155 nachgewiesenen Arten die Parasitoide von Dipteren (Tab. 2.2.1). Mit weitem Abstand folgen Parasitoide von Schmetterlingen, Käfern und Homopteren. Allerdings waren von 135 Arten die Wirtstaxa unbekannt. Zum Vergleich gibt Tab. 2.2.1 auch die auf einer vergleichbaren Fläche des Göttinger Waldes gefundenen und die anhand der dortigen Arten-Arealkurve

Tab. 2.2.3: Vergleich der Steigungen der Arten - Arealkurven von Drakenberg (Fänge von 1986) und Buchenwald (Ulrich 2001a) für die wichtigsten Wirtsgilden.

| Parasitoide von  | Steigung   |            |
|------------------|------------|------------|
|                  | Drakenberg | Buchenwald |
| Minierern        | 0,64       | 0,46       |
| Gallbildnern     | 0,57       | 0,34       |
| Ektophytophagen  | 0,68       | 0,54       |
| Saprophagen      | 0,67       | 0,37       |
| Mycetophagen     | 0,67       | 0,74       |
| Eiparasitoide    | 0,55       | 0,32       |
| Alle Parasitoide | 0,57       | 0,43       |

erwarteten Artenzahlen. Es ergibt sich, dass mit Ausnahme der Blattwespenparasitoide alle Gilden des Drakenberges artenreicher waren als im Wald. Insgesamt konnte ich auf der Wiese doppelt so viele Arten nachweisen, wie sie auf einer entsprechenden Fläche im Wald zu erwarten gewesen wäre.

Ein sehr ähnliches Bild ergab sich bei den Wirtsgilden (Tab. 2.2.2). Am artenreichsten waren die Parasitoide von Minierern und die Eiparasitoide mit jeweils 47 nachgewiesenen Arten. Etwas artenärmer waren die Parasitoide von Ektophytophagen, Säftesaugern und Gallbildnern.

Interessant ist der hohe Anteil an Eiparasitoiden. 47 Arten sind mehr als dreimal so viel wie sie auf der vergleich-

Tab. 2.2.4 Ein Vergleich der Artenzahlen aus Studien über Hymenopteren in offenen sandigen Biotopen.

| Habitat  | Parasitoid Taxon                 | Autor                  | Zahl der Arten | Zahl der nachgewiesenen Arten des Drakenbergs |
|--|----------------------------------|------------------------|----------------|---|
| Insel Memmert<br>(Dünen mit einer gemischten Vegetation) | Ichneumonid Parasitoiden von     | Horstmann 1988         |                |   |
|  | Arachnida                        |                        | 15             | 5   |
|  | Planipennia                      |                        | 5              | 2   |
|  | Coleoptera                       |                        | 13             | 3   |
|  | Nematocera                       |                        | 38             | 9   |
|  | Brachycera                       |                        | 51             | 22  |
|  | Lepidoptera                      |                        | 132            | 26  |
|  | Terebrantes                      |                        | 17             | 15  |
|  | Symphyta                         |                        | 15             | 3   |
|  | Alle Ichneumonidae               |                        | 323            | 102   |
|  | Eulophidae                       | Vidal 1988             | 81             | 25  |
| Insel Mellum<br>(Dünen mit einer gemischten Vegetation)  | Ichneumonid Parasitoiden von     | Horstmann 1988         |                |   |
|  | Arachnida                        |                        | 18             | 5   |
|  | Planipennia                      |                        | 6              | 2   |
|  | Coleoptera                       |                        | 15             | 3   |
|  | Nematocera                       |                        | 36             | 9   |
|  | Brachycera                       |                        | 56             | 22  |
|  | Lepidoptera                      |                        | 125            | 26  |
|  | Terebrantes                      |                        | 15             | 15  |
|  | Symphyta                         |                        | 13             | 3   |
|  | alle Ichneumonidae               |                        | 320            | 102   |
|  | Eulophidae                       | Vidal 1988             | 94             | 25  |
| Whiteford Burrows<br>(Martime Sanddünen)                 |                                  | Copland und Askew 1977 |                |   |
|  | Pteromalidae                     |                        | 87             | 45  |
|  | Eulophidae                       |                        | 54             | 25  |
|  | Encyrtidae                       |                        | 30             | 21  |
|  | Eurytomidae                      |                        | 14             | 4   |
|  | Torymidae                        |                        | 13             | 2   |
|  | Chalcidoidea<br>(ohne Mymaridae) |                        | 212            | 108   |
|  | Mymaridae                        |                        | -              | 24  |

baren Fläche im Buchenwald zu erwarten waren. Dagegen waren die Parasitoiden von pilzfressenden Insektenlarven und von Prädatoren nur wenig artenreicher als im Wald.

Solche Vergleiche von absoluten Artenzahlen sind natürlich nur für das untersuchte Areal gültig. Die Zahlen der

Tab. 2.2.1 und 2.2.2 bedeuten nicht, dass auf der Wiese insgesamt mehr als doppelt so viele Hautflüglerarten existierten als in einem ha Wald. Dazu müssten auch die Arten-Arealkurven beider Biotope identische Steigungen aufweisen. Überraschenderweise zeigt sich jedoch, dass die Wiese nicht nur

höhere Artendichten hatte, sondern dass auch die Arten-Arealkurven zumindest zu Beginn (bei kleinen Arealen) deutlich stärker ansteigen (Tab. 2.2.3). Eine Ausnahme hiervon sind nur die Parasitoide von Mycetophagen. Dieses Ergebnis weist sehr stark darauf hin, dass auch die Wiese als Ganzes erheblich artenreicher ist als ein Waldstück vergleichbarer Größe. Allerdings bleibt die Möglichkeit, dass die Arten - Areal-kurve der Wiese schneller einen asymptotischen Verlauf einnimmt als die des Waldes. Meine Daten geben darauf jedoch keinen Hinweis.

Mangels vergleichbarer Arbeiten aus anderen offenen Biotopen ist es schwer die vorliegenden Ergebnisse einzuordnen. Ich habe deshalb in Tab.

2.2.4 publizierte Artenzahlen von drei Sanddünenhabitaten aufgelistet. Der Vergleich mit meinen Daten zeigt, dass der Artenreichtum des Drakenberges keinesfalls ungewöhnlich ist. Im Gegenteil, in allen drei Dünenbiotopen wurden deutlich mehr Ichneumoniden und Chalcidoiden nachgewiesen als auf der Wiese. Dies zeigt noch einmal, dass die zwei Untersuchungsjahre der vorliegenden Studie und die benutzte Zahl der Fallen zu niedrig sind, um einen repräsentativen Querschnitt der Hymenopterenfauna zu erfassen. Die Tab. 2.2.4 bestätigt also die Artenschätzungen der vorangegangenen Seiten. Unter der Annahme, dass die Ichneumoniden etwa ein Drittel der Gesamtartenzahl ausmachen, ergibt sich aus Tab. 2.2.4 wieder-

## 2.3 Die Zahl der Hautflüglerarten auf der untersuchten Wiese im Verhältnis zum regionalen Artenpool

In Europa gibt es zwischen 20000 und 25000 Hymenopterenarten (Ulrich 1999g, 2001a). Die vorliegende aktualisierte Kompilation der beschriebenen

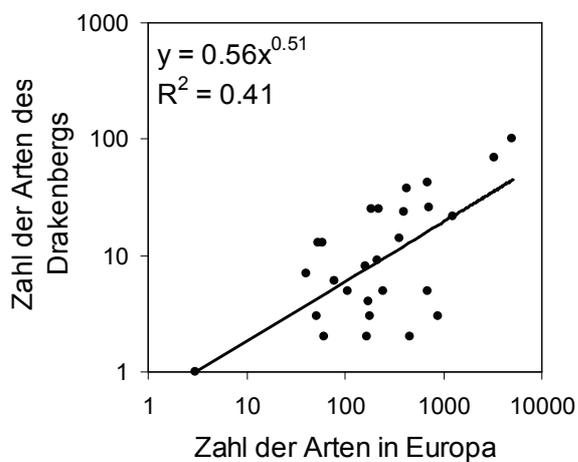


Abbildung 2.3.1: Die Zahl der Parasitoidarten des Drakenberges im Verhältnis zur europäischen Fauna gruppiert nach der Hautflüglerfamilie.

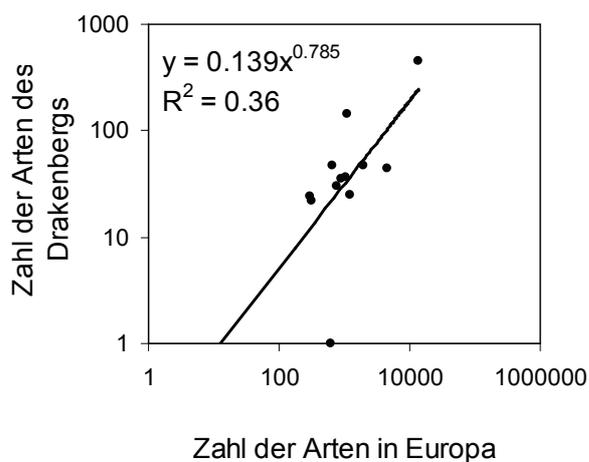


Abbildung 2.3.2: Die Zahl der Parasitoidarten des Drakenberges im Verhältnis zur europäischen Fauna gruppiert nach der Wirtsgilde.

europäischen Arten lässt auf etwa 17000 bis 18000 beschriebene europäische Arten schließen (Tab. 2.3.1). Die Zahl ist um etwa 1500 höher als die in Ulrich (1999g und 2001a) angegebene Artenzahl von 16000. Der Grund für diesen Unterschied liegt zum Einen in der revidierten Zahl an Ichneumoniden, die in der vorherigen Version mit knapp 4000 angegeben wurde. Eine neuere Kompilation von Horstmann (2002, und mündl.) lässt auf deutlich mehr beschriebene (wenn auch nicht notwendigerweise revidierte) Ichneumonidenarten schließen. Zweitens habe ich in der vorliegende Tabelle 1200 Encyrtidenar-

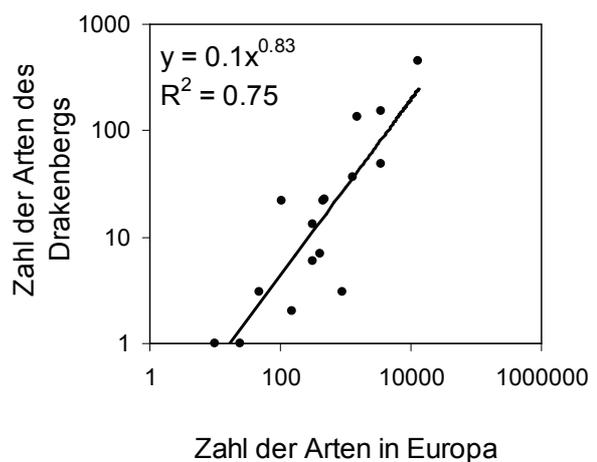


Abbildung 2.3.3: Die Zahl der Parasitoidarten des Drakenberges im Verhältnis zur europäischen Fauna gruppiert nach dem Wirtstaxon.

Tabelle 2.3.1: Aktualisierte Liste der beschriebenen und erwarteten Artenzahlen der Hymenoptera in Europa (Ulrich 2001a). Die Zahl der beschriebenen Arten entstam-

| Superfamilie    | Familie           | Zahl der beschriebenen Arten in Europa | Erwartete europäische Artenzahl | Superfamilie     | Familie         | Zahl der beschriebenen Arten in Europa | Erwartete europäische Artenzahl |
|-----------------|-------------------|--|---------------------------------|------------------|-----------------|--|---------------------------------|
| Cephoidea       | Cepidae           | 30                                     |                                 | Proctotrupeoidea | Diapriidae      | 530                                    |                                 |
| Megalodontoidea | Megalodontidae    | 10                                     |                                 |                  | Heloridae       | 4                                      |                                 |
|                 | Pamphiliidae      | 40                                     |                                 |                  | Platygasteridae | 250                                    |                                 |
| Orussoidea      | Orussidae         | 1                                      |                                 |                  | Scelionidae     | 360                                    |                                 |
| Siricoidea      | Siricidae         | 15                                     |                                 |                  | Proctotrupidae  | 55                                     |                                 |
|                 | Xiphydriidae      | 6                                      |                                 | Summe            |                 | 1 200                                  | 1 500                           |
| Tenthredinoidea | Argidae           | 40                                     |                                 | Ceraphronoidea   | Ceraphronidae   | 210                                    |                                 |
|                 | Blasticotomidae   | 1                                      |                                 |                  | Megaspilidae    | 110                                    |                                 |
|                 | Cimbicidae        | 40                                     |                                 | Summe            |                 | 320                                    | 400                             |
|                 | Diprionidae       | 20                                     |                                 | Chrysoidea       | Bethylidae      | 60                                     |                                 |
|                 | Tenthredinidae    | 700                                    | 850                             |                  | Dryinidae       | 40                                     |                                 |
| Xyloidea        | Xyelidae          | 6                                      |                                 |                  | Embolemidae     | 2                                      |                                 |
| Summe Symphyta  |                   | 910                                    | 1 100                           |                  | Chrysididae     | 100                                    |                                 |
| Evanoidea       | Aulacidae         | 10                                     |                                 |                  | Cleptidae       | 15                                     |                                 |
|                 | Evaniidae         | 3                                      |                                 | Summe            | Apterogynidae   | 2                                      | 250                             |
|                 | Gasteruptionidae  | 15                                     |                                 | Vespoidea        | Mutillidae      | 40                                     |                                 |
| Summe           |                   | 30                                     | 30                              |                  | Myrmosidae      | 3                                      |                                 |
| Trigonalyoidea  | Trigonalyidae     | 1                                      | 1                               |                  | Formicidae      | 250                                    |                                 |
| Stephanoidea    | Stephanidae       | 3                                      | 3                               |                  | Sapygidae       | 6                                      | 10                              |
| Ichneumonidea   | Aphidiidae        | 180                                    |                                 |                  | Scollidae       | 15                                     |                                 |
|                 | Braconidae        | 3 300                                  |                                 |                  | Metochidae      | 1                                      |                                 |
|                 | Ichneumonidae     | 5 000                                  |                                 |                  | Tiphidae        | 20                                     |                                 |
|                 | Paxylomatidae     | 6                                      |                                 |                  | Vespidae        | 35                                     | 40                              |
| Summe           |                   | 8 490                                  | 10 000                          |                  | Ceropalidae     | 7                                      |                                 |
| Chalcidoidea    | Agaonidae         | 2                                      |                                 | Summe            | Pompilidae      | 230                                    |                                 |
|                 | Aphelinidae       | 110                                    |                                 |                  | Eumenidae       | 240                                    | 250                             |
|                 | Chalcididae       | 50                                     |                                 |                  | Masaridae       | 1                                      |                                 |
|                 | Elasmidae         | 15                                     |                                 | Summe            |                 | 850                                    | 900                             |
|                 | Encyrtidae        | 1200                                   |                                 | Apoidea          | Apidae          | 1100                                   | 2000                            |
|                 | Eucharitidae      | 7                                      |                                 |                  | Sphecidae       | 460                                    |                                 |
|                 | Eulophidae        | 750                                    |                                 | Summe            |                 | 1 560                                  | 2 500                           |
|                 | Eupelmidae        | 55                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Eurytomidae       | 180                                    |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Leucospidae       | 5                                      |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Mymaridae         | 190                                    |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Mymaromatidae     | 1                                      |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Ormyridae         | 12                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Perilampidae      | 30                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Pteromalidae      | 750                                    |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Signiphoridae     | 6                                      |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Tetracampidae     | 12                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Torymidae         | 175                                    |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Trichogrammatidae | 70                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
| Summe           |                   | 3 620                                  | 4000                            |                  |                 |  |                                 |
| Cynipoidea      | Anacharitidae     | 20                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Aspiceridae       | 30                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Charipidae        | 80                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Cynipidae         | 270                                    |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Eucoilidae        | 210                                    |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Figitidae         | 40                                     |                                 |                  |                 |  |                                 |
|                 | Iballidae         | 4                                      |                                 |                  |                 |  |                                 |
| Summe           |                   | 660                                    | 700                             | Hymenoptera      |                 | 17 880                                 | 21 000                          |

men der Kataloge von Dalla Torre und Kieffer (1910; Cynipoidea), Noskiewicz (1936, Colletes), Mercet (1921; Encyrtidae), Erdös (1955, 1959, 1969; Chalcidoidea), De Beaumont (1964; Sphecidae), Muche (1968-1970, 1974; Tenthredinidae; 1977; Argidae), Graham (1969; Pteromalidae), Wolf (1972; Pompilidae), Fischer (1973; Opiinae), Kloet & Hincks (1978; Hymenoptera), Tobias et al. (1978; Aculeata), Tryaptsyn (1978, 1989 Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Ceraphronoidea, Bethyloidea), Townes & Townes (1981; Proctotrupidae), Kozlov und Kononowa (1990, Scelionidae), Kasparjan et. al. (1981, 1990; Ichneumonidae), Tobias (1983, 1986a, b; Symphyta, Trigonalioidea, Stephanoidea, Evanioidea, Braconidae), Graham (1987, 1991; Tetrastichinae), Boucek (1988; Chalcidoidea), 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.

ten anstelle von etwa 630 in der vorigen Kompilation aufgenommen. Dieser Unterschied folgt aus der Mitberücksichtigung aller kasachischen Arten, wie sie in der Arbeit von Tryapitsyn (1989) aufgelistet sind und die potenziell auch in Europa vorkommen könnten. In der aktualisierten Datenbank über Körpergrößenverteilungen der europäischen Hy-

menopteren dagegen sind etwas mehr als 15000 sichere Arten enthalten (Ulrich 2005a). Somit lassen sich die Zahl der Arten und auch die Artenzusammensetzung der Fauna des Drakenberges mit der des kontinentalen Artenpools (Eriksson 1993, Dupre 2000) vergleichen.

Zunächst einmal scheint es weder bei einem Vergleich der Familien noch der Wirtstaxa order -gilden eine lineare Beziehung zwischen der geschätzten Zahl der Arten in Europa und der des Drakenberges zu geben. Die Abb. 2.3.1, 2.3.2 und 2.3.3 zeigen nur relativ schwache Korrelationen zwischen beiden Variablen. Die Steigungen der Regressionen von 0,51 (Familien), 0,785 (Wirtstaxa) und 0,83 (Gilden) sind deutlich unter 1 und scheinen darauf hinzuweisen, dass artenreichere Taxa oder Gilden auf der Wiese eher unterrepräsentiert waren.

Allerdings treffen wir hier erstmals

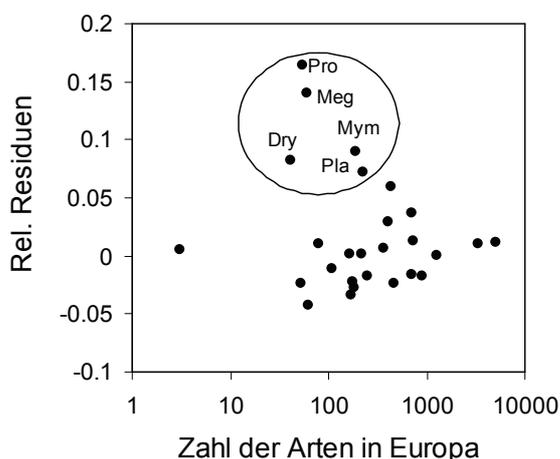


Abb. 2.3.4: Relative Residuen (Residuen / europäische Artenzahl) der Abb. 2.3.1 in Abhängigkeit von der europäischen Artenzahl. Fünf Familien sind auf der Wiese deutlich überrepräsentiert: Pro: Proctotrupidae, Meg: Megaspilidae, Dry: Dryinidae, Mym: Mymaridae, Pla: Platygasteridae

auf das Problem des Regressionstyps. Die klassischen Modell I Regressionen minimieren die Residuen der abhängigen Variable  $y$  und nehmen die unabhängige Variable  $x$  als fehlerfrei an. In unseren Fällen jedoch scheint eine solche Annahme als nicht gerechtfertigt. Weder lässt sich eindeutig zwischen abhängiger und unabhängiger Variable unterscheiden noch kann man die Variable  $x$  als residuenlos ansehen. Daher scheint die Verwendung einer Modell II Regression angezeigt. Diese minimieren gleichzeitig Teile der  $x$  und  $y$  Residuen. Aufgrund der einfacheren Berechnung (Ulrich 2004d) wird im Folgenden die ‚reduced major axis‘ Regression verwendet, die sich als Quotient aus klassischer Modell I Steigung  $a$  und dem Betrag des Korrelationskoeffizienten  $r$  ergeben:  $a_{RMA} = a_{klassisch} / |r|$ .

Die Modell II (RMA) Steigungen der Abb. 2.3.1, 2.3.2 und 2.3.3 sind demnach 0,80 (Familien), 1,31 (Wirtstaxa) und 0,96 (Gilden). Sie schwanken daher um den theoretisch zu erwartenden Wert von 1, das heißt um eine lineare Proportionalität zwischen regionaler und lokaler Artenzahl. Mit andere Worten, einfache Artenzahlvergleiche deuten hinsichtlich der Wirtstaxa und -gilden nicht auf eine selektive Artenzusammensetzung des Drakenberges hin.

Im Mittel konnte ich auf der Wiese 2.9% der europäischen Hymenopterenfauna nachweisen. Betrachtet man jedoch die geschätzten Artenzahlen, so dürfte die

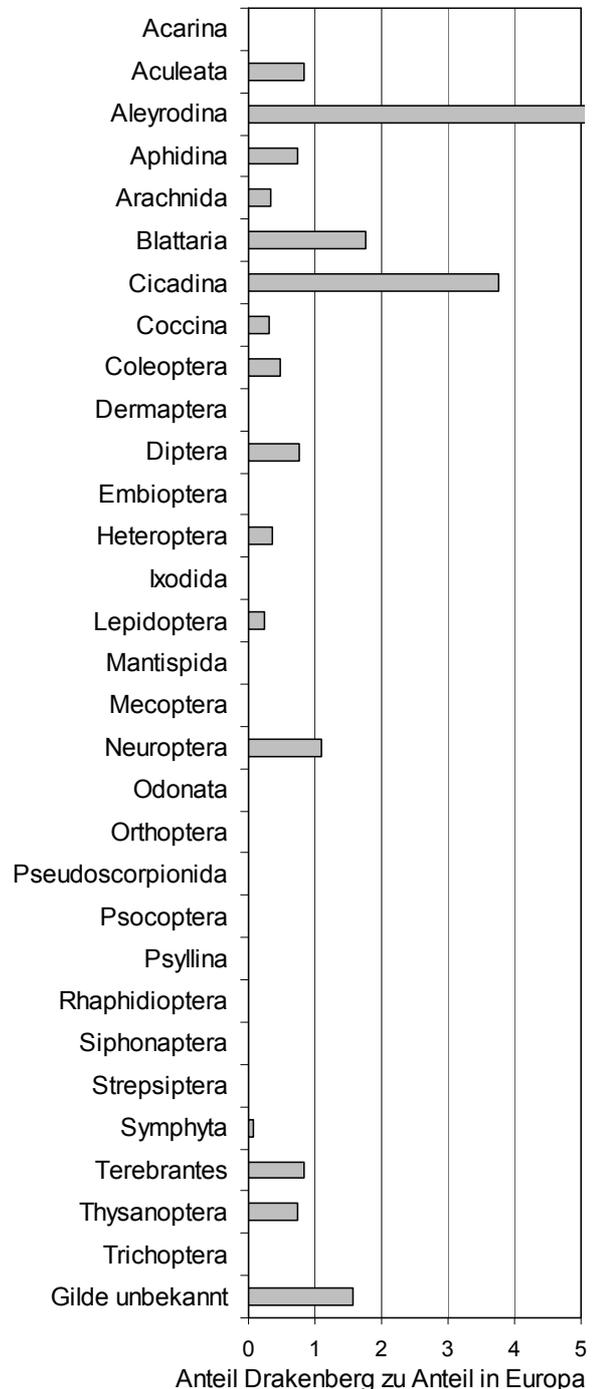


Abbildung 2.3.5: Der Anteil einzelner Wirtstaxa an der Gesamtf fauna (Artenzahl / Gesamtzahl der Arten) im Verhältnis zu ihren Anteilen an der gesamten mitteleuropäischen Fauna.

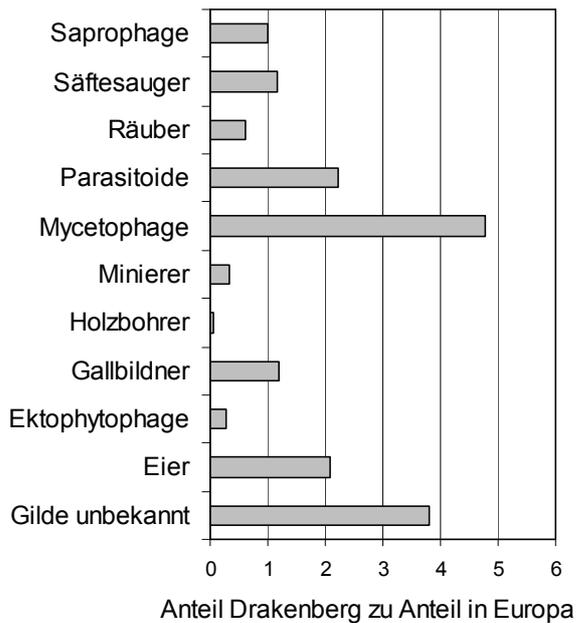


Abbildung 2.3.6: Der Anteil einzelner Wirtsgilden an der Gesamtfaua (Artenzahl / Gesamtzahl der Arten) im Verhältnis zu ihren Anteilen an der gesamten mitteleuropäischen Fauna.

Wiese wohl pro Jahr etwa 1000 / 20000 = 5% des regionalen europäischen Artenpools beherbergen.

Interessant ist, welche Parasitoidfamilien fehlten. Unter den artenreichen Familien mit über 50 Arten in Europa konnte ich keine Bethyriden (sie befallen als Idiobionten Käferlarven), Chalcididae (ebenfalls meist Idiobionten), Chrysididae (idiobiontische Ektoparasitoide), Cynipidae (befallen als Koinobionten meist Gallbildner oder induzieren selbst Gallen) und Eumeniden (Nestbauer, Idiobionten) nachweisen.

Die hohe Zahl an Idiobionten in dieser Liste scheint auf den ersten Blick

anzudeuten, dass die Wiese weniger solcher Arten enthielt, als es nach dem europäischen Artenpool zu erwarten war. Dies war jedoch nicht der Fall. Meine Datenbank der europäischen Hymenopteren enthält 4331 idiobiontische Parasitoidarten und 8249 Koinobionten. Auf der Drakenbergwiese konnte ich 178 Idiobionten und 227 Koinobionten nachweisen. Ein 4-Felder  $\chi^2$  Test deutet auf eine signifikant höhere Zahl an Idiobionten auf der Wiese hin ( $\chi^2 = 15,3$ ;  $p(\chi^2) < 0,001$ ). Von 50 Parasitoidarten war der Typ unbekannt. Selbst wenn alle diese Arten Koinobionten wären, würde sich immer noch ein signifikantes Übergewicht der Idiobionten auf der Wiese ergeben ( $\chi^2 = 4,07$ ;  $p(\chi^2) = 0,04$ ).

Eine Analyse der Residuen in Abb. 2.3.1 zeigt, dass einige Familien auf der Wiese deutlich überrepräsentiert waren, die Proctotrupidae, Megaspilidae, Dryinidae, Mymaridae und Platygastriidae (Abb. 2.3.4). Dies liegt bei den Platygastriiden, Dryiniden und Mymariden sicher an der hohen Zahl der Wirtsarten (Gallbildner und Säftesauger bzw. ihre Eier). Die Proctotrupiden waren auf der Wiese vor allem durch Arten der Gattung *Exallonyx* vertreten, die allesamt wohl Staphylinidenlarven befallen (Ulrich 2004a). Proctotrupiden erreichen auch in anderen Habitaten hohe

Artenzahlen bei einem vergleichsweise geringen regionalen Artenpool. In Europa gibt es etwa 55 Arten (Tab. 2.3.1) und in den meisten Untersuchungen wurden zwischen 10 und 20 lokale Arten, also 20% bis 40% des regionalen Artenpools festgestellt (Ulrich 1988, 2001a, Hilpert 1989). Die wahrscheinlichste Erklärung für diese hohe lokale Artenzahl ist, dass Proctotrupiden relativ habitatunspezifisch sind und ein eher weites Wirtsspektrum haben. Allerdings muss hinzugefügt werden, dass von keiner Proctotrupidenart das gesamte Wirtsspektrum bekannt ist.

Die Abb. 2.3.5 zeigt eine Analyse der Drakenbergfauna anhand des Wirtstaxons. Deutlich mehr Arten als erwartet stellten die Parasitoide der säf-

tesaugenden Aleyrodina und Cicadina, während die ebenfalls pflanzensaftsaugenden Blattläuse und Coccina eher unterrepräsentiert waren. Überraschend artenarm waren die Schmetterlings- und Blattwespenparasitoide, aber auch Arten, die Wanzen, Spinnen und Käfer befallen.

Die Abb. 2.3.6 zeigt eine ähnliche Aufschlüsselung anhand der Wirtsgilde. Sie zeigt einen sehr hohen Anteil an Ei-parasitoiden (meist Mymaridae) und Parasitoiden von mycetophagen Dipterenlarven (meist Sciariden und Mycetophiliden). Auch in diesem Fall scheint die relativ geringe Habitat- und Wirtsspezifität der Parasitoide ausschlaggebend für die hohe lokale Diversität zu sein.

## 2.4 Artenzahlen pro Gattung

Sind die Arten des Drakenberges eine Zufallsauswahl aus dem regionalen Artenpool oder gibt es eine spezifische Auswahl an Gattungen und Arten? Diese Frage scheint auf den ersten Blick eine eindeutige Antwort zu haben: natürlich! Schließlich haben auch Hautflügler habitatspezifische Anpassungen. Thermophile Arten, Parasitoide von Wirten der Krautschicht (Minierern oder Gallbildnern) und wirtsspezifische Parasitoide etwa von Zikaden oder Blattläusen sollten in dem offenen Biotop Wiese häufiger vertreten sein als etwa in

einem Wald oder einer Ackerlandschaft.

Die Ergebnisse des vorigen Kapitels jedoch lassen an dieser Hypothese gewisse Zweifel aufkommen. Die mehr oder weniger linearen Regressionen zwischen lokaler und regionaler Artenzahl der Parasitoide der einzelnen Wirtstaxa und -gilden scheinen eher auf eine Artzusammensetzung hinzudeuten, die dem des Pools proportional ist. Allerdings mit der Einschränkung, dass artenreiche Taxa auf der Wiese unterrepräsentiert waren, unabhängig von der Biologie dieser Arten. Damit wären

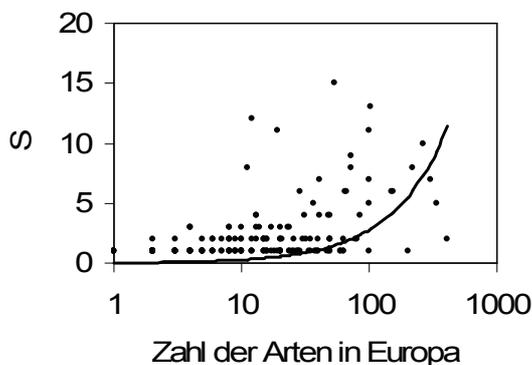


Abb. 2.4.1: Die Artenzahlen pro Gattung des Drakenbergs in Beziehung zur europäischen Zahl der Arten. Jeder Datenpunkt repräsentiert eine der auf der Wiese vorkommenden Gattungen. Die Regressionslinie entspricht der erwarteten Beziehung aufgrund einer Zufallsauswahl der Arten. Sie wurde anhand von 100 Zufallsproben von 475 Arten aus dem regionalen Pool ermittelt.

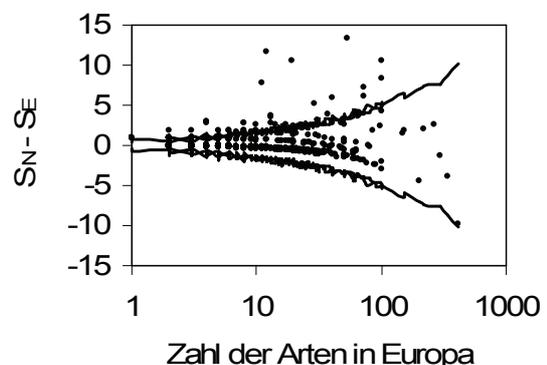


Abb. 2.4.2: Nachgewiesene (SN) - erwartete (SE) Artenzahlen pro Gattung des Drakenbergs in Beziehung zur europäischen Zahl der Arten. Jeder Datenpunkt repräsentiert eine der auf der Wiese vorkommenden Gattungen. Die durchgezogenen Linien entsprechen den 99% Konfidenzintervallen, wie sie anhand von 100 Zufallsproben von 475 Arten aus dem europäischen Artenpool ermittelt wurden.

lokale Besonderheiten eher von untergeordneter Bedeutung. Es scheint also angebracht, lokale und regionale Artenzahlen genauer zu betrachten.

Zunächst einmal gilt es zu analysieren, ob nahe verwandte Arten auf der Wiese häufiger gemeinsam vorkamen als es aufgrund des Artenpools zu erwarten war. Ein solche Analyse setzt eine hinreichend genaue Kenntnis der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Hymenoptera voraus. Die Abb. 1.3.1 jedoch machte deutlich, wie wenig wir immer noch über die Phylogenese der Hymenopteren und die Verwandtschaftsbeziehungen selbst der Überfamilien wissen.

Eine Methode, auch ohne Kenntnis der phylogenetischen Beziehungen selektive Artenkombinationen zu ermit-

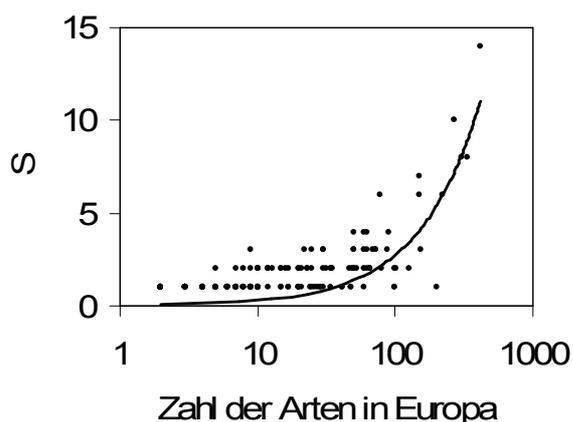


Abb. 2.4.3: Die Artenzahlen pro Gattung einer Zufallsauswahl von 475 Arten der europäischen Fauna in Beziehung zur europäischen Zahl der Arten. Jeder Datenpunkt repräsentiert eine Gattung. Die Regressionslinie entspricht der in Abb. 2.4.1.

teln besteht jedoch in dem Vergleich der Artenzahlen pro Gattungen (dem Arten pro Gattungs-Verhältnis;  $S / G$  Verhältnis) mit dem, wie er bei einer Zufallsauswahl aus dem Artenpool zu erwarten wäre. Diese Methode wurde von Elton (1946) und Williams (1947) in die Ökologie eingeführt, um lokale Besonderheiten in der Artenzusammensetzung und Konkurrenzeffekte zu identifizieren. Durch den Vergleich mit geeigneten Nullmodellen (Gotelli und Graves 1996) konnten die meisten neuere Arbeiten deutliche Abweichungen von dem durch das Nullmodell erwarteten  $S / G$  Verhältnis nachweisen, wobei lokale Gemeinschaften häufig erhöhte Werte aufweisen (Simberloff 1970, Gotelli und Graves 1996), das heißt, Arten derselben Gattungen kommen häufiger gemeinsam vor als dies per Zufall zu erwarten wäre.

Die Abb. 2.4.1 deutet für den Drakenberg ein ähnliches Muster an. Die Wiese enthielt mehr Arten pro Gattung als es per Zufall zu erwarten war. Tatsächlich war das mittlere  $S / G$  Verhältnis des Drakenbergs 2,42, das mittlere erwartete Verhältnis aus 1000 Zufallsproben von 475 Arten war dagegen nur  $1,59 \pm 0,06$  (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung). Allerdings muss betont werden, dass eine solche Abbildung na-

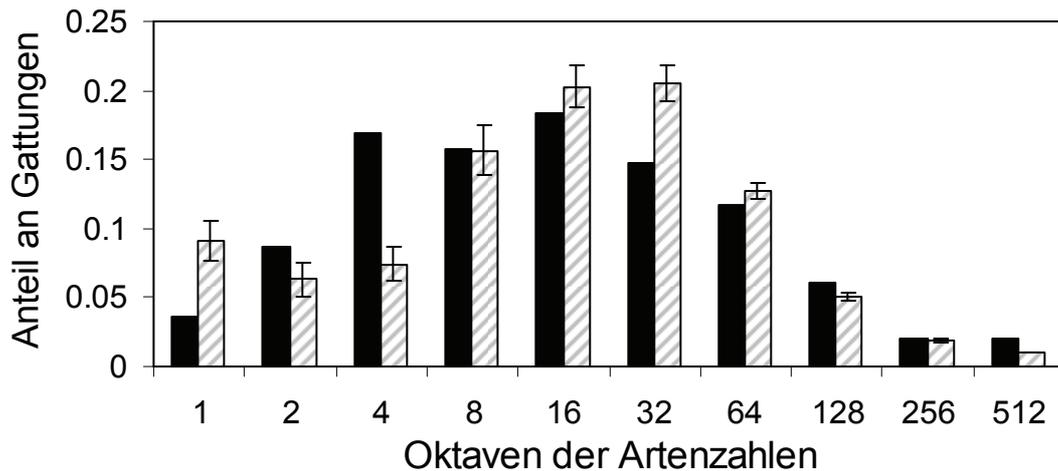


Abb. 2.4.4: Anteil der Gattung des Drakenbergs an den europäischen Gattungen mit 1, 2, 3-4, 5-8, etc Arten (schwarze Balken). Zum Vergleich sind die erwarteten Werte anhand einer Zufallsauswahl von 475 Arten aus dem europäischen Artenpool gegeben. Die Fehlerbalken sind Standardabweichungen der Erwartung und wurden mittels 20 Wiederholungen des Zufallsmodells ermittelt.

türlich nur die Gattungen enthält, die tatsächlich nachgewiesen wurden. Es fehlen also alle Gattungen, von denen keine Arten auf dem Drakenberg vorkamen. Damit ist die Abbildung sofort optisch zugunsten von Gattungen oberhalb der Regressionslinie verschoben. Das heißt, man muss die Abb. 2.4.1 mit solchen vergleichen, die aufgrund einer Zufallsauswahl aus dem europäischen Artenpool entstehen.

Eine solche zeigt die Abb. 2.4.3. Ihre Datenpunkte (Gattungen) liegen im Mittel näher an der Regressionslinie als die beobachteten. Die Summe der Residuen ist daher ein Maß, ob die Drakenbergsgattungen hinsichtlich ihrer Artenzahlen von der Erwartung einer Zufallsauswahl abweichen oder nicht. Die Residuensumme des Drakenbergs war

265,6, die mittlere Residuensumme der Zufallsgemeinschaften war dagegen nur  $208,0 \pm 2,4$ . Mit anderen Worten, die Wiese hatte tatsächlich ein erhöhtes S / G Verhältnis.

Damit ergibt sich die Frage nach den Gründen. Welche Gattungen hatten auf der Wiese mehr Arten als erwartet? Dies sind alle Gattungen, die in Abb. 2.4.2 deutlich über dem 99% Konfidenzintervall liegen: *Phygadeuon* (Ichneumonidae, 15 Arten); *Aphanogmus* (Ceraphronidae, 13 Arten); *Basalys* (Diapriidae, 12 Arten); *Ceraphron* (Ceraphronidae, 11 Arten); *Exallonyx* (Proctotrupidae, 11 Arten); *Aprostocetus* (Eulophidae, 11 Arten); *Conostigmus* (Megaspilidae, 9 Arten); *Chorebus* (Braconidae, 8 Arten); *Gelis* (Ichneumonidae, 8 Arten); *Anaphes* (Mymar-

idae, 8 Arten); *Trimorus* (Scelionidae, 7 Arten); *Platygaster* (Platygastridae, 7 Arten) und *Aspilota* (Braconidae, 7 Arten). Es sind alles mittelgroße bis große Gattungen mit ganz verschiedener Biologie aus ganz unterschiedlichen Familien. Es lässt sich kein einheitliches Muster ausmachen.

Nach klassischer Interpretation deuten zu hohe S / G Verhältnisse an, dass nahe verwandte Arten ähnliche Habitat- und Ressourcenansprüche haben und deshalb häufiger gemeinsam vorkommen als per Zufall zu erwarten. Damit sollte auch Konkurrenz um gemeinsame limitierende Ressourcen, etwa Wirte, nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Allerdings wurden die obigen Gattungen allesamt sehr früh, nämlich durch Systematiker des 18. und 19. Jahrhunderts errichtet. Und dies mag ein Erklärungsgrund sein. Neue Gattun-

gen der europäischen Fauna werden meist in europäischen Randgebieten, Sonderstandorten oder isolierten Arealen beschrieben. Diese Gattungen sind natürlich allesamt artenarm. Gewöhnliche mitteleuropäische Habitate dagegen beherbergen die typische Fauna und ihr Anteil an Gattungen mit wenigstens einigen Arten sollte zumindest etwas höher sein als der von isolierten und Randgebieten. Ein Ausweg aus diesem Dilemma wäre es natürlich, als regionalen Artenpool nur die mitteleuropäische Fauna zu verwenden. Leider gibt es bisher keine vergleichbare Zusammenstellung der mitteleuropäischen Hymenopterenfauna.

Ich habe dieses Beispiel so ausführlich dargestellt, um zu zeigen, welche Fallstricke sich bei einer an sich simplen Analyse von Artenzahlen ergeben können.

## 2.5 Zur regionalen Verbreitung der Arten

Die Hymenopteren, besonders die Parasitoide, gehören zu den Arthropodentaxa, bei denen für die ganz überwiegende Mehrzahl der Arten keinerlei Angaben zur regionalen bis kontinentalen Verbreitung vorhanden sind. Viele Parasitoidarten sind sogar nur von Einzelfunden bekannt, so dass nicht einmal grobe Angaben über das Verbreitungsgebiet gemacht werden können. Ausnahmen von dieser Regel sind nur die Aculeaten (vergl. Schmid-Egger und Mandery 2005 sowie viele entsprechende Internet Seiten mit Verbreitungsangaben). Allerdings gibt es auch für sie nur wenige detaillierte regionale Verbreitungsatlassen mit zumindest halbquantitativen Abundanzangaben.

Diese Sachlage verunmöglicht jede eingehendere Analyse lokaler und regionaler Gemeinschaften und deren Strukturen, wie sie etwa für Schmetterlinge (Ulrich und Buszko 2003a, b, 2004, 2005) oder Laufkäfer (Den Boer 1981, Turin und Den Boer 1988, Kotze et al. 2003, Zalewski 2000, Ulrich und Zalewski in Vorb.) auf sehr differenzierter Ebene möglich sind.

Um trotzdem zumindest Hinweise auf Unterschiede in der regionalen Verbreitung, genauer in der Habitatspezifität zu erhalten, vergleiche ich im Folgenden die gemeinsamen Arten von Buchenwald und Drakenberg. Diese Arten sollten im Mittel weniger habitatspezifisch sein als die Arten, die in nur ei-

Tab. 2.5.1: Gemeinsame Arten und Soerensen Index der Parasitoide der einzelnen Parasitoidgilden.

| Parasitoide von | Gemeinsame Arten | Arten auf der Wiese | Arten im Buchenwald | Soerensen Index |
|-----------------|------------------|---------------------|---------------------|-----------------|
| Prädatoren      | 15               | 25                  | 41                  | 0.45            |
| Parasitoiden    | 5                | 22                  | 37                  | 0.17            |
| Eiern           | 6                | 47                  | 45                  | 0.13            |
| Saprophagen     | 7                | 36                  | 63                  | 0.14            |
| Minierern       | 6                | 47                  | 55                  | 0.12            |
| Säftesaugern    | 2                | 30                  | 33                  | 0.06            |
| Gallbildnern    | 4                | 35                  | 68                  | 0.08            |
| Ektophytophagen | 5                | 44                  | 108                 | 0.07            |
| Mycetophagen    | 2                | 24                  | 82                  | 0.04            |
| Gilde unbekannt | 4                | 144                 | 133                 | 0.03            |
| Summe           | 56               | 455                 | 669                 | 0.10            |

nem der beiden Habitate vorkamen. Natürlich ist eine solche Analyse insofern mit Vorsicht zu interpretieren, da die hohe Zahl nicht determinierter Arten in beiden Habitaten natürlich Einfluss auf das Ergebnis haben kann.

Insgesamt waren 56 Arten beiden Habitaten gemeinsam (Ulrich 2004a). Damit ergibt der Soerensen Ähnlichkeitsindex einen Wert von 0,1 (Tab. 2.5.1). Die Werte dieses Index schwanken bei allen Gilden um diesen Wert, so dass keine deutlichen Unterschiede zwischen den Gilden auszumachen

sind. Nur die Parasitoide von Räubern machen eine Ausnahme, da 15 der insgesamt 51 nachgewiesenen Arten in beiden Habitaten vorkamen. Es sind dies vor allem Staphylinidenparasitoide der Proctotrupidengattungen *Exallonyx* und *Phaneroserphus*. Von den insgesamt 11 Arten kamen *Exallonyx brevicornis*, *E. longicornis*, *E. microcerus*, *E. minor*, *E. quadriceps*, *E. subseratus*, *E. trichomus* und *Phaneroserphus calcar* (8 Arten) in beiden Habitaten vor. Es scheint, dass Proctotrupiden relativ habitatuspezifisch sind, ein

Tab. 2.5.2: Gemeinsame Arten und Soerensen Index der Parasitoide der einzelnen Wirtstaxa.

| Parasitoide von | Gemeinsame Arten | Arten auf der Wiese | Arten im Buchenwald | Soerensen Index |
|-----------------|------------------|---------------------|---------------------|-----------------|
| Aphidina        | 0                | 13                  | 16                  | 0,00            |
| Apocrita        | 5                | 23                  | 46                  | 0,14            |
| Araneida        | 2                | 6                   | 3                   | 0,44            |
| Blattaria       | 0                | 1                   | 0                   | 0,00            |
| Cicadina        | 4                | 22                  | 14                  | 0,22            |
| Coccina         | 0                | 7                   | 5                   | 0,00            |
| Coleoptera      | 13               | 36                  | 60                  | 0,27            |
| Diptera         | 19               | 155                 | 262                 | 0,09            |
| Heteroptera     | 0                | 2                   | 3                   | 0,00            |
| Lepidoptera     | 6                | 46                  | 103                 | 0,08            |
| Planipennia     | 2                | 3                   | 11                  | 0,29            |
| Symphyta        | 0                | 3                   | 14                  | 0,00            |
| Thysanoptera    | 0                | 1                   | 2                   | 0,00            |
| Psocoptera      | 0                | 0                   | 1                   | 0,00            |
| Aleyrodina      | 0                | 0                   | 3                   | 0,00            |
| Psyllina        | 0                | 0                   | 1                   | 0,00            |
| Taxon unbekannt | 5                | 137                 | 125                 | 0,04            |

Tab. 2.5.3: Gemeinsame Arten und Soerensen Index der Parasitoide einzelner Parasitoidtypen.

| Parasitoidtyp   | Gemeinsame Arten auf dem |            | Arten im Bu- | Soerensen Index |
|-----------------|--------------------------|------------|--------------|-----------------|
|                 | Arten                    | Drakenberg | chenwald     |                 |
| Koinobionten    | 31                       | 227        | 366          | 0.10            |
| Idiobionten     | 24                       | 178        | 225          | 0.12            |
| ?               | 1                        | 50         | 78           | 0.02            |
| Hibernation als |                          |            |              |                 |
| Imago           | 16                       | 31         | 48           | 0.41            |
| Larve / Puppe   | 18                       | 90         | 189          | 0.13            |
| ?               | 22                       | 334        | 432          | 0.06            |
| Stratum         |                          |            |              |                 |
| Boden           | 27                       | 88         | 190          | 0.19            |
| Krautschicht    | 21                       | 186        | 50           | 0.18            |
| ?               | 8                        | 180        | 180          | 0.04            |

Befund der auch durch Nachweise dieser Arten aus anderen Habitaten gestützt wird (Weidemann 1965, Thiede 1977, Garbarczyk 1981, Townes und Townes 1981, Hilpert 1989, Johnson 1992). Eine geringe Habitatspezifität deutet bei Parasitoiden entweder auf einen weiten Wirtskreis hin oder aber auf Wirte, die ebenfalls eher Generalis-

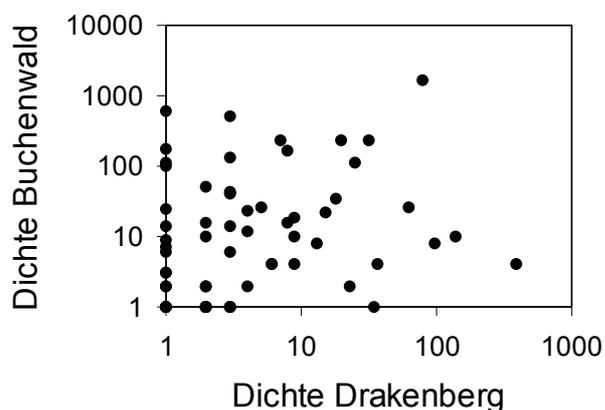
ten sind. Die Wirtsarten der Gattung *Exallonyx* sind nahezu unbekannt, so dass keine Entscheidung zwischen beiden Hypothesen getroffen werden kann.

Betrachtet man die gemeinsamen Arten der Parasitoide der einzelnen Wirtstaxa (Tab. 2.5.2), so wiederholt sich das obige Bild. Coleopterenparasitoide haben erhöhte Werte des Soerensen Index. Aber auch Spinnenparasitoide und Parasitoide von Zikaden kamen in beiden Habitaten häufiger gemeinsam vor als dies zu erwarten war.

Hinsichtlich des Stratums des Wirtsattacks und des Parasitoidtyps (koino- oder idiobiontisch) ergaben sich keine Unterschiede in Bezug auf die Zahl der gemeinsamen Arten.

Dagegen scheinen Arten, die als Imago überwintern, eher Habitatgenera-

Abb. 2.5.1: Mittlere Schlupfdichten der gemeinsamen Arten von Drakenberg und Buchenwald im Vergleich.



listen zu sein als solche, die den Winter als Larve oder Puppe verbringen. 16 Imaginalüberwinterer waren beiden Habitaten gemeinsam. Allerdings sind darunter wiederum die Arten der Gattung *Exallonyx* und *Phaneroserphus*. Zieht man diese Arten ab, verbleiben 8 gemeinsame Arten und es ergibt sich ein Soerensen Index von 0.26. Auch dieser ist noch deutlich höher als das Mittel und wir können die Hypothese aufstellen, dass Imaginalüberwinterer tatsächlich eher Habitatgeneralisten sind als Larvalüberwinterer.

Ein weiterer Punkt betrifft die Frage, ob Arten, die in einem Habitat hohe Dichten erreichten, auch in anderen Habitaten abundant waren, oder ob ihre lokalen Dichten voneinander unabhängig waren (Ulrich 2004a)? Nach vorherrschender Ansicht sollten entsprechend der häufig gefundenen positiven Dichte - Verbreitungsbeziehung (Blackburn und Gaston 2001, 2003, Gaston 1996, Gaston und Curnutt 1998) lokal häufige Arten regional häufiger auftreten als lokal seltene. Nach dieser Logik müssten also im Mittel Arten, die im Wald abundant waren dies auch auf der Wiese sein. Abb. 2.5.1 zeigt jedoch, dass dem nicht so war. Es gibt für die beiden Habitaten gemeinsamen Arten keine Korrelation der mittleren Dichten.

Dieses Resultat entspricht dem einer früheren Arbeit über die bodenlebenden Parasitoidarten beider Habitats (Ulrich 2004a).

Ein zweiter Punkt ist, dass die lokal häufigen Arten überproportional in der Gruppe der beiden Habitats gemeinsamen Arten auftreten sollten. Um dies zu untersuchen, habe ich einen nichtparametrischen Weg gewählt und die Ränge der mittleren Dichten der gemeinsamen Arten für jedes der beiden Habitats in Bezug auf die gesamte Artenrangfolge untersucht. Nach obiger Hypothese müssten die Ränge der gemeinsamen Arten in nichtzufälliger Weise verteilt sein. Eine Kruskal-Wallis ANOVA ergab für den Drakenberg keine signifikante Abweichung der Verteilung der gemeinsamen Arten von einer Zufallsverteilung ( $H(1;475) = 1,86; p = 0,17$ ). Dagegen waren die gemeinsamen Arten im Buchenwald signifikant zu häufig ( $H(1;720) = 8,43; p = 0,004$ ). Die vorhandenen Daten unterstützen die obige Hypothese also nur teilweise.

Wie viele gemeinsame Arten sind zwischen beiden Habitats überhaupt zu erwarten? Sind 56 gemeinsame Arten viel oder wenig? Eine solche Frage lässt sich nur beantworten, wenn man den regionalen Artenpool mit berücksichtigt (Ulrich 1999a, b 2004a, 2005c).

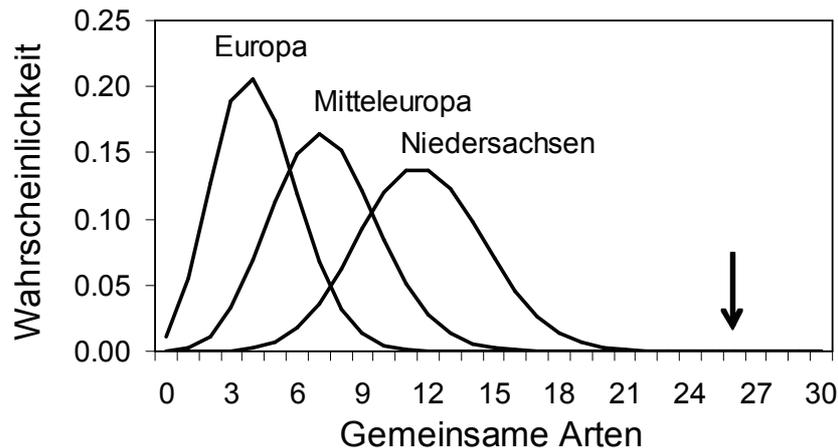


Abb. 2.5.2: Wahrscheinlichkeitsfunktionen des Artenüberlapps der bodenlebenden Parasitoide unter der Annahme regionaler Artenpools von 500 (Niedersachsen), 800 (Mitteleuropa) und 1400 (Europa).

Unter den bodenlebenden Arten konnte ich auf der Wiese 52 Arten determinieren, im Wald 113. 26 dieser Arten waren beiden Habitaten gemeinsam. Um zu ermitteln, ob dies hohe oder niedrige Zahlen gemeinsamer Arten sind, bietet sich ein Zufallsmodell an. Wie groß muss der regionale Pool sein, dass bei einer zufälligen Auswahl von 113 ( $m$ ) und 52 ( $l$ ) Arten mindestens 26 ( $k$ ) gemeinsam sind? Dies lässt sich mit der folgenden Formel berechnen, wobei  $n$  die Artenzahl des regionalen Pools ist (Connor und Simberloff 1978, Ulrich 2005c):

$$p_k = \frac{\binom{n}{k} \binom{n-k}{m-k} \binom{n-m}{l-k}}{\binom{n}{m} \binom{n}{l}}$$

Der Mittelwert ist  $E(p_k) = ml/n$ . Die Vari-

anz dieser Wahrscheinlichkeit ist

$$\sigma_{pk}^2 = \frac{\sum_{i=0}^m \binom{n-l}{i} \binom{l}{m-i} \left(m-i-\frac{ml}{n}\right)^2}{\binom{n}{m}}$$

Damit ergibt sich für die bodenlebenden Arten eine Erwartung von  $n = 52 \cdot 113 / 26 = 226$  Arten bodenlebender Parasitoide im regionalen Artenpool. Dieser Wert bezieht sich natürlich auf die determinierten Arten. Da in beiden Habitaten 36 bzw. 52% der Arten determiniert werden konnten (Ulrich 2001a), müsste der regionale Pool bodenlebender Parasitoide demnach zwischen 434 und 628 Arten umfassen. Diese Schätzwerte sind sicherlich um eine Größenordnung zu niedrig. Ich konnte in beiden Habitaten mit einer Gesamtfläche von weniger als 5 ha zusammen bereits 248 Arten nachweisen. Selbst bei einer sehr flachen Arten-Arealkurve käme man für

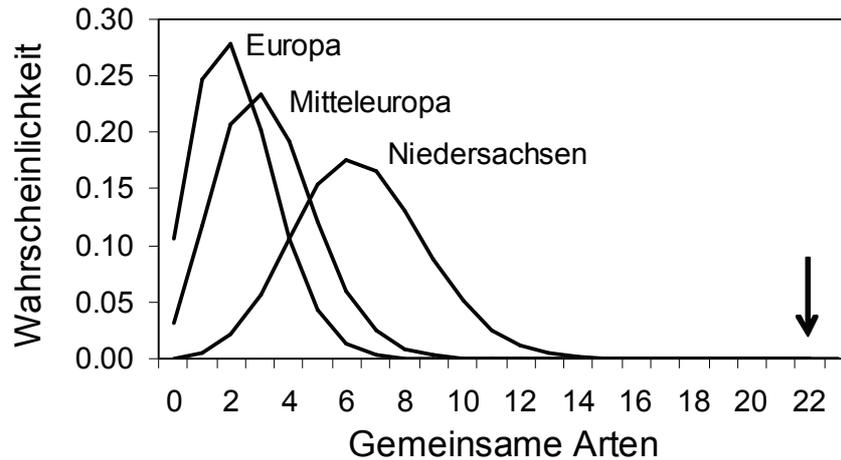


Abb. 2.5.3: Wahrscheinlichkeitsfunktionen des Artenüberlapps der krautschichtlebenden Parasitoide unter der Annahme regionaler Artenpools von 500 (Niedersachsen), 1000 (Mitteleuropa) und 1500 (Europa).

10 km<sup>2</sup> bereits auf deutlich über 1000 Arten. Die Abb. 2.5.2 zeigt realistischere Abschätzungen und verdeutlicht graphisch, dass die beobachtete Zahl gemeinsamer Arten bodenlebender Parasitoide deutlich höher ist als per Zufall zu erwarten war.

Für die Bewohner der Krautschicht ist die Abschätzung etwas schwieriger, da viele Arten wohl nicht zwischen Kräutern und Bäumen unterscheiden. Insgesamt betrachtet ist die Unterscheidung etwas künstlich. Auf der Wiese gab es 193 Arten, die mit der Krautschicht verbunden waren, davon konnte ich 72 determinieren. Im Wald waren es 50 Arten von denen ich 45 bestimmen konnte. Damit müsste nach dem Zufall-

modell der regionale Artenpool  $n = 72 \cdot 45 / 22 = 147$  determinierte und somit zwischen 280 und 410 Arten umfassen. Tatsächlich aber sind die regionalen Pools natürlich viel größer (Abb. 2.5.3).

Damit ergibt sich für die Krautschichtbewohner ein noch deutlicheres Abweichen von einer Zufallsauswahl als bei den bodenlebenden Arten. Ein Großteil der Arten des regionalen Pools ist offensichtlich in der Lage, beide Lebensräume zu besiedeln. Damit erscheinen die parasitoiden Hymenopteren als relativ wenig habitatspezifisch, ein Befund, der sich wiederum mit den Artenlisten anderer Untersuchungen deckt (Hilpert 1989, Hawkins 1993, Ulrich 2001a, 2004a).

## 2.6 Häufigkeit und Seltenheit

### 2.6.1 Schlupfdichten und Biomassen der Parasitoide

Hautflügler gehören in allen Habitaten der gemäßigten Breiten aber auch in den Tropen und Subtropen nicht nur zu den artenreichsten sondern auch zu den individuen- und biomassereichsten Taxa. In den warmen Klimaten sind es natürlich die Ameisen, die etwa im tropischen Südamerika etwa ein Drittel der Gesamtbiomasse aller Tierarten stellen (Hölldobler und Wilson 1990, 1994, Wilson 1992). Aber auch Parasitoidarten können sehr zahlreich vorkommen (Stork 1987, 1991, Stork et al. 1997, Horstmann et al. 1999).

In den gemäßigten Breiten sind die Hymenopteren nach den Dipteren regelmäßig die Gruppe der Makrofauna mit der höchsten Schlupfdichte (Thiede 1977, Funke 1983). Sie erreichen im allgemeinen jährliche Dichten von einigen Hundert bis einigen Tausend Tieren pro  $m^2$  (Thiede 1977, Funke 1983, Hilpert 1989, Ulrich 1988, 1998a, 1999b, 2001a, Schmitt 2004). Dabei scheinen offene Habitats nicht nur artenreicher sondern auch individuenreicher zu sein als etwa Wälder (Ulrich 1999b, 2001a).

Der Drakenberg erwies sich als

Bestätigung dieser Regel. Die Hymenopteren schlüpften 1986 mit  $1120 \pm 53$  und 1988 mit  $335 \pm 42$  Individuen  $m^2a^{-1}$  (Tab. 2.6.1, 2.6.2). Unter den Familien waren in beiden Jahren die Braconiden, Ceraphroniden, Ichneumoniden, Mymariden und Platygastriiden individuenreich. Sehr oft fingen sich natürlich auch Ameisen. Da diese mit Eklektoren nicht quantitativ erfasst werden, spiegeln die Werte in Tab. 2.6.1 nicht die wahren Dichten wieder. Sicherlich sind die Ameisen auf der Wiese die zahlenmäßig stärkste Gruppe.

Erstaunlich war die hohe Schlupfdichte der Ceraphroniden, einer Familie über deren Biologie so gut wie nichts bekannt ist (Gauld und Bolton 1988, Dessart 1988, 1993, Gilkeson et al. 1993, Ulrich 2001a). Sie schlüpften 1986 mit  $238 \pm 59$  Individuen  $m^2a^{-1}$  und 1988 mit  $140 \pm 61$  Individuen  $m^2a^{-1}$ . Das waren 1986 21% und 1988 42% des jährlichen Gesamtschlupfes. Solche hohen Schlupfdichten sind vorher in keinem anderen Habitat beschrieben worden. Gleichzeitig wird deutlich, dass Ceraphroniden und die verwandten und fast gleichermaßen enigmatischen Me-

Tab. 2.6.1: Schlupfdichten ( $\text{Ind. m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) und Standardabweichungen der Hymenopterenfamilien des Drakenberges 1986 und 1988. Die Gesamtdichte ist nicht die Summe der ersten und zweiten Generation, da einige Tiere nicht genau zugeordnet werden konnten.

| Familie           | Jahr | Dichte<br>1. Gen. | StdAbw. | Dichte<br>2. Gen. | StdAbw. | Gesamt-<br>dichte | StdAbw. |
|-------------------|------|-------------------|---------|-------------------|---------|-------------------|---------|
| Andrenidae        | 1986 | 1,6               | 0,9     | 0                 | 0       | 1,6               | 0,9     |
| Aphelinidae       | 1986 | 38,7              | 7,7     | 17,7              | 3,8     | 60,7              | 11,1    |
| Braconidae        | 1986 | 126,1             | 44      | 54,2              | 15,7    | 249,3             | 80,3    |
| Ceraphronidae     | 1986 | 74,1              | 29      | 62,5              | 15,6    | 237,7             | 58,5    |
| Charipidae        | 1986 | 7,7               | 3,2     | 3,7               | 2,2     | 17,9              | 7,9     |
| Diapriidae        | 1986 | 48,7              | 21,8    | 30,6              | 12,5    | 108,7             | 41,4    |
| Dryinidae         | 1986 | 6,5               | 3       | 0                 | 0       | 6,5               | 3       |
| Encyrtidae        | 1986 | 3,6               | 2,4     | 0,5               | 0,4     | 22,4              | 10,9    |
| Eucoilidae        | 1986 | 26,1              | 8,2     | 1,6               | 1,3     | 30,1              | 9,2     |
| Eulophidae        | 1986 | 53,5              | 19,3    | 103               | 20,4    | 174               | 41,7    |
| Eupelmidae        | 1986 | 1,4               | 1,1     | 0                 | 0       | 1,4               | 1,1     |
| Eurytomidae       | 1986 | 17,5              | 4       | 3,5               | 1,8     | 23                | 5,9     |
| Formicidae        | 1986 | 0                 | 0       | 0                 | 0       | 241,1             | 31,1    |
| Ichneumonidae     | 1986 | 181,3             | 56,3    | 13,2              | 4,7     | 244,6             | 80,4    |
| Megachilidae      | 1986 | 0                 | 0       | 0                 | 0       | 1                 | 0,5     |
| Megaspilidae      | 1986 | 12,6              | 5,2     | 16,8              | 5,9     | 90,4              | 27,7    |
| Mymaridae         | 1986 | 338,6             | 94,6    | 203,2             | 54,5    | 551,7             | 135,3   |
| Platygasteridae   | 1986 | 396,2             | 82,2    | 290,5             | 54,6    | 702,8             | 115,5   |
| Pompilidae        | 1986 | 1                 | 0,6     | 1                 | 0,5     | 2                 | 1,1     |
| Proctotrupidae    | 1986 | 7,5               | 3,1     | 3,2               | 2       | 11,7              | 5,6     |
| Pteromalidae      | 1986 | 48,4              | 16      | 203               | 35      | 289,9             | 61,1    |
| Scelionidae       | 1986 | 89,4              | 18,1    | 99                | 17,9    | 194,2             | 29,1    |
| Sphecidae         | 1986 | 0,4               | 0,3     | 0                 | 0       | 1,4               | 0,8     |
| Tenthredinidae    | 1986 | 9,7               | 2,8     | 0                 | 0       | 91                | 14,2    |
| Torymidae         | 1986 | 8                 | 3,5     | 0                 | 0       | 9,5               | 3,9     |
| Trichogrammatidae | 1986 | 1,7               | 0,9     | 7                 | 2,9     | 8,7               | 3,4     |
| Andrenidae        | 1988 | 0,3               | 0,5     | 0                 | 0       | 0,3               | 0,5     |
| Aphelinidae       | 1988 | 0,8               | 1,5     | 0,6               | 1,3     | 1,8               | 3,6     |
| Brachygastridae   | 1988 | 0                 | 0       | 0                 | 0       | 0,3               | 0,4     |
| Braconidae        | 1988 | 50,1              | 49,7    | 6,7               | 10,2    | 73,7              | 84,3    |
| Ceraphronidae     | 1988 | 105,6             | 48,9    | 29                | 14,5    | 139,9             | 60,5    |
| Charipidae        | 1988 | 5,8               | 7,6     | 0                 | 0       | 6,2               | 8,4     |
| Diapriidae        | 1988 | 35,5              | 29,9    | 6,7               | 6,5     | 48                | 41,7    |
| Dryinidae         | 1988 | 3,9               | 6       | 0                 | 0       | 4,8               | 8,5     |
| Encyrtidae        | 1988 | 6,1               | 7,3     | 5,1               | 6,7     | 19,2              | 30,3    |
| Eucoilidae        | 1988 | 5                 | 7,4     | 1,3               | 1,7     | 6,6               | 9,1     |
| Eulophidae        | 1988 | 14,1              | 19,2    | 22,3              | 23,6    | 39                | 48,6    |
| Eupelmidae        | 1988 | 0,3               | 0,5     | 0                 | 0       | 0,4               | 0,9     |
| Eurytomidae       | 1988 | 3,2               | 5,4     | 0                 | 0       | 3,3               | 5,8     |
| Formicidae        | 1988 | 15,4              | 39,9    | 0                 | 0       | 46,3              | 65,4    |
| Ichneumonidae     | 1988 | 15,6              | 21,5    | 6,5               | 11,9    | 34,7              | 56      |
| Megaspilidae      | 1988 | 9,8               | 13,6    | 3,7               | 4,1     | 16,5              | 19      |
| Mymaridae         | 1988 | 13,1              | 22,2    | 6                 | 8,2     | 19,9              | 30,4    |
| Platygasteridae   | 1988 | 42,7              | 30,5    | 17,9              | 13,9    | 62                | 39,8    |
| Pompilidae        | 1988 | 3,8               | 3       | 0                 | 0       | 3,9               | 3,4     |
| Proctotrupidae    | 1988 | 1,2               | 2,3     | 1,4               | 2       | 2,5               | 3,6     |
| Pteromalidae      | 1988 | 9,9               | 12,3    | 11,4              | 14,5    | 25                | 32,1    |
| Scelionidae       | 1988 | 5,6               | 5,1     | 2,4               | 2,2     | 9,2               | 8,6     |
| Tenthredinidae    | 1988 | 2,5               | 1       | 0                 | 0       | 2,5               | 1       |
| Torymidae         | 1988 | 0,3               | 0,5     | 0                 | 0       | 1,3               | 1,8     |
| Trichogrammatidae | 1988 | 0                 | 0       | 0,1               | 0,4     | 0,1               | 0,4     |

gaspiliden (mit Ausnahme der Hyperparasitoide der Gattung *Dendroceus*, Ferguson 1980) auf der Wiese deutlich höhere Schlupfdichten erreichten als in Wäldern. Im Göttinger Wald erreichten die Ceraphroniden im Mittel nur 5 Individuen  $m^2a^{-1}$  und die Megaspiliden 3,5 Individuen  $m^2a^{-1}$ . Das sind in beiden Fällen weniger als 10% der Gesamtdichten. Aber auch im Wald gab es Spitzenzeiten, wo die kleinen, im Mittel weniger als 2 mm großen Ceraphronoidea fast 20% aller Hautflügler in den Kopfdosen der Eklektoren ausmachten. Da beide Familien auch sehr artenreich waren (37 Arten = 7,8% der Gesamtfau-

na), stellt sich um so mehr die Frage nach den Wirten dieser Arten. Sicherlich sind es (im wesentlichen) weder Minerer (Dipteren, Coleopteren und Lepidopteren) noch Pflanzensaftsauger (Blatt- oder Schildläuse und Zikaden). Diese Gruppen sind aufgrund ihrer ökonomischen Bedeutung und der vergleichsweise leichten Handhabung alle sehr gut untersucht. Deutlich weniger ist über gallbildende Arthropoden, vor allem Dipteren, bekannt. Allerdings gibt es für Ceraphroniden und Megaspiliden bisher keine Zuchten aus echten Gallbildnern (Alekseev 1978, Neerup-Buhl 1998, Ulrich 2001a). Doch wurden eini-

Abb. 2.6.2: Schlupfdichten ( $Ind. \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ ) und Biomassen ( $mg \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ ) der Parasitoide der einzelnen Wirtstaxa auf dem Drakenberg. Biomassen wurden anhand der mittleren Trockengewichte der Arten hochgerechnet.

| Taxon           | Untersuchungsjahr |           |            |           |               |           |           |           |
|-----------------|-------------------|-----------|------------|-----------|---------------|-----------|-----------|-----------|
|                 | 1986              |           |            |           | 1988          |           |           |           |
|                 | Schlupfdichte     | StdAbw.   | Biomasse   | StdAbw.   | Schlupfdichte | StdAbw.   | Biomasse  | StdAbw.   |
| Arachnida       | 56                | 7         | < 1        | < 1       | 9             | 4         | 2         | 1         |
| Blattaria       | < 1               | < 1       | < 1        | < 1       | < 1           | < 1       | < 1       | < 1       |
| Heteroptera     | < 1               | < 1       | < 1        | < 1       | < 1           | < 1       | < 1       | < 1       |
| Aphidina        | 8                 | 4         | < 1        | < 1       | 11            | 7         | < 1       | < 1       |
| Cicadina        | 163               | 12        | 3          | 1         | 13            | 9         | 1         | 1         |
| Coccina         | 28                | 4         | 1          | 1         | 1             | 2         | < 1       | < 1       |
| Thysanoptera    | < 1               | < 1       | < 1        | < 1       | < 1           | < 1       | < 1       | < 1       |
| Planipennia     | < 1               | < 1       | < 1        | < 1       | 1             | 1         | < 1       | < 1       |
| Coleoptera      | 78                | 10        | 8          | 1         | 11            | 4         | 2         | 1         |
| Symphyta        | 1                 | 1         | 1          | 1         | < 1           | < 1       | < 1       | < 1       |
| Apocrita        | 14                | 2         | 4          | 1         | 6             | 4         | 1         | 1         |
| Diptera         | 445               | 44        | 25         | 2         | 138           | 27        | 18        | 4         |
| Lepidoptera     | 72                | 6         | 138        | 24        | 16            | 7         | 38        | 20        |
| Taxon unbekannt | 255               | 22        | 14         | 1         | 127           | 29        | 7         | 3         |
| <b>Summe</b>    | <b>1120</b>       | <b>53</b> | <b>194</b> | <b>24</b> | <b>335</b>    | <b>42</b> | <b>69</b> | <b>20</b> |

Abb. 2.6.3: Schlupfdichten ( $\text{Ind.} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) und Biomassen ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) der Parasitoide der einzelnen Wirtsgilden auf dem Drakenberg. Biomassen wurden anhand der mittleren Trockengewichte der Arten hochgerechnet.

| Taxon           | Untersuchungsjahr  |           |                |           |                    |           |                |           |
|-----------------|--------------------|-----------|----------------|-----------|--------------------|-----------|----------------|-----------|
|                 | 1986               |           |                |           | 1988               |           |                |           |
|                 | Schlupf-<br>dichte | StdAbw.   | Biomass-<br>se | StdAbw.   | Schlupf-<br>dichte | StdAbw.   | Biomass-<br>se | StdAbw.   |
| Minierer        | 200                | 20        | 9              | 1         | 24                 | 13        | 1              | 1         |
| Gallbildner     | 324                | 44        | 9              | 1         | 49                 | 17        | 1              | 1         |
| Ektophytophage  | 23                 | 3         | 138            | 24        | 15                 | 7         | 38             | 20        |
| Säftesauger     | 39                 | 6         | 1              | < 1       | 16                 | 11        | 1              | 1         |
| Saprophage      | 30                 | 4         | 1              | < 1       | 31                 | 12        | 2              | 1         |
| Mycetophage     | 26                 | 5         | 3              | 1         | 35                 | 10        | 11             | 4         |
| Räuber          | 16                 | 2         | 5              | 1         | 10                 | 4         | 3              | 2         |
| Eier            | 279                | 17        | 3              | < 1       | 24                 | 6         | 2              | 1         |
| Xylophage       | 2                  | 1         | < 1            | < 1       | < 1                | < 1       | < 1            | < 1       |
| Parasitoide     | 14                 | 2         | 4              | 1         | 6                  | 4         | 1              | 1         |
| Gilde unbekannt | 167                | 12        | 20             | 2         | 126                | 29        | 9              | 3         |
| <b>Summe</b>    | <b>1120</b>        | <b>53</b> | <b>194</b>     | <b>24</b> | <b>335</b>         | <b>42</b> | <b>69</b>      | <b>20</b> |

ge Arten aus räuberischen oder mycetophagen Gallmückenlarven der Unterfamilie Lestremiinae gezogen (Pschorn-Walcher 1956, Oatman 1985). Vielleicht sollte man unter den Arten dieser Unterfamilie nach den Hauptwirten der Cerafroniden (und der Megaspilidengattung *Conostigmus*?) suchen. In jedem Fall verdient die Gruppe trotz der geringen Körpergröße der meisten Arten und ihres eher unscheinbaren Äußeren (die meisten Arten sind gelb bis dunkelbraun) einer stärkeren Aufmerksamkeit als bisher. Die hohen Schlupfdichten lassen auf eine wichtigere Funktion in der Nahrungskette schließen als bisher angenommen.

Wenden wir uns dem Wirtstaxon der Parasitoide zu, so zeigt die Tab. 2.6.2, dass die Arten, die Dipteren befallen, fast die Hälfte der Gesamtdichte ausmachen. Es folgten die Parasitoide von Zikaden, Käfern, Schmetterlingen und Spinnen. Die Abfolge der Schlupfdichten spiegelt also nicht die Reihenfolge der potentiellen Wirtsarten wieder, da Käfer und wohl auch Schmetterlinge auf der Wiese sicher artenreicher sind als Spinnen. Die Abfolge der Schlupfdichten dürfte jedoch eher die Abfolge der Dichten der verfügbaren Wirte widerspiegeln. Darüber hinaus sind die meisten Spinnenparasitoide gregär, das heißt, mehrere bis viele Parasitoide ent-

Abb. 2.6.4: Schlupfdichten ( $\text{Ind.} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) und Biomassen ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) der wichtigsten Parasitoidarten auf dem Drakenberg. Biomassen wurden anhand der mittleren Trockengewichte der Arten hochgerechnet.

| Art                               | Jahr     |          |         |          |
|-----------------------------------|----------|----------|---------|----------|
|                                   | 1986     |          | 1988    |          |
|                                   | Dichte   | Biomasse | Dichte  | Biomasse |
| <i>Aclastus gracilis</i>          | 3 ± 3    | 2 ± 2    | 1 ± 1   | < 1      |
| <i>Anaphes sp.</i>                | 21 ± 7   | < 1      | 38 ± 12 | < 1      |
| <i>Arthrolytus sp.</i>            | 97 ± 19  | 11 ± 2   | < 1     | < 1      |
| <i>Baeus sp.</i>                  | 55 ± 7   | < 1      | 4 ± 2   | < 1      |
| <i>Basalys nr. cymocles</i>       | 11 ± 3   | < 1      | 10 ± 10 | < 1      |
| <i>Basalys parva</i>              | 4 ± 1    | < 1      | < 1     | < 1      |
| <i>Belyta depressa</i>            | 3 ± 1    | < 1      | 21 ± 5  | 1 ± 1    |
| <i>Blacus ruficornis</i>          | 3 ± 1    | < 1      | 4 ± 2   | < 1      |
| <i>Callitula pyrrhogaster</i>     | 22 ± 3   | < 1      | 11 ± 13 | < 1      |
| <i>Ceraphron sp.</i>              | 19 ± 2   | 1 ± 1    | 56 ± 16 | 2 ± 1    |
| <i>Chasmodon apterus</i>          | 3 ± 1    | < 1      | < 1     | < 1      |
| <i>Coelichneumon desinatorius</i> | 7 ± 2    | 61 ± 14  | 1 ± 1   | 10 ± 11  |
| <i>Gonatocerus sp.</i>            | 23 ± 4   | < 1      | < 1     | < 1      |
| <i>Litus cynipseus</i>            | 14 ± 5   | < 1      | 1 ± 1   | < 1      |
| <i>Ooctonus hemipterus</i>        | 6 ± 1    | < 1      | < 1     | < 1      |
| <i>Ooctonus vulgatus</i>          | 34 ± 4   | < 1      | 2 ± 2   | < 1      |
| <i>Phygadeuon trichops</i>        | 5 ± 1    | 3 ± 1    | 2 ± 2   | 1 ± 1    |
| <i>Platygaster sp.</i>            | 269 ± 41 | 8 ± 1    | 35 ± 15 | 1 ± 1    |
| <i>Polynema fumipenne</i>         | 15 ± 4   | < 1      | 2 ± 2   | < 1      |
| <i>Synopeas sp.</i>               | 35 ± 15  | < 1      | < 1     | < 1      |

wickeln sich in einem Wirtsindividuum (Fitton et al. 1987, Finch 2001).

Trotzdem ist die hohe Schlupfdichte von Arten, die Spinnen befallen, interessant (Tab. 2.6.2). Es handelt sich dabei um die Eiparasitoide *Baeus sp.*, *Tromatobia ovivora*, *Zaglyptus varipes*, *Polyaulon paradoxus*, *Aclastus gracilis* und *A. solutus*. 1986 erreichten sie eine Dichte von  $56 \pm 7$  Individuen  $\text{m}^2 \cdot \text{a}^{-1}$ , wovon die Scelionide *Baeus sp.* mit über 50 Individuen  $\text{m}^2 \cdot \text{a}^{-1}$  den größten Anteil hatte. In Wäldern sind Spinnenparasitoide viel seltener und haben deutlich we-

niger als 5 Individuen  $\text{m}^2 \cdot \text{a}^{-1}$  (Ulrich 1998a, 2001a). Allerdings deuten die Befunde von Horstmann (1970, 1985, mündl), Austin (1985), van Baarlen et al. (1994) und Finch (2001) darauf hin, dass Spinnenparasitoide der Familie Ichneumonidae auch in anderen offenen Habitaten sehr hohe Individuenzahlen erreichen können.

Die für den Ökologen wichtigste Einteilung ist die anhand der Wirtsgilde (Tab. 2.6.3). Danach waren auf der Wiese die Parasitoide von gallbildenden Arthropoden (fast ausschließlich Gall-

mücken sowie einige Eurytomiden und Curculioniden) am individuenreichsten. Aber auch Parasitoide von Minierern und die Eiparasitoide erreichten hohe Schlupfdichten. Erstaunt dagegen war ich über die relativ geringen Dichten der Parasitoide von säftesaugenden Hemipteren. Diese stellten in beiden Jahren weniger als 5% des Gesamtschlupfes.

Die häufigsten Parasitoidarten des Drakenbergs waren zwei Arten, die Gallmücken befallen (*Platygaster* sp. und *Arthrolytus* sp.). Dabei fällt die hohe Dichtefluktuation der letzteren Art auf, ein Phänomen, dass bei Parasitoiden von Gallbildnern häufig zu beobachten ist. Ebenfall häufig waren Eiparasitoide der Gattungen *Baeus*, *Anaphes*, *Gonatocerus*, *Litus* und *Ooctonus*.

Biomassen von Parasitoidarten eines Habitates wurden bisher nur von Thiede (1977), Funke (1983) und Ulrich (1998, 2001a) für Wälder untersucht. Der Drakenberg ist meines Wissens das einzige offene Habitat aus dem Biomassen von Parasitoiden berichtet wurden (Ulrich 1999b). Dieser Mangel an Arbeiten zeugt davon, wie wenig über die Produktion der parasitoiden Hymenopteren, also über deren Bedeutung im Energiehaushalt eines Habitates bekannt ist (Funke 1983, Schaefer 1990, 1991a, b, Schaefer und Scheu 1996).

Diese Feststellung gilt natürlich nicht für die Ameisen und die Bestäuber (also im wesentlichen Bienen und Hummeln), für die eine Vielzahl von eingehenden Studien vorliegt (dazu genügt eine kurze Suche im Internet).

Parasitoide Hymenopteren sind vergleichsweise kleine Tiere. Entsprechend war ihre Gesamtbiomasse mit  $194 \pm 24 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  (1986) und  $69 \pm 20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  (1988) relativ gering (Tab. 2.6.2 und Tab. 2.6.3). Zum Vergleich, die Dipteren erreichten in beiden Jahren mehr als  $500 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  (Hövmeyer 1996). Von anderen Taxa liegen leider keine Vergleichswerte vor.

Dabei machen die Parasitoide ekto-phytophager Lepidopteren den größten Teil der Gesamtbiomasse der Hautflügler aus (Tab. 2.4.2 und Tab. 2.4.3). Sie erreichten 1986 eine Biomasse von  $138 \pm 24 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  und 1988  $38 \pm 20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ . Die Biomassen der anderen Gilden lag in beiden Untersuchungsjahren deutlich unter  $20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ .

Allerdings muss dabei wiederum betont werden, dass dies Biomassen der Parasitoide sind. Die Ameisen und auch die Bienen und Hummeln fehlen, da diese mittels Schlupffallen nicht quantitativ erfasst werden. Die Gesamtbiomasse aller Hautflügler dürfte deutlich höher sein. Geht man von mittleren

Trockengewichten einer Honigbiene oder einer Hummel zwischen 10 und über 100 mg und einer mittleren Dichte von einem bis wenigen Tieren pro  $\text{m}^2$  aus, so ist sofort ersichtlich, dass Bienen und Hummeln einen Großteil der Hautflüglerbiomasse stellten. Zusammen mit den Ameisen und vielleicht den gemeinen Wespen (Vespidae) könnten die Hymenopteren sogar die Dipteren an Biomasse übertreffen.

Wie schon gesagt liegen keine Vergleichsbiomassen von Hymenopteren aus anderen offenen Habitaten der gemäßigten Breiten vor. Im Göttinger Wald erreichten sie zwischen 19 und 170  $\text{mg m}^{-2}\text{a}^{-1}$ , im Mittel 68  $\text{mg m}^{-2}\text{a}^{-1}$  (Ulrich 2001a). Dies sind Werte, die etwas unter denen der Wiese rangieren,

allerdings lassen sich aus nur zwei Untersuchungsjahren keine langjährigen Mittelwerte ableiten, wie sie für den Buchenwald existieren.

Aus den wenigen publizierten Artenlisten anderer Habitats (Tab. 1.1) lassen sich Biomassen hochrechnen, wenn man ähnliche Schlupfdichten wie auf der untersuchten Wiese annimmt. Da in anderen Publikationen der Anteil an großen Ichneumoniden und Braconiden denen der vorliegenden Arbeit etwa entspricht (und diese sind im wesentlichen für die Biomasse der Parasitoide verantwortlich), scheint die Drakenbergbiomasse wohl innerhalb des Rahmens zu liegen, der auch in anderen offenen Habitats gilt.

## 2.6.2 Das Rätsel der Einzeltiere

Schauen wir uns die Abb. 2.6.2.1 an. Sie zeigt die Zahl der Arten des Drakenberges pro binärer Abundanzklasse. Es wird sofort deutlich, dass die überwiegende Mehrzahl der Arten (178 Arten = 37,5% aller Arten) nur mit einem einzigen Tier vertreten war. Dagegen ist die Zahl der Arten, von denen ich 2, 3 bis 4, 5 bis 8, 9 bis 16 etc. Individuen fing, viel gleichmäßiger verteilt. Mit anderen Worten, es gibt eine deutliche Abstufung zwischen den Einzeltieren und dem Rest. Gleichzeitig ist die Verteilung in Abb. 2.6.2.1 nicht U-förmig. Dass heißt, es gibt keine ausgeprägte Unterteilung in Kern- und Satellitenarten (Hanski 1982, 1999), wie sie für viele andere Taxa und Gilden nachgewiesen wurde (Hanski 1999, Magurran und Henderson 2003, Ulrich und Ollik 2004). So sind etwa im benachbarten Göttinger Wald die Haut-

flügler sehr deutlich in Kern- und Satellitenarten unterteilt, und dies sowohl in räumlicher als auch in zeitlicher Hinsicht (Ulrich und Ollik 2004)

Damit stellt sich sofort die Frage nach den Gründen für diese hohe Zahl an seltenen Arten (Seltenheit hier definiert durch das Auftreten mit nur einem einzigen Individuum).

Als erstes ist zu prüfen, ob Abb. 2.6.2.1 nicht ein Artefakt ist, hervorgerufen durch den gegebenen Probenumfang. Um dies zu prüfen, habe ich aus der Gesamtzahl an Tieren 20 Zufallsstichproben unterschiedlicher Größe genommen und die Zahl und den Prozentsatz der Einzeltiere gegen den Probenumfang aufgetragen (Abb. 2.6.2.2). Man sieht, dass der Prozentsatz an Einzeltieren ab einem Probenumfang von etwa 20% erstaunlich konstant bleibt. Dieser Befund entspricht etwa dem des

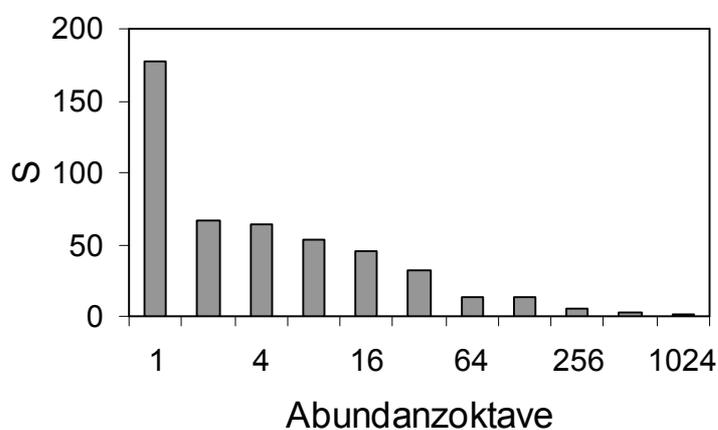


Abb. 2.6.2.1: Zahl der Arten des Drakenbergs pro  $\log_2$  Abundanzklasse (Gesamtzahl der gefangenen Tiere).

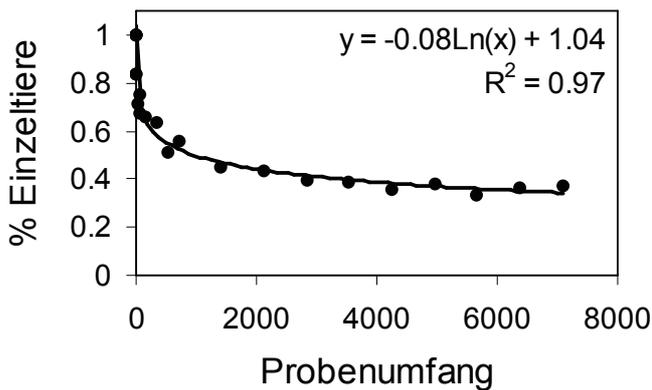


Abb. 2.6.2.2: Zahl der Einzeltiere in Abhängigkeit von Probenumfang. Es wurden 20 Zufallsproben vom Umfang 0.01% bis 90% der Gesamtzahl an Tieren aus dem Gesamtmaterial genommen.

benachbarten Waldes, wo der Anteil der Einzeltiere (26%) über eine logarithmische Funktion mit der Probengröße abnahm, jedoch keine Schätzung der Gesamtartenzahl zuließ (Ulrich 2001a, g). Die logarithmische Regressionsgleichung in Abb. 2.6.2.2 ist der des Waldes sehr ähnlich. Der Anteil der Einzeltiere erreicht die Nulllinie erst bei einem Probenumfang von 442413 Tieren. Bei einer mittleren Dichte von maximal 500

Ind.  $m^{-2}a^{-1}$  müsste man also fast 900  $m^2$  vollständig abfangen. Nimmt man statt dessen eine Potenzfunktion, die sich bei höheren Probengrößen trotz der geringeren Varianzaufklärung deutlich besser anpasst ( $y = 1,13 x^{-0,13}$ ;  $R^2 = 0.95$ ), so fällt der Prozentsatz an Einzeltieren innerhalb jeglicher rationaler Probengrößen nicht unter 10%. Damit erweist sich der Probengrößen bereinigte Anteil an Einzeltieren als noch größer

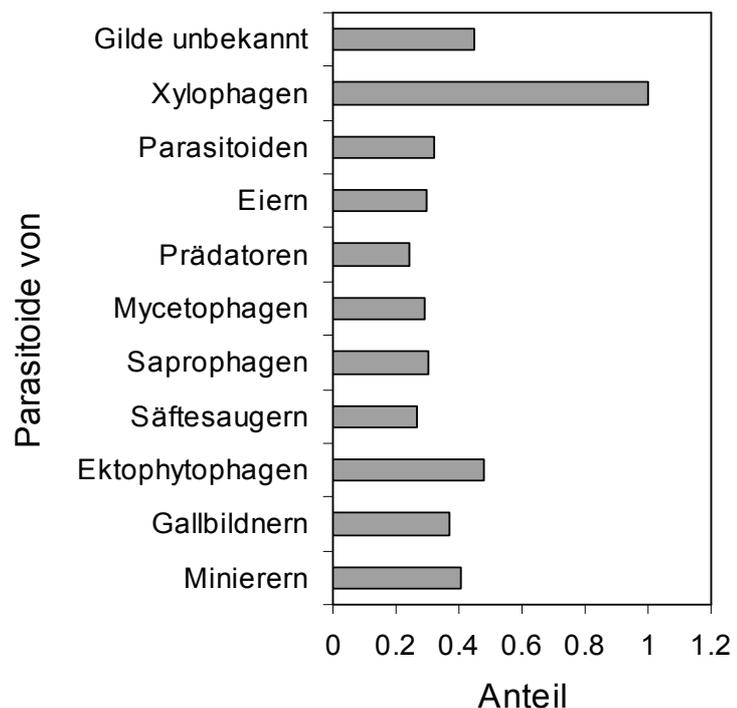
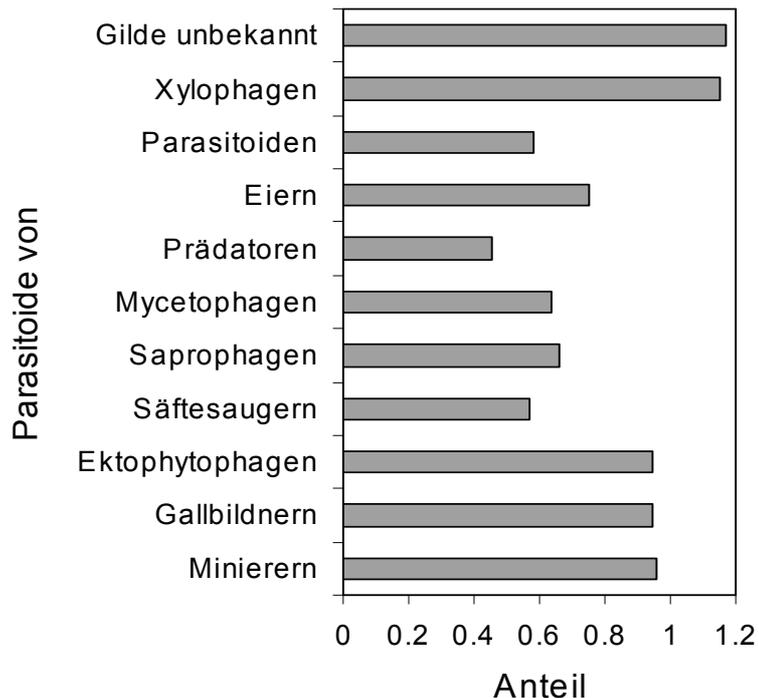


Abb. 2.6.2.3: Anteile an Einzeltieren der einzelnen Wirtsgilden der Parasitoide des Drakenbergs

Abb. 2.6.2.4: Anzahl der Einzeltiere pro Gilde im Verhältnis zur Erwartung entsprechend der Regressionsgleichung von Abb. 2.6.2.2 .



als im benachbarten Buchenwald.

Lassen sich seltene Arten ökologisch charakterisieren? Die Abb. 2.6.2.3 macht deutlich, dass der Anteil der Einzeltiere überraschend einheitlich auf die einzelnen Wirtsgilden der Parasitoidarten verteilt sind. Die Parasitoide der Xylophagen wurden dabei nur der Vollständigkeit aufgenommen. Sie waren nur mit einer Art auf der Wiese vertreten. Den geringsten Anteil an Einzeltieren hatten die Parasitoide von Prädatoren und Säftesaugern, den höchsten die der Minierer und Ektophytophagen. Eindeutige Schlüsse lassen sich jedoch aus der Abbildung nicht ziehen.

Allerdings muss bei der Abbildung bedacht werden, dass die einzelnen Gilden mit unterschiedlichen Dichten vertreten waren und wie die Abb. 2.6.2.2

gezeigt hat, hängt der Anteil an Einzeltieren vom Probenumfang ab. Anhand dieser Abbildung lässt sich der Anteil der Einzeltiere auf eine einheitliche Probengröße standardisieren. Dies zeigt die Abb. 2.6.2.4. Nun ergeben sich deutlichere Unterschiede. Parasitoide

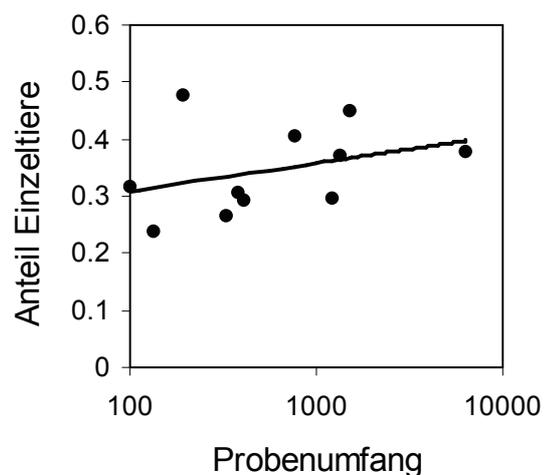


Abb. 2.6.2.5: Anzahl der Einzeltiere pro Wirtsgilde

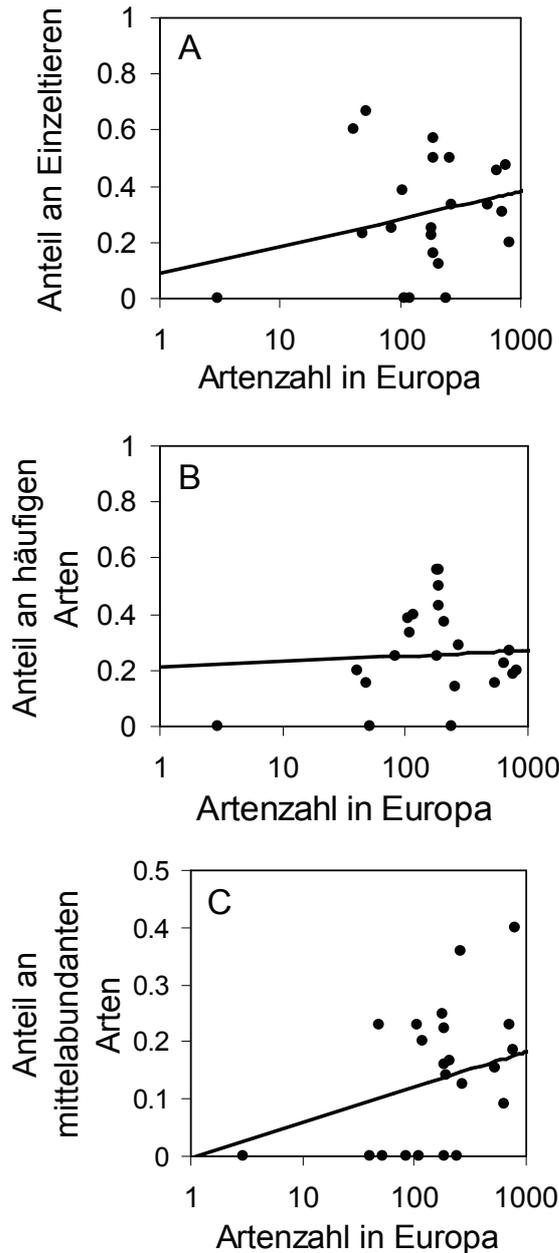


Abb. 2.6.2.6: Anteile der Einzeltiere (A), der häufigen Arten (B) und der mittelabundanten Arten (C) des Drakenberges pro Parasitoidfamilie in Abhängigkeit von der Zahl der Arten in Europa. Als häufig wurden alle Arten mit mehr als 20 Tieren angesehen.

von Ektophytophagen, Gallbildnern, Minierern, Xylophagen und mit unbekannter Gildezugehörigkeit haben einen Anteil an Einzeltieren entsprechend der

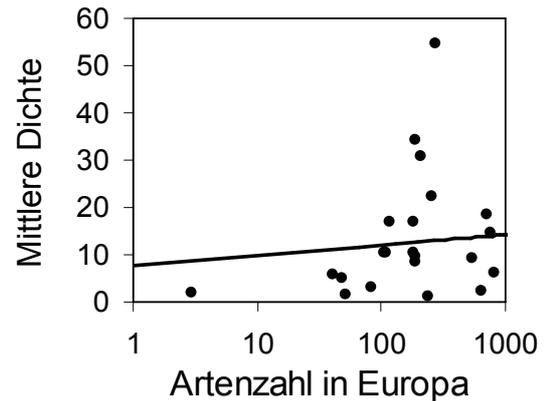


Abb. 2.6.2.7: Mittlere Schlupfdichte ( $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$ ) der Arten des Drakenberges pro Parasitoidfamilie in Abhängigkeit von der Zahl der Arten in Europa.

Erwartung aufgrund des Nullmodells. Die Parasitoide von Prädatoren, Parasitoiden, Mycetophagen, Saprophagen und Säftesaugern dagegen erreichen nur weniger als 60% der Erwartung. Sie haben also einen deutlich geringeren Anteil an Einzeltieren.

Die Abb. 2.6.2.2 zeigte auch, dass der Anteil der Einzeltiere mit der Probengröße abnehmen sollte. Bei den tatsächlichen Gilden war dies jedoch gerade umgekehrt (Abb. 2.6.2.5). Der Anteil der Einzeltiere stieg mit der Zahl der Tiere pro Gilde. Dies ist konträr zum Muster des Buchenwaldes, wo der Anteil der Einzeltiere entsprechend der Nullmodellerwartung abnahm (Ulrich 2001a).

Insgesamt lässt sich aus diesen Befunden auf signifikante Unterschiede in den Strukturen der Hautflüglerge-

meinschaften der Drakenbergwiese und des Kalkbuchenwaldes schließen. Die Wiese wird in deutlich stärkerem Maße durch seltene Arten dominiert und es tritt keine gesonderte Gruppe von Kernarten mit hohen Abundanzen auf.

In einer aktuellen Arbeit (Ulrich 2005e) konnte ich für die Hymenopteren des Göttinger Kalkbuchenwaldes nachweisen, dass die aktuellen Schlupfdichten der Arten auch von der regionalen Diversität ihrer Familie abhängen. So hatten artenreiche Familien lokal höhere Anteile an Einzeltieren und geringere Anteile an häufigen Arten als regional artenarme Familien. Gleichzeitig war die mittlere Schlupfdichte der Arten positiv mit der regionalen Artenzahl korreliert.

Die Abb. 2.6.2.6 und 2.6.2.7 zeigen, dass dies auf der Drakenbergwiese nur bedingt der Fall war. Zwar gab

es auch dort leichte Korrelationen der Anteile der Einzeltiere (Abb. 2.6.2.6 A) und der mittleren Schlupfdichte (Abb. 2.6.2.7) mit der regionalen Artenzahl pro Familie, alle Korrelationen in den Abbildungen sind jedoch statistisch nicht signifikant ( $p > 0,1$ ). Wiederum ist es der extrem hohe Anteil an Einzeltieren in den Proben, der zu anderen ökologischen Mustern führt als auf der Wiese.

Ein letztes ökologisch - phylogenetisches Muster der Hautflügler des Kalkbuchenwaldes war eine deutliche Beziehung zwischen phylogenetischer Position (Entfernung eines Taxon von der Basis des Stammbaumes gemessen in der Anzahl der Verzweigungen) und der mittleren Abundanz und dem Anteil an Einzeltieren (Ulrich 2001a und unveröff.). Die Abb. 2.6.2.8 zeigt wiederum, dass auf der Drakenbergwiese

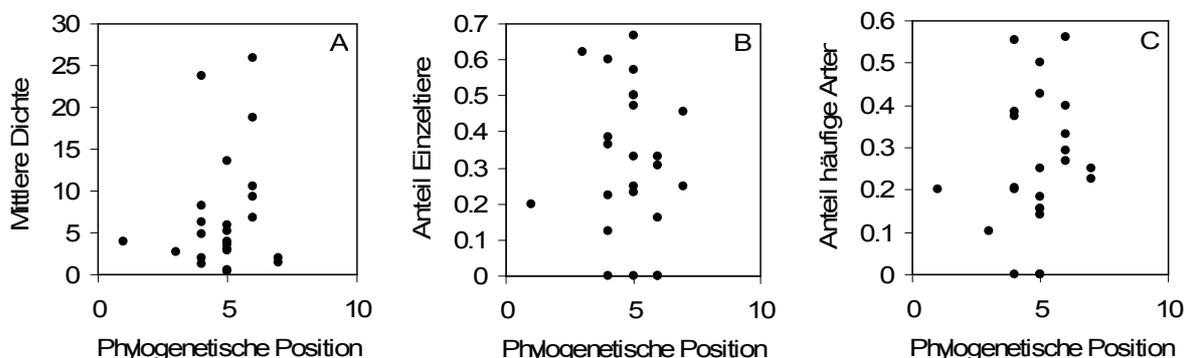


Abb. 2.6.2.8: Mittlere Schlupfdichte (A), Anteil Einzeltiere (B) und Anteil häufiger Arten in Abhängigkeit von der phylogenetischen Position innerhalb des Stammbaumes von Abb. 1.2.2. Jeder Punkt entspricht einer auf der Wiese nachgewiesenen Familie. Alle Familien innerhalb einer Überfamilie haben dieselbe Position.

solche Beziehungen fehlen. Es gibt keine signifikanten Korrelationen zwischen den verwendeten Dichtemaßen und der Position im Stammbaum. Mit anderen Worten es fehlen deutliche Spuren der phylogenetischen Geschichte in der aktuellen Gemeinschaftsstruktur, wie sie für andere Taxa auf lokaler (Ulrich 2001a, 2005e) und regionaler (Russel et al. 1998, Purvis et al. 2000a, b, Schwartz und Simberloff 2001) Ebene nachgewiesen wurden. Dies mag durch den relativ hohen jährlichen Artenaustausch und einer wenig stabilen Gemeinschaftsstruktur auf der Wiese bedingt sein.

Allerdings bedarf diese Aussage sicher weiterer Untersuchungen. Sie hat nämlich erhebliche theoretische Bedeutung. Das neutral Model von Stephen Hubbell (1997, 2001, 2005, Hubbell und Lake 2003) sagt nämlich genau solche

ökologisch - phylogenetischen Beziehungen voraus (Ulrich 2004c). Danach sollten phylogenetisch ältere Taxa lokal höhere Dichten und weniger Einzeltiere haben. Gleichzeitig sollten ihre Arten regional weiter verbreitet sein. Bisher stehen kritische Tests dieser Vorhersagen noch aus. Um sie mit den vorliegenden Hymenopterendaten testen zu können, wären phylogenetisch besser abgesicherte Beziehungen nötig. Allerdings ließen sie sich auch anhand von Zufallsstammbäumen testen. Falls die beobachteten Relationen zwischen Dichte und phylogenetischer Position von denen eines Zufallsstammbaumes abweichen, kann man vermuten, dass die Phylogenese eines Taxons tatsächlich Einfluss auf die aktuelle Dichteverteilung hat. Allerdings lässt sich mit dieser Methode nicht auf die genauen Muster schließen.

### 3. Zur Phänologie der Hautflügler des Drakenberges

#### 3.1 Zur Klassifizierung der Phänologietypen

Hautflügler der gemäßigten Breiten haben in aller Regel eine, zwei, oder gar drei Generationen pro Jahr. Arten mit mehrjährigen Zyklen trifft man bei einigen Bienen und Ameisen, sowie ganz wenigen Parasitoidarten. Im letzten Fall sind dies meist Arten mit so genannten Überliegern. Bei diesen Arten schlüpfen nicht alle Tiere, die den Winter als Ei, Larve, oder Puppe verbracht haben im Laufe der darauf folgenden Vegetationsperiode, sondern verbleiben ein weiteres Jahr im Larvalstadium, um

sich erst im zweiten Jahr weiter zu entwickeln. Dies könnte eine Strategie zur Reduktion der Mortalität durch zyklischen Feinddruck oder ungünstige Umweltbedingungen sein. Überlieger trifft man bei Hautflüglern vor allem bei Parasitoiden von Gallbildnern (Ulrich 1985). Sie sind als Larve oder Puppe innerhalb der Galle vor Fressfeinden und Winterungseinflüssen geschützt.

Auf der Drakenbergwiese konnte ich aufgrund der zwei nicht zusammenhängenden Untersuchungsjahre zwei-

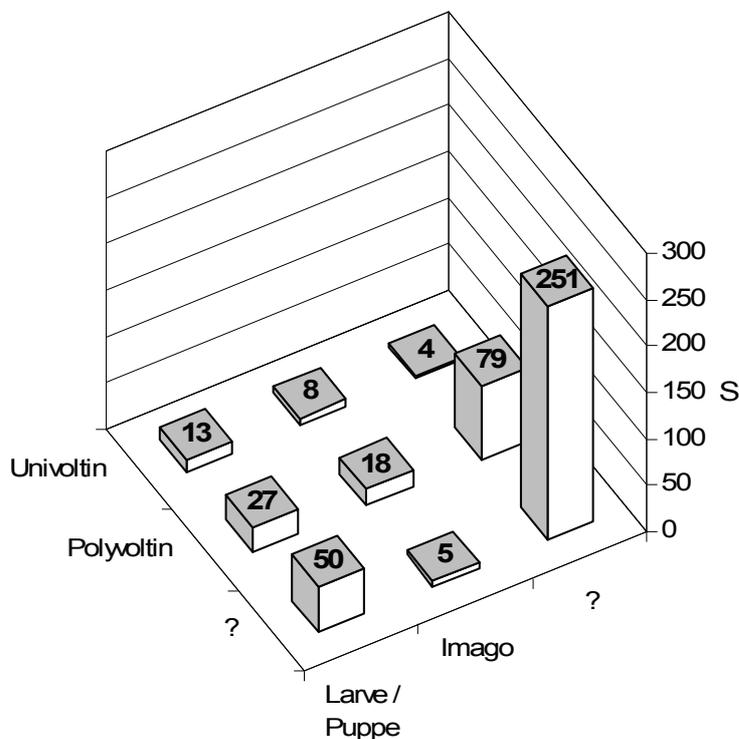


Abb. 3.1.1: Artenzahlen der Parasitoiden der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach dem Modus der Hibernation und der Zahl der Generationen pro Jahr (uni- oder polyvoltin).

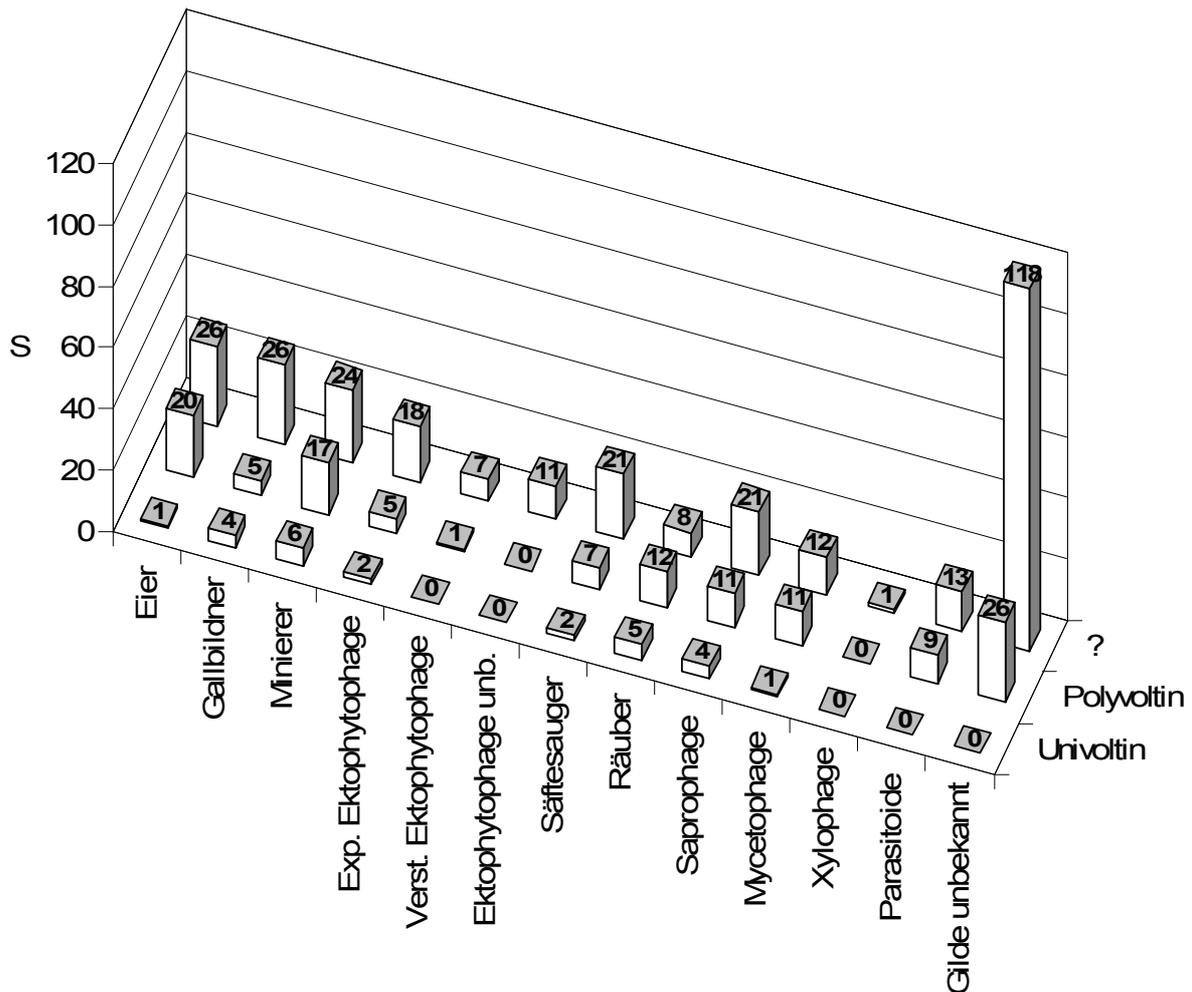


Abb. 3.1.2: Artenzahlen der Parasitoide der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach der Wirtsgilde und der Zahl der Generationen pro Jahr (uni- oder polyvoltin). Parasitoide exponierter (Exp.) und verborgener (Verb.) Ektophytophage und von Phytophagen mit unbekannter (unb.) Exposition.

jährige Entwicklungszyklen nicht untersuchen. Die nachfolgenden Abbildungen enthalten daher nur eine Klassifikation in uni- und bi- oder polyvoltine Arten, sowie in Arten die als Ei, als Imago oder als Larve/Puppe überwintern.

Unter den häufigen Arten hatten die Eiparasitoide *Litus cynipseus* und *Polynema fumipenne*, der Parasitoid von Minierern *Hemiptarsenus fulvicollis*,

die Parasitoide von saprophagen Dipteren *Kleidotoma psiloides*, *Basalys parva* und *Blacus humilis* und die Parasitoide von räuberischen Käferlarven *Blacus ruficornis* und *Phaneroserphus calcar* sowie der Spinnenparasitoid *Polyaulon paradoxus* zwei oder mehr Generationen pro Jahr (Anhang A). Univoltin waren *Trichopria aequata* (Puparienparasitoid von saprophagen Dipteren) und

*Cyrtogaster vulgaris* (Parasitoid von minierenden Dipterenlarven).

Die mittleren jährlichen Dichten der Arten mit einer oder mehrerer Generationen waren natürlich nicht gleich. Univoltine Arten erreichten im Mittel etwas niedrigere Abundanzen als bi- oder polyvoltine Arten. Eine Kruskal-Wallis Rang-ANOVA ergab einen Wert von  $H = 4,24$  ( $p < 0,04$ ).

Die Abb. 3.1.1 zeigt zunächst einmal, dass leider von der überwiegenden Mehrzahl der Parasitoidarten (251 Arten = 55%), weder die Zahl der Generationen noch die Art der Hibernation ermittelt werden konnte. Dies liegt vor allem an der zu geringen Zahl an Individuen, die sich von den meisten Arten fingen und an den fehlenden Kenntnissen über die Wirte. Insgesamt fehlen von 306 Arten (= 67%) Kenntnisse über die Zahl der Generationen und von 334 Arten (= 73%) Kenntnisse über die Hibernation. Dieser Mangel an genauen Daten erschwert natürlich jede eingehende Analyse. Wir sind bei Verallgemeinerungen darauf angewiesen anzunehmen, dass die vorhandenen Daten in etwa eine repräsentative Auswahl der gesamten Parasitoidfauna darstellen.

Unter dieser Annahme lässt sich erstens vermuten, dass es auf der Wiese deutlich mehr polyvoltine als univolti-

ne Arten gibt. Das Verhältnis von poly- zu univoltinen Arten ist fast 5:1 und damit deutlich von dem verschieden, das ich im benachbarten Kalkbuchenwald nachweisen konnte (Abb. 3.1.1). Dort betrug dasselbe Verhältnis nur 1,5:1

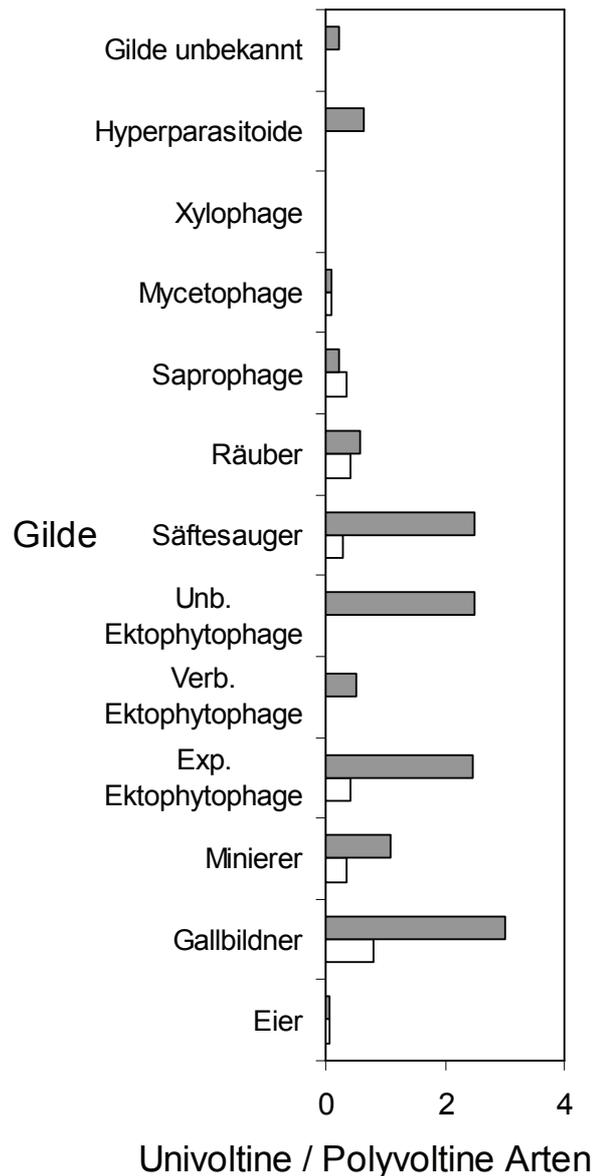


Abb. 3.1.3: Univoltine / polyvoltine Parasitoidarten des Drakenbergwiese (weiße Balken) und des Göttinger Kalkbuchenwaldes (graue Balken) aufgeschlüsselt nach der Wirtsgilde

(Ulrich 1999j).

Damit stellt sich die Frage, ob diese Unterschiede auf Unterschiede in der Arten- oder Gildenzusammensetzung zurückzuführen sind oder ob univoltine Arten des Waldes auf einer Wiese zumindest bivoltin sind.

Wie bereits gesagt kamen von den Arten, die ich bis zur Art determinieren konnte, 56 im Wald und auf der Wiese vor (Anhang C). Davon konnte ich von 37 in beiden Fällen die Zahl der Generationen bestimmen. Vier dieser Arten waren auf der Wiese bivoltin und im Wald univoltin. Es waren dies *Exallonyx minor* (Proctotrupidae, Parasitoid von Staphylinidenlarven), *Pimpla melanacris* (Ichneumonidae, Parasitoid von Schmetterlingspuppen), *Chorebus nerissa* (Braconidae, Parasitoid von minehenden Dipteren) und *Polynema fumipenne* (Mymaridae, Eiparasitoid). Wie man sieht, stammen alle vier Arten aus verschiedenen Parasitoidgilden. Der umgekehrte Fall, dass eine Art auf der Wiese univoltin und im Wald bivoltin war, kam nicht vor.

Es scheint also einen Trend zu Bi- oder Polyvoltinismus in dem offenen Habitat zu geben. Allerdings reichen 4 von 37 Fällen natürlich nicht aus, um die Verschiebungen von 1,5:1 zu 5:1 zu erklären. Offensichtlich spielt auch eine

andere Artenzusammensetzung eine Rolle. Vor allem der hohe Anteil von bi- oder polyvoltinen Parasitoiden von Minierern, Gallbildnern und Säftesaugern scheint hierbei eine Rolle zu spielen (Ulrich 1999a, b).

Dies leitet zur nächsten Frage über, wie die Zahl der Generationen auf die einzelnen Wirtsgilden verteilt ist (Abb. 3.1.2)? Bei allen Gilden gibt es mehr poly- als univoltine Arten. Besonders ausgeprägt ist dies bei den Parasitoiden von Mycetophagen, den Hyperparasitoiden und den Eiparasitoiden. Den höchsten Anteil an Arten mit nur einer Generation pro Jahr gibt es dagegen bei den Parasitoiden von Gallbildnern.

Wiederum kann man dieses Muster mit dem des Buchenwaldes vergleichen (Abb. 3.1.3). Es zeigt sich, dass Unterschiede zwischen beiden Habitaten in der Zahl der Generationen vor allem bei Parasitoiden von phytophagen Wirten ausgeprägt sind sowie bei den Parasitoiden von Minierern, Gallbildnern, Ektophytophagen und Säftesaugern. Parasitoide von Myceto- und Saprophagen, sowie Räubern und Eiern dagegen haben in beiden Habitaten etwa gleiche Anteile an uni- und polyvoltinen Arten. Dies sind interessanterweise zur Mehrzahl Arten, die ihre Wirte am

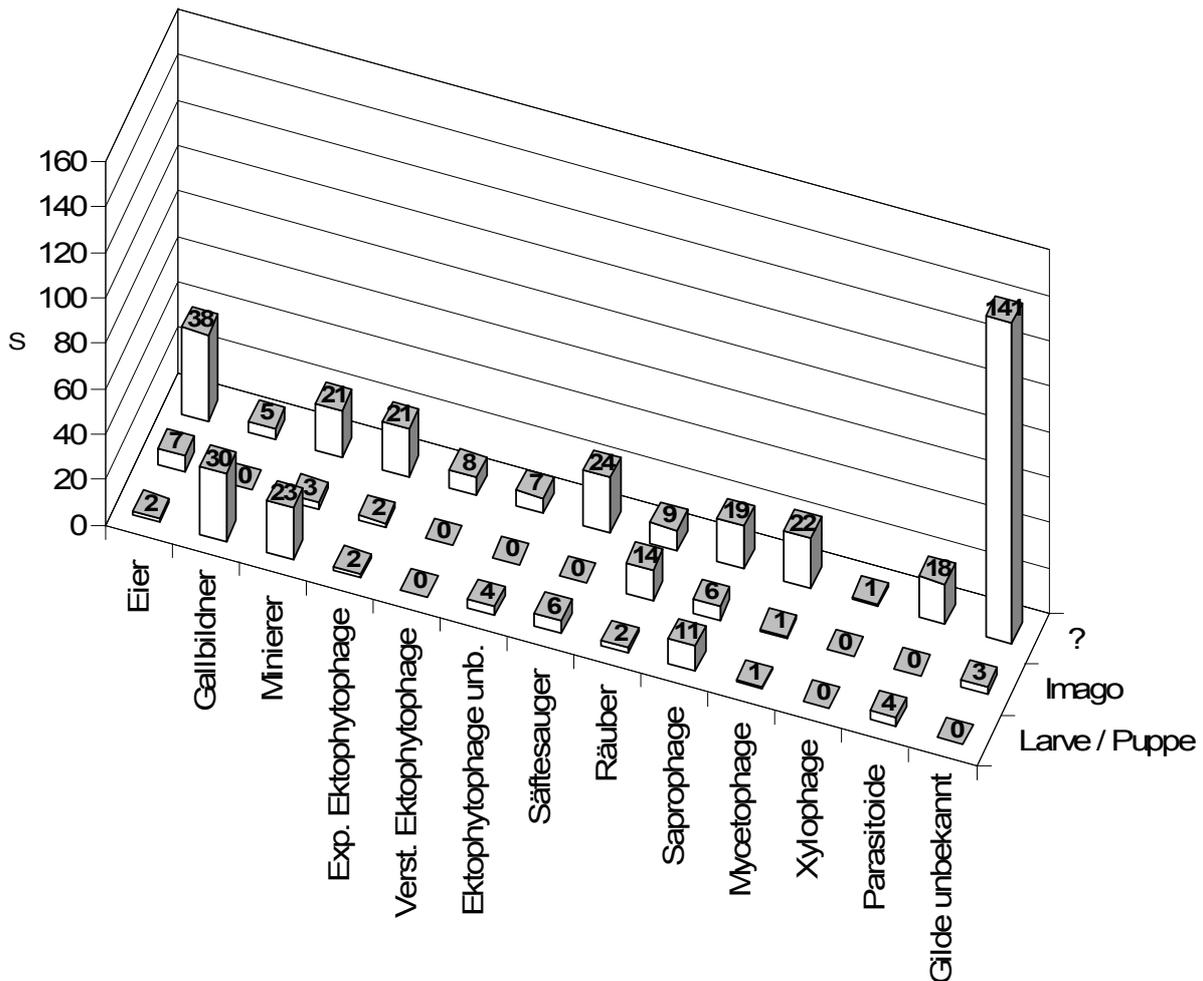


Abb. 3.1.4: Artenzahlen der Parasitoide der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach der Wirtsgilde und der Zahl der Arten der Überwinterung. Parasitoide exponierter (Exp.) und verborgener (Verb.) Ektophytophage und von Phytophagen mit unbekannter (unb.) Exposition.

oder im Boden finden (Ulrich 1988, 2004a). Eine Erklärung für dieses Phänomen mag daher in Unterschieden in der Ausprägung der Krautschicht liegen. Die Krautschicht des Waldes besteht zu einem großen Teil aus Frühlingsblüchern (Dierschke und Song 1982, Grochla 1984). Ab Juli ist die Krautschicht dagegen nur schwach ausgeprägt. Auf der Drakenbergwiese dagegen ist die Krautschicht trotz der Mahd

bis September vorhanden (Nauenburg 1980). Damit gibt es auch eine Nahrungsgrundlage für phytophage Insekten und deren Parasitoide. Ein weiterer Punkt ist, dass im Wald ein Großteil der Parasitoidarten mit der Kronenschicht der Bäume verbunden ist (Ulrich 1987b, 1999j, 2001a). Diese Arten - vor allem Parasitoide von Gallbildnern - sind zu einem erheblichen Teil univoltin (Ulrich 2001a).

Neben der Frage, wie viele und welche Arten ein oder zwei Generationen pro Jahr hatten, ist interessant, wer als Imago und wer als Larve oder Puppe überwinterte. Unter der Annahme, dass die Arten mit bekannter Hibernationsweise nicht ein allzu schiefes Bild

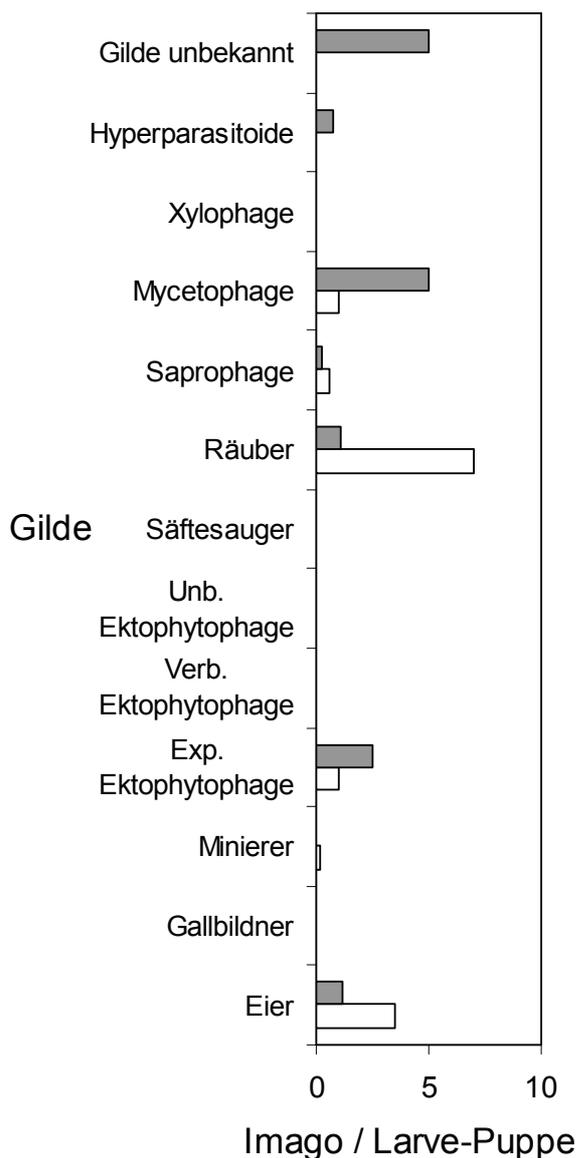


Abb. 3.1.5: Imaginal / Larval-Pupalüberwinterer der Drakenbergwiese (weiße Balken) und des Göttinger Kalkbuchenwaldes (graue Balken) aufgeschlüsselt nach der Wirtsgilde

der tatsächlichen Relationen liefern, ergibt sich aus Abb. 3.1.1 ein deutliches Übergewicht an Larvalüberwinterern. Bei 31 Arten konnte ich ein Überwintern als Imago wahrscheinlich machen und bei 90 Arten ein Überwintern als Larve oder Puppe (Verhältnis Imago / Larve - Puppe: 1:3).

Unter den häufigen Arten überwinterten als Larve *Polynema fumipenne* und *Hemiptarsenus fulvicollis*. Imaginalüberwinterer waren *Trichopria aequata*, *Cyrtogaster vulgaris*, *Litus cynipseus*, *Blacus ruficornis*, *Kleidotoma psiloides* und *Phaneroserphus calcar*.

Diese Ungleichgewicht in der Aufzählung deutet schon auf ein erstaunliches Phänomen hin. Imaginalüberwinterer erreichten im Mittel höhere Schlupfdichten als Larvalüberwinterer. Eine Kruskal-Wallis Rang-ANOVA ergab einen Wert von  $H = 7,94$  ( $p < 0,005$ ). Der Grund für dieses Ungleichgewicht ist sicher darin zu suchen, dass Imaginalüberwinterer in der Mehrzahl bi- oder polyvoltin waren. Diese Arten erreichten, wie schon gesagt, im Mittel höhere Dichten als univoltine Arten.

Schlüsselt man die Art der Hibernation nach der Wirtsgilde auf (Abb. 3.1.4), so zeigt sich, dass unter den Arten, die als Imago überwintern, Parasitoide von Räubern und Eiparasitoide

dominierten. Sie machten 2/3 aller Imaginalüberwinterer aus. Unter den Parasitoiden von Gallbildnern und Minierern dagegen fanden sich nur sehr wenige Arten, die den Winter als Imago verbrachten. Der Grund ist sicher darin zu suchen, dass diese Arten in der Wirtsgalle oder Wirtsmine bereits ausreichend geschützt sind und daher aktiv keine Überwinterungsorte aufsuchen müssen.

Wiederum ist ein Vergleich mit dem Buchenwald interessant (Abb. 3.1.5). Es ergibt sich ein uneinheitlicheres Bild als bei der Zahl der Generationen. Parasitoide von Räubern und Eipa-

rasitoide sind auf der Wiese eher Imaginalüberwinterer, während Arten, die Mycetophage und Ektophytophage befallen, dort häufiger als Larve überwintern.

Ein letzter Punkt betrifft eine Aufschlüsselung der Art der Hibernation anhand des Stratum des Wirtsangriffs. Es zeigt sich, dass bei den Arten, die mit dem Boden assoziiert sind, Imaginalüberwinterer dominierten. Dies waren vor allem Parasitoide der Proctotrupidengattung *Exallonyx* sowie die meisten Eiparasitoide. Krautschichtbewohner dagegen überwinterten zum größten Teil als Larve oder Puppe.

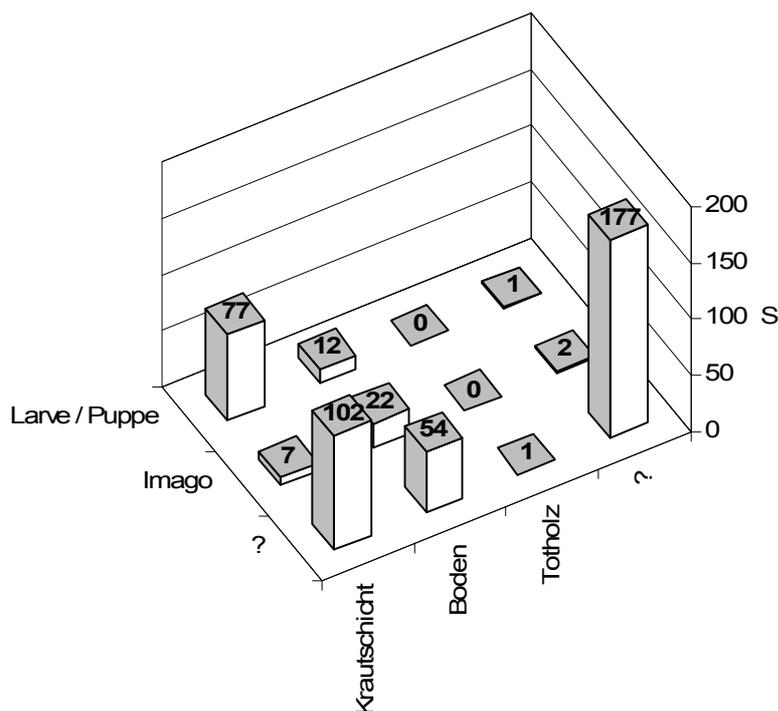


Abb. 3.1.6: Artenzahlen der Parasitoidarten der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach dem Modus der Hibernation und dem Stratum des Wirtsangriffs.

### 3.2 Das jahreszeitliche Erscheinen der Arten

Die Arten einzelner Parasitoidgilden ähneln sich nicht nur in ihren Wirtskreisen. Sie haben oft auch ähnliche oder gar identische zeitliche Erscheinungsmuster (Ulrich 2001a). Auch die Mitglieder der Parasitoidgilden des Drakenberges zeichnen sich durch ein spezifisches Phänologiemuster aus (Abb.

3.2.1).

Die Parasitoide von saprophagen bodenlebenden Wirten waren durch drei klare Schlupfhöhepunkte gekennzeichnet. Diese lagen Ende Mai / Anfang Juni, im Juli und im September. Dem entsprach also eine Generationszeit von etwa 6 bis 8 Wochen. Die ausgeprägte

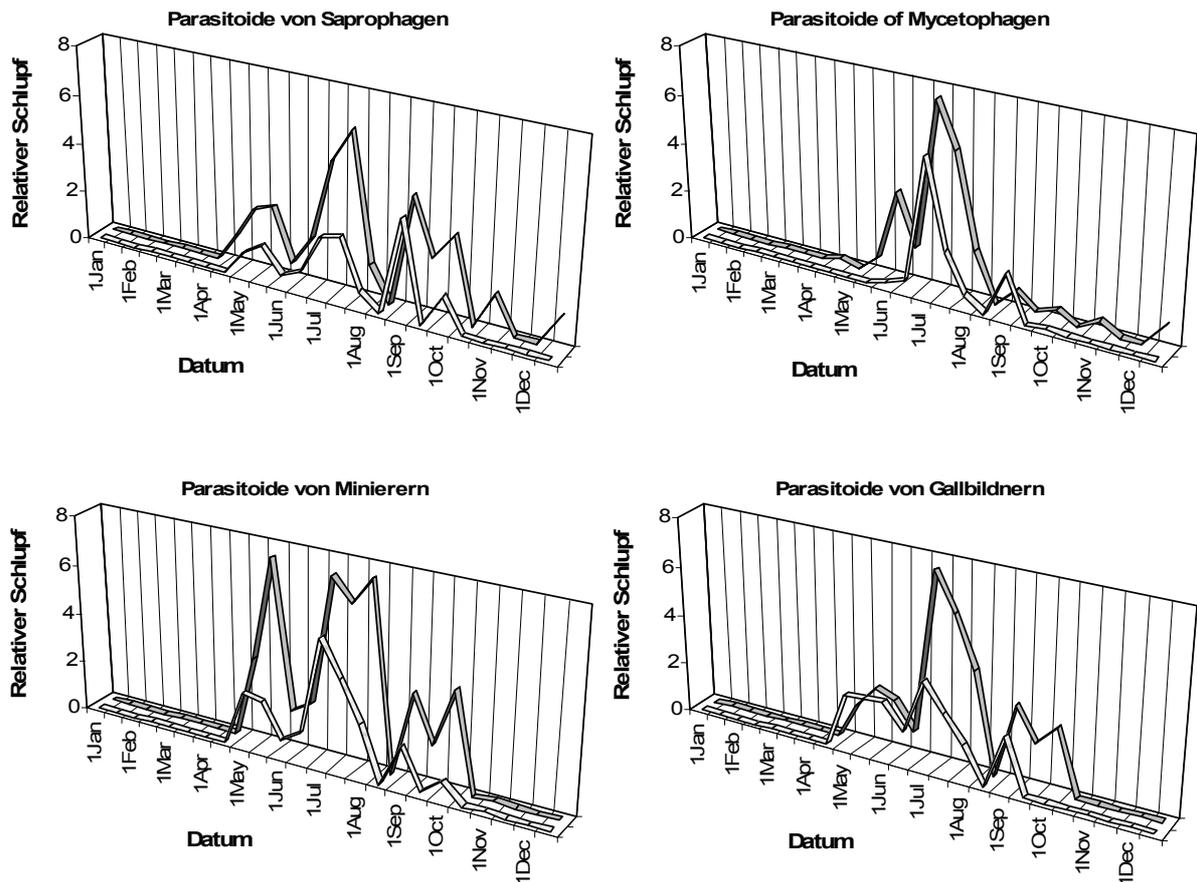


Abb. 3.2.1: Kombinierte Phänologien der Parasitoidarten der einzelnen Parasitoidgilden des Drakenberges zeigen gildencharakteristische Schlupfmuster. Weiße Bänder: Männchen, dunkle Bänder: Weibchen. Um jeder Art das gleiche Gewicht zu geben, wurden die einzelnen Schlupfdichten (1. oder 2. Hälfte eines Monats) jeweils durch die Gesamtdichte einer Art geteilt und aufaddiert.

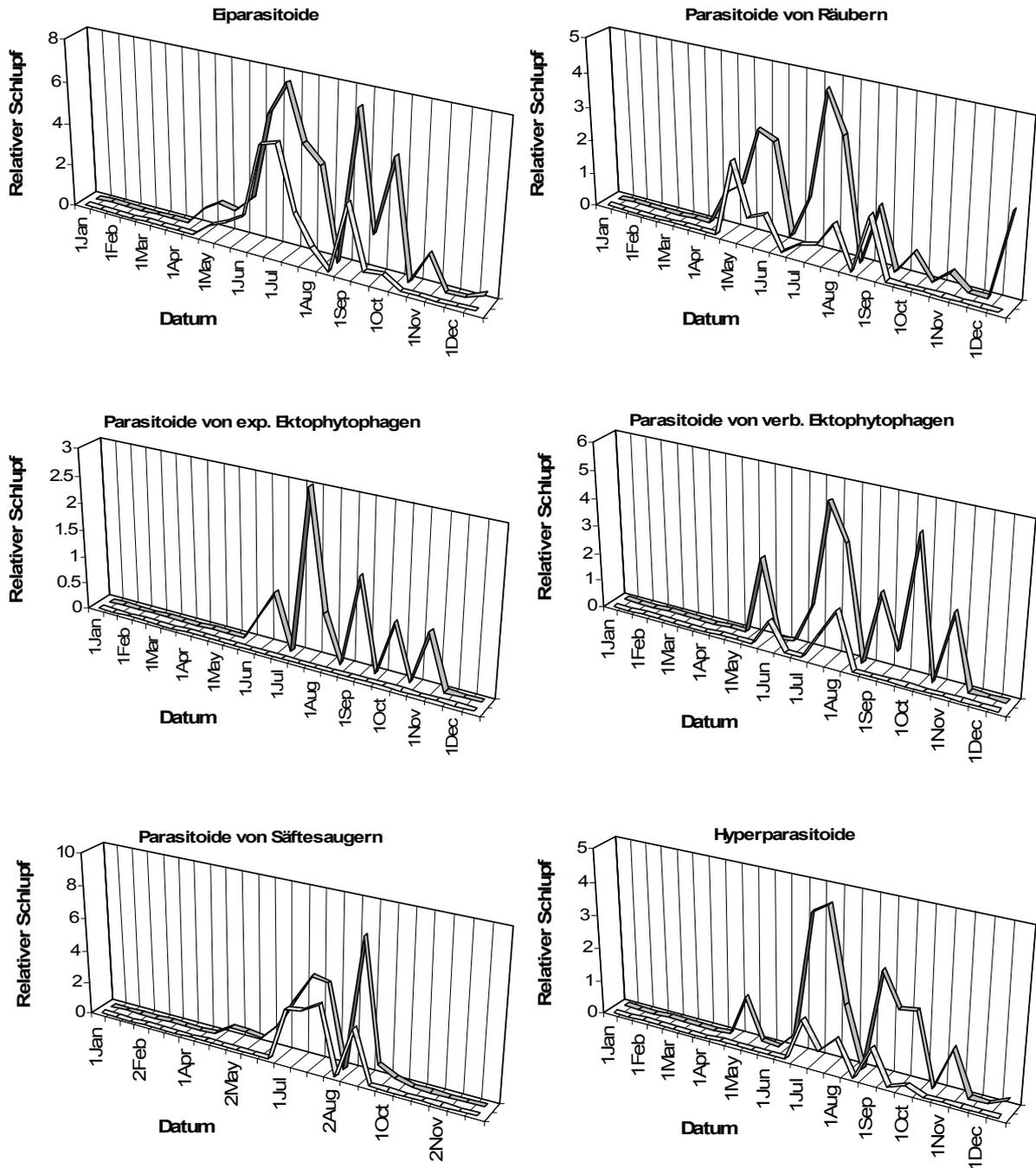


Abb. 3.2.1: Fortsetzung.

Fangperiode der Weibchen im Herbst wurde durch die Weibchen einiger Arten hervorgerufen, die Überwinterungsorte suchten. Es waren dies vor allem Weibchen der Eucoilide *Kleidotoma psiloides* und der Diapriide *Basalys abrupta*. In

den anderen Fällen gab es eine weitere Generation im Herbst. Die Diapriiden *Basalys parva* und *Lagynodes pallidus* hatten wenigstens eine Generation im Herbst. Univoltin waren dagegen die Diapriiden *Trichopria verticilleata* und *T.*

*aequata* sowie auch die Braconide *Alloea ?contracta*. Sie brachten Generationen im Juli / August hervor. Im benachbarten Buchenwald konnte ich ganz ähnliche Jahrgänge feststellen (Ulrich 2001a)

Die Parasitoide von Mycetophagen glichen auf der Wiese ebenfalls denen im Wald. In beiden Fällen brachten fast alle Arten zwei oder gar drei Generationen pro Jahr hervor, obwohl dies aufgrund der wohl recht kurzen Larvalentwicklungszeit aus Abb. 3.2.1 nicht ersichtlich ist. Bivoltin waren auf der Wiese die Diapiiden *Belyta depressa* und *Synacra brachialis*.

Die meisten Parasitoide von Minierern hatten auf der Wiese je eine Generation im Mai / Juni und im August / September. Unter den häufigen Arten waren dies die Pteromaliden *Callitula pyrrhogaster*, *Trichomalopsis hemipterus* und *Meraporus graminicola* sowie die Eulophide *Hemiptarsenus fulvicollis*. Univoltin waren die Braconide *Chasmodon apterus* und die Pteromalide *Cyrtogaster vulgaris*.

Parasitoide von Gallbildnern waren sowohl univoltin als auch polyvoltin. Sie erschienen von Mai bis September mit einem deutlichen Schlupfmaximum im Juli. Univoltin war die Platygastride *Trichacis pisis*, bivoltin die Platygastride

*Leptacis tipulae*. Damit weicht das Bild bei den Parasitoiden der Gallbildner deutlich von dem des Göttinger Buchenwaldes ab, wo die ganz überwiegende Mehrzahl der Arten nur eine Generation pro Jahr hatte.

Eiparasitoide und Parasitoide räuberischer Arthropoden hatten drei Schlupfmaxima im Mai/Juni, Juli und September. Im April wurden überwinterte Weibchen gefangen. Unter den Parasitoiden räuberischer Staphylinidenlarven waren die Proctotrupiden *Exallonyx confusus*, *E. microcerus*, *E. subserratus* und *E. quadriceps* bivoltin und *Exallonyx brevicornis*, *E. minor*, *E. longicornis*, *E. nixoni*, *E. ligatus* und *E. trichomus* univoltin. Eine solche Verteilung lässt auf eine gewisse ökologische Separation der Arten durch unterschiedliche Phänologien schließen, wie ich sie auch bei den besser studierten *Exallonyx* Arten des Buchenwaldes nachweisen konnte (Ulrich 1988).

Die Parasitoide ektophytophager Wirte zeigten ein sehr uneinheitliches Bild, was sicherlich dadurch bedingt ist, dass diese Gilde am wenigsten scharf umrissen ist. Jedoch deuten die vier Schlupfhöhepunkte darauf hin, dass es sich hierbei um eine relativ heterogene Gilde handelt.

Die Parasitoide von Säftesaugern

waren durchweg bivoltin und schlüpften entweder im Juni oder im August. Unter den häufigen Arten hatten die Braconide *Aphidius ?uzbekistanicus* und die Dryinide *Chelogynus ehippiger* zwei und die Braconide *Praon cf. volucre* und die Dryinide *Aphelopus serratus* eine Generation pro Jahr.

Hyperparasitoide waren ausschließlich bivoltin mit Generationen von Mai bis Ende September.

Nur sehr wenige Arten fingen sich außerhalb der Hauptschlupfperioden von Mai bis September und erschienen sehr früh oder sehr spät im Jahr. Von den determinierten Arten fanden sich mehrere Weibchen, die Winterquartiere suchten, im Dezember in den Fallen. Es waren dies Weibchen der Arten *Aclastus gracilis*, *Phygadeuon trichops* (Ichneumonidae), *Basalys abrupta* (Diapriidae), *Blacus ruficornis* (Braconidae), *Callitula pyrrhogaster* (Pteromalidae), *Exallonyx brevicornis*, *E. confusus*, , *E. minor*, *E. quadriceps*, *Phaneroserphus calcar* (Proctotrupidae) sowie *Ooctonus hemipterus* und *O. vul-*

*gatus* (Mymaridae). *Callitula pyrrhogaster*, ein Parasitoid minierender Dipterenlarven, scheint darüber hinaus eine Generation im Oktober hervorzubringen, worauf der Fang von 23 Männchen im Oktober und November hindeutet. Auch einige Parasitoide aus der Diapriidengattung *Basalys* (*B. nr. cymocles* und *B. depressa*) sowie die Braconide *Hormius similis* und die Ichneumonide *Theroscopus hemipterus* schlüpften im Oktober.

Den Blattlausparasitoiden *Aphidius ?uzbekistanicus* konnte ich bereits Anfang April nachweisen. Ende April fingen sich Weibchen von *Blacus ruficornis* (Braconidae), *Exallonyx longicornis* (Proctotrupidae), *Litus cynipseus* (Mymaridae), *Pantoclis leviventris* und *Trichopria aequata* (Diapriidae) und *Phygadeuon trichops* (Ichneumonidae). Es dürfte sich in allen Fällen um Weibchen handeln, die ihre Überwinterungsorte verlassen hatten. Dagegen konnte ich im April von keiner Art Männchen nachweisen.

## 4. Morphologie und Ökologie

### 4.1 Zur Flugfähigkeit

Die Hymenopteren sind einer der Arthropodenordnungen, in denen ein nicht unerheblicher Teil der Arten kurzflügelig (brachypter) oder gar flügellos (apter) ist. Unter den ca. 17000 beschriebenen europäischen Hautflüglerarten gibt es etwa 400 bis 600 brachyptere und etwa 150 aptere Arten (Ulrich 1999g, 2001a).

Eine erste Frage, die es zu beant-

worten gilt, ist, wie man Kurzflügeligkeit definiert. In einer früheren Arbeit (Ulrich 1999f) habe ich gezeigt, dass die Flügelfläche der vollflügeligen Hymenopteren allometrisch mit dem Thoraxvolumen korreliert. Da eine Fläche  $A$  nach klassischer Geometrie dem Quadrat der zugeordneten Basislänge  $L$  proportional ist und ein Volumen  $V$  der dritten Potenz dieser Länge, erwartet man eine

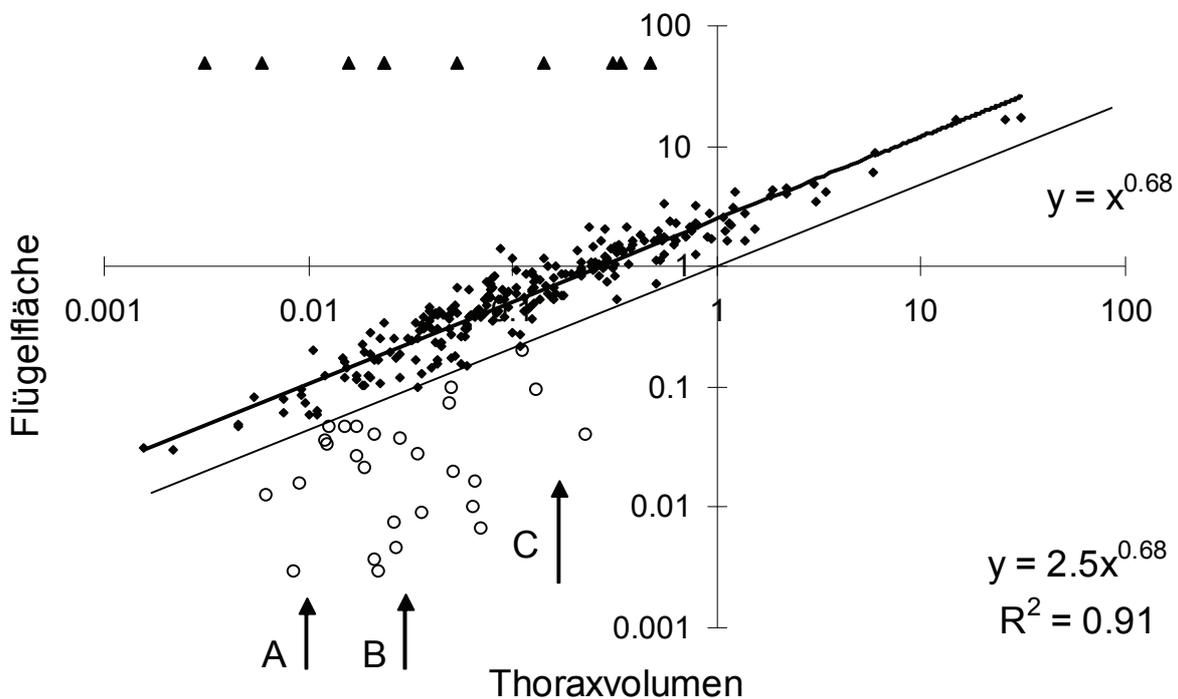


Abb. 4.1.1: Flügelfläche der Hautflügler des Drakenbergs in Abhängigkeit vom Thoraxvolumen. ●: vollflügelige Arten, ▲: flügellose Arten, ○: kurzflügelige Arten. Die Pfeile weisen auf drei Typen der Kurzflügeligkeit hin, wie ich sie im Göttinger Buchenwald nachweisen konnte (Ulrich 1999f).

Korrelation zwischen A und V entsprechend

$$A \propto V^{\frac{2}{3}}$$

Die Abb. 4.1.1 zeigt, dass diese Erwartung bei den Hymenopteren exakt erfüllt ist (Ulrich 1999f). Damit ergibt sich die Möglichkeit, Kurzflügeligkeit über Abweichungen von dieser Regressionsgeraden zu definieren. Ich habe Ar-

ten, die unterhalb der Regressionslinie  $y = x^{0,68}$ , also unterhalb der obigen Regressionslinie durch den Ursprung (1,1), als brachypter definiert.

Für den benachbarten Buchenwald konnte ich durch diese Methode drei deutlich getrennte Typen von kurzflügeligen Arten nachweisen. Darüber hinaus entsprachen auch die Kör-

Tab. 4.1.1: Artenzahlen der brachypteren (Typen A, B, C, in Abb. 4.1.1) und apteren Arten in Abhängigkeit von der Wirtsgilde und vom Stratum des Wirtsattacks.

| Typ        | Familie      | Parasitoide von  | Artenzahl | % der Gesamtfauna | Typ    | Stratum | Artenzahl | % der Gesamtfauna |
|------------|--------------|------------------|-----------|-------------------|--------|---------|-----------|-------------------|
| Brachypter |              |                  |           | Brachypter        |        |         |           |                   |
| Typ A      | Mymaridae    | Eiern            | 5         | 1,7%              | Type A | Kraut-  | 5         | 1,7%              |
|            | Scelionidae  | Eiern            | 1         | 0,3%              |        | Boden   | 3         | 1,0%              |
|            | Diapriidae   | Saprophagen      | 2         | 0,7%              |        | Unbe-   | 3         | 1,0%              |
|            | Aphelinidae  | Säftesaugern     | 1         | 0,3%              |        |         |           |                   |
|            | Eupelmidae   | Hyperparasitoide | 1         | 0,3%              |        |         |           |                   |
|            | Ceraphroni-  | Unbekannt        | 1         | 0,3%              |        |         |           |                   |
| Typ B      | Scelionidae  | Eiern            | 1         | 0,3%              | Type B | Kraut-  | 4         | 1,4%              |
|            | Charipidae   | Hyperparasitoide | 1         | 0,3%              |        | Boden   | 1         | 0,3%              |
|            | Eulophidae   | Minierern        | 1         | 0,3%              |        | Unbe-   | 8         | 2,8%              |
|            | Pteromalidae | Minierern        | 2         | 0,7%              |        |         |           |                   |
|            | Diapriidae   | Mycetophagen     | 1         | 0,3%              |        |         |           |                   |
|            | Megaspilidae | Unbekannt        | 2         | 0,7%              |        |         |           |                   |
|            | Ceraphroni-  | Unbekannt        | 5         | 1,7%              |        |         |           |                   |
| Typ C      | Encyrtidae   | Säftesaugern     | 1         | 0,3%              | Type C | Kraut-  | 1         | 0,3%              |
|            | Diapriidae   | Saprophagen      | 2         | 0,7%              |        | Boden   | 2         | 0,7%              |
| Apter      | Scelionidae  | Eiern            | 1         | 0,3%              | Apter  | Kraut-  | 2         | 0,7%              |
|            | Mymaridae    | Eiern            | 2         | 0,7%              |        | Boden   | 2         | 0,7%              |
|            | Braconidae   | Minierern        | 1         | 0,3%              |        | Unbe-   | 6         | 2,1%              |
|            | Ichneumoni-  | Räubern          | 1         | 0,3%              |        |         |           |                   |
|            | Ichneumoni-  | Unbekannt        | 3         | 1,0%              |        |         |           |                   |
|            | Megaspilidae | Unbekannt        | 2         | 0,7%              |        |         |           |                   |

| Gilde                 | N   | H        | Mittlerer FI | Standardfehler |
|-----------------------|-----|----------|--------------|----------------|
| Eiparasitoide         | 32  | 1745,00  | 1,228        | 0,064          |
| Gallbildner           | 29  | 3203,00  | 1,591        | 0,067          |
| Hyperparasitoide      | 15  | 1596,00  | 1,480        | 0,094          |
| Minierer              | 34  | 4098,00  | 1,577        | 0,062          |
| Mycetophage           | 18  | 1950,00  | 1,538        | 0,086          |
| Prädatoren            | 22  | 2619,00  | 1,615        | 0,077          |
| Säftesauger           | 20  | 1863,00  | 1,472        | 0,081          |
| Saprophage            | 24  | 3521,00  | 1,719        | 0,074          |
| Ektophy-              | 15  | 1350,00  | 1,514        | 0,094          |
| <hr/>                 |     |          |              |                |
| Taxon                 |     |          |              |                |
| Coleoptera            | 25  | 2057,00  | 1,451        | 0,067          |
| Diptera               | 94  | 10229,00 | 1,637        | 0,035          |
| Lepidoptera           | 18  | 1426,00  | 1,513        | 0,083          |
| Cicadina              | 15  | 883,00   | 1,310        | 0,093          |
| Apocrita              | 16  | 1449,00  | 1,483        | 0,090          |
| Aphidina              | 10  | 1092,00  | 1,659        | 0,114          |
| Coccina               | 5   | 302,00   | 1,365        | 0,161          |
| <hr/>                 |     |          |              |                |
| Stratum               |     |          |              |                |
| Boden                 | 62  | 6828,00  | 1,605        | 0,047          |
| Krautschicht          | 129 | 11508,00 | 1,513        | 0,032          |
| <hr/>                 |     |          |              |                |
| Zahl der Generationen |     |          |              |                |
| 1                     | 20  | 1191,00  | 1,648        | 0,096          |
| 2                     | 74  | 3274,00  | 1,385        | 0,046          |
| <hr/>                 |     |          |              |                |
| Hibernation           |     |          |              |                |
| Imago                 | 25  | 1202,00  | 1,555        | 0,068          |
| Larve                 | 67  | 3076,00  | 1,594        | 0,043          |
| <hr/>                 |     |          |              |                |
| Parasitoidtyp         |     |          |              |                |
| Koinobiont            | 114 | 12045,00 | 1,624        | 0,030          |
| Idiobiont             | 75  | 5910,00  | 1,447        | 0,035          |

pergrößen der apteren Arten diesen Typen. Die Abb. 4.1.1 jedoch zeigt, dass diese Typen auf der Wiese wesentlich schlechter definiert sind. Dies liegt auch an der vergleichsweise hohen Zahl an brachypteren und apteren Arten (Ulrich 1999f, 20001a).

Unter den determinierten Arten waren *Polyaulon paradoxus*, *Chasmodon apterus* und *Lagynodes pallidus* apter. An brachypteren Arten kamen *Callitula pyrrhogaster*, *Basalys parva*, *Hemiptarsenus fulvicollis*, *Litus cynipseus*, *Macroneura vesicularis* und *Meraporus graminicola* vor.

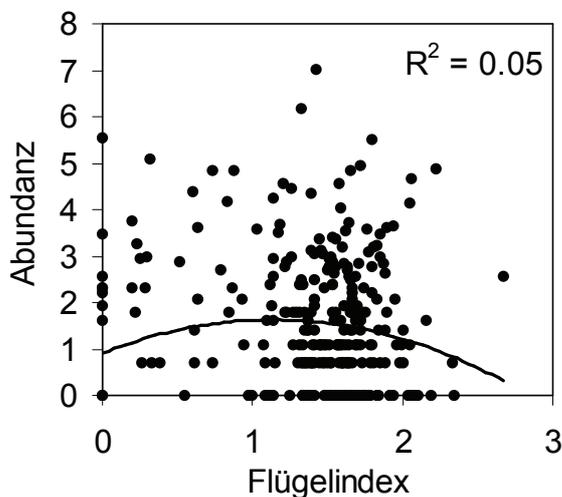
Auf der anderen Seite zeigt die Abbildung 4.1.1 ein anderes interessantes Phänomen. Es gibt keine Arten mit zu großen Flügeln. Dies ist sicherlich auf eine Art Optimierung zurückzuführen. Flügel, die größer sind, als zu einem optimalen Flug notwendig, wären energetisch ungünstig und sollten daher einem gewissen Selektionsdruck ausgesetzt sein.

Tab. 4.1.2: Kruskal-Wallis ANOVA des Flügelindex und mittlere Indexwerte und deren Standardfehler der vollflügeligen Parasitoidarten in Abhängigkeit vom Wirtstaxon, von der Wirtsgilde, vom Stratum des Wirtsattacks, von der Zahl der Generationen und der Art der Hibernation und vom Parasitoidtyp. Exakte Signifikanzwerte im Text. Verglichen wurden nur Gilden mit  $N > 5$ .

Tab. 4.1.3: Artenzahlen, Prozentsätze an der Gesamtfaua und Flügelindex FI der Hautflügler aufgeschlüsselt nach der Entwicklung der Flügel

| Flugfähigkeit                        | Zahl der Arten | % der Gesamtfaua | FI   |
|--------------------------------------|----------------|------------------|------|
| Normal                               |                |                  |      |
| Boden                                | 57             | 19,7%            | 1,69 |
| Krautschicht                         | 122            | 42,1%            | 1,59 |
| Typ A                                | 11             | 3,8%             | 0,70 |
| Typ B                                | 13             | 4,5%             | 0,39 |
| Typ C                                | 3              | 1,0%             | 0,52 |
| Apter                                | 10             | 3,4%             |      |
| Alle brachypteren oder apteren Arten | 37             | 12,8%            |      |

Eine Unterteilung der brachypteren und apteren Arten anhand der Wirtsgilde und des Stratums (Tab. 4.1.1) ergab eine relativ gleichmäßige Verteilung der Flügelreduktion unter den Wirtsgilden. Nur die Eiparasitoide scheinen einen leicht höheren Anteil an diesen Arten zu haben. Auch die Stratenverteilung der brachypteren und apteren Arten unterscheidet sich nicht signifikant von dem, was anhand einer Zufallsauswahl zu erwarten wäre ( $p(t) >$



0,1).

Es gibt allerdings einen anderen Weg, Gildenunterschiede in der Flugfähigkeit abzuschätzen. Nimmt man die Regressionslinie in Abb. 4.1.1 als Standard, so hätte ein körpergrößenkorrigierter Flügel eine Fläche von

$$F_{corr} = \frac{F_{uncorr}}{2.5V^{0.68}}$$

Da Fläche ein Quadrat der Länge ist und Volumen proportional zur dritten Potenz, lässt sich daraus sofort ein Index zur Flügelentwicklung (FI) herleiten (Ulrich 1999f).

$$FI = \frac{F^{1/2}}{V^{1/3}}$$

Eine Analyse des Flügelindexes entspricht dann einer Analyse der Residuen von Abb. 4.1.1 auf einer logarithmischen Skala. Arten mit einem Flügelindex unter 1 sind dann brachy- oder apter. Diese waren in beiden Untersuchungsjahren 12,8% aller Arten (Tab.

Abb. 4.1.2: Abundanz (In transformierte Individuenzahlen) in Abhängigkeit vom Flügelindex. Eine arithmetische Funktion zweiter Ordnung war für den quadratischen Term nicht signifikant.

4.1.3). Wenden wir FI auf die einzelnen Parasitoidgilden mit mehr als 5 Arten an, ergeben sich über eine Kruskal-Wallis Rang ANOVA hochsignifikante ( $p < 0,001$ ) Unterschiede zwischen den Gilden (Tab. 4.1.2). Eiparasitoide haben signifikant kleinere Flügel als andere Gilden. Im Mittel besaßen dagegen die Parasitoide räuberischer und saprophager Arthropodenlarven und -puppen die größten Flügel.

Signifikante Unterschiede im FI gab es auch bezüglich des Wirtstaxons. Parasitoide von Dipteren und Blattläusen hatten im Mittel signifikant größere Flügel als Parasitoide von Zikaden und Käfern.

Keine signifikanten Unterschiede bestanden hinsichtlich des Stratum und der Art der Hibernation. Dagegen hatten Parasitoidarten mit zwei oder mehreren Generationen pro Jahr sowie Idiobionten hochsignifikant kleinere Flügel als univoltine und koinobiontische Arten.

In einem weiteren Analyseschritt habe ich ein allgemeines lineares Modell benutzt (eine Erweiterung der klassischen ANOVA, Statsoft 2005), um die Interaktionen der einzelnen Prädiktoren in Bezug auf den Flügelindex aufzudecken (Tab. 4.1.4). Danach sind nur Wirtsgilde und Parasitoidtyp signifikant.

Welchen Einfluss hat die Flügelgröße auf ökologische Variablen? Die Abb. 4.1.2 zeigt zunächst einmal, dass FI und Schlupfdichte nicht miteinander korreliert waren. Arten mit kleinen Flügeln hatten ähnliche Dichten wie Arten mit großen. Allerdings schlüpften die Arten mit unterschiedlicher Entwicklung der Flügel unterschiedlich (Tab. 4.1.5). Flügellose und brachyptere Arten hatten im Mittel deutlich höhere Dichten als vollflügelige Arten (Ulrich 1999f). Eine makroptere Art schlüpfte durchschnittlich mit 3,1 Tieren pro  $m^2$ , während kurzflügelige und flügellose Arten es auf mehr als das Doppelte brachten. Dies erstaunt, weil die eingesetzten Schlupffallen potenziell geringere Fangeffizienzen bei brachypteren und apteren Arten haben sollten. Entweder sind sie jedoch auch für brachyptere und aptere Arten quantitativ oder die Dichten dieser Arten sind noch höher als die hier ermittelten. Damit würden die Abundanzunterschiede zwischen makropteren und brachy- und apteren Arten ebenfalls noch aus-

Tab. 4.1.4: Allgemeines lineares Modell Statistica 7.1) zur Analyse, welche Gilden den Flügelindex beeinflussen.

| Parasitoidgilde       | CHI <sup>2</sup> | p     |
|-----------------------|------------------|-------|
| Wirtsgilde            | 4,034            | 0,045 |
| Zahl der Generationen | 2,054            | 0,152 |
| Parasitoidtyp         | 7,739            | 0,005 |

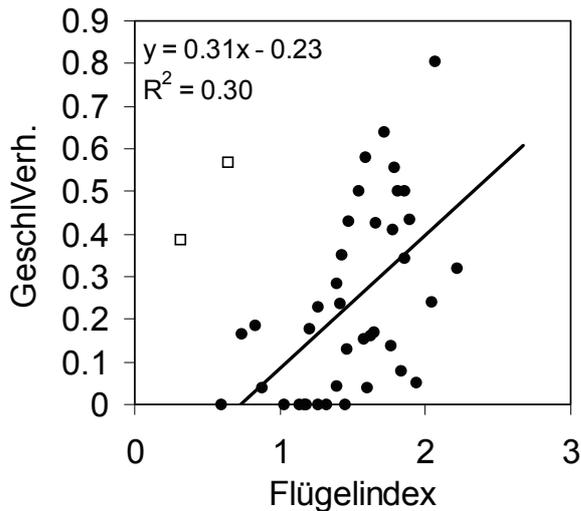


Abb. 4.1.3: Geschlechterverhältnis aller Arten mit mehr als 20 Tieren in Abhängigkeit vom Flügelindex. Die mit offenen Quadraten gekennzeichneten Arten sind nicht in der Regression enthalten.

geprägter sein.

Damit kommen wir zu einem interessanten Muster, das auch bei anderen Arthropoden nachgewiesen wurde. Arten, mit einem reduzierten Migrationspotential, und das sind brachyptere und aptere Arten, erreichen oft lokal hö-

Tab. 4.1.5: Schlupfdichten (Ind.  $m^{-2}a^{-1}$ ) und mittlere Schlupfdichten pro Art der Parasitoide des Drakenberg.

| Flugfähigkeit               | Schlupfdichte | % der gesamten Dichten | Mittlere Schlupfdichte pro Art |
|-----------------------------|---------------|------------------------|--------------------------------|
| Typ A                       | 81            | 11,1%                  | 6,2                            |
| ohne <i>Litus cynipseus</i> | 73            | 10,0%                  | 6,1                            |
| Typ B                       | 45            | 6,2%                   | 15,0                           |
| Typ C                       | 1             | 0,1%                   | 0,1                            |
| Apter                       | 38            | 5,2%                   | 1,0                            |
| Vollflügelig                | 563           | 77,3%                  | 3,1                            |

here Dichten und sind regional weiter verbreitet als Arten mit höherem Migrationspotential (also wohl die Mehrzahl der geflügelten Arten). Ein solches Muster wurde bei Lepidoperen (Hanski et al. 1993, Cowley et al. 2001) und Carabiden (Gutiérrez und Menéndez 1997, Gutiérrez et al. 2004, Ulrich und Zalewski unpubl.) nachgewiesen. Hinsichtlich der regionalen Verbreitung der brachypteren und apteren Arten lassen die vorliegenden Daten natürlich keine Rückschlüsse zu.

Einen Hinweis mag aber wiederum der Anteil gemeinsamer Arten von Drakenberg und Göttinger Wald geben. Von den 56 gemeinsamen Arten waren 4 brachypter oder apter (*Litus cynipseus*, *Polyaulon paradoxus*, *Lagynodes pallidus* und *Basalys parva*). Das sind 7% der gemeinsamen Arten und damit sogar weniger als der Anteil an brachypteren und apteren Arten in beiden Habitaten (12,8% auf der Wiese und 5,9% im Wald). Diese Daten geben keinen Hinweis auf ein weiteres regionales Vorkommen der Arten mit geringerer Migrationsfähigkeit. Allerdings ist die obige Abschätzung natürlich kein echter Test und die Zahl der verglichenen Habitats ist viel zu gering, um fundierte Hypothesen zu entwickeln. Allerdings liegen, wie schon gesagt, aus an-

deren Habitaten keine vergleichbaren Daten vor.

Zum Abschluss dieses Kapitels sei noch ein Blick auf die Geschlechterverhältnisse geworfen, die bei Hymenopteren aufgrund der meist arrhenotoken (haplo-diploiden) Fortpflanzung starke Beachtung fanden (Hamilton 1967, Charnov 1982, King 1987).

Die Abb. 4.1.4 zeigt eine deutliche Tendenz zur Vergrößerung des Anteils der Männchen bei Arten mit größeren Flügeln. Aufgetragen ist das Geschlechterverhältnis ( $M / (M + W)$ ) aller Arten mit mehr als 20 Tieren auf der Wiese in Abhängigkeit vom Flügelindex. Es ergibt sich eine hochsignifikante positive Regression ( $R^2 = 0,3$ ;  $p < 0,001$ ), falls zwei stark abweichende Arten (*Hemipterus fulvicollis* und *Callitula pyrrhogaster*) aus der Regression eliminiert werden. Geschlechterverhältnisse und der Flügelindex mögen durch die Biomasse der Arten beeinflusst sein. Deshalb ha-

be ich zusätzliche eine multiple Regression mit dem Geschlechterverhältnis als abhängiger und dem log-transformierten Körpergewicht und dem Flügelindex als Prädiktoren durchgeführt. Das Geschlechterverhältnis erwies sich als nur mit dem Flügelindex signifikant korreliert ( $\beta = 0,59$ ;  $p(t) = 0,0001$ ).

Es scheint also, dass der Anteil der Männchen linear mit der Migrationsfähigkeit ansteigt. Dies entspricht Hamilton's (1967) klassischer Theorie der 'local mate competition', wonach Weibchen den Anteil der Männchen so regulieren sollten, dass ein optimaler reproduktiver Erfolg gewährleistet ist. Bei Arten mit verminderter Dispersionsfähigkeit sollte demnach eine begrenzte Anzahl an Männchen ausreichen, um die Weibchen eines lokalen Schlupfes zu befruchten. Bei höherer Migrationsfähigkeit dagegen lohnt es sich, in mehr Männchen zu investieren, die auch Weibchen aus anderen Arealen be-

## 4.2 Kompakter oder graziler Körperbau?

Die Ausprägung der Flügel und das Körpergewicht sind zwei Aspekte der Morphologie einer Art, die Einfluss auf ökologische Muster haben können (Peters 1983, Brown 1995, Ulrich 1999f, 2001a). Aber auch die Gesamtgestalt des Körpers mag von Bedeutung sein (Ulrich 1999f).

Bei den Hymenopteren gibt es sehr verschiedene Körperformen, vor allem unter den Parasitoiden. Diese Unterschiede sind sicherlich als Anpassungen an ihre Wirte und an Habitatbedingungen zu verstehen. So gibt es etwa bei den Encyrtiden, dies sind vor allem Parasitoide von Schildläusen, sehr kompakte Arten mit ganz kurzen Bei-

nen, gedrungenen Körpern und vergleichsweise kurzen Antennen. Auf der anderen Seite existieren unter vielen nachtaktiven großen Ichneumoniden und Braconiden extrem lang gestreckte, grazile Arten mit sehr langen Beinen und Antennen. Leider gibt es nur sehr wenige Arbeiten, die sich mit den ökologischen Implikationen solcher Unterschiede im Aussehen beschäftigen (Ulrich 1999f). Deshalb will ich im Folgenden etwas eingehender die Körperform im Verhältnis zur Ökologie diskutieren, und zwar dies wiederum bei den Parasitoiden, da sie zum einen die Masse der Arten des Drakenberges stellen und zum anderen hinsichtlich der Gestalt am formenreichsten sind.

In einem ersten Schritt gilt es, ein Maß für die Gestalt zu finden. Kompaktheit oder Grazilität äußert sich vor allem in der Länge der Beine und des Körpers. Beide sind natürlich hochgradig miteinander korreliert (Abb. 4.2.1), wobei der Exponent der allometrischen Beziehung in Abb. 4.2.1 nicht signifikant vom theoretischen Wert von 0,33 verschieden ist. Ich habe deshalb die Länge des Hinterbeins als ein Maß für die Grazilität einer Art genommen. Nun

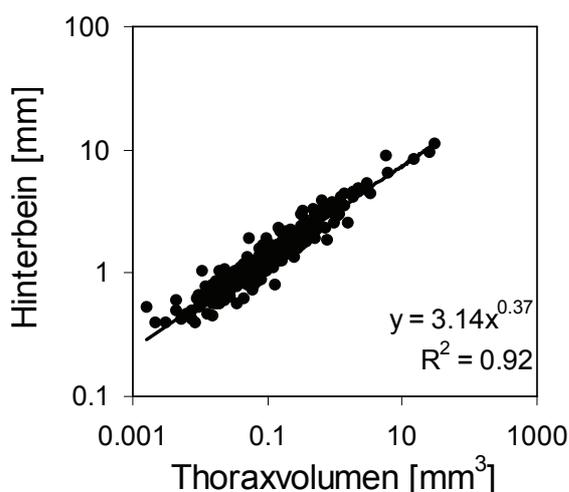


Abb. 4.2.1: Hinterbeinlänge der Parasitoidarten des Drakenbergs in Abhängigkeit vom Thoraxvolumen.

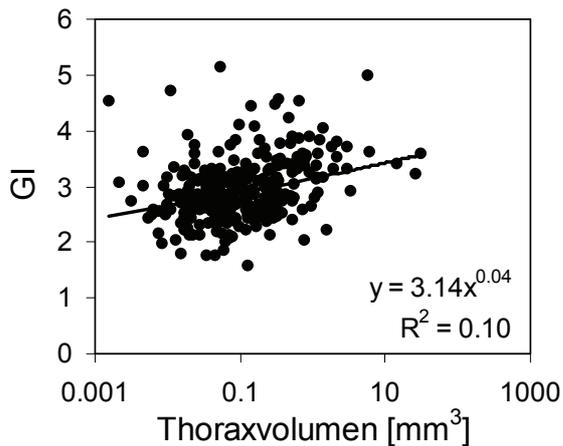


Abb. 4.2.2: Kompaktheit in Abhängigkeit vom Thoraxvolumen der Parasitoidarten.

muss ein solches Maß noch standardisiert werden. Dies geschieht entsprechend der Abb. 4.2.1 wie beim Flügelindex wiederum am einfachsten, indem man auf dieselbe Einheit reduziert und das Körpergewichts einschließt. Damit ergibt sich als Maß der Grazilität (oder Kompaktheit):

$$GI = \frac{L_{HB}}{V^{1/3}}$$

wobei  $L_{HB}$  die Länge des Hinterbeins ist und  $V$  das Thoraxvolumen (Ulrich 1999f). Das bedeutet, je höher  $GI$  ist, desto graziler ist eine Art.

Ein so definiertes Grazilitätsmaß ist allerdings immer noch vom Thoraxvolumen und damit von der Körpergröße abhängig (Abb. 4.2.2). Dies scheint ein realer Effekt zu sein. Größere Arten scheinen relativ längere Körperanhänge zu haben als kleinere Arten.

Die Tab. 4.2.1 zeigt die mittleren

Tab. 4.2.1: Mittlere Grazilitätsindizes und deren Standardfehler in Abhängigkeit vom Wirtstaxon, von der Wirtsgilde, vom Stratum des Wirtsangriffs, von der Zahl der Generationen und der Art der Hibernation und vom Parasitoidtyp.

| Gilde                 | N   | Mittelwert | Standardfehler |
|-----------------------|-----|------------|----------------|
| Eiparasitoide         | 14  | 2,99       | 0,08           |
| Gallbildner           | 29  | 2,65       | 0,09           |
| Hyperparasitoide      | 15  | 3,16       | 0,13           |
| Minierer              | 19  | 2,93       | 0,09           |
| Mycetophage           | 24  | 2,97       | 0,12           |
| Prädatoren            | 18  | 3,41       | 0,11           |
| Säftesauger           | 21  | 2,78       | 0,12           |
| Saprophage            | 34  | 3,08       | 0,10           |
| Ektophytophaga        | 35  | 3,56       | 0,13           |
| <hr/>                 |     |            |                |
| Taxon                 |     |            |                |
| Coleoptera            | 26  | 3,18       | 0,10           |
| Diptera               | 107 | 2,95       | 0,05           |
| Lepidoptera           | 19  | 3,28       | 0,12           |
| Cicadina              | 14  | 2,95       | 0,13           |
| Apocrita              | 16  | 3,12       | 0,16           |
| Aphidina              | 10  | 2,83       | 0,16           |
| Coccina               | 5   | 2,42       | 0,25           |
| <hr/>                 |     |            |                |
| Stratum               |     |            |                |
| Boden                 | 63  | 3,14       | 0,07           |
| Krautschicht          | 131 | 2,91       | 0,05           |
| <hr/>                 |     |            |                |
| Zahl der Generationen |     |            |                |
| 1                     | 20  | 3,18       | 0,11           |
| 2                     | 74  | 2,90       | 0,05           |
| <hr/>                 |     |            |                |
| Hibernation           |     |            |                |
| Imago                 | 26  | 3,30       | 0,09           |
| Larve                 | 67  | 2,89       | 0,06           |
| <hr/>                 |     |            |                |
| Parasitoidtyp         |     |            |                |
| Koinobiont            | 128 | 3,03       | 0,05           |
| Idiobiont             | 91  | 3,05       | 0,05           |

GI Werte der einzelnen Parasitoidgilden der Drakenbergwiese. Entsprechend der Abb. 4.2.2 ergibt sich, dass die meist größeren Parasitoide von Ektophytophagen und Räubern meist graziler sind als die kleineren Parasitoide von Gallbildnern und die Eiparasitoide. Diese Größenabhängigkeit zeigt sich auch hinsichtlich des Parasitoidtaxons.

Tab. 4.2.2: Kovarianzanalyse der Grazilität in Abhängigkeit vom Wirtstaxon, von der Wirtsgilde, vom Stratum des Wirtsattacks, von der Zahl der Generationen, der Art der Hibernation und vom Parasitoidtyp. In-transformierte Thoraxvolumina dienten als Kovariate W.

| Modell       | SS    | df  | MS    | F      | p     |
|--------------|-------|-----|-------|--------|-------|
| Konstante    | 672,3 | 1   | 672,3 | 2801,6 | 0,000 |
| log W        | 1,3   | 1   | 1,3   | 5,6    | 0,019 |
| Gilde        | 13,8  | 8   | 1,7   | 7,2    | 0,000 |
| Fehler       | 47,8  | 199 | 0,2   |        |       |
| Konstante    | 346,9 | 1   | 346,9 | 1366,7 | 0,000 |
| log W        | 0,6   | 1   | 0,6   | 2,2    | 0,142 |
| Taxon        | 4,4   | 6   | 0,7   | 2,9    | 0,010 |
| Fehler       | 47,7  | 188 | 0,3   |        |       |
| Konstante    | 721,6 | 1   | 721,6 | 2696,1 | 0,000 |
| log W        | 1,6   | 1   | 1,6   | 5,9    | 0,016 |
| Stratum      | 2,6   | 1   | 2,6   | 9,9    | 0,002 |
| Fehler       | 51,1  | 191 | 0,3   |        |       |
| Konstante    | 275,8 | 1   | 275,8 | 1128,0 | 0,000 |
| log W        | 1,2   | 1   | 1,2   | 5,0    | 0,027 |
| Generationen | 0,5   | 1   | 0,5   | 1,9    | 0,175 |
| Fehler       | 26,7  | 109 | 0,2   |        |       |
| Konstante    | 467,7 | 1   | 467,7 | 2129,6 | 0,000 |
| log W        | 0,8   | 1   | 0,8   | 3,5    | 0,066 |
| Hibernation  | 3,9   | 1   | 3,9   | 17,8   | 0,000 |
| Fehler       | 19,8  | 90  | 0,2   |        |       |
| Konstante    | 445,3 | 1   | 445,3 | 1518,4 | 0,000 |
| log W        | 0,1   | 1   | 0,1   | 0,1    | 0,927 |
| Typ          | 1,0   | 1   | 0,1   | 0,1    | 0,745 |
| Fehler       | 65,4  | 223 | 0,3   |        |       |

Parasitoide kleinerer Aphidina und Coccina erwiesen sich als kompakter (das heißt streng genommen, sie hatten relativ kürzerer Hinterbeine) als die Parasitoide der meist größeren Coleoptera und Lepidoptera.

Arten, die als Imago überwinterten, zeigten sich ebenfalls als im Mittel graziler als solche, die den Winter als Larve oder Puppe verbrachten. Auch hier scheint der Größeneffekt wieder eine Rolle zu spielen (siehe Kap. 7).

Um den Größeneffekt zu eliminieren, habe ich eine Kovarianzanalyse (allgemeines lineares Modell, Statsoft 2005) durchgeführt mit dem log-transformierten Thoraxvolumen als Kovariat (Tab. 4.2.2). Dieses Kovariat erwies sich bei der Wirtsgilde, dem Stratum und der Zahl der Generationen als signifikant. Nichtsdestoweniger verblieben hochsignifikante Unterschiede in Bezug auf GI. Die Parasitoide von Gallbildnern und Säftesaugern sowie die Eiparasitoide erwiesen sich als hochsignifikant kompakter als die übrigen Gilden.

Auch die Parasitoide mit Wirten in der Krautschicht sowie die Arten, die als Imago überwinterten, hatten relativ kürzere Hinterbeine.

Diese Ergebnisse zeigen, dass es nicht allein die Körpergröße ist, die die

gesamte Körpergestalt über bekannte allometrische Wachstumsgesetze (Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1984) bestimmt. Die vorliegenden Ergebnisse lassen vermuten, dass auch verschiedene Umwelt- und Selektionsbedingungen ihre Spuren in der Körpergestalt hinterlassen. Dies ist letztendlich gesehen natürlich eine recht triviale Feststellung. Natürlich haben sich alle Arten mehr oder weniger an ihre Umwelt und die Parasitoide speziell an ihre Wirte angepasst. Allerdings ist es interessant, dass sich morphologische Unterschiede über recht simple Indikatoren auf Gemeinschaftsebene einfach nachweisen lassen.

Ein letzter Punkt betrifft das Ver-

hältnis von Flügelindex und Grazilitätsmaß. Die Abb. 4.2.3 zeigt dazu ein interessantes Phänomen. In der Summe sind Grazilität und Flügelindex nur schwach miteinander korreliert. Trennt man jedoch makroptere und brachyptere / aptere Arten, so ergeben sich gegenläufige Muster. Bei vollflügeligen Arten sind beide signifikant ( $p < 0,0001$ ) positiv miteinander korreliert. Bei den brachypteren und apteren Arten dagegen dreht sich dieses Verhältnis um ( $p < 0,0001$ ). Mit anderen Worten, Arten mit einer Tendenz zur Flügelreduktion werden graziler, makroptere Arten dagegen werden mit abnehmender Flügelgröße kompakter.

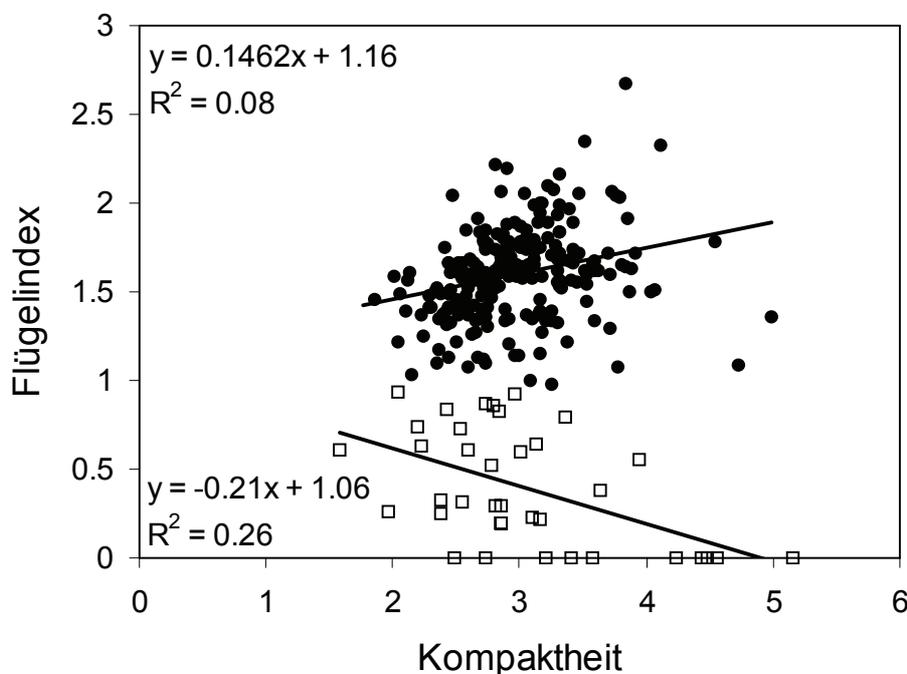


Abb. 4.2.3: Flügelindex in Relation zur Kompaktheit. Die mit offenen Quadraten gekennzeichneten Arten sind brachypter oder apter, schwarze Punkte kennzeichnen die vollflügeligen Arten. Beide Regressionen sind mit  $p < 0,0001$  signifikant.

### 4.3 Ein Wort zur Länge des Legebohrers

Ein letztes morphologisch interessantes Maß ist die Länge des Legebohrers. Dies betrifft wiederum vor allem die parasitoiden Arten. Natürlich spiegelt die Bohrerlänge bei diesen Arten die Erreichbarkeit der Wirte wieder. Parasitoide von Gallbildnern, Minierern oder verborgenen Wirtsarten sollten längere Bohrer haben als solche, die frei zugängliche Wirte attackieren. Darüber hinaus hängt die Bohrerlänge auch von der Körpergröße ab (Abb. 4.3.1). Diese Korrelation ist aber erstaunlich schwach, wenn auch hochsignifikant, ausgeprägt ( $R^2 = 0,32$ ,  $p < 0,0001$ ).

Die Abb. 4.3.1 enthält nur Daten von 192 Parasitoidarten. Der Grund, dass nicht alle Parasitoide vermessen

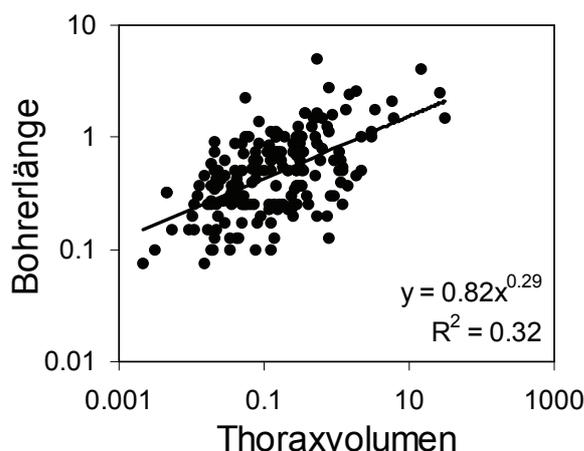


Abb. 4.3.1: Bohrerlänge [mm] der Parasitoidarten des Drakenbergs in Relation zum Thoraxvolumen [mm<sup>3</sup>].

wurden, liegt darin, dass die Bohrerlänge häufig sehr schwer zu bestimmen ist. Bei den meisten Familien ist dieser nicht exponiert sondern vollständig im Gaster verborgen. Dabei ist die Gasterlänge nur ein sehr ungenaues Maß für den Ovipositor, da dieser etwa bei den Scelioniden oder Platygasteriden im Gaster eingerollt ist. Zur Bestimmung der Ovipositorlänge muss man also die Tiere sezieren, was bei Arten, die nur mit einem Exemplar repräsentiert waren, unverhältnismäßig erschien.

In Abb. 4.3.1 ist der Exponent 0.29 wiederum nicht signifikant von 0,33 verschieden ( $p > 0,05$ ), so dass wiederum der Quotient aus Bohrerlänge  $L$  und Thoraxvolumen  $V^{1/3}$  als körpergrößenkorrigiertes Maß des Bohrers herangezogen werden kann.

$$BI = \frac{L}{V^{1/3}}$$

Ein Kovarianzanalyse wie im vorhergehenden Kapitel zeigte nun (Tab. 4.3.1), dass eine so korrigierte Bohrerlänge offensichtlich nur wenig zwischen den Gilden und zwischen den Straten variierte ( $p = 0,56$ ). Dagegen hatte der Parasitoidtyp einen erheblichen Einfluss. Idiobionten hatten signifikant län-

gere Bohrer (BI =  $1,71 \pm 0,06$ ) als Koinobionten (BI =  $1,19 \pm 0,05$ ). Dies widerspricht auf den ersten Blick der Erwartung. Idiobionten sind in der Mehrzahl Ektoparasitoide und man würde erwarten, dass sie kürzere Bohrer benötigen als die meist endoparasitoiden Koinobionten. Allerdings sind die Typen ungleich über die Parasitoidgilden verteilt. Idiobionten neigen zu verborgenen Wirten, um ihre exponierten Larven besser zu schützen.

Die Tab. 4.3.2 zeigt, dass bei den meisten Gilden koinobiontische Arten überwiegen. Natürlich sind Eiparasitoiden

Tab. 4.3.1: Kovarianzanalyse des Bohrerindex in Abhängigkeit vom Wirtstaxon, von der Wirtsgilde, vom Stratum des Wirtsattacks und vom Parasitoidtyp. In-transformierte Thoraxvolumina dienen als Kovariate W.

| Modell    | SS   | df  | MS   | F     | p     |
|-----------|------|-----|------|-------|-------|
| Konstante | 29,7 | 1   | 29,7 | 138   | 0,000 |
| log W     | 9,3  | 1   | 9,3  | 43,6  | 0,000 |
| Gilde     | 3,4  | 8   | 0,4  | 1,9   | 0,056 |
| Fehler    | 26,3 | 123 | 0,2  |       |       |
| Konstante | 21,7 | 1   | 21,7 | 104   | 0,000 |
| log W     | 23,8 | 1   | 23,8 | 114   | 0,000 |
| Taxon     | 3,5  | 6   | 0,6  | 2,8   | 0,013 |
| Fehler    | 24,9 | 120 | 0,2  |       |       |
| Konstante | 43,3 | 1   | 43,3 | 188   | 0,000 |
| log W     | 27,7 | 1   | 27,7 | 120   | 0,000 |
| Stratum   | 0,2  | 1   | 0,2  | 0,9   | 0,347 |
| Fehler    | 28,3 | 123 | 0,2  |       |       |
| Konstante | 60,5 | 1   | 60,5 | 284   | 0,000 |
| log W     | 26,5 | 1   | 26,5 | 123,5 | 0,000 |
| Typ       | 2,4  | 1   | 2,4  | 11,1  | 0,001 |
| Fehler    | 30,7 | 143 | 0,2  |       |       |

Tab. 4.3.2: Artenzahlen von Koino- und Idiobiontischen Parasitoiden in Relation zur Wirtsgilde.

| Parasitoide von   | Idiobion- | Koinobion- |
|-------------------|-----------|------------|
| Xylophagen        | 1         | 0          |
| Ektophytophagen   | 9         | 23         |
| Saprophagen       | 21        | 15         |
| Säftesaugern      | 5         | 17         |
| Prädatoren        | 5         | 20         |
| Mycetophagen      | 1         | 23         |
| Minierern         | 6         | 27         |
| Hyperparasitoiden | 11        | 10         |
| Gallbildnern      | 0         | 33         |
| Eiparasitoiden    | 47        | 0          |
| ?                 | 55        | 28         |

de Idiobionten, aber auch die meisten Parasitoide von Saprophagen gehören diesem Typ an, da sie überwiegend Puparien befallen.

Die Wirtsgilde mag also mindestens zum Teil die Unterschiede beim Parasitoidtyp erklären. Der hohe Signifikanzwert zeigt aber, dass der Typ allein ebenfalls deutlich die Länge des Ovipositors mitbestimmt. Leider war in diesem Fall keine komplexere MANCOVA möglich, da kein komplettes ANOVA Modell vorhanden ist. Eine MANCOVA unter Einschluss nur der Gilden, bei denen sowohl Idio- als auch Koinobionten vorhanden waren, ergab mit Wirtsgilde und Typ als Prädiktoren und In-transformiertem Thoraxvolumen als Kovariat keinen signifikanten Einfluss des Parasitoidtyps auf die Bohrerlänge ( $F = 0,09$ ,  $p = 0,75$ ).

## 4.4 Lässt sich die Biologie durch die Morphologie Vorhersagen?

Die deutlichen Korrelationen der morphologischen und biologischen Daten in den vorherigen Abschnitten lässt die Frage aufkommen, ob es korrelative Beziehungen zwischen den morphologischen Merkmalen und ökologischen Parametern gibt und ob sich die Ökologie vorhersagen lässt? Für die Hautflügler des Buchenwaldes konnte ich mittels einer Diskriminanzanalyse einen Satz von Regressionsgleichungen erstellen, die für die Wirtsgilde hochsignifikant war, für die anderen gemessenen ökologischen Parameter jedoch keine befriedigenden Ergebnisse lieferte (Ulrich 2001a). Die Tab. 4.4.1 zeigt, dass die-

ser Befund nur zum Teil für die Hymenopteren des Drakenberges gilt. Signifikante Diskriminanzgleichungen ergaben sich nur für einige Wirtsgilden, jedoch nicht für das Wirtsstratum, die Zahl der Generationen, die Art der Hibernation und den Parasitoidtyp. Zur Vorhersage der Wirtsgilde jedoch waren alle Diskriminanzfunktionen ungeeignet.

Wir können daraus wiederum schließen, dass es auch für die Hautflügler der Drakenbergwiese nicht möglich ist, ökologische Merkmale aus morphologischen abzuleiten. ‚The ghost of competition past‘ (Strong 1986) reicht wiederum weit in die Vergangenheit.

Tab. 4.4.1: Signifikanzwerte einer Diskriminanzanalyse mit Thoraxvolumen, Flügelindex, Kompaktheit und Bohrerindex als Prädikatoren.

| Gilde            | Signifikanzwert | Stratum               | Signifikanzwert |
|------------------|-----------------|-----------------------|-----------------|
| Eiparasitoide    | 0,18            | Boden                 | 0,33            |
| Gallbildner      | 0,05            | Krautschicht          | 0,67            |
| Hyperparasitoide | 0,09            | Zahl der Generationen |                 |
| Minierer         | 0,21            | 1                     | 0,17            |
| Mycetophage      | 0,08            | 2                     | 0,83            |
| Säftesauger      | 0,08            | Hibernation           |                 |
| Saprophage       | 0,08            | Imago                 | 0,65            |
| Ektophytophage   | 0,11            | Larve                 | 0,35            |
|                  |                 | Parasitoidtyp         |                 |
|                  |                 | Koinobiont            | 0,53            |
|                  |                 | Idiobiont             | 0,47            |

## 5. Strukturen der Gemeinschaften

### 5.1 Einige allgemeine Bemerkungen

Die Analyse der Dominanzstruktur von Tiergemeinschaften hat in der Ökologie eine lange Tradition (Motomura 1932, Fisher et al. 1943, Tokeshi 1993, 1999, Hubbell 2001, Magurran 1988, 2003). Dominanzordnungen dienen zur Abschätzung von Konkurrenzstärken (Tokeshi 1996, 1999, Magurran 2003), vermeintlichen Störungen von Gleichgewichtszuständen (May 1975, Ugland und Gray 1982, Frontier 1985, Nummelin 1998, Fesl 2002) und zur Bestimmung der Diversität (Ulrich 2001e, h, i, Magurran 2003).

Ein grundsätzliches Problem bei all diesen Untersuchungen war und ist, wie eine Lebensgemeinschaft zu definieren ist. Sind es alle zu einem Zeitpunkt in einem ökologischen System vorkommenden Arten? Sind es alle Arten, die potenziell dort vorkommen könnten? Sind es nur die Arten, die das System in signifikanter Weise beeinflussen? Und weiter, wie begrenzt man ein solches ökologisches System? Gehören etwa zu ihm ein ganzer Wald oder nur bestimmte räumlich begrenzte Kompartimente? Wie sollen Migrationseffekte behandelt werden? Metagemeinschaften,

die durch permanente Migrationen strukturiert werden, sind sicher räumlich schlecht definiert und die einzelnen Habitate formen sicherlich keine separaten Gemeinschaften.

Auch in zeitlicher Hinsicht gibt es Probleme bei der Definition einer Gemeinschaft. Gehören etwa nur potenziell interagierende Arten zu einer echten Lebensgemeinschaft (also solche, die zum gleichen Zeitpunkt im selben System sich befinden)? Danach wären unterschiedliche Generationen derselben Art zu verschiedenen Gemeinschaften zu zählen. Oder kann man einfach die innerhalb eines gewissen Zeitabschnittes in selben Habitat vorkommenden Arten als eine Gemeinschaft auffassen?

Die klassische Ökologie hat sich mit der Frage, wie eine Lebensgemeinschaft zu definieren ist, erstaunlich wenig befasst (Tokeshi 1999, Magurran 2003). Insbesondere die meisten Modelle relativer Abundanzen benutzen einen sehr diffusen Gemeinschaftsbegriff und definieren die Objekte ihrer Modelle sehr allgemein als „irgendwie“ um Ressourcen konkurrierende Arten

(Tokeshi 1993, 1999, Magurran 2003).

Wie genau eine solche Konkurrenz aussehen soll und ob die Konkurrenzstärke einheitlich und konstant ist, wird nicht weiter diskutiert. Typische Beispiele für ein solches Vorgehen sind die nischenorientierten Modelle von Motomura (1932), MacArthur (1957, 1960), Sugihara (1980) und Tokeshi (1990, 1996). Aber auch die eher stochastisch orientierten Modelle, wie die Lognormal Verteilung (Preston 1962, 1980), die Logserie (Fisher et al. 1943) oder verschiedene allometrische Verteilungen, die auf einer fraktalen räumlichen Verteilung der Arten basieren (Frontier 1985, Harte et al. 1999, Moulliot et al. 2000) benutzen keinem klar definierten Gemeinschaftsbegriff. Einzig die neutralen Modelle von Hubbell (1997, 2001), Bell (2000, 2001, 2002), Solé et al. (1999, 2000) und McKane et al. (2000) benutzen klar definierte Begriffe und leiten lokale Gemeinschaften als zeitlich und räumlich definierte Einheiten von Individuen ab, die aktuell miteinander leben und konkurrieren. Allerdings fehlt diesen Modellen ein direkter Bezug auf Arten. Ihre evolutiven Einheiten sind phylogenetische Linien. Dies erschwert die Anwendung in der Praxis (Harte 2003, Nee und Stone 2003, Kneitel und Chase 2004, Ulrich 2004c).

Diese Sachlage erschwert die Anwendung von Modellen über Dominanzordnungen (Abundanz - Rangordnungsmodelle) insbesondere bei artenreichen „Gemeinschaften“ von Arthropoden. Bei diesen ist es praktisch unmöglich, komplette Artenlisten und Dichten zu erarbeiten, zum einen aufgrund der starken Dichtefluktuationen, zum anderen aufgrund des hohen zeitlichen Artenumsatzes („species turnover“). Das bedeutet z. B., dass Artenlisten, die in mehrjährigen Untersuchungsprogrammen erarbeitet wurden, immer zu einem größeren Prozentsatz neu immigrierte Arten enthalten. Damit wird die Zahl der Arten trotz eines begrenztes Areal kontinuierlich mit der Untersuchungsdauer steigen und den Eindruck einer sehr großen Gesamtartenzahl vermitteln, obwohl die jährlichen Artenzahlen deutlich niedriger sein mögen. De facto bestimmt man mit solchen Programmen eher den regionalen Artenpool als die lokale Gemeinschaft.

Die zeitlichen und räumlichen Dichtefluktuationen von Arthropoden gehorchen fast immer Taylors Potenzgesetz, welches besagt, dass die zeitliche und räumliche Variabilität der aus der Statistik bekannten proportionalen Skalierung entspricht (Taylor 1961, Taylor et al. 1980, McArdle et al. 1990)

$$\sigma^2 = a\mu^2$$

Daraus lässt sich sehr schnell ableiten, dass Arthropodengemeinschaften einen sehr hohen Artenumsatz aufgrund von hohen lokalen Aussterbewahrscheinlichkeiten und entsprechenden Rekolonisationen haben.

Foley (1994, 1997) leitete für einen ‚random walk‘ aus Taylors Potenzgesetz die Wahrscheinlichkeit eines lokalen Aussterbens ab. Ein ‚random walk‘ ist ein zeitlicher (oder räumlicher) Prozess, bei dem die nächste Etappe  $N_{t+1}$  nur von dem aktuellen Stand  $N_t$  und einer Zufallsvariable abhängt. Am einfachsten lässt sich ein solcher Prozess durch folgendes Modell beschreiben

$$N_{t+1} = N_t + \text{norm}(0, r)$$

wobei  $\text{norm}(0, r)$  eine normalverteilte Zufallsvariable mit dem Mittelwert 0 und der Standardabweichung  $r$  ist.

Dichtefluktuationen von Arthropoden lassen sich oft durch solch einen ‚blinden‘ Zufallsprozess beschreiben. Die Dichten der folgenden Generationen sind damit nicht durch biologische Prozesse reguliert. Zusammen mit Taylors Potenzregel bedeutet dies auch, dass zukünftige Dichten praktisch nicht vorhersagbar sind. Die mittlere Überlebenszeit einer Art beträgt aufgrund dieses Modells (Foley 1994)

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

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  $\text{var}_R$  die Varianz der log-transformierten Wachstumsraten der Population. Diese lässt sich aus den jährlichen Populationsdichten mittels

$$N_t = r N_{t-1}$$

schätzen. Die obere Dichtegrenze  $K$  ist natürlich bei fast allen Arten unbekannt. Nun ergibt sich die jährliche Aussterbewahrscheinlichkeit  $P(t)$  über einen Poisson Prozess durch:

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

Betrachten wir nun den günstigsten Fall und nehmen  $n_0 = k$  und setzen Taylors Potenzregel in die Funktion für  $T_E(n_0)$  ein. Dazu benötigen wir die Regel, dass logarithmisch transformierte Werte, die Taylors Gesetz gehorchen, eine konstante Varianz besitzen.

$$\sigma^2 \equiv \frac{\sum (x_i - \mu)^2}{n} \propto \mu^2 \equiv \left( \frac{\sum x_i}{n} \right)^2$$

↓

$$\sigma^2[\ln(x_i)] \equiv \frac{\sum (\ln x_i - \frac{\sum \ln x_i}{n})^2}{n} \equiv \text{const}$$

Es ergibt sich

$$T_E(n_0) \equiv \frac{k^2}{\text{varr}_k} \equiv \frac{k^2}{c}$$

Damit wird

$$P(t) \equiv 1 = e^{-\frac{ct}{k^2}}$$

Diese 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. Diese Flächenabhängigkeit wird über die Kapazität eingeführt. Nehmen wir als  $k$  mittlere maximale Dichten zwischen 1 und 10000 Tieren  $\text{ha}^{-1}$  ergeben sich Werte von  $c$  zwischen 1 und etwa 10 und somit minimale jährliche Aussterbewahrscheinlichkeiten von  $P(1) = 0,63$  bis  $P(10000) = 0,001$  mit einem geometrischen Mittel von  $P(9,21) = 0,11$ .

Diese Werte sind trotz der groben Abschätzung überraschend realistisch. Den Boer (1981, 1985) fand Aussterbewahrscheinlichkeiten von Laufkäfern in den Niederlanden von 2 bis 10%. Harrison (1991) und Harrison et al. (1988) und Foley (1994) ermittelten für Schreckenfaller lokale Extinktionswahrscheinlichkeiten von einigen Prozent und für Hymenopteren konnte ich im Buchenwald Extinktionswahrscheinlichkeiten von bis zu 15% wahrscheinlich machen

(Ulrich 2001f). Bei solch hohen Artenaustauschraten und damit verbundenen Neukolonisationen ist es natürlich sehr schwer, eine Tiergemeinschaft in zeitlicher Hinsicht zu definieren.

Ein dritter Punkt, der eine Definition einer Gemeinschaft erschwert, betrifft die Notwendigkeit, auch den räumlichen Artenaustausch, also Arten-Arealbeziehungen, mit einzubeziehen. Der räumliche Artenaustausch wird in aller Regel am besten über eine Potenzfunktion beschrieben (Rosenzweig 1995, Lomolino 2000)

$$S = S_0 A^z$$

In einer aktuellen Arbeit (Ulrich unveröffentl.) konnte ich zeigen, dass man die zeitliche und die räumliche Variabilität entsprechend Prestons (1962) Hypothese mittels zweier Potenzfunktionen verbinden kann. Dem entspricht die Erfahrung, dass räumliche und zeitliche Variabilität einander äquivalent sind (Rosenzweig 1995, Adler and Lauenroth 2003, White 2004). Daraus erhält man eine allgemeine Arten - Areal - Zeit - Beziehung (Ulrich unveröffentl.)

$$S = S_0 A^z t^y$$

Diese Funktion beschreibt letztendlich die Gesamtzahl einer Gemeinschaft eines Areals  $A$  innerhalb einer Zeitspanne  $\Delta t$  von  $t_0 = 1$  bis  $t$  mittels dreier Parameter, der Artendichte  $S_0$

und der Exponenten  $z$  und  $y$ . Betrachtet man eine zeitlich punktuelle Artenzahl ist  $t = 1$  und  $\Delta t = 0$  und die obige Funktion reduziert sich zu einer gewöhnlichen Arten - Arealkurve. Betrachtet man noch ein Standardareal wird  $A = 1$  und wir erhalten die Artendichte  $S_0$ .

Ich habe die Aussterbewahrscheinlichkeiten und die Arten - Areal - Zeit - Beziehung so ausführlich diskutiert, weil sie den Schlüssel zu einer praktikablen Definition einer Gemeinschaft liefern. Eine Gemeinschaft müsste aus Arten (oder allgemeiner ökologisch relevanten Einheiten) bestehen, die zeitlich und räumlich miteinander in Beziehung stehen. Das heißt, ihre lokalen Aussterbewahrscheinlichkeiten sollten begrenzt sein und sie sollten sich räumlich überlappen. Was heißt das? Arten mit hohen Aussterbewahrscheinlichkeiten kommen innerhalb eines Areals zeitlich gesehen nur sporadisch vor. Bei einer sehr geringen Aussterbewahrscheinlichkeit dagegen sind es zeitlich eher persistente Arten. Für solchen Arten ist der Exponent  $y$  der Arten - Areal - Zeit - Beziehung niedrig. Er sollte deutlich unter 0,1 liegen. Dasselbe gilt (entsprechend der Äquivalenz von Raum und Zeit) für die räumliche Verbreitung der Arten. Kommen dieselben Arten in unterschiedlichen Teilarea-

len desselben Habitats gemeinsam vor, so ist ihre Arten-Arealbeziehung sehr flach und der Exponent  $z$  ist nahe 0.

Mit anderen Worten, eine Gemeinschaft, die sinnvollerweise mittels einer Analyse der Dominanzordnung untersucht werden kann, sollte sich aus räumlich und zeitlich persistenten Arten zusammensetzen. Räumlich und zeitlich variable Arten dagegen sollten nicht miteinbezogen werden und mittels anderer Modelle beschrieben werden. Da dies vor allem Arten mit hohem Migrationspotenzial sind, bieten sich für sie Metapopulationsmodelle (Hanski 1999) und neutrale Modelle (Bell 2001, Hubbell 2001) an.

Fast alle klassischen Analysen der Gemeinschaftsstruktur beruhen auf Artenlisten und assoziierten Abundanzdaten und betrachteten alle Arten eines Taxons oder einer Gilde als Ganzes. Folgt man der obigen Argumentation, so benötigt man zur Analyse neben den Abundanzdaten noch zusätzliche Informationen über die räumliche und zeitliche Persistenz einer Art. Darüber hinaus bedarf es noch eines Kriteriums, ab wann eine Art als persistent zu werten ist.

Ein solches Kriterium könnte die klassische Beobachtung liefern, dass in einem Netzwerk von Habitaten, in de-

nen Arten als Metapopulationen existieren und die gemeinsam eine Metageinschaft bilden, eine Gruppe von Arten in den meisten Habitaten vorkommt (die Gruppe der Kernarten), während andere Arten nur sporadisch vorkommen (die Satellitenarten) (Hanski 1982). Ein solches Kernarten - Satellitenarten Muster wurde für viele Metageinschaften nachgewiesen (Hanski 1982, 1999) und existiert auch bei den Hymenopteren des Göttinger Waldes (Ulrich und Ollik 2004). Magurran und Hender-son (2003) und Ulrich und Ollik (2004) erweiterten dieses Konzept in zeitlicher Hinsicht und bestätigten damit noch einmal die zeitliche und räumliche Äquivalenz ökologischer Muster.

Die letzten Arbeiten zeigten auch, dass sich Kernarten hinsichtlich ihrer Dominanz - Artenrangverteilung und damit auch hinsichtlich ihrer Diversitätsmuster von den Satellitenarten unterscheiden. In einer Reihe von aktuellen Arbeiten (Ulrich und Zalewski in Vorb.) konnten wir auch zeigen, dass beide Gruppen sich hinsichtlich der Muster ihrer Koexistenz (aggregiert oder segregiert) und der Verschachtelung (nestedness) ihrer räumlichen Verteilung unterscheiden. Auch ihre Arten - Arealkurven und körpergrößenabhängige Verteilungen scheinen zu differieren.

Im Folgenden will ich versuchen, dieses Konzept auf die Hymenopteren des Drakenberges anzuwenden.

## 5.2 Die Aggregation

Die räumliche Variabilität der Hautflügler des Drakenberges entsprach im Jahre 1986 einer Potenzfunktion mit einer Steigung von 1,38, also weniger als durch Taylors Potenzregel vorhergesagt wird (Abb. 5.2.1). Allerdings muss eingeschränkt werden, dass es sich um die Summe aller Tiere eines Jahres handelt, so dass über die Durchschnittsbildungen, die tatsächlichen Varianzen eher unterschätzt wurden.

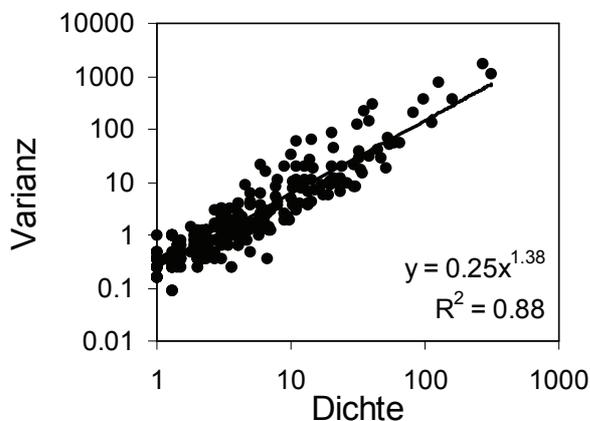


Abb. 5.2.1: Räumliche Varianz in Abhängigkeit von der Schlupfdichte der Hymenopteren der Drakenbergwiese 1986. Die Varianz wurde anhand der Fänge der 12 Eklektoren ermittelt. Die Abb. enthält nur Arten mit einer mittleren Dichte über 1 Ind. m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, da bei Arten mit einer geringeren Dichte Taylors Potenzregel aufgrund der Umkehr des Verhältnisses von Varianz und Mittelwert verletzt sein sollte (Gaston und McArdle 1993, McArdle und Gaston 1995, Ulrich 2001f).

Aus Abb. 5.2.1 kann man auch auf die mittlere Aggregation der Arten schließen. Ein häufig benutztes Maß der Aggregation ist der Index von Lloyd (1967). Ich habe ihn in der Form

$$CV^2 \equiv \frac{\sigma^2 - \bar{\mu}}{\bar{\mu}^2} + 1$$

benutzt, wobei  $\sigma^2$  und  $\bar{\mu}$  Varianz und Mittelwert der Probe bedeuten (McArdle et al. 1990, Leps 1993, Gaston und McArdle 1993, McArdle und Gaston 1995, Thomas 1996). Indexwerte um 1 deuten auf eine zufällige Dispersion hin.

Die Abb. 5.2.2 zeigt die mittleren Werte des Lloyd-Indexes für die Wirtsgilden. Wir sehen, dass die über alle Arten gemittelten Werte nicht wesentlich von 1 verschiedenen sind. Mit anderen Worten, im Mittel nähern sich die räumlichen Verteilungen der Arten einer Gilde einer Zufallsverteilung an. Dieser Befund widerspricht dem des benachbarten Buchenwaldes, wo es ganz ausgeprägte gildenspezifische Aggregationsmuster gab. Im Wald kamen vor allem Eiparasitoide und Parasitoide von saprophagen Insekten hoch aggregiert vor.

Natürlich enthält die Abb. 5.2.2 über alle Arten gemittelte Werte. Das

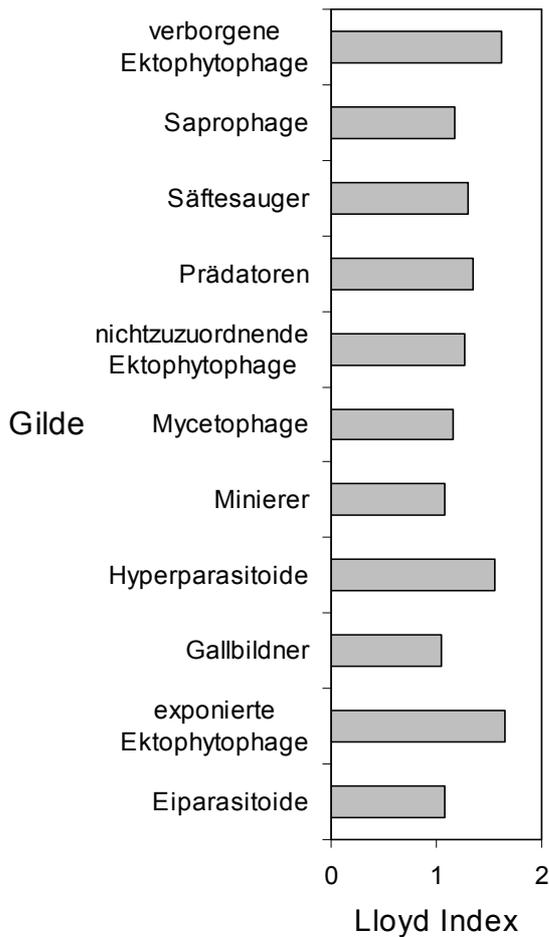


Abb. 5.2.2: Mittlerer Lloyd Index der Parasitoide der einzelnen Wirtsgilden.

heißt, die einzelnen Arten können durchaus aggregiert sein und über den Portefoloeffekt (Tilman 1999a, b, Tilman et al. 1997) könnten sich diese zu einer Zufallsverteilung ausgleichen.

Die Abb. 5.2.3 zeigt jedoch ein überraschendes Phänomen. Die überwiegende Zahl der Arten war nicht signifikant aggregiert und hatte Indexwerte zwischen 0.8 und 1.2. Wiederum ist dieser Befund konträr zu dem aus dem benachbarten Buchenwald, wo die ganz überwiegende Zahl der Arten signifikant aggregiert vorkam (Ulrich 2001a). Ganz

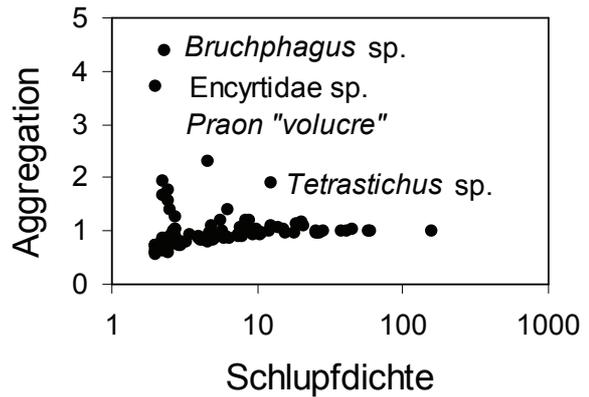


Abb. 5.2.3: Lloyd Index aller Hymenopterenarten (außer Ameisen) mit einer mittleren Dichte von mehr als 2 Ind.  $m^{-2}a^{-1}$  in Abhängigkeit von der Schlupfdichte.

offensichtlich sind die Wirte der Parasitoidarten ebenfalls nicht oder nur schwach aggregiert.

Für den Wald konnte ich eine ausgeprägte kleinräumige Heterogenität feststellen (Ulrich 2001a, 2004a), was sicherlich zu einem Teil die aggregierte räumliche Verteilung der meisten Arten erklärt. Ich vermute daher, dass die Wiese kleinräumig wesentlich homogener ist als der Wald und daher keine oder zumindest nur schwache Wirtsaggregate („patches“) enthält.

Die geringe Aggregation der Arten bedingt auch, dass der Grad der Aggregation nicht wie im Buchenwald negativ mit der Körpergröße korreliert war. Es gab dementsprechend auch keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Aggregation zwischen Imaginal- und Larvalüberwinterern sowie zwischen Idio- und Koinobionten.

### 5.3 Dominanz-Rangordnungen

Die Diskussion zu Anfang dieses Kapitels zeigte, wie schwer es ist, lokale Gemeinschaften von Arthropoden mit einem hohen Migrationspotential zu definieren. Dies erschwert insbesondere die Anwendung von Modellen zur Dominanz - Rangordnung, die, wie bereits gesagt, traditionell zur Analyse der Diversität (Magurran 1988, 2003), von Konkurrenzbeziehungen (Ugland und Gray 1982) oder Störungen eines angenommenen ökologischen Gleichgewichtes, insbesondere anthropogen bedingten (Nummelin 1998, Ulrich 2001h, i, Ulrich und Ollik 2004), verwendet wurden.

Die Abb. 5.3.1 zeigt zunächst einmal typische Whittakerplots (Whittaker 1972) der Dominanz - Artenrangordnungen der einzelnen Parasitoidgilden mit mehr als 30 Arten des Drakenberges. Mit Ausnahme der Parasitoide von Säftesaugern, Räubern und der Eiparasitoide, deren Verteilungen am besten mittels einer logarithmischen Verteilung beschrieben werden können, folgen alle Gilden Potenzfunktionen. Dies ist ein typisches Bild für artenreiche Gemeinschaften, bei denen entweder ein großer Teil der Arten nicht erfasst wurde

(Preston 1962, May 1975) oder die Gemeinschaft in starkem Maße durch Migration geprägt wird (Hubbell 2001, Ulrich und Ollik 2004).

Fast alle nischenorientierten Modelle nehmen an, dass Verteilungen wie in Abb. 5.3.1 nur den oberen Teil der tatsächlichen Verteilung widerspiegeln, da die meisten Arten hinter der berühmten 'veil line' (Preston 1962) verborgen sind. Nach dieser Annahme sollten Dominanz - Rangordnungen auch eine untere Biegung aufweisen und damit (in Preston Darstellungen) symmetrischen oder gedrehten Lognormalverteilungen entsprechen (May 1975, Sugihara 1980, Tokeshi 1993, 1996).

Allerdings sind Belege für solche Muster äußerst rar (Ulrich und Ollik 2003). Es scheint eher, dass klassische Modelle auf artenreiche und/oder zeitlich oder räumlich variable Gemeinschaften nicht unmittelbar anwendbar sind. Nischenmodelle basieren auf interagierenden und miteinander konkurrierenden Arten, die hinreichend lange sowohl räumlich als auch zeitlich koexistierten.

Mit anderen Worten, ich vermute, dass Muster wie in Abb. 5.3.1 die tat-

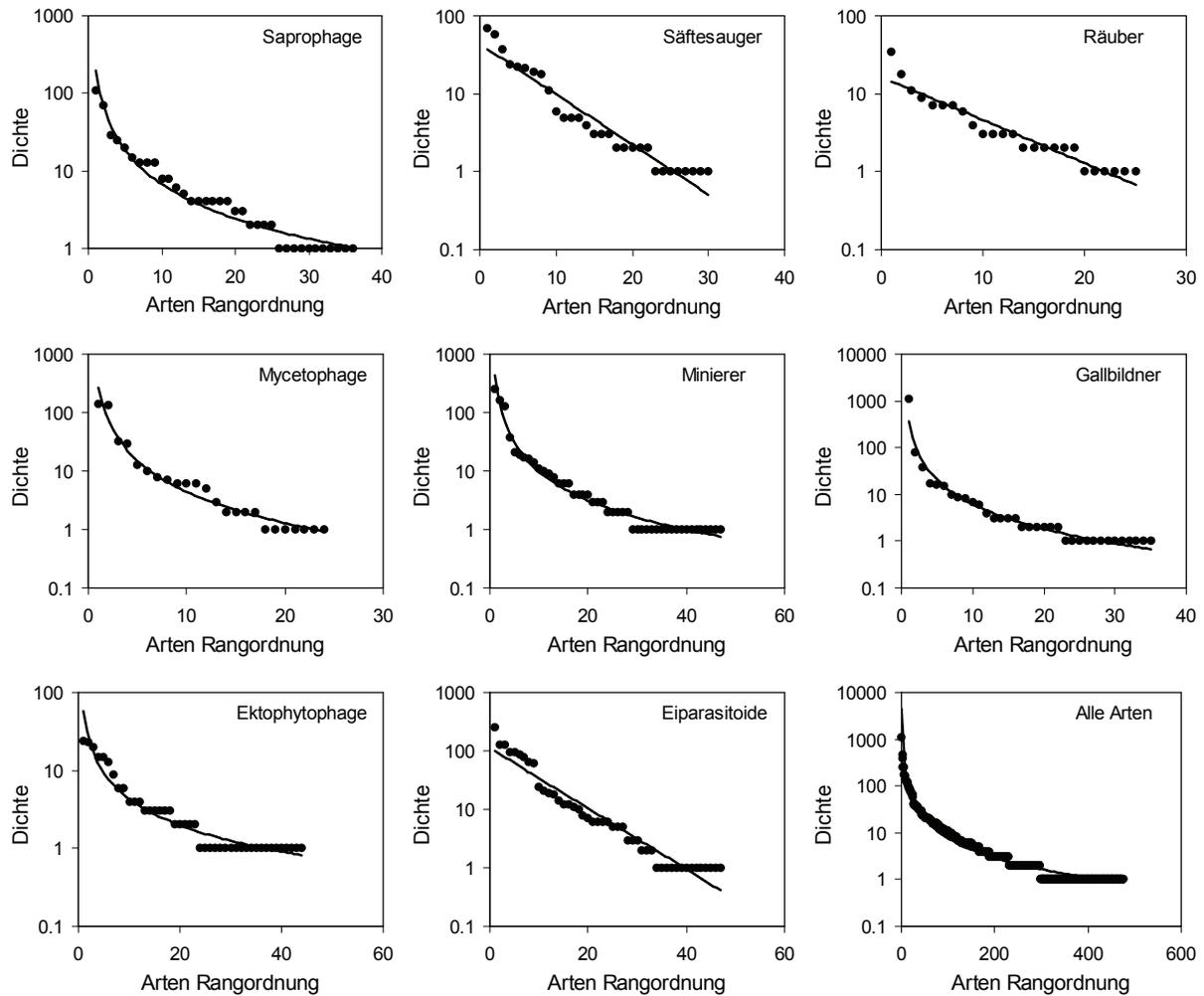


Abb. 5.3.1: Dominanz - Artenrang-Beziehungen der Parasitoidgilden des Drakenberges mit mehr als 30 Arten. Dichte bezieht sich auf alle gefangenen Tiere pro Art auf 11 m<sup>2</sup> untersuchter Fläche. Fits beziehen sich jeweils auf Potenzfunktionen (gebogene Linien) und auf Exponentialfunktionen (geometrische Serien, gerade Linien).

sächlichen Verhältnisse widerspiegeln und es bei artenreichen Gemeinschaften wie den Hymenopteren, keine untere Biegung und damit auch keine fixe Artenzahl gibt, die als Basis für Analysen der Diversität dienen könnten. Dafür erlauben sie eine Reihe andere Rückschlüsse.

Erstens lassen sich aus ihnen viel genauer als über die Fänge der einzel-

nen Fällen die lokalen Arten-Areal-Beziehungen (Kollektorkurven) ableiten. Die Dichte einer Art gibt an, wie viele Tiere wir pro Areal im Mittel erwarten. Ist die Dichte kleiner als 1, ist sie ein Maß, welches Areal wir im Mittel absuchen müssen, um ein Tier einer Art, also die Art selbst, zu finden. Die Dichte ist also proportional zum Kehrwert des Areals. Falls die Dominanz - Artenrang-

kurve einer Potenzfunktion folgt (Arrhenius 1921) ergibt sich also

$$D = c \frac{1}{A} = D_0 S^{-\frac{1}{z}}$$

↓

$$S = \left( \frac{D_0}{c} \right)^z A^z = S_0 A^z$$

Diese Ableitung beruht natürlich auf der stillschweigenden Annahme, dass es sich in jedem Fall um eine Zufallsauswahl von Arten aus dem lokalen Pool handelt und dass alle Arten räumlich zufällig verteilt sind. Die Ergebnisse des vorherigen Kapitels lassen eine solche Annahme gerechtfertigt erscheinen.

Damit ergibt sich zunächst einmal, dass die lokalen Arten-Arealbeziehungen Potenzfunktionen gehorchen sollten. Dies ist keine triviale Feststellung, da z. B. für viele lokale und regionale Pflanzengemeinschaften häufig logarithmische Beziehungen gefunden wurden, die in einer sehr viel geringeren Artenzahl münden (Gleason 1922, Williamson 1988 und mündl.).

Die Tab. 5.3.1 zeigt die Exponenten der Fits von Potenzfunktionen zu den Verteilungen von Abb. 5.3.1. Es ergeben sich sehr hohe Exponenten  $z$  der lokalen Arten-Areal Beziehungen von mehr als 0.5 und diese sind den beobachteten (Tab. 2.2.3) überraschend ähnlich. Dass die erwartete Steigung von 0.72 für alle Parasitoide niedriger

ist als die Schätzung von  $z = 0.57$  aufgrund der Eklektorfänge, wird vermutlich durch die hohe Zahl an Arten mit gleichen Dichterängen verursacht, die den Exponenten  $1/z$  etwas erniedrigt. Der unmögliche Wert von 1.82 für die Ektophytophagen ist natürlich durch einen schlechten Fit der Potenzfunktion und die extrem hohe Zahl an Arten mit gleichen Rängen bedingt.

Insgesamt aber zeigt der Vergleich, das unser Zufallsmodell gute Schätzwerte von  $z$  liefert. Dies zeigt auch, dass wir es zumindest für beschränkte Areale mit einer echten Zufallsauswahl von Arten aus einem Pool räumlich zufällig verteilter Arten zu tun haben.

Tab. 5.3.1: Steigungen der Dominanz - Artenrangbeziehungen der Parasitoidgilden in Abb. 5.3.1 mit Standardfehlern und den daraus abgeleiteten Steigungen  $z$  der entsprechenden Arten - Arealkurve.  $z$  beob. bezieht sich auf die beobachteten Kurven anhand von 12 Eklektoren 1986 (Tab. 2.2.3).

| Parasitoide von  | 1/z  | ST. Fehler | z    | z beob. |
|------------------|------|------------|------|---------|
| Saprophagen      | 1,47 | 0,05       | 0,68 | 0,67    |
| Säftesaugern     | 1,53 | 0,08       | 0,65 | -       |
| Prädatoren       | 1,17 | 0,05       | 0,85 | -       |
| Mycetophagen     | 1,77 | 0,07       | 0,56 | 0,67    |
| Minierern        | 1,65 | 0,04       | 0,61 | 0,64    |
| Gallbildnern     | 1,76 | 0,06       | 0,57 | 0,57    |
| Ektophytophagen  | 0,55 | 0,02       | 1,82 | 0,68    |
| Eiern            | 1,82 | 0,08       | 0,55 | 0,55    |
| Alle Parasitoide | 1,39 | 0,01       | 0,72 | 0,57    |

Das führt wiederum zu dem allgemeinen Ergebnis, dass die Zahl neuer Arten pro Areal extrem hoch ist. Zum Vergleich, die entsprechenden Steigungen im benachbarten Buchenwald lagen mit Ausnahme der Hyperparasitoiden zwischen 0.3 und 0.4.

Ein zweiter Punkt, der sich aus Abb. 5.3.1 ergibt, ist, dass es über die Dominanz-Rangordnungen nicht möglich ist, die Gesamtzahl der Arten zu schätzen. In einer früheren Arbeit (Ulrich und Ollik 2005) hatten wir anhand einer umfangreichen Datenbank über Dominanz-Rangordnungen zeigen können, dass die ganz überwiegende Mehrzahl an Tier- und Pflanzengemeinschaften ab den subdominanten Arten eher geometrischen Verteilungen folgt und damit hinreichend genaue Extrapolationen auf ein bestimmtes Gesamtareal zulassen. Für die Hautflügler der Drakenbergwiese gilt dies nur eingeschränkt. Wiederum ist dies ein Beleg dafür, wie artenreich die Wiese selbst innerhalb eines Jahres (die jährliche Artenzahl) ist.

Drittens, Magurran und Henderson (2003) folgerten in Anlehnung an die klassische Arbeit von Fisher et al. (1943), dass Gemeinschaften, die durch einen hohen lokalen zeitlichen und/oder räumlichen Artenaustausch geprägt

sind, einer Log-Serie folgen sollten. Dies gilt nach Abb. 5.3.1 für die Hymenopteren des Drakenberges in nur sehr eingeschränktem Maße. Dieses Ergebnis entspricht unserem Befund (Ulrich und Ollik 2005), dass sich solche Gemeinschaften viel besser durch Potenzfunktionen beschreiben lassen.

Potenzfunktionen gelten allgemein als Indiz dafür, dass die sie generierenden Prozesse fraktaler Natur sind (Burrough 1983, Hastings und Sugihara 1993, Berntson und Stoll 1997, Kunin 1998, Eghball et al. 1999, Kampicher 1999, Haskell et al. 2002), obwohl auch eine Reihe anderer Modelle beschrieben wurden, die solche Potenzfunktionen generieren (Kozłowski und Weiner 1997, Carlson und Doyle 1999, 2000). Mit anderen Worten, Immigration und lokales Aussterben von Arten wären unter dieser Hypothese selbstähnliche Prozesse bei verschiedenen Ebenen lokaler Dichten.

Leider gibt es bisher kein Modell, aus dem sich Extinktionswahrscheinlichkeiten und Immigrationsraten anhand der Dominanz - Artenrangbeziehungen ableiten ließen. Nichtsdestoweniger verspricht ein solcher Ansatz eine Erweiterung unseres Methodenspektrums zur Schätzung lokaler Aussterbewahrscheinlichkeiten (Pelletier 1999,

Ritchie und Olff 1999, Olff et al. 2002).

Viertens, die unterschiedlichen Steigungen der Funktionen in Abb. 5.3.1 und die mit ihnen assoziierten Steigungen der Arten - Arealkurven lassen Rückschlüsse auf die Gesamtdiversität der einzelnen Gilden zu (Diversität ist als ein dynamisches Maß verstanden, das nicht die punktuelle Artenzahl und deren Abundanzen benutzt, sondern auch den jährlichen Artenaustausch berücksichtigt). Danach hatten die Parasitoide von Saprophagen, Prädatoren und Ektophytophagen die höchste Diversität. Die Zahl ihrer Arten stieg am schnellsten mit wachsendem Areal an. Unter der Hypothese, dass räumlicher und zeitlicher Artenaustausch äquivalent sind, lässt sich auch vermuten, dass der zeitliche Artenumsatz, also das dynamische Gleichgewicht von lokaler Extinktion und Immigration bei den einzelnen Gilden unterschiedlich war. Wiederum sollten Parasitoide von Saprophagen, Prädatoren und Ektophytophagen die höchsten Artenaustauschraten gehabt haben.

Fünftens, logarithmische Dominanz - Rangordnungsbeziehungen bedeuten, dass in jede logarithmische Abundanzklasse gleich viele Arten fallen. Mit anderen Worten es gibt bei solchen Gemeinschaften keine deutlichen Kern-

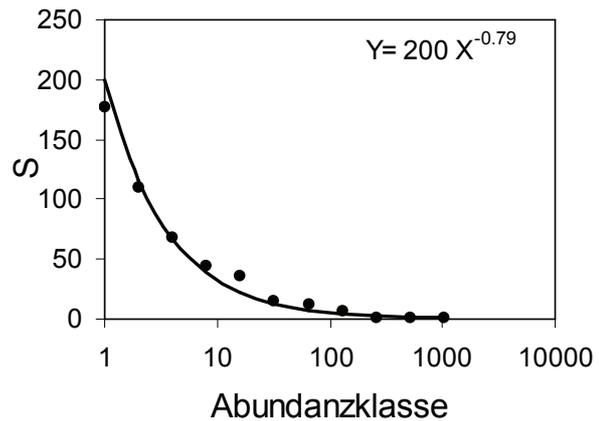


Abb. 5.3.2: Zahl der Arten des Drakenberges in Abhängigkeit von der log<sub>2</sub> Abundanzklasse. Die Abhängigkeit folgt einer Potenzfunktion mit einer Steigung von -0.79.

und Satellitenarten, die über ihre jährlichen Schlupfdichten definiert wären. Da, wie wir gesehen haben, die räumlichen Verteilungen der Arten in aller Regel mehr oder weniger zufällig waren (Poisson Verteilungen folgten) müssen wir auch schließen, dass dieser Befund auch für das räumliche Auftreten der Arten gilt. Dass heißt, es gab auf der Wiese wahrscheinlich keine bimodale Arten - Verbreitungsverteilung (abundance - range size relationship), wie sie bei vielen Gruppen auf lokaler Ebene nachgewiesen wurde (Hanski 1982, 1999, Gibson et al. 1999, Novotny und Drozd 2001). Im Falle von Potenzfunktionen dagegen ergibt sich automatisch eine deutlich ausgeprägte Gruppe von Satellitenarten, es fehlt jedoch eine markante Gruppe der Kernarten.

Eine solche Beziehung zeigt die Abb. 5.3.2. Die Zahl der Arten pro  $\log_2$  Abundanzklasse nahm auf dem Drakenberg entsprechend einer Potenzfunktion ab. Falls die Dominanz - Rangordnungsbeziehung einer Lognormalverteilung folgen sollte, wäre der Modus der Funktion noch weit jenseits der 'veil line' (Preston 1962).

Zum Vergleich, im Buchenwald folgte die Dominanz - Rangordnung der mittelabundanten und seltenen Arten sehr deutlich einer Logarithmischen Serie. Damit gab es eine Gruppe von Kernarten mit hoher Abundanz, jedoch keine deutliche Gruppe der Satellitenarten (Ulrich 2001a). Erst nach der Aufspaltung in zeitliche Kern- und Satellitenarten (Ulrich und Ollik 2005) folgten die ersteren einer Potenzfunktion. Daraus schließe ich wiederum auf deutliche Unterschiede in der zeitlichen und räumlichen Dynamik beider Gemeinschaften.

Über die Existenz zeitlich definierter Gruppen von Kern- und Satellitenarten lässt sich aufgrund von nur zwei Untersuchungs Jahren aber auch nach den obigen Analysen natürlich nichts definitives sagen. Allerdings lässt das Vorherrschen von Potenzfunktionen eine solche Gruppierung für den Drakenberg als fraglich erscheinen. Falls sich das

oben skizzierte allgemeine Arten - Areal - Zeit - Modell bestätigen sollte, wären bimodale Arten - Zeit Verteilungen nur unter spezifischen Parameterwerten zu erwarten. Allerdings fehlen bisher dazu eingehende Simulationen und Beobachtungen.

Ein letzter Punkt hinsichtlich der Abb. 5.3.1 betrifft die Anwendung klassischer Modelle zur Dominanzabstufung in Tier- und auch Pflanzengemeinschaften. Meine Daten des Drakenberges und zum großen Teil auch die des Buchenwaldes geben wenig Hinweise auf die Anwendbarkeit etwa der Nischenverteilungsmodelle von Tokeshi (1990, 1993, 1996) oder des 'sequential breakage' Modells von Sugihara (1980). Ich konnte für keine der Gilden Hinweise für untere Biegungen der Dominanz - Artenrangkurven finden, wie sie von diesen Modellen vorhergesagt werden. Sie beruhen offensichtlich allzu sehr auf der Annahme geschlossener Gemeinschaften interagierender Arten (Sugihara 1980, Tokeshi 1993). Sie versagen bei Gemeinschaften mit hoher zeitlicher Dynamik und entsprechendem Artenaustausch (Ulrich unveröff.). Da dies bei vielen Arthropodengemeinschaften der Fall sein sollte, stellt sich die Frage, wie sinnvoll die Anwendung dieser Modelle überhaupt ist.

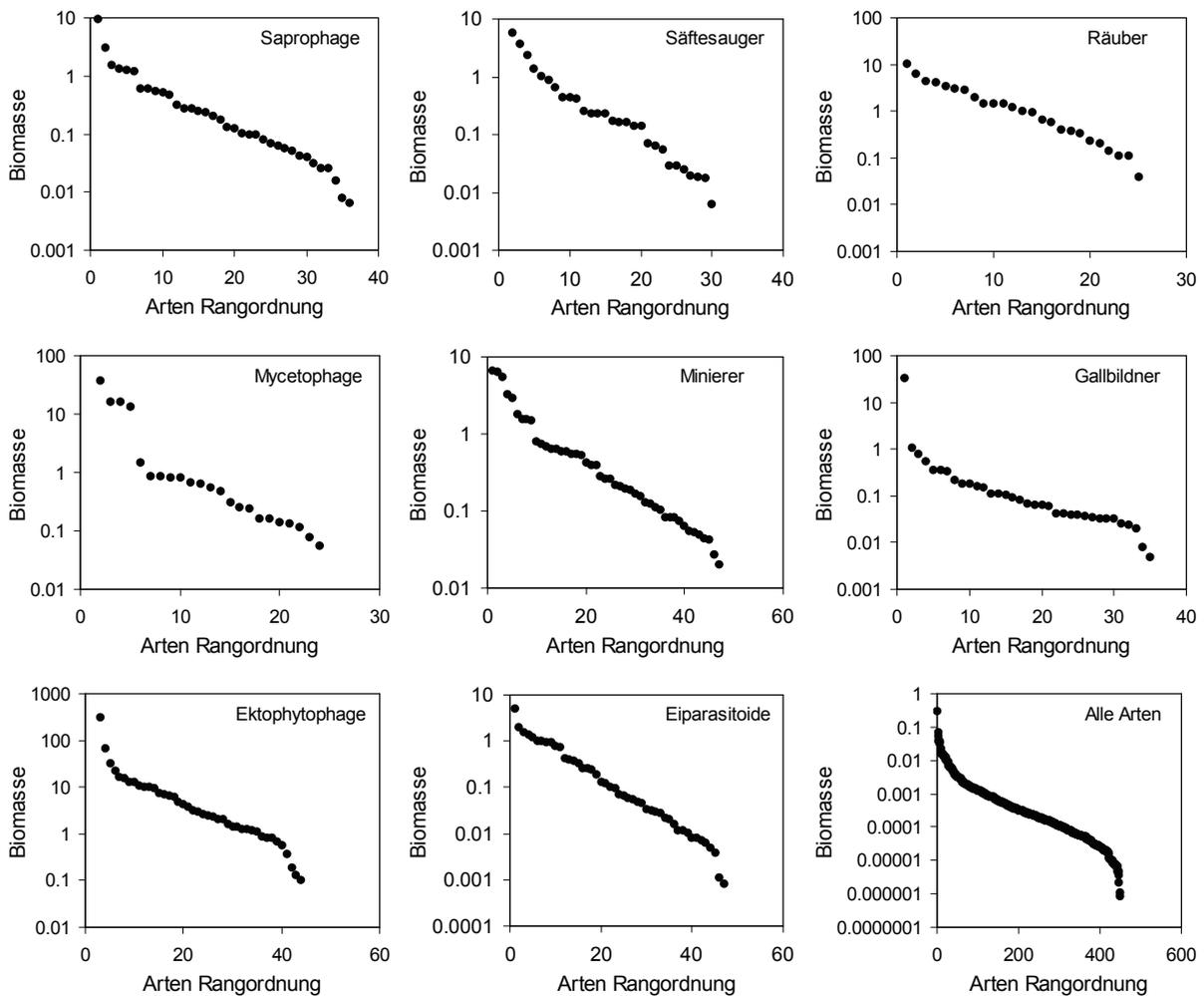


Abb. 5.3.1.1: Dominanz - Artenrang-Beziehungen der Parasitoidgilden des Drakenberges mit mehr als 30 Arten auf der Basis der Biomassen der einzelnen Arten. Biomasse bezieht sich auf das Produkt der gefangenen Tiere pro Art auf 11 m<sup>2</sup> untersuchter Fläche mit dem Körpergewicht dieser Art in mg.

### 5.3.1 Dominanz-Rangordnungen auf der Basis von Biomassen

Klassische Nischenmodelle vom ‚sequential breakage‘ Typ beziehen sich auf die Ressourcennutzung der einzelnen Arten. Betrachtet man nun Gemeinschaften mit Arten von unterschiedlichem Körpergewicht, so mag es besser erscheinen, anstatt der Dichte die Biomasse als Maßstab zu nehmen, da sie

wohl eher die Gesamtmenge an genutzten Ressourcen (in der Regel Nahrung) bzw. an Energie widerspiegelt. Es wird deshalb gelegentlich argumentiert, dass Dominanz - Artenrangkurven besser über Biomassen zu analysieren wären (Tokeshi 1993)(Abb. 5.3.1.1). Eine Berechnung der Dominanz - Artenrangkur-

ven über Biomassen resultiert anstatt in Potenzfunktionen in S-förmigen Lognormal-Verteilungen. Dies ist in fast theoretischer Reinheit bei der Kurve für alle Arten zu sehen.

Bei den parasitoiden Hymenopteren ist ein solches Vorgehen insofern bedenklich, da sie ja ganze Individuen mit häufig sehr unterschiedlichem Gewicht konsumieren (Ulrich 1999c, Brose et al. 2005) also ökologisch betrachtet unabhängig von der Körpergröße einander äquivalent sind.

Es gibt allerdings auch ein statistisches Gegenargument, welches aus Abb. 5.3.1.2 zu entnehmen ist. Der Grund liegt im zentralen Grenzwertsatz der Statistik: Eine Linearkombination unabhängiger Variablen resultiert in ei-

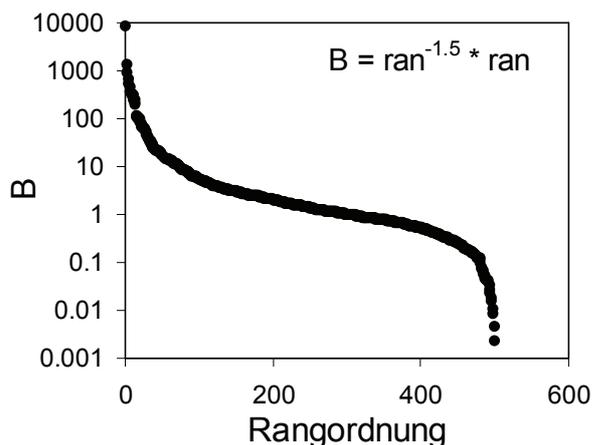


Abb. 5.3.1.2: Die Multiplikation zweier Zufallszahlen  $\text{ran}$ , von denen eine einer Potenzfunktion mit negativem Exponenten, gehorcht, resultiert in einer Lognormalverteilung sehr ähnlich denen in Abb. 5.3.1.1.

ner Normalverteilung, bei einem multiplikativen Prozess ergibt sich eine Lognormalverteilung (Abb. 5.3.1.2). Dies hatte bereits May (1975) als Argument für das Vorherrschen von solchen Verteilungen in geschlossenen Gemeinschaften angeführt. In unserem Fall sind Abundanz und Gewicht, die als Produkt die Gesamtbiomasse ergeben, über eine Potenzfunktion mit negativer Steigung miteinander verbunden (siehe unten). Ihr Produkt resultiert bei einer Vielzahl voneinander unabhängiger Arten in genau so einer Lognormalverteilung, wie sie die Abb. 5.3.1.2 darstellt.

Aus dieser Verteilung lässt sich also weder auf eine begrenzte Artenzahl schließen noch auf Konkurrenz um begrenzte Ressourcen als strukturierenden Faktor.

Allerdings eignet sich die Biomassenverteilung vielleicht eher als generelles Nullmodell als die Abundanzverteilung, da sie über den Grenzwertsatz der Statistik generell S-förmig sein sollte. Deutliche Abweichungen von dieser Form sollten auf strukturierende Faktoren hinweisen. Sinnvoll wäre also eine Analyse der Residuen von der theoretischen Erwartung.

## 6. Krautschicht und Boden als Lebensräume der Parasitoide

### 6.1 Ein Überblick

Auf einer Wiese suchen Parasitoide ihre Wirte entweder am oder gar im Boden oder in der Krautschicht. Allerdings ist diese Unterscheidung natürlich nicht immer ganz scharf. Es gibt einen

fließenden Übergang. Dennoch kann man die Mehrzahl der Arten gut einem der beiden Straten als Hauptort der Wirtssuche zuschreiben, um dann zu untersuchen, wie die Parasitoide diese

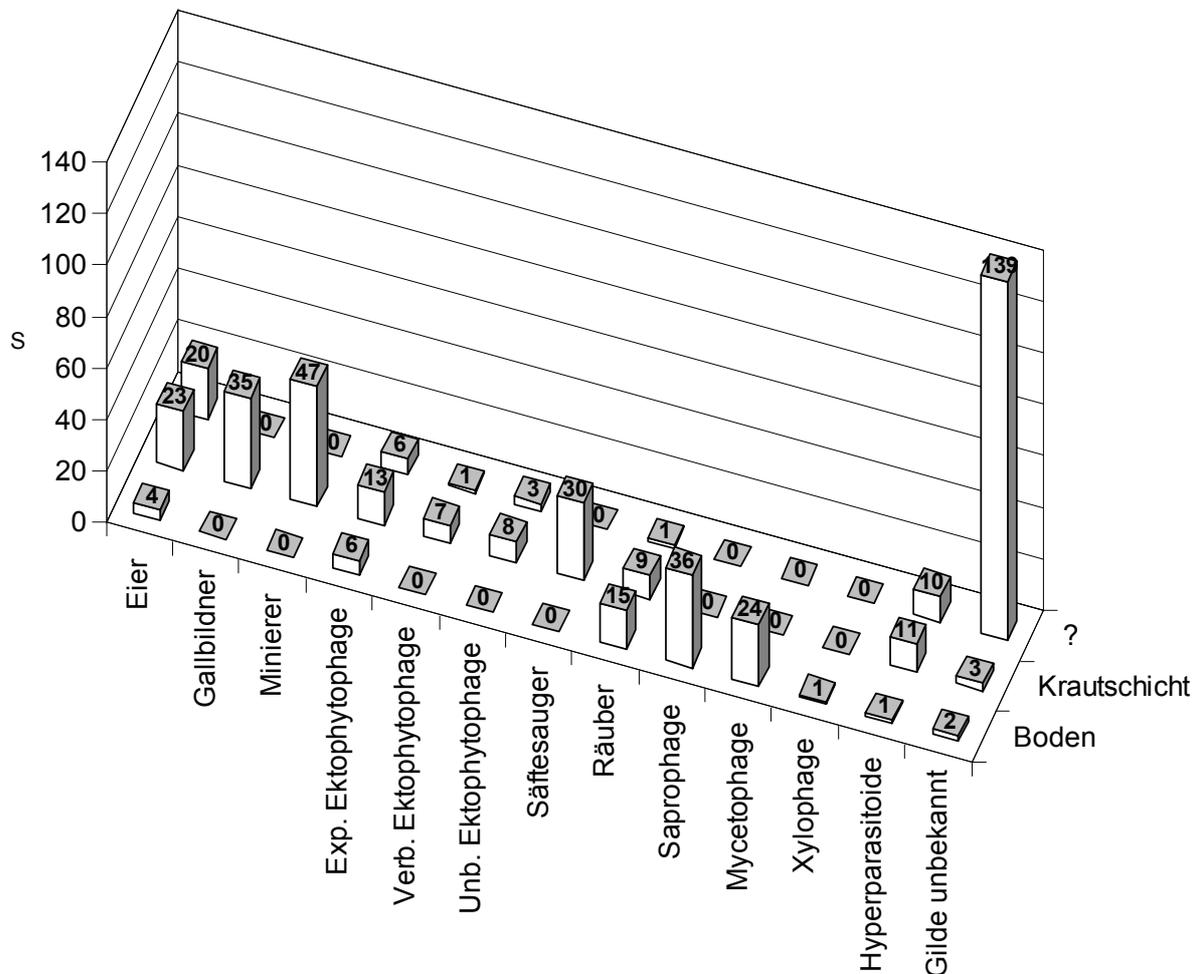


Abb. 6.1.1: Artenzahlen der Parasitoidarten der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach der Wirtsgilde und dem Stratum des Wirtsangriffs. Parasitoide exponierter (Exp.) und verborgener (Verb.) Ektophytophage und von Phytophagen mit unbekannter (unb.) Exposition.

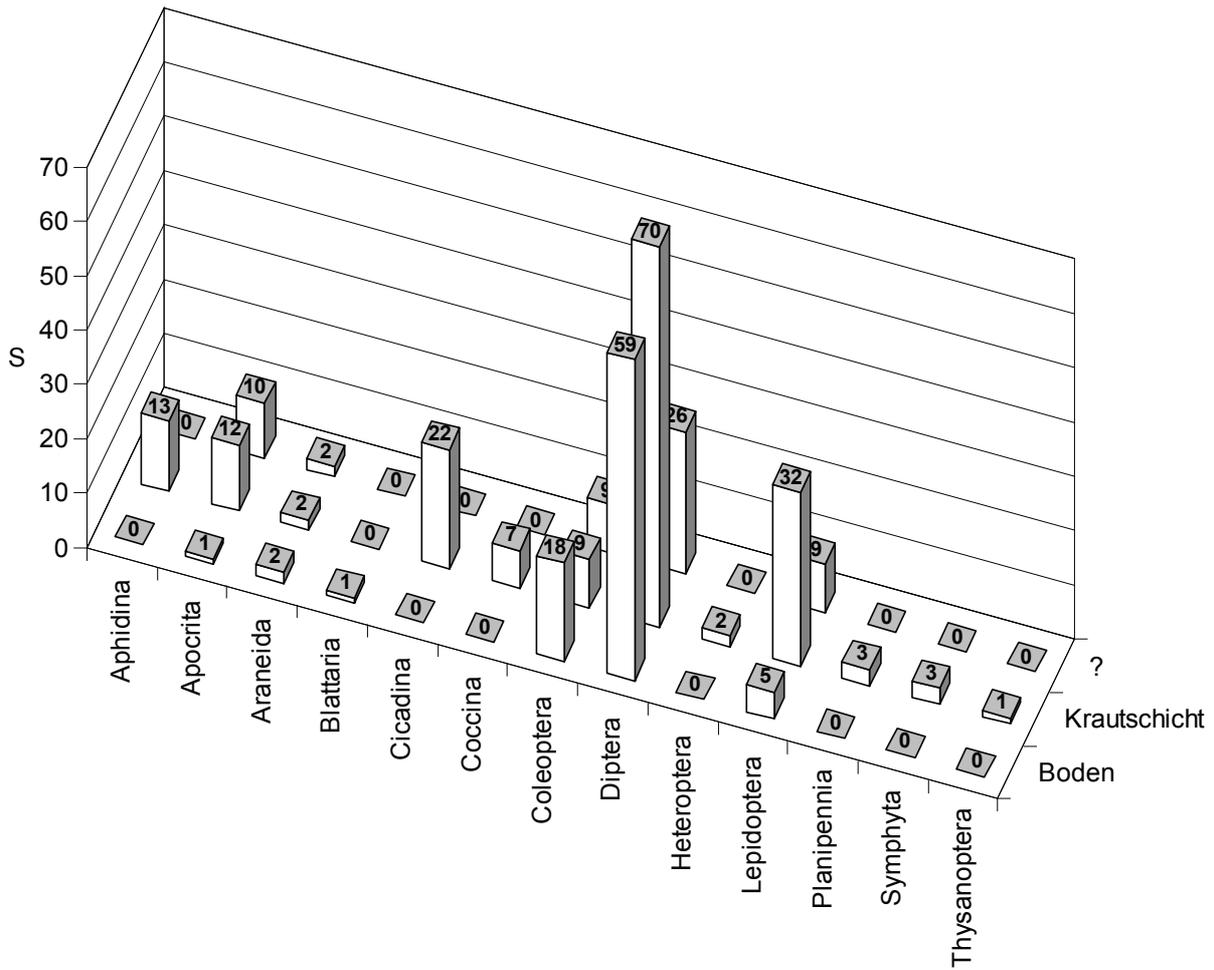


Abb. 6.1.2: Artenzahlen der Parasitoidarten der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach dem Wirtstaxon und dem Stratum des Wirtsangriffs.

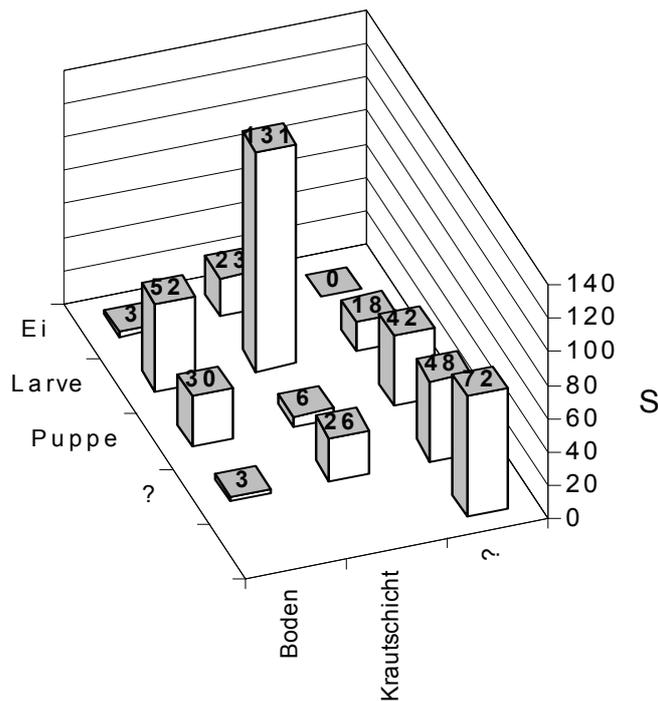


Abb. 6.1.3: Artenzahlen der Parasitoidarten der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach dem Stadium des Wirtes und dem Stratum des Wirtsangriffs.

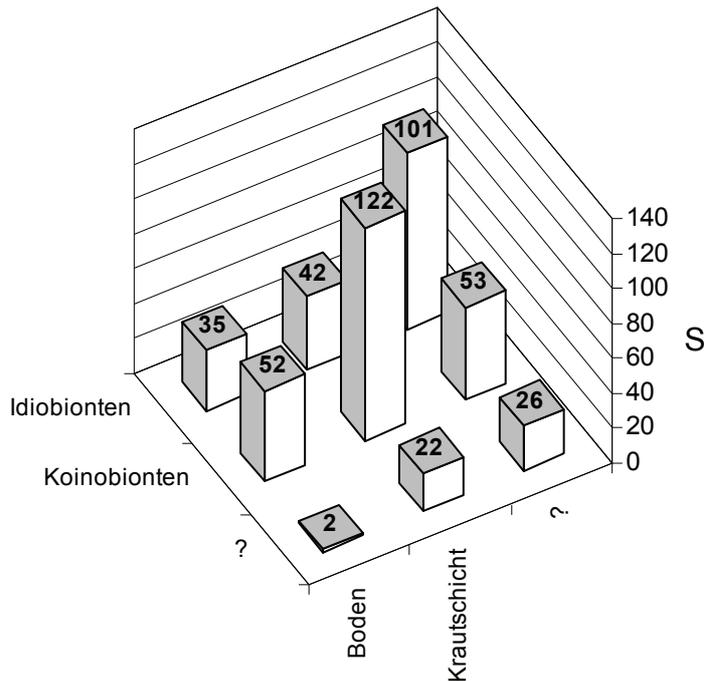


Abb. 6.1.4: Artenzahlen der Parasitoidarten der Drakenbergwiese aufgeschlüsselt nach dem Parasitoidtyp und dem Stratum des Wirtsangriffs.

beiden Straten unter sich aufgeteilt haben.

Die Zahl der Arten und ihre Schlupfdichten waren nicht gleichmäßig zwischen den beiden Straten verteilt. Parasitoide, die mit Phytophagen verbunden sind, finden ihre Wirte natürlich ganz überwiegend in der Krautschicht (Ab. 6.1.1). Dies gilt vor allem für Parasitoide von Minierern, Gallbildnern und Säftesaugern, sowie auch für die meisten Hyperparasitoide. Diese Ausschließlichkeit bedeutet, dass Parasitoide von Puparien oder von Altlarven, die bereits im Boden sich zur Verpuppung bereit machen, weitgehend fehlten. Ein solches Muster konnte ich bereits im benachbarten Wald (Ulrich 2001a) nachweisen. Einen höheren Anteil an bodenlebenden Arten gab es dagegen

bei den Eiparasitoiden und den Parasitoiden ektophytophager Larven. Ausschließlich mit dem Boden assoziiert sind natürlich die Parasitoide von saprophagen und mycetophagen Dipterenlarven und -puparien. Insgesamt ähnelt dieses Bild sehr stark dem des Waldes, wo ich fast identische Anteile bodenlebender Arten bei den einzelnen Parasitoidgilden festgestellt habe.

Auch bei der Gesamtzahl der Arten gab es nur geringe Unterschiede. Im Wald waren 38% der Arten, die einem der drei Hauptstraten des Waldes (Boden, Krautschicht, Kronenregion) zugeordnet werden konnten, mit dem Boden assoziiert, auf der Wiese sind es 32% (Abb. 6.1.1). Allerdings war im Wald die weit überwiegende Zahl an Parasitoiden, die phytophage Wirte ha-

ben, mit der Kronenregion verbunden. Nur 10% aller Arten suchten in der Krautschicht ihre Wirte. Auf der Wiese fehlt natürlich eine Kronenschicht und so sind alle Parasitoide phytophager Wirte mit der Krautschicht assoziiert (68%).

Allerdings wird in beiden Fällen eine genaue Analyse natürlich durch die hohe Anzahl von Arten (auf der Wiese 139 Arten), für die ich nicht feststellen konnte, in welchem Stratum sie ihre Wirte finden, erschwert.

Die phänologischen Unterschiede der Arten der einzelner Wirtsfamilien erkennt man auch bei einer taxonomischen Gliederung (Abb. 6.1.2). Es ergibt sich, dass sich die Parasitoide von Coleopteren und Dipteren etwa gleichmäßig auf beide Straten aufteilten, während bei allen anderen Taxa die Krautschicht dominierte.

Interessanter als Gruppierungen anhand der Wirte, ist ein Vergleich der Straten hinsichtlich des Stadiums des Wirtsangriffs (Abb. 6.1.3). Wir sehen,

dass Larven- und Eiparasitoide ganz überwiegend in der Krautschicht angreifen, während Parasitoide von Altlarven oder Puppen dies am oder im Boden tun.

Diese Unterschiede bedingen zum Teil auch die Unterschiede in der Stratenaufteilung von koino- und idiobiontischen Parasitoiden (Abb. 6.1.4). Idiobionten waren etwa gleichmäßig zwischen beiden Straten verteilt, während in der Krautschicht Koinobionten dominierten. Koinobionten sind fast ausschließlich Endoparasitoide, während unter den Idiobionten neben den Puparien- und reinen Eiparasitoiden Ektoparasitoide dominieren. Lassen wir beide Gruppen beiseite, so verbleiben in der Krautschicht 9 und am Boden 2 (Verhältnis 4,5:1) meist ektoparasitische Arten im Gegensatz zu 89 bzw. 19 meist endoparasitische Koinobionten (Verhältnis 4,68:1). Damit scheint sich der Anteil an Ektoparasitoiden am Boden nicht von dem in der Krautschicht zu unterscheiden.

## 6.2 Schlupfdichten und Biomassen

Neben den Artenzahlen sind auch die Schlupfdichten und Biomassen der Parasitoide nicht gleichmäßig zwischen den Straten der Wiese verteilt (Tab. 6.2.1). Insgesamt erreichten die Parasitoide in der Krautschicht im Mittel  $754 \pm 16$  Ind.  $m^{-2}a^{-1}$  und eine Biomasse von  $96 \pm 24$  mg Trockengewicht  $m^{-2}a^{-1}$ . Am

Boden waren es im Mittel  $263 \pm 11$  Ind.  $m^{-2}a^{-1}$  und eine Biomasse von  $90 \pm 32$  mg Trockengewicht  $m^{-2}a^{-1}$ . Die sehr ähnlichen Biomassen im Vergleich zu den deutlich höheren Schlupfdichten in der Krautschicht deuten darauf hin, dass bodenlebende Parasitoide im Mittel deutlich größer waren als solche in

Tab. 6.2.1: Schlupfdichten (Ind.  $m^{-2}a^{-1}$ ) und Biomassen (mg Trockengewicht  $m^{-2}a^{-1}$ ) der Parasitoidgilden des Drakenberges aufgeschlüsselt nach dem Stratum des Parasitoidangriffs.

| Parasitoide von   | Stratum      | Schlupfdichte | ST.Fehler | Biomasse | ST.Fehler |
|-------------------|--------------|---------------|-----------|----------|-----------|
| Saprophagen       | Krautschicht | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
|                   | Boden        | 52,43         | 5,92      | 3,76     | 1,73      |
|                   | ?            | 0,00          | 0,00      | 0,00     |           |
| Säftesaugern      | Krautschicht | 64,02         | 6,17      | 2,81     | 2,55      |
|                   | Boden        | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
|                   | ?            | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
| Prädatoren        | Krautschicht | 8,35          | 2,13      | 4,19     | 0,61      |
|                   | Boden        | 11,60         | 2,75      | 2,80     | 0,88      |
|                   | ?            | 0,30          | 0,71      | 0,53     | 0,44      |
| Mycetophagen      | Krautschicht | 80,38         | 5,88      | 13,16    | 15,13     |
|                   | Boden        | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
|                   | ?            | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
| Minierern         | Krautschicht | 143,67        | 6,94      | 9,70     | 1,79      |
|                   | Boden        | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
|                   | ?            | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
| Gallbildnern      | Krautschicht | 215,38        | 7,63      | 6,22     | 18,33     |
|                   | Boden        | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
|                   | ?            | 0,00          | 0,00      | 0,00     | 0,00      |
| Ektophytophagen   | Krautschicht | 41,92         | 8,77      | 37,48    | 20,78     |
|                   | Boden        | 7,95          | 2,41      | 66,71    | 27,84     |
|                   | ?            | 5,82          | 3,49      | 23,31    | 8,81      |
| Eiern             | Krautschicht | 248,04        | 7,64      | 3,62     | 1,49      |
|                   | Boden        | 19,10         | 2,99      | 0,41     | 0,33      |
|                   | ?            | 22,65         | 3,84      | 0,51     | 0,20      |
| Hyperparasitoiden | Krautschicht | 12,04         | 2,93      | 0,50     | 0,15      |
|                   | Boden        | 0,30          | 0,77      | 0,04     | 0,05      |
|                   | ?            | 5,13          | 2,13      | 3,73     | 0,55      |

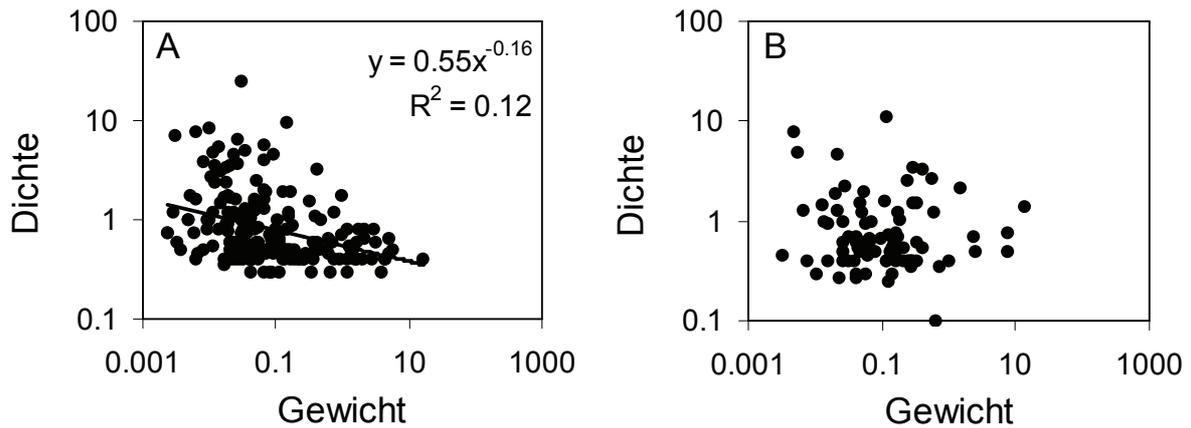


Abb. 6.2.1: Schlupfdichten ( $\text{Ind. m}^{-2}\text{a}^{-1}$ ) der Parasitoide in Abhängigkeit vom Körpergewicht (mg) für Parasitoide in der Krautschicht (A) und am Boden (B).

der Krautschicht. Dies bestätigt eine ANOVA jedoch nicht. Das mittlere Gewicht der Arten am Boden betrug  $0.55 \pm 1.85$  mg, das der Arten der Krautschicht war  $0.49 \pm 1.48$  mg ( $p(F) > 0,1$ ). Damit bleibt als Erklärung nur, dass Dichte und Gewicht bei den beiden Parasitoidgilden gegenläufige Tendenzen hatten. Dies war tatsächlich der Fall (Abb. 6.2.1). Bei den Parasitoiden in der Krautschicht ergab sich die typische (vergl. Kap. 7) negative Beziehung zwi-

sehen Schlupfdichte und Gewicht (Abb. 6.2.1 A). Bei den Parasitoiden am Boden jedoch gab es keine signifikante Beziehung zwischen Dichte und Gewicht (Abb. 6.2.1 B). Das heißt, dass größere Arten im Verhältnis mehr zur Gesamtbiomasse beitrugen als kleine, während dieser Effekt bei den Parasitoiden in der Krautschicht deutlich schwächer ausgeprägt war. Dies erklärt die Unterschiede in der Biomasse zwischen den Straten.

## 7. Körpergrößenabhängige ökologische Verteilungen

### 7.1. Metabolismus und Ökologie

Die Tatsache, dass Arten mit unterschiedlicher Körpergröße sich auch hinsichtlich ihrer Ökologie unterscheiden, ist seit Aristoteles Zeiten bekannt und eher trivial. Doch erst in den letzten Jahren ist es gelungen, die verwirrende Vielzahl der körpergrößenabhängigen ökologischen Verteilungen in ein einheitliches Schema zu ordnen und sie in eine explanative Theorie einzugliedern. Diese ist unter dem Namen „metabolische Theorie“ bekannt geworden (West et al. 1997, 1999, 2001, 2003, Brown und West 1999, Enquist et al. 1998, 2001, Gillooly et al. 2001, 2002, 2005, Allen et al. 2002, Belgrano et al. 2002, Brown 2004, Whitfield 2004, West und Brown 2005). Die Theorie ist unter den Ökologen auf teils enthusiastische Zustimmung (Kaspari 2004, Marquet et al. 2004), teils auf herbe Kritik gestoßen (Clarke 2004, Cyr und Walker 2004, Kozłowski und Konarczewski 2004, Sterner 2004).

Im wesentlichen beruht sie auf fünf Grundannahmen, die allesamt diskussionswürdig sind. Erstens wird vorausgesetzt, dass alle lebenden Organismen einen selbstähnlichen (self-

similar) Körperbau besitzen, also durch eine fraktale Geometrie beschrieben werden können (Mandelbrot 1983). Diese Frakalität müsste besonders bei allen Netzen von Leitungsbahnen, sowie Nervennetzen ausgeprägt sein (West et al. 1997, 2001, West und Brown 2005). Ein selbstähnlicher Bau bedeutet, dass die Beziehungen zwischen wichtigen Variablen, die morphologische und physiologische Prozesse beschreiben, durch Potenzfunktionen vom Typ  $y = ax^b$  beschrieben werden können. Die Anwendung solcher Potenzfunktionen hat in der Morphologie (Peters 1983, Schmidt-Nielsen 1984), Physiologie (Kleiber 1932) und Ökologie (Arrhenius 1921, MacArthur und Wilson 1963, Brown 1995) eine lange Tradition, beruht aber nicht in allen Fällen auf einer Selbstähnlichkeit der beteiligten Strukturen. Auch Optimierungsprozesse können Potenzfunktionen generieren (Carlson und Doyle 1999, 2000, Kozłowski und Weiner 1997, Büssenschütt und Pahl-Wostl 2002, Wu et al. 2002) und daher fraktale Strukturen bilden.

Die zweite wichtige Grundvoraus-

setzung beinhaltet, dass alle Organismen hinsichtlich ihres Energieumsatzes optimiert sind. Genauer gesagt, das Verhältnis von metabolisch aktiver innerer Körperoberfläche  $A$  zum gesamten Körpervolumen  $V$  wird als maximal vorausgesetzt ( $dA / dV = 0$ ). Damit wird die metabolische Theorie zu einer explizit evolutiven Theorie, die heutige ökologische Muster ganz eng mit der evolutiven Geschichte verbindet.

Aus diesen beiden Voraussetzungen ergibt sich relativ leicht, dass das Verhältnis von Stoffumsatz  $M$  (metabolischer Aktivität oder Energieumsatz) zu Körpergewicht  $W$  der seit langem empirisch bekannten Regel Max Kleibers (1932) folgen muss (West et al. 2001, Brown 2004, West und Brown 2005)

$$M \propto W^{3/4}$$

Allerdings hängt  $M$  auch noch von zwei anderen Variablen ab. Damit sind wir bei der dritten wichtigen Grundvoraussetzung, dass der Energieumsatz aller Organismen im wesentlichen von drei Variablen abhängt, dem Körpergewicht  $W$ , der Verfügbarkeit limitierender Ressourcen  $R$  und der Temperatur  $T$ . Diese sind nach der vierten Voraussetzung durch die Grundgleichung der metabolischen Theorie miteinander multiplikativ verbunden

$$M \propto f(R)f(W)f(T)$$

Die fünfte und letzte Grundvoraussetzung betrifft den Temperaturterm dieser Gleichung. Die klassische Chemie fand empirisch, dass die Reaktionsgeschwindigkeit katalytischer Reaktionen exponentiell mit der Temperatur ansteigt. Dies ist als Arrhenius Gleichung bekannt und wird über folgende Gleichung beschrieben

$$k \propto e^{-\frac{E}{RT}}$$

wobei  $R$  die allgemeine Gaskonstante ist ( $R = 8.314 \text{ Jmol}^{-1}\text{K}^{-1}$ ) und  $E$  die Aktivierungsenergie der betreffenden Reaktion.

Die metabolische Theorie betrachtet einen Mittelwert für alle Reaktionen, der in lebenden Organismen als etwa gleich angesehen wird. Gillooly et al. (2001, 2002) fanden eine in etwa konstante Aktivierungsenergie von  $61 \text{ kJmol}^{-1}$ . Damit ergibt sich

$$M \propto f(R)W^{\frac{3}{4}}e^{\frac{-61000}{8,314T}} = f(R)W^{\frac{3}{4}}e^{\frac{-7337}{T}}$$

Oder allgemein

$$M \propto f(R)W^{\frac{3}{4}}e^{\frac{-E}{RT}}$$

Aus dieser Funktion lassen sich sofort einige wichtige ökologische Abhängigkeiten ableiten. Diese sollen in den folgenden Kapiteln anhand der entsprechenden Verteilungen der Draken-

## 7.2. Schlupfdichte und Körpergewicht

Eine erste wichtige Relation betrifft die zwischen Dichte und Gewicht. Betrachten wir das Produkt  $NM$  aus individuellem Energieumsatz und der Gesamtzahl an Individuen eines Areals  $N$ . Im Gleichgewicht ( $dN / dt = 0$ ) und unter der Annahme, dass alle Arten etwa gleiche Ressourcenanteile nutzen (Savage et al. 2004b), sollte  $NM$  konstant sein ( $NM = c$ ). Damit ergibt sich

$$N_{\text{Gleichg}} = \frac{c}{[R]W^{3/4}e^{-E_a/RT}}$$

$$\propto [R]W^{-3/4}e^{E_a/RT}$$

Betrachtet man eine Gemeinschaft mit konstantem Ressourcenangebot

und poikilotherme Organismen wie die Hymenopteren bei konstanter Umgebungstemperatur, so ergibt sich, dass die Gesamtzahl der Individuen, also auch die Dichte, zur Potenz  $-3/4$  mit dem Körpergewicht korrelieren sollte (Damuth 1981, 1987, Brown 1995, 2004, Allen et al. 2002, vergl. jedoch Cyr und Walker 2004). Dabei ist zu beachten, dass es sich bei diesem  $N$  um die Gleichgewichtsdichte handelt. Diese kann mit einiger Vorsicht mit der langfristigen Kapazität eines Lebensraumes gleichgesetzt werden (Brown 2004). Wichtig ist auch, dass diese letzteren

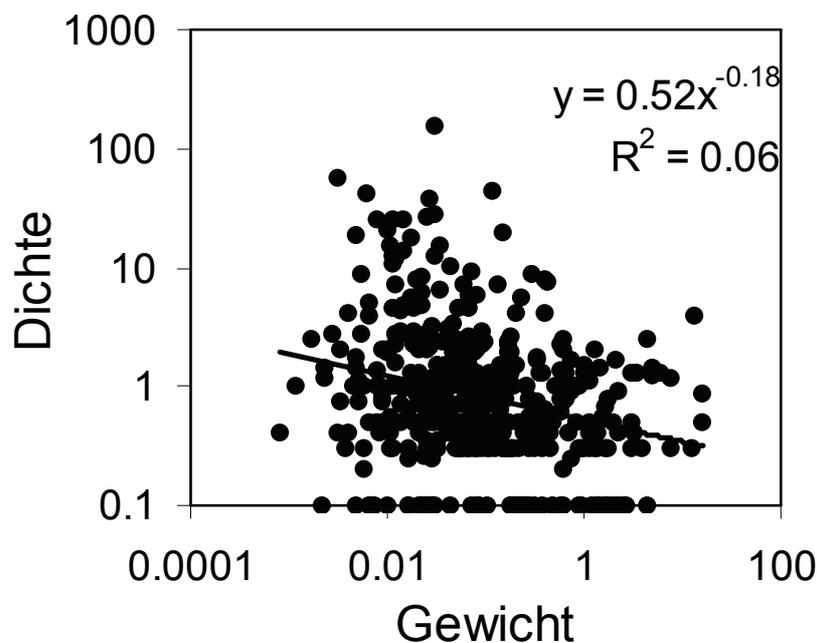


Abb. 7.2.1: Die Dichte - Gewichtsrelation der Hymenopteren des Drakenberges. Dichten in  $\text{Ind. m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , Gewichte in mg.

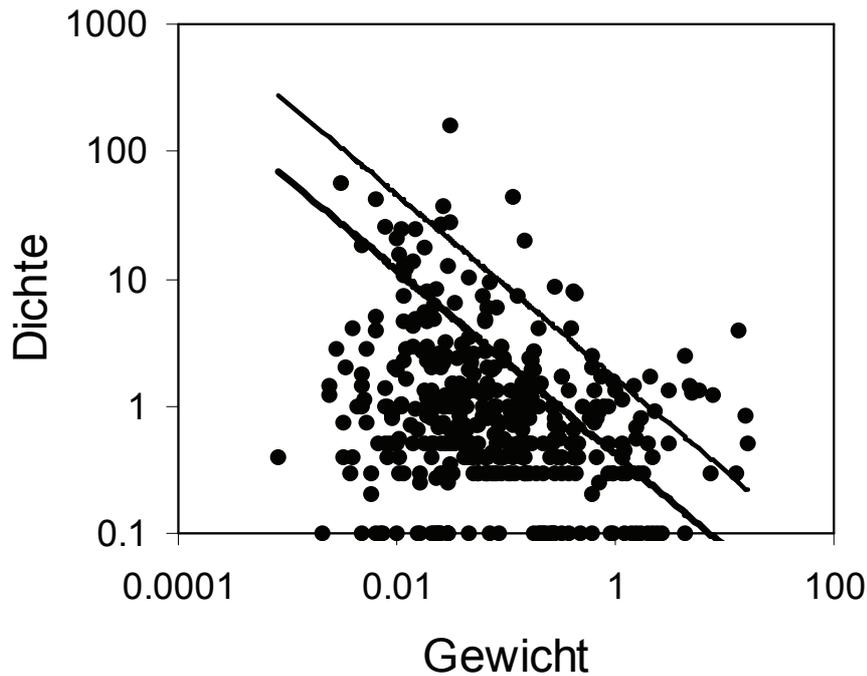


Abb. 7.2.2: Die Dichte - Gewichtsrelation der Hymenopteren des Drakenbergs mit einer RMA Regression (fette Linie). Die Steigung ist  $z = -0.72 \pm 0.03$ . Die schmalere Linie zeigt eine Regression mit derselben Steigung die in etwa die gewichtsspezifische obere Dichtegrenze markiert. Dichten in  $\text{Ind. m}^{-2} \text{a}^{-1}$ , Gewichte in mg.

Überlegungen Gemeinschaften betrachten, die dieselben Ressourcen nutzen und damit derselben trophischen Ebene angehören (Brown 2004). Dies kann bei den Parasitoiden als erfüllt angesehen werden.

Die meisten Freilanddaten, auch die des Drakenberges, beziehen sich dagegen auf Punktdichten, die in aller Regel nicht mit diesen Gleichgewichtsdaten übereinstimmen. Damit werden viele der Dichte - Gewichtsverteilungen eine hohe Streuung aufweisen mit der Folge, dass die von diesen Verteilungen abgeleiteten Steigungen aufgrund von Jensens Gesetz (Ruel und Ayres 1999)

in der Regel zu niedrig sind.

Ein weiteres Problem bei solchen Regressionen auf logarithmischen Achsen ist, dass die Spannweite der Gewichte hinreichend groß sein muss. Die Literaturbeispiele, die in guter Übereinstimmung mit der obigen Theorie sind (vergl. Brown 2004 für eine Übersicht), umspannten mehr als 6 dekadische Größenklassen. Die kleinste Hymenoptere des Drakenberges, der Eiparasitoid *Oligosita* TD1 (Trichogrammatidae), wiegt im Mittel  $8,2 \cdot 10^{-4}$  mg. Die größte Hymenoptere dagegen, die Ichneumonide *Diphyus palliatorius* wiegt 16 mg (große aculeate Hymenopteren, wie

die Hummeln oder die Wildbienen sind in der folgenden Betrachtung nicht mit einbezogen, da sie nicht quantitativ erfasst wurden). Das heißt, die Hautflügler des Drakenberges spannten über 4 dekadische Größenklassen. Dies erscheint wenig, um eine gute Anpassung oder aber eine Abweichung von der metabolischen Theorie zu ergeben.

Die Abb. 7.2.1 zeigt, wie stark die Streuung der Schlupfdichten pro Gewichtsklasse bei den Hymenopteren der Drakenbergwiese war. Trotzdem ergeben sich einige Folgerungen.

Trotz der niedrigen Varianzaufklärung gab es eine signifikant negative Korrelation zwischen Schlupfdichte und Gewicht ( $R^2 = 0,06$ ,  $P < 0,0001$ ). Größere Arten erreichten im Mittel niedrigere Schlupfdichten als kleinere.

Die Steigung von  $-0,18$  erscheint deutlich niedriger als der theoretische Wert von  $z = -0,75$ . Allerdings sind wir hier wieder bei einem kritischen statistischen Punkt, der die Verwendung der Modell I kleinsten Quadrate betrifft. In unserem Fall sind auch die Gewichte mit einem erheblichen Fehler belastet und wir haben nur eine niedrige Varianzaufklärung. Damit erscheint wiederum eine Modell II Hauptachsenkorrelation (reduced major axis, RMA) sinnvoller. Dieser Punkt betrifft fast alle bisher publizierten Arbeiten zu Dichte - Gewichtsverteilungen und meiner Meinung nach lassen sich ein Großteil der deutlichen

lassen sich ein Großteil der deutlichen

Tab. 7.2.1: Arten, die in Abb. 7.2.2 deutlich über der oberen Dichtegrenze lagen. Dichten in  $\text{Ind. m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ .

| Art                          | Familie         | Dichte | Parasitoide von | Hibernation |
|------------------------------|-----------------|--------|-----------------|-------------|
| <i>Platygaster</i> TD 2      | Platygasteridae | 157    | Gallbildnern    | Larve       |
| <i>Exallonyx subserratus</i> | Proctotrupidae  | 37     | Räubern         | Imago       |
| <i>Encyrtidae</i> TD6        | Encyrtidae      | 44     | ?               | ?           |
| <i>Ceraphron</i> TD3         | Ceraphronidae   | 20     | ?               | ?           |
| <i>Belyta depressa</i>       | Diapriidae      | 8,73   | Mycetophagen    | Larve       |
| <i>Gryon</i> TD1             | Scelionidae     | 8      | Eiern           | Larve       |
| <i>Trichacis</i> TD1         | Platygasteridae | 8      | Gallbildnern    | Larve       |
| <i>Allotropa</i> TD1         | Platygasteridae | 3,9    | Gallbildnern    | Larve       |
| <i>Pachyprotasis rapae</i>   | Tenthredinidae  | 2,45   | Phytophag       | Larve       |
| <i>Vulgichneumon suavis</i>  | Ichneumonidae   | 1,5    | Ektophytophagen | ?           |
| <i>Diplazon laetatorius</i>  | Ichneumonidae   | 1,45   | Räubern         | Imago       |
| <i>Lissonota</i> TD2         | Ichneumonidae   | 1,25   | Ektophytophagen | Larve       |
| <i>Pimpla melanacrias</i>    | Ichneumonidae   | 1,25   | Ektophytophagen | ?           |
| <i>Alomya debellator</i>     | Ichneumonidae   | 0,8    | Ektophytophagen | ?           |
| <i>Diphyus palliatorius</i>  | Ichneumonidae   | 0,5    | Ektophytophagen | Imago       |

Abweichungen von den theoretischen Werten, die von verschiedenen Autoren berichtet wurden (Dodds et al. 2001, White und Seymour 2003, Savage et al. 2004b), durch eine fehlerhafte Wahl der Regressionstechnik erklären. Benutzen wir eine RMA wird  $z_{RMA} = z / |r|$ . In unserem Fall erhalten wir  $z = -0.175 / 0.244 = 0.72$  (Abb. 7.2.2). Dieser Wert unterscheidet sich statistisch gesehen nicht von dem von der metabolischen Theorie vorhergesagten Wert von -0.75.

Schauen wir uns die Abb. 7.2.1 bzw. 7.2.2 noch einmal an, sehen wir noch ein Muster. Die Datenpunkte sind nicht zufällig über den Plot verteilt, sie konzentrieren sich im unteren linken Teil der Graphik. Es scheint eine obere gewichtsabhängige Dichtegrenze zu geben. Dies ist typisch für viele solcher Dichte - Gewichtsverteilungen und es gibt eine umfangreiche Literatur, die versucht, die spezifische Gestalt der Verteilung zu erklären (Lawton 1989, 1990, Blackburn et al. 1992, Currie 1993 Gaston 1993a, Scharf et al. 1998, Ulrich 1999d, e). Inzwischen scheint klar, dass es sich um ein statistisches Artefakt aufgrund ungleicher Artenzahlen pro Gewichtsklasse handelt (Gaston 1993, Ulrich 1999e).

Kein statistisches Artefakt sind jedoch die oberen Dichtegrenzen, die

durch solche Verteilungen markiert werden. Für die Hautflügler des Buchenwaldes konnte ich eindeutig nachweisen, dass Arten, die in einem der Untersuchungsjahre Dichten oberhalb der dort markierten Grenze hatten, im darauf folgenden Jahr einen Einbruch der Population erlitten oder gar lokal ganz verschwanden (Ulrich 1999d, 2001a).

Die Tab. 7.2.1 zeigt die Arten, die auf dem Drakenberg oberhalb der Dichtegrenze lagen. Es sind dies hauptsächlich Parasitoide von Gallbildnern und von Ektophytophagen. Unter den Familien dominieren die Platygastriiden und Ichneumoniden. Damit wiederholt sich das Muster, welches ich auch schon im Buchenwald feststellen konnte (Ulrich 1999d). Arten, die dort zu hohe Dichten hatten, zeichneten sich durch sehr starke Dichtefluktuationen aus. Man darf ein solches Muster auch für den Drakenberg vermuten.

Dichte-Gewichtsverteilungen werden häufig zur Reduktion der Varianz mittels Dichte- und Gewichtsklassen dargestellt (Abb. 6.2.3). Die Hautflügler lassen sich in  $15 \log_2$  Gewichtsklassen einteilen. Es ergibt sich sowohl bei Verwendung geometrischer als auch arithmetischer Mittelwerte keine deutliche Potenzfunktion, wie von der Theorie gefordert. Dagegen sehen wir eine eher

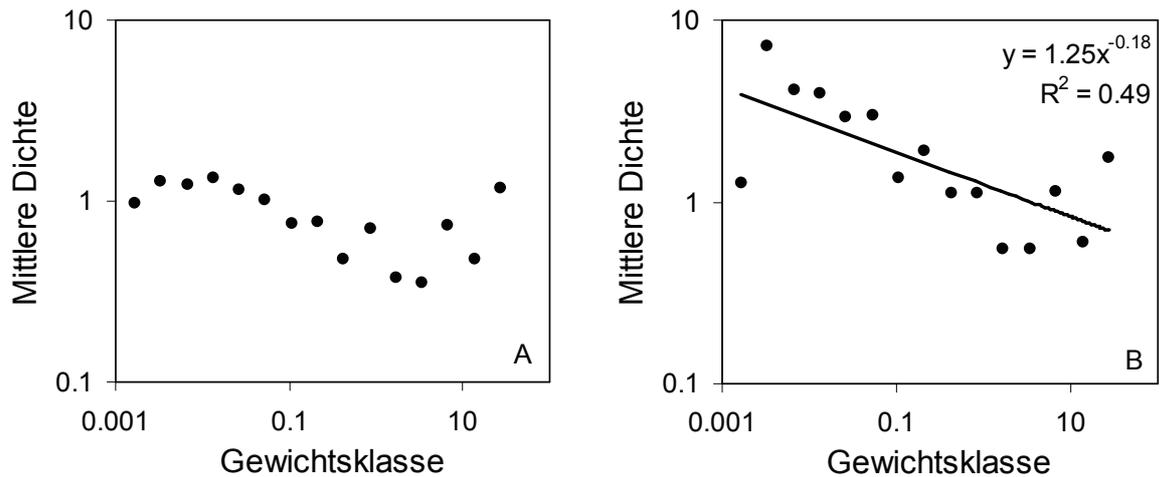


Abb. 7.2.3: Die Dichte - Gewichtsrelationen der Hymenopteren des Drakenberges. Geometrische (A) und arithmetische (B) Mittelwerte der Dichten und Gewichte in log<sub>2</sub> Gewichtsklassen. Dichten in Ind. m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, Gewichte in mg.

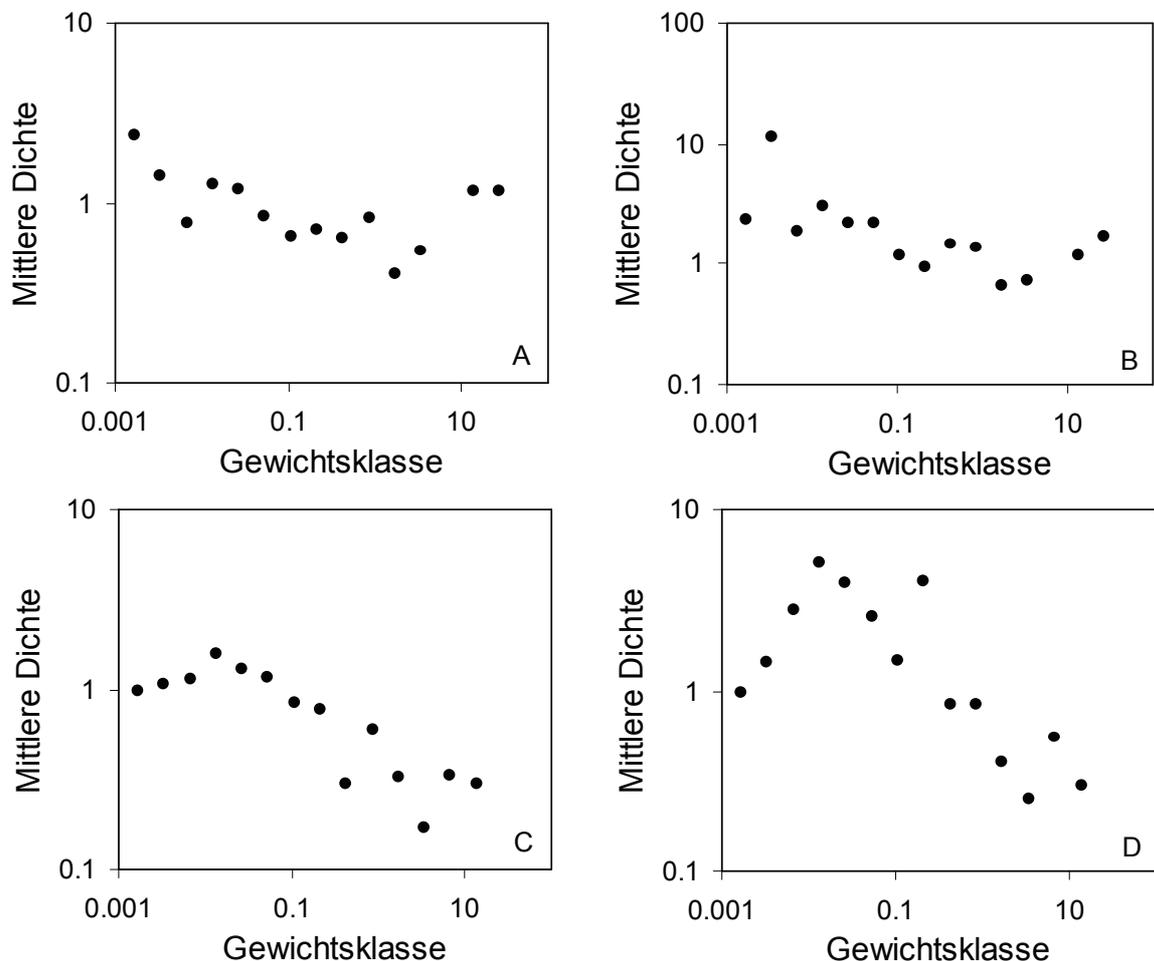


Abb. 7.2.4: Die Dichte - Gewichtsrelationen der Hymenopteren des Drakenberges. Geometrische (A, C) und arithmetische (B, D) Mittelwerte der Dichten und Gewichte in log<sub>2</sub> Gewichtsklassen für Koinobionten (A, B) und Idiobionten (C, D). Dichten in Ind. m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, Gewichte in mg.

wellenförmige Gestalt, weil die größeren Arten deutlich höhere Dichten erreichten als die mittelgroßen Arten.

Bei logarithmischen Skalen ist die Verwendung des geometrischen Mittels angezeigt, das dem arithmetischen Mittel der logarithmisierten Werte entspricht. Dadurch ergibt sich das überraschende Ergebnis, dass bei einer Klasseneinteilung die mittlere Schlupfdichte unabhängig vom Gewicht und in etwa konstant war (Abb. 7.2.3) oder zumindest einem komplizierteren Muster folgte, als dies durch eine einfache lineare Funktion zu beschreiben wäre.

Als nächstes stellt sich die Frage, ob sich die Dichte - Gewichtsverteilungen in Bezug auf die Ökologie der Arten unterscheiden? Idiobionten und Koinobionten sind bei den Parasitoiden zwei recht deutlich unterschiedene Lebensformen. Dies sollte sich auch in der gesamten Ressourcennutzung widerspiegeln. Nach der metabolischen Theorie ist die Dichte - Gewichtsverteilung ein Ausdruck dieser Ressourcennutzung.

Es zeigt sich tatsächlich, dass koino- und idiobiontische Parasitoide sich in ihren Dichte - Gewichtsverteilungen unterscheiden (Abb. 7.2.4). Bei den Koinobionten waren Dichte und Gewicht mehr oder weniger unabhängig, während sich bei den Idiobionten die typi-

sche negative Beziehung zwischen beiden Variablen ergab. Auch sieht man die typische dreieckige Gestalt, die viele solche Verteilungen kennzeichnet.

Wo liegen die Gründe für diese Unterschiede zwischen Koino- und Idiobionten? Idiobionten sind alle echten Eiparasitoide, (also nicht die Arten, die zwar Eier attackieren, aber erst die Larvenstadien der Wirte abwarten, bis sie ihre eigene Larvalentwicklung beginnen. Zu diesem Typ von Ei-Larvalparasitoiden gehören vor allem die Platygastriden), die Mehrzahl der Hyperparasitoide sowie fast alle Puppen- und Puparienparasitoide. Koinobionten dagegen sind die meisten Parasitoide endophytophager Insekten, also etwa Minierer und Gallbildner. Die obigen Unterschiede in den Dichte - Gewichtsver-

Tab. 7.2.1: Artenzahlen, Korrelationskoeffizienten und Signifikanzwerte dieser Koeffizienten für die Gilden in Abb. 7.2.5 basierend auf ln-transformierten Daten.

| Parasitoide von   | S  | r     | p(t) |
|-------------------|----|-------|------|
| Saprophagen       | 32 | -0,12 | n.s. |
| Säftesaugern      | 27 | -0,15 | n.s. |
| Prädatoren        | 25 | -0,15 | n.s. |
| Mycetophagen      | 23 | -0,19 | n.s. |
| Minierern         | 45 | -0,29 | 0,06 |
| Hyperparasitoiden | 22 | -0,5  | 0,02 |
| Gallbildnern      | 32 | -0,24 | n.s. |
| Ektophytophagen   | 41 | -0,1  | n.s. |
| Eiern             | 45 | -0,34 | 0,02 |

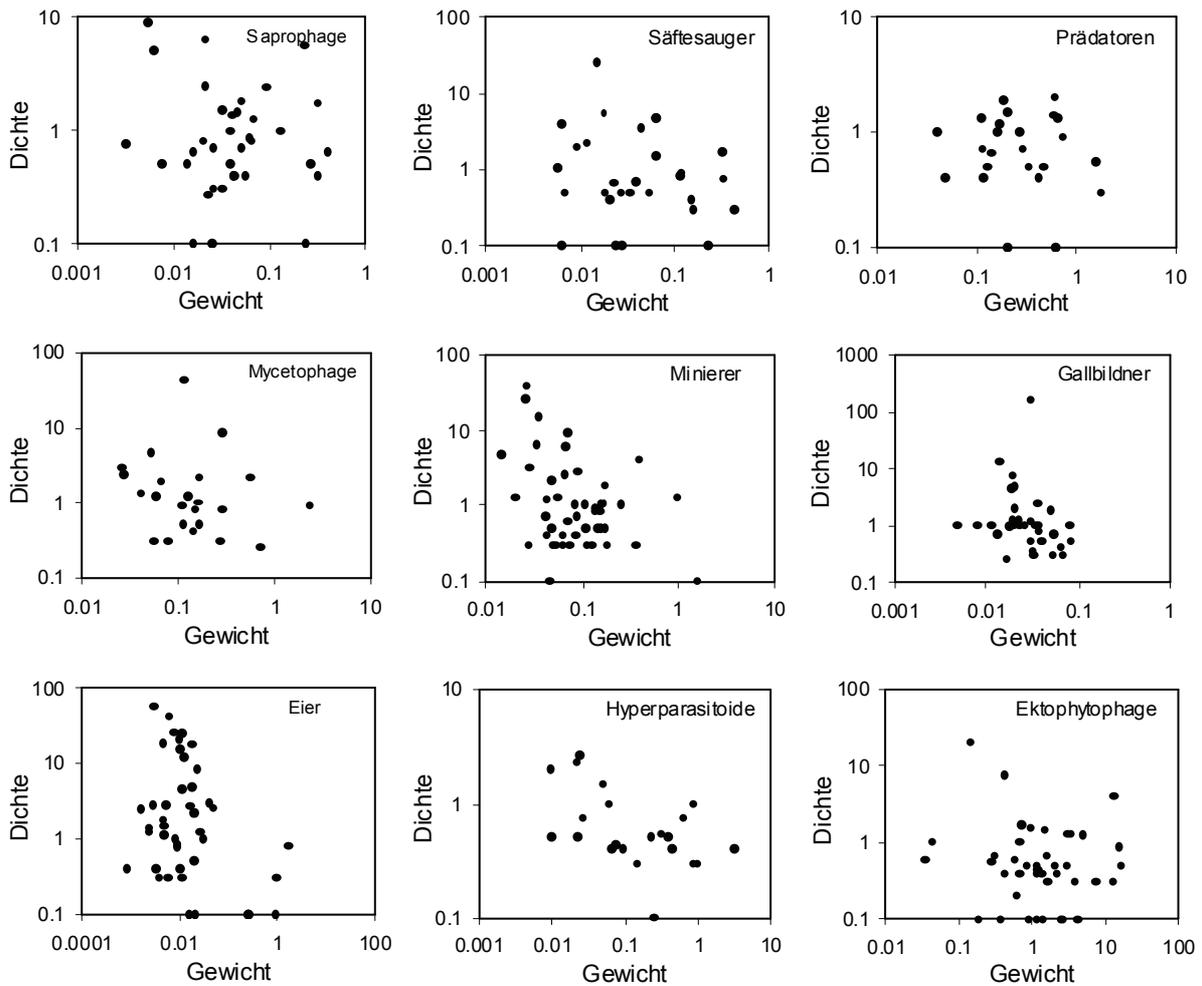


Abb. 7.2.5: Die Dichte - Gewichtsrelationen der wichtigen Hymenopterengilden des Drakenberges. Dichten in  $\text{Ind. m}^{-2} \text{a}^{-1}$ , Gewichte in mg.

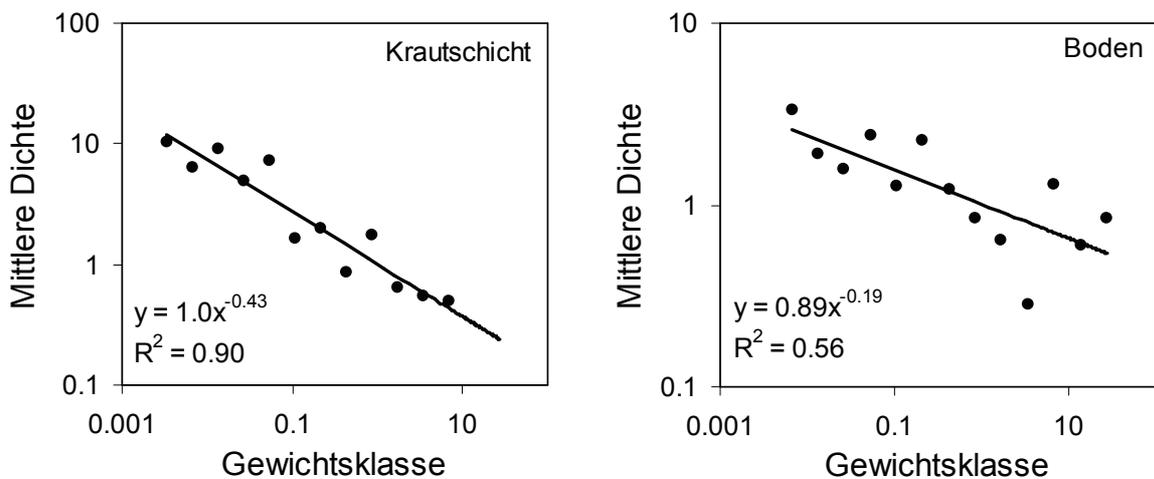


Abb. 7.2.6: Die Dichte - Gewichtsrelationen der mit der Krautschicht oder mit dem Boden assoziierten Hymenopteren des Drakenberges. Dichten sind geometrische Mittelwerte der Schlupfdichten in  $\text{Ind. m}^{-2} \text{a}^{-1}$ , Gewichte in mg.

teilungen sollten also auch bei den entsprechenden Verteilungen der einzelnen Parasitoidgilden manifest sein.

Dem war tatsächlich so (Abb. 7.2.5). Signifikant negative Regressionen zwischen Dichte und Gewicht gab es bei den Parasitoiden von Minierern sowie den Ei- und Hyperparasitoiden. Es lassen sich jedoch keine eindeutigen Unterschiede zwischen den Gilden mit überwiegend koino- und idiobiontischen Arten ausmachen. Offensichtlich sind die Unterschiede in Abb. 7.2.4 nicht nur ein Effekt der Gildenzugehörigkeit.

Deshalb betrachten wir zuletzt noch das Stratum des Wirtsangriffs (Abb. 7.2.6). Diese Sortierung ergibt plötzlich für beide Straten hochsignifikante negative Korrelationen zwischen der mittleren Schlupfdichte (geometrischer Mittelwert der einzelnen Dichten) und der Gewichtsklasse. Die Model I Steigungen von -0,43 (Krautschicht) und -0,19 (Boden) ergeben RMA Model II Steigungen von  $-0,43 / \sqrt{0,90} = -0,45$  (Krautschicht) und  $-0,19 / \sqrt{0,56} = -0,25$  (Boden). Beide Steigungen unterscheiden sich signifikant voneinander ( $p < 0,03$ ). Die Abundanzverteilung ist also am Boden deutlich gleichmäßiger.

Nehmen wir nun entsprechend der Theorie an, dass die eigentlichen Dichte - Gewichtsverteilungen für beide Straten gleich sind, so ergibt sich, dass das Ressourcenangebot entsprechend der Grundgleichung

$$M \propto f(R)f(W)f(T)$$

allometrisch mit der Körpergröße verbunden sein muss. Für den Boden erhalten wir aus  $-0,25 = x - 0.75$

$$R \propto W^{0,5}$$

Für die Krautschicht ergibt sich entsprechend aus  $-0,45 = x - 0.75$

$$R \propto W^{0,3}$$

Mit anderen Worten, wir erwarten, dass für Parasitoide das Ressourcenangebot (die Zahl der verfügbaren Wirte) mit wachsender Körpergröße steigt. Am Boden sollte diese Steigung ausgeprägter sein als in der Krautschicht. Ein erhöhtes Ressourcenangebot könnte entweder an einer wachsenden Zahl an Wirtsindividuen oder an höheren Parasitisierungsraten liegen. Meines Wissens liegen dazu bisher keine vergleichbaren Untersuchungen vor und die begrenzten Daten des Drakenberges erlauben keinen Test der obigen Hypothesen.

### 7.3. Energieäquivalenz?

Aus der Basisformel der metabolischen Theorie sowie der vermuteten Dichte - Gewichtsbeziehung ergibt sich sofort eine andere grundlegende Hypothese, die besagt, dass die gesamte Energienutzung (Metabolismus) innerhalb eines ökologischen Systems unabhängig von der Körpergröße und konstant sein sollte.

$$M = M_0 W^{3/4} e^{-\frac{E_a}{RT}} \quad \text{und}$$

$$N_{\text{Gleichg}} = N_0 W^{-3/4} e^{E_a/RT}$$

Multiplizieren wir beide Gleichungen miteinander ergibt sich

$$N_{\text{Gleichg}} M \equiv M_0 W^{-3/4} e^{\frac{E_a}{RT}} M_0 W^{3/4} e^{-\frac{E_a}{RT}} \equiv \text{const}$$

Das Produkt  $NM$  ist der gesamte Stoffumsatz einer Population von der Größe  $N$ , die sich im Gleichgewicht befindet. Nach der metabolischen Theorie sollte diese Dichte der dynamischen Kapazität des betreffenden Lebensraumes entsprechen. Der Stoffumsatz sollte also unabhängig von der Körpergröße der Art sein.

Diese Hypothese wurde als erstes von Sheldon et al. (1972) für aquatische Lebensräume und von Damuth (1981, 1987) aufgrund seiner Untersuchungen

an afrikanischen Säugetieren aufgestellt und im Folgenden mehrfach bestätigt (Charnov et al. 2001, Allen et al. 2002, Carbone und Gittleman 2002, Brown 2004). Allerdings liegen insbesondere für Arthropoden auch widersprechende Ergebnisse vor (Strayer 1986, Maurer und Brown 1988, Stork und Blackburn 1993) und die Kompilationen von Currie und Fritz (1993) und Hendriks (1999) lassen unabhängig vom Taxon auf einen Anstieg der gesamten Energienutzung bei oberen Größenklassen schließen.

Eine andere Beziehung, die man strikt von der obigen unterscheiden muss, betrifft das einfache Produkt von

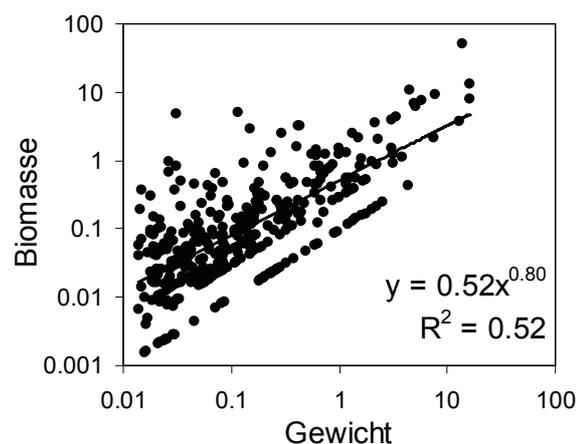


Abb. 7.3.1: Die Biomasse - Gewichtsrelationen der Hymenopteren des Drakenbergs. Biomasse in  $\text{mg m}^{-2} \text{a}^{-1}$ , Gewichte in mg.

aktueller Dichte und Körpergewicht. Nach der Beziehung zwischen Stoffumsatz und Dichte ergibt sich bei konstanter Temperatur

$$WN_{\text{Gleichg}} = N_0 W^{-3/4} W = N_0 W^{1/4}$$

Das Produkt  $WN_{\text{Gleichg}}$  entspricht der Gesamtbiomasse einer Population. Diese Gesamtbiomasse sollte also nach der metabolischen Theorie allometrisch mit dem Gewicht der Art steigen, wobei der entsprechende Exponent  $1/4$  sein sollte. Auch die Hautflügler des Göttinger Buchenwaldes zeigen einen Anstieg der Gesamtbiomasse mit wachsender Körpergröße (Ulrich 1999d, e, 2001a).

Damit spekuliert die Theorie auch, dass mittlere Biomasse  $B$  und Gleichgewichtsstoffumsatz bei konstanter Temperatur nicht linear proportional sind. Es ergibt sich

$$\begin{aligned} N_{\text{Gleichg}} M &= N_0 W^{1/4} W^{-1} M_0 W^{3/4} \\ &= M_0 B W^{-1/4} \end{aligned}$$

Der Quotient aus Gesamtstoffumsatz und aktueller Biomasse sollte also über eine Potenzfunktion mit dem Exponenten  $-1/4$  mit dem Körpergewicht korreliert sein. Das heißt auch, dass die Gleichgewichtsdichte sich aus der aktuellen Biomasse mittels der Beziehung

$$N_{\text{Gleichg}} = \frac{M_0}{M} B W^{-1/4}$$

ergeben sollte.

Die Abb. 6.3.1 zeigt zunächst einmal, dass die Biomasse  $NW$  der Arten tatsächlich mit dem Gewicht zunahm und dass diese Relation sich mittels einer Potenzfunktion beschreiben lässt. Allerdings ist der Exponent  $z = 0,8$  deutlich höher als von der Theorie gefordert. Dies nimmt insofern nicht wunder, da wir bei den Dichten  $N$  überwiegend nahe bei der minimalen Dichten  $N = 1$  Tier liegen und wir demnach in diesen Fällen die einfache Relation  $NW = W$  ( $N = 1$ ) mit der Steigung  $z = 1$  betrachten. Es ist also notwendig, die gesamte Gemeinschaft, also auch die nicht erfassten Arten mit  $N < 1$ , mit einzubeziehen.

Trotzdem ergibt sich ein interessanter Effekt, der vielleicht typisch für viele größere Arthropodengemeinschaften sein könnte. Die mittlere Biomasse (geometrisches Mittel der einzelnen Biomassen) skaliert sehr eng allometrisch mit dem Gewicht mit einem Exponenten  $z > 0,75$  (Abb. 7.3.2. und 7.3.3). Dieser Wert ist wiederum deutlich höher als der theoretische von 0.25.

Die Gesamtbiomasse pro Gewichtsklasse nahm bei Betrachtung aller Hymenopteren allometrisch mit der Gewichtsklasse zu (Abb. 7.3.2). Allerdings zeigte das vorige Kapitel, dass wir engere ökologische Gilden, vor allem die Stratenzugehörigkeit, betrachten

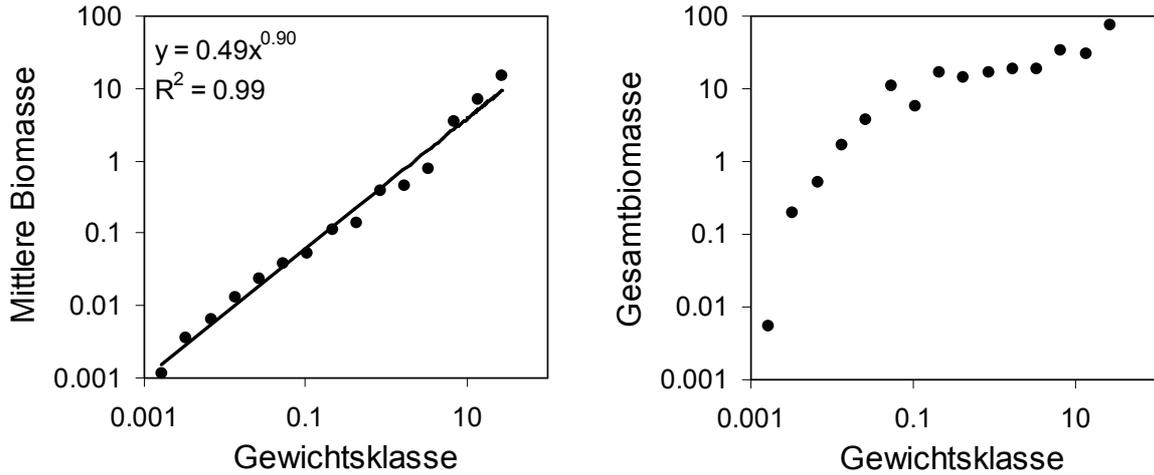


Abb. 7.3.2: Die Biomasse - Gewichtsklassenrelationen der Hymenopteren des Draakenbergs. Biomasse in  $\text{mg m}^{-2} \text{a}^{-1}$ , Gewichte in  $\text{mg}$ . Mittlere Biomasse ist das geometrische Mittel der einzelnen Biomassen pro Gewichtsklasse. Gesamtbiomasse ist die Summe der einzelnen Biomassen der Arten pro Klasse.

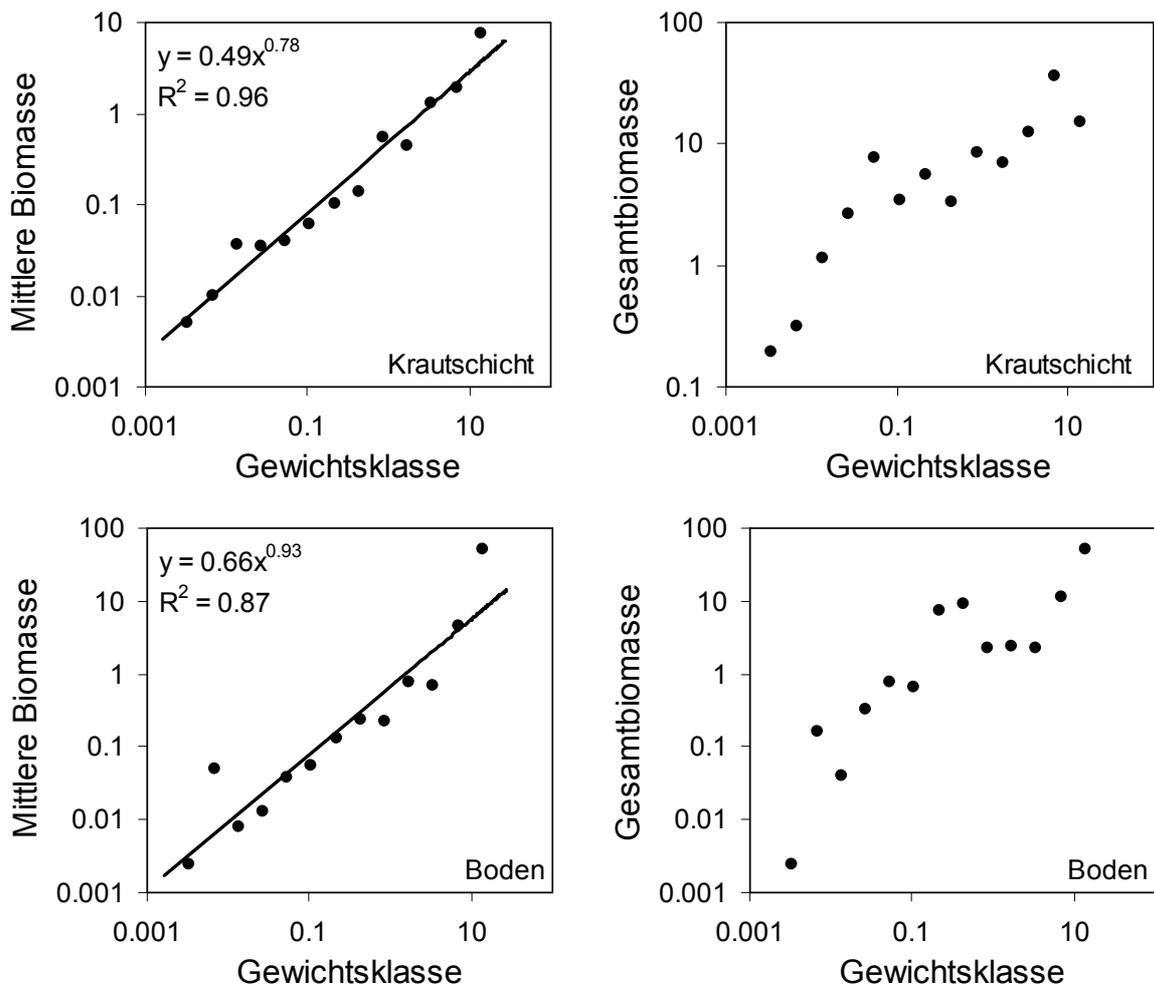


Abb. 7.3.3: Die Biomasse - Gewichtsklassenrelationen der Hymenopteren des Draakenbergs sortiert nach dem Stratum. Biomassen und Gewichte wie in Abb. 7.3.2.

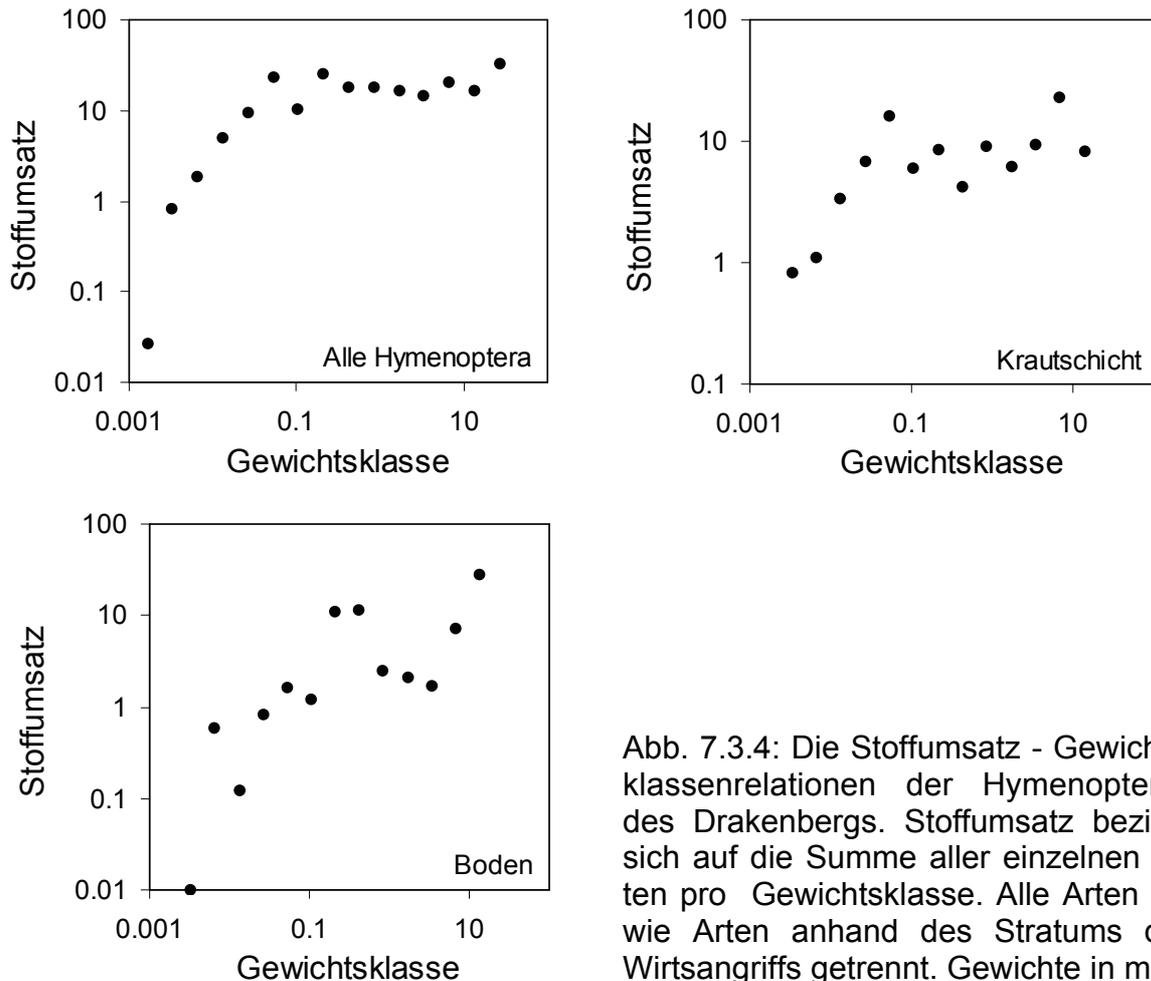


Abb. 7.3.4: Die Stoffumsatz - Gewichtsklassenrelationen der Hymenopteren des Drakenbergs. Stoffumsatz bezieht sich auf die Summe aller einzelnen Arten pro Gewichtsklasse. Alle Arten sowie Arten anhand des Stratum des Wirtsangriffs getrennt. Gewichte in mg.

müssen. Separieren wir also die Hymenopteren wiederum nach dem Stratum des Wirtsangriffs (Abb. 7.3.3), ergibt sich ein deutlicher Anstieg der Gesamtbiomasse pro Gewichtsklasse in den ersten 4 bis 5 Klassen. In den oberen 8 bis 9 Klassen (durch das Nichteinbeziehen der Arten unbekannter Stratenzugehörigkeit enthält die Abbildung weniger Klassen als Abb. 7.3.2) ist der Anstieg der Gesamtbiomasse dagegen abgeschwächt.

Nehmen wir die Gültigkeit der obigen Funktionen an, so müsste der Stoff-

umsatz proportional zum Quotienten aus Biomasse und  $W^{1/4}$  sein. Damit können wir den Gesamtstoffumsatz aller Arten einer Gewichtsklasse schätzen (Abb. 7.3.4). Für alle Arten ergibt sich ein starker Anstieg des Stoffumsatzes bis zur vierten Gewichtsklasse. Danach jedoch ist er überraschend konstant. Teilt man die Arten wiederum anhand des Stratum ein, zeigt sich für die Arten der Krautschicht eine Konstanz und bei den bodenlebenden Arten ein eher uneinheitliches Bild bei größeren Arten. Die Hymenopteren der Drakenbergwie-

se folgen also der Damuthschen (1981) und Brownschen (2004) Energieäquivalenzregel nur zum Teil.

Wiederum ergibt sich also ein nicht eindeutiges Bild. Zum Teil widersprechen die Daten der Theorie, zum Teil sind sie mit dieser in Einklang. Dafür gibt es mehrere Gründe. Zum einen enthält die obige Analyse wie schon gesagt nur die nachgewiesenen Arten. Aufgrund der negativen Dichte - Gewichtsverteilung sollten die fehlenden Arten häufiger große Arten sein. Da die Dichte - Gewichtsrelation (Abb. 7.2.6) eine flachere Steigung hat als die Biomasse - Gewichtsverteilung (Abb. 7.3.2), sollten die nicht erfassten größeren Arten überproportional die Gesamtbiomassen beeinflussen und damit eher der Energieäquivalenzregel entgegenwirken.

Allerdings müssen wir uns noch einmal die Voraussetzungen der ganzen Theorie vor Augen halten. Wir betrachten Gemeinschaften, die einer konstanten Umgebungstemperatur ausgesetzt sind und einem einheitlichen Energie- oder Ressourcenzufluss  $R$  unterlie-

gen. Während die erste Voraussetzung bei poikilothermen Arthropoden wohl als erfüllt angesehen werden kann, ist dies für das Ressourcenangebot nicht der Fall. Bereits im vorigen Kapitel hatten wir spekuliert, dass Ressourcenangebot und Körpergröße allometrisch miteinander verbunden sind. Leider liegen zum Ressourceterm der Basisgleichung der metabolischen Theorie die wenigsten theoretischen Überlegungen vor (obwohl die fraktalen Modelle von Ritchie und Olf (1999) und Haskell et al. (2002) ebenfalls Potenzfunktionen zwischen Ressourcenangebot und Körpergewicht implizieren) und wir können vor allem bei Parasitoiden kaum von einem konstanten Angebot ausgehen. Dieser Punkt macht die gesamte Theorie auf lokaler Ebene in hohem Maße unangreifbar.

Man muss also zwischen einem qualitativen und einem quantitativen Aspekt der Theorie unterscheiden. Auf quantitativer Ebene entsprechen die vorliegenden Ergebnisse der Theorie wenig.

## 7.4. Generationszeit und Körpergröße

Ein weiterer Aspekt der metabolischen Theorie, der sich mit den Daten der Drakenberghymenopteren testen lässt, betrifft die Generationszeit. Betrachten wir den gewichtsspezifischen Stoffumsatz  $M / W$

$$M / W = M_0 W^{3/4} / W = M_0 W^{-1/4}$$

Dieser kann nach Brown (2004) mit der Produktion eines Organismus gleichgesetzt werden und sollte damit der Reproduktionsrate proportional sein. Das heißt

$$r \equiv r_0 W^{-1/4}$$

Der Kehrwert von  $r$  ist ein Maß der Generationsdauer (Gillooly et al. 2002).

$$t = 1 / r = t_0 W^{1/4}$$

Beide Regeln sind schon seit längerem als Fenchels (1974) und Calders (1984) Regeln empirisch bekannt. Sie ergeben sich zwanglos aus der Basisgleichung der metabolischen Theorie (West und Brown 2005).

Die Generationsdauer sollte also wiederum allometrisch mit dem Gewicht über einen Exponenten von 0.25 verbunden sein. Direkt lässt sich diese

Tab. 7.4.1: Mittlere Gewichte und deren Standardfehler der uni- und bi- oder polyvoltinen Parasitoidarten des Drakenberges.

| Typ       | S   | Mittleres Gewicht | Standardfehler |
|-----------|-----|-------------------|----------------|
| Univoltin | 30  | 1,16              | 0,34           |
| Bivoltin  | 123 | 0,31              | 0,17           |

Vorhersage mit den Hymenopterendaten nicht überprüfen. Indirekt allerdings bedeutet dies, dass univoltine Arten im Schnitt etwas größer sein sollten als polyvoltine mit ihren kürzeren Generationszeiten. Dies war tatsächlich so. Arten mit nur einer Generation wogen im Mittel 1.16 mg, Arten mit zwei oder mehreren Generation pro Jahr dagegen nur 0.31 mg (Tab. 7.4.1). Der Unterschied ist hochsignifikant ( $Z(U) = 3,25$ ,  $p = 0,001$ ).

Der Grund ist, dass die Eiparasitoide und auch die überwiegend kleinen Parasitoide von Minierern fast ausschließlich bi- oder polyvoltin waren (Abb. 3.1.2). Dagegen war der Anteil univoltiner Arten unter den größeren Parasitoiden von Ektophytophagen, Saprophyten und auch den Räubern

## 7.5. Artenzahl und Metabolismus

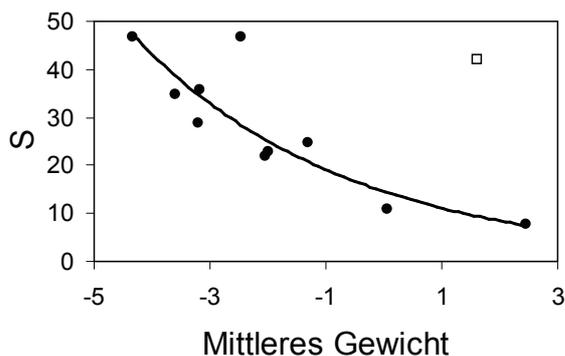
Die metabolische Theorie sagt in ihrer ursprünglichen Form nichts über die Diversität einer Gemeinschaft aus. Keine ihrer Funktionen enthält die Zahl der Arten als abhängige Variable. Dennoch lässt sich zumindest mittelbar auch auf erwartete Artenzahlen pro Gewichtsklasse und diversitätsabhängige Muster schließen (Marquet et al. 2004). Die Gleichgewichtsdichte einer Art sollte entsprechend

$$N_{\text{Gleichg}} \propto R(W) N_0 W^{-3/4} e^{E_a/RT}$$

und der Stoffumsatz entsprechend

$$M \propto W^{3/4} e^{-E_a/RT}$$

skalieren. Damit lässt sich die Gleichge-



Tab. 7.5.1: Artenzahl der Parasitoidgilden des Drakenberges in Abhängigkeit vom mittleren Gewicht (log-transformierte Gewichte). Das offene Quadrat kennzeichnet die Parasitoide von Ektophytophagen, eine sehr heterogene Sammelgruppe. Unter Ausschluss dieser Gilde ergibt sich eine hochsignifikante Regression ( $p < 0,01$ ).

wichtsdichte ausdrücken als

$$N_{\text{Gleichg}} \propto \frac{R(W)}{M}$$

Bei konstantem Ressourcenangebot sollten also Arten mit geringerem Stoffumsatz höhere Dichten erreichen (Marquet et al. 2004). Dies gilt auch für Gemeinschaften innerhalb von Gewichtsklassen. Für Gemeinschaften gilt jedoch auch im Allgemeinen eine Individuen - Artenzahlrelation der Form  $S \propto N^z$ . Damit sollte die Beziehung zwischen Artenzahl und Stoffumsatz folgender Funktion gehorchen

$$S \propto R(W) M^{-1/z} \equiv R(W) W^{\frac{-3}{4z}}$$

Eine ähnliche Beziehung wurde bereits von Wright (1983) und Currie (1991) und Currie und Fritz (1993) postuliert.

Für unsere Hymenopteren bedeutet diese Hypothese, dass bei konstantem Ressourcenangebot Gilden kleinerer Arten eine höhere Diversität aufweisen sollten. Dies war tatsächlich der Fall (Abb. 7.5.1). Die Gilden kleinerer Arten, wie die Eiparasitoide, die Parasitoide von Säftesaugern oder von Minierern waren diverser als die der Mycetophagen, Räuber oder der verborge-

nen Ektophytophagen. Eine Ausnahme bildet die Sammelgruppe der Parasitoide von Ektophytophagen, wobei diese keiner spezifischeren Fraßgilde zugeordnet werden konnten. Die Gilde beinhaltet Arten sehr unterschiedlicher Körpergröße und weicht deutlich vom allgemeinen Muster ab.

Die Abb. 7.5.1 mag überraschen, da doch gewöhnlich Artenzahlen - Körpergrößenverteilungen angenähert normalverteilt sind, wie im nächsten Kapitel beschrieben. Der Punkt ist, dass die obigen Gleichungen eine einheitliche Ressource annehmen, die für die einzelnen Gewichtsklassen als annähernd konstant angesehen wird. Dies mag für

einzelnen Parasitoidgilden in etwa gelten. Trotzdem erstaunt es, dass trotz der sehr groben Annäherung an die Voraussetzungen des Modells, sich ein Ergebnis entsprechend der metabolischen Theorie ergibt.

Allerdings müsste ein echter Test deutlich besser umrissene Gilden benutzen. Dies erscheint bei Hymenopteren aufgrund der geringen Kenntnisse über die Wirtskreise der einzelnen Arten schwer möglich. Nichtsdestoweniger gibt das grobe Ergebnis von Abb. 7.5.1 Anlass, genauere Tests der Artenzahl - Stoffumsatz Beziehung zu unternehmen. Solche Test fehlen bisher (Marquet et al. 2004).

## 8. Evolutive Aspekte der Körpergröße

### 8.1. Zur Einführung

In den vorigen Kapiteln diente die Körpergröße, genauer das Gewicht, als Basisvariable für eine Reihe ökologischer Verteilungen. Nun wollen wir die Größe, genauer ihre Verteilung innerhalb der Gemeinschaften der Hautflügler des Drakenberges untersuchen.

Solche Untersuchungen über die Körpergrößenverteilungen in Tier- und auch in Pflanzengemeinschaften haben eine lange Tradition in der Ökologie (Peters 1983, Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1984, Gotelli and Graves 1996). Die Körpergröße diente als Maß der Ressourcennutzung (Holling 1992) oder als Äquivalent der ökologischen Nische (Hutchinson 1959) und wurde benutzt, um Konkurrenzbeziehungen (Brown und Nicoletto 1991), Nahrungsnetze (Cohen et al. 2003), evolutionäre Trends (Orme et al. 2002, Smith et al. 2004), Dispersion (Etienne und Olf 2004) und vor allem Artenbildung und Extinktion zu studieren (Dial und Marzluff 1988, Maurer et al. 1992, Allen et al. 1999, Knouft und Page 2003).

Unser gegenwärtiges Wissen über Körpergrößenverteilungen in ökologischen Gemeinschaften basiert haupt-

sächlich auf Untersuchungen an Wirbeltieren (Peters 1983, Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1984, Brown 1995, Kozłowski und Gawelczyk 2002, Smith et al. 2002) und pelagischen Größenverteilungen (Havlicek und Carpenter 2001). Dagegen ist über Verteilungen bei lokalen und regionalen Gemeinschaften von Nichtwirbeltieren erstaunlich wenig bekannt. Dies gilt sowohl für tropische (Schoener und Janzen 1968, Basset und Kitching 1991, Agosta und Janzen 2005) als auch für gemäßigte Habitate (Gunnarsson 1990, Novotny und Kindlman 1996).

Darüber hinaus betreffen von den mehr als 300 publizierten Größenverteilungen (Loder 1997) beinahe alle lokale Verteilungen. Vergleiche von lokalen und regionalen Verteilungen fehlen dagegen fast ganz (Fenchel 1993, Novotny und Kindlman 1996, Poulin und Morand 1997). Eine Ausnahme bildet die fast unbekannt und in russisch geschriebene Arbeit von Chislenko (1981), der regionale Verteilungen fast aller Insektenordnungen für die ihm zugänglichen Arten berechnete. Die einzige regionale Analyse der Größenverteilung

bei Hautflüglern publizierten Gomez und Espadaler (2000) und Espadaler und Gomez (2002).

Aufgrund dieses Mangels an Daten sollen im Folgenden die Größenverteilungen der Hymenopteren des Drakenberges eingehend analysiert und mit einer regionalen Verteilung verglichen werden. Die letztere bildet die Verteilung der europäischen Hymenopteren, die ich innerhalb des bereits bei der Behandlung der Artenzahlen des Drakenberges genannten Datenbankprojektes (Ulrich in Vorb.) zusammengetragen habe. In dieser Datenbank sind Körpergrößen (Längen) von insgesamt 12601 Arten enthalten, die somit einen einigermaßen repräsentativen Querschnitt der europäischen Hautflügler darstellen.

Aufgrund der bisherigen Studien lassen sich fünf Hypothesen über Körpergrößenverteilungen machen:

Erstens sollte die Verteilung von Artenzahl - log Gewicht (Artenzahl - log Körperlänge) unimodal und mehr oder minder rechtsgedreht sein (Dial und Marzluff 1988, Brown 1995, Novotny und Kindlman 1996, Gaston und Blackburn 2000, Kozłowski und Gawelczyk 2002, Smith et al. 2004). Das heißt, es gibt viel mehr kleine als große Arten.

Zweitens ist zumindest bei Wirbeltiere die Schiefe dieser Verteilung von

der taxonomischen Stufe und auch von der geographischen Lage der betrachteten Gemeinschaft abhängig (Brown und Nicoletto 1991, Kozłowski und Gawelczyk 2002). So fanden etwa Bakker und Kelt (2000), dass bei Säugetieren die Verteilung der Körpergrößen in kleineren Arealen symmetrischer wird.

Drittens deuten alle Befunde darauf hin, dass Körpergrößenverteilungen unimodal sind und dass der Modus bei mittleren Größen liegt ((Dial und Marzluff 1988, Novotny und Kindlmann 1996, Kozłowski und Gawelczyk 2002, Smith et al. 2004). Es wurden dazu eine Reihe von Modellen entwickelt, die eine solche Unimodalität erklären sollen (McKinney 1990, Maurer et al. 1992, Brown et al. 1993, Kozłowski 1996, Kozłowski and Weiner 1997, Kozłowski and Gawelczyk 2002). Dagegen argumentieren Havlicek und Carpenter (2001) und Cumming und Havlicek (2002) für multimodale Verteilungen im Einklang mit Hollings (1992) „Texturhypothese“.

Unimodale Größenverteilungen widersprechen auf fraktaler Geometrie basierenden theoretischen Überlegungen, wonach die unteren Größenklassen die artenreichsten sein sollten (Morse et al. 1985, May 1978, 1986, Gaston und Blackburn 2000). Allerdings

fehlen wiederum von den meisten hyperdiversen Taxa wie den Nematoda, Acarina, Coleoptera, Diptera oder Hymenoptera entsprechende Daten und Neubeschreibungen betreffen überwiegend kleine Arten (May 1978, Gaston et al. 2001).

Letztens scheint die Körpergröße innerhalb einzelner Taxa relativ konstant zu sein (Smith et al. 2004). Das heißt, man kann mit Vorsicht von einer taxonspezifischen Körpergröße sprechen, wie dies bereits Haldane (1928)

für Säugetiere vermutete.

Wie bereits gesagt ist über lokale und regionale Verteilungen von Körpergrößen bei Hymenopteren sehr wenig bekannt. Nur Espadaler und Gomez (2002) und Chislenko (1981) berechneten Arten - Gewichtsverteilungen und fanden keine ausgeprägte Schiefe, wie sie fast durchweg in Studien über Wirbeltiere berichtet wurden und auf dieser Basis als charakteristisch für Tiergemeinschaften angenommen werden (Kozłowski und Gawelczyk 2002).

## 8.2. Arten - Gewichtsverteilungen

Arten-Gewichtsverteilungen (kurz AGV) spielen in der Diskussion über die Richtung der Evolution hinsichtlich von Ressourcennutzung und Einnischung eine zentrale Rolle (Brown 1995, Gaston und Blackburn 2000, Kozłowski und Gawelczyk 2002, Smith et al. 2004). Traditionell werden sie mittels Histogrammen dargestellt, bei denen die Zahl der Arten als Funktion der Größenklasse gezeigt wird. Histogramme jedoch haben den Nachteil, das die Wahl der Klassengröße und die Behandlung von Arten auf Klassengrenzen das Er-

gebnis stark beeinflussen können. Deshalb werden AGVs in neuerer Zeit häufig mittels des stetigen Äquivalents der diskreten Histogrammverteilung, der Kerneldichte dargestellt (Havlicek und Carpenter 2001 und Cumming und Havlicek 2002). Ich habe für die nachfolgenden Analysen einen normalverteilten Schätzer der Kerneldichte  $f_h$  eines Taxons mit S Arten benutzt

$$f_h(\mu) = \frac{1}{Sh\sqrt{2\pi}} \sum_{i=1}^S \text{Exp} \left( -\frac{1}{2} \left( \frac{x_i - \mu}{h} \right)^2 \right)$$

Tab. 8.2.1: Artenzahlen, Gewichtsspannen (ln-transformiert) und Kerneldichteschätzungen (Zahl der Modi, Gewicht beim Modus, Schiefe und Standardfehler der Schiefe) für Kerneldichten der einzelnen Parasitoidgilden und aller Hymenopteren.  
\*: signifikant von 0 verschieden bei  $p(t) < 0,01$ .

| Parasitoide von | S   | Ausgangsdaten        |                      |                      |         | Anzahl Modi | Kernel Dichten |         |                         |
|-----------------|-----|----------------------|----------------------|----------------------|---------|-------------|----------------|---------|-------------------------|
|                 |     | In Minimales Gewicht | In Maximales Gewicht | In Mittleres Gewicht | Varianz |             | Höchster Modus | Schiefe | Std, Fehler der Schiefe |
| Eiern           | 47  | -14,014              | -6,364               | -11,350              | 2,645   | 1           | -11,492        | 0,983*  | 0,357                   |
| Ektophytophagen | 42  | -10,269              | -4,129               | -6,707               | 1,967   | 1           | -6,704         | -0,295  | 0,378                   |
| Gallbildnern    | 35  | -12,232              | -9,400               | -10,553              | 0,385   | 1           | -10,582        | -0,318  | 0,414                   |
| Minie-          | 47  | -11,121              | -6,444               | -9,433               | 0,854   | 1           | -9,579         | 0,553   | 0,357                   |
| Mycetophagen    | 23  | -10,557              | -6,079               | -9,041               | 1,067   | 1           | -8,949         | 0,524   | 0,511                   |
| Parasitoiden    | 22  | -11,554              | -5,760               | -9,108               | 2,519   | 2           | -7,849         | 0,050   | 0,522                   |
| Prädatoren      | 25  | -10,129              | -6,337               | -8,290               | 0,876   | 2           | -8,711         | 0,006   | 0,490                   |
| Säftesaugern    | 29  | -12,063              | -7,726               | -10,211              | 1,569   | 1           | -10,488        | 0,208   | 0,455                   |
| Saprophagen     | 36  | -12,637              | -7,802               | -10,150              | 1,347   | 1           | -10,209        | 0,081   | 0,408                   |
| Alle            | 450 | -14,014              | -4,129               | -9,452               | 3,278   | 1           | -10,1683       | 0,340*  | 0,115                   |

Die Bandweite  $h$  war in allen Fällen mittelgroß entsprechend der Vorgabe von Silvermann (1986)

$$h \equiv 1.06S^{-0,2} \min(\sigma_x; range / 5, 36)$$

Die Schrittweite  $\mu$  war in allen Fällen  $h / 5$ .  $S$  bezieht sich auf die Zahl der Arten.

Anhand dieser Analyse ergab sich, dass die AGV der Hymenopteren des Drakenberges unimodal war (Tab. 8.2.1 und Abb. 8.2.1) mit einer leichten positiven Schiefe ( $\gamma = 0,34 \pm 0,115$ ,  $p(t) = 0,003$ ).

Dieses Ergebnis kann mit den entsprechenden Kerneldichten der europäischen Hymenopteren (Abb. 8.2.2) verglichen werden, wie sie sich aus der bereits mehrfach erwähnten Datenbank für Europa ergeben (Ulrich in Vorb.). Die europäischen Hautflügler sind demnach deutlich zweigipfelig verteilt, was der groben Unterscheidung in die bei-

den artenreichen Unterordnungen Aculeata und Parasitica entspricht. Die Aculeata waren auf dem Drakenberg im Verhältnis zur Gesamtfaua deutlich unterrepräsentiert, womit sich die nur eingipfelige Verteilung erklärt. Darüber hinaus hat die Verteilung der europäischen Hymenopteren keine signifikante Schiefe ( $\gamma = -0,04$ , n.s.).

Zweitens liegt der untere Modus der europäischen Arten bei  $\ln W = -1,66$  ( $= 0,19$  mg), während der der Wiese bei  $-3,25$  ( $= 0,038$ mg) lag. Damit ist das Modusgewicht des Drakenberges fast 5 mal kleiner als das der europäischen Fauna. Dies bedeutet, dass es auf der Wiese eine selektive Artenauswahl kleinerer Arten gegeben hat. Dies sind vor allem Parasitoide von Minierern und Gallbildnern sowie Eiparasitoide.

Bei den einzelnen Parasitoidgilden

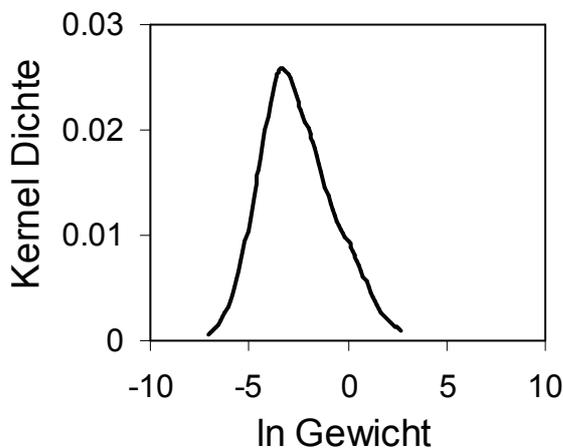


Abb. 8.2.1: Kerneldichten der Hymenopteren des Drakenberges. Gewicht in mg.

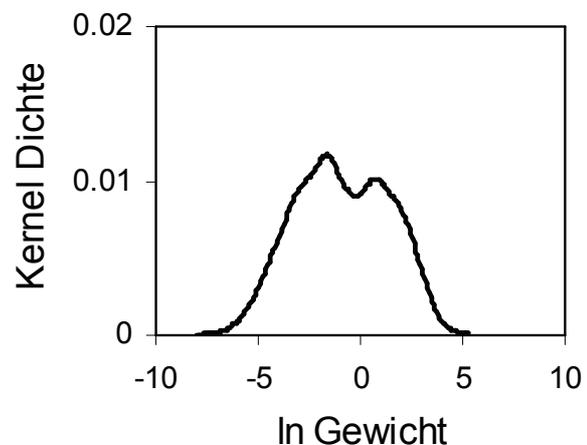


Abb. 8.2.2: Kerneldichten der europäischen Hymenopteren. Gewicht in mg.

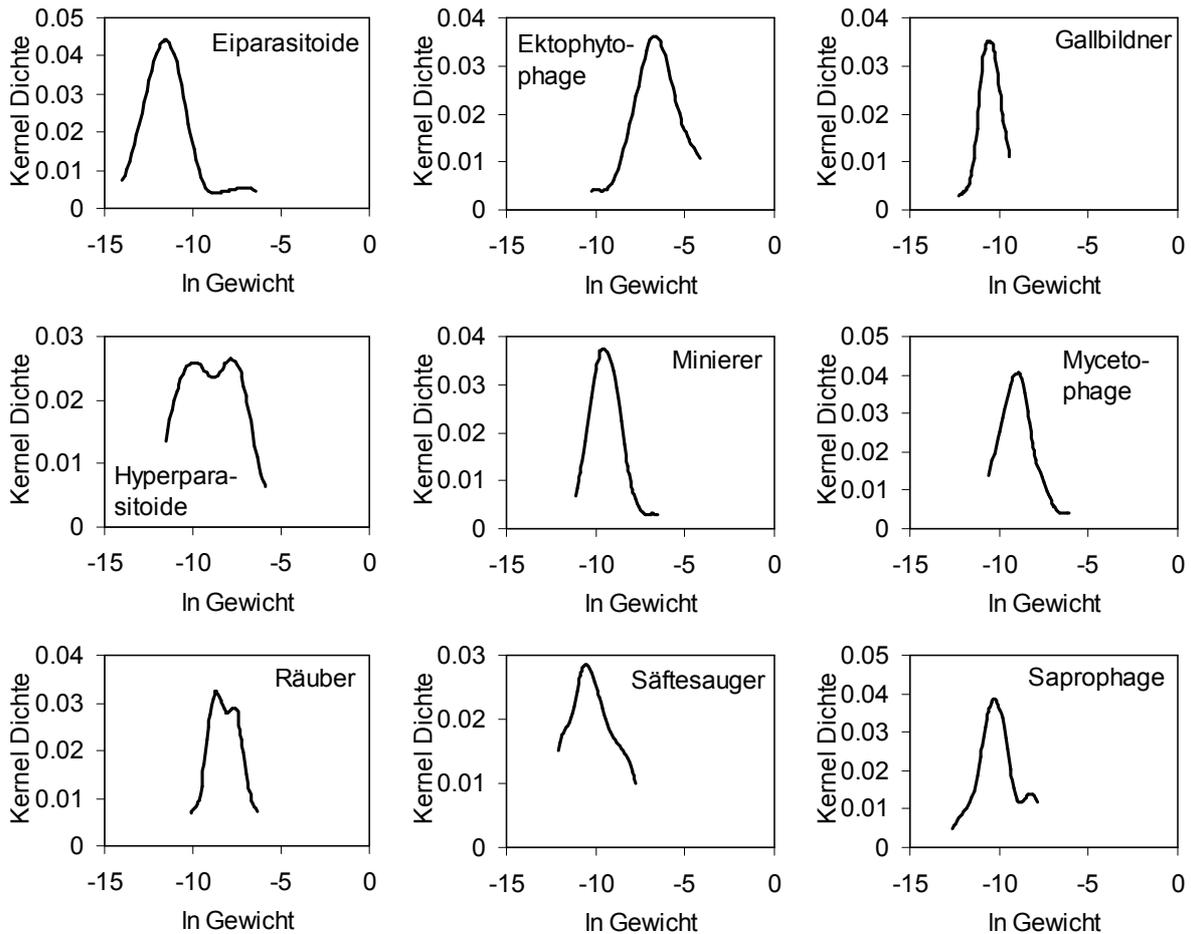


Abb. 8.2.3: Kerneldichten der einzelnen Parasitoidgilden des Drakenberges.

jedoch ergab sich ein uneinheitliches Bild (Tab. 8.2.1, Abb. 8.2.3). Es gab keinen deutlichen Trend zu rechtsgedrehten Verteilungen. Nur bei den Eiparasitoiden ergab sich eine signifikant positive Schiefe ( $\gamma = 0,98$ , ( $p(t) < 0,01$ )). Schiefe und Artenzahl waren nicht miteinander korreliert. Mit anderen Worten, artenreiche Gilden zeigten keinen signifikanten Trend zu einer positiveren Schiefe und damit zu einer Überzahl an kleinen Arten.

Analysen auf Gattungsebene (Abb. 8.2.4 und folgende, Daten in An-

hang D) für alle Gattungen mit mindestens 5 Arten, ergaben für keine der Gattungen der Drakenbergwiese eine signifikante Schiefe. Schiefewerte pendeln zufällig um den Nullpunkt.

Nach gängiger Meinung ist die AGV Schiefe abhängig vom taxonomischen Niveau. Höhere Niveaus sollten eine ausgeprägtere Schiefe und damit eine deutlichere Überzahl an kleinen Arten haben (Kozłowski und Gawelczyk 2002). Die Abb. 8.2.1, 8.2.3 und 8.2.4 scheinen dieser Hypothese zu folgen. Die mittlere Schiefe der Gattungen war

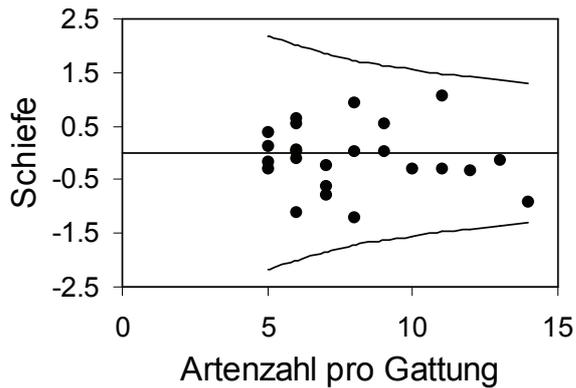


Abb. 8.2.4: AGV Schiefe der einzelnen Hymenopterengattungen mit mindestens 5 Arten in Abhängigkeit von der Artenzahl. Die durchgezogenen Linien geben die 95% Konfidenzintervalle der Schiefe an.

-0,08 (vergl. Anhang D), die der Gilden 0,20 und die aller Arten 0,34. Wiederum lässt sich ein solcher Trend nicht bei den europäischen Hautflüglern feststellen, wo die Schiefe sich als unabhängig vom taxonomischen Niveau erwies (Ulrich in Vorb.).

Als letztes habe ich untersucht, ob die Schiefe vom Gewicht selbst und von der Spannweite des Gewichts innerhalb

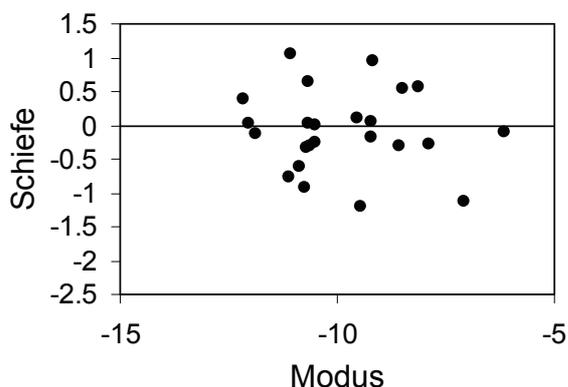


Abb. 8.2.5: AGV Schiefe der einzelnen Hymenopterengattungen mit mindestens 5 Arten in Abhängigkeit vom Modusgewicht.

einer Gattung abhängt (Abb. 8.2.5 und 8.2.6). Solch eine Abhängigkeit sollte existieren, wenn die AGV von oberen oder unteren Grenzen der Körpergröße beeinflusst wird. Dies ist der Kerngedanke des Diffusionsmodells von McKinney (1990). Danach sollten rechtsgedrehte AGVs entstehen, wenn ein zufälliger Speziationsprozess nahe einer unteren Gewichtsgrenze abläuft. Bei einer oberen Grenze dagegen ergäbe sich eine Linksschiefe. Damit sollte die Schiefe auch eine Funktion der mittleren Körpergröße innerhalb eines Taxons sein. Bei den Hautflüglern eines Habitats spielen Artbildungen natürlich keine Rolle. Allerdings ist dieses Modell genauso anwendbar, wenn man statt Speziation eine Zufallsauswahl von Arten aus einem regionalen Pool betrachtet, wobei diese Auswahl wiederum mit oberen oder unteren Gewichtsgrenzen

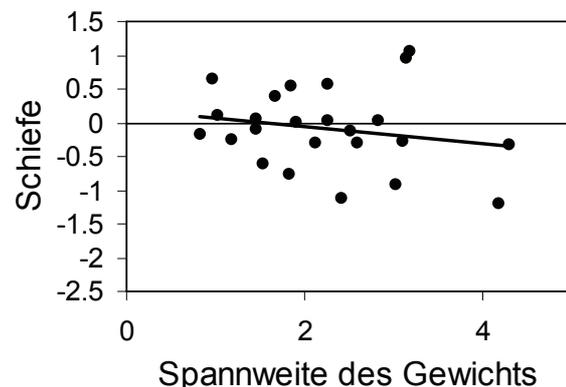


Abb. 8.2.6: AGV Schiefe der einzelnen Hymenopterengattungen mit mindestens 5 Arten in Abhängigkeit von der Gewichtsspanne innerhalb einer Gattung.

verbunden ist. Die Abb. 8.2.5 dagegen zeigt, dass Schiefe und Gewicht bei den Hymenopterengattungen der Wiese nicht korreliert waren.

Dagegen gab es eine leichte wenn auch statistisch nicht signifikante ( $p(t) > 0,1$ ) Korrelation mit der Spannweite des Gewichts ( $W_{\max} / W_{\min}$ ) (Abb. 8.2.6). Gattungen, die über einen weiteren Bereich an Gewichten spannen, hatten eine leichte Tendenz zu einer negativen Schiefe.

Dies führt zu der nächsten Frage, ob die Spannweite an Gewichten innerhalb einer Gattung mit der Artenzahl verknüpft ist? Wenn ein Taxon eine für sie charakteristische Körpergröße hat, sollten Spannweite und Artenzahl nur lose korreliert sein. Eine hohe Korrelation beider Variablen spräche eher für ein freies Ausdehnen im gesamten Größenraum. Eng damit verbunden sind die Beziehungen zwischen der Varianz der Körpergröße und deren Mittelwert. Einer charakteristischen Größe entspräche ein Poisson Prozess mit einer Varianz, die proportional zum Mittelwert wächst, einer freien Ausdehnung entspräche ein proportionaler Reskalierungsprozess entsprechend Taylors Potenzregel ( $\sigma^2 \propto \mu^2$ ). Die Abb. 8.2.7 zeigt, dass Artenzahl und Spannweite der Hymenopteren des Drakenberges

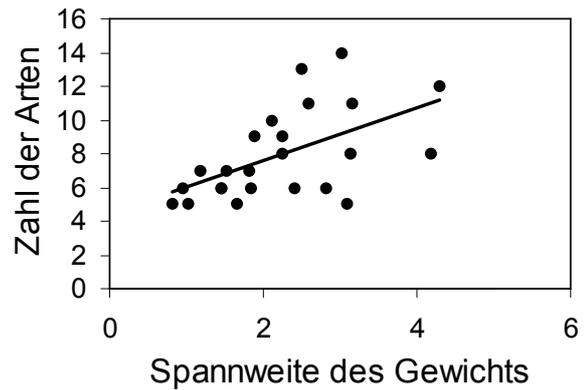


Abb. 8.2.7: Artenzahl der einzelnen Hymenopterengattungen mit mindestens 5 Arten in Abhängigkeit von der Gewichtsspanne innerhalb einer Gattung.

schwach, aber signifikant miteinander korrelierten ( $R^2 = 0,30$ ,  $p < 0,01$ ). Dagegen waren Varianz und Mittelwert unkorreliert ( $R^2 = 0,01$ ), was eher einem Poisson Prozess entspricht. Beide Muster widersprechen wiederum dem der gesamten europäischen Fauna. Dort fand ich eine deutliche Korrelation zwischen Varianz und Mittelwert entsprechend Taylors Potenzregel ( $\sigma^2 \propto \mu^{1,81}$ ) (Ulrich in Vorb.).

Auch dieser Befund spricht wiederum für eine selektive Auswahl an Arten auf der Wiese. Die Auswahl erfolgte in der Weise, dass die Bandbreite pro Gattung im Verhältnis zum mittleren Gewicht der Gattungen in etwa konstant war (ein Poisson Prozess). Eine solche Selektion kann zu einer geringeren Überlappung der Gewichte der einzelnen Gattungen und damit nach klassischer Theorie zu einer Konkurrenzver-

meidung führen. Dies geschieht allerdings nur, wenn auch die mittleren Gewichte der Gattungen bestimmte Regelmäßigkeiten aufweisen. Deshalb möchte ich im nächsten Kapitel noch die Gewichtsverteilungen innerhalb der Parasitoidgilden diskutieren.

Als letzter Punkt dieses Kapitels sei die Frage erörtert, ob die Zahl der Arten pro Taxon vom mittleren Körpergewicht dieses Taxons abhängt. Eine solche Abhängigkeit ist mehrfach vorgeschlagen worden (May 1978, 1986, Morse et al 1985). Für die europäischen Hautflügler konnte ich ein solches Muster eindeutig widerlegen. In keiner Familie waren die gewichtsmäßig kleinsten Gattungen am artenreichsten und die gewichtsmäßig größten Gattungen am artenärmsten. Die Artenzahl - Gewichtsverteilung wurde dagegen hochsignifikant durch eine quadratische Funktion beschrieben ( $p < 0,001$ ). Das heißt, in der europäischen Fauna sind

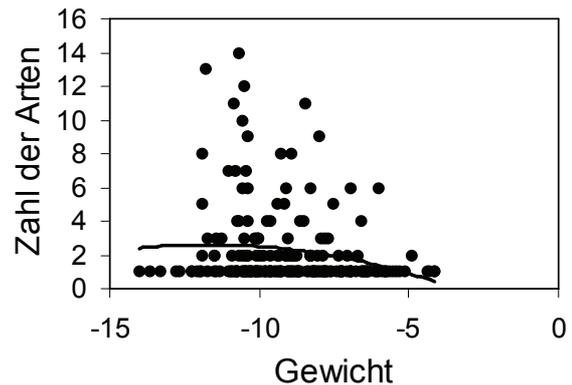


Abb. 8.2.8: Zahl der Arten der einzelnen Hymenopterengattungen in Abhängigkeit vom mittleren Gewicht innerhalb einer Gattung. Die eingezeichnete Regression entspricht einer quadratischen Funktion dessen quadratischer Term nicht signifikant ist ( $p > 0,1$ ).

gewichtsmäßig mittelgroße Gattungen am artenreichsten.

Auf dem Drakenberg ergaben sich jedoch keine so eindeutigen Beziehungen, was zum Teil sicherlich an der viel geringeren Zahl an Gattungen (204) lag (Abb. 8.2.8). Es ergab sich keine Regression (weder logarithmisch noch quadratisch) zwischen Artenzahl und mittlerem Gewicht.

### 8.3. Zur Konstanz des Gewichts innerhalb eines Taxons

Bei Wirbeltieren vermuteten zuletzt Smith et al. (2004) in einer umfangreichen Studie, dass niedere Taxa wie Gattungen eine spezifische Körpergröße haben. Dies ist eine relativ alte Idee, die schon 1928 von Haldane formuliert wurde. Bei Nichtwirbeltieren gibt es in dieser Hinsicht bisher keine Untersuchungen. Deshalb möchte ich im Folgenden die Körpergrößen der einzelnen Gattungen näher betrachten.

Smith et al. (2004) berechneten die Korrelation aller paarweisen Arten-

kombinationen innerhalb einer Gattung und benutzen den sich ergebenden Korrelationskoeffizienten  $r$  als Maß der Erbllichkeit (Heritabilität) der Körpergröße. Im Folgenden verwende ich anstatt des Korrelationskoeffizienten die Varianzaufklärung  $R^2$  als Maß der Erbllichkeit der Körpergröße innerhalb einer Gattung.

Eine entsprechende Berechnung für die Hymenopteren des Drakenberges ergab zunächst einmal zwei mehr oder weniger scharf begrenzte Zentren

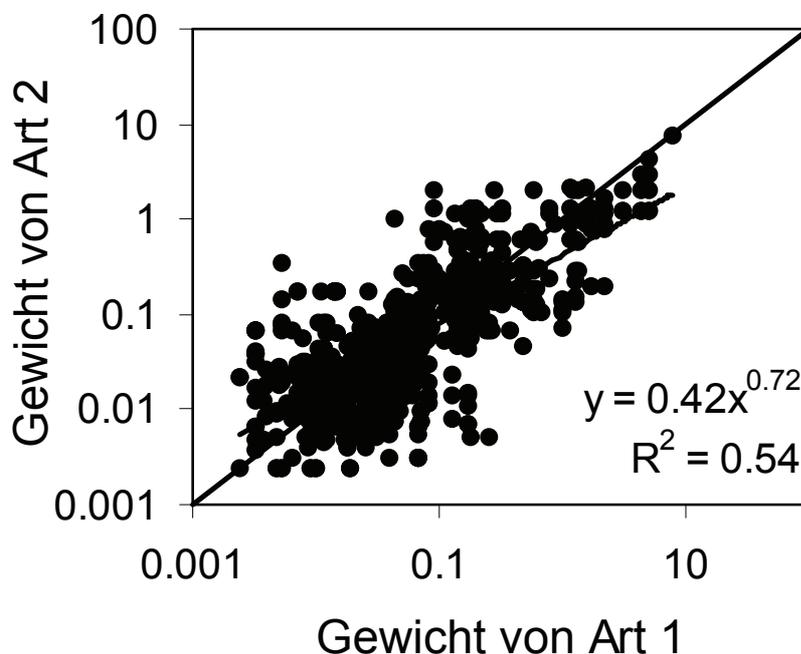


Abb. 8.3.1: Regression paarweiser Vergleiche der Arten innerhalb einer Gattung. Einbezogen wurden alle Gattungen mit mindestens zwei Arten. Bei Gattungen mit mehr als 10 Arten wurden 20% der möglichen Zufallskombinationen  $(S(S-1)/2)$  zufällig ausgewählt. Gewicht in mg. Die fette durchgezogene Linie zeigt die theoretische 1:1 Beziehung.

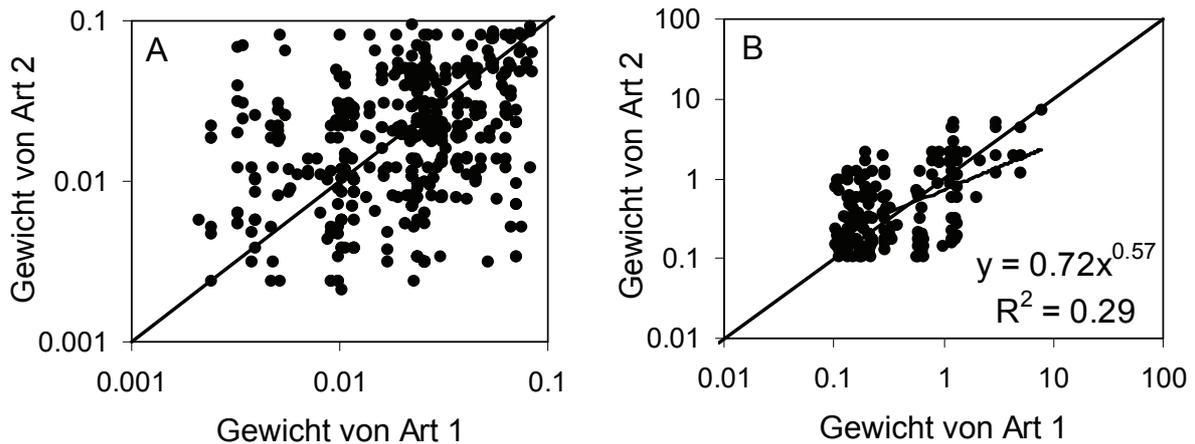


Abb. 8.3.2: Regression paarweiser Vergleiche der Arten innerhalb einer Gattung mit mindestens zwei Arten. A: Arten mit weniger, B: Arten mit mehr als 0,1 mg Gewicht. Bei Gattungen mit mehr als 10 Arten wurden 20% der möglichen Zufallskombinationen  $(S(S-1)/2)$  zufällig ausgewählt. Gewicht in mg. Die fette durchgezogene Linie zeigt die theoretische 1 : 1 Beziehung.

des Gewichts der Arten (Abb. 8.3.1). Ein Zentrum liegt zwischen 0,01 und 0,1 mg, das andere bei 0,1 bis knapp unter 1 mg. Diese beiden Zentren entsprechen in etwa den Körpergrößen der Aculeata s. l. (Aculeata s. str. + Ichneumonoidea) und den übrigen Parasitica.

Zweitens ergibt sich zwar eine signifikante Korrelation, die jedoch nur 54% der Gesamtvarianz aufklärt. Zum Vergleich Smith et al. (2004) fanden bei Säugetieren eine Erbllichkeit der Körpergröße von 92%. Bei den europäischen Hymenopteren ergab sich eine etwas geringere Erbllichkeit von 83%.

Betrachtet wir die Arten unter und über 0,1 mg Gewicht separat ergibt sich ein noch anderes Bild (Abb. 8.3.2). Bei den kleineren Arten verschwindet die Korrelation weitgehend ( $R^2 = 0,11$ ), ob-

wohl sie statistisch immer noch (durch die hohe Zahl an Datenpunkten) hochsignifikant ist ( $p < 0,0001$ ). Bei den größeren Arten ist die Heritabilität höher ( $R^2 = 0,29$ ), jedoch immer noch deutlich niedriger als bei Abb 8.3.1. Beide Befunde widersprechen den Ergebnissen von Smith et al. (2004) an Säugern und auch den eigenen Befunden (Ulrich in Vorb.) an den europäischen Hymenopteren, wo auch bei einzelnen Größenklassen, die jeweils nur eine dekadische Größenordnung umfassten, jeweils Varianzaufklärungen von über 40% ermittelt wurden.

Dieses Ergebnis ist wiederum ein Zeichen dafür, dass in dem lokalen Habitat eine gewisse Artenselektion stattgefunden hat. Bei einer Zufallsauswahl aus dem europäischen oder auch dem

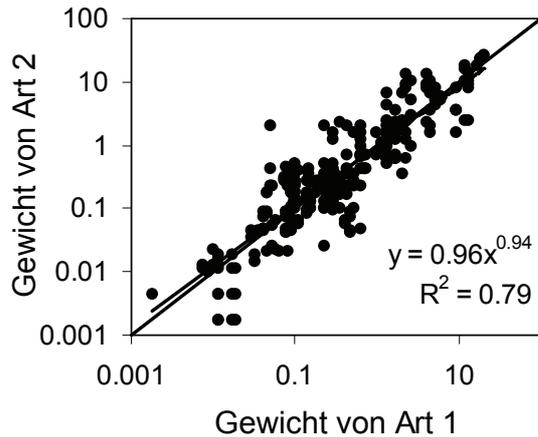


Abb. 8.3.3: Regression paarweiser Vergleiche der Arten innerhalb einer Gattung mit mindestens zwei Arten aus einer Zufallsauswahl von 455 Arten aus dem europäischen Artenpool. Bei Gattungen mit mehr als 10 Arten wurden 20% der möglichen Zufallskombinationen  $(S(S-1)/2)$  zufällig ausgewählt. Gewicht in mg. Die fette durchgezogene Linie zeigt die theoretische 1:1 Beziehung.

regionalen Artenpool, sollten die sich ergebenden Varianzaufklärungen deutlich höher sein und sich innerhalb der einzelnen Größenklassen nicht wesentlich unterscheiden. Um diese Hypothese zu testen, habe ich 455 Arten (entsprechend der Artenzahl in den obi-

Tab. 8.3.1: Aufgeklärte Varianz (Heritabilität) paarweiser Vergleiche der Arten innerhalb einer Gattung mit mindestens zwei Arten des Drakenbergs und aus einer Zufallsauswahl von 455 Arten aus dem europäischen Artenpool gruppiert nach der Wirtsgilde. Die Ei- und Hyperparasitoide fehlen in dieser Darstellung, da sie in der europäischen Datenbank nur innerhalb des Parasitoidtypus kategorisiert werden.

| Taxon          | Draken- | Zufalls- |
|----------------|---------|----------|
|                | berg    | gilde    |
|                | $R^2$   | $R^2$    |
| Minierer       | 0.001   | 0.328    |
| Gallbildner    | 0.001   | 0.005    |
| Ektophytophage | 0.278   | 0.862    |
| Säftesauger    | 0.964   | 0.988    |
| Saprophage     | 0.019   | 0.995    |
| Mycetophage    | 0.222   | 0.888    |
| Räuber         | 0.043   | 0.958    |
| Alle           | 0.543   | 0.790    |

gen Abbildungen) per Zufall aus dem europäischen Pool gelöst und die entstehenden Heritabilitätsmuster mit den vorgefundenen verglichen (Abb. 8.3.3).

Zunächst einmal ist die Gesamtheritabilität auf dem Drakenberg deutlich niedriger als per Zufall zu erwarten ( $R^2 = 0,79$  des Zufallsmodells zu  $R^2 = 0,54$  auf der Wiese). Zum anderen ist die Verteilung des Zufallsmodells über den gesamten Gewichtsbereich homogener als die des Drakenberges. Es fehlen die deutlichen Gewichtskluster, die die Hymenopteren des Drakenberges kennzeichnen.

Ein dritter wichtiger Punkt betrifft die Steigungen der Regressionsgeraden. Beim Zufallsmodell entspricht diese dem theoretisch zu erwartenden Wert von 1. Die lokalen Steigungen jedoch sind deutlich niedriger. Allerdings scheint dies wiederum durch die Wahl des Regressionskriteriums bedingt zu sein. Die entsprechenden RMA Stei-

gungen sind für den Drakenberg  $z_{RMA} = 0,72 / \sqrt{0,54} = 0,98$ . Für das Modell ergibt sich  $z_{RMA} = 0,94 / \sqrt{0,79} = 1,06$ . Beide Werte sind statistisch nicht von 1 verschieden.

Auch für die Größenklassen in Abb. 8.3.2 ergeben sich bei RMA Regressionen die theoretischen Steigungen:  $z_{W < 0,1} = 1,1$  und  $z_{W > 0,1} = 1,06$ . Dieses Beispiel zeigt einmal mehr, dass die Wahl der Regressionstechnik für die Interpretation des Ergebnisses entscheidend sein kann.

Insgesamt deutet die obige Analyse an, dass die Hymenopterenarten innerhalb der einzelnen Gattungen ein weiteres Größenspektrum einnehmen als dies entsprechend einer Zufallsauswahl an Arten aus dem europäischen

Artenpool zu erwarten wäre.

Damit ergibt sich die Frage nach gildenspezifischen Unterschieden in der Heritabilität. Dazu habe ich die Erblichkeitsmaße bei den einzelnen Parasitoidgilden mit denen der Zufallsauswahl aus dem europäischen Artenpool verglichen (Tab. 8.3.1). Es ergibt sich das überraschende Ergebnis, dass mit Ausnahme der Parasitoide von Säftesaugern und Gallbildnern bei allen Gilden die Heritabilitäten auf der Wiese sehr deutlich unter denen des Zufallsmodells lagen. Darüber hinaus waren auf der Wiese Artenzahl pro Gilde und Heritabilität nicht miteinander korreliert ( $p > 0,1$ ). Beides deutet sehr stark auf eine nichtzufällige Artenauswahl hinsichtlich der Körpergröße auf der Wiese hin.

## 8.4. Gleichmäßige oder zufällige Gewichtsverteilungen?

Die Diskussionen der vorangegangenen Kapiteln legte nahe, dass die Auswahl der Hymenopterenarten auf der Drakenbergwiese aus dem regionalen Artenpool nicht zufällig war. Dies bedeutet nicht notwendigerweise, dass biotische Interaktionen, wie Konkurrenz oder Räuber - Beutebeziehungen dafür verantwortlich waren. Auch aktuelle neutrale Modelle, wie das ökologische Drift Modell von Stephen Hubbell (1997, 2001, 2005) und Graham Bell (2000, 2001) scheinen in der Lage zu sein, solche nichtzufälligen Muster zu erzeugen (Ulrich 2004c, e).

Traditionellerweise wurden jedoch nichtzufällige Verteilungen von Körpergrößen als Anhaltspunkt für Konkurrenzeffekte gewertet. Damit sind solche Analysen eng mit solchen über das gemeinsame Vorkommen oder das gegenseitige Ausschließen von Arten ähnlicher Ressourcenansprüche verbunden (Diamond 1975, Diamond und Gilpin 1982, Gilpin und Diamond 1982, Connor und Simberloff 1979, 1983, Gotelli und Graves 1996, Gotelli 2000, 2001). Am bekanntesten ist sicherlich die Hypothese von Hutchinson (1959) und Hutchinson und MacArthur (1959), dass

die Körpergrößen koexistierender Arten sich um den Faktor 1,3 unterscheiden müssen, um die gegenseitige Konkurrenz auf ein tolerierbares Maß zu reduzieren. Inzwischen haben jedoch viele Arbeiten gezeigt, dass solche einfachen Regeln nicht existieren (Gotelli und Graves 1996). Die Verteilung der Körpergrößen der meisten untersuchten lokalen Gemeinschaften erwiesen sich als zufällig und folgten nicht Hutchinsons Regel.

Allerdings konnte Holling (1992) mittels ausgefeilter statistischer Methoden zeigen, dass die Verteilungen der Körpergrößen lokaler Gemeinschaften von Vögeln und Säugern in Nordamerika tatsächlich nicht zufällig war, sondern bestimmte regelmäßige Cluster aufwies. Auch Farlow und Pianka (2002) fanden nichtzufällige Größenverteilungen bei theropoden Dinosauriern und interpretierten dies als Effekt von Konkurrenzausschlussmechanismen. Die Diskussion um die Interpretation dieser Ergebnisse, wie so häufig bei komplizierter Statistik, dauert an (Manly 1995, Raffaelli et al. 2000, Havlicek und Carpenter 2001, Cumming und Havlicek 2002).

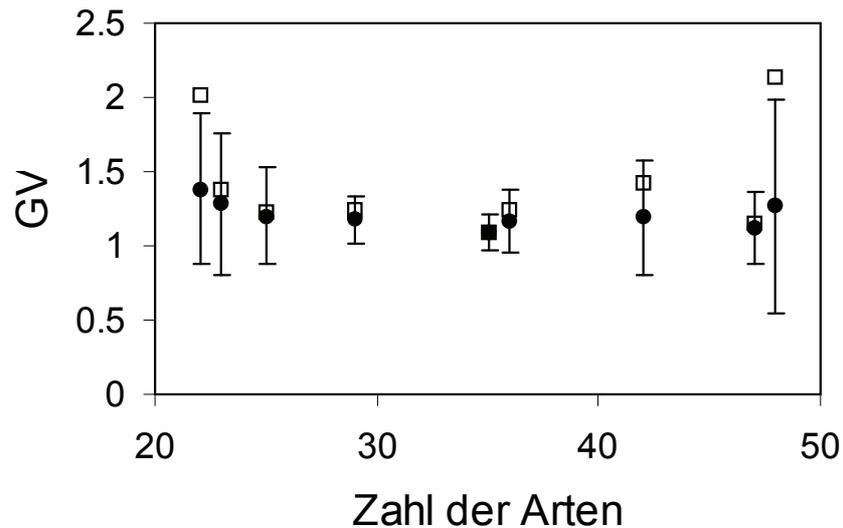


Abb. 8.4.1: Mittleres Größenverhältnis GV der Wirtsgilden der Parasitoide des Drakenberges in Abhängigkeit von der Artenzahl. Die Fehlerbalken zeigen eine Standardabweichung von GV. Die offenen Quadrate zeigen die mittleren erwarteten GV Werte anhand von 100 Gilden mit zufällig zugewiesenen Gewichten innerhalb des beobachteten Größenbereichs pro Gilde. Die entsprechenden Standardabweichungen wurden aufgrund der Lesbarkeit der Graphik nicht gezeigt. Keiner der Einzelvergleiche ist statistisch signifikant. Berechnung mittels des Programms *Structure* (Ulrich 2005b)

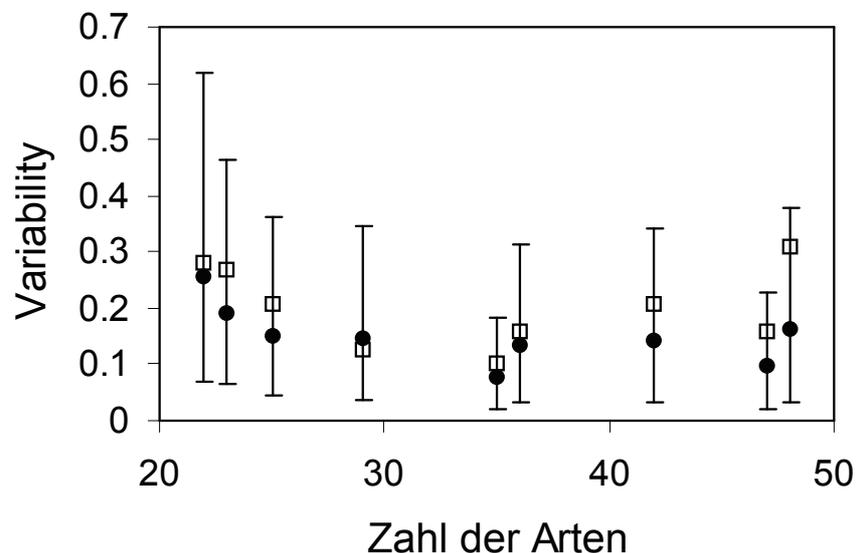


Abb. 8.4.2: Mittlere Variabilität (offene Quadrate) der Wirtsgilden der Parasitoide des Drakenberges in Abhängigkeit von der Artenzahl. Die Fehlerbalken zeigen obere und untere 95% Konfidenzintervalle des Nullmodells (schwarze Punkte). Diese wurden wiederum anhand von 100 Gilden mit zufällig zugewiesenen Gewichten innerhalb des beobachteten Größenbereichs pro Gilde berechnet. Keiner der Einzelvergleiche zwischen beobachteten und erwarteten Werten ist statistisch signifikant.

Körpergrößen können auf mehrere Arten nicht zufällig verteilt sein. Hutchinsons (1959) Hypothese besagt, dass das Verhältnis  $GV = W_{n+1} / W_n$  der aufsteigend geordneten Gewichte  $W$  einen konstanten Wert von 1,3 hat, um die Konkurrenz um gleichgroße Ressourcen zu minimieren. Strong et al. (1979) testeten diese Hypothese, indem sie Nullmodellgilden konstruierten, bei denen per Zufall die Gewichte entsprechend der beobachteten Artenzahl und der tatsächlichen Spanne an Gewichten zugeordnet wurden.

Abb. 8.4.1 zeigt die beobachteten GV Werte der einzelnen Parasitoidgilden des Drakenberges und die erwarteten Mittelwerte anhand von 100 solchen Nullmodellgilden (die benutzten Zufallszahlen waren immer linear). Diese und alle folgenden Berechnungen habe ich mit dem eigens geschriebenen Programm *Structure* (Ulrich 2005b) durchgeführt.

Es ergeben sich drei bemerkenswerte Ergebnisse. Erstens waren die tatsächlichen GV Werte in allen Fällen kleiner als die erwarteten. Die Arten waren also im Mittel enger beisammen als per Zufall zu erwarten. Insgesamt sollte sich per Zufall ein GV Wert von 1,4 ergeben. Der tatsächliche Wert lag bei  $1,19 \pm 0,32$  und ist signifikant ( $p(t) <$

$0,001$ ) niedriger als erwartet. Er weicht auch signifikant von Hutchinsons Wert ab ( $p(t) < 0,001$ ), was nicht auf eine Größenseparation nach klassischer Meinung schließen lässt.

Zweitens, einige der erwarteten Werte, etwa die für die Ei- und Hyperparasitoide ( $GV_{\text{erwartet}} > 2$ ), sind deutlich höher als die beobachteten. Hier zeigt sich ein Problem des Nullmodellansatzes. Einige wenige sehr große oder sehr kleine Arten haben einen überproportionalen Einfluss auf das Ergebnis und können das Nullmodell verfälschen. In unserem Fall aber hat der Ausschluss dieser Arten keinen Einfluss auf das allgemeine Ergebnis.

Drittens, die beobachteten GV Verhältnisse sind unabhängig von der Zahl der Arten pro Gilde. Sie liegen zwischen 1,1 und 1,4. Auch das Nullmodell zeigte eine Konstanz von GV und so lässt sich insgesamt aus den Simulationen weder auf ein minimales Größenverhältnis schließen noch auf einen spezifischen Wert von 1,3. Dieses Ergebnis entspricht damit dem vieler anderer Untersuchungen über Größenverhältnisse (Gotelli und Graves 1996).

Größenverhältnisse können auch auf andere Art nicht zufällig sein. Falls die Arten innerhalb der beobachteten Gewichtsspanne vollkommen gleichmä-

ßig verteilt wären, würde die Varianz der GV Werte Null sein. Bei einer starken Clusterung der Arten um verschiedene Gewichtszentren dagegen hätten wir eine hohe Varianz. Wiederum gibt ein Vergleich mit dem obigen Nullmodell Anhaltspunkte dafür, ob die beobachteten einzelnen GV Werte eine zu hohe oder zu niedrige Varianz haben als per Zufall zu erwarten wäre. Einen solchen Vergleich zeigt die Abb. 8.4.2. Fast alle beobachteten Standardabweichungen der einzelnen Parasitoidgilden waren größer als per Zufall zu erwarten. Allerdings hat das Nullmodell selbst eine hohe Variabilität. Da die Verteilung der Nullmodellvarianzen um den Mittelwert nicht normal war, zeigt die Abb. 8.4.2 anstatt der Standardabweichung die oberen und unteren 95% Konfidenzintervalle. Keine der beobachteten Varianzwerte liegt außerhalb dieser Intervalle, doch ist die Konstanz des Mus-

ters auffallend.

Deshalb habe ich zusätzlich noch die Größenverteilung aller Hymenopteren betrachtet, da die große Zahl an Arten eine Analyse von Clustern zulässt. Die beobachtete Standardabweichung der GV Werte aller Parasitoidarten betrug 0,04, 100 Nullmodelle ergaben dagegen  $0,02 \pm 0,009$ . Die tatsächliche Variabilität war damit signifikant höher als die erwartete. Hier spiegelt sich natürlich zum Teil die Gildenstruktur der Parasitoide wieder mit ihren spezifischen Körpergewichten.

Zuletzt habe ich noch untersucht, ob es Spitzen und Tiefs in der Arten - Gewichtsverteilung gibt, wie sie Holling (1992) für Vögel- und Säugetiergemeinschaften beschrieb und mit Konkurrenzeffekten interpretierte. Zur Analyse habe ich den log-transformierten Rahmen der Größenklassen in 120 Klassen eingeteilt und die Zahl der Arten pro Klas-

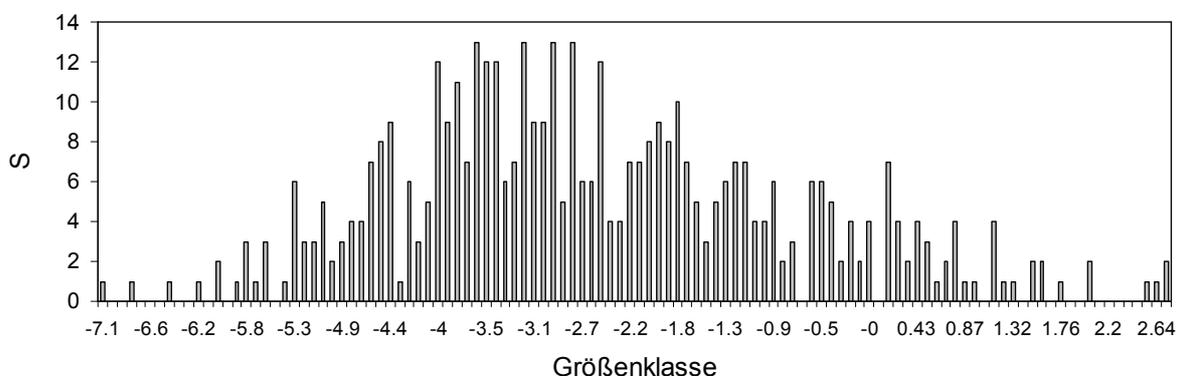


Abb. 8.4.3: Histogramm der Körpergrößen der Hymenopteren des Drakenberges. Für die Abb. wurden die logarithmisierten Gewichte der Arten in 120 Klassen eingeteilt.

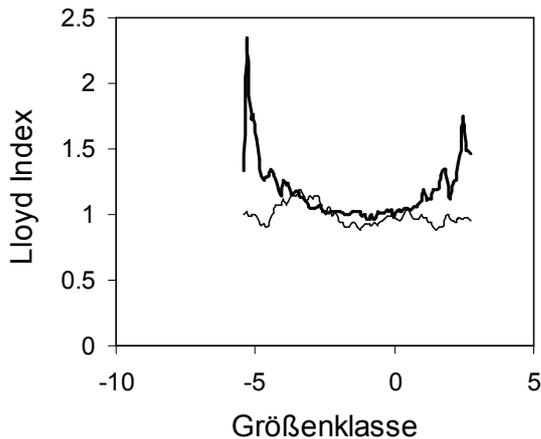


Abb. 8.4.4: Lloyd Indexwerte eines gleitenden Fensters von 20 Arten durch das Histogramm von Abb. 8.4.3 (fette Linie) und durch ein entsprechendes Histogramm eines Nullmodells, bei dem die Gewichtswerte zufällig innerhalb des beobachteten Rahmens zugeordnet wurden (dünne Linie). Die Zuordnung erfolgte entsprechend einer Normalverteilung der log transformierten Gewichte.

se bestimmt (Abb. 8.4.3). Zur Beantwortung der Frage, ob die Abfolge von Spitzen und Tiefs von einer Zufallserwartung abweicht, habe ich nun ein gleitendes Fenster von 20 Arten über dieses Histogramm gelegt und für jedes dieser Fenster das Varianz - Mittelwert Verhältnis in Form des bereits behandelten Aggregationsindex von Lloyd verwendet. Sollte es deutliche Spitzen und Tiefs geben, müsste dieser Index deutlich von 1 verschieden sein und bei regelmäßigen Abfolgen sollten sich auch Regelmäßigkeiten der Indexwerte ergeben. Zum Vergleich habe ich wiederum ein Nullmodell herangezogen und die

tatsächlichen Indexwerte mit denen verglichen, die anhand einer Zufallszuweisung von Gewichten entstehen (Abb. 8.4.4).

Wie erwartet, hatte das Zufallsmodell Indexwerte um 1. Die tatsächlichen Werte dagegen waren über die gesamte Spannweite an Größenklassen höher. Ihre Verteilung war U-förmig. Bei Körpergrößen unter  $e^{-5}$  mg = 0.006 mg und über  $e^1$  mg = 2.72 mg zeigten sich also deutliche Spitzen und Tiefs.

Gleichzeitig scheint die Abfolge dieser Spitzen und Tiefs gleichmäßiger zu sein als per Zufall zu erwarten. Die Varianz der Differenzen  $S_i - S_{i-1}$  war für beide Größenbereiche deutlich niedriger als die des Nullmodells ( $< 0,006$  mg:  $\sigma^2$  (Wiese) = 3,4;  $\sigma^2$  (Nullmodell) = 5,3;  $> 2,72$  mg:  $\sigma^2$  (Wiese) = 2,5;  $\sigma^2$  (Nullmodell) = 6,90).

In die obigen Berechnungen wurden alle Hymenopterenarten des Drakenberges eingeschlossen. Dies ist natürlich ein sehr grobes Analyseniveau. Gleiche Ressourcen und damit stärkere Konkurrenzeffekte sollten sich eher auf niedrigeren Ebenen ergeben. In der Abb. 8.4.5 habe ich deshalb die beobachteten Standardabweichungen der GV Werte aller Gattungen mit mehr als 3 Arten mit denen verglichen, die sich anhand zufälliger Gewichte innerhalb

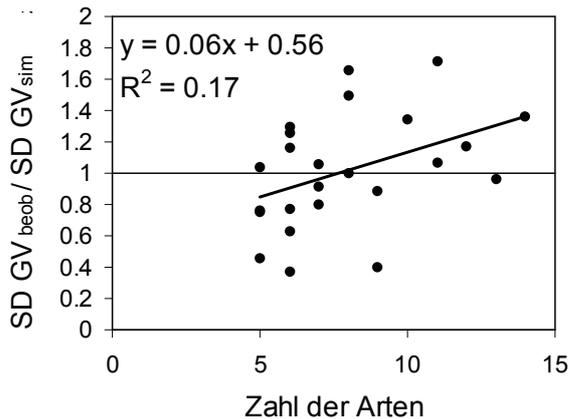


Abb. 8.4.5:  $SD\ GV_{obs} / SD\ GV_{sim}$  der Differenzen  $GV = W_i / W_{i-1}$  der im Text beschriebenen Statistik zur Aufdeckung nichtzufälliger Gewichtsverteilungen. Das Nullmodell benutzte normalverteilte Zufallszahlen zur Zuweisung der Gewichte. Die Datenpunkte geben alle Gattungen mit mindestens fünf Arten an.

der Gattungen ergeben. Da die Arten - Gewichtsverteilungen in der Regel Lognormalverteilungen folgten (siehe die vorhergehenden Kapitel) habe ich die simulierten Gewichte mittels einer normalverteilten Zufallvariablen und log transformierten Gewichten simuliert.

Im Mittel wichen die Simulationen nicht von den beobachteten Werten ab. Jedoch ergab sich eine interessante Korrelation zwischen  $SD\ GV_{obs} / SD\ GV_{sim}$  und der Zahl der Arten pro Gat-

tung. Während die Verteilung der Körpergewichte bei kleineren Gattungen mit weniger als 8 Arten gleichmäßiger war als per Zufall zu erwarten, erschienen artenreichere Gattungen eher geclustert. Eine Erklärung hierfür mag darin liegen, dass sich bei größeren Gattungen die Existenz von Untergattungen mit spezifischen Körpergrößen auswirkt. Es ist interessant, dass sich solche taxonomischen Effekte durch einfache Analysen von Verteilungen der Körpergrößen nachweisen lassen.

Insgesamt deuten meine Ergebnisse also tatsächlich auf eine wenn auch nur leicht nichtzufällige Artenzusammensetzung hin, die bei den unteren und oberen Größenklassen am ausgeprägtesten war. Allerdings bleibt unklar, ob dies eine Effekt gildenspezifischer Größeneffekte ist oder ob tatsächlich eine Selektion in Bezug auf die Körpergröße stattgefunden hat. Zur Beantwortung dieser Frage wären weitere Daten aus anderen Habitaten nötig, um eine vergleichende Analyse der Artenzusammensetzung vornehmen zu können.

## 9. Biomasse und Diversität

### 9.1 Einige theoretische Überlegungen

In den vorangegangenen Kapiteln haben wir uns mit solchen makroökologischen Verteilungen befasst, die auf der Körpergröße  $W$  beruhen. Das heißt, die Basisfunktion war in allen Fällen eine allometrische von der Form

$$Y = Y_0 W^z$$

Ein zweiter wichtiger Typ von Funktionen sind natürlich solche, die auf dem betrachteten Areal beruhen, also etwa die klassischen Arten - Arealkurven.

Ein dritte wichtige Klasse von Funktionen, die allerdings bisher weit weniger Aufmerksamkeit erhalten hat, sind solche, die auf der Diversität beru-

hen. Dies verwundert, wenn man die intensive Diskussion um die Bedeutung der Diversität für das Funktionieren von ökologischen Systemen betrachtet (Loreau et al. 2001, 2002, Hooper et al. 2005).

Am einfachsten misst man Diversität als Zahl der Arten  $S$ . Das heißt, wir betrachten Funktionen des Typs

$$Y = Y_0 S^z$$

Diese lassen sich folgendermaßen herleiten (Ulrich 2004b). Wir sahen, dass Dichte und Gewicht über eine allometrische Funktion mit negativem Exponenten verbunden sind. Die Arten - Gewichtsbeziehung dagegen war eine

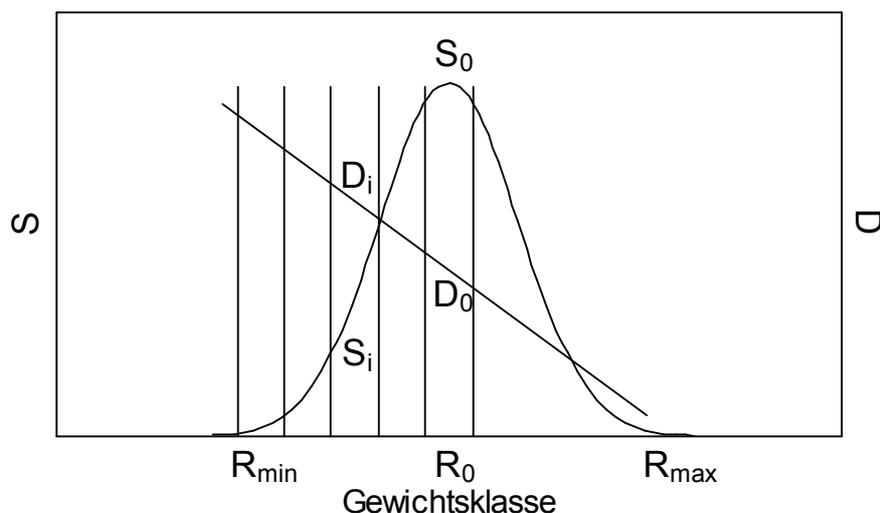


Abb. 9.1: Ein graphisches Modell zur Herleitung diversitätsbasierender makroökologischer Verteilungen. Erklärungen im Text.

Normalverteilung über logarithmische Gewichtsklassen. Damit sollte sich die Gesamtbiomasse der Arten einer Gewichtsklasse über eine Koppelung beider Funktionen schätzen lassen.

Teilen wird die Gewichtsachse in Klassen auf (Abb. 9.1), so sollte die Biomasse pro Klasse das Produkt aus Artenzahl  $S$ , mittlerer Dichte  $D$  und mittlerem Gewicht  $W$  sein.

$$B_i = S_i D_i W_i$$

Die Gesamtbiomasse pro Klasse entspricht der Summe aller einzelnen Biomassen der Klasse. Die gesamte Biomasse  $B$  einer Gemeinschaft ist wiederum die Summe aller einzelnen Klassenbiomassen  $B_i$ . Darüber hinaus ist die Artenzahl, und damit auch die Biomasse, natürlich abhängig vom Areal  $A$ . Lassen wir zunächst die Arten - Arealbeziehung außer Acht und betrachten

ein Standardareal und benutzen weiterhin  $\log_2$  Gewichtsklassen ( $W_i = W_{\min} 2^R$ ), ergibt sich

$$B_{unit} = W_{\min} \int_0^{R_{\max}} S(R) D(R) 2^R dR$$

wobei  $S(R)$  und  $D(R)$  die klassenspezifischen Abhängigkeiten von  $S$  und  $D$  bedeuten. Bei einer allometrischen Funktion  $D(R)$  und einer lognormalen  $S(R)$  ergibt sich

$$B_{unit} = c S_0 W_{\min} \int_0^{R_{\max}} e^{-a(R-R_0)^2} 2^{-vR} 2^R dR$$

Diese Funktion besagt also, dass es möglich sein sollte, die Gesamtbiomasse einer Gemeinschaft mittels der Parameter  $a$  der Arten - Gewichts- und  $v$  der Dichte - Gewichtsbeziehung zu schätzen. Den benötigten Wert von  $R_{\max}$  erhält man aus der Normalverteilung

$$\int e^{-a(R-R_0)^2} 2^{R(1-v)} dR$$

$$\frac{1}{2\sqrt{a}}$$

$$\left( e^{-aR_0^2 - \frac{-4a^2 R_0^2 - 4aR_0 \text{Log}[2] + 4aR_0 v \text{Log}[2] - \text{Log}[2]^2 + 2v \text{Log}[2]^2 - v^2 \text{Log}[2]^2}{4a}} \right.$$

$$\left. \sqrt{\pi} \text{Erf}\left[ \frac{2aR - 2aR_0 - \text{Log}[2] + v \text{Log}[2]}{2\sqrt{a}} \right] \right)$$

Abb. 9.2: Mathematica Lösung der obigen allgemeinen Beziehung zwischen  $B$ ,  $S$ ,  $D$ , und  $W$ .

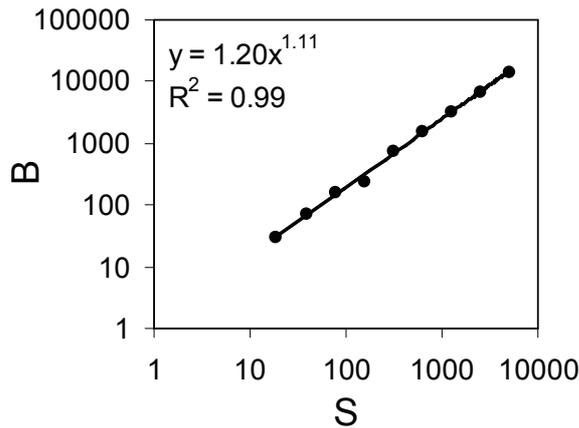


Abb. 9.3: Numerische Berechnung des Integrals in Abb. 9.2 und die sich ergebende Abhängigkeit zwischen Biomasse B und Artenzahl S für die Parameterwerte  $a = 0,2$  und  $v = -0,75$ .

$$R_{\max} = 2\sqrt{\frac{\ln S_0}{a}}$$

Das bedeutet, zur Schätzung benötigen wir die Modaloktave der Verteilung. Es muss also wenigstens die Hälfte der Gesamtartenzahl in unserer Probe vorhanden sein.

Weiterhin ergibt sich, dass  $R_{\max}$  und  $R_0$  eine Funktion von  $S_0$  und damit auch eine Funktion von S sind. Bei gegebenem a sind S und  $S_0$  direkt linear proportional.

Damit ergibt sich, dass B bei Para-

metern a und v, die über die gesamte Gemeinschaft konstant sind, eine Funktion der Diversität der Gemeinschaft sein sollte.

Leider gibt es für die obige Beziehung keine geschlossene analytische Lösung (Abb. 9.2), obwohl sich die Mathematica Lösung folgendermaßen vereinfachen lässt.

$$\int e^{-a(R-R_0)^2} 2^{-vR} 2^R dR = C_1 \operatorname{Erf}(\sqrt{a}R - C_2)$$

wobei Erf die Gaußsche Fehlerfunktion und damit sigmoid verteilt ist.

In einer neueren Arbeit (Ulrich

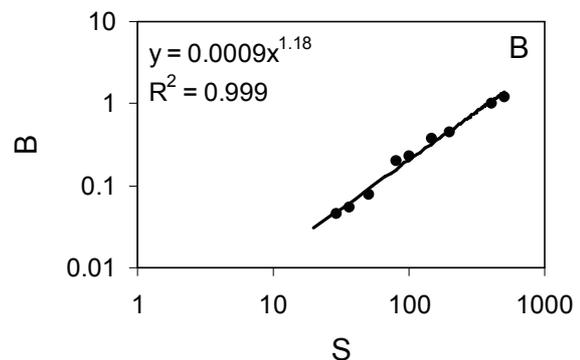
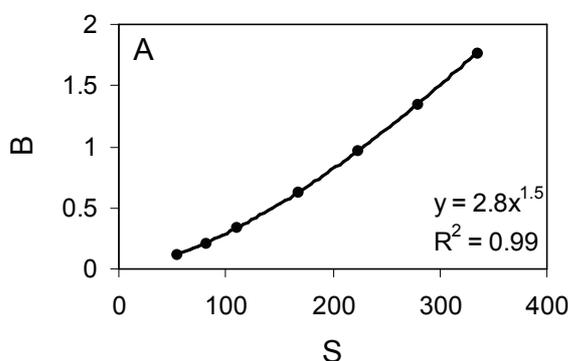


Abb. 9.4: Simulationen der Beziehung zwischen Biomasse B und Artenzahl S mittels einer einfachen Berechnung über Klassenmittelwerte (A) und mittels eines eher realistischen stochastischen Modells mit zufällig schwankenden Artenzahlen (berechnet mittels des Programm *PatchOccupancy*, Ulrich 2002a) für die Parameterwerte  $a = 0,1$  und  $v = -0,75$  (A) und  $a = 0,05$  und  $v = -0,75$  (B).

2004b) konnte ich zeigen, dass diese Funktion bei einer weiten Spanne von Parameterwerten sehr gut durch eine Potenzfunktion angenähert wird. Numerische Berechnungen des Integrals von Abb. 9.3 und zwei Simulationen, eine berechnet mittels einer einfacher Aufsummierung der Klassenmittelwerte von Abb. 9.1 und eine realistischere, die Dichten stochastisch aber im Einklang mit den obigen Prinzipien zuwies (vergl. Ulrich 2002a), zeigen die Abb. 9.3 und 9.4. Es ergaben sich in allen drei Fällen Potenzfunktionen.

Die Biomasse - Artenzahlbeziehung lautet demnach allgemein

$$B_{unit} \equiv B_{S=1} S^z$$

und bildet die Grundlage für eine neue Klasse von Beziehungen. Die Exponenten  $z$  liegen in Abhängigkeit von  $a$  und  $v$  zwischen 1 und 2. Für den Göttinger Wald konnte ich zeigen, dass  $z$  bei 1,31 liegt.

Dies ist ein wichtiges Ergebnis, besagt es doch, dass Biomasse und Artenzahl in wachsenden Proben aus einem Habitat oder beim Vergleich unterschiedlicher Habitate gleichen Arealen aber unterschiedlicher Diversität nicht linear miteinander verbunden sind. Die Gesamtbio­masse wächst schneller als die Zahl der Arten. Damit darf man auch nicht einfach extrapolieren: wenn 100

Arten 10 mg wiegen, so wiegen 500 Arten 50 mg. Sie würden bei einem Exponenten von 1,5 112 mg wiegen.

Die obige Beziehung bezieht sich auf ein Standardareal. Man kann sie nun mit der Arten - Areal ( $S \propto A^x$ ) und der Individuen - Areal ( $N \propto A^y$ ) Beziehung verknüpfen und erhält zwei weitere verallgemeinerte Beziehungen

$$B = B_{S=1; A=1} A^{xz}$$

und

$$B = B_{S=1; N=1} N^{\frac{xz}{y}}$$

Beide besagen, dass die Gesamtbio­masse einer Gemeinschaft allometrisch, also nichtlinear, mit dem Areal und der betrachteten Individuenzahl wächst. Da der Exponent  $x$  in lokalen Gemeinschaften in der Regel zwischen 0,3 und 0,6 liegt (Rosenzweig 1995; vergl. auch Abb. 2.2.1 mit  $x = 0,57$ ) sollte der Exponent  $xz$  der ersteren Beziehung Werte zwischen 0,3 und etwa 1 einnehmen.

Das heißt, dass die Gesamtbio­masse einer Gemeinschaft nicht konstant ist, sondern allometrisch mit dem Areal wachsen sollte. Es erscheint damit sehr schwierig, eine Basisbiomasse (etwa  $\text{mg m}^{-2}$ ) zu definieren. Dieser Wert würde mit der Probengröße wachsen.

Die Gesamtbiomasse eines Areal erhalten wir durch Multiplikation der Biomasse - Arealbeziehungen mit A

$$B_{total} = B_{S=1;A=1} A^{xz+1}$$

Die Gesamtbiomasse sollte also allometrisch mit dem Areal wachsen, und zwar mit einem Exponenten  $> 1$ . Wiederum erscheinen einfache Extrapolationen (wenn eine Gemeinschaft 10 mg pro  $m^{-2}$  hat, dann hat sie 100 mg auf  $10 m^{-2}$ ) falsch.

Die Exponenten von Individuen - Arealcurven wurden weit weniger untersucht als die entsprechenden Exponenten der Arten - Arealcurven (Connor et al. 2000, Nee and Cotgreave 2002, Ulrich 2004b). Meine eigenen Ergebnisse (Ulrich 2004b) aus dem Buchenwald deuten an, dass die Exponenten  $xz/y$  Werte zwischen 0,5 und 1 einnehmen. Die Hymenopteren des Buchenwaldes hatten einen empirisch bestimmte Exponenten von 0,72 (Ulrich 2004b). Das heißt, dass die Biomasse weniger als linear mit der Zahl der betrachteten Indi-

viduenzahl (der Probengröße) wachsen sollte.

Zum Abschluss dieser theoretischen Betrachtungen soll das obige Model noch mit den entsprechenden Vorhersagen der metabolischen Theorie verglichen werden (Kap. 6). Danach sollte die Biomasse innerhalb einer Gemeinschaft derselben trophischen Ebene allometrisch mit dem Körpergewicht mit einem Exponenten von 0,25 wachsen. Betrachten wir die obige Ausgangsformel dieses Kapitels und benutzen den Exponenten -0,75 für die Dichte - Gewichtsfunktion ergibt sich

$$B_i \propto S_i D_i W_i \propto S_i W_i W_i^{-\frac{3}{4}} \propto S_i W_i^{0.25}$$

Die Exponenten sind also identisch aber beide Modelle haben nur dann dieselbe Form, wenn die Zahl der Arten pro Gewichtsklasse konstant ist. Dies ist in der Regel natürlich nicht der Fall und so sind Abweichungen von der metabolischen Theorie in Proben aus

## 9.2 Biomasse und Diversität auf dem Drakenberg

Die Biomasse - Artenzahlbeziehung des vorherigen theoretischen Kapitels bezog sich auf unterschiedliche Proben aus einer lokalen Gemeinschaft. Solche Proben bilden auch die Eklektorfänge der Hymenopteren auf dem Drakenberg.

Ein einfacher Weg zur Ermittlung der Biomasse - Artenzahlbeziehung ist die Anwendung eines ‚bootstraps‘, also einer wiederholten Beprobung des gesamten Materials. Unter der Annahme, dass das gesamte Hymenopterenmaterial eine repräsentative Stichprobe der lokalen Gemeinschaft bildet, lassen sich über den ‚bootstrap‘ die Parameter der

Verteilung ermitteln und die Gesamtbiomasse der Hymenopteren der Wiese hochrechnen. Ein solches Vorgehen zeigt, dass die Biomasse - Artenzahlbeziehung tatsächlich wie von der Theorie gefordert einer Potenzfunktion folgt (Abb 9.2.1). Auch der Parameter  $z$  liegt, wie vorhergesagt, mit 1,44 zwischen 1 und 2. Die Gesamtbiomasse einer mittleren Art  $B_{S=1; A=1}$  pro  $m^2$  betrug 0,033 mg. Dieser Wert ist fast identisch mit dem durch die Regression in Abb. 9.1 vorhergesagten (0,03 mg).

Biomasse und Individuenzahl  $N$  dagegen erwiesen sich als linear proportional (9.2.2). Dass heißt, der Expo-

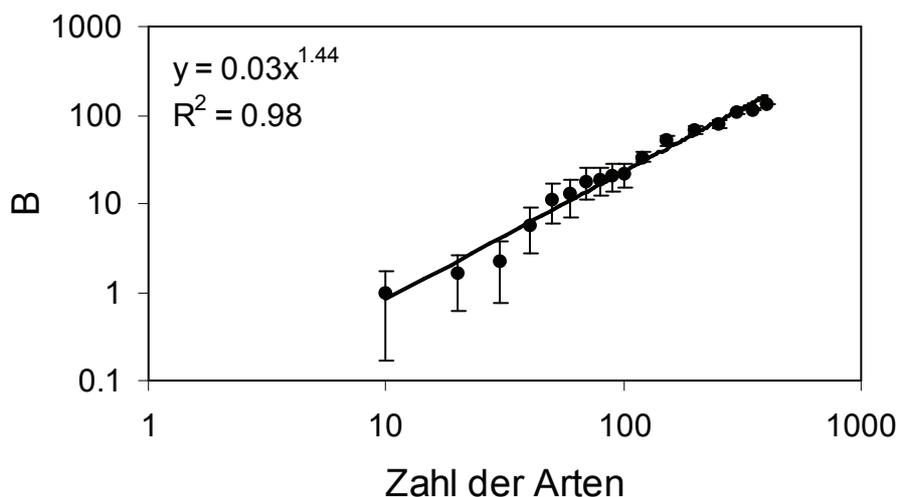


Abb. 9.2: Das Verhältnis von Biomasse und Probengröße (Zahl der Arten in der Probe) der Hautflügler der Drakenbergwiese. Die Fehlerbalken zeigen eine Standardabweichung der Biomasse ermittelt über 20 Wiederholungen der jeweiligen Probe.

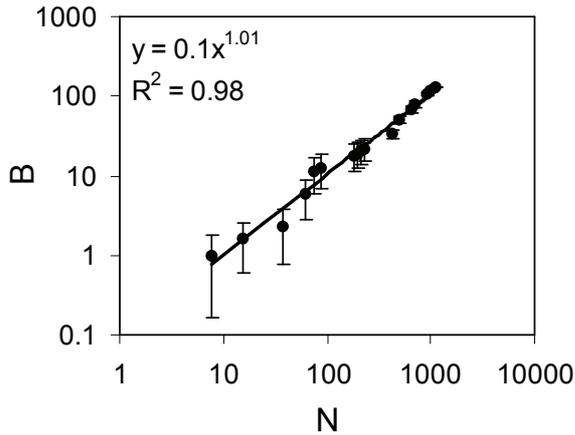


Abb. 9.2.2: Das Verhältnis von Biomasse und Probengröße (Zahl der Individuen in der Probe = Dichte) der Hautflügler der Drakenbergwiese. Die Fehlerbalken zeigen eine Standardabweichung der Biomasse ermittelt über 20 Wiederholungen der jeweiligen Probe.

Da  $z/y$  hatte einen Wert von 1. Da  $z = 1,44$  war, ergibt sich über die Biomasse - Artenzahl und Biomasse - Individuenbeziehung

$$\left. \begin{aligned} B &\propto S^{1.44} \\ B &\propto N \end{aligned} \right\} S \propto N^{\frac{1}{1.44}}$$

Die Abb. 9.2.3 bestätigt diese Vorhersage ( $1/1,44 = 0,69$ ). Die Zahl der Arten nimmt also allometrisch mit der Zahl der Individuen mit einem Exponenten von 0,69 zu.

Die Arten - Individuenbeziehung lässt sich auch anders ableiten.

$$\left. \begin{aligned} S &\propto A^x \\ N &\propto A^y \end{aligned} \right\} S \propto N^{\frac{x}{y}}$$

X war der Exponent der Arten - Arealbeziehung, y der der Individuen - Arealbeziehung. Da  $x/y = 0,69$  und  $x = 0,57$  (Abb. 2.2.1) ergibt sich  $y = 0,83$ .

Aus den obigen einfachen allometrischen Beziehungen lässt sich also zwanglos eine weitere wichtige Relation ableiten, die ich aufgrund der Probensituation nicht empirisch berechnen konnte. Sie besagt, dass die Zahl der Individuen nicht linear sondern wiederum allometrisch mit dem Probenareal wächst, wobei der Anstieg geringer ist als von der einfache Arealgröße her zu erwarten. Dieses auf den ersten Blick wenig intuitive Ergebnis stimmt jedoch gut mit der empirischen Relation im benachbarten Göttinger Wald ( $y = 0,72$ , Ulrich 2004b) überein. Dagegen nahmen fast alle klassischen Arbeiten eine lineare Beziehung zwischen N und A an (Preston, 1962; May, 1975; Gaston and Matter, 2002; Nee and Cotgreave, 2002) und begründeten dies mit einer Dichtekompensation (May 1975) aufgrund von Konkurrenz um eine begren-

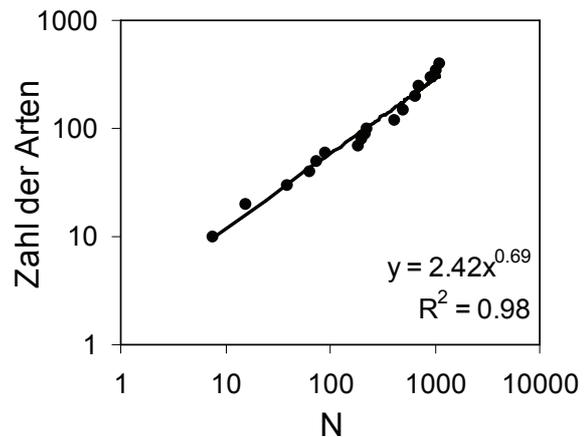


Abb. 9.2.3: Das Verhältnis von Schlupfdichte und Probengröße (Zahl der Arten in der Probe) der Hautflügler der Drakenbergwiese.

zende Ressource. Neuere, auf einzelne Populationen bezogene Arbeiten zur Individuen - Arealcurve (Bender et al. 1998, Connor et al. 2000) weisen jedoch stark auf eine nichtlineare Bezie-

hung zwischen der Zahl der Individuen und dem Areal hin, wobei die gefundenen Exponenten meist deutlich unter 1 lagen.

## 9. Epilog

Der vorliegende Band versuchte eine zusammenfassende Darstellung der Hymenopterengemeinschaft einer Wiese auf Kalkgestein, also eines offenen Habitates. Dabei lag das Schwergewicht nicht auf einer deskriptiven Darstellung der einzelnen Arten, ihrer Schlupfdichten und Biomassen. Stattdessen standen einerseits funktionale und makroökologische Gesichtspunkte und andererseits körpergrößenabhängige Verteilungen im Vordergrund.

Es liegt nun nahe, zum Abschluss ein Resumé zu ziehen und zu fragen, welche der in der einschlägigen Literatur postulierten Abhängigkeiten und ökologischen Muster die Gemeinschaften der Hautflügler des Drakenberges kennzeichnen und ob aktuelle makroökologische Theorien durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden.

Ein durchgängiges Schema neuerer ökologischer Theorien (Niklas 1994, Kozłowski und Weiner 1997, Brown und West 1999, Carlson und Doyle 2000, Gayon 2000, Hubbell 2001, Wu et al. 2002, Brown 2004, West und Brown 2005) ist, dass sie für Beziehungen zwischen grundlegenden ökologischen Variablen Potenzfunktionen vorhersagen.

Dieser Funktionstyp kennzeichnete auch die wichtigsten Beziehungen auf dem Drakenberg. Sowohl die Arten - Areal- als auch die Individuen - Arealbeziehungen folgen Potenzfunktionen. Potenzfunktionen waren auch die beste Beschreibungen der diversitätsabhängigen Relationen in Abschnitt 8 und der körpergrößenabhängige Verteilungen des 7. Abschnitts. Dagegen spielten andere einfache zweiparametrische Funktionen wie lineare, logarithmische oder exponentielle Funktionen nur eine untergeordnete Rolle. Einzig die Normalverteilung als Beschreibung additiver oder multiplikativer Prozesse hatte noch eine gewisse Bedeutung.

Ein Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit bestand in der metabolischen Theorie (Kapitel 7). Dabei zeigte es sich, dass sich zumindest in qualitativer Hinsicht die Hypothesen dieses Ansatzes bei einer lokale Gemeinschaft auf derselben trophischen Ebene (Parasitoide) und bei begrenztem Untersuchungszeitraum (2 Jahre) testen lassen. Auf quantitativer Ebene dagegen erwiesen sich die lokalen Besonderheiten, der „geringe“ Probenumfang und vor allem die offensichtlich zu geringe

Spannweite der Körpergröße als zu erhebliche Störgrößen, um wirkliche Tests der Theorie zuzulassen (Tilman et al. 2004). Nichtsdestoweniger scheint eine zentrale Hypothese der Theorie, die Energieäquivalenz, nicht erfüllt zu sein. Die Biomasse - Gewichtsbeziehung erwies sich als komplizierter als durch die Theorie gefordert.

Ein zweiter zentraler Punkt dieser Arbeit betraf die Frage, ob die Artenzusammensetzung der Hymenopterenfauna des Drakenberges zufällig war oder bestimmten Mustern folgte. Auch diese Frage ließ sich nicht eindeutig beantworten. Hinsichtlich der Artenzahlen und der Gildenzusammensetzungen scheint ein Zufallsmodell (vielleicht ein neutrales Modell) wohl eine gute Beschreibung zu ermöglichen. Dagegen ergaben sich bei der Analyse der Körpergrößen einige Hinweise auf nichtzufällige Verteilungen, die gängigen Theorien folgten (Stichwort: ‚assembly rules‘, Diamond 1975).

Beide obigen Punkte sind eng mit der Frage verknüpft, inwieweit sich makroökologische und evolutionsökologische Muster überhaupt auf lokale Gemeinschaften anwenden lassen? Es wird zunehmend klar, dass ökologische Theorien generell skaliert sind, das heißt, sie passen zu bestimmten räumli-

chen und zeitlichen Auflösungen und den mit ihnen assoziierten Diversitätsmustern (Crawley und Harral 2001, Chase und Leibold 2002, Gotelli 2002, Tilman et al. 2004, Harte et al. 2005). Dazu zeigte eine Analyse der Varianzaufklärung empirischer gewichtsabhängiger allometrischer Verteilungen durch Tilman et al. (2004), dass  $R^2$  eine Tendenz zu einem logistischen Anstieg hat. Bei Gemeinschaften mit weniger als vier Größenordnungen (dekadische Logarithmen) an Gewichtsdimensionen erwies sich der Erklärungswert makroökologischer Funktionen als relativ gering ( $R^2 < 0,5$ ). Gute Übereinstimmungen zwischen Theorie und Empirie ergaben sich jedoch schon bei mehr als 5 Größenordnungen. Die Hymenopteren in dieser Arbeit spannten genau über 4 solcher Größenordnungen und waren damit in der Mitte zwischen den beiden Werten. Diese Mittelstellung mag einige der ambivalenten Resultate der Kapitel 7 bis 9 erklären.

Darüber hinaus gibt es natürlich ein Spannungsfeld zwischen lokalen Effekten biotischer Interaktionen, aber auch den lokalen Eigenheiten auf der einen Seite und den postulierten makro- und evolutionsökologischen Verteilungen, die man eher über statistische Mittelwertbildungen verstehen muss. Je

kleiner wir die Skala unserer Betrachtung machen, desto stärker sollten biotische Interaktionen, wie Konkurrenz, Mutualismus oder lokale Nahrungsnetze unsere Ergebnisse beeinflussen. Wiederum darf man eine lokale aber extrem artenreiche Gemeinschaft wie die Hautflügler als auf einer mittleren Skala angesiedelt betrachten.

Ein Band wie der vorliegende muss auch mit einem Ausblick auf offene Fragen und künftige Forschungen schließen. Aufgrund ihres lokalen und regionalen Artenreichtums und der Vielfalt der Lebensformen können Hymenopteren sicherlich als eine Modellgruppe sowohl für lokale als auch für makroökologische Forschungen dienen (Ulrich 1988, 2001a). Die schwierige und zum Teil ungelöste Systematik ist dabei kein so großes Hindernis, wie es zunächst erscheinen mag. Für die allermeisten Fragestellungen reicht nämlich eine Artunterscheidung aus. Ein genaue Determination ist dagegen von eher untergeordneter Bedeutung. Eine solche Einstellung mag einer eher faunistischen ökologischen Tradition zuwiderlaufen, ermöglicht aber in vielen Fällen überhaupt erst eine Analyse und die Anwendung neuerer ökologischer Theorien.

Wir haben gesehen, dass viele

makroökologische Fragestellungen genauere Daten aus einer größeren Zahl an Lebensräumen benötigen. Um also Hautflüglergemeinschaften zur Überprüfung aktueller Theorien heranziehen zu können, bedarf es weiterer quantitativer Untersuchungen ganzer Gemeinschaften. Rein qualitative Artenlisten, wovon einige zur Verfügung stehen, sind dagegen in der Regel ungeeignet.

Vor allem ältere aber auch einige neuere Untersuchungen beschränkten sich auf die Gattungs- oder gar Familienebene. Dies erscheint für jede genauere vergleichende Analyse ein zu grobes Niveau. Die Untersuchung der Areal-, Gewichts- oder diversitätsbezogenen ökologischer Verteilungen sowie eine Abschätzung des Einflusses insbesondere der Parasitoiden auf ein gegebenes ökologisches System bedarf in aller Regel einer Analyse auf Artniveau.

Aus diesem Band und aus seinem Vorgänger, der sich mit den Hymenopteren des Göttinger Buchenwaldes beschäftigte, ergeben sich eine Reihe weiterer Fragen und ungelöster Probleme. Diese betreffen vor allem die Anwendung der dargestellten aktuellen Theorien.

Ökologische Theorien beziehen sich auf ökologische Gemeinschaften. Wie wir gesehen haben, bereitet jedoch

die Abgrenzung solcher Gemeinschaften erhebliche Schwierigkeiten. Viele Modelle über Gemeinschaftsstrukturen benutzen daher einen nur sehr vage definierten Begriff einer ökologischen Gemeinschaft, ein Fakt, der die Anwendung dieser Modelle und auch ihre Verifizierung oder Falsifizierung erheblich erschwert.

Damit ist ein erster Ansatz für weitere Forschungen umrissen. Wie lassen sich Gemeinschaften von Hymenopteren definieren und auf welche Typen von Gemeinschaften sind bestimmte Modelle und Theorien anwendbar? Lassen sich etwa Hymenopteren generell in Kern- und Satellitenarten unterteilen? Wie integriert man den zeitlichen und räumlichen Artenumsatz?

Um diese Fragen zu beantworten, bedarf es weiterer quantitativer Untersuchungen, die die zeitliche und räumliche Dynamik eines Habitates mit erfassen. Das heißt, der Untersuchungszeitraum sollte mindestens 10 Jahre umfassen und das Probenprogramm sollte skaliert aufgebaut sein, um die Artenzusammensetzung unterschiedlicher räumlicher Auflösungen zu ermitteln.

Aufgrund der dadurch erhaltenen Daten ergäbe sich die Möglichkeit, Dominanz - Rangordnungsmodelle oder körpergrößenabhängige Verteilungen

sowie vor allem auch neutrale Modelle bei verschiedenen räumlichen und zeitlichen Auflösungen zu testen.

Ein zweiter wichtiger Forschungsansatz betrifft die Notwendigkeit regionale Artenpools genauer zu definieren. In dieser Arbeit wurde mangels besserer Daten die gesamte europäische Fauna (soweit bekannt) zugrunde gelegt. Dies erwies sich erwartungsgemäß als zu grob, um genauere Aussagen über lokale und regionale Muster zu erlauben. Für die Symphyta und Aculeata s. str. existieren für die meisten europäischen Länder Verbreitungsatlassen oder zumindest genauere Artenlisten. Für fast alle Parasitica s. str. und die Ichneumonoidea sind die regionalen Verbreitungen dagegen unbekannt. Weitere systematisch-faunistische Forschungen sind daher zur Beantwortung ökologischer Fragestellungen notwendig.

Allerdings scheint das Ziel dieser Anstrengungen lohnend. Die Hautflügler erscheinen aufgrund ihrer morphologischen, biologischen und systematischen Diversität als eine Modellgruppe (Ulrich 2001a), anhand derer, wie der vorliegende Band zeigt, wichtige aktuelle ökologische Theorien überprüft werden können.

## 11. Literatur

- Abraham R. 1969. Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hymenoptera, Chalcidoidea) aus dem Grenzraum Land-Meer. Dissertation Kiel.
- Adler P. B., Laurenroth W. K. 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* 6: 749-756.
- Agosta S. J., Janzen D. H. 2005. Body size distributions of large Costa Rica dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *Oikos* 108: 183-193.
- Aitchison C. W. 1979. Winter-active subnivean invertebrates in southern Canada IV. Diptera and Hymenoptera. *Pedobiologia* 19: 176-182.
- Alekseev W. N. 1978. Ceraphronoidea .In: Tryapitsyn V.A. (Ed.). 1978. Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera. Fauna SSSR 120. Leningrad, pp. 664-691.
- Allen A. P., Brown J. H., Gillooly J. F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energy equivalence rule. *Science* 297: 1545-1548.
- Allen C. R., Forsy E. A., Holling C. S. 1999. Body mass patterns predict invasions and extinctions in transforming landscapes. *Ecosystems* 2: 114-121.
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9: 95-99.
- Askew R. R. 1980. The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls. *J. Anim. Ecol.* 49: 817-829.
- Askew R. R., Shaw M. R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. In: Waage J. K. , Greathead D. J. (Ed.) *Insect Parasitoids*. 13th Symp. R. Entomol. Soc. Lond., London, pp. 225-264.
- 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.
- Baarlen P. v., Sunderland K. D., Topping C. J. 1994. Egg-sac parasitism 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.
- Bakker V. J., Kelt D. A. 2000. Scale-dependent patterns in body size distributions of neotropical mammals. *Ecology* 81: 3530-3547.
- Basset Y., Kitching R. L. 1991. Species number, species abundance, and body length of arboreal arthropods associated with an Australian rainforest tree. *Ecol. Entomol.* 16: 391-402.
- Belgrano A., Allen A. P. , Enquist B. J., Gillooly J. F. 2002. Allometric scaling of maximum population density: a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants. *Ecology Letters* 5: 611-613.
- Bell G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *Am. Nat.* 155: 606-617.
- Bell G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293: 2413-2418.
- Bell G. 2002. Modeling macroscopic patterns in ecology, response to Enquist et al. *Science* 295: 1836-1837.
- 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.
- Berntson G. M., Stoll P. 1997. Correcting for finite spatial scales of self-similarity when calculating the fractal dimensions of real-world structures. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 1531-1537.
- Blackburn T. M., Gaston K. J. 2001. Linking patterns in macroecology. *J. Anim. Ecol.* 70: 338-352
- 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., Gaston K. J. (Ed.) 2003. *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bouček Z. 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). Cap International, Wallingford.
- Brose U, Brlow E. L., Jonsson T., Banasek-Richter C., Bersier F. L., Blanchard J L., Brey T., Carpenter S. R., Blandenier M.-F. C., Cohen J. E., Cushing L., Dawah H. A., Dell T., Edwards F., Harper-Smith S., Jacob U., Knapp R. A., Ledger M. E., Martinez N. D., Memmott J., Mintenbreck K., Pinnegar J. K., Rall B. C., Rayner T., Ruess L., Ulrich W., Warren P., Williams R. J., Woodward G. and Yodzis P. 2005. Empirical body sizes of consumers and their resources. *Ecology* 86: 2545-2546.
- Brose U., Martinez N. D., Williams, R. J. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84: 2364-2377.
- Brown J. H. 1995. *Macroecology*. Univ. Press, Chicago.
- Brown J. H. 2004. Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Brown J. H., Nicoletto P. F. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *Am. Nat.* 138: 1478-1512.
- Brown J. H., Marquet P. A., Taper M. L. 1993. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *Am. Nat.* 142: 573-584.
- Brown J. H., West G. B. 1999. *Scaling in Biology*. Univ. Press, Oxford.
- 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.
- Burnham K. P., Overton W. S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60: 927-936.
- Burrough P. A. 1983. Multiscale sources of spatial variation in soil I. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *J. Soil Sci.* 34: 577-597.
- Büssenschütt M., Pahl-Wostl C. 2000. A discrete, allometric approach to the modeling of ecosystem dynamics. *Ecol. Model.* 126: 33-48.
- Carbone C., Gittleman J. L. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295: 2273-2276.
- Calder, W. A. 1984. *Size, function, and life history*. Harvard Univ. Press, Oxford.
- Carlson J. M., Doyle J. 1999. Highly optimized tolerance: a mechanism for power laws in designed systems. *Phys. Rev. E* 60: 1412-1427.
- Carlson J. M., Doyle J. 2000. Highly optimized tolerance: robustness and design in complex systems. *Phys. Rev. Letters* 84: 2529-2532.
- Carpenter J. C., Wheeler W. C. 1999.

- Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. *Zool. Scripta* 28: 251-260.
- Carpenter J. M. 2000. On the higher-level phylogeny of Hymenoptera (Insekta). *Contr. 19th Ann. Meeting Intern. Willi Hennig Soc. Leiden*.
- Chao A., Lee S. M. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *J. Am. Stat. Asso.* 87: 210-217.
- Chao A., Lee S. M., Jeng S. L. 1992. Estimation of population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics* 48: 201-216.
- Charnov E. L. 1982. *The theory of sex allocation*. Univ. Press, Princeton.
- Charnov E. L., Haskell J., Ernest S. K. M. 2001. Density-dependent invariance, dimensionless life histories and the energy-equivalence rule. *Evol. Ecol. Res.* 3: 117-127.
- Chase, J. M., Leibold M. A. 2002. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature* 416: 427-430.
- Chislenko L. L. 1981. *Structure of Fauna and flora in relation to the size of organisms*. Univ. Press, Moskau.
- Clarke A. 2004. Is there a universal temperature dependence of metabolism? *Funct. Ecol.* 18: 252-256.
- Cohen J. E., Jonsson T., Carpenter, S. 2003. Ecological community description using food web, species abundance, and body size. *Poc. Natl. Acad. Sci.* 100: 1781-1786.
- Connor E. F., Simberloff D. 1978. Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecol. Monogr.* 48: 219-248.
- Connor E. F., Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology* 60: 1132-1140.
- Connor E. F., Simberloff D. 1983. Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. *Oikos* 41: 455-465.
- Connor E. F., Courtney A. C., Yoder J. M. 2000. Individuals - area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology* 81: 734-748.
- Copland M. J. W., Askew R. R. 1977. An analysis of the chalcidoid (Hymenoptera) fauna of a sand-dune system. *Ecol. Ent.* 2: 27-46.
- Cowley, M.J.R., Thomas, C.D., Wilson, R.J., León-Cortés, J.L., Gutiérrez, D. & Bulman, C.R. 2001. Density – distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms. *J Anim Ecol.* 70: 426-441.
- Crawley M. J., Harral J. E. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291: 864-868.
- Cumming G. S., Havlicek T. D. 2002. Evolution, Ecology, and multimodal distributions of body size. *Ecosystems* 5: 705-711.
- Currie D. J. 1991. Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *Am. Nat.* 137: 27-49
- 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., Walker S. C. 2004. An illusion of mechanistic understanding. *Ecology* 85: 1802-1804.
- Dalla Torre, K. W. and 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.
- De Beaumont J. 1964. Hymenoptera: Sphecidae. *Insecta Helvetica Fauna* 3, Lausanne.
- Den Boer P. J. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39-53.
- Den Boer P. J. 1985. Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia* 67: 322-330.
- Dessart P. 1988. *Aphanogmus goniozi* sp.n., hyperparasite d'un Béthylidé au Sri Lanka (Hymenoptera Ceraphronoidea Ceraphronidae). *Bull. Anns. Soc. R. Belge. Ent.* 124: 99-104.
- Dessart P. 1992. Revision d'*Aphanogmus fulmeki* Szelényi, 1940 (Hymenoptera, Ceraphronoidea, Ceraphronidae) avec remarques biologiques. *Bull. Inst. R. Sci. nat. Belgique, Ent.* 62: 83-91
- Dial K. P., Marzluff J. M. 1988. Are the smallest organisms the most diverse?. *Ecology* 69: 1620-1624.
- Diamond J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody M. L., Diamond J. M. (Ed.) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Press, Cambridge, pp. 342-444.
- Diamond J. M., Gilpin M. E. 1982. Examination of the 'null' model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52: 64-72.
- Dierschke H., Song Y. 1982. Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: , Ed. Dierschke H. (Ed.) *Struktur und Dynamik von Wäldern. Rinteln*, pp. 513-539.
- Dodds P. S., Rothman D. H., Weitz J. S. 2001 Re-examination of the '3/4-law' of metabolism. *J. Theor. Biol.* 209: 9-27.
- Dowton M., Austin A. D., Dillon N., Bartowsky E., 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: The Proctotrupomorpha and Evaniomorpha. *Syst. Entomol.* 22, 245-255.
- Dupré C. 2000. How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions. *Oikos* 89: 128-136.
- Eady, R. D., Quinlan, J. 1963. Hymenoptera Cynipoidea. *Handb. Ident. Br. Insects* 8 (1a). London
- Eghball B., Herghert W. G., Lesoing G.W., Ferguson R. B. 1999. Fractal analysis of spatial and temporal variability. *Geoderma* 88: 349-362.
- Elton C. S. 1946. Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 15: 54-68.
- Enquist B. J., West G. B. Charnov E. L., Brown J. H. 2001. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401: 907. 911.
- Enquist, B. J., Brown, J. H. & West, G. B. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163. 165.
- Erdős J. 1955. Chalcidoidea I. *Fauna Hungariae, Budapest*.
- Erdős J. 1959. Calcidoidea II. *Fauna Hungariae, Budapest*.
- Erdős J. 1969. Eulophidae. *Fauna Hungariae, Budapest*.
- Eriksson D. 1993. The species pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68: 371-374.
- Espadaler X., Gomez C. 2002. The species body-size distribution in Iberian ants is parameter dependent. *Vie et Milieu* 52: 103-107.
- Etienne R. S., Olf H. 2004. How dispersal limitation shapes species. body

- size distributions in local communities. *Am. Nat.* 163: 69-83.
- Farlow J. O., Pianka E. R. 2002. Body size overlap, habitat partitioning and living space requirements of terrestrial vertebrate predators: implications for the palaeoecology of large theropod dinosaurs. *Hist. Biol.* 16: 21-40.
- Finch O.- D. 2001. Zöologische und parasitologische Untersuchungen an Spinnen (Arachnida, Araneae) niedersächsischer Waldstandorte. Dissertation Oldenburg.
- Felsenstein 2004. *Inferring Phylogenies*. Sinauer, Sunderland
- Fenchel T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia* 14: 317-326.
- Fenchel T. 1993. There are more small than large species? *Oikos* 68: 375-378.
- Fergusson N. D. M. 1980. A revision of the British species of *Dendrocerus* Ratzeburg (Hymenoptera: Cera-phronoidea) with a review of their Biology as aphid hyperparasits. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.)* 41: 255-314.
- Fesl C. 2002. Niche-orientated species-abundance models: different approaches of their application to larval chironomid (Diptera) assemblages in a large river. *Journal of Animal Ecology* 71: 1085-1094.
- Fischer, M. 1972. Erste Gliederung der paläarktischen *Aspilota*-Arten (Hymenoptera, Braconidae, Alysinae). *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, Alysinae). *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 80: 343-410.
- Fischer, M. 1996. Beitrag zur Kenntnis der Arten der *Aspilota*-Gattungsgruppe in Spanien (Hymenoptera, Braconidae, Alysinae, Alysini). *Linzer Zool. Beitr.* 28: 659-673.
- Fisher A. G., Corbet S. A., Williams S. A. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12: 42-58.
- Fitton M. G., Shaw M. R., Austin A. D. 1987. The Hymenoptera associated with spiders. *Zool. J. Linn. Soc.* 90: 65-93.
- Foley P. 1994. Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity. *Conserv. Biol.* 8: 124-137.
- Foley P. 1997. Extinction models for local populations. In: Hanski I., M. Gilpin E. (Ed.) *Metapopulation biology*. Academic Press, San Diego etc., pp. 215-246.
- Frekleton R. P. 2000. Phylogenetic tests of ecological and evolutionary hypotheses: checking for phylogenetic independence. *Funct. Ecol.* 14: 129-134.
- Froese A. 1992. Vergleichend-Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Dipteren auf integriert und konventionell bewirtschafteten Feldern. Dissertation Univ. Gießen.
- Frontier S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. In: Barnes M. (Ed.) *Oceanography and marine biology. An annual review*. Aberdeen, pp. 253-312. .
- Funke W. 1983. *Arthropodengesellschaften mitteleuropäischer Wälder. Abundanz und Biomasse. Eklektorfauna*. *Verh. Ges. Ökol.* 11: 111-129.
- Garbarczyk H. 1981. Tybelaki (Proctotrupoidea, Hymenoptera). *Fragmenta Faunistica* 26: 325-340.
- Gaston K. J. 1993. Comparing animals and automobiles: a vehicle for understanding body size and abun-

- dance relationships in species assemblages?. *Oikos* 66: 172-179.
- Gaston K. J. 1993. Spatial patterns in the description and richness of the Hymenoptera. In: LaSalle J., Gauld I. D. (Ed.) *Hymenoptera and Biodiversity*. CAP International, Wallingford, pp. 277-293.
- Gaston K. J. 1996. The multiple forms of the interspecific abundance. distribution relationship. *Oikos* 76: 211-220.
- Gaston K. J., Blackburn T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell, Oxford.
- Gaston K. J., Chown S. L., Mercer, R. D. 2001. The animal species - body size distribution of Marion Island. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 14493-14496.
- Gaston K. J., Curnutt J. L. 1998. The dynamics of abundance. range size relationships. *Oikos* 81: 38-44.
- Gaston K.J., Matter S.F. 2002. Individuals-area relationships: Comment. *Ecology* 83: 288-293.
- Gaston K., McArdle B. H. 1993. Measurement of variation in the size of populations in space and time: some points of clarification. *Oikos* 68: 357-360.
- Gauld, I. D., Bolton, B. (Ed.) 1988. *The Hymenoptera*. Br. Museum (Nat. Hist.) and Oxford Univ. Press.
- Gayon J. 2000. History of the concept of allometry. *Am. Zool.* 40: 748-758
- Gibson D. J., Ely J. S., Collins S. L. 1999. The core-satellite species hypothesis provides a theoretical basis for Grime's classification of dominant, subordinate, and transient species. *Journal Ecol.* 87: 1064-1067.
- Gilkeson L.A., McLean J.P. & Dessart P. 1993. *Aphanogmus fulmeki* Ashmead (Hymenoptera: Cerafronidae), a parasitoid of *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). *Canadian Entomologist* 125: 161-162.
- Gillooly J. F., Brown J. H., West G. B., Savage V. M., Charnov, E. L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248. 2251.
- Gillooly J. F., Charnov E. L., West G. B., Savage V. M., Brown J. H. 2002. Effects of size and temperature on developmental times. *Nature* 417: 70-73.
- Gillooly J. F., Allen A. P., West G. B., Bron J. H. 2005. The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102: 140-145.
- Gilpin, M. E., Diamond, J. M. 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52: 75-84.
- Gleason H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- Godfray, H. C. J. 1993. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Univ. Press, Princeton.
- Gomez C., Espadaler X. 2000. Species body size distribution and spatial scale in Iberian ants. *Vie et Milieu* 50: 289-295.
- Gotelli N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecol. Biogeogr. Letters* 10: 337-343.
- Gotelli N. J. 2002. Biodiversity in the scales. *Nature* 419: 575-576.
- Gotelli N. J., Graves G. R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution. Press, Washington D.C.
- 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 Tetras-

- tichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Ent.* 51: 1-392.
- Graham M. W. R. de V. 1991. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae): revision of the remaining genera. *Mem. Am. Entomol. Inst.* 49: 1-322.
- Grochla R. 1984. Phänologische Untersuchungen zum Jahresrhythmus kolliner und submontaner Kalkbuchenwälder. Diplomarbeit Göttingen.
- Gunnarsson B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *J. Anim. Ecol.* 59: 743-752.
- Gutiérrez D., Menéndez R. 1997. Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *J. Biogeogr.* 24: 903-914.
- Gutiérrez D., Menéndez R., Méndez M. 2004. Habitat-based conservation priorities for carabid beetles within the Picos de Europa National park, northern Spain. *Biol. Cons.* 115: 379-393.
- 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.
- Haldane J. B. S. 1928. Possible worlds and other papers. Harper, New York.
- Hamilton W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Hansen P. E., Gauld I. D. (Ed.) 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford, Univ. Press.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Univ. Press, Oxford.
- Hanski I., Kouki J., Halkka A. 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: R. Ricklefs E., Schluter D. (Ed.) *Species Diversity in Ecological Communities*. Univ. Press, Chicago, pp. 108-116.
- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linnean Soc.* 42: 73-88.
- Harrison S. D., Murphy D. D., Ehrlich P. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.* 132: 360-382.
- Harte J., 2003. Ecology: Tail of death and resurrection. *Nature* 424: 1006-1007.
- Harte J., Kinzig, A. P., Green J. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science* 284: 334-336.
- Harte J., Conlisk E., Ostling A., Green J. L., Smith A. B. 2005. *A Theory of Spatial-Abundance and Species-Abundance Distributions in Ecological Communities at Multiple Spatial Scales*. *Ecol. Monogr.*: im Druck.
- Haskell J.P., Ritchie M.E., Olf H. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature* 418: 527-530.
- Hastings H. M., Sugihara G. 1993. *Fractals. A User's Guide for the Natural Sciences*. Oxford Univ. Press.
- Havlicek T. D., Carpenter S. R. 2001. Pelagic species size distributions in lakes: are they discontinuous? *Limnol. Oceanogr.* 46: 1021-1033.
- Hawkins B. A. 1993. Pattern and Process in Host. Parasitoid Interac-

- tions. Univ. Press, Cambridge.
- Hendriks A. J. 1999. Allometric scaling of rate, age and density parameters in ecological models. *Oikos* 86: 293-310.
- Hilpert H. 1989. Zur Hautflüglerfauna eines südbadischen Eichen-Hainbuchenmischwaldes. *Spixiana* 12: 57-90.
- Hochberg M. E. 2000. *Parasitoid Population Biology*. Univ. Press, Princeton.
- Holling C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 447-502.
- Hölldobler B., Wilson E. O. 1990. *The Ants*. Univ. Press, Harvard.
- Hölldobler B., Wilson E. O. 1994. *Journey to the Ants*. Univ. Press, Harvard.
- Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hektor A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Moreru M., Najem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- 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.
- Horstmann K. 1992. Zur Zusammensetzung und Phänologie der Ichneumoniden-Zönose eines mediterranen Habitats in Südost-Spanien (Hymenoptera). *Zool. Beitr.* 34: 157-166.
- Horstmann K. 2002. Bemerkungen zu einer Liste der aus Deutschland nachgewiesenen Ichneumonidae. *NachrBl. Bayer. Ent.* 51: 75-80.
- Horstmann K., Floren A., Linsenmair E. 1999. High species richness of Ichneumonidae (Hymenoptera) from the canopy of a Malaysian rain forest. *Ecotropica* 5: 1-12.
- Hövemeyer K. 1992. Die Dipteregemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes: eine siebenjährige Untersuchung. *Zool. Jb. Syst.* 119: 225-260.
- Hövemeyer K. 1999. Abundance patterns in terrestrial dipteran communities. *Pedobiologia* 43: 28-43.
- Hövemeyer K. 1996. Die Dipteregemeinschaften eines Halbtrockenrasens und einer Hecke im südniedersächsischen Bergland: eine vergleichende Untersuchung. *Drosera* '96: 113-127.
- Hubbell S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forest and coral reefs. *Coral Reefs* 16, Suppl.: S9-S21.
- Hubbell S. P. 2001. *The unified theory of biogeography and biodiversity*. University Press, Princeton.
- Hubbell S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.* 19: 166-172.
- Hubbell S. P., Lake J. 2003. The neutral theory of biodiversity and biogeography, and beyond. In: Blackburn T. M., Gaston K. J. (Ed.) *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell, Oxford, pp. 45-63.
- 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.
- 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.
- Johnson N. F. 1992. Catalog of world Proctotrupoidea excluding Platygasteridae. *Mem. American Entomol. Inst.* 51: 1-825.
- Kampichler C. 1999. Fractal concepts in studies of soil fauna. *Geoderma* 88: 283-300.
- Kaspari M. 2004. Using the metabolic theory of ecology to predict global patterns of abundance. *Ecology* 85: 1800-1802.
- Kasparyan D. R. 1996. Principal trends in the evolution of parasitism in Hymenoptera. *Entomol. Oboz.* 75: 756-789.
- Kasparyan, D. R. (Ed.) 1981. Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera. Part 3 (I). *Fauna SSSR* 129. Leningrad.
- Kasparyan, D.R. (Ed.) 1990. Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera. Part 3 (I). *Fauna SSSR* 141. Leningrad.
- 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.
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315-353.
- Kloet G. C., Hincks W. D. 1964. Small orders and Hemiptera. *Check List Br. Insects* 1. 2nd Ed., London.
- Klug B. 1965. Die Hymenopteren am Tuniberg, im Mooswald und Rieselfeld; eine vergleichend faunistisch-ökologische Untersuchung dreier extremer Biotope des südlichen Oberrheintals. *Ber. Naturfr. Ges.* 55: 5-225.
- Kneitel J. M., Chase J. M., 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol. Lett.* 7: 69-80.
- Knouff J. H., Page L. M. 2003. The evolution of body size in extant groups of North American freshwater fishes: speciation, size distributions, and Cope's rule. *Am. Nat.* 161: 413-421.
- 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. 1977. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2: Symphyta. *Dtsch. Ent. Z. N.F.* 24: 1-40.
- Königsmann E. 1978a. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita). *Dtsch. Ent. Z. N.F.* 25: 1-55.
- Königsmann E. 1978b. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Dtsch. Ent. Z. N.F.* 25: 365-435.
- Kotze D.J., Niemelä J., O'Hara R.B., Turin H. 2003. Testing abundance-range size relationships in European carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Ecography* 26: 553-566
- Kozlov M.A., Kononova S.V. 1990. Hymenoptera, Scelionidae, Scelioninae. *Fauna SSSR* 161. Leningrad.
- Kozłowski J., Weiner J. 1997. Interspecific allometries are byproducts of body size optimization. *Am. Nat.* 149: 352-380.
- Kozłowski J. 1996. Optimal initial size and adult size of animals: consequences for macroevolution and community structure. *Am. Nat.*

- 147: 101-114.
- Kozłowski J., Gawelczyk A. T. 2002. Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Funct. Ecol.* 16: 419-432.
- Kozłowski J., Konarczewski M. 2004. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Funct. Ecol.* 18: 283-289.
- Kristensen N. P. 1981. Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 135-157
- Kristensen N. P. 1991. Phylogeny of extant hexapods. In: CSIRO (Ed.) *The insects of Australia*. Cornell Univ. Press, Ithaca, pp. 125-140.
- Kruess A., Tscharntke T. 2000a. Effects of habitat fragmentation on plant-insect communities. In: Ekbohm B., Irwin M., Robert Y. (Ed.) *Interchange of insects between agricultural and surrounding landscapes*. Kluwer, Acad. Press, pp. 53-71.
- Kruess A., Tscharntke T. 2000b. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiment and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.
- Kruess A., Tscharntke T. 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol. Cons.* 106: 293-302.
- Kunin W. E. 1998. Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281: 1513-1515.
- Kutter H. 1977. Hymenoptera: Formicidae. *Insecta Helvetica Fauna* 6, Zürich.
- Labandera C. C., Phillips T. L. 1996. A carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 93: 8470-8474
- Labandera C. C., Sepkoski J. J. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261: 310-315.
- LaSalle J., Gauld I. D. (Ed.) 1993. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAP International, Wallingford.
- Lawton J. H. 1989. What is the relationship between population density and body size in animals. *Oikos* 55: 429-434.
- Lawton J. H. 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. *Patterns in body size: abundance space*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 330: 283-291.
- 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.
- Lloyd M. 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36: 1-30.
- Loder N. 1997. *Insect species. body size distributions*. Dissertation Sheffield.
- Lomolino M. V. 2000. Ecologist's most general, yet protean pattern: the species - area relationship. *J. Biogeogr.* 27: 17-26.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P. (Ed.) 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Univ. Press, Oxford.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., Huston A. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D. A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-809.
- MacArthur R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Science* 43: 293-294.
- MacArthur R. H. 1960. On the relative abundance of species. *Am. Nat.* 94: 25-36.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- Magurran A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton Univ. Press.

- Magurran A. E. 2003. *Measuring Biological Diversity*. Maldan, Blackwell Publishers.
- Magurran A. E., Henderson P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422: 714-716.
- Mandelbrot B. B. 1983. *The Fractal Geometry of Nature*. Freeman, New York.
- Manly B. F. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology* 76: 1109-1115.
- Marquet P. A., Labra F. A., Maurer B. A. 2004. Metabolic theory: linking individuals to ecosystems. *Ecology* 85: 1794-1796.
- Marquet P. A., Navarrete S. A., Castilla J. C. 1995. Body size, population density, and the energetic equivalence rule. *J. Anim. Ecol.* 64: 325-332.
- 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.
- May R. M. 1978. The dynamics and diversity of insect faunas. In: Mound L.A., Waloff N. (Ed.) *Diversity of insect faunas*. Univ. Press, Oxford, pp. 188-204.
- May R. M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67: 1115-1126.
- May R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody M.L. und Diamond J.M. (Ed.), *Ecology and evolution of communities*, Belknap, Cambridge, pp. 81-120.
- McArdle B. H., Gaston K. J. 1995. The temporal variability of densities: back to the basics. *Oikos* 74: 165-171.
- McArdle B. H., Gaston K. J., Lawton J. H. 1990. Variation in the size of animal populations: patterns, problems and artifacts. *J. Anim. Ecol.* 59: 439-454.
- McKane A. J., Alonso D., Solé R., 2000. A mean field stochastic theory for species rich assembled communities. *Phys. Rev. Lett. E* 62: 8466-8484.
- McKinney M. L. 1990. Trends in body size evolution. In: McNamara K. C. (Ed.) *Evolutionary trends*. Univ. Arizona Press, Tucson, pp. 75-118.
- Mercet R. G. 1921. *Himenopteros*. Fam Encirtidos. Madrid.
- Morse D. R., Lawton J. H., Dodson M. M., Williamson M. H. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* 314: 731-733.
- Motomura I. 1932. On the statistical treatment of communities. *Zool. Mag. Tokyo* 44: 379-383.
- Moulliot D., Lepretre A., Andrei-Ruiz M.-C., Viale D. 2000. The fractal model: an new model to describe the species accumulation process and relative abundance distribution (RAD). *Oikos* 90: 333-342.
- Muche W. 1974. *Die Nematengattungen Pristiphora, Pachynematus Konow 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 Aprosthema) (Hymenoptera Symphyta). Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresd. 41: Supplement.
- Nauenburg J. D. 1980. Die Vegetationsgliederung des Drakenberges bei Göttingen. Unpubl. Diplomwork Göttingen.
- Nee S., Cotgreave P. 2002. Does the species /area relationship account for the density/area relationship? *Oikos* 99: 545-551.
- Nee S., Stone G., 2003. The end of the beginning for neutral theory. *TREE*: 18: 433-434.
- Neerup-Buhl P. N. 1998. Proctotrupeoidea (Hymenoptera) from different habitats at the Mols Laboratory area, Jutland, Denmark. *Natura Jutlandica* 23: 79-90.
- 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.
- Niklas K. J. 1994. Plant allometry. Univ. Press, Chicago.
- Nixon G. E. J. 1957. Hymenoptera. Proctotrupeoidea. Diapriidae. Subfamily Belytinae. Handb. Ident. Br. Insects 8, Part 3 (dii). London.
- Nixon G. E. J. 1980. Hymenoptera. Proctotrupeoidea. Diapriidae (Diapriinae). Handb. Ident. Br. Insects 8, Part 3 (di). London.
- Noskiewicz J. 1936. Die Palearktischen Colletes-Arten. Lemberg.
- Novotny V., Kindlmann P. 1996. Distribution of body sizes in arthropod taxa and communities. *Oikos* 75: 75-82.
- Novotny W., Drozd P. 2001. Sampling error can cause false rejection of the core-satellite species hypothesis. *Oecologia* 126: 360-362.
- Nummelin M. 1998. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *J. Appl. Ecol.* 35: 454-457.
- 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.
- Olf H., Ritchie M. E., Prins H. H. T. 2002. Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature* 415: 901-904.
- Ollik M., Ulrich W. 2004. Shapes of local relative abundance distributions and the degree of anthropogenic influence. *Verh. Ges. Ökol.* 34: 62.
- Orme C. D. L., Quicke D. L. J., Cook J. M., Purvis A. 2002. Body size does not predict species richness among the metazoan. *J. Evol. Biol.* 15: 235-247.
- Owen D. F., Svensson B. W. 1974. Massive species diversity in a sample of Ichneumonidae (Hym.) in Southern Sweden. *Ent. Scand.* 5: 289-290.
- Pelletier J. D. 1999. Species - area relation and self-similarity in a biogeographical model of speciation and extinction. *Phys. Rev. Letters* 82: 1983-1986.
- Peters R. H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press.
- Poulin R., Morand S. 1997. Parasite body size distributions: Interpreting patterns of skewness. *Int. J. Parasitol.* 27: 959-964.
- Preston F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29: 254-283.
- Preston F. W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41: 611-627.
- Preston F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I and II. *Ecology* 43: 185-215, 410-432.
- Preston F. W. 1980. Non-canonical distributions of commonness and rar-

- ity. *Ecology* 61: 88-97.
- 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.
- Purvis A., Agapow P.-M., Gittleman J. L., Mace, G. M., 2000b. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288, 328-330.
- Purvis A., Gittleman J. L., Cowlshaw G., Mace, G. M., 2000a. Predicting extinction risk in declining species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 1947-1952.
- Quicke D. L. J. 1997. *Parasitic Wasps*. Chapman & Hall, London.
- Quinlan, J. 1978. Hymenoptera Cynipoidea Eucoilidae. *Handb. Ident. Br. Insects* 8 (1c), London.
- Raffaelli D., Hall S., Emes C., Manly B. 2000. Constraints on body size distributions: an experimental approach using a small-scale system. *Oecologia* 122: 389-398.
- Rasnitsyn A. P. 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Palaeontol. Inst. Akad. Nauk SSSR* 174: 1-191.
- Ritchie M. E., Olff H. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400: 557-560.
- Ronquist F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. *Zool. Scripta* 28: 3-11.
- Rosenzweig M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. University Press, Cambridge.
- Rosenzweig M. L. 1998. Preston's ergodic conjecture: the accumulation of species in space and time. In: McKinney, M. L., Drake, J. A. (Ed.) *Biodiversity dynamics: Turnover of populations, taxa, and communities*. Univ. Press, Washington, pp. 311-348.
- Ruel J. J., Ayres M. P. 1999. Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends Ecol. Evol.* 14: 361-366.
- Russell G. J., Brooks T. M., McKinney M. M., Anderson, C. G. 1998. Taxonomic selectivity in bird and mammal extinctions. *Conserv. Biol.* 12: 1365-1376.
- Savage V. M., Gillooly J. F., Woodruff W. H., West G. B., Allen A. P., Enquist B. J., Brown J. H. 2004a. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Funct. Ecol.* 18: 257-282.
- Savage M., Gillooly J. F., Brown J. H., West G. P., Charnov E. L. 2004b. Effects of body size and temperature on population growth. *Am. Nat.* 163 429-441.
- 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: Röhrig E., Ulrich B. (Ed.) *Temperate deciduous forests. Ecosystems of the world 7*, Amsterdam, pp. 503-525.
- Schaefer M. 1991b. The animal community: diversity and resources. In: Röhrig E., Ulrich B. (Ed.) *Temperate deciduous forests. Ecosystems of the world 7*, Amsterdam, pp. 51-120.
- 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.
- Schmidt-Egger C., Mandery K. 2005. *Verbreitungsatlas und Datenbank der Bienen und Wespen Deutsch-*

- lands. <http://www.bembix-newsletter.de/mitteleuropa/verbreitungsatlas/atlas-start.htm>.
- Schmidt-Nielsen K. 1984. Scaling: why is animal size so important? Univ. Press, Cambridge.
- Schmitt G. 2003. Zönosen der Hymenoptera Parasitica Familien und der Chalcidoidea Genera verschiedener Agroökosysteme des Biosphärenreservates "Schorfheide Chorin". Mitt. Dtsch. Allg. Ges. Angew. Ent. 14: 217-222.
- Schmitt G. 2004. Die Parasitoidengemeinschaft (Hymenoptera) in einer Agrarlandschaft: Effekte von Nutzungstypen und Bewirtschaftungsmaßnahmen auf strukturelle Parameter. Dissertation TU Dresden.
- Schmitt G., Roth M. 2001. Die Hymenoptera Parasitica als Indikatoren verschiedener Landnutzungstypen der offenen Kulturlandschaft Norostdeutschlands. Mitt. Dtsch. Allg. Angew. Ges. Ent. 13: 591-594.
- Schmitt G., Roth M. 2002. Hymenoptera parasitica communities of agroecosystem types in Northeast Germany. In: Melik G., Thuróczy C. (Ed.) Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control. Agrionform, Budapest, pp. 306-312.
- Schoener T. W., Janzen D. H. 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. Am. Nat. 102: 207-224.
- Schwartz M. W., Simberloff, D., 2001. Taxon size predicts rates of rarity in vascular plants. Ecol. Letters 4: 464-469.
- Sheldon R. A., Prakash A., Sutcliffe Jr. W. H. 1972. The size distribution of particles in the ocean. Limnology and Oceanography 17: 327-340.
- Silvermann B. W. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman & Hall, New York.
- Simberloff D. 1970. Taxonomic diversity of island biotas. Evolution 24: 23-47.
- Smith F. A. et al. 2004. Similarity of Mammalian body size across the taxonomic hierarchy and across space and time. Am. Nat. 163: 672-691.
- Solé R. V., Alonso D., McKane A. J., 2000. Scaling in a network model of a multispecies ecosystem. Physica A 286: 337-344.
- Solé R. V., Manrubia S. C., Benton M., Kauffman S., Bak P. 1999. Criticality and scaling in evolutionary ecology. Trends Ecol. Evol. 14: 156-160.
- StatSoft, Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Steinborn H. A., Meyer H. 1994. Der Einfluss alternativer und konventioneller Landwirtschaft auf die Prädatorenfauna in Agrarsystemen in Schleswig-Holstein. Faun. Ökol. Mitt. 6: 409-438.
- Sterner R. W. 2004. A one resource "stoichiometry"? Ecology 85: 1813-1816.
- 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, New York.
- Stork N. E., Blackburn T. M. 1993. Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. Oikos 67: 483-489.
- Strayer D. 1986. The size structure of a lacustrine zoobenthic community. Oecologia 69: 513-515.
- Strong D. R. 1986. Exorcising the ghost of competition past: phytophagous

- insects In: Strong D. R., Simberloff D. S., Abele L. G., Thistle A. B. (Ed.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Univ. Press, Princeton, pp. 28-41.
- Strong D. R., Szyska L. A., Simberloff D. S. 1979. Tests of community wide character displacement against null hypothesis. *Evolution* 33: 897-913.
- Sugihara G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Am. Nat.* 116: 770-787.
- Tabachnick B. G., Fidell L. S. 1996. *Using multivariate statistics*. 3rd Ed. Harper Collins, New York.
- 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.
- 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.
- Thöle R., Meyer B. 1979. Bodenge-netische und ökologi-sche Analyse eines Repräsentativ-Areals der Göttinger Muschelkalkscholle als landschaftsökologische Planungs-grundlage. *Gött. Bodenkundl. Ber.* 59: 1-235.
- Thomas L. 1996. Monitoring long-term population change: why are there so many analysis methods. *Ecology* 77: 49-58.
- Tilman D. 1999a. Diversity and production in European grasslands. *Science* 286: 1099-1100.
- Tilman D. 1999b. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilman D., Lehman C. L., Thomson K. T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 1857-1861.
- Tilman D., Lambert J. H. R., Harpole S., Dybzinski R., Fargione J., Clarke C., Lehman C. 2004. Does metabolic theory apply to community ecology? It's a matter of scale. *Ecology* 85: 1797-1799.
- Tobias V. I., Zinoviev, A. G. 1988. *Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera*. Fauna SSSR 158. Leningrad.
- Tobias V. I. (Ed.) 1978. *Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera. Part. 1..* Fauna SSSR119. Leningrad
- Tobias V. I. (Ed.) 1986a. *Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera, Part. 4.* Fauna SSSR 145. Leningrad
- Tobias V. I. (Ed.) 1986b. *Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera, Part. 5.* Fauna SSSR 147. Leningrad
- Tokeshi M. 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Animal Ecol.* 59: 1129-1146.
- 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.
- Tokeshi M. 1999. *Species coexistence*. Blackwell, Oxford.
- Townes H. 1977. A revision of the Heloridae. *Contr. Am. Ent. Inst.* 15: 1-12.
- Townes H., Townes M. 1981. Revision of the Serphidae. *Mem. Am. Entomol. Inst.* 32: 1-541.

- Tryapitsyn V.A. (Ed.) 1978. Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera. Part 2. Fauna SSSR 120. Leningrad
- Tryapitsyn V.A. 1989. Encyrtidae (Hymenoptera) of the Palearctic. Fauna SSSR 157. Leningrad
- Tscharntke T., Vidal S., Hawkins B. A. 2001. Parasitoids of rass feeding chalcid wasps: a comparison of German and British communities. *Oecologia* 129: 445-451.
- Turin H., Den Boer P. J. 1988. Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). *Biol. Conserv.* 44: 179-200.
- Ugland K. I., Gray J. S. 1982. Log-normal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos* 39: 171-178.
- 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. Phenology and life cycles of the parasitic Hymenoptera of a dry meadow on limestone. *Pol. J. Entomol.* 68: 383-405.
- Ulrich W. 1999b. The Hymenoptera of a dry meadow on limestone: species composition, abundance and biomass. *Polish J. Ecol.* 46: 29-47.
- Ulrich W. 1999c. 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. 1999d. 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. 1999e. 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. 1999f. 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. 1999g. 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. 1999h. Temporal stability of community structure of the parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone. *Pol. J. Ecol.* 47: 257-270.
- Ulrich W. 1999i. Regional and local faunas of Hymenoptera. *Polish J. Entomol.* 68: 217-230.
- Ulrich W. 1999j. Phenology, stratification and life cycles of the parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone. *Pol. J. Entomol.* 68: 231-257.
- Ulrich W. 1999k. Ecological and morphological factors shaping communities of parasitic Hymenoptera - Habilitationsschrift, Thorn.
- 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. 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. 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. 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. 2001a. Hymenopteren in einem Kalkbuchenwald: Eine Modellgruppe zur Untersuchung von Tiergemeinschaften und ökologischen Raum-Zeit-Mustern. *Schriftenr. Forschzent. Waldökosysteme A* 1711-249.
- Ulrich W. 2001b. Estimating species numbers by extrapolation: a cautionary note. *Pol. J. Ecol.* 49: 299-305.
- Ulrich W. 2001c. Spatial scaling laws and weight dependent distributions in guilds of Diptera and parasitic Hymenoptera. *Pol. J. Ecol.* 49: 59-66.
- Ulrich W. 2001d. On the scale dependence of evenness. *Pol. J. Ecol.* 49: 91-94.
- Ulrich W. 2001e. Relative abundance distributions of species: The need to have a new look at them. *Pol. J. Ecol.* 49: 393-407.
- Ulrich W. 2001f. Differences in temporal variability and extinction probabilities between species of guilds of parasitic Hymenoptera. *Pol. J. Entomol.* 70: 9-30.
- Ulrich W. 2001g. Ecological characteristics of rare species: the case of parasitic Hymenoptera. *Pol. J. Ecol.* 49: 379-389.
- Ulrich W. 2001h. Models of relative abundance distributions II: diversity and evenness statistics. *Pol. J. Ecol.* 49: 159-175.
- Ulrich W. 2001i. Models of relative abundance distributions I: model fitting by stochastic models. *Pol. J. Ecol.* 49: 145-157.
- Ulrich W. 2002a. PatchOccupancy. a FORTRAN program for the study of species spatial distributions. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw)
- Ulrich W. 2002b. RAD. a FORTRAN program for the study of relative abundance distributions. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw)
- Ulrich W. 2003a. Sample. a FORTRAN program for taking series of random samples from populations. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw).
- Ulrich W. 2003b. NeutralCom. a FORTRAN program for generating neu-

- tral macroecological models. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw).
- Ulrich W. 2004a. Soil-living parasitic Hymenoptera: comparison between a forest and an open landscape habitat. *Pedobiologia* 48: 59-69.
- Ulrich W. 2004b. Allometric ecological distributions in a local community of Hymenoptera. *Acta Oecologica* 25: 179-186.
- Ulrich W. 2004c. Neutral macroecology. ecology without biology? *Ecol. Quest.* 4: 113-126.
- Ulrich W. 2004d. Modelling Biology. Basic applications of mathematics and statistics in the biological sciences. Part II. Data analysis and statistics. Vorlesungsskript 132 S. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw).
- Ulrich W. 2004e. Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* 107: 603-609.
- Ulrich W. 2005a. Body size distributions of European Hymenoptera. *Oikos*: submitted.
- Ulrich W. 2005b. Structure: a FORTRAN program for ecological ratio analysis. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw).
- Ulrich W. 2005c. ComStruc: a FORTRAN program for ecological pattern analysis. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw).
- Ulrich W. 2005d. Random: a FORTRAN program for generating random matrices. [www.uni.torun.pl/~ulrichw](http://www.uni.torun.pl/~ulrichw).
- Ulrich W. 2005e. Regional species richness of families and the distribution of abundance and rarity in a local community of forest Hymenoptera. *Acta Oecol.*: Im Druck.
- Ulrich W., Buszko J. 2003a. Species-area relationships of butterflies in Europe and species richness forecasting. *Ecography* 26: 365-374.
- Ulrich W., Buszko J. 2003b. Self-similarity and the species-area relation of Polish butterflies. *Basic Appl. Ecol.* 4: 263-270.
- Ulrich W., Buszko J. 2004. Habitat reduction and patterns of species loss. *Basic Appl. Ecol.* 5: 231-240.
- Ulrich W., Buszko J. 2005. Detecting biodiversity hotspots using species-area and endemics-area relationships: The case of butterflies. *Biodiv. Conserv.* 14:1977-1988.
- Ulrich W., Ollik M. 2003 The internet database of relative abundance distributions <http://www.uni.torun.pl/~ulrichw/RADDatabase/RADDatabase.htm>
- Ulrich W., Ollik M. 2004. Frequent and occasional species and the shape of relative abundance distributions. *Div. and Distr.* 10: 263-269.
- Ulrich W., Ollik M. 2005. Limits to the estimation of species richness: The use of relative abundance distributions. *Div. and Distr.* 11: 265-273.
- Vidal St. 1988. Analyse der Fauna der Erzwespenfamilien Eulophidae und Tetracampidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) der Nordseeinseln Mellum und Memmert nach Farbschalfängen. *Drosera '88*: 155-174.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zool. J. Linn. Soc.* 131: 393-442.
- Waage J, Greathead D. (Eds.) 1986. *Insect Parasitoids*. London (Academic Press).
- 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.
- Weber G, Prescher S. 1995. Die

- Fliegen und Mücken eines klärschlammgedüngten Ackers. *Agrökologie* 15, Bern.
- 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.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature* 413: 628-631.
- West G. B., Savage M. van, Gillooly J., Enquist B. J., Woodruff W. H., Brown J. H. 2003. Why does metabolic rate scale with body size? *Nature* 421: 713.
- West G. B., Brown J. H. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *J. Exp. Biol.* 208: 1575-1592.
- White C. R., Seymour R. S. 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass (2/3). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 4046-4049.
- White E. P. 2004. Two phase species-time relationships in North American landbirds. *Ecology Letters* 7: 329-336.
- Whitfield J. 2004. Ecology's big, hot idea. *PLoS Biol.* 2: e4400.
- Whitfield J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 129-151.
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Williams C. B. 1947. The generic relations of species in small ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 16: 11-18.
- Williamson M. 1988. Relationship of species number to area, distance and other variables. In: Myers A. A., Giller P. S. (Ed.) *Analytical biogeography*. Chapman & Hall, New York, pp. 91-115.
- Wilson E. O. 1992. *The Diversity of Life*. Norton, New York.
- Wolf H. 1972. *Hymenoptera: Pompilidae*. *Insecta Helvetica Fauna* 5. Zürich.
- Wright D. H. 1983. Species - energy theory an extension of species - area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- Wu R., Ma C.-X., Litell R. C., Casella G. 2002. A statistical model for the genetic origin of allometric scaling laws in biology. *J. Theor. Biol.* 219: 121-135.
- Yu, D. S. and Horstmann, K. 1997. A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera). *Mem. Am. Entomol. Inst.* 58: 1-1558.

Anhang A: Liste aller determinierten Arten des Drakenberges mit ihren faunistischen und ökologischen Merkmalen.

| Artname                        | Familie        | Wirtsgilde           | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Flügelfläche | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                                |
|--------------------------------|----------------|----------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|--------------|-------------------|-------------|---|
| <i>Aclastus gracilis</i>       | Ichneumonidae  | Eiparasitoide        | Araneida    | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           |              | 0.050             | 24          | 2 Gen, 2June, 2September                  |
| <i>Aclastus solutus</i>        | Ichneumonidae  | Eiparasitoide        | Araneida    | Boden        | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.732        | 0.262             | 1           | 1 female in 2August                       |
| <i>Acrolyta rufocincta</i>     | Ichneumonidae  | Hyperparasitoide     | Apocrita    | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 2.131        | 0.388             | 1           | 1 male in 2June                           |
| <i>Allantus truncatus</i>      | Tenthredinidae |                      |             |              |                       |             |               |             |              |                   |             |   |
| <i>Alloea ?contracta</i>       | Braconidae     | Saprophage           | Diptera     | Boden        | 1                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.863        | 0.095             | 13          | 1 Gen in 1May                             |
| <i>Alloxysta ?cursor</i>       | Charipidae     | Hyperparasitoide     | Apocrita    | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | b           | 0.020        | 0.027             | 2           | 2 Gen, 2June, 2August                     |
| <i>Alomya debellator</i>       | Ichneumonidae  | verborgerne Ektophag | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | ?             | n           |              | 15.874            | 2           | 2 females in 2May                         |
| <i>Anoplus viaticus</i>        | Pompilidae     |                      |             |              |                       |             |               |             |              |                   |             |   |
| <i>Aphaereta ? tenuicornis</i> | Braconidae     | Minierer             | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 2.097        | 0.190             | 29          | 2 Gen, 2June, 2August                     |
| <i>Aphaereta major</i>         | Braconidae     | Saprophage           | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | n           | 1.520        | 0.324             | 1           | 1 male in 1September                      |
| <i>Aphelinus abdominalis</i>   | Aphelinidae    | Säftesauger          | Aphidina    | Krautschicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.218        | 0.024             | 6           | Obviously polyvoltine between 1June and   |
| <i>Aphelinus asychis</i>       | Aphelinidae    | Säftesauger          | Aphidina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.117        | 0.009             | 2           | 1 male in 2August, 1 female in 1September |
| <i>Aphelopus melaleucus</i>    | Dryinidae      | Säftesauger          | Cicadina    | Krautschicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.749        | 0.151             | 3           | 3 females in 1July                        |
| <i>Aphelopus serratus</i>      | Dryinidae      | Säftesauger          | Cicadina    | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.845        | 0.164             | 1           | 1 female in 1July                         |

| Artname                              | Familie       | Wirtsgilde                        | Wirtstyp         | Stratum           | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp   | Flügelgröße | Flügel-<br>fläche | Trocken-<br>masse [mg] | Summe<br>Tiere | Phänologie  |
|--------------------------------------|---------------|-----------------------------------|------------------|-------------------|-----------------------|-------------|-----------------|-------------|-------------------|------------------------|----------------|---|
| <i>Aphidius ?<br/>uzbekistanicus</i> | Braconidae    | Säfte-<br>sauger                  | Aphidina         | Kraut-<br>schicht | 2                     | ?           | Idio-<br>biont  | n           | 0.622             | 0.065                  | 57             | 1 Gen in 2June                                    |
| <i>Asaphes suspensus</i>             | Pteromalidae  | Hyperpa-<br>rasitoide             | Apocrita         | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | n           | 0.504             | 0.066                  | 2              | 2 females in<br>2September<br>and 2October        |
| <i>Ascogaster abdomi-<br/>nator</i>  | Braconidae    | exponierte<br>Ektophy-<br>tophage | Lepidop-<br>tera | Kraut-<br>schicht | ?                     | Larve       | Koino-<br>biont | n           | 0.974             | 0.042                  | 13             | 1 Gen in 2June                                    |
| <i>Asobara tabida</i>                | Braconidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | 2                     | ?           | Koino-<br>biont | n           | 0.791             | 0.042                  | 1              | 1 female in 1J-<br>une                            |
| <i>Astiphromma man-<br/>dibulare</i> | Ichneumonidae | Hyperpa-<br>rasitoide             | Apocrita         | ?                 | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | n           | 8.655             | 3.150                  | 1              | 1 female in 2A-<br>pril                           |
| <i>Basalys abrupta</i>               | Diapriidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | 2                     | Imago       | Idio-<br>biont  | n           | 0.845             | 0.066                  | 8              | 2 Gen, 1July,<br>2September                       |
| <i>Basalys ciliaris</i>              | Diapriidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | n           | 0.757             | 0.039                  | 1              | 1 female in<br>2September                         |
| <i>Basalys longipennis</i>           | Diapriidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | n           | 0.574             | 0.040                  | 2              | 2 females in<br>1,2July                           |
| <i>Basalys nr. cymoc-<br/>les</i>    | Diapriidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | 2                     | ?           | Idio-<br>biont  | n           | 0.204             | 0.006                  | 108            | 2 Gen, 1August,<br>1September                     |
| <i>Basalys parva</i>                 | Diapriidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | 3                     | Larve       | Idio-<br>biont  | a           | 0.033             | 0.006                  | 15             | Probably 2 Gen<br>in 1July, 1Se-<br>ptember       |
| <i>Basalys tripartita</i>            | Diapriidae    | Saprophage                        | Diptera          | Boden             | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | n           | 0.649             | 0.032                  | 3              | 1 male, 2 fema-<br>les in 1Septe-<br>mber         |
| <i>Belyta depressa</i>               | Diapriidae    | Myce-<br>tophage                  | Diptera          | Boden             | 2                     | ?           | Koino-<br>biont | n           | 3.289             | 0.287                  | 132            | 2 (3?) Gen, 1J-<br>uly, 1Septe-<br>mber, 1October |
| <i>Blacus ambulans</i>               | Braconidae    | ?                                 | Coleopte-        | ?                 | 2                     | Imago       | Koino-<br>biont | n           | 0.666             | 0.083                  | 19             | 2 Gen, 1May,                                      |
| <i>Blacus exilis</i>                 | Braconidae    | ?                                 | Coleopte-        | ?                 | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | n           | ?                 | 0.055                  | 1              | 1 female in                                       |

| Artname                         | Familie         | Wirtsgilde                 | Wirtstyp     | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                                  |
|---------------------------------|-----------------|----------------------------|--------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------|-------------------|-------------|---|
| <i>Blacus humilis</i>           | Braconidae      | Saprophage                 | Coleoptera   | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 1.651       | n           | 0.234             | 13          | Probably 2 Gen, 1 August, 1 October         |
| <i>Blacus ruficornis</i>        | Braconidae      | Prädatoren                 | Coleoptera   | Boden        | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 1.305       | n           | 0.183             | 35          | 2 Gen, 1 July, 1 September                  |
| <i>Brachygaster minuta</i>      | Brachygastridae | Eiparasitide               | Dermaptera   | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     |             | n           | 0.974             | 2           | 2 females in 2 July                         |
| <i>Callitula pyrrhogastra</i>   | Pteromalidae    | Minierer                   | Diptera      | Krautschicht | 2                     | Imago       | ?             | 0.016       | b           | 0.034             | 161         | Polyvoltine between 1 May and 1 October     |
| <i>Campoletis zonatus</i>       | Ichneumonidae   | exponierte Ektophagtophage | Lepidoptera  | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    |             | n           | 0.676             | 3           | 1 male in 1 August, 1 female in 1 September |
| <i>Camptoptera paveris</i>      | Mymaridae       | Eiparasitide               | ?            | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 0.030       | n           | 0.001             | 1           | 1 female in 1 October                       |
| <i>Centistes cuspidatus</i>     | Braconidae      | Prädatoren                 | Coleoptera   | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 1.456       | n           | 0.171             | 6           | 2 Gen, 1 June, 1 September                  |
| <i>Ceranisyus menes</i>         | Eulophidae      | Säfte-sauger               | Thysanoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             |             | n           | 0.006             | 1           | 1 female in 1 August                        |
| <i>Charitopes clausus</i>       | Ichneumonidae   | Prädatoren                 | Planipennia  | Krautschicht | 1                     | Larve       | Idiobiont     | 2.322       | n           | 0.415             | 3           | 3 females in 2 July                         |
| <i>Chasmodon apterus</i>        | Braconidae      | Minierer                   | Diptera      | Krautschicht | 1                     | ?           | Koinobiont    | 0.000       | fl          | 0.028             | 10          | Probably 1 Gen in 2 July                    |
| <i>Chelogyne ephippiger</i>     | Dryinidae       | Säfte-sauger               | Cicadina     | Krautschicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | 1.704       | n           | 0.325             | 18          | Probably 2 Gen, 1 July, 2 August            |
| <i>Chlorocyclus longiscapus</i> | Pteromalidae    | Minierer                   | ?            | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 0.874       | n           | 0.103             | 1           | 1 female in 1 July                          |
| <i>Chorebus ?stiffer</i>        | Braconidae      | Minierer                   | Diptera      | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    |             | n           | 0.107             | 2           | 2 females in 1 July                         |
| <i>Chorebus leptogaster</i>     | Braconidae      | Minierer                   | Diptera      | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    |             | n           | 0.110             | 1           | 1 female in 1 July                          |

| Artname                               | Familie       | Wirtsgilde                        | Wirtstyp         | Stratum           | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp   | Flügel-<br>fläche | Flügel-<br>größe | Trocken-<br>masse<br>[mg] | Summe<br>Tiere | Phänologie                                |
|---------------------------------------|---------------|-----------------------------------|------------------|-------------------|-----------------------|-------------|-----------------|-------------------|------------------|---------------------------|----------------|---|
| <i>Chorebus nerissa</i>               | Braconidae    | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | 2                     | Larve       | Koino-<br>biont | 1.665             | n                | 0.143                     | 3              | Probably 2 Gen,<br>2May, 2 July           |
| <i>Chorebus petiolatus</i>            | Braconidae    | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | ?                     | Larve       | Koino-<br>biont | 4.394             | n                | 0.987                     | 3              | 3 females in<br>2May                      |
| <i>Chorebus senilis</i>               | Braconidae    | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | 2                     | Larve       | Koino-<br>biont | 1.529             | n                | 0.172                     | 9              | 2 Gen, 2May,<br>1August                   |
| <i>Cirrospilus vittatus</i>           | Eulophidae    | Minierer                          | Lepidop-<br>tera | Kraut-<br>schicht | 2                     | Larve       | Idio-<br>biont  | 0.354             | n                | 0.020                     | 1              | 1 female in<br>1May                       |
| <i>Coelichneumon<br/>desinatorius</i> | Ichneumonidae | exponierte<br>Ektophy-<br>tophage | Lepidop-<br>tera | Boden             | 2                     | ?           | Idio-<br>biont  | 16.770            | n                | 13.553                    | 23             | 2 Gen, 2July,<br>1October                 |
| <i>Coelinus gracilis</i>              | Braconidae    | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | 2                     | Larve       | Koino-<br>biont | 1.997             | n                | 0.397                     | 16             | Probably 2 Gen,<br>1July, 1Septe-<br>mber |
| <i>Cremnoides atrica-<br/>pillus</i>  | Ichneumonidae | ?                                 | ?                | ?                 | ?                     | ?           | ?               | ?                 | n                | 0.029                     | 1              | 1 female in<br>2September                 |
| <i>Cryptopimpla erra-<br/>bunda</i>   | Ichneumonidae | exponierte<br>Ektophy-<br>tophage | Lepidop-<br>tera | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | ?               | 5.992             | n                | 3.072                     | 1              | 1 female in<br>2May                       |
| <i>Cyclolabus nigricol-<br/>lis</i>   | Ichneumonidae | exponierte<br>Ektophy-<br>tophage | Lepidop-<br>tera | ?                 | ?                     | ?           | ?               | ?                 | n                | ?                         | 1              | 1 female in<br>2May                       |
| <i>Cymodusa leucoce-<br/>ra</i>       | Ichneumonidae | ?                                 | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | ?                 | n                | 1.163                     | 1              | 1 female in<br>2October                   |
| <i>Cyrtogaster vulgaris</i>           | Pteromalidae  | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | 1                     | Imago       | Idio-<br>biont  | 0.595             | n                | 0.086                     | 8              | 1 Gen in 1July                            |
| <i>Dacnusa ?dryas</i>                 | Braconidae    | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | 1.165             | n                | 0.074                     | 1              | 1 female in<br>1October                   |
| <i>Dacnusa faroeensis</i>             | Braconidae    | Minierer                          | Diptera          | Kraut-<br>schicht | ?                     | Larve       | Koino-<br>biont | 0.999             | n                | 0.084                     | 1              | 1 female in                               |

| Artname                         | Familie       | Wirtsgilde                | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                                |
|---------------------------------|---------------|---------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|---|
| <i>Dapsilarthra rudiventris</i> | Braconidae    | Minierer                  | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.124             | 1           | 1 female in 2June                         |
| <i>Dendrocerus ? laticeps</i>   | Megaspilidae  | Hyperparasitoid           | Apocrita    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Idiobiont     | n           | 0.022             | 1           | 1 female in 2September                    |
| <i>Dendrocerus dubiosus</i>     | Megaspilidae  | Hyperparasitoid           | Apocrita    | Krautschicht | 2                     | Larve       | Idiobiont     | n           | 0.060             | 1           | 1 female in 1September                    |
| <i>Dendrocerus halidayi</i>     | Megaspilidae  | Prädatoren                | Planipennia | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.040             | 1           | 1 female in 1August                       |
| <i>Dibrachys boarmiae</i>       | Pteromalidae  | Hyperparasitoid           | Apocrita    | Krautschicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.255             | 1           | 1 female in 2July                         |
| <i>Dibrachys cavus</i>          | Pteromalidae  | Hyperparasitoid           | Apocrita    | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.076             | 5           | 2 Gen, 1July, 1October                    |
| <i>Dicaelotus pictus</i>        | Ichneumonidae | nichtzuordnende Ektophy-  | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | ?             | n           | 0.679             | 1           | 1 female in 1May                          |
| <i>Dichrogaster aestivalis</i>  | Ichneumonidae | Prädatoren                | Planipennia | Krautschicht | 2                     | Larve       | Idiobiont     | n           | 0.468             | 2           | 2 females in 1June                        |
| <i>Diglyphus crassine-rvis</i>  | Eulophidae    | Minierer                  | Diptera     | Krautschicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.027             | 1           | 1 female in 1May                          |
| <i>Diphys palliatorius</i>      | Ichneumonidae | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | 1                     | Imago       | Koinobiont    | n           | 16.063            | 1           | 1 female in 1August                       |
| <i>Diplazon laetatorius</i>     | Ichneumonidae | Prädatoren                | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Imago       | Koinobiont    | n           | 1.553             | 2           | 1 female in 2July, 1 female in 1September |
| <i>Disorygma depile</i>         | Eucoilidae    | Minierer                  | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.055             | 1           | 1 female in 1June                         |
| <i>Epitomus infuscatus</i>      | Ichneumonidae | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.308             | 4           | 1 female in 1May, 2 females in 1September |
| <i>Ethelurgus sodalis</i>       | Ichneumonidae | Prädatoren                | Diptera     | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 1.772             | 2           | 2 females in 1August                      |

| Artname                        | Familie        | Wirtsgilde       | Wirtstyp   | Stratum           | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügel-<br>fläche | Flügel-<br>größe | Trocken-<br>masse<br>[mg] | Summe<br>Tiere | Phänologie   |
|--------------------------------|----------------|------------------|------------|-------------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------------|------------------|---------------------------|----------------|--|
| <i>Eurytoma collaris</i>       | Eurytomidae    | Minierer         | Apocrita   | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | ?             | 0.676             | n                | 0.083                     | 1              | 1 female in 2July  |
| <i>Eustochus atripennis</i>    | Mymaridae      | Eiparasitoide    | Coleoptera | Boden             | 2                     | ?           | Idiobiont     | 0.281             | n                | 0.011                     | 1              | 1 female in 2June  |
| <i>Exallonyx brevicornis</i>   | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 1                     | Imago       | Koinobiont    | 1.758             | n                | 0.287                     | 2              | 2 females in 2December   |
| <i>Exallonyx confusus</i>      | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 0.832             | n                | 0.114                     | 2              | 2 females in 2December   |
| <i>Exallonyx ligatus</i>       | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 1                     | Imago       | Koinobiont    | 1.139             | n                | 0.266                     | 11             | 1 Gen in 1July   |
| <i>Exallonyx longicornis</i>   | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 1                     | Imago       | Koinobiont    | 2.796             | n                | 0.482                     | 4              | 4 females in 2April  |
| <i>Exallonyx microcerus</i>    | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 1.049             | n                | 0.139                     | 3              | 2 Gen, 2July, 1September<br>1 female in 1October, 1 female in 1November, 1 female in 2December |
| <i>Exallonyx minor</i>         | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 0.639             | n                | 0.047                     | 3              | 1 Gen in 2August   |
| <i>Exallonyx nixonii</i>       | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 1                     | Imago       | Koinobiont    | 1.528             | n                | 0.205                     | 7              | 1 female in 2July  |
| <i>Exallonyx pallidistigma</i> | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | ?                     | Imago       | Koinobiont    | 2.330             | n                | 0.331                     | 1              | At least 1 Gen in 1July  |
| <i>Exallonyx quadri-ceps</i>   | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 3.036             | n                | 0.625                     | 7              | 2 Gen, 1June, 1September   |
| <i>Exallonyx subserratus</i>   | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 1.092             | n                | 0.126                     | 3              | 1 female in 1A-  |
| <i>Exallonyx trichomus</i>     | Proctotrupidae | Prädatoren       | Coleoptera | Boden             | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 1.618             | n                | 0.205                     | 1              | 1 female in 1A-  |
| <i>Formica rufa</i>            | Formicidae     | * Sozial         | Sozial     | Boden             | 1                     | Imago       | *             |                   |                  |                           | 5              |  |
| <i>Gelis brassicae</i>         | Ichneumonidae  | Hyperparasitoide | Apocrita   | Boden             | 2                     | ?           | Idiobiont     | 1.061             | n                | 0.147                     | 2              | 2 Gen, 1July, 1October   |

| Artname                          | Familie         | Wirtsgilde                | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                              |
|----------------------------------|-----------------|---------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|---|
| <i>Hemiptarsenus fulvicollis</i> | Eulophidae      | Minierer                  | ?           | Krautschicht | 2                     | Larve       | Idio-biont    | b           | 0.015             | 37          | Polyvoltine between 2April and 1October |
| <i>Heterischnus truncator</i>    | Ichneumonidae   | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | ?             | n           | 1.660             | 1           | 1 female in 1November                   |
| <i>Homotherus locutor</i>        | Ichneumonidae   | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | ?             | n           | 12.779            | 1           | 1 female in 1October                    |
| <i>Hoplismenus albifrons</i>     | Ichneumonidae   | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | n           | 3.815             | 1           | 1 female in 1October                    |
| <i>Hormius similis</i>           | Braconidae      | Minierer                  | Lepidoptera | Krautschicht | 2                     | ?           | ?             | n           | 0.091             | 6           | 2 Gen, 2June, 1October                  |
| <i>Idiolispa analis</i>          | Ichneumonidae   | ?                         | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | n           | 3.100             | 1           | 1 female in 1July                       |
| <i>Iphitrachelus lar</i>         | Platygasteridae | ?                         | ?           | ?            | ?                     | ?           | Koino-biont   | n           | 0.008             | 1           | 1 female in 2June                       |
| <i>Ismarus rugulosus</i>         | Diapriidae      | Hyperparasitoid           | Apocrita    | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | n           | 0.220             | 1           | 1 female in 1July                       |
| <i>Kleidotoma psiloides</i>      | Eucoilidae      | Saprophage                | Diptera     | Boden        | 2                     | Imago       | Koino-biont   | n           | 0.022             | 25          | 2 Gen, 1July, 1September                |
| <i>Lagynodes pallidus</i>        | Megaspilidae    | ?                         | ?           | Boden        | 3                     | Imago       | ?             | fl          | 0.012             | 32          | 2 or 3 Gen, 2May, 1July, 1September     |
| <i>Lasius flavus</i>             | Formicidae      | *                         | Sozial      | Boden        | 1                     | Imago       | *             |             |                   | 82          |   |
| <i>Lasius niger</i>              | Formicidae      | *                         | Sozial      | Boden        | 1                     | Imago       | *             |             |                   | 137         |   |
| <i>Leptacis tipulae</i>          | Platygasteridae | Gallbild-                 | Diptera     | Kraut-       | ?                     | Larve       | Koino-        | n           | 0.018             | 6           | 1 Gen in 2July                          |

| Artname                         | Familie        | Wirtsgilde                     | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                                |
|---------------------------------|----------------|--------------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|---|
| <i>Litus cynipseus</i>          | Myrmariidae    | Eiparasitoid                   | Coleoptera  | Boden        | 2                     | Imago       | Idiobiont     | 0.016       | 0.005             | 79          | Polyvoltine between 1May and 2October     |
| <i>Macrocentrus infirmans</i>   | Braconidae     | exponierte Ektophytophage      | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1.748       | 0.279             | 2           | 1 female 1August, 1 female                |
| <i>Macrocentrus linearis</i>    | Braconidae     | exponierte Ektophytophage      | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.373             | 1           | 1 female in 1August                       |
| <i>Macroglenes bovecki</i>      | Pteromalidae   | Gallbildner                    | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 0.375       | 0.034             | 1           | 1 female in 1September                    |
| <i>Macroglenes chalybea</i>     | Pteromalidae   | Gallbildner                    | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 0.376       | 0.037             | 1           | 1 female in 2September                    |
| <i>Macroglenes penetrans</i>    | Pteromalidae   | Gallbildner                    | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.067             | 1           | 1 male in 1June                           |
| <i>Macroneura vesicularis</i>   | Eupelmidae     | Hyperparasitoid                | Apocrita    | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 0.022       | 0.010             | 1           | 1 female in 1July                         |
| <i>Macrophya quadrimaculata</i> | Tenthredinidae | *                              | phytophag   | Krautschicht | 1                     | ?           | *             | n           | 5.838             | 3           | 1 Gen in 1May                             |
| <i>Mastrus deminuens</i>        | Ichneumonidae  | Hyperparasitoid                | Apocrita    | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | 3.845       | 0.969             | 2           | 2 Gen, 1July, 1September                  |
| <i>Meraporus graminicola</i>    | Pteromalidae   | Minierer                       | Diptera     | Krautschicht | 2                     | ?           | ?             | 0.010       | 0.033             | 19          | 2 Gen, 2July, 2September                  |
| <i>Merostenus excavatus</i>     | Eupelmidae     | nichtzuordnende Ektophytophage | Coleoptera  | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 0.427       | 0.035             | 3           | 3 males in 2May                           |
| <i>Mesochorus thoricus</i>      | Ichneumonidae  | Hyperparasitoid                | Apocrita    | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.866             | 2           | 1 male in 1August, 1 female in 1September |
| <i>Mesochorus vitticollis</i>   | Ichneumonidae  | Hyperparasitoid                | Apocrita    | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.866             | 2           | 2 males in 1September                     |

| Artname                       | Familie       | Wirtsgilde                     | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie   |
|-------------------------------|---------------|--------------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|--|
| <i>Microgaster ?tibialis</i>  | Braconidae    | verborgene Ektophy-            | Lepidoptera | Krautschicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.422             | 2           | 2 Gen, 1June, 1August  |
| <i>Microplitis calcaratus</i> | Braconidae    | nichtzuordnende Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.580             | 4           | 2 females in 1August, 1 female in 1September, 1 female in 1October |
| <i>Microplitis mediator</i>   | Braconidae    | exponierte Ektophytophage      | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.622             | 2           | 2 females in 1,2September  |
| <i>Miscogaster maculata</i>   | Pteromalidae  | Minierer                       | Diptera     | Krautschicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.042             | 14          | 2 Gen, 1June, 1July  |
| <i>Mymar pulchellum</i>       | Mymaridae     | Eiparasitoide                  | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.006             | 2           | 2 females in 1June   |
| <i>Myrmica rubra</i>          | Formicidae    | *                              | Sozial      | Boden        | 1                     | Imago       | *             |             |                   | 390         |  |
| <i>Myrmica ruginodis</i>      | Formicidae    | *                              | Sozial      | Boden        | 1                     | Imago       | *             |             |                   | 1           |  |
| <i>Necremnus ?folia</i>       | Eulophidae    | Minierer                       | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.050             | 1           | 2 females in 1July   |
| <i>Olesicampe patellana</i>   | Ichneumonidae | ?                              | Symphyla    | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 1.339             | 1           | 1 female in 1July  |
| <i>Olesicampe subcallosa</i>  | Ichneumonidae | nichtzuordnende Ektophy-       | Symphyla    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 1.148             | 1           | 1 female in 2May   |
| <i>Ooctonus hemipterus</i>    | Mymaridae     | Eiparasitoide                  | Cicadina    | Krautschicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.011             | 21          | 2 Gen, 2June, 2September   |
| <i>Ooctonus vulgatus</i>      | Mymaridae     | Eiparasitoide                  | Cicadina    | Krautschicht | 2                     | Imago       | Idiobiont     | n           | 0.011             | 97          | Polyvoltine between 1May and 1October                              |

| Artname                      | Familie        | Wirtsgilde                | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                                 |
|------------------------------|----------------|---------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|--|
| <i>Opius pallipes</i>        | Braconidae     | Minierer                  | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.053             | 1           | 1 female in 2May                           |
| <i>Oxybelus uniglumis</i>    | Sphecidae      | *                         | Nestbauer   | Boden        | ?                     | ?           | *             | n           |                   | 1           | 1 female in 2June                          |
| <i>Oxylabis thomsoni</i>     | Diapriidae     | Mycetophage               | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1.124       | 0.280             | 2           | 2 females in 2July                         |
| <i>Pachyprotasis rapae</i>   | Tenthredinidae | *                         | phytophag   | Krautschicht | 1                     | Larve       | *             | n           | 4.441             | 9           | 1 Gen in 1May                              |
| <i>Panstenon oxylus</i>      | Pteromalidae   | Eiparasitoide             | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 0.585       | 0.040             | 3           | 1 male in 1September, 1 female in 1October |
| <i>Pantoclis ?ruralis</i>    | Diapriidae     | Mycetophage               | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1.423       | 0.159             | 1           | 1 female in 1August                        |
| <i>Pantoclis leviventris</i> | Diapriidae     | Mycetophage               | Diptera     | Boden        | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 0.999       | 0.126             | 7           | 2 Gen, 2July, 1September                   |
| <i>Pentapleura pumilio</i>   | Braconidae     | Saprophage                | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 0.855       | 0.062             | 4           | 1 female in 2June, 3 females in 2July      |
| <i>Peristenus ortholyti</i>  | Braconidae     | Prädatoren                | Heteroptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 0.989       | 0.115             | 1           | 1 female in 2May                           |
| <i>Phaneroserphus calcar</i> | Proctotrupidae | Prädatoren                | Coleoptera  | Boden        | 2                     | Imago       | Koinobiont    | 1.611       | 0.588             | 18          | 2 Gen, 1July, 1October                     |
| <i>Phrudus devectivus</i>    | Ichneumonidae  | ?                         | Coleoptera  | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.179             | 1           | 1 female in 1June                          |
| <i>Phygadeuon ? trichops</i> | Ichneumonidae  | ?                         | Diptera     | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | 2.330       | 0.601             | 23          | 2 Gen, 1May, 1July                         |
| <i>Pimpla instigator</i>     | Ichneumonidae  | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           |                   | 1           | 1 female in 1October                       |
| <i>Pimpla melanacrias</i>    | Ichneumonidae  | exponierte Ektophytophage | Lepidoptera | Boden        | 2                     | ?           | Idiobiont     | 16.479      | 7.694             | 9           | 2 Gen, 2July, 1October                     |

| Artname                         | Familie        | Wirtsgilde          | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                   |
|---------------------------------|----------------|---------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|------------------------------|
| <i>Platylabus iridipennis</i>   | Ichneumonidae  | exponierte Ektophag | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | ?             | n           | 1.423             | 1           | 1 female in 2July            |
| <i>Polyaulon paradoxus</i>      | Ichneumonidae  | Prädatoren          | Araneida    | Boden        | 2                     | ?           | Idiobiont     | fl          | 0.161             | 9           | 2 Gen, 2May, 2July           |
| <i>Polynema fumipenne</i>       | Mymaridae      | Eiparasitoide       | Cicadina    | Krautschicht | 2                     | Larve       | Idiobiont     | n           | 0.012             | 62          | 2 Gen, 1July, 1September     |
| <i>Praon volucre</i>            | Braconidae     | Säftesauger         | Aphidina    | Krautschicht | 1                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.066             | 37          | 1 Gen in 1July               |
| <i>Priocnemis femoralis</i>     | Pompilidae     | *                   | Nestbauer   | Boden        | 1                     | ?           | *             | n           |                   | 16          | 1 Gen in 1July               |
| <i>Priocnemis perturbator</i>   | Pompilidae     | *                   | Nestbauer   | Boden        | 1                     | ?           | *             | n           |                   | 5           | 1 Gen in 1June               |
| <i>Pristiphora ? monogyniae</i> | Tenthredinidae | *                   | phytophag   | Krautschicht | 1                     | Larve       | *             | n           | 0.349             | 1           | 1 female in 2May             |
| <i>Probles neoversutus</i>      | Ichneumonidae  | ?                   | Coleoptera  | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           |                   | 1           | 1 female in 2September       |
| <i>Psilocera ?obscura</i>       | Pteromalidae   | ?                   | Coleoptera  | Boden        | ?                     | ?           | ?             | n           | 0.410             | 16          | At least 1 Gen in 1September |
| <i>Pycnocryptus director</i>    | Ichneumonidae  | exponierte Ektophag | Lepidoptera | Krautschicht | 1                     | Larve       | Idiobiont     | n           | 2.690             | 1           | 1 female in 2July            |
| <i>Rhogogaster viridis</i>      | Tenthredinidae | *                   | phytophag   | Krautschicht | ?                     | ?           | *             | n           | 4.902             | 11          | 1 Gen in 2May                |
| <i>Rhoptromeris euceura</i>     | Eucoilidae     | Minierer            | Diptera     | Krautschicht | 2                     | Imago       | Koinobiont    | n           | 0.048             | 17          | 2 Gen, 2June, 2July          |
| <i>Rhynchospilus apertus</i>    | Diapriidae     | Mycetophag          | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.041             | 6           | 2 Gen, 2June, 2July          |
| <i>Scelio vulgaris</i>          | Scelionidae    | Eiparasitoide       | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.262             | 1           | 1 male in 1September         |
| <i>Semiotellus mundus</i>       | Pteromalidae   | ?                   | ?           | ?            | 2                     | ?           | ?             | n           | 0.078             | 3           | 2 Gen, 2June, 1September     |

| Artname                         | Familie         | Wirtsgilde                      | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Trockenmasse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                                     |
|---------------------------------|-----------------|---------------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|--|
| <i>Sphegigaster flavicornis</i> | Pteromalidae    | Minierer                        | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 1.033       | 0.133             | 4           | 2 females 1 July, 1 male 2 July                |
| <i>Spilomena troglodytes</i>    | Sphecidae       | * Nestbauer                     | Boden       | Boden        | ?                     | ?           | *             | n           |                   | 1           | 1 female in 1 September                        |
| <i>Stenodontus marginellus</i>  | Ichneumonidae   | nichtzuordnende Ektophagtophage | Lepidoptera | ?            | ?                     | ?           | ?             | n           | 0.846             | 1           | 1 female in 1 August                           |
| <i>Stenomalina ?dives</i>       | Pteromalidae    | Minierer                        | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | n           | 0.369             | 2           | 1 female in 2 July, 1 female in 2 August       |
| <i>Stenomalina muscarum</i>     | Pteromalidae    | Minierer                        | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | n           | 0.067             | 6           | 5 females in 1 August, 1 female in 2 September |
| <i>Stilbobs abdominalis</i>     | Ichneumonidae   | Minierer                        | Lepidoptera | Krautschicht | 1                     | Larve       | ?             | n           | 1.590             | 1           | 1 female in 1 August                           |
| <i>Stilpnus blandus</i>         | Ichneumonidae   | Saprophage                      | Diptera     | Boden        | ?                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.325             | 4           | 2 Gen, 1 July, 1 September                     |
| <i>Sussaba cognata</i>          | Ichneumonidae   | Prädatoren                      | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.645             | 1           | 1 male in 1 May                                |
| <i>Sussaba flavipes</i>         | Ichneumonidae   | Prädatoren                      | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | 0.609             | 7           | 1 Gen in 2 May                                 |
| <i>Sympiesis sandani</i>        | Eulophidae      | Minierer                        | Lepidoptera | Krautschicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.165             | 11          | 2 Gen, 1 July, 1 August                        |
| <i>Synacra brachialis</i>       | Diapriidae      | Mycetophage                     | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.028             | 32          | Probably 2 Gen, 1 June, 2 July                 |
| <i>Synopeas decurvatus</i>      | Platygasteridae | Gallbildner                     | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.031             | 3           | 1 male in 1 July, 1 female in 2 July           |
| <i>Tetramesa flavicollis</i>    | Eurytomidae     | * phytophag                     | phytophag   | Krautschicht | ?                     | Larve       | *             | n           | 0.130             | 30          | 2 Gen, 1 June, 1 August                        |
| <i>Theroscopus hemipterus</i>   | Ichneumonidae   | Hyperparasitoid                 | Apocrita    | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.446             | 5           | 2 Gen, 1 August, 1 October                     |
| <i>Tretoserphus laricis</i>     | Proctotrupidae  | ?                               | ?           | ?            | ?                     | Imago       | Koinobiont    | n           | 0.496             | 1           | 1 female in 2 September                        |

| Artname                          | Familie         | Wirtsgilde          | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Flügelgröße | Flügel-<br>fläche | Flügelgröße | Trocken-<br>masse [mg] | Summe Tiere | Phänologie                            |
|----------------------------------|-----------------|---------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|-------------|-------------------|-------------|------------------------|-------------|---------------------------------------|
| <i>Trichacis pisis</i>           | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.599             | n           | 0.054                  | 4           | 2 males in 1June                      |
| <i>Trichomalopsis hemipterus</i> | Pteromalidae    | Minierer            | Diptera     | Krautschicht | 2                     | ?           | ?             | n           | 0.526             | n           | 0.072                  | 21          | 2 or 3 Gen between 1July and 1October |
| <i>Trichopria ?alifera</i>       | Diapriidae      | Saprophage          | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.174             | n           | 0.008                  | 1           | 1 female in 1July                     |
| <i>Trichopria ?melanopa</i>      | Diapriidae      | Saprophage          | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 1.442             | n           | 0.130                  | 1           | 1 female in 2July                     |
| <i>Trichopria aequata</i>        | Diapriidae      | Saprophage          | Diptera     | Boden        | 1                     | Imago       | Idiobiont     | n           | 0.427             | n           | 0.023                  | 20          | 1 Gen in 1September                   |
| <i>Trichopria alienus</i>        | Diapriidae      | Saprophage          | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 0.275             | n           | 0.057                  | 1           | 1 female in 1May                      |
| <i>Trichopria minor</i>          | Diapriidae      | Saprophage          | Diptera     | Boden        | ?                     | Imago       | Idiobiont     | n           | 0.251             | n           | 0.014                  | 5           | At least 1 Gen in 1July               |
| <i>Trichopria verticillata</i>   | Diapriidae      | Saprophage          | Diptera     | Boden        | 1                     | Imago       | Idiobiont     | n           | 0.689             | n           | 0.041                  | 8           | 1 Gen in 1October                     |
| <i>Trioxys pallidus</i>          | Braconidae      | Säftesauger         | Aphidina    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Idiobiont     | n           | 0.250             | n           | 0.012                  | 22          | 1 Gen in 1August                      |
| <i>Tromatobia ovivora</i>        | Ichneumonidae   | Eiparasitoid        | Araneida    | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | 1.722             | n           | 1.722                  | 3           | 3 females in 1November                |
| <i>Vulgichneumon suavis</i>      | Ichneumonidae   | exponierte Ektophag | Lepidoptera | Boden        | 2                     | ?           | ?             | n           | ?                 | n           | 1.476                  | 15          | Probably 2 Gen, 2July, 2September     |
| <i>Woldstedtius biguttatus</i>   | Ichneumonidae   | Prädatoren          | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | n           | ?                 | n           | 0.722                  | 2           | 1 male in 1May                        |
| <i>Zaglyptus varipes</i>         | Ichneumonidae   | Eiparasitoid        | Araneida    | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | n           | ?                 | n           | 0.942                  | 1           | 1 female in 1September                |
| <i>Zygota ?fossulata</i>         | Diapriidae      | Myceophag           | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | n           | 1.180             | n           | 0.152                  | 2           | 1 male in 1July                       |
| <i>Zygota soluta</i>             | Diapriidae      | Myceophag           | Diptera     | Boden        | 2                     | Larve       | Koinobiont    | n           | 0.979             | n           | 0.144                  | 1           | 1 female in 2June                     |

Anhang B: Liste aller nichtdeterminierten Arten des Drakenberges mit ihren wichtigen ökologischen Merkmalen.

| Artnamen       | Familie         | Wirtsgilde                 | Wirtstyp    | Stratum       | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelgröße | Flügeligkeit |
|----------------|-----------------|----------------------------|-------------|---------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|-------------|--------------|
| Aclista TD1    | Diapriidae      | Mycetophage                | Diptera     | Boden         | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.057             | 0.215       | n            |
| Aclitus TD1    | Braconidae      | Säfte-sauger               | Aphidina    | Kraut-schicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 2            | 0.115             | 0.932       | n            |
| Aleiodes TD1   | Braconidae      | exponier-te Ektophytophage | Lepidoptera | Kraut-schicht | 2                     | Imago       | Idiobiont     | 15           | 0.728             | 2.796       | n            |
| Allotropa TD1  | Platygasteridae | Säfte-sauger               | Coccina     | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 11           | 0.006             | 0.124       | n            |
| Alloxysta TD1  | Charipidae      | Hyperparasitoide           | Apocrita    | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | 36           | 0.024             | 0.395       | n            |
| Alloxysta TD2  | Charipidae      | Hyperparasitoide           | Apocrita    | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | 17           | 0.049             | 0.599       | n            |
| Alloxysta TD3  | Charipidae      | Hyperparasitoide           | Apocrita    | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.010             | 0.227       | n            |
| Alysiini TD1   | Braconidae      | ?                          | Diptera     | ?             | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.017             |             | n            |
| Amblyaspis TD1 | Platygasteridae | Gallbild-ner               | Diptera     | Kraut-schicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 39           | 0.021             | 0.433       | n            |
| Amblyaspis TD2 | Platygasteridae | Gallbild-ner               | Diptera     | Kraut-schicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 10           | 0.019             | 0.330       | n            |
| Amblyaspis TD3 | Platygasteridae | Gallbild-ner               | Diptera     | Kraut-schicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 2            | 0.052             |             | n            |
| Anagrus TD1    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Cicadina    | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 126          | 0.011             | 0.041       | a            |
| Anagrus TD2    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Cicadina    | Kraut-schicht | 2                     | Larve       | Idiobiont     | 125          | 0.008             | 0.047       | a            |
| Anagrus TD3    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Cicadina    | Kraut-schicht | ?                     | Larve       | Idiobiont     | 65           | 0.006             | 0.036       | a            |
| Anaphes TD1    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 12           | 0.002             | 0.048       | n            |
| Anaphes TD2    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 96           | 0.010             | 0.102       | n            |
| Anaphes TD3    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 3            | 0.002             | 0.049       | n            |
| Anaphes TD4    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 11           | 0.005             | 0.058       | n            |
| Anaphes TD5    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 6            | 0.009             | 0.047       | a            |
| Anaphes TD6    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 19           | 0.023             | 0.158       | n            |
| Anaphes TD7    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 5            | 0.019             | 0.131       | n            |
| Anaphes TD8    | Mymaridae       | Eiparasi-toide             | Coleoptera  | ?             | ?                     | ?           | Idiobiont     | 14           | 0.005             |             | n            |
| andrena TD1    | Andrenidae      | Phytophag                  |             |               |                       |             |               | 1            |                   |             | n            |
| andrena TD2    | Andrenidae      | Phytophag                  |             |               |                       |             |               | 1            |                   |             | n            |

| Artnamen         | Familie         | Wirtsgilde                  | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|------------------|-----------------|-----------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Aneurhynchus TD1 | Diapriidae      | Saprophage                  | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.269             | 1.966        | n            |
| Anopedias TD1    | Platygasteridae | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.026             | 0.175        | n            |
| Anteon TD1       | Dryinidae       | Säftesauger                 | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | #ARG!             |              | n            |
| Anteris TD1      | Scelionidae     | Eiparasitoide               | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.022             |              | n            |
| Apanteles TD1    | Braconidae      | <sup>n</sup> Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 24           | 0.427             | 2.237        | n            |
| Apanteles TD2    | Braconidae      | <sup>n</sup> Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 20           | 0.148             | 0.999        | n            |
| Aphanogmus TD1   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 2            | 0.026             | 0.073        | b            |
| Aphanogmus TD10  | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 3            | 0.004             | 0.080        | n            |
| Aphanogmus TD11  | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 2            | 0.009             |              | n            |
| Aphanogmus TD12  | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.002             |              | n            |
| Aphanogmus TD14  | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | 2                     | ?           | ?             | 2            | 0.006             |              | n            |
| Aphanogmus TD2   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | 2                     | ?           | ?             | 11           | 0.010             | 0.125        | n            |
| Aphanogmus TD3   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | 2                     | ?           | ?             | 6            | 0.010             | 0.105        | n            |
| Aphanogmus TD4   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 33           | 0.012             | 0.109        | n            |
| Aphanogmus TD5   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.018             | 0.100        | n            |
| Aphanogmus TD6   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 2            | 0.004             | 0.003        | a            |
| Aphanogmus TD7   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | 2                     | ?           | ?             | 20           | 0.004             | 0.061        | n            |
| Aphanogmus TD8   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 7            | 0.008             | 0.121        | n            |
| Aphanogmus TD9   | Ceraphronidae   | ?                           | ?           | ?            | 2                     | ?           | ?             | 2            | 0.011             |              | n            |
| Aphelinus TD1    | Aphelinidae     | Säftesauger                 | Aphidina    | Krautschicht | 2                     | ?           | Koinobiont    | 5            | 0.006             | 0.064        | n            |
| Aphytis TD1      | Aphelinidae     | Säftesauger                 | Coccina     | Krautschicht | 2                     | ?           | ?             | 69           | 0.015             | 0.120        | n            |
| Aphytis TD2      | Aphelinidae     | Säftesauger                 | Coccina     | Krautschicht | 2                     | ?           | ?             | 3            | 0.007             | 0.048        | a            |
| Arthrolytus TD1  | Pteromalidae    | Minierer                    | ?           | Krautschicht | 2                     | ?           | ?             | 251          | 0.026             | 0.437        | n            |
| Arthrolytus TD2  | Pteromalidae    | Minierer                    | ?           | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.170             | 1.298        | n            |

| Artname         | Familie       | Wirtsgilde    | Wirtstyp   | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|-----------------|---------------|---------------|------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Aspilota TD"2"  | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 13           | 0.045             | 1.398        | n            |
| Aspilota TD1    | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 4            | 0.043             |              | n            |
| Aspilota TD3    | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.016             |              | n            |
| Aspilota TD4    | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 4            | 0.016             |              | n            |
| Aspilota TD5    | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 69           | 0.022             |              | n            |
| Aspilota TD6    | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 4            | 0.051             |              | n            |
| Aspilota TD7    | Braconidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.032             |              | n            |
| Atractodes TD1  | Ichneumonidae | Saprophage    | Diptera    | Boden        | 1                     | Larve       | Koinobiont    | 3            | 0.409             | 3.264        | n            |
| Baeus TD1       | Scelionidae   | Eiparasitoide | Araneida   | Krautschicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 253          | 0.003             | 0.000        | fl           |
| Basalys TD2     | Diapriidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 4            | 0.068             | 0.096        | c            |
| Basalys TD4     | Diapriidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 2            | 0.003             | 0.012        | a            |
| Basalys TD5     | Diapriidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | Imago       | Idiobiont     | 2            | 0.052             | 1.161        | n            |
| Basalys TD7     | Diapriidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 6            | 0.020             |              | n            |
| Basalys TD8     | Diapriidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.239             |              | n            |
| Basalys TD9     | Diapriidae    | Saprophage    | Diptera    | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.026             |              | n            |
| Blacus TD1      | Braconidae    | ?             | Coleoptera | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.133             |              | n            |
| Blacus TD2      | Braconidae    | ?             | Coleoptera | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.087             |              | n            |
| Blastothrix TD1 | Encyrtidae    | Säftesauger   | Coccina    | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.018             | 0.290        | n            |
| Blastothrix TD2 | Encyrtidae    | Säftesauger   | Coccina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 19           | 0.046             |              | n            |
| Bracon TD1      | Braconidae    | ?             | ?          | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 11           | 0.148             | 1.011        | n            |
| Bracon TD3      | Braconidae    | ?             | ?          | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 3            | 0.664             |              | n            |
| Bracon TD4      | Braconidae    | ?             | ?          | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 3            | 0.106             |              | n            |
| Bracon TD5      | Braconidae    | ?             | ?          | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.217             |              | n            |
| Bracon TD6      | Braconidae    | ?             | ?          | ?            | ?                     | ?           | ?             | 6            | 0.589             |              | n            |
| Bracon TD7      | Braconidae    | ?             | ?          | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.180             |              | n            |

| Artname          | Familie       | Wirtsgilde    | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl<br>der<br>Genera-<br>tionen | Hiber-<br>nation | Para-<br>sitoid-<br>typ | Anzahl<br>Tiere | Trocken-<br>masse<br>[mg] | Flü-<br>gelflä-<br>che | Flü-<br>gellig-<br>keit |
|------------------|---------------|---------------|-------------|--------------|----------------------------------|------------------|-------------------------|-----------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|
| Bruchophagus TD1 | Eurytomidae   | Phytophag     |             |              |                                  |                  |                         | 1               | 0.000                     |                        | n                       |
| Ceraphron TD1    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 476             | 0.030                     | 0.262                  | n                       |
| Ceraphron TD10   | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 3               | 0.011                     | 0.120                  | n                       |
| Ceraphron TD11   | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 1               | 0.007                     |                        | n                       |
| Ceraphron TD2    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 10              | 0.019                     | 0.009                  | b                       |
| Ceraphron TD3    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 20              | 0.014                     | 0.007                  | b                       |
| Ceraphron TD4    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 4               | 0.015                     | 0.185                  | n                       |
| Ceraphron TD5    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 40              | 0.022                     | 0.169                  | n                       |
| Ceraphron TD6    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 6               | 0.011                     | 0.004                  | b                       |
| Ceraphron TD7    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 43              | 0.012                     | 0.003                  | b                       |
| Ceraphron TD8    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 36              | 0.030                     | 0.156                  | n                       |
| Ceraphron TD9    | Ceraphronidae | ?             | ?           | ?            | ?                                | ?                | ?                       | 3               | 0.169                     | 0.541                  | n                       |
| Chelogyne TD1    | Dryinidae     | Säftesauger   | Cicadina    | Krautschicht | ?                                | ?                | Koinobiont              | 1               | 0.441                     |                        | n                       |
| Chelonus TD1     | Braconidae    | ?             | Lepidoptera | Krautschicht | ?                                | ?                | Koinobiont              | 3               | 0.140                     | 0.832                  | n                       |
| Chlorocytus TD1  | Pteromalidae  | Minierer      | ?           | Krautschicht | ?                                | ?                | Koinobiont              | 1               | 0.154                     | 1.140                  | n                       |
| Chorebus TD1     | Braconidae    | Minierer      | Diptera     | Krautschicht | ?                                | Larve            | Koinobiont              | 2               | 0.132                     | 1.099                  | n                       |
| Chorebus TD2     | Braconidae    | Minierer      | Diptera     | Krautschicht | ?                                | Larve            | Koinobiont              | 1               | 0.043                     | 0.831                  | n                       |
| Chorebus TD3     | Braconidae    | Minierer      | Diptera     | Krautschicht | ?                                | Larve            | Koinobiont              | 3               | 0.071                     | 0.780                  | n                       |
| Chrysocharis TD1 | Eulophidae    | Minierer      | ?           | Krautschicht | 2                                | Larve            | ?                       | 2               | 0.042                     | 0.358                  | n                       |
| Cinetus TD1      | Diapriidae    | Mycetophage   | Diptera     | Boden        | ?                                | ?                | Koinobiont              | 1               | 0.164                     | 1.456                  | n                       |
| Cleonymus TD1    | Pteromalidae  | Xylophage     | Coleoptera  | Totholz      | ?                                | ?                | Idiobiont               | 3               | 0.032                     | 0.387                  | n                       |
| Cleruchus TD1    | Mymaridae     | Eiparasitoide | ?           | ?            | ?                                | ?                | Idiobiont               | 5               | 0.002                     | 0.000                  | fl                      |
| Conostigmus TD1  | Megaspilidae  | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 26              | 0.014                     | 0.005                  | b                       |
| Conostigmus TD10 | Megaspilidae  | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 32              | 0.019                     |                        | n                       |
| Conostigmus TD2  | Megaspilidae  | ?             | ?           | ?            | 2                                | ?                | ?                       | 12              | 0.027                     | 0.275                  | n                       |

| Artnamen         | Familie       | Wirtsgilde                | Wirtstyp | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelgröße | Flügeligkeit |
|------------------|---------------|---------------------------|----------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|-------------|--------------|
| Conostigmus TD3  | Megaspilidae  | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 10           | 0.037             | 0.007       | b            |
| Conostigmus TD4  | Megaspilidae  | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 5            | 0.062             | 0.451       | n            |
| Conostigmus TD5  | Megaspilidae  | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 4            | 0.047             | 0.375       | n            |
| Conostigmus TD6  | Megaspilidae  | ?                         | ?        | ?            | 2                     | ?           | ?             | 7            | 0.012             | 0.000       | fl           |
| Conostigmus TD7  | Megaspilidae  | ?                         | ?        | ?            | 2                     | ?           | ?             | 2            | 0.029             | 0.262       | n            |
| Conostigmus TD8  | Megaspilidae  | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.082             | 0.549       | n            |
| Cryptus TD1      | Ichneumonidae | exponierte Ektophytophage | ?        | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 2.469             |             | n            |
| Dacnusa TD1      | Braconidae    | Minierer                  | Diptera  | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 4            | 0.048             |             | n            |
| Dacnusa TD2      | Braconidae    | Minierer                  | Diptera  | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.063             |             | n            |
| Doliphoceras TD1 | Encyrtidae    | Säftesauger               | Coccinea | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 5            | 0.034             | 0.399       | n            |
| Dryinus TD1      | Dryinidae     | Säftesauger               | Cicadina | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.231             |             | n            |
| Encyrtidae TD1   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 3            | 0.035             | 0.416       | n            |
| Encyrtidae TD10  | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.070             |             | n            |
| Encyrtidae TD11  | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.010             |             | n            |
| Encyrtidae TD12  | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.007             |             | n            |
| Encyrtidae TD13  | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.023             |             | n            |
| Encyrtidae TD14  | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.024             |             | n            |
| Encyrtidae TD15  | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.028             |             | n            |
| Encyrtidae TD2   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 3            | 0.043             | 0.416       | n            |
| Encyrtidae TD4   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 5            | 0.038             | 0.416       | n            |
| Encyrtidae TD5   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 3            | 0.031             | 0.324       | n            |
| Encyrtidae TD6   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.031             |             | n            |
| Encyrtidae TD7   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 22           | 0.025             |             | n            |
| Encyrtidae TD8   | Encyrtidae    | ?                         | ?        | ?            | 2                     | ?           | ?             | 38           | 0.028             |             | n            |

| Artname            | Familie        | Wirtsgilde     | Wirtstyp | Stratum       | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|--------------------|----------------|----------------|----------|---------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Encyrtidae TD9     | Encyrtidae     | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | ?             | 16           | 0.003             |              | n            |
| Entomacis TD1      | Diapriidae     | Saprophage     | Diptera  | Boden         | ?                     | ?           | Idio-biont    | 2            | 0.026             |              | n            |
| Entomacis TD2      | Diapriidae     | Saprophage     | Diptera  | Boden         | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.025             |              | n            |
| Ephedrus TD1       | Braconidae     | Säfte-sauger   | Aphidina | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Idio-biont    | 4            | 0.041             | 0.728        | n            |
| Ephedrus TD2       | Braconidae     | Säfte-sauger   | Aphidina | Kraut-schicht | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.025             |              | n            |
| Ephedrus TD3       | Braconidae     | Säfte-sauger   | Aphidina | Kraut-schicht | ?                     | ?           | Koino-biont   | 3            | 0.021             |              | n            |
| Ericydnus TD1      | Encyrtidae     | Säfte-sauger   | Cicadina | Kraut-schicht | ?                     | ?           | ?             | 2            | 0.119             | 0.040        | c            |
| Ericydnus TD2      | Encyrtidae     | Säfte-sauger   | Cicadina | Kraut-schicht | ?                     | ?           | ?             | 21           | 0.066             |              | n            |
| Eupelmus TD1       | Eupelmidae     | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.021             |              | n            |
| Eurytoma TD1       | Eurytomidae    | ?              | ?        | Kraut-schicht | ?                     | ?           | ?             | 2            | 0.094             | 0.574        | n            |
| Eusterinx TD1      | Ichneumoni-dae | Myce-tophage   | Diptera  | Boden         | ?                     | ?           | Koino-biont   | 3            | 0.281             |              | n            |
| Gastrancistrus TD1 | Pteromalidae   | Gallbild-ner   | Diptera  | Kraut-schicht | ?                     | Larve       | Koino-biont   | 2            | 0.080             |              | n            |
| Gelinae TD1        | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.091             | 0.866        | n            |
| Gelinae TD12       | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 1.993             |              | n            |
| Gelinae TD2        | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.283             | 1.631        | n            |
| Gelinae TD25       | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.588             |              | n            |
| Gelinae TD26       | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 1.326             |              | n            |
| Gelis TD1          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | 2                     | ?           | Idio-biont    | 13           | 0.178             | 0.000        | fl           |
| Gelis TD2          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.248             | 0.000        | fl           |
| Gelis TD3          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 10           | 0.075             | 0.000        | fl           |
| Gelis TD4          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | 2                     | ?           | Idio-biont    | 2            | 0.005             |              | n            |
| Gelis TD5          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.066             |              | n            |
| Gelis TD7          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.081             |              | n            |
| Gelis TD9          | Ichneumoni-dae | ?              | ?        | ?             | ?                     | ?           | Idio-biont    | 2            | 0.341             |              | n            |
| Gonatocerus TD1    | Mymaridae      | Eiparasi-toide | Cicadina | Kraut-schicht | 2                     | ?           | Idio-biont    | 87           | 0.018             | 0.166        | n            |

| Artname                 | Familie              | Wirtsgilde               | Wirtstyp         | Stratum           | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp   | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|-------------------------|----------------------|--------------------------|------------------|-------------------|-----------------------|-------------|-----------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Gryon TD1               | Scelionidae          | Eiparasi-                | ?                | ?                 | 2                     | ?           | Idio-           | 8            | 0.009             | 0.027        | a            |
| Gryon TD2               | Scelionidae          | Eiparasi-<br>toide       | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | 0.005             |              | n            |
| Habrocytus TD1          | Pteromalidae         | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | ?               | 1            | 0.799             | 2.054        | n            |
| Habrocytus TD2          | Pteromalidae         | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | ?               | 4            | 0.083             | 0.531        | n            |
| Habrocytus TD3          | Pteromalidae         | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | ?               | 1            | 0.240             |              | n            |
| Habrocytus TD4          | Pteromalidae         | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | 0.102             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD1  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | 2.165             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD2  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | #ARG!             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD3  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 3            | #ARG!             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD4  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | 0.195             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD5  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | 1.727             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD6  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 1            | 0.781             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD7  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 7            | 1.305             |              | n            |
| Hemigasteri-<br>ni TD8  | Ichneumoni-<br>dae   | ?                        | ?                | ?                 | ?                     | ?           | Idio-<br>biont  | 12           | 1.141             |              | n            |
| Hemiptarse-<br>nus TD1  | Eulophidae           | Minierer                 | ?                | Kraut-<br>schicht | 2                     | Larve       | Idio-<br>biont  | 6            | 0.065             | 0.366        | n            |
| Homoporus TD1           | Pteromalidae         | Gallbild-<br>ner         | ?                | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | ?               | 1            | 0.039             | 0.485        | n            |
| Ichneumoni-<br>nae TD10 | Ichneumoni-<br>dae   | n<br>Ektophy-<br>tophage | Lepidop-<br>tera | ?                 | ?                     | ?           | ?               | 3            | 3.383             |              | n            |
| Inostemma TD1           | Platygasteri-<br>dae | Gallbild-<br>ner         | Diptera          | Kraut-<br>schicht | 2                     | Larve       | Koino-<br>biont | 2            | 0.016             | 0.253        | n            |
| Inostemma TD2           | Platygasteri-<br>dae | Gallbild-<br>ner         | Diptera          | Kraut-<br>schicht | ?                     | Larve       | Koino-<br>biont | 2            | 0.031             |              | n            |
| Kleidotoma TD1          | Eucoilidae           | ?                        | Diptera          | ?                 | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | 1            | 0.050             | 0.624        | n            |
| Kleidotoma TD2          | Eucoilidae           | ?                        | Diptera          | ?                 | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | 2            | 0.038             | 0.526        | n            |
| Kleidotoma TD3          | Eucoilidae           | ?                        | Diptera          | ?                 | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | 6            | 0.019             | 0.318        | n            |
| Lipolexis TD1           | Braconidae           | Säfte-<br>sauger         | Aphidina         | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | 24           | 0.018             | 0.340        | n            |
| Lissonota TD1           | Ichneumoni-<br>dae   | v<br>Ektophy-<br>tophage | Lepidop-<br>tera | Kraut-<br>schicht | ?                     | ?           | Koino-<br>biont | 4            | 1.224             |              | n            |

| Artname          | Familie           | Wirtsgilde                  | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|------------------|-------------------|-----------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Lissonota TD2    | Ichneumonidae     | vEktophytophage             | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 3            | 5.081             |              | n            |
| Lissonota TD3    | Ichneumonidae     | vEktophytophage             | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 2.002             |              | n            |
| Lissonota TD4    | Ichneumonidae     | vEktophytophage             | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 1.193             |              | n            |
| Lissonota TD5    | Ichneumonidae     | vEktophytophage             | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 4.357             |              | n            |
| Lissonota TD6    | Ichneumonidae     | vEktophytophage             | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 3.014             |              | n            |
| Lyka TD1         | Encyrtidae        | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.026             | 0.300        | n            |
| Megastylus TD1   | Ichneumonidae     | Mycetophage                 | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 6            | 2.291             |              | n            |
| Mesopolobus TD1  | Pteromalidae      | ?                           | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.021             | 0.300        | n            |
| Metaphycus TD1   | Encyrtidae        | Säfte-sauger                | Coccina     | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.055             |              | n            |
| Microctonus TD1  | Braconidae        | <sup>e</sup> Ektophytophage | Coleoptera  | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 3            | 0.043             |              | n            |
| Microplitis TD1  | Braconidae        | <sup>n</sup> Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.184             |              | n            |
| Oligosita TD1    | Trichogrammatidae | Eiparasitoide               | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.001             | 0.031        | n            |
| Omphale TD1      | Eulophidae        | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 16           | 0.022             | 0.395        | n            |
| Omphale TD2      | Eulophidae        | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 2            | 0.020             | 0.458        | n            |
| Omphale TD3      | Eulophidae        | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.020             | 0.316        | n            |
| Omphale TD4      | Eulophidae        | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 3            | 0.037             | 0.416        | n            |
| Omphale TD5      | Eulophidae        | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 7            | 0.051             |              | n            |
| Omphale TD6      | Eulophidae        | Gallbildner                 | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 9            | 0.020             |              | n            |
| Ooctonus TD1     | Mymaridae         | Eiparasitoide               | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.016             |              | n            |
| Opius TD1        | Braconidae        | ?                           | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.054             | 0.924        | n            |
| Opius TD2        | Braconidae        | ?                           | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.109             | 1.384        | n            |
| Opius TD3        | Braconidae        | ?                           | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.079             | 1.006        | n            |
| Opius TD4        | Braconidae        | ?                           | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.147             | 2.060        | n            |
| Orthocentrus TD1 | Ichneumonidae     | Mycetophage                 | Diptera     | Boden        | 1                     | ?           | Koinobiont    | 29           | 0.559             | 2.528        | n            |

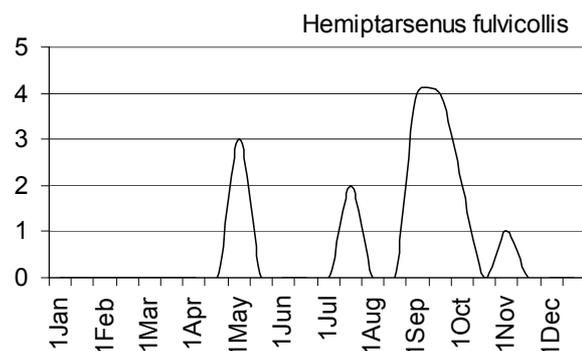
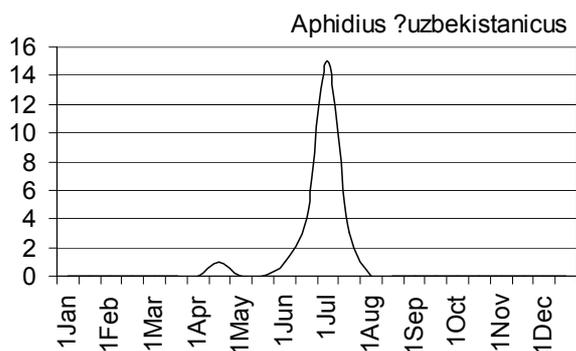
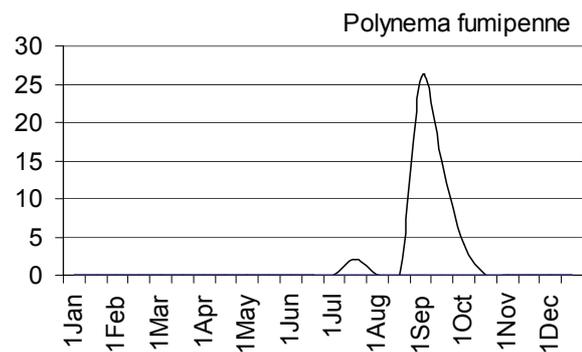
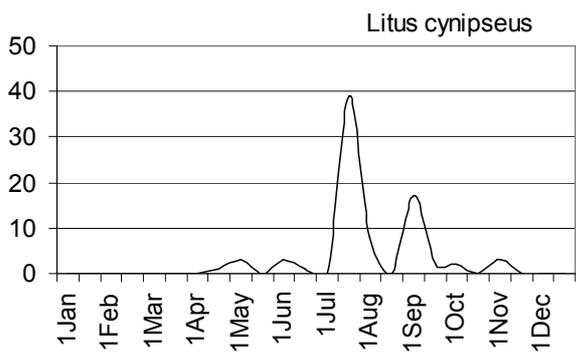
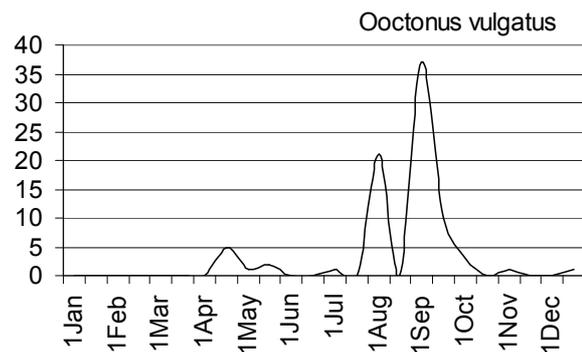
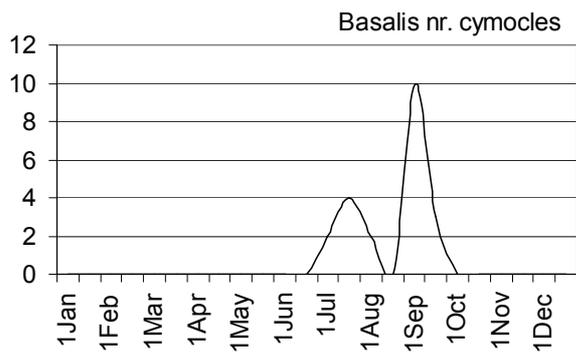
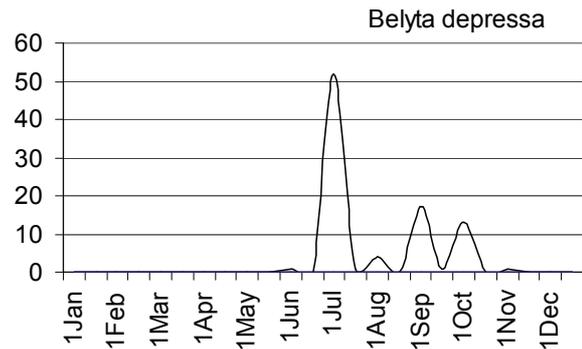
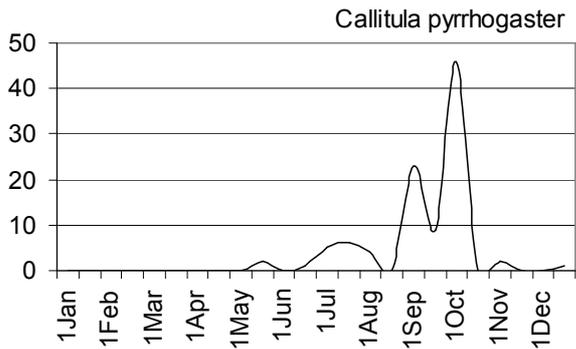
| Artname           | Familie         | Wirtsgilde       | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|-------------------|-----------------|------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Orthocentrus TD2  | Ichneumonidae   | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 6            | 0.109             |              | n            |
| Orthocentrus TD3  | Ichneumonidae   | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.723             |              | n            |
| osmia TD1         | Megachilidae    | Phytophag        |             |              |                       |             |               | 1            | 0.000             |              | n            |
| Pantolyta TD1     | Diapriidae      | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 13           | 0.052             | 0.281        | n            |
| Pantolyta TD2     | Diapriidae      | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 10           | 0.026             | 0.100        | b            |
| Pantolyta TD3     | Diapriidae      | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 8            | 0.059             | 0.200        | c            |
| Pediobius TD1     | Eulophidae      | Minierer         | Lepidoptera | Krautschicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 127          | 0.026             | 0.366        | n            |
| Pediobius TD2     | Eulophidae      | Minierer         | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | Larve       | Idiobiont     | 2            | 0.064             | 0.458        | n            |
| Peristenus TD1    | Braconidae      | Prädatoren       | Heteroptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.112             | 0.899        | n            |
| Phaenoglyphis TD1 | Charipidae      | Hyperparasitoide | Apocrita    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 2            | 0.022             | 0.416        | n            |
| Phaenoglyphis TD2 | Charipidae      | Hyperparasitoide | Apocrita    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 3            | 0.096             |              | n            |
| Phygadeuon TD12   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 2            | 1.160             |              | n            |
| Phygadeuon TD14   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.222             |              | n            |
| Phygadeuon TD15   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 1.280             |              | n            |
| Phygadeuon TD16   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.158             |              | n            |
| Phygadeuon TD17   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.320             |              | n            |
| Phygadeuon TD18   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            |                   |              | n            |
| Phygadeuon TD19   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 4            |                   |              | n            |
| Phygadeuon TD2    | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.287             | 1.248        | n            |
| Phygadeuon TD20   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            |                   |              | n            |
| Phygadeuon TD21   | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            |                   |              | n            |
| Phygadeuon TD3    | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 3            | 0.134             | 0.988        | n            |
| Phygadeuon TD4    | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.180             | 1.373        | n            |
| Phygadeuon TD9    | Ichneumonidae   | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            |                   |              | n            |
| Piestopleura TD1  | Platygasteridae | Gallbildner      | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.033             | 0.395        | n            |

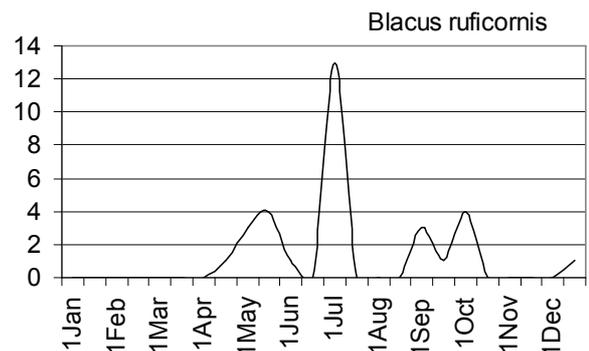
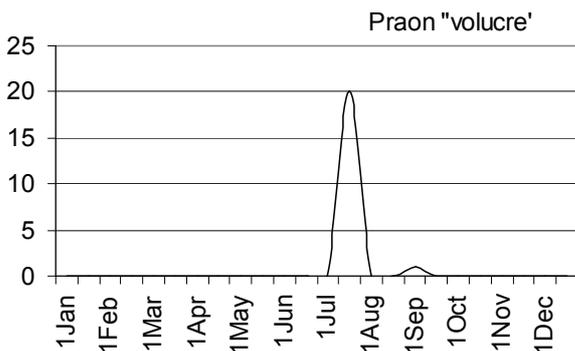
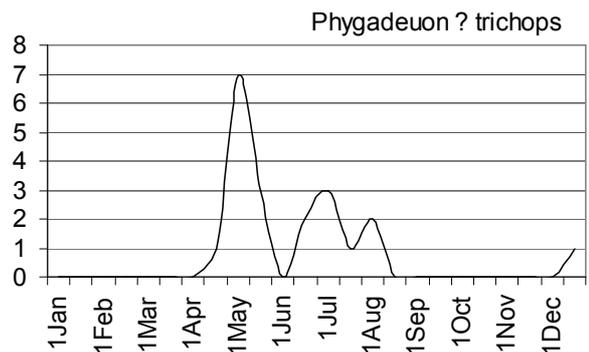
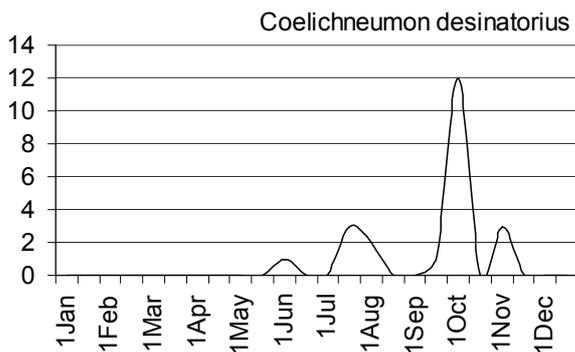
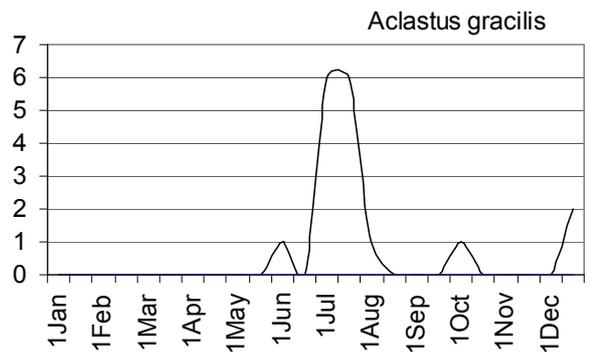
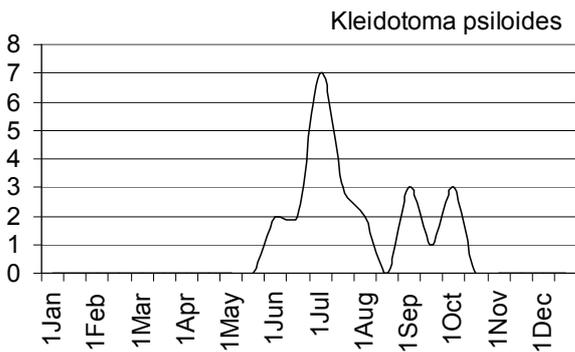
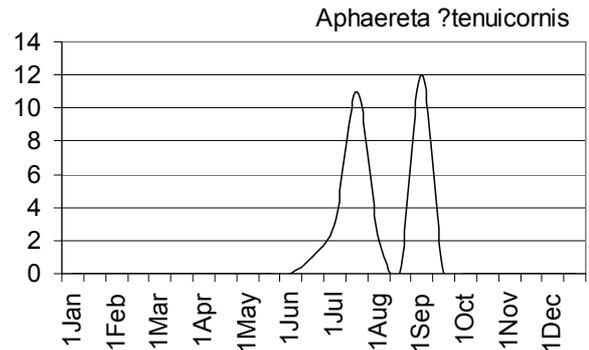
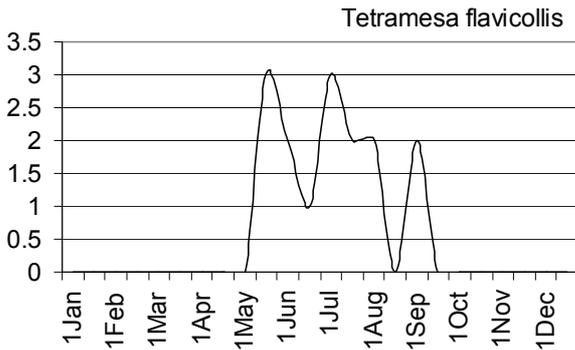
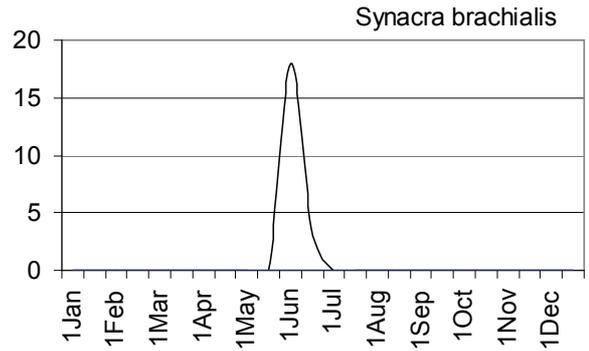
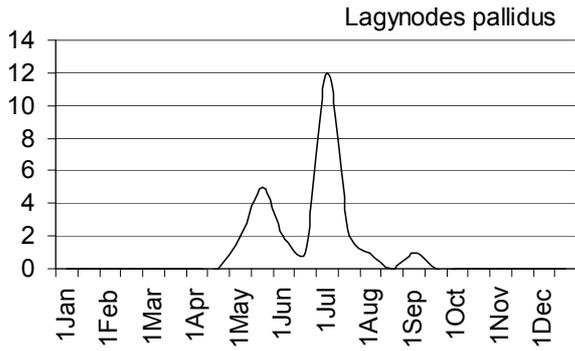
| Artname          | Familie         | Wirtsgilde          | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|------------------|-----------------|---------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Pimpla TD2       | Ichneumonidae   | e<br>Ektophytophage | Lepidoptera | Boden        | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 7.459             |              | n            |
| Platygaster TD1  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    | 15           | 0.036             | 0.449        | n            |
| Platygaster TD2  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | 2                     | Larve       | Koinobiont    | 1104         | 0.031             | 0.304        | n            |
| Platygaster TD3  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 17           | 0.019             | 0.384        | n            |
| Platygaster TD4  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 2            | 0.031             | 0.318        | n            |
| Platygaster TD5  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.023             | 0.237        | n            |
| Platygaster TD6  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.008             | 0.160        | n            |
| Platygaster TD7  | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 3            | 0.013             | 0.198        | n            |
| Platystasius TD1 | Platygasteridae | Gallbildner         | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.005             | 0.086        | n            |
| Polynema TD1     | Mymaridae       | Eiparasitoide       | Cicadina    | Krautschicht | 2                     | Larve       | Idiobiont     | 10           | 0.005             | 0.096        | n            |
| Polynema TD2     | Mymaridae       | Eiparasitoide       | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Idiobiont     | 6            | 0.017             | 0.245        | n            |
| Polynema TD3     | Mymaridae       | Eiparasitoide       | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.004             |              | n            |
| Polynema TD4     | Mymaridae       | Eiparasitoide       | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 2            | 0.003             |              | n            |
| Prenanteon TD1   | Dryinidae       | Säftesauger         | Cicadina    | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.334             | 1.665        | n            |
| Probles TD1      | Ichneumonidae   | ?                   | Coleoptera  | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.723             | 1.646        | n            |
| Proclitus TD1    | Ichneumonidae   | Myceotophage        | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            |                   |              | n            |
| Pteromalinae TD2 | Pteromalidae    | ?                   | ?           | ?            | ?                     | ?           | ?             | 14           | 0.060             | 0.562        | n            |
| Pteromalinae TD4 | Pteromalidae    | ?                   | ?           | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.045             | 0.430        | n            |
| Rogas TD1        | Braconidae      | e<br>Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | 2                     | ?           | Idiobiont     | 6            | 1.148             | 4.577        | n            |
| Rogas TD2        | Braconidae      | e<br>Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Idiobiont     | 6            | 1.588             | 3.515        | n            |
| Rogas TD3        | Braconidae      | e<br>Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 3            | 2.165             |              | n            |
| Rogas TD4        | Braconidae      | n<br>Ektophytophage | Lepidoptera | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.898             |              | n            |
| Seladerma TD1    | Pteromalidae    | Minierer            | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 4            | 0.149             | 1.198        | n            |
| Seladerma TD2    | Pteromalidae    | Minierer            | Diptera     | Krautschicht | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.045             |              | n            |

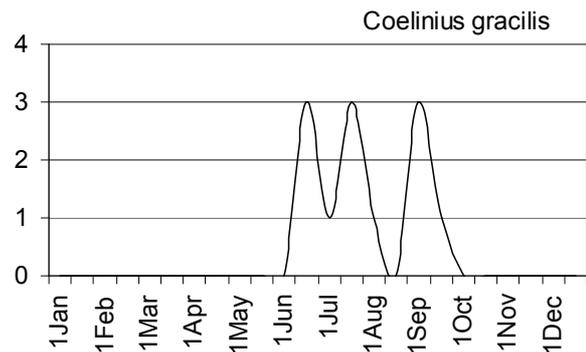
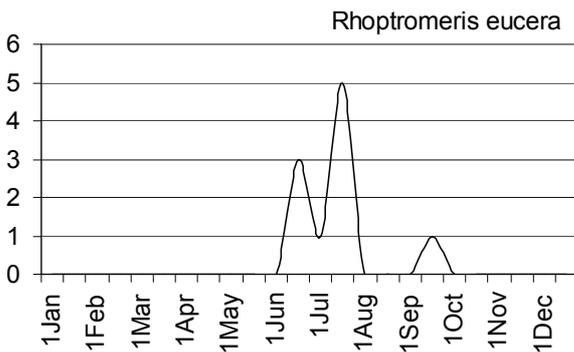
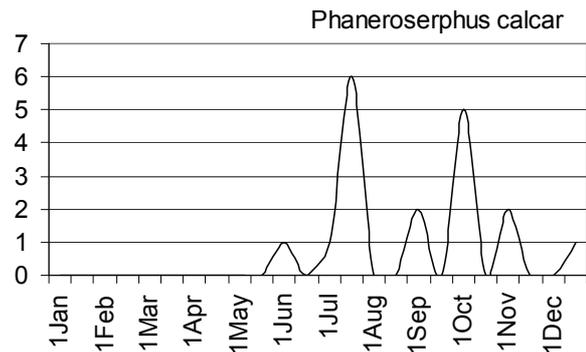
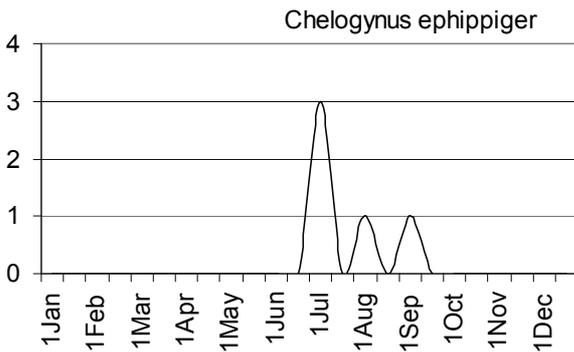
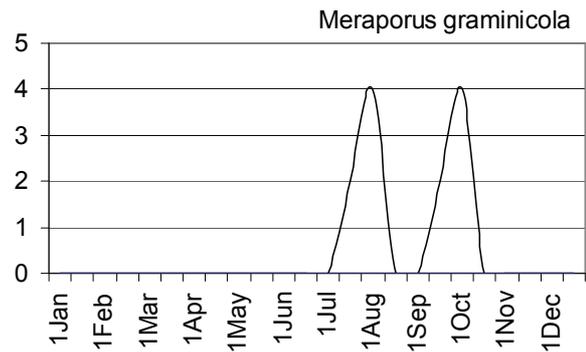
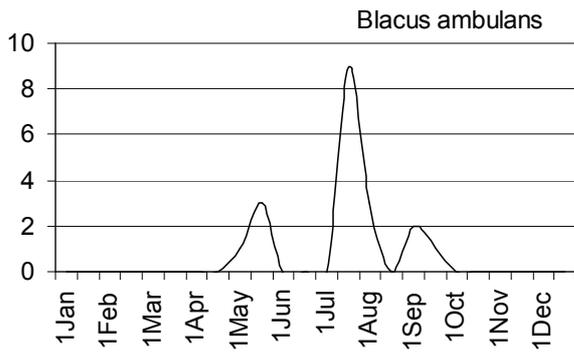
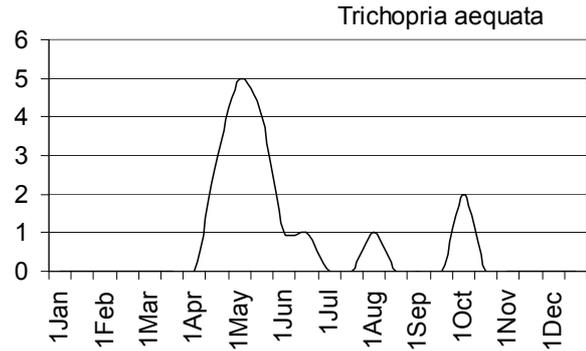
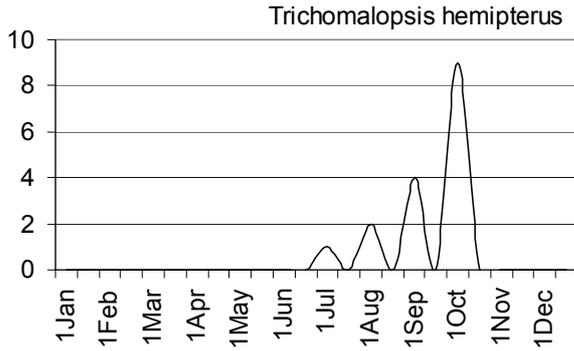
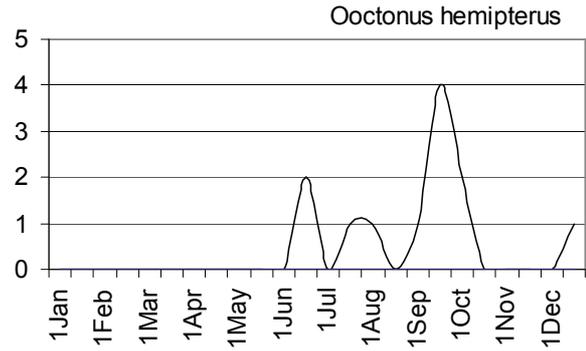
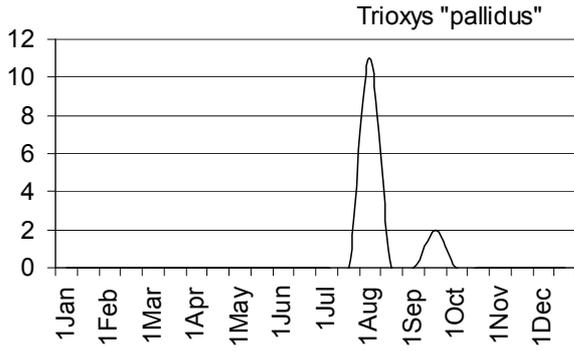
| Artname            | Familie         | Wirtsgilde                    | Wirtstyp | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|--------------------|-----------------|-------------------------------|----------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Semiotellus TD1    | Pteromalidae    | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.194             | 1.032        | n            |
| Semiotellus TD2    | Pteromalidae    | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | ?             | 3            | 0.109             |              | n            |
| Spaniopus TD1      | Pteromalidae    | Gallbildner                   | Diptera  | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.083             | 0.811        | n            |
| Stenomacrus TD1    | Ichneumonidae   | Mycetophage                   | Diptera  | Boden        | 2                     | ?           | Koinobiont    | 139          | 0.115             | 1.067        | n            |
| Stenomacrus TD2    | Ichneumonidae   | Mycetophage                   | Diptera  | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 5            | 0.168             | 1.384        | n            |
| Stenomalina TD1    | Pteromalidae    | Minierer                      | Diptera  | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 1            | 0.260             | 1.665        | n            |
| Stenomalina TD2    | Pteromalidae    | Minierer                      | Diptera  | Krautschicht | ?                     | ?           | ?             | 4            | 0.159             |              | n            |
| Subprionomitus TD1 | Encyrtidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.163             | 0.980        | n            |
| Synomelix TD1      | Ichneumonidae   | nicht zuzuordnende Ektophyten | Symphyla | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 1.395             |              | n            |
| Synopeas TD2       | Platygasteridae | Gallbildner                   | Diptera  | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    | 77           | 0.014             | 0.175        | n            |
| Synopeas TD3       | Platygasteridae | Gallbildner                   | Diptera  | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.041             | 0.549        | n            |
| Synopeas TD4       | Platygasteridae | Gallbildner                   | Diptera  | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 3            | 0.011             | 0.170        | n            |
| Telenomus TD1      | Scelionidae     | Eiparasitoide                 | ?        | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | 5            | 0.009             | 0.125        | n            |
| Telenomus TD3      | Scelionidae     | Eiparasitoide                 | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.012             |              | n            |
| Tetrastichus TD1   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 6            | 0.010             | 0.195        | n            |
| Tetrastichus TD10  | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.029             |              | n            |
| Tetrastichus TD11  | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 2            | 0.082             |              | n            |
| Tetrastichus TD2   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | 41           | 0.045             | 0.526        | n            |
| Tetrastichus TD3   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 5            | 0.026             | 0.393        | n            |
| Tetrastichus TD4   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | 10           | 0.045             | 0.539        | n            |
| Tetrastichus TD5   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 6            | 0.041             |              | n            |
| Tetrastichus TD7   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.028             | 0.416        | n            |
| Tetrastichus TD8   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | 2                     | ?           | Idiobiont     | 181          | 0.012             |              | n            |
| Tetrastichus TD9   | Eulophidae      | ?                             | ?        | ?            | ?                     | ?           | Idiobiont     | 1            | 0.011             |              | n            |

| Artname           | Familie           | Wirtsgilde       | Wirtstyp    | Stratum      | Zahl der Generationen | Hibernation | Parasitoidtyp | Anzahl Tiere | Trockenmasse [mg] | Flügelfläche | Flügeligkeit |
|-------------------|-------------------|------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------|---------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|
| Theroscopus TD1   | Ichneumonidae     | Hyperparasitoide | Apocrita    | ?            | 2                     | ?           | Idio-biont    | 4            | 0.306             |              | n            |
| Theroscopus TD2   | Ichneumonidae     | Hyperparasitoide | Apocrita    | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 2            | 0.630             |              | n            |
| Torymus TD1       | Torymidae         | ?                | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 16           | 0.166             | 1.065        | n            |
| Torymus TD2       | Torymidae         | ?                | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.373             | 1.748        | n            |
| Toxares TD1       | Braconidae        | Säftesauger      | Aphidina    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Idio-biont    | 5            | 0.028             | 0.666        | n            |
| Triaspis TD1      | Eucoilidae        | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.148             |              | n            |
| Trichacis TD1     | Platygasteridae   | Gallbildner      | Diptera     | Krautschicht | 1                     | Larve       | Koinobiont    | 8            | 0.019             | 0.306        | n            |
| Trichacis TD2     | Platygasteridae   | Gallbildner      | Diptera     | Krautschicht | ?                     | Larve       | Koinobiont    | 1            | 0.065             | 0.649        | n            |
| Trichogramma TD1  | Trichogrammatidae | Eiparasitoide    | Lepidoptera | Krautschicht | 2                     | Larve       | Idio-biont    | 12           | 0.003             | 0.083        | n            |
| Trichomalus TD1   | Pteromalidae      | ?                | ?           | ?            | 2                     | ?           | Idio-biont    | 2            | 0.050             | 0.458        | n            |
| Trichomalus TD2   | Pteromalidae      | ?                | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 3            | 0.055             |              | n            |
| Trichomalus TD3   | Pteromalidae      | ?                | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 2            | 0.055             |              | n            |
| Trichomalus TD4   | Pteromalidae      | ?                | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 0            | 0.080             |              | n            |
| Trimorus TD1      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | 2                     | ?           | Idio-biont    | 18           | 0.018             | 0.028        | b            |
| Trimorus TD2      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 6            | 0.022             | 0.233        | n            |
| Trimorus TD3      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | 2                     | Larve       | Idio-biont    | 7            | 0.028             | 0.180        | n            |
| Trimorus TD5      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.021             | 0.146        | n            |
| Trimorus TD6      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | 1                     | ?           | Idio-biont    | 6            | 0.005             | 0.073        | n            |
| Trimorus TD7      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.008             | 0.000        | fl           |
| Trimorus TD8      | Scelionidae       | Eiparasitoide    | ?           | ?            | ?                     | ?           | Idio-biont    | 1            | 0.031             | 0.151        | n            |
| Trioxys TD2       | Braconidae        | Säftesauger      | Aphidina    | Krautschicht | ?                     | Larve       | Idio-biont    | 1            | 0.029             |              | n            |
| Trybliographa TD1 | Eucoilidae        | ?                | Diptera     | ?            | 2                     | ?           | Koinobiont    | 16           | 0.199             | 1.392        | n            |
| Trybliographa TD2 | Eucoilidae        | ?                | Diptera     | ?            | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.321             |              | n            |
| Zygota TD1        | Diapriidae        | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 2            | 0.066             | 0.676        | n            |
| Zygota TD2        | Diapriidae        | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.114             | 0.874        | n            |
| Zygota TD3        | Diapriidae        | Mycetophage      | Diptera     | Boden        | ?                     | ?           | Koinobiont    | 1            | 0.079             |              | n            |

Anhang C: Jahresgänge der wichtigsten determinierten Hymenopterenarten des Drakenberges. Aufgetragen ist die Zahl der Weibchen gefangen in den ersten (1 Monat) oder den zweiten (2 Monat) Wochen eines Monats. Männchen sind aus Vergleichsgründen nicht berücksichtigt.







Anhang D: Die determinierten Arten, die auf dem Drakenberg und im Göttinger Kalkbuchenwald vorkamen

|                                   |                                  |
|-----------------------------------|----------------------------------|
| <i>Aclastus solutus</i>           | <i>Exallonyx minor</i>           |
| <i>Aphaereta tenuicornis</i>      | <i>Exallonyx quadriceps</i>      |
| <i>Aphelopus melaleucus</i>       | <i>Exallonyx subserratus</i>     |
| <i>Aphelopus serratus</i>         | <i>Exallonyx trichomus</i>       |
| <i>Asaphes suspensus</i>          | <i>Gelis brassicae</i>           |
| <i>Asobara tabida</i>             | <i>Hemiptarsenus fulvicollis</i> |
| <i>Basalys abrupta</i>            | <i>Iphitrachelus lar</i>         |
| <i>Basalys parva</i>              | <i>Kleidotoma psiloides</i>      |
| <i>Basalys tripartita</i>         | <i>Lagynodes pallidus</i>        |
| <i>Blacus humilis</i>             | <i>Leptacis tipulae</i>          |
| <i>Blacus ruficornis</i>          | <i>Litus cynipseus</i>           |
| <i>Centistes cuspidatus</i>       | <i>Macroglenes chalybea</i>      |
| <i>Charitopes clausus</i>         | <i>Mastrus deminuens</i>         |
| <i>Chorebus nerissa</i>           | <i>Microplitis mediator</i>      |
| <i>Cirrospilus vittatus</i>       | <i>Mymar pulchellum</i>          |
| <i>Coelichneumon desinatorius</i> | <i>Oxylabis thomsoni</i>         |
| <i>Cyrtogaster vulgaris</i>       | <i>Pachyprotasis rapae</i>       |
| <i>Dapsilarthra rufiventris</i>   | <i>Panstenon oxylus</i>          |
| <i>Dendrocercus dubiosus</i>      | <i>Pantoclis ?ruralis</i>        |
| <i>Dendrocercus halidayi</i>      | <i>Phaneroserphus calcar</i>     |
| <i>Dibrachys cavus</i>            | <i>Phygadeuon trichops</i>       |
| <i>Diphyus palliatorius</i>       | <i>Pimpla melanacrias</i>        |
| <i>Diplazon laetatorius</i>       | <i>Polyaulon paradoxus</i>       |
| <i>Epitomus infuscatus</i>        | <i>Polynema fumipenne</i>        |
| <i>Ethelurgus sodalis</i>         | <i>Synopeas decurvatus</i>       |
| <i>Eustochus atripennis</i>       | <i>Tretoserphus laricis</i>      |
| <i>Exallonyx brevicornis</i>      | <i>Trichacis pisis</i>           |
| <i>Exallonyx longicornis</i>      | <i>Trichopria aequata</i>        |
| <i>Exallonyx microcerus</i>       |                                  |

Anhang E: Gattungen der Parasitoide des Drakenbergs, für die Gewichtsdaten vorhanden sind, mit Artenzahlen, mittlerem Trockengewicht [mg] und dessen Standardabweichung, sowie dem Variationskoeffizienten, der Schiefe der Arten (berechnet über ln-transformierte Gewichte) und der Spanne der Gewichte (Max / Min).

| Gattung             | Hauptwirtsgilde  | Zahl der Arten | Mittleres Gewicht in mg | StdAbw. | CV    | Schiefe | Spanne des Gewichts |
|---------------------|------------------|----------------|-------------------------|---------|-------|---------|---------------------|
| <i>Aclastus</i>     | Eiparasitoide    | 2              | 0.156                   | 0.106   | 0.682 | 0.000   | 5.282               |
| <i>Aclista</i>      | Mycetophage      | 1              | 0.057                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Aclitus</i>      | Säftesauger      | 1              | 0.115                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Acrolyta</i>     | Hyperparasitoide | 1              | 0.388                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Aleiodes</i>     | Ektophytophage   | 1              | 0.728                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Alloea</i>       | Saprophage       | 1              | 0.095                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Allotropa</i>    | Säftesauger      | 1              | 0.006                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Alloxysta</i>    | Hyperparasitoide | 4              | 0.027                   | 0.014   | 0.516 | -1.045  | 5.115               |
| <i>Alomya</i>       | Ektophytophage   | 1              | 15.874                  | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Alysiini</i>     | ?                | 1              | 0.017                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Amblyaspis</i>   | Gallbildner      | 3              | 0.031                   | 0.015   | 0.504 | 3.078   | 2.792               |
| <i>Anagrus</i>      | Eiparasitoide    | 3              | 0.008                   | 0.002   | 0.234 | 0.893   | 1.758               |
| <i>Anaphes</i>      | Eiparasitoide    | 8              | 0.009                   | 0.007   | 0.755 | 0.064   | 9.528               |
| <i>Aneurhynchus</i> | Saprophage       | 1              | 0.269                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Anopedias</i>    | Gallbildner      | 1              | 0.026                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Anteris</i>      | Eiparasitoide    | 1              | 0.022                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Apanteles</i>    | Ektophytophage   | 2              | 0.287                   | 0.139   | 0.486 | 0.000   | 2.889               |
| <i>Aphaereta</i>    | Saprophage       | 2              | 0.257                   | 0.067   | 0.260 | 0.000   | 1.702               |
| <i>Aphanogmus</i>   | ?                | 13             | 0.009                   | 0.006   | 0.656 | -0.162  | 12.186              |
| <i>Aphelinus</i>    | Säftesauger      | 3              | 0.013                   | 0.008   | 0.606 | 1.863   | 4.091               |
| <i>Aphelopus</i>    | Säftesauger      | 2              | 0.157                   | 0.007   | 0.043 | 0.000   | 1.090               |
| <i>Aphidius</i>     | Säftesauger      | 1              | 0.065                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Aphytis</i>      | Säftesauger      | 2              | 0.011                   | 0.004   | 0.383 | 0.000   | 2.241               |
| <i>Arthrolytus</i>  | Minierer         | 2              | 0.098                   | 0.072   | 0.732 | 0.000   | 6.457               |
| <i>Asaphes</i>      | Hyperparasitoide | 1              | 0.066                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ascogaster</i>   | Ektophytophage   | 1              | 0.974                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Asobara</i>      | Saprophage       | 1              | 0.042                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Aspilota</i>     | Saprophage       | 7              | 0.032                   | 0.014   | 0.423 | -0.327  | 3.226               |
| <i>Astiphromma</i>  | Hyperparasitoide | 1              | 3.150                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Atractodes</i>   | Saprophage       | 1              | 0.409                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Baeus</i>        | Eiparasitoide    | 1              | 0.003                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Basalys</i>      | Saprophage       | 12             | 0.050                   | 0.061   | 1.222 | -0.324  | 73.645              |
| <i>Belyta</i>       | Mycetophage      | 1              | 0.287                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Blacus</i>       | Saprophage       | 6              | 0.129                   | 0.062   | 0.484 | 0.050   | 4.276               |
| <i>Blastothrix</i>  | Säftesauger      | 2              | 0.032                   | 0.014   | 0.430 | 0.000   | 2.509               |
| <i>Brachygaster</i> | Eiparasitoide    | 1              | 0.974                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Bracon</i>       | ?                | 6              | 0.317                   | 0.222   | 0.701 | 0.716   | 6.272               |
| <i>Callitula</i>    | Minierer         | 1              | 0.034                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Campoletis</i>   | Ektophytophage   | 1              | 0.676                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Camptoptera</i>  | Eiparasitoide    | 1              | 0.001                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Centistes</i>    | Prädatoren       | 1              | 0.171                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ceraninus</i>    | Säftesauger      | 1              | 0.006                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ceraphron</i>    | ?                | 11             | 0.031                   | 0.044   | 1.437 | 2.064   | 23.788              |
| <i>Charitopes</i>   | Prädatoren       | 1              | 0.415                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Chasmodon</i>    | Minierer         | 1              | 0.028                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Chelogyne</i>    | Säftesauger      | 2              | 0.383                   | 0.058   | 0.152 | 0.000   | 1.359               |

| Gattung               | Hauptwirtsgilde  | Zahl der Arten | Mittleres Gewicht in mg | StdAbw. | CV    | Schiefe | Spanne des Gewichts |
|-----------------------|------------------|----------------|-------------------------|---------|-------|---------|---------------------|
| <i>Chelonus</i>       | ?                | 1              | 0.140                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Chlorocytus</i>    | Minierer         | 2              | 0.128                   | 0.025   | 0.198 | 0.000   | 1.493               |
| <i>Chorebus</i>       | Minierer         | 8              | 0.221                   | 0.292   | 1.323 | 1.828   | 22.992              |
| <i>Chrysocharis</i>   | Minierer         | 1              | 0.042                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cinetus</i>        | Mycetophage      | 1              | 0.164                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cirrospilus</i>    | Minierer         | 1              | 0.020                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cleonymus</i>      | Xylophage        | 1              | 0.032                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cleruchus</i>      | Eiparasitoide    | 1              | 0.002                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Coelichneumon</i>  | Ektophytophage   | 1              | 13.553                  | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Coelinus</i>       | Minierer         | 1              | 0.397                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Conostigmus</i>    | ?                | 9              | 0.037                   | 0.022   | 0.605 | 0.075   | 6.667               |
| <i>Cremnodes</i>      | ?                | 1              | 0.029                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cryptopimpla</i>   | Ektophytophage   | 1              | 3.072                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cryptus</i>        | Ektophytophage   | 1              | 2.469                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cymodusa</i>       | ?                | 1              | 1.163                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Cyrtogaster</i>    | Minierer         | 1              | 0.086                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Dacnusa</i>        | Minierer         | 4              | 0.067                   | 0.013   | 0.200 | -1.102  | 1.759               |
| <i>Dapsilarthra</i>   | Minierer         | 1              | 0.124                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Dendrocercus</i>   | Prädatoren       | 3              | 0.041                   | 0.016   | 0.380 | -0.889  | 2.696               |
| <i>Dibrachys</i>      | Hyperparasitoide | 2              | 0.165                   | 0.089   | 0.541 | 0.000   | 3.362               |
| <i>Dicaelotus</i>     | Ektophytophage   | 1              | 0.679                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Dichrogaster</i>   | Prädatoren       | 1              | 0.468                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Diglyphus</i>      | Minierer         | 1              | 0.027                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Diphyus</i>        | Ektophytophage   | 1              | 16.063                  | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Diplazon</i>       | Prädatoren       | 1              | 1.553                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Disorygma</i>      | Minierer         | 1              | 0.055                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Doliphoceras</i>   | Säfteauger       | 1              | 0.034                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Dryinus</i>        | Säfteauger       | 1              | 0.231                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Encyrtidae</i>     | ?                | 14             | 0.028                   | 0.016   | 0.565 | -1.442  | 20.618              |
| <i>Entomacis</i>      | Saprophage       | 2              | 0.026                   | 0.000   | 0.010 | 0.000   | 1.020               |
| <i>Ephedrus</i>       | Säfteauger       | 1              | 0.021                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ephedrus</i>       | Säfteauger       | 2              | 0.033                   | 0.008   | 0.247 | 0.000   | 1.656               |
| <i>Epitomus</i>       | Ektophytophage   | 1              | 0.308                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ericydnus</i>      | Säfteauger       | 1              | 0.066                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ericydnus</i>      | Säfteauger       | 1              | 0.119                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ethelurgus</i>     | Prädatoren       | 1              | 1.772                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Eupelmus</i>       | ?                | 1              | 0.021                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Eurytoma</i>       | Minierer         | 2              | 0.088                   | 0.005   | 0.061 | 0.000   | 1.131               |
| <i>Eusterinx</i>      | Mycetophage      | 1              | 0.281                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Eustochus</i>      | Eiparasitoide    | 1              | 0.011                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Exallonyx</i>      | Prädatoren       | 11             | 0.257                   | 0.163   | 0.636 | -0.560  | 13.222              |
| <i>Gastrancistrus</i> | Gallbildner      | 1              | 0.080                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Gelinae</i>        | ?                | 5              | 0.856                   | 0.707   | 0.826 | -0.762  | 21.956              |
| <i>Gelis</i>          | Hyperparasitoide | 8              | 0.143                   | 0.103   | 0.722 | -2.105  | 65.615              |
| <i>Gonatocerus</i>    | Eiparasitoide    | 1              | 0.018                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Gryon</i>          | Eiparasitoide    | 2              | 0.007                   | 0.002   | 0.305 | 0.000   | 1.880               |
| <i>Habrocytus</i>     | ?                | 4              | 0.306                   | 0.291   | 0.952 | 1.543   | 9.667               |
| <i>Hemigasterini</i>  | ?                | 6              | 1.219                   | 0.633   | 0.520 | -2.116  | 11.110              |
| <i>Hemiptarsenus</i>  | Minierer         | 2              | 0.040                   | 0.025   | 0.630 | 0.000   | 4.409               |
| <i>Heterischnus</i>   | Ektophytophage   | 1              | 1.660                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Homoporus</i>      | Gallbildner      | 1              | 0.039                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Homotherus</i>     | Ektophytophage   | 1              | 12.779                  | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |

| Gattung               | Hauptwirtsgilde  | Zahl der Arten | Mittleres Gewicht in mg | StdAbw. | CV    | Schiefe | Spanne des Gewichts |
|-----------------------|------------------|----------------|-------------------------|---------|-------|---------|---------------------|
| <i>Hoplismenus</i>    | Ektophytophage   | 1              | 3.815                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Hormius</i>        | Minierer         | 1              | 0.091                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ichneumoninae</i>  | Ektophytophage   | 1              | 3.383                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Idiolispa</i>      | ?                | 1              | 3.100                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Inostemma</i>      | Gallbildner      | 2              | 0.024                   | 0.007   | 0.312 | 0.000   | 1.909               |
| <i>Iphitrachelus</i>  | ?                | 1              | 0.008                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Ismarus</i>        | Hyperparasitoide | 1              | 0.220                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Kleidotoma</i>     | Saprophage       | 4              | 0.032                   | 0.013   | 0.392 | 0.350   | 2.615               |
| <i>Lagynodes</i>      | ?                | 1              | 0.012                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Leptacis</i>       | Gallbildner      | 1              | 0.018                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Lipolexis</i>      | Säftesauger      | 1              | 0.018                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Lissonota</i>      | Ektophytophage   | 6              | 2.812                   | 1.493   | 0.531 | -0.044  | 4.259               |
| <i>Litus</i>          | Eiparasitoide    | 1              | 0.005                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Lyka</i>           | ?                | 1              | 0.026                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Macrocentrus</i>   | Ektophytophage   | 2              | 0.326                   | 0.047   | 0.144 | 0.000   | 1.337               |
| <i>Macroglenes</i>    | Gallbildner      | 3              | 0.046                   | 0.015   | 0.321 | 3.071   | 1.942               |
| <i>Macroneura</i>     | Hyperparasitoide | 1              | 0.010                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Mastrus</i>        | Hyperparasitoide | 1              | 0.969                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Megastylus</i>     | Mycetophage      | 1              | 2.291                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Meraporus</i>      | Minierer         | 1              | 0.033                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Merostenus</i>     | Ektophytophage   | 1              | 0.035                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Mesochorus</i>     | Hyperparasitoide | 2              | 0.866                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Mesopolobus</i>    | ?                | 1              | 0.021                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Metaphycus</i>     | Säftesauger      | 1              | 0.055                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Microctonus</i>    | Ektophytophage   | 1              | 0.043                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Microgaster</i>    | Ektophytophage   | 1              | 0.422                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Microplitis</i>    | Ektophytophage   | 3              | 0.462                   | 0.197   | 0.427 | -3.144  | 3.383               |
| <i>Miscogaster</i>    | Minierer         | 1              | 0.042                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Mymar</i>          | Eiparasitoide    | 1              | 0.006                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Necremnus</i>      | Minierer         | 1              | 0.050                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Olesicampe</i>     | Ektophytophage   | 2              | 1.243                   | 0.095   | 0.077 | 0.000   | 1.166               |
| <i>Oligosita</i>      | Eiparasitoide    | 1              | 0.001                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Omphale</i>        | Gallbildner      | 6              | 0.028                   | 0.012   | 0.417 | 1.568   | 2.601               |
| <i>Ooctonus</i>       | Eiparasitoide    | 3              | 0.013                   | 0.003   | 0.197 | 2.815   | 1.538               |
| <i>Opius</i>          | Minierer         | 5              | 0.088                   | 0.036   | 0.405 | 0.528   | 2.773               |
| <i>Orthocentrus</i>   | Mycetophage      | 3              | 0.464                   | 0.260   | 0.560 | -2.958  | 6.625               |
| <i>Oxylabis</i>       | Mycetophage      | 1              | 0.280                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Panstenon</i>      | Eiparasitoide    | 1              | 0.040                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Pantoclis</i>      | Mycetophage      | 2              | 0.143                   | 0.017   | 0.116 | 0.000   | 1.262               |
| <i>Pantolyta</i>      | Mycetophage      | 3              | 0.046                   | 0.014   | 0.309 | -2.946  | 2.254               |
| <i>Pediobius</i>      | Minierer         | 2              | 0.045                   | 0.019   | 0.424 | 0.000   | 2.472               |
| <i>Pentapleura</i>    | Saprophage       | 1              | 0.062                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Peristenus</i>     | Prädatoren       | 2              | 0.113                   | 0.002   | 0.015 | 0.000   | 1.031               |
| <i>Phaenoglyphis</i>  | Hyperparasitoide | 2              | 0.059                   | 0.037   | 0.624 | 0.000   | 4.321               |
| <i>Phaneroserphus</i> | Prädatoren       | 1              | 0.588                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Phrudus</i>        | ?                | 1              | 0.179                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Phygadeuon</i>     | ?                | 9              | 0.482                   | 0.416   | 0.863 | 0.808   | 9.582               |
| <i>Piestopleura</i>   | Gallbildner      | 1              | 0.033                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Pimpla</i>         | Ektophytophage   | 2              | 7.576                   | 0.117   | 0.015 | 0.000   | 1.031               |
| <i>Platygaster</i>    | Gallbildner      | 7              | 0.023                   | 0.010   | 0.413 | -1.239  | 4.594               |
| <i>Platylabus</i>     | Ektophytophage   | 1              | 1.423                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Platystasius</i>   | Gallbildner      | 1              | 0.005                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |

| Gattung               | Hauptwirtsgilde  | Zahl der Arten | Mittleres Gewicht in mg | StdAbw. | CV    | Schiefe | Spanne des Gewichts |
|-----------------------|------------------|----------------|-------------------------|---------|-------|---------|---------------------|
| <i>Polyaulon</i>      | Prädatoren       | 1              | 0.161                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Polynema</i>       | Eiparasitoide    | 5              | 0.008                   | 0.005   | 0.663 | 0.755   | 5.272               |
| <i>Praon</i>          | Säftesauger      | 1              | 0.066                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Prenanteon</i>     | Säftesauger      | 1              | 0.334                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Probes</i>         | ?                | 1              | 0.723                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Psilocera</i>      | ?                | 1              | 0.410                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Pteromalinae</i>   | ?                | 2              | 0.053                   | 0.008   | 0.147 | 0.000   | 1.345               |
| <i>Pycnocryptus</i>   | Ektophytophage   | 1              | 2.690                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Rhoptromeris</i>   | Minierer         | 1              | 0.048                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Rhynchopsilus</i>  | Mycetophage      | 1              | 0.041                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Rogas</i>          | Ektophytophage   | 4              | 1.450                   | 0.481   | 0.332 | 0.294   | 2.412               |
| <i>Scelio</i>         | Eiparasitoide    | 1              | 0.262                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Seladerma</i>      | Minierer         | 2              | 0.097                   | 0.052   | 0.537 | 0.000   | 3.322               |
| <i>Semiotellus</i>    | ?                | 3              | 0.127                   | 0.049   | 0.386 | 1.453   | 2.482               |
| <i>Spaniopus</i>      | Gallbildner      | 1              | 0.083                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Sphegigaster</i>   | Minierer         | 1              | 0.133                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Stenodontus</i>    | Ektophytophage   | 1              | 0.846                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Stenomacrus</i>    | Mycetophage      | 2              | 0.142                   | 0.027   | 0.189 | 0.000   | 1.466               |
| <i>Stenomalina</i>    | Minierer         | 4              | 0.214                   | 0.113   | 0.527 | -1.306  | 5.506               |
| <i>Stilbobs</i>       | Minierer         | 1              | 1.590                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Stilpnus</i>       | Saprophage       | 1              | 0.325                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Subprionomitus</i> | ?                | 1              | 0.163                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Sussaba</i>        | Prädatoren       | 2              | 0.627                   | 0.018   | 0.029 | 0.000   | 1.060               |
| <i>Sympiesis</i>      | Minierer         | 1              | 0.165                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Synacra</i>        | Mycetophage      | 1              | 0.028                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Synomelix</i>      | Ektophytophage   | 1              | 1.395                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Synopeas</i>       | Gallbildner      | 4              | 0.024                   | 0.012   | 0.502 | 0.046   | 3.680               |
| <i>Telenomus</i>      | Eiparasitoide    | 2              | 0.010                   | 0.001   | 0.121 | 0.000   | 1.275               |
| <i>Tetrastichus</i>   | ?                | 10             | 0.033                   | 0.021   | 0.636 | -0.229  | 8.238               |
| <i>Theroscopus</i>    | Hyperparasitoide | 3              | 0.461                   | 0.133   | 0.288 | -0.258  | 2.060               |
| <i>Torymus</i>        | ?                | 2              | 0.269                   | 0.104   | 0.385 | 0.000   | 2.253               |
| <i>Toxares</i>        | Säftesauger      | 1              | 0.028                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Tretoserphus</i>   | ?                | 1              | 0.496                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Triaspis</i>       | ?                | 1              | 0.148                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Trichacis</i>      | Gallbildner      | 3              | 0.046                   | 0.020   | 0.424 | -2.923  | 3.385               |
| <i>Trichogramma</i>   | Eiparasitoide    | 1              | 0.003                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Trichomalopsis</i> | Minierer         | 1              | 0.072                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Trichomalus</i>    | ?                | 4              | 0.060                   | 0.011   | 0.191 | 2.672   | 1.582               |
| <i>Trichopria</i>     | Saprophage       | 6              | 0.045                   | 0.041   | 0.912 | 0.170   | 16.808              |
| <i>Trimorus</i>       | Eiparasitoide    | 7              | 0.019                   | 0.009   | 0.464 | -1.392  | 6.136               |
| <i>Trioxys</i>        | Säftesauger      | 2              | 0.020                   | 0.009   | 0.420 | 0.000   | 2.447               |
| <i>Tromatobia</i>     | Eiparasitoide    | 1              | 1.722                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Trybliographa</i>  | ?                | 2              | 0.260                   | 0.061   | 0.234 | 0.000   | 1.610               |
| <i>Vulgichneumon</i>  | Ektophytophage   | 1              | 1.476                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Woldstedtius</i>   | Prädatoren       | 1              | 0.722                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Zaglyptus</i>      | Eiparasitoide    | 1              | 0.942                   | 0.000   | 0.000 | 0.000   | 1.000               |
| <i>Zygota</i>         | Mycetophage      | 5              | 0.111                   | 0.034   | 0.307 | -0.520  | 2.281               |