

PETER VOLZ

Zur Populationsökologie der mitteleuropäischen Walddipteren

Kurzfassung

Unter Zugrundelegung der wichtigsten einschlägigen Publikationen der letzten 20 Jahre sowie eigener Untersuchungen wird eine Darstellung der Populationsökologie der waldbewohnenden Dipteren Mitteleuropas gegeben; sie beschränkt sich auf die Ebene der Familien. Dabei sollten die bisher zu diesem Thema erarbeiteten Daten nicht nur referiert, sondern auch nach bestimmten Gesichtspunkten ausgewertet werden. Solche Gesichtspunkte sind: (1) Rolle der Dipteren im Vergleich mit den Populationen anderer pterygoter Insekten, (2) Vergleich der Fangqualitäten von Eklektoren und Wasserschalen, (3) Waldtypen und ihre Dipterenpopulationen, (4) Wald – Waldrand – Wiese, (5) Vertikalverteilung der Dipteren im Walde und (6) Probleme der Phänologie.

Abstract

Contributions to the Population Ecology of the Central European Wood-Inhabiting Diptera

The intention is to give an integrated report on the population ecology of the Middle-European wood-inhabiting Diptera; the basis are the most important publications of the last 20 years, completed by own investigations. The explanation is limited to the range of families. Different points of view are taken into consideration: (1) Importance of Diptera compared with other Pterygota, (2) Comparison of the catching qualities of photo-electors and water-bowls, (3) Populations of different forest-types, (4) The catena forest-meadow, (5) Vertical distribution of the Diptera (Imagines) in the forest and (6) Problems of Phenology.

Résumé

Contributions à l'écologie des Diptères sylvoles de l'Europe Centrale

On a en vue d'expliquer nos connaissances sur l'écologie des populations des Diptères sylvoles de l'Europe Centrale. L'exposé est fondé sur les publications les plus importantes des dernières vingt années et sur des investigations personnelles; il se restreint à l'échelon des familles. Différents points de vue ont été pris en considération: (1) L'importance des Diptères comparée à d'autres Pterygotes, (2) Comparaison des qualités de pièges de émergence et des bacs d'eau, (3) Populations de différents types de forêts, (4) La chaîne forêt – lisière – prairie, (5) La distribution verticale des Diptères (Imagines) dans le forêt et (6) Problèmes de Phénologie.

Autor

Dr. PETER VOLZ, Ramburgstraße 10, D-6740 Landau/Pfalz.

1. Einleitung und Problemstellung

Die hier vorgelegte Veröffentlichung macht es sich zur Aufgabe, die wichtigsten Arbeiten der letzten 20 Jahre und ihre Ergebnisse integrierend zusammenzustellen. Es sei gestattet, kurz darzustellen, wie dieser Plan entstand und wie es zur Konzeption dieser Arbeit kam.

Am Beginn standen im Jahre 1974/75 Untersuchungen mit Hilfe von Photoektoren im NSG Hördt in der pfälzischen Rheinaue, wenige Kilometer südlich von Gernersheim, unter zunächst begrenzten Gesichtspunkten: In der Bodenzoologie fehlten im Spektrum ihrer Methoden noch solche, die die bodenlebenden Insektenlarven, insbesondere die kleinen unter ihnen, einigermaßen vollständig qualitativ und quantitativ mit vertretbarem Arbeitsaufwand hätten erfassen können. Photoektoren schienen hierfür geeignete Geräte zu sein. Ihr Einsatz in der Rheinaue wurde gewählt, weil damit gleichzeitig ein zweites Ziel angestrebt werden konnte: Beiträge zur besseren Kenntnis der ökologischen Faunistik dieses wichtigen Naturschutzgebietes liefern zu können.

Nach Abschluß meiner Felduntersuchungen (28. 3. 1974–20. 6. 1975) übernahm BECK, Karlsruhe, diese Eklektoren und setzte sie in seinem „Buchenwaldprojekt“ ein (BECK 1978). Er bot mir an, aus seinen Fangergebnissen die Dipteren zu übernehmen, mit denen ich mich in der Zwischenzeit eingehender beschäftigt hatte. Nach der Bearbeitung dieses Materials aus dem Stadtwald Ettlingen (Probennahme Juni 1979 bis Mai 1981) ergab sich die Möglichkeit des Vergleichs zweier ganz unterschiedlicher Biotope, des Eschen-Ulmen-Auenwaldes der Hördter Rheinaue mit dem Buchenwald des nördlichen Schwarzwaldvorlandes. Da lag es nahe, als weiteres Vergleichsobjekt die Arbeit von THIEDE (1977) über die Insektenpopulationen von Fichtenforsten im Solling heranzuziehen.

Bei weiterer Literatursuche erhielt ich Kenntnis von dem unter der Bezeichnung „Recherches sur l'écosystème Forêt“ in den Jahren 1964 bis 1971 durchgeführten Programm, das unter Leitung von J. LECLERCQ wichtige Beiträge zum Thema Populationsökologie der Waldinsekten (und hier besonders der Dipteren) geliefert hat. Die Beiträge sind offenbar in Deutschland weitgehend unbekannt geblieben; jedenfalls findet man sie nirgends zitiert, geschweige denn referiert. Indessen ist schon die einleitende programmatische Publikation von LECLERCQ (1964) sehr lesenswert. Zwar spielen Probleme des energy flow in Ökosystemen, anders als beim Sollingprojekt, hier keine Rolle; es geht um die Begründung ei-

ner Populationsökologie der pterygoten Insekten im Wald unter Verwertung statistischer Methoden. LECLERCQ wendet sich dabei gegen den vor allem unter den entomologischen Faunisten verbreiteten Trend, die Suche nach neuen oder seltenen Arten als ihr Hauptziel zu betrachten; weiterhin überhaupt gegen die Überschätzung der „species“ als einziger real existierender Kategorie des Systems – wie ja LINNÉ es sah – während die höheren Stufen des Systems nur Ordnungsfunktionen besäßen, mithin nur in der Rolle von „tiroirs“, Schubfächern, nützlich sein könnten. Unterschiedliche Biotope könnten auch durch die Art der Repräsentanz übergeordneter Kategorien, etwa Familien, oft recht zutreffend charakterisiert werden. Dazu kommen praktische Gesichtspunkte: die großen Schwierigkeiten der Determination, vor allem bei den wichtigen Gruppen der Dipteren und Hymenopteren: „Nous voulons être réalistes et nous ne nous sommes occupés des espèces que si l'occasion s'en présentait“ Dieser Satz gilt auch für die vorliegende Arbeit.

Unter den Veröffentlichungen des Arbeitsteams im Gefolge LECLERCQs ist für uns die wichtigste diejenige von KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971), weil diese Autoren in großem Umfang auch Eklektoren (pièges d'émergence) für ihre Untersuchungen herangezogen haben. Aber auch eine ganze Reihe weiterer Publikationen der Schule von Gembloux werden hier Berücksichtigung finden. Die Absicht ist dabei nicht nur, sie zu referieren, sondern ihre Befunde mit denen im Solling (THIEDE) und im Oberrheingebiet (BECK, VOLZ) zu integrieren zu einer in sich zusammenhängenden Darstellung. Diese Mühe erschien aus verschiedenen Gründen lohnend:

(1) Das Grundmaterial sind in allen Fällen lange Zahlenkolonnen über die Zählungs- und Bestimmungsergebnisse, die in langwieriger und meist nicht gerade anregender Arbeit gewonnen wurden. Es wäre schade, sie in der Vereinzelung unbeachtet verstauben zu lassen.

(2) Um die Ergebnisse der verschiedenen Autoren miteinander vergleichbar zu machen, sind in den meisten Fällen umfangreiche Umrechnungen erforderlich, da die Grunddaten (z. B. Rhythmus der Leerungen, Berücksichtigung der Wintermonate oder nicht, daher unterschiedliche Zahl an Fangtagen pro Jahr usw.) fast nie nach übereinstimmendem Schema gewonnen wurden. Allein aus der Lektüre dieser Publikationen kann der Leser die charakteristischen Unterschiede der Befunde nur schwer ersehen.

(3) Die physiographischen Unterschiede zwischen den von den jeweiligen Bearbeitern gewählten Untersuchungsstandorten sind beträchtlich.

(4) Außer Bodenelektoren werden von den verschiedenen Autoren auch andere Fanggeräte eingesetzt, wie Baumelektoren nach FUNKE, ferner Wasserschalen (bacs d'eau), weiß oder farbig. Jedes dieser Geräte gibt wieder andere Einblicke in die Populationsökologie der Waldinsekten.

Die einzelnen Kapitel der hier vorgelegten Publikation sind damit bereits programmiert. Energieprobleme (ein-

schließlich Biomasse) sollen in dieser Zusammenfassung nicht berücksichtigt werden.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. FUNKE, Ulm, für die Überlassung von Photoelektoren aus den Beständen des Solling-Projektes meinen Dank zum Ausdruck bringen. Für die Hilfe bei der Einarbeitung in die Dipteren habe ich vielen speziellen Kennern herzlich zu danken, so in erster Linie Herrn Prof. TESCHNER in Braunschweig, der mir nicht nur bei Determinierungen vielfältig half, sondern auch Anleitungen gab. Vielen Autoren habe ich für Bestimmungen der Species zu danken; leider war es mir im Rahmen dieser Arbeit meist noch nicht möglich, ihre Ergebnisse zu berücksichtigen.

2. Untersuchungsstandorte und Sammelmethoden

Standort A: Virelles – Blaimont (GASPAR & al. 1968 b).

Lage: Am Westrand der Ardennen unweit Namur, 245 m ü. NN. Boden: wenig tiefgründig, kalkreiche tonige Braunerde. Vegetation: Eichenmischwald mit ca. 16 m Kronenhöhe; reiche Unterholzschicht aus Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Eiche (*Quercus robur*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Feldahorn (*Acer campestre*) bis 10 m hoch.

Im Wald ist ein Metallturm von reichlich 22 m Höhe errichtet; auf mehreren Etagen in 11 m, 15 m und 22 m Höhe können Wasserschalen (bacs d'eau) von quadratischer Form, 25 x 25 x 10 cm, weiß mit matschwarzer Umrandung, als Fallen aufgestellt werden. Ab März 1966 standen 3 Fallen am Boden, 3 in 11 m Höhe, 2 in 15 m und eine in 22 m Höhe, also erheblich oberhalb des mittleren Kroneniveaus.

Mit Eklektoren wurde nicht gearbeitet; die Untersuchungen liefen (nach Vorarbeiten 1965) in den Jahren 1966 und 1967 jeweils vom 1. März bis zum 7. November.

Standort B: Mesnil-Eglise, Forêt de Ferage (KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971, dort weitere Literatur).

Lage: Etwa 50 km von Virelles – Blaimont entfernt, 235 m ü. NN. Boden: Von mittlerer Tiefgründigkeit (Famenne septentrionale), lehmig-tonige Braunerde mit neutraler (doux) Humusaufflage. Vegetation: Eichenhochwald mit ca. 23 m mittlerer Kronenhöhe; Unterholz im Nordteil Hasel (*Corylus avellana*, „Charme“), um 5 m hoch, im Südteil Hainbuche (*Carpinus betulus*, „Coudrier“), ca. 11 m hoch. In der Krautschicht sind besonders kennzeichnend *Lamium galeobdolon* und *Oxalis acetosella*. Gegen Osten zu grenzt der Wald an beweidete Wiesen, die teilweise in die Untersuchungen mit einbezogen wurden.

Auch hier im Nordteil („Charme“) ein Turm von ca. 20 m Höhe, der in 9,30 m, also oberhalb der Haselbüsche, und in 20 m Höhe, d. h. im Kronenbereich, die Aufstellung von Wasserschalen ermöglicht.

Als Fangapparate dienten 5 Eklektoren von je 1 m² Grundfläche, je 2 standen im Bereich „Charme“ und „Coudrier“, einer in der Wiese vor dem Waldsaum. Dazu kamen 13 „bacs d'eau“, teilweise auch als Farbschalen, verteilt auf die Standorte „Charme“, „Coudrier“, „Lisière“ (Waldsaum) und „Prairie“ (Wiese). Die Untersuchungen erstreckten sich auf die Jahre 1967–1969, begannen jeweils am 1. März und endeten am 7. November. Die Leerungen der Sammelgefäße erfolgte, soweit ersichtlich, jeweils wöchentlich.

Standort C: Solling, Fichtenforst, Standortbeschreibung siehe ELLENBERG 1971, THIEDE 1977.

Lage: Im Hochsolling bei Silberberg, ca. 500 m ü. NN. Boden:

Stark saurer Moderboden auf durch reichliche Niederschläge ausgewaschenem Schwemmlöß. THIEDE untersuchte in den Jahren 1971–1973 zwei nahe beieinander gelegene Standorte, einen zur Untersuchungszeit etwa 95jährigen Hochwald (F1) und einen jüngeren, ca. 45 Jahre alten Bestand (F3). Er benutzte Photoeklektoren sowohl als Dauersteher mit je 1 m² Grundfläche als auch als Umsetzer mit kleineren Ausmaßen. Die umfangreichen Dokumentationen in seiner Arbeit beziehen sich durchweg auf Dauersteher, von denen jeweils 10 in die Untersuchungen einbezogen waren, mithin 10 m² überdeckten.

Standort D: Hördter Rheinaue.

Lage: Naturschutzgebiet wenige km südlich von Germersheim in der Rheinpfalz, 100 m ü. NN. Boden: wenig tiefgründig mit neutraler Bodenreaktion. Er gehört in diesem Teil der Rheinaue zu den besonders sommertrockenen Lagen und wird von HALLER (1965) als Eschen-Ulmen-Auenwald (*Ulmo-Fraxinetum*) in einer mäßig sommertrockenen Variante charakterisiert, mit Winterschachtelhalm (*Equisetum hiemale*) und Wolligem Schneeball (*Viburnum lantana*) als kennzeichnenden Arten. Das sommertrockene Feuchtigkeitsregime am Standort ist erst als Folge der TULLA'schen Rheinkorrektur entstanden.

Die Untersuchungen liefen ohne Unterbrechung vom 28. 3. 1974 bis zum 20. 6. 1975. Verwandt wurden Photoeklektoren vom Umsetzertyp aus den Sollinguntersuchungen des IBP. Sie überdecken je 0,2 m². Es standen je 18 dieser Geräte, was 3,6 m² überdeckter Fläche entspricht. Ganz regelmäßige Lee-

rungsintervalle konnten aus privaten Gründen nicht eingehalten werden; nach Möglichkeit wurde in der Hauptvegetationszeit alle 10 bis 14 Tage, von September bis März monatlich geleert.

Standort E: Stadtwald Ettlingen (Standortbeschreibung siehe BECK & MITTMANN 1982).

Lage: Ca. 5 km südlich von Ettlingen an der Westabdachung des Nordschwarzwaldes in 310–340 m ü. NN. Boden: Saurer Moderboden von geringer Tiefgründigkeit auf mittlerem Bundsandstein. Vegetation: Baumbestand aus fast nur hochstämmigen Buchen (*Fagus sylvatica*), kaum Unterholz oder Krautschicht außer an Wegrändern oder Lichtungen.

Die Eklektoren sind mit den von VOLZ verwendeten identisch und wurden erstmals im Juni 1979 eingesetzt, jeweils 10 Stück, die mithin eine Fläche von zusammen 2 m² überdeckten. Die Leerung erfolgte monatlich und wurde auch im Winter nicht unterbrochen. In diese Arbeit ist ein 2-Jahres-Zyklus übernommen worden, der mithin im Mai 1981 endete. Die Untersuchung am Standort Stadtwald Ettlingen ist noch nicht abgeschlossen.

3. Rolle der Dipteren innerhalb der Populationen pterygoter Insekten

Die Dipteren verfügen im allgemeinen unter den pterygoten Insekten der Wälder über die individuenreichsten

Tabelle 1. Anteil der wichtigsten Gruppen pterygoter Insekten am Gesamtfangergebnis in Photoeklektoren, angegeben in % der Gesamtausbeute.

Standort	Waldtyp	Untersuchungsperioden	Diptera	Hymenoptera	Coleoptera	Lepidoptera	Sonstige	Autoren
B Mesnil-Eglise/Belgien	Eichenmischwald	1. 3.–7. 11. 1967	86,4	6,5	6,7	0,03	0,3	KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971
		1. 3.–7. 11. 1968	43,6	28,5	25,1	1,4	1,4	
		1. 3.–7. 11. 1969	75,0	12,3	11,3	0,3	1,1	
		1967–1969	68,3	15,6	14,4	0,6	0,9	
C Solling/Niedersachsen	Fichtenforst F1	30. 3.–15. 11. 1971	85,1	6,2	3,5	3,2	2,0	THIEDE 1977
		18. 3.–22. 11. 1972	73,4	2,0	22,6	0,1	1,9	
		28. 3.–28. 11. 1973	92,8	1,8	3,1	0,2	2,1	
		1971–1973	83,8	3,3	9,9	3,5	2,0	
	Fichtenforst F3	30. 3.–15. 11. 1971	65,1	18,1	4,4	11,2	1,2	
		18. 3.–22. 11. 1972	87,5	3,1	7,9	0,1	1,4	
		28. 3.–28. 11. 1973	90,9	3,5	3,5	0,0	2,1	
		1971–1973	81,7	8,2	5,3	3,8	1,6	
D Hördter Rheinaue/Pfalz	Eschen-Ulmen-Auenwald	2. 4. 1974–1. 4. 1975	68,9	20,9	6,6	0,3	3,0	diese Arbeit
E Stadtwald Ettlingen/Baden	Buchenwald	1. 6. 1979–1. 5. 1980	69,0	12,3	9,2	1,1	8,4	diese Arbeit
		1. 5. 1980–1. 6. 1981	52,9	21,2	9,0	3,1	13,4	
		1979–1981	61,0	16,8	9,1	2,1	10,9	

Populationen. Dies wird in Tabelle 1 für Fänge mit Eklektoren belegt. Herangezogen werden die verfügbaren Daten für die Standorte B bis E.

Danach stellen die Dipteren bei den Standorten B, D und E je rund $\frac{2}{3}$ aller schlüpfenden Individuen, im Fichtenforst sind es um $\frac{4}{5}$. Die übrigen Ordnungen folgen in der vorgegebenen Reihenfolge außer bei E, wo ein relativ hoher Anteil an „Sonstigen“ auffällt. Er beruht hier auf einem vielleicht nur vorübergehenden, reichlichen Auftreten von Homopteren. Eine nähere Aufschlüsselung der Fangzahlen bei den mehrjährigen Untersuchungen auf die einzelnen Jahre und zusätzlich bei C (Solling) auf die getrennten Ergebnisse für die Versuchsfächen F1 (Altbestand) und F3 (jüngerer Be-

stand) belegt darüber hinaus große Schwankungen von Jahr zu Jahr. Diese starken Bestandesschwankungen, zu deren Analyse vor allem THIEDE beigetragen hat, werden uns im Verlauf der Arbeit noch beschäftigen. Wir müssen uns zu diesem Zwecke tieferen taxonomischen Kategorien zuwenden. Ehe wir uns aber mit den Dipterenfamilien beschäftigen, soll noch eine Tabelle der beobachteten Schlüpfdichten zusammengestellt werden, und zwar berechnet als mittlere Schlüpfdichte pro Tag auf der Fläche eines Quadratmeters über eine Vegetationsperiode hinweg (Tab. 2).

Die größenordnungsmäßige Ähnlichkeit in der Grobzusammensetzung der Pterygotenpopulationen in so verschiedenen Habitaten wirkt fast überraschend.

Tabelle 2. Durchschnittliche Tages-Fangquoten der Photoektoren, angegeben in Individuen / Tag x m².

Standort		Diptera	Hymenoptera	Coleoptera	Lepidoptera	Thysanoptera	
B Mesnil-Eglise/Belgien	1967	8,6	0,7	0,67	0,003		
	1968	4,6	3,0	2,64	0,11		
	1969	6,7	1,1	1,02	0,03		
	1967–1969	6,6	1,6	1,44	0,05		
C Solling/Niedersachsen	1971	10,3	0,7	0,40	0,40	0,20	
	F 1	1972	12,4	0,3	3,80	0,02	0,30
	1973	13,8	0,3	0,50	0,03	0,14	
	1971–1973	12,2	0,4	1,60	0,15	0,21	
	F 3	1971	9,5	2,6	0,60	1,60	0,20
	1972	15,0	0,5	1,40	0,01	0,20	
	1973	14,0	0,5	0,50	0,04	0,30	
	1971–1973	12,8	1,2	0,83	0,55	0,23	
D Hördtter Rheinaue/Pfalz	1974	13,7	2,8	1,30	0,09	0,30	
E Stadtwald Ettlingen/Baden	1979/80	6,3	1,1	0,80	0,10	0,80	
	1980/81	4,1	1,7	0,70	0,20	1,10	
	1979–1981	5,2	1,4	0,75	0,15	0,95	

Die bei den Autoren angegebenen Fangergebnisse wurden folgendermaßen umgerechnet:

Standort B: KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971, Tab. 1) fingen mit 5 Eklektoren zu je 1 m² Grundfläche an 253 Tagen jeden Jahres (1. 3.–7. 11.). Also muß jeder Jahreswert der Individuenzahl durch 5 x 253 = 1265 dividiert werden.

Standort C: Die Angaben der Individuenzahlen bei THIEDE (1977) beziehen sich auf 10 Eklektoren zu je 1 m² Grundfläche. Gefangen wurde 1971 an 231 Tagen, 1972 an 252 und 1973 an 245 Tagen (Tab. 1). Also ist jeder Jahreswert bei THIEDE durch das 10fache der Zahl der Tage des jeweiligen Jahres zu dividieren.

Standort D: Berücksichtigt wird nur die Fangperiode vom 28. 3.–1. 12. 1974, das sind 248 Tage. Gefangen wurde mit 18 Eklektoren zu je 0,2 m² Grundfläche, umgerechnet wurde mit 3,6 x 248 = 892.

Standort E: Gefangen wurde mit 10 Eklektoren zu je 0,2 m² Grundfläche. Um die Fangergebnisse mit denen der anderen Autoren vergleichbar zu machen, die nicht den ganzen Winter hindurch fingen, wurden für die Fangperiode 1979/80 nur die Monate Juni bis November 1979 und April bis Mai 1980 berücksichtigt. Gleiches gilt auch für die Periode 1980/81. So wurden jedes Jahr 244 Tage einberechnet und mit 2 x 244 = 488 umgerechnet.

Doch gehen wir nun weiter zu der taxonomischen Stufe der Familien, wobei wir uns auf die Dipteren beschränken wollen. Zunächst bleiben wir bei der Analyse der Eklektorenfänge (Tab. 3); anschließend sollen dann aber auch die Fänge mit „bacs d'eau“, wie sie von den belgischen Autoren reichlich dokumentiert sind, in die Betrachtung eingezogen werden.

Bevor diese Übersicht der Dipterenpopulationen und ihre Beziehungen zu den physiographischen Eigenschaften der zugehörigen Habitate diskutiert wird, soll erst der Vergleich der Eklektorenfänge mit Wasserschalenfängen abgehandelt werden; denn auch die Kenntnis dieser letzteren Untersuchungen kann dazu ihren Beitrag leisten.

4. Vergleich der Fangqualitäten von Eklektoren und Wasserschalen

KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971, Tab. 5) geben eine tabellarische Übersicht über die Gesamtheit ihrer Dipterenfänge im Wald von Mesnil-Eglise (Standort B) während ihrer Kampagne in den Jahren 1967 bis 1969, aufgeteilt erstens nach den Einzelstandorten („Charme“, „Coudrier“, „Lisière“ und „Prairie“), zweitens nach Familien der Dipteren. Von den letzteren werden 43 aufgezählt, angeordnet nach der Größe ihrer Fangquote insgesamt, d. h. der Summe der jeweils erbeuteten Individuen sowohl in sämtlichen 5 Einzelhabitaten als auch der beiden verwendeten Fallentypen. Auf diese Weise erhalten sie durch großes Belegmaterial gestützte Maßzahlen für die Repräsentanz der einzelnen Familien.

Das hier zur Verfügung gestellte Material bietet nun darüber hinaus die Möglichkeit einer Diskussion der Fangqualität der beiden Fallentypen im Vergleich. Versucht man nämlich, die vertretenen Familien nach ihrer Häufigkeit nicht nur auf Grund des Gesamtfangs zu ordnen, sondern getrennt nach Eklektorfängen und Wasserschalenfängen, so erhält man sehr charakteristische Unterschiede. Da sich das Gesamtfangergebnis auf 25 163 Dipterenindividuen in den Eklektoren und 31 406 in den Wasserschalen beläuft, erscheint das Ergebnis durchaus signifikant (Tab. 4).

Um das Ergebnis dieser aufschlußreichen Aufstellung weiter zu analysieren, teilen wir zunächst die aufgezählten Familien nach der Zugehörigkeit zu Untergruppen der Dipteren auf. Dabei wird die von MORGE in Stresmanns Exkursionsfauna gegebene systematische Gruppierung zugrunde gelegt. Danach werden die vertretenen Familien den jeweiligen Unterordnungen wie folgt zugeordnet:

Nematocera: Cecidomyiidae, Sciaridae, Chironomidae, Limoniidae, Bibionidae, Psychodidae, Mycetophilidae und Ceratopogonidae

Brachycera: Empididae, Dolichopodidae und Asilidae
Cyclorhapha Aschiza: Lonchoceridae, Phoridae und Syrphidae

Cyclorhapha Schizophora, Sektion Acalyptrata: Borbori-

dae, Lauxaniidae und Chloropidae

Cyclorhapha Schizophora, Sektion Calyptrata: Anthomyiidae, Tachinidae, Calliphoridae, Muscidae und Cordyluridae.

Wie schon ein rascher Überblick zeigt, sind diese 5 Untergruppen der Dipteren in den Eklektorenfängen einerseits, den Wasserschalenfängen andererseits sehr unterschiedlich repräsentiert. Genauer zeigt dies Tabelle 5, wobei man ein deutliches Ergebnis erhält: Im Fang der Eklektoren dominieren eindeutig die Nematoceren mit $\frac{2}{3}$ des Fanganteils; in den Wasserschalen hingegen die Cyclorhaphen mit insgesamt rund 70 %.

Es liegt nahe, sich die Frage zu stellen, ob es für diese doch recht unterschiedlichen Fangqualitäten der beiden Fallentypen eine Erklärung gibt. Mit Gewißheit sind zwei unterschiedliche Wirkungskomplexe im Spiel: a) Konstruktion und Wirkungsprinzip der Fallen, b) Biologie und Reaktionsweisen der verschiedenen Insektentypen.

Zu a): Die Ergebnisse der Eklektoren beziehen sich auf eine genau definierte Fläche von begrenztem Umfang. Die gefangenen Pterygoten sind in den meisten Fällen unter oder auf dieser Bodenfläche geschlüpft und werden unmittelbar nach diesem Schlüpfvorgang gefangen. Da die Eklektoren dem Boden nur oberflächlich aufsitzen, kann wohl auch ein Austausch von innen nach außen oder umgekehrt stattfinden, aber gerade bei frisch geschlüpften Pterygoten dürfte dieser Fall wohl eher eine Ausnahme bilden; bei Spinnen, Collembolen oder Milben könnte das anders sein. In diesem Sinne spricht THIEDE von Schlüpfphänogrammen und Aktivitätsprofilen (S bzw. Ap) und vertritt durch seine Zuordnung verschiedener Gruppen ebenfalls eine entsprechende Meinung.

Hierzu eine Anmerkung: Gewisse Sciaridenarten bilden innerhalb von Dauerstehern beständige Populationen, da ein Teil der geschlüpften Tiere sich nicht in der Lichtfalle fängt oder doch zur Kopulation und Eiablage durchführen kann (THIEDE, mündl. Mitteilung).

Jedenfalls sind die gefangenen Geschlechtstiere der Pterygoten zum weitaus größten Teil im Eklektor geschlüpft. In diesem Sinne bemerkt z. B. BAUMANN (1978), daß die Mehrzahl der in den Fallen der Rheinaue erbeuteten Phoriden noch nicht ganz ausgefärbt war.

Die Wasserschalen sind wohl in erster Linie Lockfallen, wobei verschiedene Farben, wie bekannt und auch von KRIZELJ & VERSTRAETEN untersucht, unterschiedliche Lockwirkung ausüben. Als lockendes Agens kann eine bestimmte Farbe oder Helligkeit dienen, vielleicht aber auch die Flüssigkeit selbst, sei es, daß die Feuchtigkeit als solche lockt, sei es durch die Reflexionswirkung der Wasseroberfläche. Die Falle wird jedenfalls überwiegend gezielt aufgesucht. Es liegt nahe, anzunehmen, daß bevorzugt potentielle Blütenbesucher angelockt werden. Eine Beziehung zu einer bestimmten Größe der Fläche oder des Raums, aus dem die Beute

des Fallentellers kommt, ist nicht anzugeben. Gute Flieger können weit entfernt geschlüpft sein.

Zu b): Der Nematocerotyp vertritt sicherlich den phylogenetisch primitivsten unter den Dipteren. Die Larven sind überwiegend saprobiont, bei den Massenformen leben sie in und vom Humus der Wälder oder/und von den Hyphen der Pilze, die hier als Primärverbraucher

fungieren. Die Imagines brauchen, in diesem einfachen Fall, nicht lange nach einem zur Eiablage geeigneten Platz zu suchen. Ihre Flugleistungen können daher bescheiden sein. Mag das auch nur mit graduellen Abwandlungen gelten: schnelle und geschickte Flieger findet man unter den Nematoceren kaum. Auch unter den Blütenbesuchern spielen sie eine bescheidene Rolle.

Tabelle 3. Rangfolge der Dipterenfamilien nach Individuenzahlen.

Standort B Mesnil-Eglise/Belgien				Standort E Stadtwald Ettlingen/Baden					
1968/69				1979/80			1980/81		
Rang	Familie	Ind./4 m ²	%	Rang	Familie	Ind./2 m ²	%	Ind./2 m ²	%
1	Sciaridae	3170	27,0	1	Cecidomyiidae	1681	57,2	380	12,7
2	Cecidomyiidae	2335	19,0	2	Mycetophilidae	330	12,4	687	26,4
3	Empididae	1506	12,8	3	Sciaridae	303	10,5	626	24,0
4	Limoniidae	1413	12,1	4	Phoridae	218	7,4	245	8,4
5	Phoridae	1385	11,8	5	Schizophora	138	4,7	201	7,7
6	Mycetophilidae	867	7,4	6	Chironomidae + Ceratopogonidae	78	2,7	289	11,1
7	Chironomidae	611	5,2	7	Empididae	126	4,3	129	5,0
8	Bibionidae	108	0,9	8	Trichoceridae	1	0,03	48	1,8

alle weiteren Familien stellen zusammen nur noch 1 % der Fangquote

Standort C Solling/Niedersachsen

Rang	Familie	1971		1972		1973	
		Ind./10 m ²	%	Ind./10 m ²	%	Ind./10 m ²	%
F1							
1	Sciaridae	11 286	48,2	16 444	54,2	26 124	77,2
2	Cecidomyiidae	9 280	39,7	12 544	41,4	7 098	21,0
3	Empididae	1 172	5,0	356	1,2	292	0,9
4	Phoridae	293	1,3	279	0,9	122	0,4
5	Chironomidae	424	1,8	98	0,3	116	0,3
6	Ceratopogonidae	384	1,6	153	0,5	8	0,02
7	Mycetophilidae	206	0,9	195	0,6	78	0,2
8	Tipulidae	207	0,9	91	0,3	14	0,04
F3							
1	Sciaridae	18 030	50,0	23 609	63,0	19 290	56,1
2	Cecidomyiidae	7 352	33,9	12 556	33,5	13 592	39,5
3	Empididae	1 172	5,4	376	1,0	926	2,7
4	Chironomidae	1 196	5,5	64	0,2	0	0,0
5	Campylozoidae	392	1,8	144	0,4	126	0,4
6	Ceratopogonidae	204	0,9	46	0,1	8	0,02
7	Phoridae	114	0,5	259	0,7	260	0,8
8	Mycetophilidae	176	0,8	170	0,5	58	0,2

alle weiteren Familien stellen zusammen nur noch 1 % der Fangquote

Standort D Hördter Rheinaue/Pfalz

Rang	Familie	Ind./3,6 m ²	%
1	Phoridae	4021	30,9
2	Sciaridae	3717	28,7
3	Cecidomyiidae	2933	22,5
4	Chironomidae + Ceratopogonidae	710	5,5
5	Schizophora	270	2,1
6	Empididae	249	1,9
7	Trichoceridae	239	1,8
8	Limoniidae	210	1,6
9	Psychodidae	186	1,4
10	Dolichopodidae	154	1,2
11	Mycetophilidae	125	1,0
12	Bibionidae	57	0,4

alle weiteren Familien stellen zusammen nur noch 1 % der Fangquote.

Standort B: Da für unsere Untersuchungen nur die Waldfauna von Interesse ist, werden von den von KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971, Tab. 6) untersuchten Flächen nur die beiden Standorte „Charme“ und „Coudrier“ berücksichtigt, mit je 2 Eklektoren von je 1 m² Grundfläche, so daß auch keine Prozentangaben der Gesamtzahlen gemacht werden können. Dadurch ergibt sich eine merklich andere Reihenfolge als die von den Autoren für alle 3 Probenflächen zusammen ermittelte.

Standort C: Die Befunde THIEDES (1977) werden nach Jahren und Standorten getrennt angeführt. Grundlage der Berechnung sind 10 Eklektoren zu 1 m² pro Fläche. Die Reihenfolge der Familien wurde nach dem 3-Jahres-Mittel festgelegt und ist somit für die beiden Probenflächen ein wenig verschieden. Zu beachten ist, daß für die ersten beiden Familien Sciaridae und Cecidomyiidae im Mittel der prozentuale Anteil am Gesamtumfang 93,9 % in F 1 und 96,5 % in F 3 beträgt. Die einzige Familie, die daneben wenigstens die 1%-Marke erreicht oder übertrifft, sind die Empididae mit 2,1 % in F 1 bzw. 1,0 % in F 3. Dieses enorme Dominieren der beiden Familien scheint für Fichtenforste bezeichnend zu sein. Ähnliches stellt auch DORN (1982) fest.

Standort D: Die Zahlen repräsentieren den gesamten Fang vom 28. 3. 1974 bis 20. 6. 1975. Ausgewertet wurden 18 Eklektoren mit einer Grundfläche von zusammen 3,6 m².

Standort E: Die Angaben umfassen 2 vollständige Jahresperioden, vom Juni 1979 bis Mai 1980 und vom Juni 1980 bis Mai 1981. Berücksichtigt wurden 10 Eklektoren mit zusammen 2 m² Grundfläche.

Ganz anders die Cyclorrhaphen, unter ihnen besonders die Calyptraten. Gegenüber den Nematoceren sind es wesentlich abgeleitete Formen: so ist die Lebensweise der Larven wesentlich stärker spezialisiert, soweit sie überhaupt bekannt ist; dadurch entsteht für die Imagines die Notwendigkeit besserer, i. e. rascher, gezielter Flugleistung. Damit hängt wohl auch zusammen, daß unter den Cyclorrhaphen die meisten Blütenbesucher im Dipterenstamm zu finden sind: sie brauchen „Tankstellen“

Was freilich bei einer solchen Deutung den „Waldgänger“ verwundert: Ihn freuen von allen Dipteren im Wald vielleicht am meisten die Syrphiden, und niemand wird den Eindruck haben, sie seien selten. Aber in Eklektoren fehlen Angehörige dieser Familie nahezu völlig – dies mag sich aus der Biologie der Jugendstadien der Syrphiden erklären; aber auch in den Wasserschalen stellen sie nach den Zählungen von KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971) gerade 0,2 % aller Individuen, bei Aufstellung der Schalen im Wald in 3 verschiedenen Höhen, am Waldsaum und auf einer beweideten Wiese! Dabei wird niemand zweifeln, daß mindestens viele unter ihnen eifrige Blütenbesucher sind. Auch verwundert, daß die Asiliden bei keiner der beiden Fangmethoden auch nur mit einem einzigen Exemplar vertreten sind.

In den „bacs d'eau“ fehlen weiter völlig die Blutsauger: unter den 43 einzeln aufgeführten Familien fehlen die Culiciden völlig; die Tabaniden nehmen unter diesen mit knapp 0,03 % den 32. Platz ein, noch dahinter rangieren die Simuliiden, die mit 0,006 % gerade den 39. Rang erzielen; dies ist in Wirklichkeit der vorletzte, da drei der aufgeführten Familien in den bacs d'eau nicht in einem

einigen Exemplar vertreten sind. Alle diese Angaben nach KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971, Tab. 5).

5. Waldtypen und ihre Dipterenpopulationen

Niemand wird wohl erwarten, daß zu diesem Thema jetzt schon differenzierte Beiträge geleistet werden könnten; aber einige Hinweise lassen sich doch schon geben.

Das grundlegendste Unterscheidungsmerkmal ist wohl der Zustand des Bodens: es gibt bodensaure Wälder mit acidophiler Vegetation und bodenneutrale Wälder mit andersartiger, entsprechend angepaßter Flora. Die Wälder des erstgenannten Typs besitzen eine vom mineralischen Unterboden deutlich abgesetzte organische Humusschicht von Moder- bis Rohhumuscharakter und unterschiedlicher Mächtigkeit. Eine solche Schicht fehlt bei neutrophilen Wäldern oder ist sehr schwach entwickelt; viel häufiger liegt hier ein Mullboden vor.

Die hier verarbeiteten Untersuchungsergebnisse stammen aus Wäldern beider Typen: Zu den bodensauren Habitaten gehören die Standorte C und E, das sind der Fichtenforst im Solling und der Buchenwald im Stadtwald Ettlingen. Dazu gehört auch das Burgholz bei Solling, in dem DORN (1982) arbeitete, und dessen Ergebnisse hier zusätzlich noch in die Betrachtungen miteinbezogen werden. Zu den neutrophilen Wäldern sind die Standorte A, B und D zu zählen, also die Wälder von Virelles-Blaimont und Mesnil-Eglise in Belgien und die der Hördter Rheinaue in der Rheinpfalz.

Unter den bodensauren Wäldern nehmen offenbar die Fichtenforste eine besondere Rolle ein: Ihre Dipterenfauna ist, auf Familienebene betrachtet, extrem einseitig. THIEDE fand im Dreijahresmittel unter allen Dipteren die Sciariden im Fichtenhochwald F1 mit 59,9 %, die Cecidomyiiden mit 34,0 % vertreten, so daß diese beiden Familien allein fast 94 % aller gefangenen Nematoceren stellten. Die Zahlen im jüngeren Bestand F3 lauten 56,3 und 35,6 %, zusammen also fast 92 %. Noch krassere Zahlen findet DORN (1982) im Burgholz bei Solingen und zwar nicht nur im Fichten-, sondern auch im Buchenwald: Die Sciariden dominieren dort mit über 99 % aller Nematoceren, die bei THIEDE allein schon fast 80 % aller Dipteren stellen (THIEDE 1977, Abb. 3, Mittel aller Fänge). Auf die weiteren Nachrichten von diesem Forschungsprojekt kann man wohl mit Spannung warten. Vielleicht spielt hier die zunehmende Bodenversauerung schon eine Rolle?

Tabelle 4. Repräsentanz der dominanten Dipterenfamilien im Wald von Mesnil-Eglise/Belgien (Probenflächen „Charme“, „Coudrier“, „Lisière“ und „Prairie“), aufgetrennt nach Fallentypen (nach KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971, Tab. 5). Die Fangergebnisse der einzelnen Probenflächen wurden hier zusammengefaßt.

Eklektoren		Wasserschalen	
Rang Familien	%	Rang Familien	%
1 Cecidomyiidae	19,0	1 Chloropidae	17,0
2 Sciaridae	17,6	2 Tachinidae	14,0
3 Phoridae	9,2	3 Phoridae	10,8
4 Chironomidae	8,9	4 Calliphoridae	8,7
5 Borboridae	8,3	5 Anthomyidae	8,2
6 Empididae	8,3	6 Muscidae	6,0
7 Limoniidae	5,7	7 Cecidomyiidae	6,0
8 Bibionidae	5,0	8 Sciaridae	5,0
9 Psychodidae	3,7	9 Empididae	5,0
10 Mycetophilidae	3,5	10 Limnobiidae	5,0
11 Lonchopteridae	1,8	11 Mycetophilidae	3,2
12 Lauxaniidae	1,5	12 Borboridae	2,4
13 Chloropidae	1,3	13 Cordyluridae	1,8
14 Anthomyidae	0,9	14 Chironomidae	1,6
15 Ceratopogonidae	0,7	15 Lonchopteridae	1,0
16 Dolichopodidae	0,5	16 Dolichopodidae	0,6
Summe	95,9	Summe	96,3
Gesamtfang		Gesamtfang	
25 163 Ind. =	100,0	31 406 Ind. =	100,0

Unter den restlichen 27 Familien sind 20 mit weniger als 0,1 % vertreten.

Im Buchenwald bei Ettlingen stellt man einige Unterschiede fest: Zwar stellten die gesamten Nematoceren in den 2 Untersuchungsjahren auch hier 82,8 bzw. 76,0 % aller Dipteren, aber an der Spitze standen vor den Sciariden noch die Cecidomyiiden und Mycetophiliden (Tab. 3).

In neutrophilen Wäldern sieht es ganz anders aus: In den Eklektoren von Mesnil-Eglise (B) stellen die Massenformen Sciaridae und Cecidomyiidae zusammen nur 37 % des Kontingents an Dipteren, in der Rheinaue (D) etwa 50 %. Der Anteil aller Nematoceren beträgt in beiden Fällen um 63 %.

Zur Diskussion dieser Ergebnisse verweise ich am besten auf das vorhergehende Kapitel. Die Larven dieser Familien sind an den Humus bzw. die darin lebende Mikroflora als Nahrungsquelle angewiesen und finden diese in Fülle eben nur in sauren Waldböden.

Es gibt freilich unter den Nematoceren eine Familie, die

Tabelle 5. Repräsentanz der Unterordnungen der Dipteren in Eklektoren und Wasserschalen im Wald von Mesnil-Eglise/Belgien.

Unterordnung	Eklektoren	Wasserschalen		
	Familien	%	%	
Nematocera	Cecidomyiidae	64,1	Cecidomyiidae	20,8
	Sciaridae		Sciaridae	
	Chironomidae		Chironomidae	
	Limoniidae		Limoniidae	
	Bibionidae		Mycetophilidae	
	Psychodidae			
	Mycetophilidae			
Brachycera	Ceratopogonidae			
	Empididae	8,8	Empididae	5,6
	Dolichopodidae		Dolichopodidae	
Cyclorrapha	Phoridae	11,0	Phoridae	11,8
	Aschiza		Lonchopteridae	
Cyclorrapha	Borboridae	11,1	Borboridae	19,4
	Acalyptrata		Chloropidae	
	Chloropidae			
Cyclorrapha	Anthomyidae	0,9	Anthomyidae	38,7
Calypttrata			Tachinidae	
			Calliphoridae	
			Muscidae	
			Cordyluridae	

in ihrem Larvenstadium gerade an nicht saure Böden angepaßt ist, jedenfalls soweit darüber heute Erkenntnisse vorliegen; es sind die Bibioniden. Schon während meiner Feldarbeiten zur pedozoologischen Standortlehre in der südlichen Vorderpfalz (VOLZ 1962) fiel mir auf, daß bei Ermittlung der Zusammensetzung der Makrofauna durch Handauslese in sauren Waldböden niemals Bibionidenlarven gefunden wurden, zum Unterschied von anderen Dipterenlarven wie Rhagioniden und Tipuliden, die ebenfalls sie durch ihre Größe bei solchen Arbeiten berücksichtigt werden konnten. Auch gehört wohl hierher, daß im eutrophen Bruchwaldfen, der Hinterlassenschaft eines alten verlandeten Rheinarms am Fuße des Rheinhochufers zwischen Jockgrim und Wörth in der südlichen Vorderpfalz – einem neutral reagierenden Bodentyp, wie der Name schon sagt –, die Larve des Bibioniden *Penthetria* als charakteristisches Element der Bodenfauna gefunden wird (VOLZ 1981). Die Durchsicht der einschlägigen Literatur bestätigt die-

sen Befund: Bibioniden finden sich in den Eklektoren im Wald und vor allem auch auf der Wiese in Mesnil-Eglise reichlich (mit ca. 5 % Anteil an der Individuenzahl) mit 8 Arten vertreten (KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971), werden auch von Virelles-Blaimont gemeldet (KRIZELJ 1969) und sind in den Eklektoren der Hördter Rheinaue mit 5 Arten vertreten (VOLZ 1978). Dagegen melden keine Funde THIEBE im Fichtenforst, DORN in sauren Fichten- und Buchenwäldern und auch im Ettlinger Buchenwald ist die Familie nicht vertreten. Es gibt Arbeiten über die Bedeutung von Bibioniden bei der Humusbildung (SZABÓ et al. 1967, SZABÓ 1974); dabei handelt es sich durchweg um Larven aus Rendsinen, also kalkhaltigen, neutralen Böden.

Mit Sicherheit gibt es noch mehr Beziehungen zwischen Waldtypen und Dipterenpopulationen, ich erinnere an die unterschiedlichen Anteile der Phoridaen (BAUMANN 1976, 1979), doch beschränke ich mich hier auf das, was einigermaßen als gesichert gelten kann.

Tabelle 6. Repräsentanz der Dipterenfamilien auf den einzelnen Probenflächen im Wald von Mesnil-Eglise/Belgien (KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971) angegeben als prozentualer Anteil der jeweiligen Familie am Gesamtfang. Das Fangergebnis wurde zusätzlich nach den beiden verwendeten Fangmethoden, Eklektoren und Wasserschalen, aufgeschlüsselt.

		„Charme“		„Coudrier“		„Lisière“		„Prairie“	
		Eklektoren	Wasserschalen	Eklektoren	Wasserschalen	Eklektoren	Wasserschalen	Eklektoren	Wasserschalen
Gesamtfang (Ind.)		5764	4608	5684	3399		4709	10 959	7569
Nematocera	Sciaridae	38,1	8,7	17,2	2,4	–	7,3	11,4	6,7
	Cecidomyiidae	17,5	6,4	23,3	5,3		9,9	22,1	8,6
	Limoniidae	10,8	8,8	16,0	13,4		10,3	2,5	0,3
	Mycetophilidae	9,0	6,3	6,1	3,9		5,8	0,13	0,8
	Chironomidae	5,4	0,7	5,2	0,3		1,2	5,3	4,0
	Bibionidae	0,3	0,3	1,6	0,5	–	0,6	10,1	0,2
	Psychodidae	0,2	0,04	0,2	0,06	–	0,7	8,3	0,1
Brachycera	Empididae	10,4	7,8	15,9	13,2		12,3	1,5	5,2
Cyclorhapha	Phoridae	8,1	19,6	11,3	17,9		12,9	11,2	12,2
	Aschiza								
Cyclorhapha	Chloropidae	0,02	0,0	0,05	0,9		1,6	2,9	33,5
Acalyptrata	Borboridae	0,6	1,7	0,8	2,0		2,4	18,4	6,4
Cyclorhapha	Anthomyiidae	0,6	3,2	1,1	4,2		5,2	1,5	8,2
Calypttrata	Calliphoridae	0,04	2,3	0,02	5,2		4,2	0,2	11,5
	Muscidae	0,09	7,4	0,2	10,2		8,8	0,7	4,7
	Tachinidae	0,8	24,7	0,9	20,5	–	16,8	0,03	0,6

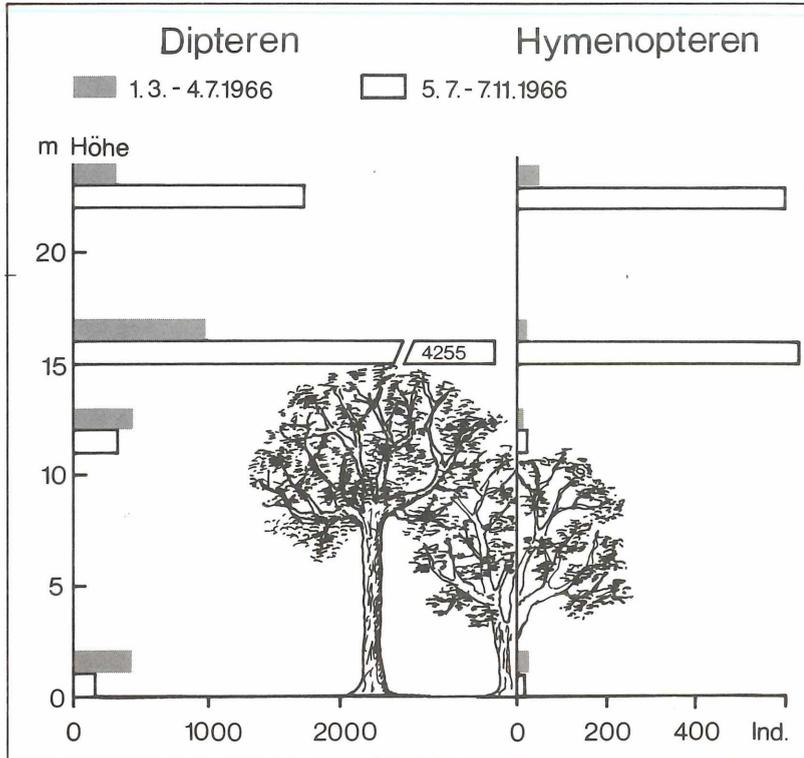
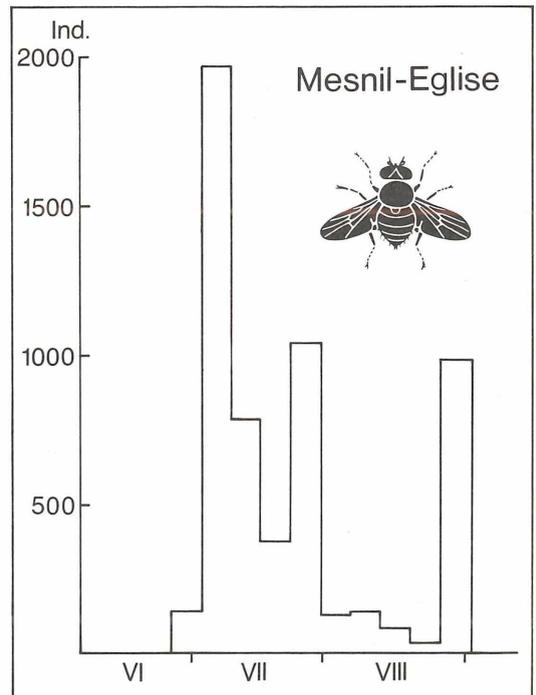


Abbildung 1. Gesamtzahl der in verschiedenen Höhenstufen in Wasserschalen gefangenen Dipteren und Hymenopteren, getrennt nach Frühjahrsfangperiode vom 1. 3.-4. 7. 1966 und Sommer-Herbstfangperiode vom 5. 7.-7. 11. 1966 im Eichenmischwald von Virelles-Blaimont/Belgien. Nach GASPARD et al. (1968 b).

6. Wald – Waldrand – Wiese

Es handelt sich um eine wichtige Catena (vergleiche hierzu TISCHLER 1958, THIELE 1960). Den Dokumentationen von KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971, Tab. 5) kann man einige Daten entnehmen, welche speziell die Dipteren betreffen. Im Standort Mesnil-Eglise grenzt der Eichenwald nach Osten zu an ein als Weide genutztes Wiesengelände. Die Autoren hatten Eklektoren in beiden Waldteilen, hier jeweils 2, und auf der Wiese, hier einen, postiert, dazu Wasserschalen an gleichartigen Stellen, zusätzlich noch am Waldsaum. Tabelle 6 gibt einigen Aufschluß über die Unterschiede der Dominanzverhältnisse beim Wechsel vom Wald zur Wiese: Unter den Nematoceren sind im Walde wesentlich stärker vertreten vor allem die Mycetophiliden, dann auch die Limoniiden und Sciariden; das Umgekehrte gilt für Bibioniden und Psychodiden. Verhältnismäßig gering sind die Unterschiede bei Cecidomyiiden und Chironomiden. Von den übrigen fallen vor allem die Chloropiden

Abbildung 2. Gesamtzahl der in zwei Wasserschalen in 20 m Höhe gefangenen Chloropiden während der Fangperiode vom 20. 6.-4. 9. 1966 im Eichenwald bei Mesnil-Eglise/Belgien. Am Boden und in 9,30 m Höhe wurden zur gleichen Zeit nahezu keine Chloropiden gefangen. Nach KRIZELJ (1968).



auf, die im Walde fast vermißt werden bei starker Dominanz auf der Wiese, vor allem in den Wasserschalen sowie im umgekehrten Sinne die Tachiniden, deren offenbar starke Repräsentanz im Walde nur in den Wasserschalenfängen zum Ausdruck kommt, während sie auf der Wiese in beiden Fallentypen keine nennenswerte Rolle spielen.

Die Verhältnisse am Waldsaum können nur auf Grund der Wasserschalenfänge beurteilt werden, da dort keine Eklektoren aufgestellt waren. Die Betrachtung der einschlägigen Zahlen führt zu dem Resultat, daß die Zusammensetzung der dort sich tummelnden Dipteren-scharen weit stärker der Waldfauna als der Wiesenfauna zugehört. Aber vielleicht ist über die Verhältnisse in diesem Bereich schwer zu urteilen, wenn man die Vegetationsverhältnisse am Waldsaum nicht kennt (bebuscht oder nicht?) und keine näheren Angaben über die Aufstellung der Fallen besitzt (unmittelbar am Waldrand oder etwas davon entfernt?).

7. „Attraktivitätsindex“ der Wasserschalen für unterschiedliche Dipterenfamilien

Es ist schwer der Versuchung zu widerstehen, mit Hilfe der oben wiedergegebenen Tabelle 6 einen Index herzuleiten, der sich berechnet als Verhältnis der an gegebenem Ort in Wasserschalen gefangenen Individuen zu den an gleichem Ort in Eklektoren geschlüpften. Die Größe des Quotienten müßte einen Maßstab geben für die Anziehungskraft der Schalen für die betreffenden Fliegen oder Mücken. Man mag das als eine Spielerei abtun, vielleicht nicht ohne Berechtigung: denn wer sagt uns, wo die Opfer der Fallen eigentlich aus den Puppen geschlüpft sind. Trotzdem will ich einige solcher Indexzahlen nennen; mit einer Prise attischen Salzes gewürzt sind diese Zahlen vielleicht doch nicht ganz uninteressant.

Also: Weit an der Spitze stehen die Calliphoridae mit einem Indexwert von 47,7 im Walde und 39,2 auf der Wiese. Es folgen die Muscidae (38,2 bzw. 4,6) und die Tachiniden (18,4 bzw. 15,3), dann die Chloropiden (7,5 bzw. 7,8) und die Anthomyiden (3,0 bzw. 12,8). Etwa in der Mitte dieser Skala liegen die Phoridae (1,4 bzw. 0,76), in Wald und Wiese also einigermaßen gleichmäßig vertreten, und die Mycetophiliden, eher als ausgesprochene Waldbewohner zu betrachten mit 0,5 bzw. 4,3. Das Schlußlicht bilden deutlich die Psychodiden (0,2 bzw. 0,1) und die Bibioniden (0,3 bzw. 0,02). Diese Beispiele mögen genügen.

8. Vertikalverteilung der Dipterenimagines im Waldraum

Der Wald ist ein Lebensraum von ausgeprägt vertikaler Schichtung (FUNKE 1977). Zur näheren Untersuchung lassen sich 2 Methoden gut einsetzen: die Baumeklek-

toren nach FUNKE, die methodisch den Bodeneklektoren entsprechen, und die Wasserschalen, die sich auf Gerüsten in unterschiedlichen Höhenstufen des Waldes aufstellen lassen.

Über die Ergebnisse der ersten Methode unterrichtet am eingehendsten THIEDE 1977. Man erfaßt dabei im wesentlichen Organismen, die am Stamm aufwärts laufen. Nach Untersuchungen im Fichtenforst des Solling stellen dabei Collembolen (vorwiegend *Entomobrya*-Arten) den Hauptanteil, weiterhin sind Pflanzenläuse (Lachniden) sowie Spinnen und Rüsselkäfer (*Curculioniden*) stark vertreten. Im jüngeren Fichtenbestand spielen außerdem Psocopteren eine große Rolle. Was Artenreichtum betrifft, stehen die Spinnen an erster Stelle. Dipteren sind nur verhältnismäßig gering vertreten; daher lassen wir es hier mit dieser kurzen Zusammenfassung genug sein.

Ganz anders steht es bei den Wasserschalen. Mit ihrer Hilfe kann man ermitteln, welche Flughöhe im Wald fliegende Insekten bevorzugen. Die belgischen Autoren hatten 2 solcher Türme errichtet, einen im Gebiet Virelles-Blaimont, 22 m hoch, einen in Mesnil-Eglise, 20 m hoch.

Über die Fänge in verschiedenen Höhen im Wald von Virelles-Blaimont orientiert die Arbeit von GASPARD & al. (1968 b); die Autoren geben eine bildliche Darstellung ihrer Ergebnisse. Sehr deutlich wird die Dominanz der Dipteren, die gegenüber den Hymenopteren und das 6- bis 7fache überwiegen. Die anderen Gruppen treten noch stärker zurück. Während am Boden und auf dem 11-m-Niveau, also der Höhe des Unterholzes, die Fangergebnisse im Frühjahr und Frühsommer (1.3–4.7) gegenüber den Kronen der Hochstämme (15 m) und darüber (22 m) etwas überwiegen, kehrt sich das Verhältnis im Spätsommer und Herbst (5.7–7.11) vollständig um (Abb. 1).

Die erste Vermutung, die sich beim Betrachten dieser Abbildung aufdrängt: Das könnte zu tun haben mit der Belaubung der Bäume im Frühjahr. Statt dessen lehrt eine Tabelle, die die Autoren beifügen, daß die gewaltigen Fänge im Kronenbereich sich auf Maxima im Juli und der ersten Augsthälfte gründen (5.7–18.8), stark abklingend auch noch in der folgenden Dreiwochenperiode, also bis Anfang September. Welcher Familie der Dipteren dieser so überraschend starke Zweiflüglerflug in der Kronenregion zuzuschreiben sein dürfte, erfahren wir aus einer Arbeit von KRIZELJ (1968, Tab. 5), die auf analogen Untersuchungen, diesmal am Turm von Mesnil-Eglise beruht: Hier handelte es sich um Chloropiden. Das nebenstehende Diagramm (Abb. 2), nach Daten von KRIZELJ entworfen, stellt die Fangergebnisse von 2 Fallen in 20 m Höhe dar, bei wöchentlicher Leerung. Es ergeben sich 3 ausgeprägte Maxima: in der Woche ab 4. 7., in der ab 25. 7. und ab 29. 8. 1966. Nach allen Erfahrungen an anderen Familien, wie sie auch in dieser Arbeit wiedergegeben sind, entsprechen sie vermutlich den Schlüpfterminen dreier unterschiedlicher Chloropidenarten. Diesen Fängen gegenüber sind die Ausbeu-

ten in tieferen Niveaus, am Boden und in 9,30 m Höhe, absolut unbedeutend, was für Chloropiden bezeichnend ist. Ganz gewiß ist auch, zumindest für Mesnil-Eglise, daß diese Chloropiden nicht im Walde, sondern auf den naheliegenden Wiesen geschlüpft sind (vergl. Tab. 6). Auch über andere beteiligte Familien gibt KRIZELJ (1968) hinsichtlich ihrer bevorzugten Flughöhe dif-

Tabelle 7. Vertikalverteilung der dominanten Dipterenfamilien im Wald von Mesnil-Eglise/Belgien (nach KRIZELJ 1968). Angegeben ist die Anzahl an Individuen einer Familie in je zwei Wasserschaln pro Höhenstufe während der Zeit vom 29. 6.–5. 11. 1966.

Niveau	20 m	9,30 m	Boden
Sciaridae	44	13	40
Empididae	5	5	7
Dolichopodidae	191	37	106
Phoridae	34	38	65
Lonchopteridae	0	5	42
Chloropidae	5658	5	6
Drosophilidae	191	0	0
Lauxaniidae	7	16	15
Calliphoridae	496	9	13
Muscidae	476	2	2
Anthomyidae	324	106	132

Tabelle 8. Vertikalverteilung der dominanten Dipterenfamilien im Wald von Mesnil-Eglise/Belgien (nach KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971). Prozentanteile der Familien an den Wasserschaln-Fängen der Fangperioden 1. 3.–7. 11. 1968 und 1969.

Niveau	20 m	9,30 m	Boden
Sciaridae	27,1	13,1	59,8
Cecidomyiidae	14,7	9,0	76,3
Limoniidae	4,3	6,5	89,2
Chironomidae	41,8	32,7	25,5
Mycetophilidae	5,0	33,3	61,7
Bibionidae	46,7	2,0	53,3
Psychodidae	51,6	32,3	16,1
Empididae	5,0	3,7	91,3
Phoridae	7,5	19,1	73,4
Chloropidae	98,3	0,03	1,7
Borboridae	5,0	2,5	92,5
Anthomyidae	51,0	13,2	35,8
Calliphoridae	82,0	5,2	12,8
Muscidae	21,3	28,7	50,0
Tachinidae	51,4	8,8	39,9

ferenzierte Angaben (Tab. 7).

Wie man sieht, werden also Spezialisten für Chloropiden oder Drosophiliden gut daran tun, die Freundschaft von Förstern zu suchen, um auf ihren Hochsitzen Fallen aufstellen zu können.

Mit der Vertikalverteilung verschiedener Dipterenfamilien im Walde von Mesnil-Eglise befassen sich auch KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971, Tab. 6). Ihre Angaben beziehen sich diesmal auf die Gesamtfänge von je 2 Fallen während der Jahre 1968 und 1969; 3 Bodenstationen („Charme“, „Coudrier“ und „Lisière“) sind mit je 2 Wasserschaln ausgerüstet, das sind zusammen 6 Schaln. Auf dem Turm stehen ferner je 2 Schaln in 9,30 m und 20 m Höhe. Es müssen also die Fangzahlen für die Bodenniveaus zusammen durch 6 geteilt werden, für die Höhenniveaus jeweils durch 2; das ergibt dann die mittlere Ausbeute je Wasserschale für die gesamte Fangzeit. Da nun den beiden Tabellen, KRIZELJ (1968b) einerseits, KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971) andererseits verschiedene Fangperioden zugeordnet sind, im ersten Falle 20. 6. – 29. 8., im zweiten Falle 1. 3. – 7. 11., sind die absoluten Zahlenwerte beider Tabellen nicht vergleichbar, wohl aber die Vertikalverteilung bestimmter Familien. Somit begnügen wir uns hier mit der Angabe der Prozentanteile der Dipterenfamilien an den Fängen der zwei Jahre 1968 und 1969 (Tab. 8).

Ein Kenner der Fortpflanzungsbiologie und des Verhaltens überhaupt für diese Familien könnte wohl zu dieser Aufstellung lehrreiche Anmerkungen beibringen. Mein eigenes Spezialwissen auf diesem Gebiete ist leider wenig reichhaltig. Immerhin liegt es nahe, etwa bei den Chironomiden an die hohen Säulen tanzender Zuckmücken zu denken, denen ihre gleichmäßige Verteilungsquote bestens entspricht. Die Hochflüge der Chloropiden mögen wohl auch mit dem Finden der Geschlechter zusammenhängen. Bei denen, deren Vertikalverteilung eine starke Vorliebe für bodennahe Bezirke ausweist, sprechen KRIZELJ & VERSTRAETEN von Ombrophilie. Zu diesen Familien würden demnach etwa zu zählen sein: Cecidomyiidae, Limoniidae, Mycetophilidae, Empididae, Phoridae, Borboridae, Bibioniden und Tachiniden fallen dadurch auf, daß sie zwischen 2 Maxima in der obersten und untersten Etage ausgeprägte Minima in der mittleren Etage zeigen. Verwunderung erregt, daß auch hier wieder eine Familie völlig fehlt, von der man es nicht vermutet hätte: die Syrphiden. Vielleicht ist ihre Flugkunst so gezielt, ihr Ausweichvermögen so rasch, daß sie auch durch Zufall nicht gelegentlich in die Fallen geraten. Man mag daraus die Lehre ziehen: automatische Fallen, seien sie noch so effektiv, sind nicht alles; aufmerksame Beobachtung im Feld sollte dazukommen.

NENTWIG (1982) stellte bei Flugversuchen an pterygoten Insekten, bei denen diese zwischen einer radnetzbespannten und einer freien Öffnung wählen konnten, fest, daß 65 % der Syrphiden sowie 65 % von *Apis mellifica* und 63 % von *Musca domestica* die freie Öffnung wählten.

9. Phänologie

9.1 Diskussion des Begriffes „Phänologie“

Der Begriff „Phänologie“ wird von Botanikern einerseits, von Zoologen andererseits meist in unterschiedlichem Sinne gebraucht. Der Botaniker meint damit die zeitliche Verschiebung des Blühbeginns – oder eines anderen Abschnitts der jahreszeitlichen Entwicklung der Pflanze – in Abhängigkeit von der Temperatur. So enthalten viele Atlanten „phänologische Karten“, betitelt etwa „Beginn der Obstblüte in Mitteleuropa“

Der Zoologe dagegen versteht unter einer phänologischen Aussage eine von der Art: Der Schwalbenschwanzfalter fliegt im Mai und wieder im August. Die beiden Fälle gehören zu ganz verschiedenen Problemkreisen.

Sollte man nicht auf einen einheitlichen Gebrauch des Terminus „Phänologie“ im gesamten Bereich der Biologie hinwirken? Einige Zoologen, so THIELE (briefliche Mitteilung) setzen sich dafür ein und schlagen vor, für Aussagen nach Art des zweiten Beispiels ein anderes Wort, etwa „Jahresrhythmik“, einzusetzen. Das wäre sicher zu begrüßen. Aber es erscheint dann nützlich, die genaue Bedeutung des Terminus „Phänologie“ im Sinne der Botaniker möglichst scharf festzulegen; zum Beispiel durch Beantwortung der Frage, wie denn der „Beginn der Obstblüte in Mitteleuropa“ im einzelnen festgestellt wird.

Rechnet man etwa die Mandel zu den Obstbäumen – und mindestens vom taxonomischen Standpunkt aus ist das ja durchaus berechtigt – so würde der Beginn der Obstblüte in der Pfalz mit dem Eintritt der Mandelblüte gleichzusetzen sein; anderswo in Mitteleuropa, wo Mandelbäumchen keine Rolle spielen, würde irgendein anderes Frühobstgewächs den Frühling einläuten. Eine so hergestellte Karte wäre keine im strengen Sinne phänologische. Wem das Beispiel zu kraß gewählt erscheint, der mag bedenken, daß in klimatisch stark unterschiedlichen Gebieten sicher oft durchaus verschiedene Obstarten oder Obstsorten als erste im Jahr ihre Blüten öffnen. Karten, die unter Nichtberücksichtigung dieses Gesichtspunkts entworfen wurden, wären keine echten phänologischen Karten.

Anders läge der Fall, wenn man sich etwa auf Apfelbäume beschränkte und eine bestimmte Apfelsorte als Testsorte wählte; dann erst erzielte man als Ergebnis eine echte phänologische Karte. Will man ganz genau sein, dann müßten freilich alle zum Zweck der Verfertigung der Karte eingesetzten Bäume einem allen gemeinsamen Klon zugehören.

Diese Überlegungen mögen dem einen oder anderen vielleicht etwas pingelig erscheinen. Sie sind aber notwendig, um zu entscheiden, ob die im folgenden von mir gebrachten Angaben und Diagramme aus dem Bereich der Zweiflügler Daten zur Phänologie oder zur Jahresrhythmik sind. Mit sehr großer Wahrscheinlichkeit trifft fast ausschließlich das letztere zu. Ganz sicher zu entscheiden ist das aber nur für den Fall, daß alle vorkom-

menden Arten aus allen Gebieten sicher identifiziert sind – und für den besonders kritischen Leser sei hinzugefügt: wenn außerdem sichergestellt ist, daß artgleiche Tiere von verschiedenen Plätzen nicht doch ökologischen Rassen angehören, die sich nur hinsichtlich ihrer Jahresrhythmik etwas unterscheiden.

9.2 „Frühlingserwachen“ bei waldbewohnenden Dipteren

Es liegen Dokumentationen vor von KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971) für die Jahre 1967–69, von THIEDE (1977) für 1971–73, von VOLZ (unpubliziert) für 1974/75 und von BECK (unpubliziert) für 1979–81. Letztere werden noch fortgeführt. Zum Zweck der unmittelbaren Vergleichbarkeit sind die in den Publikationen vorliegenden Angaben zum Teil auf andere Bezugsgrößen umgerechnet worden.

KRIZELJ & VERSTRAETEN machen für die Familien der Dipteren relevante Angaben, d. h. solche, die über den Jahresbeginn der Schlüpfphase und über den zeitlichen Verlauf der Populationsgrößen Auskunft geben könnten, nur für Fänge mit Wasserschalen. Damit werden zwar Vorstellungen über den jeweiligen Beginn der Schlüpfperioden und über den weiteren Verlauf der Flugdichte ermöglicht, aber wegen der ganz andersartigen Methodik für den quantitativen Vergleich keine zuverlässigen Grundlagen gegeben. Dennoch wurden die Angaben dieser Autoren in den Abbildungen 4, 5 und 7 zum Vergleich eingezeichnet.

THIEDES umfangreiche und sorgfältige Dokumentationen beziehen sich jeweils auf den Wert Individuen (in Dauerstehern)/Woche \times 10 qm. Da in dieser Arbeit die Einheit Individuen/Tag \times qm zugrunde gelegt wird, werden die von THIEDE angegebenen Werte jeweils durch 70 dividiert. THIEDES Angaben geben also den wirklich ausgezählten Wert eines Wochenfanges wieder, in unseren Diagrammen erscheinen dagegen Mittelwerte pro Wochentag. Zeitlich bezieht THIEDE seine Angaben nicht auf bestimmte Kalendertage, sondern auf Jahreswochen. Er läßt allerdings in den 3 Untersuchungsjahren – aus sehr verständlichen praktischen Gründen – nicht jedesmal die 1. Woche am 1. Januar beginnen; daher fängt etwa seine 15. Woche nicht jedesmal am gleichen Kalendertage an, sondern von Jahr zu Jahr ein wenig verschoben. Das ist an sich belanglos und soll keine Kritik sein. Wir wollen nur darauf hinweisen, daß in der vorliegenden Publikation (Abb. 3, 5, 6 und 8) die wirklichen Kalendertage zugrunde gelegt sind, auch für die Daten THIEDES.

Wir haben in unserer Abbildung 3 von THIEDES sechs durchgezählten Jahresabläufen diejenigen ausgewählt, welche für die Sciariden – in den untersuchten Fichtenforsten des Sollings die weitaus wichtigste Dipterenfamilie – zum einen das früheste, zum anderen das späteste Auftreten in den Wochenfängen aufweisen; das sind für den ersten Fall das Jahr 1972 im jüngeren Bestand F 3, für den zweiten Fall das Jahr 1973 im älteren Bestand F 1.

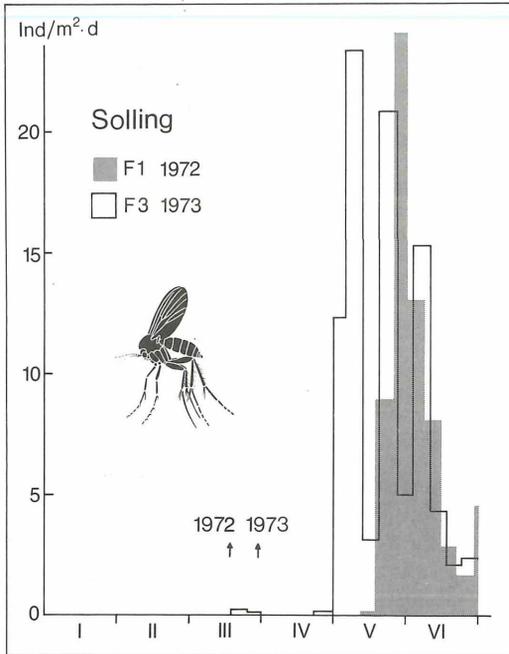


Abbildung 3. Schlüpfraten der Sciariden in Eklektoren während der ersten Jahreshälfte 1972 im älteren Bestand und 1973 im jüngeren Bestand des Fichtenforstes im Solling/Niedersachsen. F 1 = 95jähriger Bestand, F 3 = 45jähriger Bestand. Die ausgewählten Perioden geben den frühesten (F 3, 1973) und spätesten (F 1, 1972) Schlüpfbeginn im Verlauf der dreijährigen Untersuchung THIEDES wieder. ↑ = Beginn der Fangperiode. Nach THIEDE (1977).

Die belgischen Autoren (Literatur bei KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971) beginnen ihre Arbeit jeweils am 1. März jeden Jahres und führen sie fort bis zum 7. November. THIEDE beginnt 1972 am 18. März (= 13. Woche), 1973 am 30. März (= 15. Woche); Ende um Novemberschluß. VOLZ und BECK untersuchen ganzjährig; BECK leert monatlich, VOLZ mit unterschiedlichem Rhythmus, während der Vegetationsperiode meist im Abstand von 10–14 Tagen, von September bis März monatlich. Bei der Berechnung auf mittlere Schlüpfraten/Tag x qm muß natürlich, ganz analog wie oben bei für die Umrechnung der Originaldaten THIEDES dargelegt, jeweils das Intervall zwischen 2 aufeinanderfolgenden Leerungen sowie die von den eingesetzten Eklektoren zusammen eingenommene Fläche berücksichtigt werden.

Die Auswahl der Habitate entspricht natürlich keinem vorüberlegten Plan. Immerhin ergibt sich, daß sie in klimatisch deutlich unterschiedlichen Regionen liegen: die Untersuchungsgebiete der belgischen Autoren, am Westrand der Ardennen, liegen in einem stärker atlantisch beeinflussten Bereich, vor allem gegenüber dem schon stärker kontinentalen und dazu schon ausgesprochen montanen Hochsolling. Die Rheinaue gehört

zu einem der relativ wärmsten, vor allem wintermilden Teile Deutschlands; sie ist vom Buchenwald BECKS zwar nur ca. 50 km entfernt, doch klimatische Unterschiede ergeben sich einmal durch die unmittelbare Nähe des Rheins beim NSG Hördt einerseits und die Gebirgsrandlage des Ettliger Buchenwaldes in über 300 m ü. NN andererseits. Klimatische Unterschiede, vor allem auch für die Frühjahrsmonate, sind also zu erwarten. Nun einige Bemerkungen zu den Diagrammen (Abb. 3–7).

Sciariden: Die Sonderstellung der Fichtenforste im Solling gegenüber den 2 bzw. 3 anderen Habitaten kommt in fast drastischer Weise zum Ausdruck: Einerseits ist im Wesergebirge die Individuendichte weit größer, andererseits die für den Flug der Imagines zur Verfügung stehende Zeit ganz beträchtlich begrenzter. Ganz plötzlich, Anfang Mai, im älteren Bestand sogar erst Ende Mai, beginnt ein Massenschlüpfen. Dem folgt ein tiefer Einbruch gegen Ende Juni, dem aber weitere Maxima folgen (Abb. 3). Ab Anfang Oktober indes gibt es nur noch bescheidene Schlüpfdichten, von Mitte

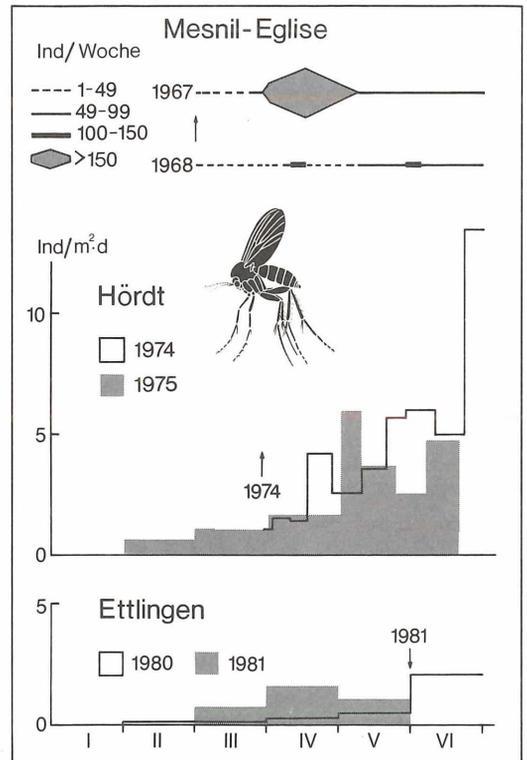


Abbildung 4. Schlüpfraten der Sciariden in Eklektoren während der ersten Jahreshälfte im Buchenwald bei Ettligen/Baden und im Auenwald bei Hördt/Pfalz sowie Fangzahlen der Sciariden in Wasserschaln im Eichenwald bei Mesnil-Eglise/Belgien (nach KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971). ↑ = Beginn der Fangperiode, ↓ = Ende der Fangperiode.

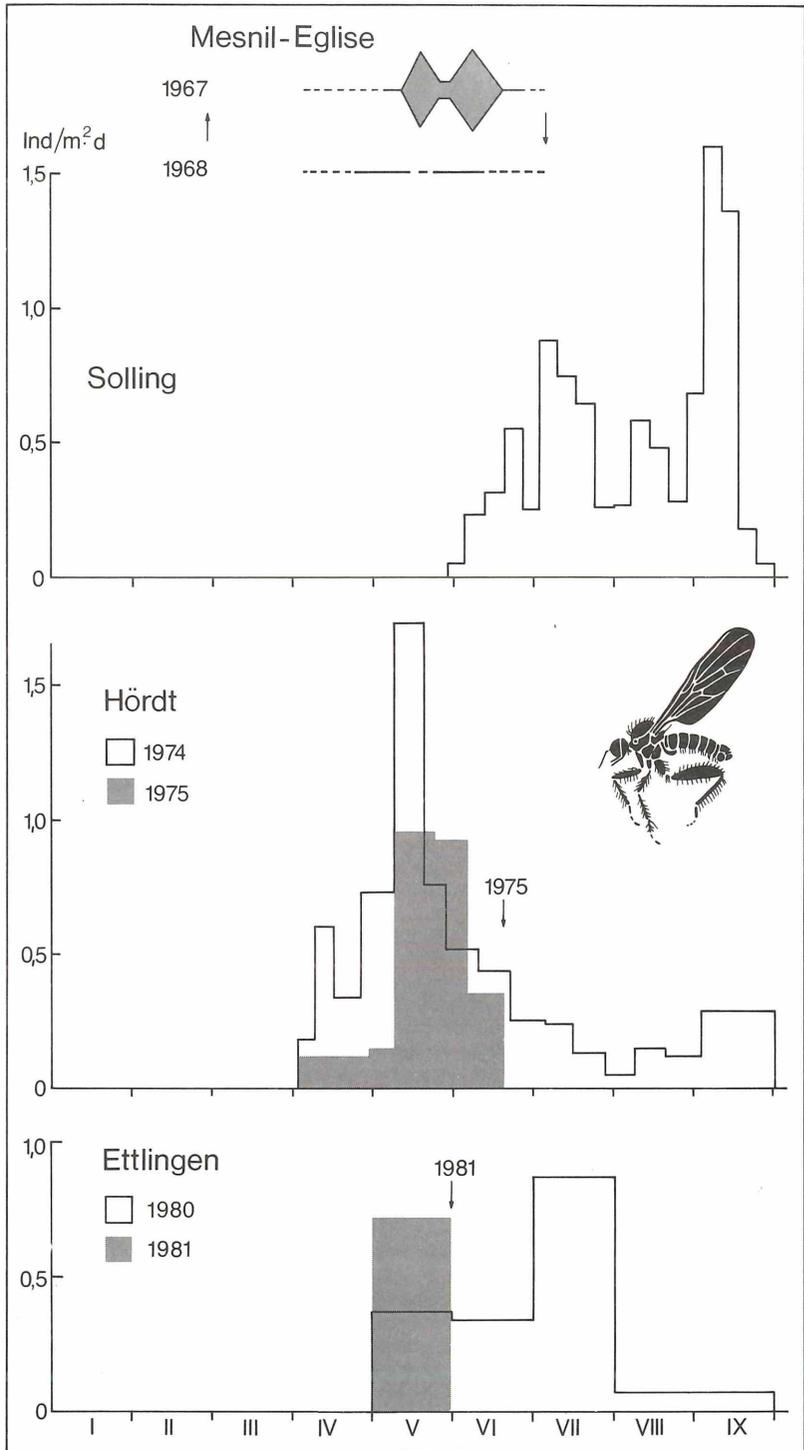


Abbildung 5. Schlüpfraten der Empididen in Eklektoren im Buchenwald bei Ettlingen/Baden, im Auenwald bei Hördt/Pfalz und im Fichtenforst des Solling/Niedersachsen (nach THIEDE 1977) sowie Fangzahlen der Empididen in Wasserschalen im Eichenwald bei Mesnil-Eglise/Belgien (nach KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971). Die Werte aus dem Solling stellen Mittelwerte aus beiden untersuchten Beständen F 1 und F 3 und aus allen drei Untersuchungsjahren von 1971–1973 dar. Die Ordinate ist gegenüber den Darstellungen der Sciariden (Abb. 3 und 4) und der Cecidomyiiden (Abb. 6 und 7) um den Faktor 10 überhöht.

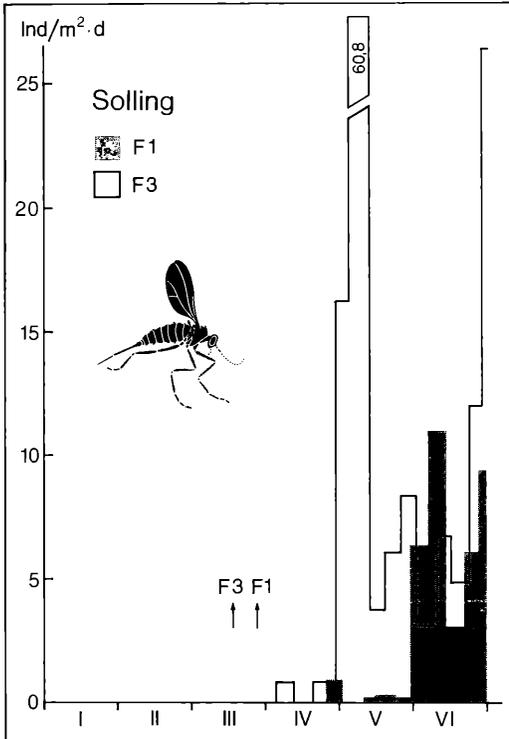


Abbildung 6. Schlüpfraten der Cecidomyiiden in Eklektoren während der ersten Jahreshälfte 1972 bzw. 1973 im Fichtenforst des Solling/Niedersachsen. Weitere Erklärung siehe Abb. 3 nach THIEDE (1977).

November an wird kein einziger geschlüpfter Sciaride mehr verzeichnet, worauf THIEDE Anfang Dezember seine Fänge einstellt.

Wesentlich anders sieht das „Frühlingserwachen“ der Sciariden in Süddeutschland aus (Abb. 4). Sowohl in der Rheinaue wie am westlichen Schwarzwaldrand beobachtet man in den ersten Monaten des Jahres ein allmähliches, treppenartiges (letzteres natürlich infolge unserer Art der Darstellung) Ansteigen der Schlüpfdichte; das beginnt bei den Fängen BECKS bereits im Februar, in der Rheinaue setzt sogar im Januar das Schlüpfen nicht vollkommen aus; die Schlüpfdichte ist verständlicherweise gering. Dafür werden die Mückenmassen, die in den Fichtenwäldern des Solling im Sommer auftreten, bei weitem nicht erreicht. Auch ist die Verteilung über die Monate der Vegetationszeit in allen drei Fällen verschieden.

Den Grund für den zuletzt genannten Unterschied darf man – nach THIEDES überzeugender Dokumentation – in der unterschiedlichen Artzusammensetzung der Sciariden an den 3 verglichenen Habitaten suchen. THIEDE ist es nämlich gelungen, auch die Artzusammensetzung seiner Sciaridenfänge quantitativ zu analysieren und darzutun, daß jede Art eine nur recht begrenzte Flugzeit

hat (die zudem von Jahr zu Jahr nur wenig differiert; die Gipfel liegen in verschiedenen Jahren nur selten um mehr als eine Woche auseinander). Während also die Flugzeit der einzelnen Art von Jahr zu Jahr nahezu konstant bleibt, unterliegt im Gegensatz dazu die Schlüpfdichte ganz enormen Schwankungen – bis zum Absinken einer Art von haushoher Dominanz im einen Jahr zu minimalen Beständen im nächsten – und umgekehrt. Daß solche Erfahrungen nicht nur bei Sciariden gemacht werden können, sondern auch bei anderen Gruppen, ist offensichtlich – auch wenn, wie meist, nicht gesichert ist, daß solche Dominanzschwankungen sich auf definierte einzelne Arten beziehen.

Als weiteres Beispiel für die Unterschiede im „Frühlingserwachen“ seien die Tanzfliegen, Empididen, angeführt (Abb. 5). In der Rheinaue treten in den Fängen die ersten Tanzfliegen Anfang April auf; im Buchenwald bei Ettligen erst im Mai. In den Fichtenwäldern des Solling wird vor der 22. Woche, also Ende Mai, nicht ein einziger Fund eines Empididen aufgeführt. Die Flugzeit endet in allen drei Biotopen Ende September. Für die Befunde im Solling ist allerdings darauf hinzuweisen, daß von den dort vertretenen Empididenarten von Mitte bis Ende September nur noch eine einzige Art erbeutet wurde, nämlich *Tachypeza nubila*; von dieser Art indes berichtet THIEDE, daß sie die Neigung hat, im Innenraum der Eklektoren zu verbleiben oder doch erst nach längerer Zeit in den Fallen zu landen.

Bei den Cecidomyiiden liegt der Fall etwas weniger eindeutig (Abb. 6 und 7). Im Buchenwald Ettligen begann die Schlüpfzeit im März 1980 mit einem mächtigen Maximum, das 1981 ausblieb, 1982 aber wieder deutlich bemerkbar wurde; im Solling vermerkte THIEDE ein solches Maximum im April. Auch in der Rheinaue begann das Schlüpfen der Gallmücken erst Anfang April. Zu einer Massenentwicklung während eines begrenzten Zeitraums führte es hier nicht. KRIZELJ & VERSTRAETEN (1971) geben an, daß in ihren Wasserschalenfängen 1967 wie 1968 Cecidomyiiden schon ab 1. März anständig in kleinerer Zahl auftraten, größere Fänge gab es im Jahre 1968 erst ab Mitte April oder im Jahre 1967 Anfang Mai (vergl. Abb. 7).

So bescheiden die Zahl der Analysen über den Verlauf des „Frühlingserwachens“ in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas ist, so reizt das Ergebnis doch zum Versuch einer Extrapolation, denn die geographische Bedingtheit zeigt sich doch ganz klar, fast bilderbuchartig bei den Sciariden (Abb. 3 und 4). Diese Familie ist offenbar auch die wichtigste Massenform in den ausgeprägten sauren Böden, also den Nadelwäldern, auch bei bodensauren Buchenwäldern. Deren bodenkundliches Kennzeichen sind mächtige Auflagen von saurem Humus. Dieser entsteht, wenn der jährliche Bestandesabfall nicht so schnell abgebaut werden kann, wie er nachgeliefert wird. In höheren Breiten ist das allenthalben der Fall. Der Grund ist eine durch lange Kälteperioden erzwungene Dormanz der Bodenorganismen. Die Langtagsperioden des Sommers ermöglichen auf der ande-

ren Seite doch erhebliche organische Produktion und entsprechenden Anfall auf der Bodenoberfläche.

Wie wird also in Lappland etwa das Diagramm des Frühlingserwachens der Sciariden (und anderer Familien) aussehen? Der Frühlingserwachen wird noch länger herausgezögert werden, die für die Aktivität der Imagines zur Verfügung stehende Frist noch stärker verkürzt werden. Aber nicht nur deshalb werden die steilen Maxima, die schon im Solling imponieren, noch extremer werden; durch die Humusanhäufung entsteht ja auch für die Larven ein riesiges Nahrungsangebot. Demnach ist es gewiß kein Wagnis, ein zu prophezeiendes Ergebnis einer vorerst nur gedachten Untersuchungsreihe über „Frühlingserwachen“ von Sciariden an einem Standort in Lappland mittels Eklektorenfängen zu entwerfen. Das ist auch insofern gefahrlos, als es eindrucksvolle Schilderungen dieses Phänomens gibt; man wird sicherlich unterstellen dürfen, daß es sich bei den beobachteten Mückenschwärmen nicht nur um Culiciden handelt.

Auch die Extrapolation nach Süden zu deutet sich an; die Bedeutung des Winters als absoluter Ruhezeit schwächt sich zunehmend ab, „Winterspezialisten“ spielen immer mehr eine Rolle, schließlich bestimmt die Trockenzeit an Stelle der Kältezeit die Dormanzperioden.

9.3 Unterschiede zwischen zwei einander sehr ähnlichen Habitaten, F 1 und F 3 im Solling

Der Beginn des Schlüpfens der Walddipteren ist also, zumindest bei den drei hier behandelten Familien, stark von der geographischen Lage und wohl auch von besonderen Standortbedingungen abhängig. Daß unter diesen Bedingungen der Temperatur der Umwelt eine besonders wichtige Rolle zukommt, ist wohl sicher anzunehmen. Echt phänologische Effekte im Sinne der Ausführungen auf S. 117 dieser Arbeit liegen jedoch mit größter Wahrscheinlichkeit hierbei nicht vor. Das wäre nur der Fall, wenn die Arten in den untersuchten Arealen die gleichen wären, was bei den Empididen (bei denen das Artenspektrum im Hochsolling, in der Rheinaue und im Buchenwald bei Ettligen in den Grundzügen bekannt ist) mit Sicherheit nicht der Fall ist und in den beiden anderen Fällen (Sciariden, Cecidomyiiden) als sehr unwahrscheinlich gelten darf.

Bei meiner Suche nach einem Fall direkten Einflusses der Temperatur auf den Schlüpfstermin begann mich die Tatsache zu interessieren, daß THIEDE zwei einander sehr ähnliche, aber immerhin etwas unterschiedliche Standorte untersucht hat, die beiden Fichtenforste F 1 und F 3, die schon des öfteren hier erwähnt wurden. In ihrem Artenbestand unterscheiden sie sich mindestens bei denjenigen Familien, die von THIEDE bis zur Art bestimmt wurden, nicht nennenswert; vermutlich auch bei den Cecidomyiiden nicht (oder anderen Familien, deren Artenbestand nicht erfaßt wurde).

Von F 1 ist bei ELLENBERG (1973) ein Foto wiedergegeben. Es zeigt bei den fast hundertjährigen Bäumen einen verhältnismäßig lockeren Kronenschluß. Es ist si-

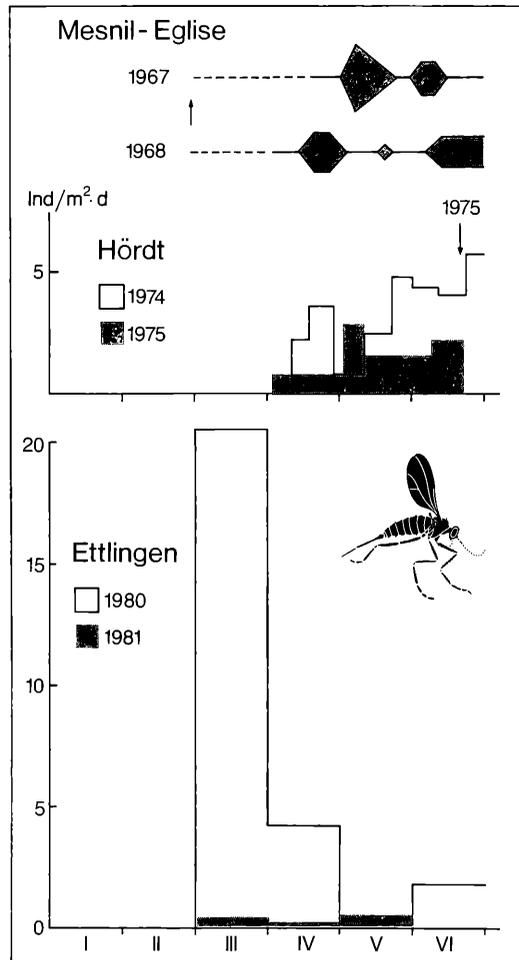


Abbildung 7 Schlüpfraten der Cecidomyiiden in Eklektoren während der ersten Jahreshälfte im Buchenwald bei Ettligen/Baden, im Auenwald bei Hördt/Pfalz sowie Fangzahlen der Cecidomyiiden in Wasserschaln im Eichenwald bei Mesnil-Eglise/Belgien (nach KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971). Weitere Erklärungen siehe Abb. 4.

cher anzunehmen, daß der nur halb so alte Bestand F 3 einen wesentlich dichteren Kronenschluß zeigt, wie dies gerade bei Fichtenwäldern die Regel ist. Dies muß auf das Mikroklima am Waldboden merklichen Einfluß haben, da der dichtere Kronenschluß bei F 3 sowohl die Einwirkung von Einstrahlung und Ausstrahlung herabsetzen als auch den Austausch mit den Luftschichten oberhalb des Kronenbereichs behindern wird. Beides muß zu mehr oder minder unterschiedlichem Jahresverlauf des Mikroklimas im Waldboden der beiden Forsten führen.

Um diese Frage zu prüfen, errechnete ich auf Grund der von THIEDE angegebenen Zahlen für F 1 und F 3 ge-

trennt jeweils die Wochenmittel für die drei Untersuchungsjahre 1971 bis 1973; angegeben wird, wie überall in dieser Arbeit, die Zahl der gefangenen Individuen / Tag \times qm.

Das Ergebnis zeigen die Abbildungen 8 und 9. Nach Zufall sieht es in der Tat nicht aus. Man betrachte vor allem die steilen Maxima. Sie liegen für F 1 und F 3 genau in der jeweils gleichen Woche. Das ist besonders bemerkenswert, weil das für die Cecidomyiiden (Abb. 9) genauso zutrifft wie für die Sciariden (Abb. 8); der einzige Unterschied ist, daß bei den Sciariden drei, bei den Cecidomyiiden nur zwei solche Maxima auftreten. Bei den Sciariden kann THIEDE die Arten angeben, die für jeweils eines der drei Maxima „zuständig“ sind, nämlich: für das erste *Ctenosciara hyalipennis* (MEIG.), verstärkt durch *Epidaphus atomarius* DEG.; für das zweite *Corynoptera luteofusca* (BUK. & LDF.); für das dritte *Ctenosciara thiedeii* LICHTBLAU. Somit ist zwischen den beiden Standorten ein Unterschied nicht zu bemerken.

Anders ist es, wenn man anstatt auf die Schlüpfrate auf die Höhe der verschiedenen Maxima in F 1 einerseits, in F 3 andererseits achtet. Dann bemerkt man nämlich folgendes:

Bei den Sciariden (Abb. 8) ist das erste der drei Maxima in F 3 wesentlich höher, in F 1 das zweite, während beim dritten die Höhe der Maxima in beiden Fichtenbeständen sich einigermäßen die Waage hält; das erste der Maxima fällt in den Monat Mai, das zweite in den Monat Juli, das dritte in den September. Ganz ähnlich bei den Cecidomyiiden (Abb. 9). Beim ersten Maximum, um Ende Mai, ist die Massenentwicklung wiederum im jüngeren Forst F 3 bedeutend ausgeprägter als im Altbestand F 1, während beim zweiten Ende August – Anfang September das Verhältnis sich umdreht. Im Laufe der Vegetationsperiode „überholt“ also die Schlüpfrichte im alten Forst die im jüngeren Bestand festgestellte. Man kann aus den beiden Diagrammen sogar die Zeit festlegen, wann die Überschneidung stattfindet: bei beiden

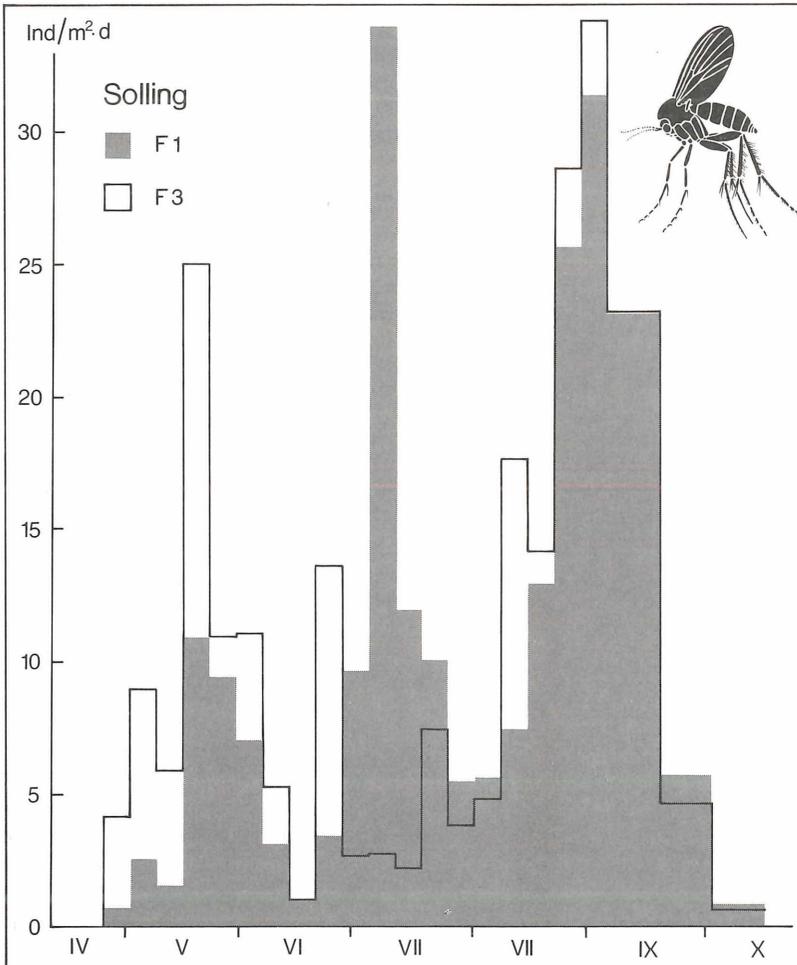


Abbildung 8. Schlüpfraten der Sciariden in Eklektoren im Fichtenforst des Solling/Niedersachsen im Mittel der Jahre 1971–73. F 1 = 95jähriger Bestand, F 3 = 45jähriger Bestand. Nach THIEDE (1977).

Familien zur gleichen Zeit, um Ende Juni.

Das alles kann doch kein Zufall sein. Aber wie kann man diese Befunde erklären?

Ein Versuch sei gewagt. Offenkundig ist zunächst, daß der Schlüpftermin bei den Sciariden und Cecidomyiiden (und nicht nur bei diesen Familien) sich fast ausschließlich nach dem Kalenderdatum richtet; nach dem vorliegenden Material ist schwer zu beurteilen, ob daneben noch eine – in jedem Fall geringfügige – Verschiebung durch Witterungseinflüsse stattfindet. Das Schlüpfdatum muß also für jede Art besonders programmiert sein. Welche Signale diese Programmierung steuern könnten, ist für die hier vorliegenden Fälle noch völlig unbekannt; eine Rolle der Photoperiodik ist für Insekten mit im Boden lebenden Larven ja kaum vorstellbar (zu dieser Problematik vgl. z. B. MÜLLER 1976).

Spielt somit der Temperaturverlauf für die Regelung der Schlüpftermine höchstens eine untergeordnete Rolle,

so ist ein Einfluß auf die Schlüpfichte um so wahrscheinlicher. Messungen über den Temperaturverlauf in den Fichtenforsten gibt THIEDE nur für F 1 an (beginnend mit der 13. Jahreswoche), Unterschiede in der Verlaufskurve zwischen F 1 und F 3 sind also nicht zu ersehen. Aus einigen Überlegungen heraus lassen sich aber die vermuteten Unterschiede erschließen. Der dichtere Kronenschluß beim jüngeren Bestand muß zur Folge haben, daß die Ein- und Ausstrahlung gedämpft und der Austausch mit höheren Luftschichten oberhalb des Waldes behindert wird. Als Folgen lassen sich zwei Effekte voraussehen: (1) Abflachung der Temperaturkurve und zwar sowohl im Tages- wie im Jahresverlauf, (2) Nachhinken der Temperaturen ebenfalls im Tages- wie im Jahresrhythmus. Vor allem der letztgenannte Effekt wirkt sich um so stärker aus, je tiefer man in den Boden bzw. ins Wasser kommt – so ist in der strömungsarmen Adria in 100 m Tiefe der November die Jahreszeit

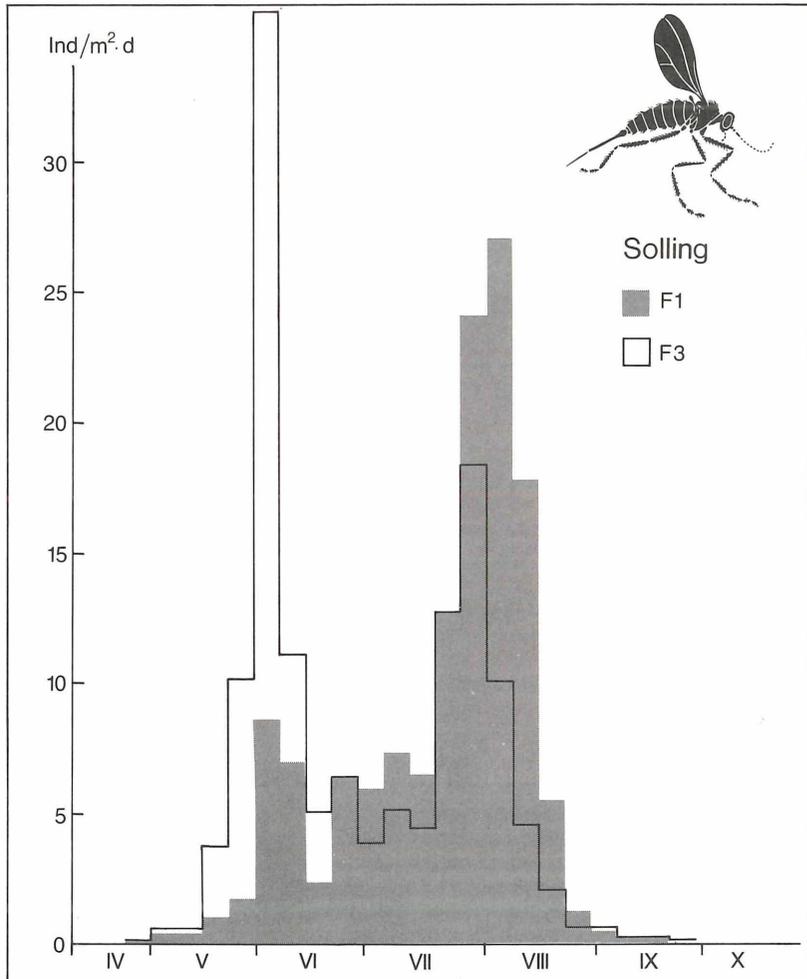


Abbildung 9. Schlüpfraten der Cecidomyiiden in Eklektoren im Fichtenforst des Solling/Niedersachsen im Mittel der Jahre 1971–73. F 1 = 95-jähriger Bestand, F 3 = 45-jähriger Bestand. Nach THIEDE (1977).

der höchsten Wassertemperatur (ERCEGOVICS 1934, siehe auch VOLZ 1939).

Für den Fall der beiden Fichtenforste müßte sich ergeben, daß nach (1) die Wintertemperaturen am und im Waldboden in F 3 im Winter etwas milder, im Sommer etwas kühler sind als in F1 und nach (2) die Erwärmung in der ersten Jahreshälfte in F 3 gegenüber F 1 verzögert wird, ebenso später die Abkühlung zum Winter hin. Die Folge könnte dann sein, daß die Larven und Puppen der im Mai schlüpfenden Arten im Winter und Vorfrühling in F 3 günstigere Bedingungen vorfinden und weniger dezimiert werden als in F 1, während die später schlüpfenden Species im Frühsommer im Hochwald günstigere Verhältnisse vorfinden.

Diese Erklärung mag nun stimmen oder nicht – der in den beiden Abbildungen 8 und 9 dargestellte Sachverhalt bleibt nachdenkenswert.

10. Winteraktive Walddipteren

Elektorenfänge, die über die Wintermonate hindurch fortgesetzt wurden, liegen nur vor von der Hördter Rheinaue und vom Buchenwald bei Ettlingen. Im Solling wurden die Fallen zwar über die Wintermonate außer Betrieb gesetzt; aber es war dort dafür Sorge getragen, daß der Beginn der Fangsaison so zeitig und das Ende im Herbst so spät angesetzt wurde, daß hier wie dort stets mindestens ein bis zwei Wochen verstrichen, in vielen Fällen auch mehr, ohne daß ein einziger Fang registriert wurde; Ausnahmen gibt es bei den Dipteren nicht, sonst nur selten, etwa bei den Staphyliniden. Bis zum Beweis des Gegenteils kann man also wohl davon ausgehen, daß es bei den Dipteren im Solling eine nennenswerte Winteraktivität nicht gibt.

Anders steht es bei den belgischen Standorten. Im Wald von Mesnil-Eglise werden für alle drei Jahre (1967/68/69) für die erste Märzwoche nennenswerte Fänge, wenn auch kleinere als in den nachfolgenden Wochen,

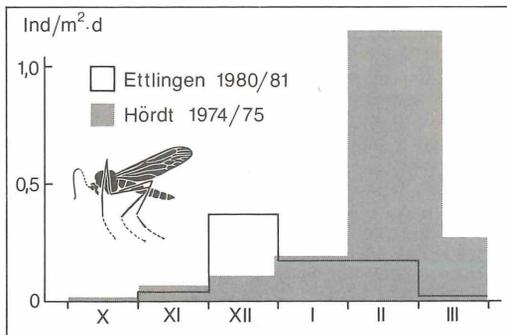


Abbildung 10. Schlüpfraten der Trichoceriden in Ektektoren während des Winters 1980/81 im Buchenwald bei Ettlingen/Baden und 1974/75 im Auenwald bei Hördt/Pfalz. Im Winter 1979/80 fehlten die Trichoceriden im Buchenwald bei Ettlingen fast völlig.

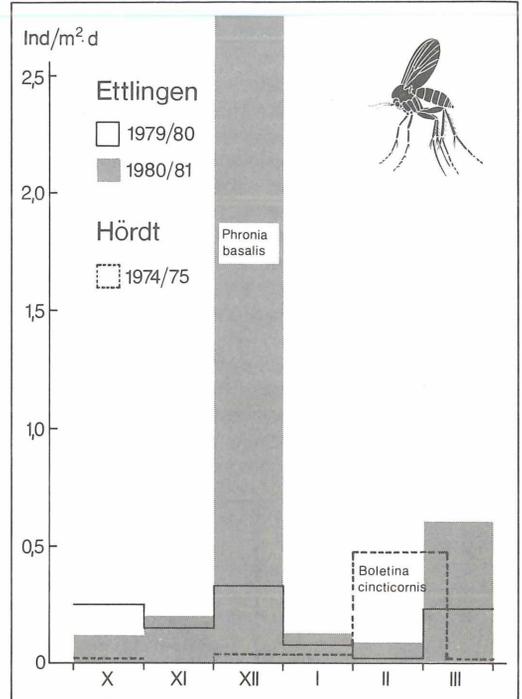


Abbildung 11. Schlüpfraten der Mycetophiliden in Ektektoren während des Winters 1979/80 und 1980/81 im Buchenwald bei Ettlingen/Baden und 1974/75 im Auenwald bei Hördt/Pfalz. Der Dezembergipfel im Auftreten der Mycetophiliden im Winter 1980/81 ist im wesentlichen auf eine einzige Art, *Phronia basalis*, der Februargipfel 1975 in Hördt auf *Boletina cincticornis* zurückzuführen.

gemeldet und zwar sowohl in den Ektektoren als auch in den Wasserschalen (KRIZELJ & VERSTRAETEN 1971, Tab. 3). Die Ergebnisse der letzten Wochen (Fang jedes Jahr eingestellt am 7. November) sind nicht so gut dokumentiert; gelegentlich wird erwähnt, daß in den Wasserschalen in der letzten Woche keine Beute mehr eingebracht wurde. Winteraktivitäten in diesen Gebieten sind also durchaus möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich. Die beiden Familien, welche die ausgeprägteste Winteraktivität aufweisen, sind zufolge der vorliegenden Untersuchungen die Trichoceriden, die damit ihrem Namen „Wintermücken“ Ehre machen, und die Mycetophiliden. Den Verlauf der Schlüpfdichten in den Monaten Oktober bis März geben die Abbildungen 10 und 11 wieder. Es handelt sich dabei um wenige Arten, bei den Wintermücken der Gattung *Petaurista*, bei den Pilzmücken vor allem der Gattung *Phronia* und *Boletina*. Es wird deutlich, daß in keinem Monat, auch im Januar nicht, das aktive Leben bei diesen Familien völlig zur Ruhe kommt. Diese Aussage beschränkt sich nicht auf Wintermücken und Pilzmücken allein; auch bei anderen Familien gibt es durchaus Winterfänge, wenn auch vergleichsweise bescheidene. Vor allem Sciariden und

Phoriden sind hier zu nennen.

Eine Gegend, die noch milderes Klima aufweist als die pfälzische Rheinaue und dies vor allem im Winter, ist das Dreiländereck unmittelbar nördlich von Basel. Hier liegt, direkt neben dem Rheinlauf, der Isteiner Klotz, ein felsiges Gebiet aus Juragestein. Auf sieben pflanzensoziologisch unterschiedlich charakterisierten Habitaten hat KOBEL-VOSS zwei Jahre lang mit Hilfe von Barberfallen Mycetophiliden gesammelt, die von PLASSMANN bestimmt wurden (KOBEL-VOSS & PLASSMANN 1979). 52 Arten wurden festgestellt; von diesen waren 17, also der dritte Teil, winteraktiv! Das paßt gut in das Bild, wie es hier in den Kapiteln „Frühlingserwachen“ und „Winteraktivität“ entworfen wurde.

11. Schlußbemerkung

Die vorliegende Untersuchung befaßt sich überwiegend mit Fragen und Problemen, die auch oberhalb der taxonomischen Ebene der Species sinnvoll behandelt werden können. Würde man die Artenspektren jeweils einbeziehen, so würden sich weitere Gesichtspunkte ergeben. Deren Besprechung wurde zunächst zurückgestellt; die Schwierigkeiten beginnen schon bei der Determination. Es ist bekannt, daß gerade bei den Dipteren bei vielen Familien, und gerade auch bei ökologisch sehr wichtigen, nur der lang eingearbeitete Spezialist eine sichere Bestimmung gewährleistet – und diese Art ist bekanntlich leider „sehr zerstreut und selten“. Da auch über die spezielle Biologie der einzelnen Arten oft wenig bekannt ist, werden sich wohl einer zusammenfassenden Besprechung weitere Schwierigkeiten in den Weg stellen. Wir hoffen, daß es trotzdem in absehbarer Zeit möglich sein wird, einer solchen Aufgabe näherzutreten.

12. Literatur

ALTMÜLLER, R. (1977): Dipteren im Energiehaushalt eines Buchenwaldes. – Verh. dt. Zool. Ges., **70**: 245; Stuttgart.

BAUMANN, E. (1976): Rennfliegen aus den Rheinauenwäldern des Naturschutzgebietes „Hördter Rheinaue“ I. Phorinae, (Diptera: Phoridae). – Mitt. Pollichia **64**: 188–193; Bad Dürkheim.

BAUMANN, E. (1978): Rennfliegen (Diptera, Phoridae) als Blütenbesucher. Kritische Sichtung der Literatur. – Flora, **167**: 301–314; Jena.

BAUMANN, E. (1979): Rennfliegen aus den Auenwäldern des Naturschutzgebietes „Hördter Rheinaue“ II. Die Gattung *Gymnophora* mit Anmerkungen zur Systematik und Biologie (Diptera: Phoridae). Mitt. Pollichia, **67**: 189–198; Bad Dürkheim.

BECK, L. (1978): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens I. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **37**: 93–101; Karlsruhe.

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

DORN, K. (1982): Nematoceren eines Buchenwaldes und Fichtenforstes im Staatsforst Burgholz, Solingen. – Jahresber. Naturw. Verein Wuppertal, **35**: 8–15; Wuppertal.

ELLENBERG, H. (1971): Introductory Survey. – In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ecological Studies **2**: 1–15; Berlin–Heidelberg–New York (Springer).

ERCEGOVIC, A. (1934): Temperature, Salinité, Oxygène et Phosphates dans les eaux cotières de l'Adriatique Oriental Moyen. Acta Adriatica, **5**: 41.

FUNKE, W. (1971): Food and Energy Turnover of Leaf-eating Insects and their Influence on Primary Production. – In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ecological Studies **2**: 81–93; Berlin–Heidelberg–New York (Springer).

FUNKE, W. & WEIDEMANN, G. (1971): Food and Energy Turnover of Phytophagous and Predatory Arthropods. – In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ecological Studies **2**: 100–109; Berlin–Heidelberg–New York (Springer).

FUNKE, W. (1977): Die Stammregion von Wäldern – Lebensraum und Durchgangszone von Arthropoden. – Verh. dt. Zool. Ges., **70**: 244; Stuttgart.

GASPAR, CH., KRIZELJ, ST., VERSTRAETEN, CH. & WOLF, F. (1968 a): Recherches sur l'écosystème forêt: La Chênaie à *Galeobdolon* et à *Oxalis* de Mesnil-Eglise (Ferage). Insectes recoltés dans des bacs d'eau. – Bull. Rech. agron. Gembloux, N. S., **3**: 83–100; Brüssel.

GASPAR, CH., KRIZELJ, ST. VERSTRAETEN, CH. & WOLF, F. (1968 b): Recherches sur l'écosystème forêt: La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Insectes recoltés dans des bacs d'eau. – Bull. Rech. agron. Gembloux, N.S., **3**: 293–300; Brüssel.

HAILER, N. (1965): Die pflanzensoziologische Standortserkundung im Staatswald des Forstamtes Germersheim. – Mitt. Pollichia, (3) **12**: 246–280; Bad Dürkheim.

KINZELBACH, R. (1976): Das Naturschutzgebiet „Hördter Rheinaue“ bei Germersheim. Einführung in Ökographie, Ökologie, Pflege und Ausbau. – Mitt. Pollichia, **64**: 5–62; Bad Dürkheim.

KOBEL-VOSS, A. & PLASSMANN, E. (1979): Pilzmücken aus der Streuschicht des Isteiner Klotzes bei Basel (Insecta: Diptera: Mycetophilidae). – Mitt. Naturw. Arbeitskr. Kempten, **23**: 7–18; Kempten.

KRIZELJ, ST. (1968): Recherches sur l'écosystème forêt: La Chênaie à *Galeobdolon* et à *Oxalis* de Mesnil-Eglise (Ferage): Diptères recoltés dans des bacs d'eau. – Bull. Rech. agron. Gembloux, N. S., **3**: 503–513; Brüssel.

KRIZELJ, ST. (1969): Recherches sur l'écosystème forêt: La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Diptères recoltés dans des bacs d'eau. – Bull. Rech. agron. Gembloux. N. S., **4**: 111–120; Brüssel.

KRIZELJ, ST. & VERSTRAETEN, CH. (1971): Recherches sur l'écosystème forêt: La Chênaie à *Galeobdolon* et à *Oxalis* de Mesnil-Eglise (Ferage). Etude de l'entomofaune circulante. – Bull. Inst. r. Sci. Nat. Belg., **47** (26): 37 S.; Brüssel.

LECLERCQ, J. (1964): Sur la méthodologie de la faunistique entomologique. – Bull. Ann. Soc. Roy. Belg., **100**: 371–383; Brüssel.

MORGE, G. (1969): Diptera – Zweiflügler. – In: STRESEMANN, E. (Hrsg.): Exkursionsfauna von Deutschland. Insekten – zweiter Halbband: 330–459; Berlin.

MÜLLER, H. J. (1960): Die Bedeutung der Photoperiode im Lebensablauf der Insekten. – Z. angew. Entomol., **47**: 7–24; Hamburg.

MÜLLER, H. J. (1976): Formen der Dormanz bei Insekten als Mechanismen ökologischer Anpassung. – Verh. dt. Zool. Ges., **69**: 46–58; Stuttgart.

- NENTWIG, W. (1982): Insekten, Spinnennetze und Netzspinnen. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **75**: 282; Stuttgart.
- PLASSMANN, E. & VOLZ, P. (1979): Pilzmücken (Mycetophilidae) aus dem Naturschutzgebiet „Hördter Rheinaue“ bei Gernersheim/Pfalz (Diptera, Nematocera). – Mitt. Pollichia, **67**: 214–218; Bad Dürkheim.
- RAW, F. (1967): Arthropoda (except Acari and Collembola). – In: BURGESS, A. & RAW, F. (Hrsg.): Soil Biology: 323–361; London, New York (Academic Press).
- SZABÓ, J. (1974): Microbial communities in a forest rendzina ecosystem. The pattern of microbial communities. – 415 S.; Budapest (Akademiai Kiadó).
- SZABÓ, J., BARTFAY, T. & MARTON, M. (1967): The role and importance of the larvae of St. Marks fly in the formation of a rendzina soil. – In: GRAFF, O. & SATCHELL, J. (Hrsg.): Progress in Soil Biology: 475–489; Braunschweig (Vieweg).
- THIEDE, U. (1977): Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz). Zool. Jb. Syst., **104**: 137–202; Jena.
- THIELE, H. U. (1960): Gibt es Beziehungen zwischen der Tierwelt von Hecken und angrenzenden Kulturfeldern? – Z. angew. Entomol., **47**: 122–127; Hamburg.
- VOGEL, W. (1979): Die Kleintierzusammensetzung anthropogen beeinflusster Wirtschaftsböden. – Unveröff. Manusk.; Braunschweig.
- VOLZ, P. (1940): Kann die Flachwasserfauna des Mittelmeeres als Warmwasserfauna charakterisiert werden? – Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., **40**: 209–248; Leipzig.
- VOLZ, P. (1962): Beiträge zu einer pedozoologischen Standortslehre. – Pedobiologia, **1**: 242–288; Jena.
- VOLZ, P. (1978): Über Insekten- und Spinnenleben im Ablauf der Jahreszeiten. Nach Untersuchungen im Naturschutzgebiet Hördt. – Pfälzer Heimat, **3**: 99–106; Speyer.
- VOLZ, P. (1982): Beziehungen zwischen Bodentyp und Bodenfauna an Hand von Beispielen aus der südlichen Vorderpfalz. – In: GEIGER, PREUSS & ROTHENBERGER (Hrsg.): Pfälzische Landeskunde, **2**: 81–99; Landau.

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: 1983

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Volz Peter

Artikel/Article: [Zur Populationsökologie der mitteleuropäischen Walddipteren 105-126](#)