©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

CLEMENS HEYNEN

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 11. Die Dipterenlarven

Kurzfassung
In der Streuschicht eines Sauerhumusbuchenwaldes des Ettlinger Stadtwaldes (Karlsruhe, BRD) wurden über einen Zeitraum von 9 Jahren (1977–1985) die Dipterenlarven untersucht. Insgesamt konnten 19 Familien nachgewiesen werden mit einer mittleren Abundanz der gesamten Dipterenlarven von 700–1900 Ind./sm^2. Die Populationsdynamik der einzelnen Familien war sehr differenziert, doch zeigten alle Familien mehr oder weniger starke Fluktuationen. Besonders waren die Sciaridae an einer Larven-Gradation Anfang 1977 und Ende 1982 beteiligt. Es wird der Versuch unternommen, Temperatur- und Niederschlagswerte im Bestand mit der Larvendichte in Beziehung zu setzen. Trotz gewisser Parallelitäten sind keine direkten Korrelationen nachzuweisen, doch immerhin lassen sich Tendenzen im Verhalten der Populationen gegenüber diesen abiotischen Faktoren herausstellen. Die Dominanz liefert ein weiteres Merkmal über die Struktur der Larvenzönose; im Durchschnitt dominant und stetig wurden die Sciariden und Cecidomyiiden, subdominant die Tipulidae, Chironomidae, Scatopsidae, Rhagionidae, Dolichopodidae/Empididae, Lauxaniidae und die restlichen Brachycera und rezedent die restlichen Nematocera im Boden angetroffen. Alle Ergebnisse werden diskutiert und anschließend ein Ausblick auf zukünftige Arbeiten gegeben.

Abstract
Studies on the biology of a beech wood soil
11. The Diptera larvae
Over a period of 9 years from 1977 to 1985 and as a part of a research program entitled „Studies on the biology of a beech wood soil", the ecology of larval Diptera in the organic soil layer (moder) was investigated. Data are based on hand sorting of square samples and on Berlese-Tullgren funnel extraction. The methods applied are discussed. Nineteen families of Diptera were found in the larval stage with an average abundance of 700–1900 Ind./m^2 for all families. As the most abundant and dominant family the Sciaridae showed very high numbers of individuals for a few months in the winters of 1977 and 1982 with 5800–6835 Ind./m^2 and 5820 Ind./m^2 respectively.
All other families like the Cecidomyiidae, Tipulidae, Scatopsidae, Chironomidae, Rhagionidae and Lauxaniidae are also able to have great differences in abundance in the litter. In Tipulidae, *T. scripta* and *T. nubeculosa* occurred as the most dominant species in this family with 27 to 97 per cent over the period 1977–1985.
The results obtained reveal, that there was no direct influence of abiotic factors like rainfall and temperature to the abundance of fly larvae. Nevertheless, a very cold and wet spring and a hot and dry summer in 1983 had a great effect on the density and suppressed the development of all fly larvae. The main facts are discussed in detail.

Autor
Dr. CLEMENS HEYNEN, Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen.

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 10.: Carolinea, **45**: 135–146 (1987).

1. Einleitung

Im Rahmen eines Forschungsprogramms zur Bearbeitung der Struktur und Leistung der Bodenfauna eines Buchenwaldes (BECK 1978, 1983) wird von der bodenzoologischen Arbeitsgruppe der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe seit Anfang 1977 die gesamte Makro- und Mesofauna des Bodens erfaßt. Terricole Dipterenlarven, mit einigen Familien sicher als Teil des Saprophagen-Nahrungsnetzes maßgeblich am Abbau der Laubstreu beteiligt (DUNGER 1983, HEALEY & RUSSELL-SMITH 1971), sind zwar regelmäßig Gegenstand ökologischer Arbeiten, doch auf Grund schwieriger bzw. nicht möglicher Determination der Larven und zu kurzfristiger Forschungsansätze stellen langjährige Populationsuntersuchungen (z. B. KENDEIGH 1979) eher eine Ausnahme dar. Dipterenlarven sind im Vergleich zu den Imagines noch sehr ungenügend bekannt; nach TESKEY (1981) sind bei den Muscomorpha der nearktischen Region weniger als 5 % ausreichend beschrieben, für die Palaearktis ist nach HENNIG (1948, S. 51–63) dieser Wert nicht viel höher. Die vorliegenden Ergebnisse über den Bestand und die Populationsdynamik der Dipterenlarven soll als Einstieg gesehen werden, Kenntnisse über die Biologie und Ökologie dieser Gruppe zu erhalten, um letztlich zum Verständnis ihrer Funktion und Leistung im System Boden beizutragen.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Untersuchungsfläche liegt in einem Sauerhumusbuchenwald (Luzulo-Fagetum) 15 km südlich von Karlsruhe im Stadtwald Ettlingen, am Westabhang des Nordschwarzwaldes in einer Höhe zwischen 310–340 m ü. NN. Bodenkundlich handelt es sich um eine oligotrophe (saure, basenarme) Braunerde auf mittlerem Buntsandstein mit pH($CaCl_2$)-Werten im Mineralboden zwischen 3,1 und 4,2 bzw pH (H_2O)-Werten in der Streuauflage von 3,6–4,6. Entsprechend dem herrschenden Bodentyp ist die organische Bodenauflage als Moder mit Tendenz zum rohhumusartigen Moder anzusprechen. Sie gliedert sich in einen L-, F- und H-Horizont, gefolgt vom A_h-Horizont (Mineralboden), der jedoch bodenzoologisch nicht bearbeitet wurde. Für weitere Angaben, insbesondere über Klimamessung, Streuproduktion und den Energie- und Elementgehalt der Streu im Untersuchungsgebiet sei auf BECK & MITTMANN (1982) verwiesen.
Seit 1977 bis heute werden von der Bodenzoologischen Arbeitsgruppe der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe (LNK) kontinuierlich – mit einigen Lücken – Proben der Streuauflage zur Untersuchung der Makro- und Mesofauna genommen.
Auf Grund der Tatsache, daß im vorliegenden Forschungsprojekt mit einer kleinen Arbeitsgruppe eine möglichst große Zahl

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

von Tiergruppen erfaßt werden sollte, konnten nur wenige Standardmethoden zur Gewinnung von Bodentieren eingesetzt werden. Für die Arthropodenfauna sind dies Quadratproben mit Handauslese (QH) und nachfolgender Austreibung der Mesofauna mittels eines Berlese-Tullgren-Apparats (BE), sowie Barberfallen und Boden-Photoeklektoren. Die Methoden sind bei FRIEBE (1983) eingehend dargestellt.
Zur Gewinnung von Dipterenlarven eignet sich hiervon nur die QH mit nachfolgender BE, bei der monatlich mit Hilfe eines Quadratstechrahmens 3 x ⅓ m^2 der Bodenstreu entnommen – getrennt nach den Horizonten L, F und H – und von Hand ausgelesen werden. Je 2 x 500 ml des handausgelesenen Materials werden anschließend auf Berlese-Apparaten weiterbehandelt. Ab August 1985 wurden diese Methoden durch eine Sieb-Flotation (nach HEALEY & RUSSELL-SMITH 1970, verändert nach BEHRE 1983) ergänzt, die speziell für die Erfassung von Dipterenlarven geeignet ist. TROGER (1981) gibt eine sehr differenzierte Effizienzbewertung bodenzoologischer Methoden für Dipterenlarven, die vom Standort und der untersuchten Dipterenfamilie abhängig sind. Ein eingehender Methodenvergleich erfolgt in einer späteren Arbeit.
Alle Dipterenlarven wurden in 70 %igem Äthanol konserviert. Die Bestimmung der Larven erfolgte bis zum Familienniveau nach BRAUNS (1954) und HENNIG (1948–1952), bis zum Artniveau bei den Tipulidae nach THEOWALD (1967).
Nach FRANKE & FRIEBE (1983) beträgt die Effektivität E der Handauslese für Dipterenlarven in der Streuauflage der Versuchsfläche 56 %, so daß die Individuenzahl in einer Probe Ind. = N/E beträgt (N = gezählte Individuen, E = 0,56). Aus dieser korrigierten Individuenzahl und den Individuenzahlen, die durch die Berlese erhalten wurden, konnte die Gesamtindividuenzahl Ind./m^2 berechnet werden. Bei einem Probeumfang von lediglich 3 x ⅓ m^2 ist die Probemenge an Laubstreu zufallsbedingt von Probetermin zu Probetermin sehr unterschiedlich. Deshalb wurden die Streumengen, getrennt für L-, F- und H-Horizont, über die Jahre hinweg gemittelt. Für die L-Schicht ergeben sich monatlich unterschiedliche Werte zwischen dem Minimalwert von 317 g TS im August und dem Maximum von 607 g TS von Dezember bis Februar; für die F- und H-Schicht wurden die prozentual geringen jahreszeitlichen Unterschiede vernachlässigt und jeweils ein einheitlicher Wert von 1730 g bzw. 1800 g TS zugrunde gelegt. Auf diese Streumengen eines Standardquadratmeters" (sm^2) wurden die jeweiligen Monatswerte umgerechnet. Die vorgelegte Bearbeitung der Dipterenlarven ist u. a. vom Stand der Auswertung der Gesamtproben in der Bodenzoologischen Arbeitsgruppe der LNK abhängig, die zunächst die einzelnen Tiergruppen trennt und auszählt. Aus diesen Vorarbeiten stand mir folgendes Probenmaterial zur Verfügung:

1977: monatliche QH
1978–1982: monatliche QH und BE
1983–1984: zweimonatliche QH, ab 9/84 monatliche QH
1985: monatliche QH.

Um die Ergebnisse aus den Zeiten, aus denen mir keine BE-Proben zur Verfügung standen, mit den sonstigen Jahren vergleichbar zu machen, mußte wiederum ein Korrekturfaktor ermittelt werden. Er errechnet sich aus dem Vergleich der jährlichen Mittelwerte von QH und BE. Für die Cecidomyiidae ergab sich hierbei ein zu großer Fehler in den Dichtewerten, d. h. die Korrekturen brachten zu hohe Abundanzen. Somit wird für diese Familie nur der Zeitraum 1978–1982 herangezogen.
Die Biomasse der Tipulidae (Trockengewicht) wurde durch Einzelwägung der Larven nach 48 h Trocknung bei 60 °C bestimmt (Wägegenauigkeit: 0,01 mg).
Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. L. BECK (LNK) für die Bereitstellung des Materials sowie die ständige und kritische Diskussion des Themas. Ebenso danke ich allen Mitarbeitern der Bodenzoologischen Arbeitsgruppe der LNK für die Probenahmen und die Vorsortierung des Probenmaterials.

3. Die Dipterenfamilien

Innerhalb der Ordnung Diptera beinhaltet nach HENNIG (1973) die Unterordnung Nematocera 4 Infraordines mit 34 Familien, die Unterordnung Brachycera 3 Infraordines mit 107 Familien.
Bei den Nematocera wurden im Untersuchungszeitraum 1977–1985 Vertreter von 10 Familien aus allen Infraordines mit Ausnahme der Psychodomorpha, bei den Brachycera Vertreter von 9 Familien aller drei Infraordines im Boden nachgewiesen.
Der Grund für das Fehlen aller Familien der Psychodomorpha liegt einerseits sicher an der rein aquatischen Lebensweise der Larven der meisten Familien, so der Blephariceridae, Deuterophlebiidae, Nymphomyiidae, Tanyderidae, Ptychopteridae, zum anderen an dem Lebensraum im Grenzbereich von aquatischen und terrestrischen Habitaten (Psychodidae).
Von 1977–1985 wurden im Sauerhumusbuchenwald des Stadtwaldes Ettlingen Larven folgender 19 Dipterenfamilien nachgewiesen:

Unterordnung	Infraordo	Familie
Nematocera	Tipulomorpha	Trichoceridae (Wintermücken)
		Tipulidae (Schnaken)
		Limoniidae (Stelzmücken)
	Culicimorpha	Ceratopogonidae (Gnitzen)
		Chironomidae (Zuckmücken)
	Bibionomorpha	Scatopsidae (Dungmücken)
		Cecidomyiidae (Gallmücken)
		Mycetophilidae (Pilzmücken)
		Sciophilidae
		Sciaridae (Trauermücken)
Brachycera	Tabanomorpha	Rhagionidae
	Asilomorpha	Therevidae (Stilettfliegen)
		Asilidae (Raubfliegen)
		Empididae (Tanzfliegen)
		Dolichopodidae (Langbeinfliegen)
	Cyclorrhapha	Lonchopteridae (Lanzenfliegen)
		Lauxaniidae
		Muscidae (Echte Fliegen)
		Fanniidae

HÖVEMEYER (1984, 1985) konnte mit Hilfe einer Sieb-Flotationsmethode in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen insgesamt 38 Familien im imaginalen, aber nur 21 Familien im larvalen Stadium nachweisen. Innerhalb der Nematocera scheinen aber nur die Larven der Psychodidae, Anisopodidae und Bibionidae saure Waldböden zu meiden (vgl. ALTMÜLLER 1979). Gerade die Bibionidae stellen besondere ökologische Ansprüche an den Boden und den Standort, da sie weder in einem Sauerhumusbuchenwald des Solling (ALTMÜLLER 1979) noch in alpinen Böden eines Schweizer Nationalparks (Grisons) mit neutralem pH (DETHIER 1985) vorkommen.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Demgegenüber ist ihre Präsenz in subalpinen Böden (Großglocknergebiet, Gastreinertal) von TROGER (1981) belegt. Im qualitativen Vergleich mit den Arbeiten von ALTMÜLLER (1979), DETHIER (1985) HÖVEMEYER (1985), MOLLON (1982) und TROGER (1981) läßt sich festhalten, daß (1) sich im untersuchten Buchenwald – trotz der Erfassung mit nicht optimalen Methoden – eine relativ große Zahl an Dipterenfamilien fand und (2) die Ursachen für den Nachweis einer Familie sowohl ökologisch als auch methodisch begründet sein können (vgl. HÖVEMEYER 1985, S. 198 ff.).

4. Fangergebnisse

4.1 Siedlungsdichte

Ein erster Einblick in den jährlichen Massenwechsel der Dipterenlarven im Buchenwaldboden läßt sich aus den mittleren Abundanzen der Jahre 1977–1985 ableiten (Tabelle 1). Dabei muß berücksichtigt werden, daß nur für den Zeitraum 1978–1982 vollständige QH- und BE-Werte vorliegen.

Abgesehen von den Jahren 1977, 1982 und 1985, in denen die Dichte jeweils über 2000 Ind./sm^2 lag, hatten die Dipterenlarven in den sonstigen Jahren eine mittlere Abundanz von 700–1900 Ind./sm^2.

Berücksichtigt man die geringere Effizienz einer dynamischen Extraktionsmethode gegenüber einer mechanischen bei Dipterenlarven (HEALEY & RUSSELL-SMITH 1970, BEHRE 1983, HÖVEMEYER 1985), so ist es immerhin erstaunlich, daß in den Jahren 1977 und 1982 mittlere Abundanzwerte ermittelt wurden, die mit den 2687–2725 Ind./m^2 aus einem Kalkbuchenwald bei Göttingen (HÖVEMEYER 1985) und den 2568 Ind./m^2 aus einem alpinen Eichenmischwald bei Stams/Tirol (MEYER et al. 1984) nahezu identisch sind. Die Kombination der beiden Auslesemethoden QH & BE ist anscheinend ähnlich effizient wie eine Sieb-Flotation.

Die Handauslese allein erbringt einen einseitigen Ausschnitt der Dipterenlarven-Zönose, der eindeutig in Abhängigkeit von der Familie und der Larvengröße steht. Sie erbringt bei den meisten sehr kleinen Cecidomyiiden-Larven höchstens 1/13 der Menge, die mittels SF gewonnen werden kann, und auch bei den Chironomidae und Sciaridae ist es maximal 1/5; hingegen ist bei den großen Tipuliden-Larven eine zwischen dem 3- und 53fach höhere Effektivität der QH gegenüber der SF zu beobachten. Auf die Tatsache des Fehlens von Tipulidenlarven in Mull- und Moderböden aus Laubmischwäldern bei Kent bzw. Lancashire (England) bei Anwendung der SF-Methode machen HEALEY & RUSSELL-SMITH (1971) aufmerksam; es ist wahrscheinlich, daß gerade die Tipulidae durch die SF-Methode unzulänglich erfaßt werden.

Bereits von HÖVEMEYER (1985) wurde auf die Schwierigkeiten bei einem Vergleich mit anderen Ökosystemen sowohl auf Grund unterschiedlicher Auslesemethoden und Standorte als auch durch biologische Unterschiede der Dipterenarten hingewiesen. Zudem sind durch die nicht regelmäßige Verteilung der Larven im Boden (DELEPORTE 1981) die Abundanzwerte auch immer von der zufälligen Probenahme mitbestimmt.

Bei zukünftigen Untersuchungen sollte auf eine Standardisierung der Probenahme (Stichprobengröße, -zahl und -frequenz) und Extraktionsmethode größeren Wert gelegt werden, um ökologisch-faunistische Arbeiten vergleichbar zu machen.

Im folgenden wird nur der Verlauf der Populationsdynamik, nicht die absoluten Dichteangaben, vergleichend betrachtet.

4.2 Phänologie

Bei einer Aufgliederung der mittleren Abundanzen (geometrische Mittel $\bar{x}_g$, da Variationskoeffizient V_r größer als 50 %) nach einzelnen Familien lassen sich drei verschiedene Phänologie-Typen erkennen, die auf den Entwicklungszyklen der Arten beruhen (Abb. 1).

Typ 1 (Scatopsidae, Lauxaniidae)

Eine maximale Individuendichte wird im Winterhalbjahr erreicht; bei den Scatopsidae regelmäßig im März mit einem deutlichen Dichteanstieg ab November des vorhergehenden Jahres. In der Zeit von August bis Oktober konnten in keinem Jahr Scatopsiden-Larven im Boden gefunden werden. Bei den Lauxaniidae dokumentiert sich ein Abundanz-Maximum im Dezember.

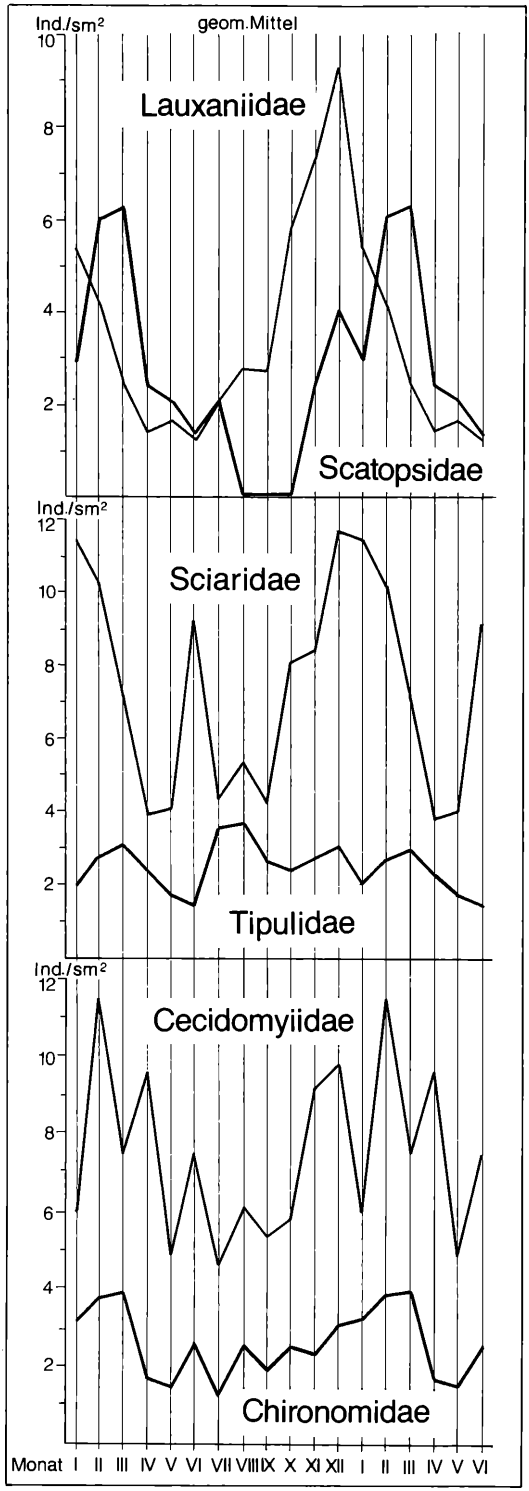
Typ 2 (Tipulidae, Sciaridae)

Innerhalb der Tipulidae werden pro Jahr zwei Dichtemaxima (März und Juli/August), mit der Tendenz eines Anstiegs der mittleren Dichte zum Jahresende hin, erreicht. Dabei dominieren im zyklischen Populationsverlauf während des Jahres verschiedene Arten (Tab. 2). KENDEIGH (1979) stellte bei einer über 29 Jahre (1939–

Tabelle 1. Mittlere monatliche Dichte (Ind./sm^2) der Dipterenlarven der Jahre 1977–1985 in der Streuauflage des Moderhumusbuchenwaldes im Stadtwald Ettlingen. Angaben für 1977 und 1983–1985 der BE und der Gesamtzahl basieren auf Hochrechnungen (s. Methoden); n = Monate.

		Gesamt		BE		QH
Jahr						
1977	12	2488		1315		1173
1978	12	868	1134	743	645	125
1979	12	718	538	542	412	176
1980	12	701	517	522	475	179
1981	12	1278	1318	818	825	460
1982	12	2664	2304	1601	1206	1063
1983	6	1899	1537	1587		312
1984	8	1272	778	1076		196
1985	12	2222		1885		337

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at



1968) dauernden Untersuchung fest, daß die Tipulidae pro Jahr nur ein Abundanzmaximum im Mai mit ca. 10 Ind./m² besitzen.
Im Jahresverlauf erreichen auch die Sciariden-Larven im Sommer (Juni) und im Winter (Dezember/Januar) erhöhte Dichtewerte, so daß die Möglichkeit besteht, daß es sich um eine Population mit bivoltinem Entwicklungszyklus oder um mehrere Sciariden-Arten mit univoltinen Zyklen handelt.

Typ 3 (Cecidomyiidae, Chironomidae)
Auf Grund des stark fluktuierenden Populationsverlaufs innerhalb des Jahres läßt sich für beide Familien schließen, daß jeweils mehrere Arten daran beteiligt sind, die zu verschiedenen Zeiten ihr Dichtemaximum zeigen. Bei beiden Familien liegt die mittlere Abundanz im Sommerhalbjahr niedriger als im Winterhalbjahr.

4.3 Langjähriger Massenwechsel dominanter Familien

Die von Dipterenlarven bekannte, außerordentlich ausgeprägte Massenwechsel-Dynamik im Verlauf mehrerer Jahre (Healey & Russell-Smith 1971, Altmüller 1979, Kendeigh 1979, Mollon 1982) – allerdings von Meyer et al. (1984) und Hövemeyer (1985) bei 2- bis 3jährigen Untersuchungen nicht bestätigt – wird bereits an den Abundanzzahlen aller Larven deutlich (Abb. 2). Zunächst fällt auf, daß es innerhalb des Untersuchungszeitraumes von 1977–1985 zu zwei Massenvermehrungen von Dipterenlarven kommt und zwar Anfang 1977 und Ende 1982 (zeitlicher Abstand: 70 Monate). Dabei

Tabelle 2. Abundanz von *T. scripta, T. nubeculosa* und der Gesamt-Tipuliden im Zeitraum 1977–1985 im Stadtwald Ettlingen.

	Tipulidae	*T. nubeculosa*		*T. scripta*	
Monat	Ind./sm²	Ind./sm²	%	Ind./sm²	%
I	98	31	32	54	55
II	103	46	45	36	35
III	238	82	34	149	63
IV	88	10	11	72	82
V	55	16	29	21	38
VI	23	5	22	6	26
VII	446	101	23	17	4
VIII	179	67	37	51	28
IX	246	103	42	103	42
X	192	71	37	78	41
XI	348	131	38	181	52
XII	194	110	57	50	26

Abbildung 1. Mittlere Siedlungsdichte (geom. Mittel, Ind./sm²) der Scatopsidae und Lauxaniidae (oben), der Sciaridae und Tipulidae (Mitte) und der Cecidomyiidae und Chironomidae (unten) im Ettlinger Stadtwald 1977–1985. Alle Zeichnungen: F. Weick.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

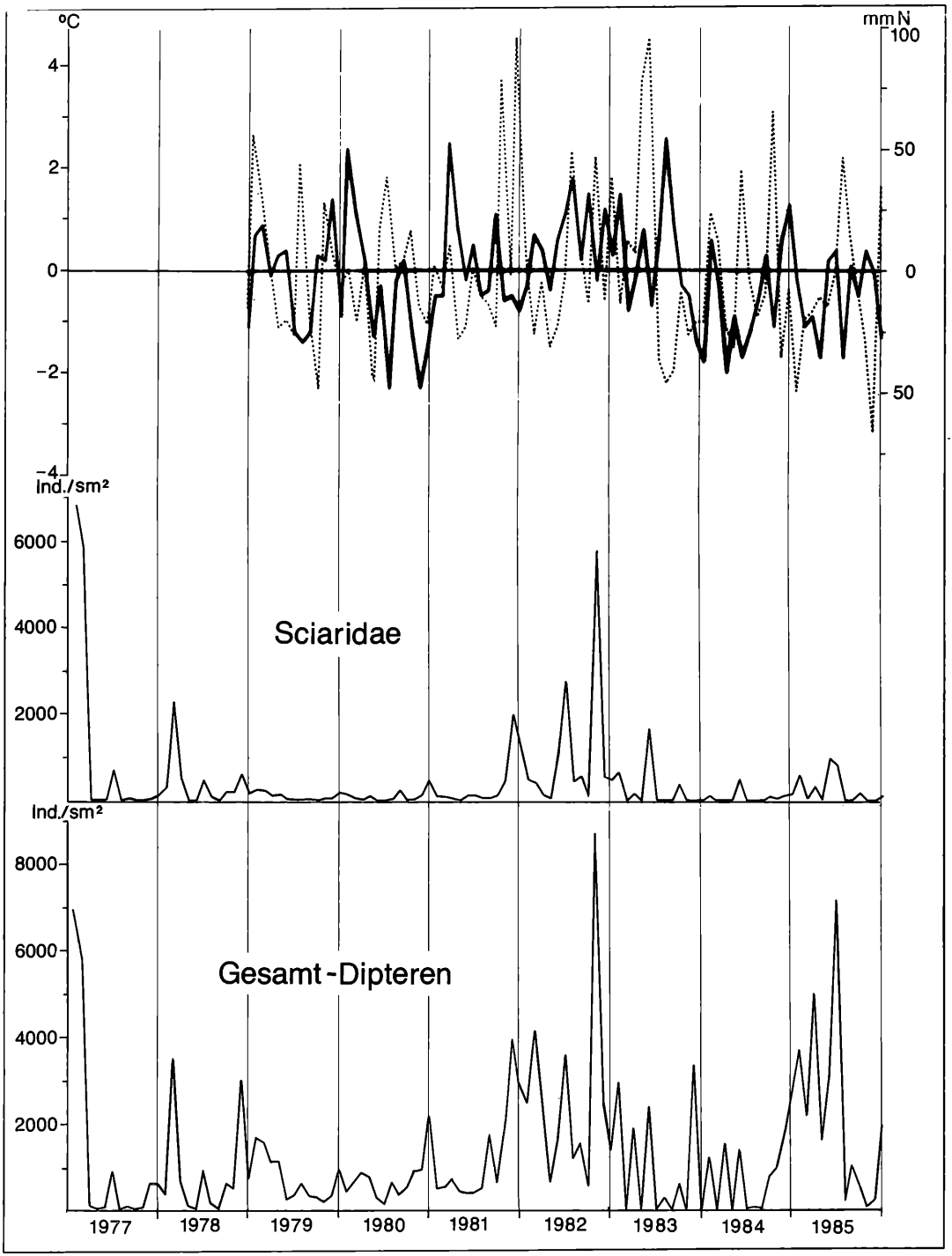


Abbildung 2. Abundanzdynamik der Gesamt-Dipterenlarven und der Sciaridae (Ind./sm^2, QH+BE) und die Abweichungen der Temperatur- und Niederschlagswerte vom Monatsmittel im Ettlinger Stadtwald der Jahre 1977–1985. Temperatur: —, Niederschlag: .....

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

werden immerhin Dichten von 6835 Ind./sm^2 in 1/77 bzw. 8705 Ind./sm^2 in 10/82 erreicht. In der dazwischen liegenden Latenzphase variieren die Abundanzen zwischen Sommer- und Winterhalbjahr, aber auch zwischen den Jahren sehr erheblich. Ist in den Jahren 1977–1982 und 1985 jeweils ein Sommer- und ein meist größeres Wintermaximum zu verzeichnen, so sind in den Jahren 1983–1984 nur zum Jahresende höhere Abundanzen zu beobachten. Außerdem ist auffällig, daß es nach der Massenvermehrung im Oktober 1982 zu einem starken Einbruch in der Larvenabundanz kommt. Erst im Jahr 1985 scheinen sich die Populationen wieder zu stabilisieren, gekennzeichnet durch die aus den vorausgehenden Jahren bekannten Populationsschwankungen.

Die Larven der Sciaridae sind innerhalb der Dipterenlarven-Zoozönose sicherlich die auffälligste Familie (vgl. BINNS 1981, HÖVEMEYER 1985). Obwohl die Morphologie der Larven u. a. von MADWAR (1937) und PLACHTER (1979) für einige Arten detailliert beschrieben wurde, liegt für die Sciaridae weder eine systematische Gliederung noch ein Bestimmungsschlüssel der Larven aller Gattungen vor (HENNIG 1948). Lediglich die Gattungen *Trichosia, Scythropochroa, Zygoneura, Bradysia, Corynoptera, Xylosciara* und *Plastosciara* sind nach KRIVOSHEINA und MAMAEV (1967) im larvalen Stadium bestimmbar.

Ein Vergleich der Populationskurven der gesamten Dipterenlarven und der Sciariden-Larven (Abb. 2) macht deutlich, daß der langjährige Massenwechsel hauptsächlich von Sciariden bestimmt wird. Sowohl in einem Gradationsjahr von Sciaridae (1977) als auch in einem Jahr mit der geringsten Abundanz (1985) liegen die prozentualen Anteile der Sciaridae mit 97 % bzw. 50 % sehr hoch. Nach ALTMÜLLER (1979) dominieren in einem Sauerhumusbuchenwald zu allen Jahreszeiten – mit Ausnahme des Frühsommers – die Sciariden-Larven mit über 50 % der gesamten Dipteren.

Obwohl im Jahre 1982 ebenfalls eine Massenvermehrung von Larven zu verzeichnen war, liegt der Anteil der Sciaridae mit 42 % relativ niedrig, bedingt durch die fast gleichzeitig erhöhten Abundanzen anderer Familien wie Scatopsidae, Tipulidae, Chironomidae.

Erhöhte Larvendichten der Sciaridae sind regelmäßig in der Zeit von Oktober bis März zu verzeichnen (vgl. Abb. 1), darüber hinaus aber auch – wenngleich auf einem niedrigeren Niveau – zwischen Juni und August. In den Jahren 1979–1981 und 1983–1984 ist eine zweite Populationswelle an Sciaridae im Sommer überhaupt nicht nachweisbar bzw. sehr schwach ausgeprägt. Ebenfalls sind von HÖVEMEYER (1985) erhöhte Sciariden-Abundanzen (100–2200 Ind./m^2) von September bis Februar bekannt, und in einem, dem Ettlinger Stadtwald ähnlichen Biotop lag nach ALTMÜLLER (1979) von September bis November eine Sciariden-Massenvermehrung mit Dichtewerten zwischen 3500 und 12 900 Ind./m^2 vor. Sowohl aus Untersuchungen in einem Laubmischwald (*Quercus* spec., *Fagus silvatica,* Moder) bei Ille-et-Vilaine, Bretagne (DELEFORTE 1981) als auch aus Laubmischwäldern (Mull, Moder) bei Lancashire, England (HEALEY & RUSSELL-SMITH 1971) ist nachgewiesen, daß nur einige Sciariden-Arten (z. B. *Plasosciara perniciosa, Pl. falsifera, Bradysia albosetosa*) zu kurzfristigen Gradationen im Boden neigen; andere Arten (z. B. *Br. confinis*) weisen über mehrere Jahre annähernd konstante Abundanzen auf. Somit muß davon ausgegangen werden, daß sich die Sciaridae im Ettlinger Stadtwald aus mehreren, univoltinen Arten zusammensetzt.

Die Populationen der Tipulidae-Larven weisen in den Jahren 1977–1980 Abundanzwerte im Sommerhalbjahr von 0–57 Ind./sm^2 auf (Abb. 3). Diese Dynamik wird von 1980–1982 von immer stärker in Erscheinung tretenden Maxima in den Monaten Juli bis September abgelöst, erkennbar an den von 27 Ind./sm^2 über 85 auf 285 Ind./sm^2 steigenden Dichtewerte der Monate Juli 1980–1982. Nach der Gradation im Juli und November 1982 geht die Populationsdichte von 1983 bis 1985 stetig zurück; ab Mitte 1983 werden pro Monat nicht mehr als 17 Ind./sm^2 im Boden gezählt.

Obwohl die Biologie und Ökologie einzelner Tipuliden-Arten u. a. von COULSON (1962), CRAGG (1961) und FREEMAN (1967) eingehend studiert wurde, stellt KENDEIGH (1979) bisher die einzige Langzeituntersuchung an Larven und Imagines dar. Danach erreichten – ohne erkennbare Periodik – in verschiedenen Laubwäldern von Illinois (USA) die Larven alle 3–12 Jahre mit 40–70 Ind./m^2 ihre höchste Dichte.

Im Gegensatz zu den anderen Familien der Diptera ist es bei den Tipulidae möglich, die Individuen im Larvenstadium nach THEOWALD (1967) bis zur Art zu bestimmen. Dabei stellt sich heraus, daß die nach BRINDLE (1957), FREEMAN (1967) und RABELER (1962) in feuchten Böden nachgewiesenen Arten *Tipula (Vestiplex) scripta* (MEIGEN, 1830) und *Tipula (Vestiplex) nubeculosa* (MEIGEN, 1804) einen erheblichen Anteil an der Gesamtpopulation der Tipulidae haben (Tab. 2). Auf die ökologischen Eigenschaften und Konkurrenzerscheinungen dieser Arten ist bereits bei HEYNEN (1987) eingegangen worden. Außerdem kamen vereinzelt noch *Tipula (Lunatipula) fascipennis, Tipula (Vestiplex) hortorum* und *Tipula (Pterelachisus) varipennis* im Boden vor.

T. scripta dominiert innerhalb der Tipulidae von Januar bis Mai, ist dann erwartungsgemäß während der Flugzeit der Imagines (Anfang Juni bis Mitte Juli, nach MANNHEIMS 1951–1968) kaum noch im Boden anzutreffen. In diesem Zeitraum sind aber jüngere Larvenstadien von Tipulidae (174 Ind./sm^2), die aber keinen Arten zugeordnet werden können, in der Streu vorhanden. Ab August ist mit der nächsten Generation von *T. scripta* zu rechnen.

Bei *T. nubeculosa* ist die Generationsfolge sehr ähnlich, doch mit dem Unterschied, daß diese Art in der zweiten Jahreshälfte (August, Dezember) etwas höhere bzw. mehr oder weniger gleich hohe Abundanzen (September–November) wie *T. scripta* aufweist.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

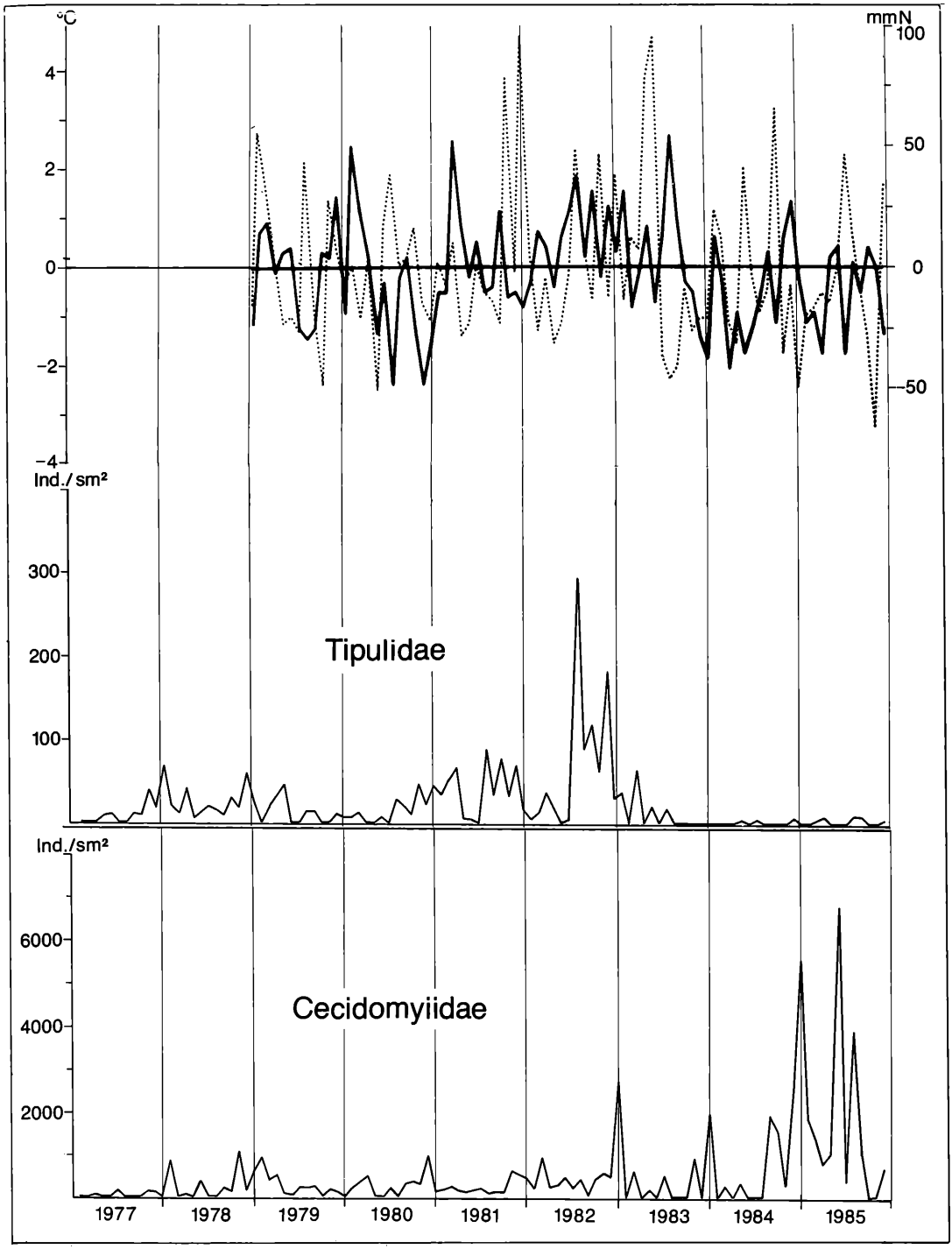


Abbildung 3. Abundanzdynamik der Tipulidae und Cecidomyiidae (Ind./sm^2, QH+BE) und die Abweichungen der Temperatur- und Niederschlagswerte vom Monatsmittel im Ettlinger Stadtwald der Jahre 1977–1985. Temperatur: —, Niederschlag:

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 3. Biomasse (mg Trockensubstanz / sm^2) von *T. scripta* und *T. nubeculosa* in den Jahren 1981 und 1982; N = Zahl gewogener Ind.

	T. scripta				*T. nubeculosa*			
Monat	N	$\bar{x}$ / s	1981	1982	N	$\bar{x}$ / s	1981	1982
I	5	7.50/ 6.28	165	30.0	2	17.76/–	195	0
II	4	5.75/ 5.85	143	0	2	23.95/–	144	311
III	9	7.59/ 6.10	250	45	7	33.98/16.91	250	170
IV	6	20.30/ 6.72	122	223	1	30.26/–	0	151
V	7	20.08/16.15	80	0	1	91/–	0	0
VI	1	18.79/–	0	0				
VII	8	12.35/12.30	49	0	10	0.86/ 0.44	9	55
VIII	11	3.52/ 1.45	56	70	14	6.92/17.96	76	193
IX	14	5.24/ 4.40	230	199	7	8.37/ 3.97	84	602
X	11	5.50/ 3.67	33	143	5	13.49/ 4.43	0	283
XI	11	7.38/ 6.77	0	841	14	29.43/23.61	765	1648
XII	6	7.89/ 7.36	0	0	5	27.07/21.72	0	676

Die Biomasse-Werte (Tab. 3) dokumentieren zum einen bei den makrophytophagen *Tipula*-Arten durchaus ihre funktionelle Bedeutung beim Streuabbau (OVERGAARD-NIELSON 1962, PEREL et al. 1971, BECK 1983), zum anderen unterschiedliche Wachstumskurven beider Arten.
T. nubeculosa erreicht in der Sommergeneration ab Juli relativ schnell eine hohe Biomasse mit einem Maximum im März; die Werte für April und Mai müssen wegen der geringen Stichprobe als unsicher gelten, zumal in diesem Zeitraum in allen Jahren junge Larvenstadien gefunden wurden.
Bei *T. scripta* geht das Wachstum der Larven im gleichen Zeitraum sehr viel langsamer vor sich und die L 4 sind erst im April des folgenden Jahres voll ausgewachsen.
Diese Schwankungen der individuellen Biomasse lassen sich für die Gesamt-Biomasse der Populationen beider Arten für 1981 und 1982 nicht in gleichem Maße wiederfinden. Nicht in allen Monaten (z. B. März und November bei *T. scripta* und April bei *T. nubeculosa*) ist eine Beziehung zwischen der individuellen und der Gesamt-Biomasse zu erkennen. Im Gegenteil, oft wird eine geringe individuelle Biomasse durch erhöhte Abundanzen weitgehend ausgeglichen, so daß relativ hohe Gesamt-Biomassewerte resultieren wie z. B. im August und September bei *T. nubeculosa* und September–Oktober bei *T. scripta.*
Während die Biologie und Populationsdynamik von gallbildenden Cecidomyiiden-Larven an Wild- und Kulturpflanzen genauestens bearbeitet wurden (u. a. BASEDOW 1972, MEYER 1984, SKUHRAVA 1973 und SKUHRAVA et al. 1984), müssen die freilebenden Gallmückenlarven wegen taxonomisch-systematischer Probleme (HENNIG 1948, S. 121 ff.) als die am wenigsten untersuchte Familie innerhalb der Nematocera angesehen werden.
Die Arten der Cecidomyiidae werden auf Grund ihrer geringen Körpergröße (0,6–2,7 mm) und Aktivität mittels QH nur sehr unzureichend erfaßt, so daß sich eine Analyse der Populationsdynamik auf die Jahre 1978–1982 beschränkt (Abb. 3).
Bei den Cecidomyiiden-Larven kann es zu allen Jahreszeiten zu erhöhten Abundanzen kommen, allerdings liegen die Werte im Winter immer über denen vom Sommer. Diese sehr unterschiedlichen und uneinheitlichen Fluktuationen deuten darauf hin, daß es sich um mehrere Arten innerhalb der Cecidomyiiden handelt.
Die Abundanzwerte liegen nur ausnahmsweise unter 100 Ind./sm^2 – meist im Bereich von 100–600 Ind./sm^2
Diese Angaben differieren kaum von den mittleren Siedlungsdichten, die durch eine Sieb-Flotationsextraktion gewonnen wurden (ALTMÜLLER 1979: 100–900 Ind./m^2; HÖVEMEYER 1985: 100–500 Ind./m^2). Im Laufe einer einjährigen Probenahme aus einem Buchen-Eichen-Wald (mullartiger Moder) und einem Eichen-Fichten-Mischwald bei Foljuif (Seine-et-Marne, Frankreich; MOLLON 1982) nahm von Oktober bis März die Dichte der Cecidomyiiden-Larven kontinuierlich bis 480 Ind./m^2 zu.
Zusammenfassend ergibt sich aus den genannten Arbeiten, daß auf dem Familien-Niveau die Cecidomyiidae keine standortlichen Differenzen bezüglich ihrer Abundanzen aufweisen. Eine Artdetermination ist somit zur Abgrenzung ökologischer Nischen der Larven unbedingt erforderlich.
Obwohl die Larven zu jeder Zeit und in relativ hoher Dichte in der Streuschicht vorhanden sind (vgl. HÖVEMEYER 1985) und methodisch bedingt nur größere, bewegliche Larven gefunden wurden, ist zu vermuten, daß

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

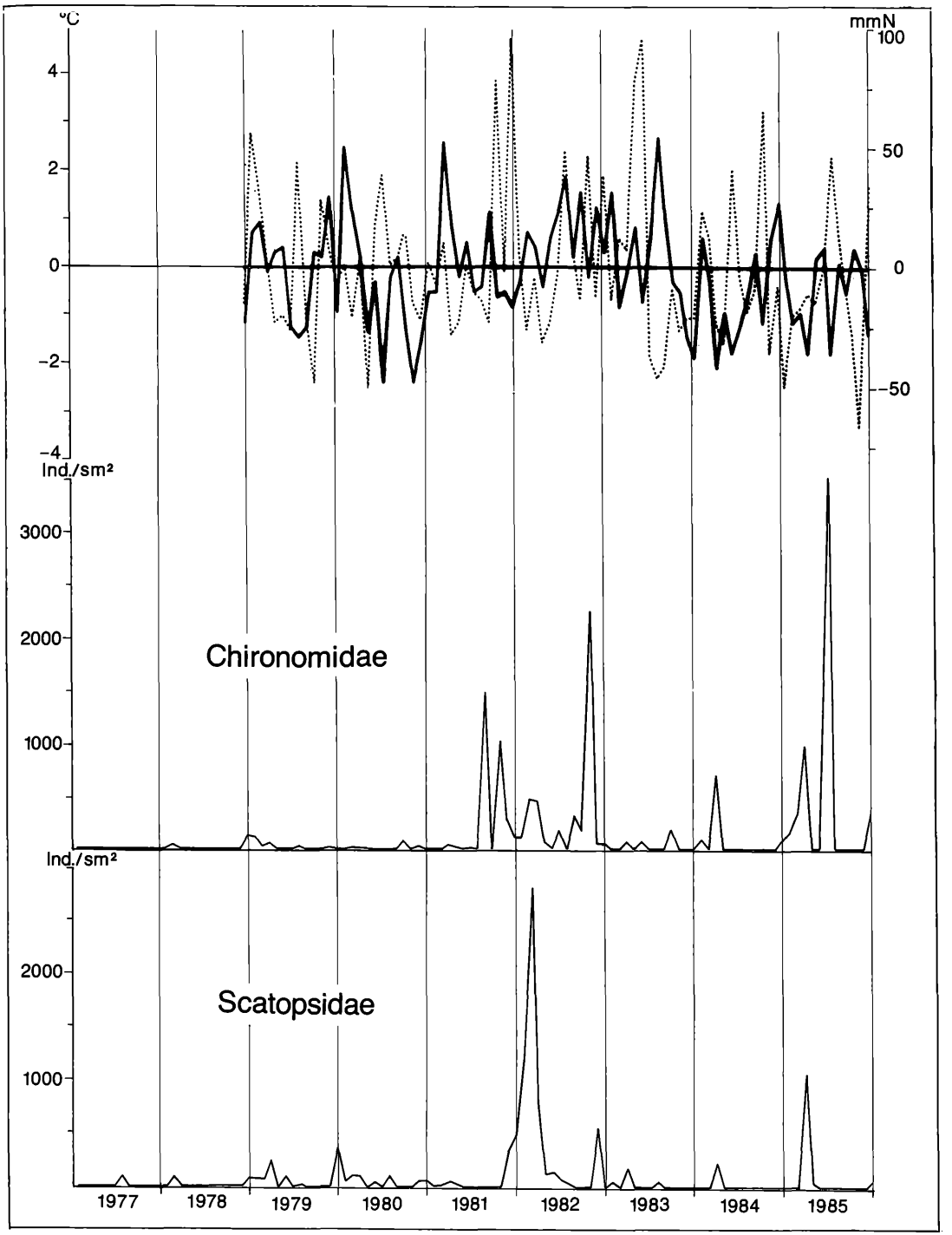


Abbildung 4. Abundanzdynamik der Scatopsidae und Chironomidae (Ind./sm², QH+BE) und die Abweichungen der Temperatur- und Niederschlagswerte vom Monatsmittel im Ettlinger Stadtwald der Jahre 1977–1985. Temperatur: —, Niederschlag:

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 4. Individuendichte (Ind./m²) der Chironomidae in verschiedenen west- und mitteleuropäischen Laubwäldern. *F + H-Horizont.

Vegetation	Humusform	pH KCl	pH $CaCl_2$	Ind.dichte ∅	Ind.dichte Min.–Max	Autor
Standort						
Eichen-Kiefern-Wald	Moder			170	0–400	MOLLON (1982)
Foljuif (F)						
Eichen-Birken-Wald	a) Mull/Kalk	7,2	–	150		VAN DER DRIFT (1961)
Vorden (NL)	b) Mull/sauer	3,6		250		VAN DER DRIFT (1961)
	c) Moder	3,3		50		VAN DER DRIFT (1961)
Eichenmischwald	a) Mull	5,3		6500	4000–8500	HEALEY & R.-S. (1971)
Lancashire (GB)						
Buchenwald	b) Moder	5,0		1500	1200–1700	HEALEY & R.-S. (1971)
Kent (GB)						
Kalkbuchenwald	Mull		5,5–6,0	900	500–1600	HÖVEMEYER (1985)
Göttingen (D)						
Grünerlenwald				330	30–850	TROGER (1981)
Gastreinertal (A)						
Buchenwald	Moder	3,6–4,6*		160	0–3530	diese Arbeit
Ettlingen (D)						

kleine oder diapausierende Larven durch die BE nicht erfaßt wurden. Von landwirtschaftlich wichtigen Gallmückenlarven ist bekannt, daß sie mindestens 6 Monate eine Larvendiapause im Boden durchmachen (BASEDOW 1977, HOFFMANN & SCHMUTTERER 1983). Trifft dies auch für freilebende Cecidomyiiden-Larven zu, so kann von einer primären Bedeutung beim Abbau des Bestandesabfalls nicht ausgegangen werden. Die Funktion als Beute für zoophage Bodentiere bleibt zweifellos bestehen (vgl. HÖVEMEYER 1985, S. 223). Die Fragen, welchen Lebensform- und Phagietypen die freilebenden Cecidomyiiden-Larven angehören und wie hoch jahreszeitlich der Anteil diapausierender Larven unter den Gallmücken im Boden ist, sollen in künftigen Arbeiten geklärt werden.

Die saprophagen Larven der Chironomidae und Scatopsidae weisen im Zeitraum 1977–1980 sehr ähnliche Populationsschwankungen auf (Abb. 4). Besonders bei den Scatopsidae kommt es – betrachtet man die winterlichen Abundanzmaxima – in dieser Zeit zu einem Anstieg der Dichte. In beiden Familien finden 1981 und 1982 Massenvermehrungen statt, wobei im Frühjahr 1982 die Scatopsidae mit maximal 2836 Ind./sm² die sonst dominierenden Sciariden (475 Ind./sm² in 2/82) in der Abundanz ganz erheblich übertreffen. Scatopsiden-Larven wurden nur selten in Waldbiotopen nachgewiesen (HÖVEMEYER 1985, TROGER 1981) und SEDDON (1985) stellt die bisher einzige Studie über den Lebenszyklus und die Populationsdynamik einer Scatopsiden-Art (*Apiloscatopse scutellata* LOEW) dar. Danach wurden Scatopsiden-Larven aus einem Laubmischwald im Epping Forest (Essex, England; pH 4,9–6,5, Moder) in erhöhter Dichte von 500–800 Ind./m² nur im Mai festgestellt, eine Tatsache, die sich mit den eigenen Beobachtungen maximaler Abundanzen in den Monaten Februar, März, November und Dezember nicht deckt. Eher bestätigen sich die Angaben von HÖVEMEYER (1985), wonach Larven mit nennenswerten Abundanzen nur von Oktober bis Februar im Boden anzutreffen waren. In diesem Zusammenhang erscheint es interessant, daß es sich bei HÖVEMEYER (1985) und SEDDON (1985) um dieselbe Scatopsiden-Art, jedoch mit unterschiedlicher Populationsdynamik handelt, ein Hinweis auf die ökologische Potenz von Scatopsiden.

Bei den Chironomidae sei besonders auf die Gradation mit 2248 Ind./sm² im Oktober 1982 hingewiesen, einer Zeit, in der auch die Sciaridae mit über 5800 Ind./sm² im Boden vorhanden waren.

Eine Vermeidung einer direkten Nahrungskonkurrenz bei diesen Familien könnte darin bestanden haben, daß in dieser Zeit eine Aggregation der Sciariden-Larven eher im oberen F-Horizont, bei den Chironomiden-Lar-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

ven dagegen im H-Horizont stattgefunden hat. Die Präferenz vieler Chironomiden-Larven für feine Humuspartikel als Nahrung, zusammen mit einer Empfindlichkeit gegen Austrocknung (HEALEY & RUSSELL-SMITH 1971) – allerdings von MOLLON (1982) nicht bestätigt – könnte als Ursache in Frage kommen. Die Abundanzen terrestrischer Chironomiden-Larven stehen nach VAN DER DRIFT (1962) und HEALEY & RUSSELL-SMITH (1971) in gewisser Abhängigkeit von der Humusform (Tab. 4). In „Mullhumus-Böden" liegen die mittleren Dichtewerte – unabhängig vom Standort – regelmäßig höher als in „Moderhumus-Böden" Die im Ettlinger Stadtwald dokumentierten extremen Populationsschwankungen werden auch von den genannten Autoren angegeben. Entsprechend hielten sich auch die Scatopsidae und Sciaridae Anfang 1982 hauptsächlich in verschiedenen Horizonten auf; die Scatopsidae im L- und F-Horizont, die Sciaridae im F- und H-Horizont.

Die bisher beobachtete Tatsache erhöhter Abundanzwerte der Larven im Winterhalbjahr wird besonders bei den als mikrophytophag („surface scrapers") einzustufenden Lauxaniidae deutlich (Abb. 5). In den Jahren 1977– 1985 sind maximale Larvendichten im November bzw. Dezember bis zu 600 Ind./sm^2 (11/78) erkennbar. Es scheint sich um Arten mit univoltinem Zyklus zu handeln. Diese Ergebnisse werden von ALTMÜLLER (1979) und HÖVEMEYER (1985) bestätigt; in beiden Standorten werden die sonst nur von MOLLON (1982) erwähnten Lauxaniiden-Larven von September bis März mit Abundanzen von 18–53 Ind./m^2 bzw. 150–200 Ind./m^2 in der obersten Streuschicht angetroffen.

Die Populationsdynamik der zoophagen Rhagionidae spiegelt ein sehr inhomogenes Bild wider, wodurch eine Analyse erschwert wird (Abb. 5). Insgesamt lassen sich jährlich drei Dichte-Wellen an Rhagioniden-Larven von unterschiedlicher Dauer und Amplitude feststellen, doch mit der Tendenz einer von 1977–1981 ansteigenden, von 1982–1985 abnehmenden Abundanz aller Populationen.

Nach einer relativ lang andauernden Periode erhöhter Dichte von März bis Juni 1979 bzw. Februar bis Mai 1980 verzeichnen in den zwei darauffolgenden Jahren die Larven nur im März und im Spätsommer (August/September) gesteigerte Populationswerte. Abgesehen von den Jahren 1977, 1978 und 1981 wurden in der Zeit von Februar–April mit maximal 97 Ind./sm^2 immer mehr Individuen im Boden gefunden als in der zweiten Jahreshälfte mit 0–51 Ind./sm^2. Weiterhin ist das fast völlige Verschwinden der Rhagioniden-Larven von Juli 1983 bis Februar 1985 interessant; nur im Januar 1984 wurden lediglich 4 Ind./sm^2 registriert. Diese mehrgipflige Populationskurve läßt sich nach ALTMÜLLER (1979) und HÖVEMEYER (1985) mit einer zweijährigen Entwicklungsdauer der Rhagioniden und der zeitlichen Aufeinanderfolge mehrerer Arten erklären. Eine Artbestimmung der Larven könnte weitere Erkenntnisse liefern.

Methodisch bemerkenswert ist die Tatsache, daß alle mit der Sieb-Flotationsmethode gewonnenen Ergebnisse für Rhagionidae Abundanzangaben liefern, die unter denen im Stadtwald Ettlingen liegen: ALTMÜLLER (1979) ermittelte zwischen 48 und 72 Ind./m^2 und HÖVEMEYER (1985) zwischen 5 und 30 Ind./m^2 auf der *Mercurialis*-Fläche des Kalkbuchenwaldes bzw. 40 und 65 Ind./m^2 auf der *Allium/Mercurialis*-Fläche.

5. Beziehungen zwischen Massenwechsel und Klima

Die gemessenen Temperatur- und Niederschlagswerte im Ettlinger Stadtwald geben Gelegenheit dazu, die Änderungen dieser abiotischen Faktoren mit denen der Populationsdichte der Larven zu vergleichen und mögliche Abhängigkeiten herauszustellen. Dabei ist es sinnvoll, jede Familie separat zu besprechen, da diese auf Witterungseinflüsse unterschiedlich reagieren (KENDEIGH 1979).

In den Abbildungen 2–5 sind parallel zu den Populationskurven die monatlichen Abweichungen von der Temperatur und dem Niederschlag vom langjährigen Mittel für den Zeitraum 1979–1985 angegeben (nach BECK 1988). Nach WILBERT (1962) ist nur der Vergleich der Abweichung der aktuellen Klimawerte vom langjährigen Mittel des betreffenden Monats mit den vorhandenen Dichtewerten zur Prüfung eines Einflusses von Klimafaktoren auf die Populationen sinnvoll.

Im Zeitraum von 7 Jahren wurden Temperatur-Niederschlag-Verhältnisse registriert, die als naß–kalte bzw. trocken–warme Perioden angesprochen werden können:

Periode	Art	Jahr	Zeitraum	Dauer (in Monaten)
1	naß–kalt	1979	VIII	1
2	trocken–warm	1981	III–VI	3
3	naß–kalt	1981	IX–XII	3
4	naß–kalt	1983	II–VI	4
5	trocken–warm	1983	VI–IX	3
6	naß–kalt	1984	IV–VII	3
7	naß–kalt	1984	VIII–X	3
8	trocken–warm	1984	X–XII	3
9	naß–kalt	1985	V–VII	3

Insgesamt lassen sich sechs naß–kalte Perioden mit einer Dauer von 1–4 Monaten und drei trocken–warme Phasen mit einer Dauer von je 3 Monaten ebenfalls zu jeder Jahreszeit erkennen. Diese Phasen unterliegen keiner Periodizität. Zwei gegensätzliche Phasen beherrschen z. B in den Jahren 1983 und 1984 jeweils den längsten Zeitraum des Jahres.

Bei den Tipuliden-Larven fällt der deutliche Rückgang der Populationsdichte der Jahre 1983–1985 mit dem Einsetzen extremer Perioden in diesen Zeitraum zusammen. FREEMAN (1967) konnte in Laborversuchen zeigen, daß auf feuchte Waldböden angewiesene *Tipula*-Arten wie *T. scripta, T. hortulana* und *T. lunata* eine geringe Resistenz gegenüber Trockenheit besitzen; bei

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

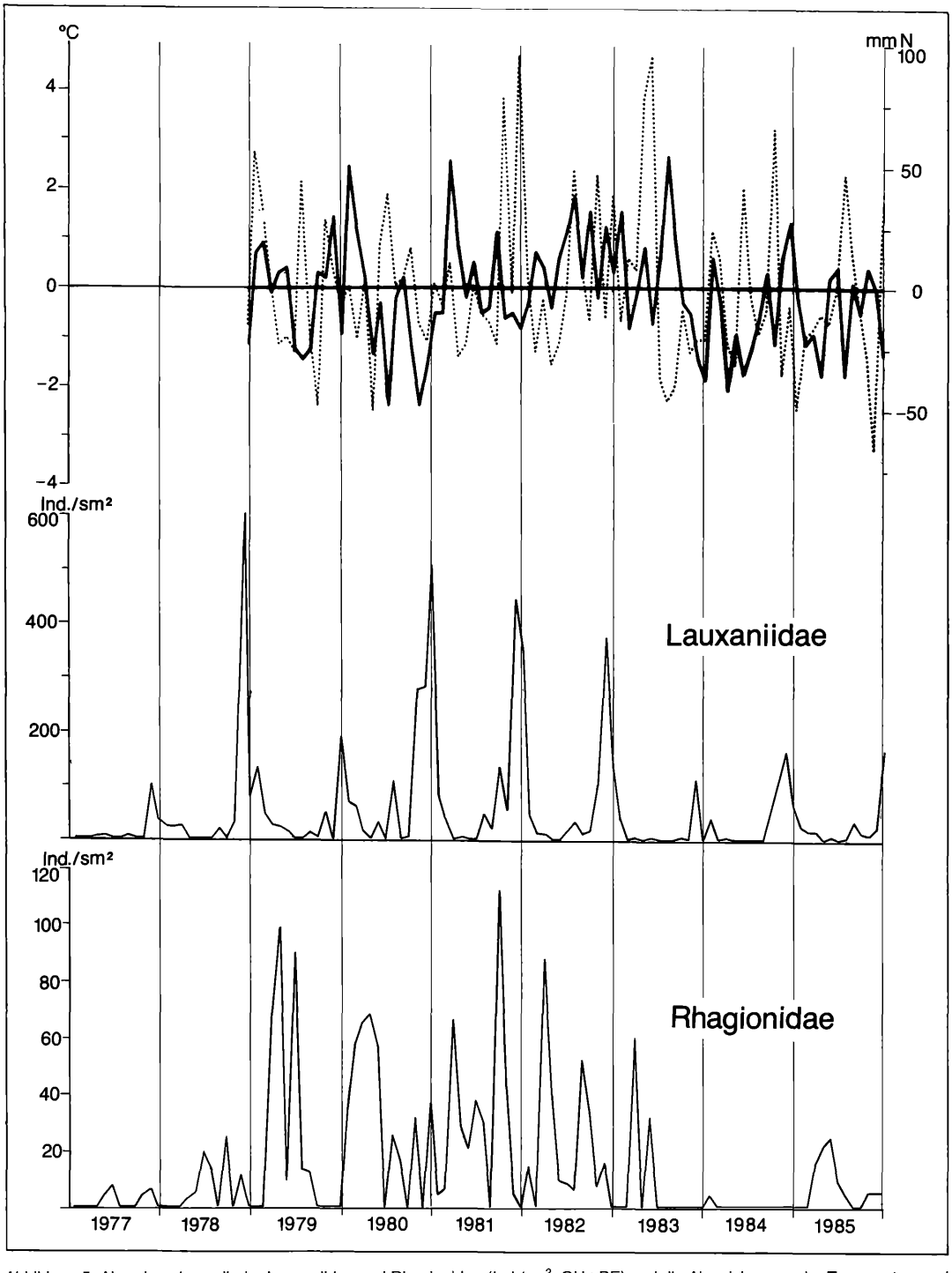


Abbildung 5. Abundanzdynamik der Lauxaniidae und Rhagionidae (Ind./sm^2, QH+BE) und die Abweichungen der Temperatur- und Niederschlagswerte vom Monatsmittel im Ettlinger Stadtwald der Jahre 1977–1985. Temperatur: —, Niederschlag:

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

80 % rLF verloren die L4 nach 2–9 Std. bereits 20 % des Körpergewichts. Obwohl die nach demselben Autor für die meisten Tipuliden-Arten letalen Temperaturen von −5 °C im untersuchten Biotop nicht erreicht wurden, kann man davon ausgehen, daß die lang andauernden Extremphasen 1983–1984, die auf allen Entwicklungsstadien eingewirkt haben, mit eine Ursache dafür sind, daß bis Ende 1985 fast keine Larven in der Streuauflage zu finden waren.

Vermutlich wirken hohe Niederschläge bei niedrigen Temperaturen stärker auf die Tipuliden-Populationen ein als hohe Niederschläge bei hohen Temperaturen, wie ein Vergleich der Jahre 1982 und 1983 zeigt (vgl. auch KENDEIGH 1979).

Für die Larven der Chironomidae ist in den Jahren 1977–1982 keine direkte Beeinflussung durch klimatische Faktoren nachweisbar. Die Massenvermehrung der Larven ab Ende 1981 bis Ende 1982 wird durch die trocken–warme und naß–kalte Periode überhaupt nicht verhindert, eher trägt das warm–feuchte Klima im Jahr 1982 zu einer Populationserhöhung bei. Während der extremen Witterungsperioden 1983 werden die Chironomiden-Larven weit weniger stark in ihrer Populationsgröße dezimiert als z. B. die in ihren ökologischen Ansprüchen vergleichbaren Scatopsidae (s. Abb. 4; BRAUNS 1954, HÖVEMEYER 1985).

Die Ursache könnte darin zu suchen sein, daß Chironomiden-Larven einerseits als frosttolerant gelten (TOPP 1981), andererseits aber auch die Fähigkeit besitzen, tiefere Horizonte wie den A_h aktiv aufzusuchen und somit negativen Einflüssen auszuweichen (STRENZKE 1951, HÖVEMEYER 1984, 1985). Es bestätigen sich die Angaben von HEALEY & RUSSELL-SMITH (1971), wonach terrestrische Chironomiden-Larven empfindlich gegenüber Trockenheit im Boden sind (vgl. dagegen MOLLON 1982); die geringen Niederschläge der Jahre 1979, 1980 und Ende 1985 fallen zeitlich mit einem Populationsrückgang zusammen, der jedoch nicht lange anhält. Eine Verminderung der Dichte in den Jahren 1984 und 1985 ist trotz vorhandener extremer Perioden nicht nachweisbar; obwohl diese zumindest in ihrer Dauer mit denen von 1983 vergleichbar sind, werden im März 1984 und 1985 ausgesprochene Massenvermehrungen beobachtet.

Die abiotischen Bedingungen der Jahre 1983–1985, besonders der trockene Sommer 1983, konnte auf die Scatopsiden-Larven einen gewissen Einfluß ausgeübt haben. In dieser Zeit wird das Populationsniveau stark gesenkt, es liegt aber sicher noch oberhalb der untersten Grenze, die eine Existenz der Populationen garantiert (vgl. WILBERT 1962). Korrespondierend dazu erreichen die Larven zu den Zeiten, zu denen geringe Niederschläge mit niedrigen Temperaturen auftraten wie im Frühjahr 1984 und 1985, gering erhöhte Abundanzen, die aber immer noch unter denen vorausgegangener Jahre liegen. Eine gewisse Resistenz gegenüber niedrigen Temperaturen – in Verbindung mit geringen Niederschlägen – ist somit auch bei den Scatopsidae nicht auszuschließen. Nach FLACHS (1943) und SEDDON (1985) sind die Larven von *Scatopse fuscipes* und *Apiloscatopse scutellata* (Scatopsidae) sehr empfindlich gegenüber der Substratfeuchte; unterhalb von 75–80 % ist eine vollständige Entwicklung von *S. fuscipes* nicht möglich. Diese Tatsache trägt sicher dazu bei, daß in den Jahren 1979 bis Mitte 1981 und Ende 1985 niedrige Dichtewerte zu verzeichnen waren.

Bei den Cecidomyiiden-Larven ist zum einen festzuhalten, daß trocken–kalte Witterungsperioden (z. B. Winter 1980, Frühjahr 1985) die Populationsdichte nicht verringert. Zum anderen können die naß–kalten Perioden in der ersten Jahreshälfte (Periode 4, 6 und 9) durchaus zu einer Dezimierung beitragen. Entscheidend ist demnach der Zeitpunkt, zu dem abiotische Faktoren auf die Populationen einwirken.

Betrachtet man die Sciariden-Larven, so fällt zunächst die – nach einer Latenzphase von 3,5 Jahren – stärkere Populationsentwicklung Ende 1981 auf (s. 4.3), die von einer naß–kalten Periode unbeeinflußt bleibt. In der folgenden Zeit fördert vermutlich die warm–feuchte Witterung 1982 die Entwicklung der Sciaridae, die dann im September 1982 zu einer Gradation kumuliert.

Nach DELEPORTE (1986) führen längere Regenperioden zu einer stärkeren Larvenmortalität der Sciaride *Bradysia confinis;* die Larven können sich bei Überflutung im Freiland nicht aus dem Wasser befreien und sterben ab. Demgegenüber scheint die Kälte kein wichtiger Mortalitätsfaktor zu sein. Somit ist auch für die Sciariden-Populationen im Ettlinger Stadtwald nicht auszuschließen, daß längere, regenreiche Perioden besonders der Jahre 1983–1985 für die Abundanzdynamik mitverantwortlich sein können. Eine Regulation der Populationsdichte der Sciariden durch klimatische Faktoren ist auf Grund der an anderen Insektenpopulationen erhaltenen Ergebnisse (ODUM 1983) auszuschließen; andere, dichteabhängige Faktoren wie intraspezifische Konkurrenz, Krankheiten und Räuber könnten möglicherweise in einem viel stärkeren Maße für die Dichteregulation verantwortlich sein.

Die Lauxaniiden-Larven werden wahrscheinlich von den Witterungsperioden der Jahre 1983 und 1984 in ihrer Dichte mitbeeinflußt. Es findet eine – im Vergleich zu 1982 – Verringerung der Fluktuationsamplitude um 56–70 % statt.

Auch bei den zoophagen Rhagioniden-Larven lassen sich witterungsbedingte Einflüsse nur für die Jahre 1983–1985 wahrscheinlich machen; die extremen Phasen besonders der Jahre 1983 und 1984 tragen mit dazu bei, daß eine Dynamik nicht vorhanden ist. Das kurzzeitige Verschwinden der Larven aus der Streu jeweils zum Jahresende (Periode 1, 3, und 9) könnte sowohl mit dem Entwicklungszyklus der Rhagionidae – Imagines treten von Juli bis August auf – als auch mit einer vertikalen Wanderung in tiefere Horizonte zusammenhängen. Bestätigt wird dies durch HÖVEMEYER (1985), der in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen geringe Larvendichten zum Jahresende, eine Flugzeit der

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Imagines von Mai–August und eine Präferenz der Larven für den A_h-Horizont beobachtete.
Zusammenfassend läßt sich für alle Dipterenfamilien feststellen, daß die Fluktuationen der Larven in keinem Fall sicher zu klimatischen Faktoren in Beziehung gesetzt werden können. Selbst bei möglichen Korrelationen stellen Abhängigkeiten ohne die Kenntnisse der Wirkungsmechanismen keinen sicheren Beweis dar. Dieser wird besonders in einem so komplexen Ökosystem wie dem Buchenwald fast unmöglich sein.

6. Dominanz und Konstanz der Dipterenfamilien

Um die einzelnen Familien innerhalb der Dipteren-Zoozönose quantitativ vergleichen zu können, kann nach TISCHLER (1976) die ökologische Dominanz herangezogen werden. Sie gibt den durchschnittlichen Anteil der Individuen einer Familie zu den anderen im Biotop vertretenen Familien an (Individuendominanz).
Für eine Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden wird die Einteilung von ENGELMANN (1978) gewählt, bei der durch eine variable, logarithmische Dominanzskala die Klassenbreite dem Untersuchungsmaterial angepaßt wird, um eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erreichen. Ferner wird eine Überbewertung einzelner Dominanzklassen vermieden.
Neben der mittleren Dominanz ist in Tabelle 5 die Konstanz (Stetigkeit) der Familien angegeben. Diese drückt aus, in vieviel Proben, bezogen auf die Gesamtprobenzahl, die Familien im entsprechenden Jahr in der angegebenen Dominanzklasse angetroffen wurden.
Im Durchschnitt der Jahre 1978–1982 können die Dipterenlarven in folgende Klassen eingeteilt werden:

1. dominant (12,5–39,9 %): Sciaridae, Cecidomyiidae;
2. subdominant (4,0–12,4 %): Tipulidae, Scatopsidae, Chironomidae, Rhagionidae, Dolichopodidae/Empididae, Lauxaniidae, Rest Brachycera;
3. rezedent (1,3–3,9 %): Rest Nematocera.

Es erstaunt, daß die Sciaridae und Cecidomyiidae nicht eudominant vertreten sind, doch wechselt besonders bei den Sciaridae – bedingt durch starke Fluktuationen im Jahr – ein eudominantes mit einem subdominanten bis subrezedenten Vorkommen in den Monaten ab.
Bei den Cecidomyiiden finden keine so großen Schwankungen in den Dominanzgraden statt, erkennbar auch an den Stetigkeitswerten; nur mit Ausnahme des Jahres 1980 lag die Dominanzstetigkeit unter 50 %. Eine Ursache könnte die zeitliche Aufeinanderfolge von verschiedenen Arten im Boden sein.
Die anderen Familien können in unterschiedlichen Jahren, bei geringen Konstanzwerten, dominant vertreten sein. Interessanterweise geschieht dies nicht bei zwei Familien im gleichen Jahr. Nachdem die Larven der Dolichopodiden/Empididen 1979 gleich häufig wie die Sciaridae angetroffen wurden, dominieren 1980 die Musciden, 1981 die Chironomiden und 1982 die Scatopsiden neben jeweils den Sciaridae und Cecidomyiidae in der Larvenzönose. SEDDON (1985) ermittelte bei zweijährigen Untersuchungen in einem Laubmischwald in Epping Forest (Essex, England) eine mittlere Dominanz von *Apiloscatopse scutellata* (Scatopsidae) von 7,7 % im Vergleich zu allen anderen Dipterenfamilien.
Bezüglich der Stetigkeit waren mit Ausnahme der Cecidomyiidae und Sciaridae die sonstigen Familien nur relativ selten in über 50 % der Proben vorhanden. Hierbei kommt das bei den Chironomidae und Lauxaniidae aus der Populationsdynamik nachgewiesene, kurzfristige Auftreten im Boden auch in der geringen Konstanz zum Ausdruck. Es ist ersichtlich, daß mit einem dominanten Vorhandensein einer Familie in der Streuschicht nicht immer eine hohe Konstanz während des betreffenden Jahres verbunden ist.
Zusammenfassend lassen sich die Ergebnisse anderer bodenzoologischer Arbeiten an Dipterenlarven (ALTMÜLLER 1976, HEALEY & RUSSELL-SMITH 1971, HÖVEMEYER

Tabelle 5. Mittlere Dominanz (D) und Konstanz (K; in %) der Dipterenlarven im Ettlinger Stadtwald von 1978–1982.

Familie	1978		1979		1980		1981		1982		
	D	K	D	K	D	K	D	K	D	K	D (Mittel)
Tipulidae	9,2	33,3	1,9	41,7	2,4	50,0	4,9	33,3	5,5	16,7	4,8
Scatopsidae	3,5	16,7	8,8	25,0	7,6	16,7	5,5	33,3	17,2	25,0	8,5
Sciaridae	37,9	25,0	13,7	41,7	15,9	25,0	23,0	58,3	34,1	50,0	24,9
Cecidomyiidae	23,4	50,0	39,7	50,0	32,5	41,7	25,3	75,0	19,8	75,0	28,1
Chironomidae	2,1	0,0	2,0	16,7	2,7	16,7	14,2	0,0	10,8	33,3	6,4
Rest Nematocera	1,1	75,0	2,8	25,0	2,9	33,3	3,1	33,3	1,7	33,3	2,3
Rhagionidae	3,4	25,0	4,5	16,7	5,5	41,7	4,6	41,7	1,8	16,7	4,0
Dol/Emp.	7,0	41,7	13,3	25,0	3,3	25,0	2,9	41,7	2,6	16,7	5,8
Lauxaniidae	7,9	25,0	6,1	8,3	11,5	16,7	6,7	33,3	2,9	25,0	7,0
Rest Brachycera	6,8	33,3	9,3	66,7	17,5	33,3	11,2	16,7	4,1	16,7	9,8

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

1985, MOLLON 1982, TROGER 1981) bezüglich der Stetigkeit und Dominanz der Sciaridae, Cecidomyiidae und Chironomidae bestätigen. Hinzu kommen im Ettlinger Stadtwald noch die Scatopsiden- und Lauxaniiden-Larven, die in einzelnen Jahren das Bild der Dipterenlarven-Zönose mitprägen können.

7. Ausblick

Die getrennte Darstellung zoozönotischer Merkmale wie der Abundanz und Dominanz haben nur einen begrenzten Aussagewert, da sie „nicht mehr als verschiedene Aspekte desselben Tatbestandes" darstellen (SCHWERTFEGER 1975, S. 136 ff.). Dies soll aber nicht bedeuten, daß die Aufnahme dieser ökologischen Daten nicht notwendig und sinnvoll ist. Sie kann Grundlage schaffen für sich anschließende Untersuchungen über die Biologie, Morphologie und Systematik der betreffenden Tiergruppe. Bei allen Dipterenfamilien muß man davon ausgehen, daß eine eingehende morphologisch-systematische Bearbeitung bisher fehlt (HENNIG 1948–1952), so daß es gerechtfertigt erscheint, dies besonders bei den in den meisten terrestrischen Ökosystemen dominanten Familien wie Sciaridae, Cecidomyiidae und Chironomidae in Zukunft voranzutreiben.

8. Literatur

ALTMÜLLER, R. (1979): Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenlarven im Buchenwald. – Pedobiologia, **19**: 245–278; Jena.

BASEDOW, T. (1972): Über Zusammenhänge zwischen Phänologie und Wirtspflanzen bei den Weizengallmücken *Contarinia tritici* (KIRBY) und *Sitodiplosis mosellana* (GÉHIN). – Z. ang. Ent., **71**: 359–367; Berlin.

BASEDOW, T. (1977): Der Einfluß von Temperatur und Niederschlägen auf Diapause und Phänologie der Weizengallmükken *Contarinia tritici* (KIRBY) und *Sitodiplosis mosellana* (GÉHIN) (Diptera, Cecidomyiidae). – Zool. Jb. Syst., **104**: 302–326; Jena.

BECK, L. (1978): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **37**: 91–101; Karlsruhe.

BECK, L. (1983): Zur Biologie des Laubwaldes. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983: 37–54; Stuttgart.

BECK, L. (1988): Bemerkungen zum Bestandesklima eines Buchenwaldes im nördlichen Schwarzwaldvorland in den Jahren 1979–1986. – Carolinea, **46**: 141–144; Karlsruhe.

BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. Carolinea, **40**: 65–90; Karlsruhe.

BEHRE, G. F. (1983): Die Sieb-Flotationsmethode. Bau und Erprobung eines ökologischen Arbeitsgerätes zur mechanischen Auslese von Bodenarthropoden. – Staatsexamensarbeit, Bonn.

BINNS, E. S. (1981): Fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae, Sciaridae) and the role of mycophagy in soil: a review. – Rev. Ecol. Biol. Sol., **18** (1): 77–90; Paris.

BRAUNS, A. (1954): Terricole Dipterenlarven. – Göttingen (Musterschmidt).

BRINDLE, F. R. E. S. (1957): A field key for the identification of *Tipula* larvae (Diptera, Tipulidae). – Ent. Gaz., **9**: 165–180; London.

COULSON, J. C. (1962): The biology of *Tipula subnodicornis* Zett. with comparativ observations on *Tipula paludosa*. – J. Anim. Ecol., **31**: 1–21; Oxford.

CRAGG, J. B. (1961): Some aspects of the ecology of moorland animals. – J. Anim. Ecol., **30**: 205–234; Oxford.

DELEPORTE, S. (1981): Peuplement en Diptères Sciaridae d'une litière de chéne. – Rev. Ecol. Biol. Sol, **18** (2): 231–242; Paris.

DELEPORTE, S. (1986): Biologie et écologie du Diptère Sciaridae *Bradysia confinis* (Winn., Frey) d'une litière de feuillus (Bretagne intérieure). – Rev. Ecol. Biol. Sol, **23** (1): 39–76; Paris.

DETHIER, M. (1985): Distribution des larves d'insectes pterygotes dans une pelouse alpine. – Bull. Soc. Linnéenne de Lyon, **53** (3): 64–76; Lyon.

DRIFT VAN DER, J. (1961): Analysis of the animal community in a beech forest floor. – Tijdschr. v. Ent., **94** (1): 1–168; Amsterdam.

DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. – Wittenberg Lutherstadt (Ziemsen).

ENGELMANN, H.-D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. – Pedobiologia, **18**: 378–380; Jena.

FRANKE, U. & FRIEBE, B. (1983): Erfassung der Makrofauna eines Buchenwaldbodens mittels Handauslese und Barberfallen. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983: 216; Stuttgart.

FREEMAN, B. E. (1967): Studies on the ecology of larval Tipulinae (Diptera, Tipulidae). – J. Anim. Ecol., **36**: 123–146; Oxford.

FRIEBE, B. (1983): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 3. Die Käferfauna. – Carolinea, **41**: 45–80; Karlsruhe.

HEALEY, J. A. & RUSSELL-SMITH, A. (1970): The extraction of fly larvae from woodland soils. – Soil Biol. Biochem., **2**: 119–129; Oxford.

HEALEY, J. A. & RUSSELL-SMITH, A. (1971): Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. – IV. Coll. Pedobiologiae, Dijon; Ann. zool. Ecol. anim. Numèro hors sérié, **3**: 177–191; Paris.

HENNIG, W. (1948–1950): Die Larvenformen der Dipteren, Teile 1–3, Berlin (Akademie).

HENNIG, W. (1973): Diptera (Zweiflügler), – Handb. Zool. 4 (2), 2/31: 1–337; Berlin, New York (de Gruyter).

HEYNEN, C. (1987): Lebensraum Buchenwaldboden: Die Dipterenlarven. – Verh. Ges. Ökologie 1987; Göttingen.

HÖVEMEYER K. (1984): Die Dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkgestein: Produktion an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung, insbesondere der Larven. – Pedobiologia, **26**: 1–15; Jena.

HÖVEMEYER K. (1985): Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. – Dissertation, Göttingen, 280 S.

HOFFMANN G. M. & SCHMUTTERER, H. (1983): Parasitäre Krankheiten und Schädlinge an landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. – Stuttgart (Ulmer).

KENDEIGH S. C. (1979): Invertebrate populations of the deciduous forst: Fluctuations and relations to weather. – Illinois biological monographs, **50**; Chicago, London (Urbana).

KRIVOSHEINA N. P. & MAMAEV, B. M. (1967): Bestimmungsschlüssel für zweiflüglige Insekten (Larven), die unter der Borke wohnen. – Akademia Nauk UdSSR, Moscow; russ.

MADWAR S. (1937): Biology and morphology of the immature stages of Mycetophilidae (Diptera, Nematocera). – Phil.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Trans. Roy. Soc., **227**: 1–110; London.

MANNHEIMS, B. (1951–1968): 15. Tipulidae; in LINDNER, E.: Fliegen der Palaearktischen Region 3,5.1: 1–321; Stuttgart.

MEYER, E.; SCHWARZENBERGER, J.; STARK, G. & WECHSELBERGER, G. (1984): Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich). – Pedobiologia, **27**: 15–132; Jena.

MEYER H. (1984): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Gallmücken (Cecidomyiidae, Diptera) in Salzwiesenbereichen Norddeutschlands. – Faun.-ökol. Mitt., Suppl., **5**: 1–124; Kiel, Neumünster.

MOLLON A. (1982): Étude d'une écosystem forestier mixte. VII. Composition et phénologie du peuplement des Diptères à larves édaphiques. – Rev. Ecol. Biol. Sol., **19**: 289–306; Paris.

ODUM E. P. (1983): Grundlagen der Ökologie. – Stuttgart, New York (Thieme).

OVERGAARD-NIELSON, C. (1962): Carbohydrases in soil and litter invertebrates. – Oikos, **13**: 200–215; Kopenhagen.

PEREL T. S.; KARPACHEVSKY, L. O. & YEGOROVA, E. V. (1971): The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest litter. – Pedobiologia, **11**: 66–70; Jena.

PLACHTER H. (1979): Zur Kenntnis der Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophilidae) Teil II: Eidonomie der Larven. – Zool. Jb. Anat., **101**: 271–392; Jena.

RABELER W. (1962): Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (Querco-Fagetea) im oberen und mittleren Wesergebiet. Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F., **9**: 165–180; Stolzenau/Weser.

SCHWERDTFEGER, F. (1975): Ökologie der Tiere; Bd.3: Synökologie. – Hamburg, Berlin (Parey).

SEDDON A. M. (1985): Life history and population biology of *Apiloscatopse scutellata* LOEW (Diptera, Scatopsidae) with notes of the final instar larva. – Entomologist's Monthly Mag., **121**: 45–53; London.

SKUHRAVA, M. (1973): Monographie der Gallmückengattung *Clinodiplosis* (KIEFFER 1984) (Diptera, Cecidomyiidae). – Studie CSAV, Cislo, **17**: 80 S.; Prag.

SKUHRAVA M.; SKUHRAVY, V. & BREWER, J. W. (1984): The distribution and long-term changes in population dynamics of gall midges on cereals in Europe (Cecidomyiidae, Diptera). – Cecidologia Internationale, **5**: 1–5; Allahabad.

STRENZKE K. (1951): Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. – Arch. Hydrobiol., Suppl., **18**: 207–414; Stuttgart.

THEOWALD B. (1967): Familie Tipulidae (Diptera, Nematocera). Larven und Puppen. – Best. Bücher Bodenfauna Europas 7: 100 S.; Berlin (Akademie).

TESKEY H. J. (1981): 5. Key to Families-Larvae. – In: MC ALPINE, J. F. (ed.): Manual of Nearctic Diptera, Monogr. no. 27, Res. Branch. Agric. Canada 1: 125–147; Ottawa.

TISCHLER W. (1976): Einführung in die Ökologie, 1. Aufl., Stuttgart, New York (Fischer).

TOPP W. (1981): Biologie der Bodenorganismen. – Heidelberg (Quelle & Meyer).

TROGER H. (1981): Untersuchungen zur Dynamik von Dipterenlarven in zentralalpinen Böden. – Veröff. Österr. MaB Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern, **4**: 179–190; Innsbruck.

WILBERT H. (1962): Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **50**: 576–615; Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 46

Autor(en)/Author(s): Heynen Clemens

Artikel/Article: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 11. Die Dipterenlarven 115-130