©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Faun.-Ökol.Mitt. 8, 353-361 Kiel, 2005

Ökologische und systematische Untersuchungen an Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea)[1]

Von Rudolf Abraham, Lars Krogmann und Ralph Peters

Summary

Ecological and systematic studies on Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea)
Our studies on Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) arose from ecological investigations of saltmarshes at the North Sea coast initiated by Professor Heydemann. Today our work focuses on the biology of Pteromalidae exemplarily in bird's nests as an example for a small ecosystem. Here, *Nasonia vitripennis* frequently parasitizes puparia of Calliphoridae (Diptera: Cyclorrhapha) and *Dibrachys cavus* those of Tachinidae (Diptera: Cyclorrhapha). Furthermore, we investigate the systematics of Pteromalidae by using molecular and morphological techniques. The phylogentic analysis of several subfamilies of Pteromalidae and other groups of Chalcidoidea indicate that Pteromalidae are polyphyletic.

Einleitung

Herr Professor Heydemann hatte früh erkannt, dass für ein umfassendes Verständnis von Ökosystemen die parasitischen Hymenopteren unbedingt mit berücksichtigt werden müssen. Obwohl die Bearbeitung dieser Gruppen damals als sehr schwer, wenn nicht sogar als unmöglich angesehen wurde, hat er im Rahmen seiner ökologischen Untersuchungen an der Nordseeküste (z.B. HEYDEMANN 1967, 1973) Parasitoide in Dissertationen bearbeiten lassen (Proctotrupidae: WEIDEMANN 1965, Ichneumonidae: HORSTMANN 1970, Pteromalidae: ABRAHAM 1970, Braconidae: KÖNIG 1972).

Bei später folgenden Untersuchungen der Pteromalidae sollte unter anderem festgestellt werden, wie sich die oft winzig kleinen Arten an die verschiedenen klimatischen Bedingungen ihres Lebensraumes anpassen, mit welchen Körpertemperaturen sie fliegen (ABRAHAM 1975) und welche Bedeutung zum Beispiel die Strukturfarben der Erzwespen bei der Thermoregulation haben (ABRAHAM 1976). In einem weiteren Komplex von Arbeiten wurden Wirt - Parasitoid - Beziehungen untersucht. Bei phytophagen Wirten erweiterte TSCHARNTKE (1986) als Erster die ursprüngliche Fragestellung um weitere trophische Ebenen. Es entstanden danach mehrere Dissertationen und Examensarbeiten, in denen bei jeweils einer Pflanzenart die Beziehungen zwischen Pflanze, phytophagem Insekt und Parasitoiden untersucht wurden. Für Untersuchungen eines Parasitoiden an nicht phytophag lebenden Wirten bot sich die dip-

[1] Herrn Professor Dr. Berndt Heydemann zum 75. Geburtstag

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

terophage Pteromalidae *Nasonia vitripennis* (Walker, 1836) aus Vogelnestern an, deren Biologie in einer Reihe von Arbeiten untersucht wurde (z.B. ABRAHAM 1985, SCHRÖDER 1997). Die Frage, ob die ebenfalls in Nestern auftretende Pteromalidae *Dibrachys cavus* (Walker, 1835) (Abb. 1) mit *N. vitripennis* um die Wirte konkurriert, hat SCHLEIN (2002 a+b) untersucht. Aus dem sehr artenreichen biozönotischen Konnex in Vogelnestern werden zur Zeit die Teile, bei denen Pteromalidae beteiligt sind, weiter bearbeitet.

Bei allen Arbeiten mit Pteromalidae wurde im Lauf der Jahre mit immer besserer Bestimmungsliteratur (z.B. BOUČEK & RASPLUS 1991) die taxonomische Zuordnung etwas einfacher. Es blieb jedoch der Verdacht, dass die Familie Pteromalidae nicht monophyletisch ist. Sie war als Restgruppe entstanden, nachdem innerhalb der Chalcidoidea gut erkennbare Taxa als Familien beschrieben worden waren. Eine erste statistische Untersuchung unterstützte frühere Vermutungen, dass einige kleine Gruppen der Pteromalidae eigenständige Taxa bilden (TÖRÖK & ABRAHAM 2002). Durch einen Vergleich dieser Ergebnisse mit den Ergebnissen aus inzwischen durchgeführten molekulargenetischen Untersuchungen ergibt sich ein besseres Bild der Verwandtschaftsbeziehungen.

So haben sich zwei Arbeitsschwerpunkte zur Ökologie und zur Systematik der Pteromalidae ergeben, die im Folgenden mit ersten Ergebnissen dargestellt werden.

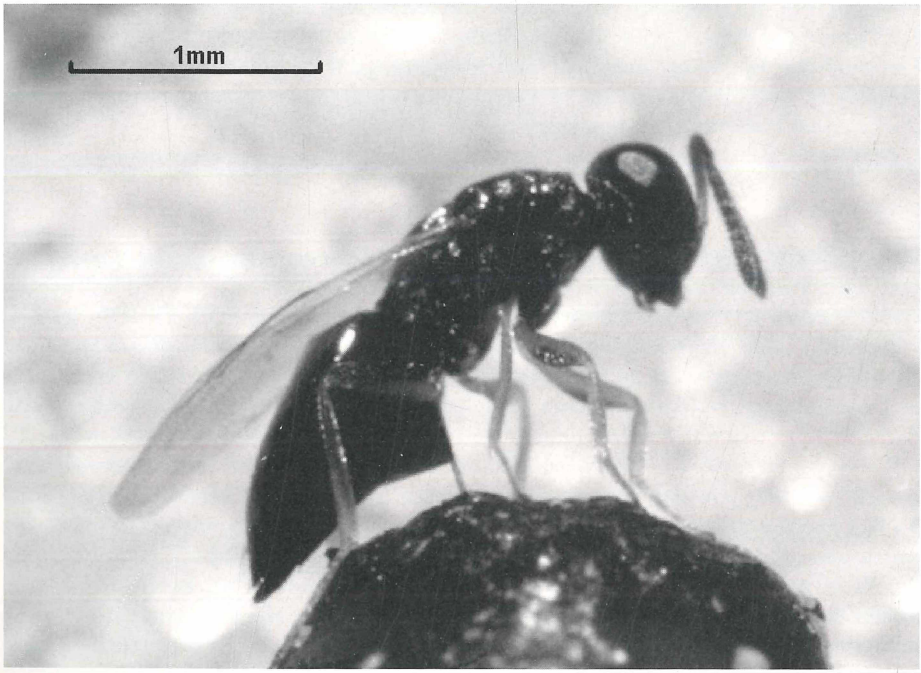

Abb. 1: Eiablage von *Dibrachys cavus* (Walker, 1835) in Puparium von *Calliphora* sp.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Ergebnisse und Diskussion

Die Pteromalidae im Ökosystem Vogelnest

Die Nester höhlenbrütender Singvogelarten stellen ein kleines Ökosystem mit periodisch wiederkehrenden Bedingungen dar. Neben euryöken Arten, Übertagungs- und Überwinterungsgästen gibt es eine Reihe von angepassten nidikolen Insektenarten. Zu dieser Insektenbiozönose gehören parasitische Hymenopteren aus der Familie Pteromalidae.

Es wurden mehrere Arten parasitischer Hymenopteren der Familie Pteromalidae in den Nestern gefunden, von denen *N. vitripennis* und *D. cavus* regelmäßig auftraten (ABRAHAM 1985). Von *N. vitripennis* ist bekannt, dass sie rein dipterophag ist. *D. cavus* gilt als ausgesprochen polyphag, die Wirtsliste umfasst über 400 Arten aus unterschiedlichen Ordnungen (NOYES 2003). In Vogelnestern war *D. cavus* über das Auslegen von Puparien von *Calliphora* sp. entdeckt worden (ABRAHAM 1985). Da beide Pteromalidae Puppenparasitoide in den Puparien cyclorrhapher Dipteren sind, entstand die Frage, welche weiteren potenzielle Wirte aus dieser Gruppe in den Vogelnestern vorkommen.

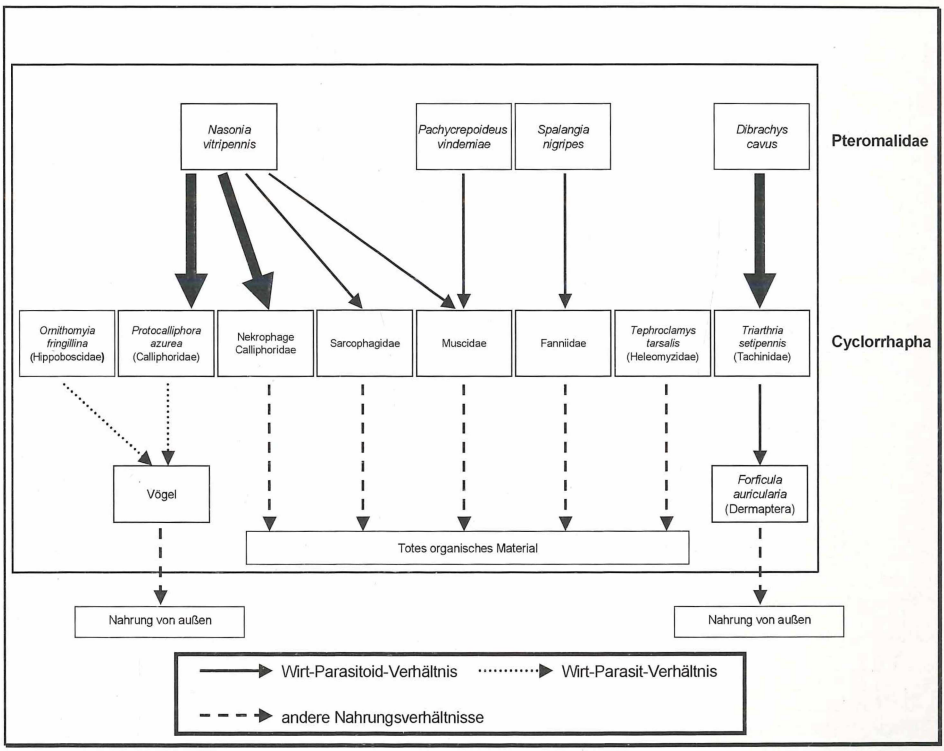

Abb. 2: Trophische Beziehungen der Pteromalidae und Cyclorrhapha im Ökosystem Vogelnest

Die Untersuchung der Puparien aus 169 Nestern ergab 31 Arten aus 9 Familien (PETERS & ABRAHAM 2004). Die cyclorrhaphen Dipteren sind damit ein entscheidender Faktor für das Ökosystem Vogelnest. In verschiedenen Gilden sind sie beteiligt.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Die größte Gruppe lebt vom toten organischen Material eines Nestes, welches das Nestmaterial, Futterreste, Kot der Vögel oder Aas in Form toter Jung- oder Altvögel sein kann. Arten- und individuenreich sind die Muscidae, die zu dieser Gilde gehören. Kleinere Formen wie die häufige Heleomyzidae *Tephroclamys tarsalis* Zetterstedt, 1847 kommen hinzu (Abb. 2). Zur Gilde der nekrophagen Arten gehören viele Sarcophagidae und Calliphoridae.

Bei letzteren gibt es interessante Ausnahmen. Die Arten der Gattung *Protocalliphora* sind Parasiten, die als Larven vom Blut der Jungvögel leben (BENNETT & WHITWORTH 1991). Von diesen Vogelblutfliegen ist im norddeutschen Untersuchungsgebiet bei höhlenbrütenden Singvögeln nur *Protocalliphora azurea* (Fallén, 1817) nachzuweisen, in Süddeutschland kommt auch *Protocalliphora falcozi* Séguy, 1928 vor (PEUS 1960). *P. azurea* ist ein Hauptwirt der Pteromalidae *N. vitripennis* (PETERS & ABRAHAM 2004) (Abb. 2). Die Weibchen von *N. vitripennis* sind in der Lage Vogelnester zu finden, sie warten dort auf die später erscheinenden Wirte. Überleben in einer Brutperiode die Jungvögel mehrheitlich bis zum Ausfliegen, können sich die *Protocalliphora*-Larven ebenfalls entwickeln und stellen in diesen Fällen die individuenstärkste Wirtsgruppe für *N. vitripennis*, während die Aasfliegen zahlenmäßig gering bleiben oder sogar wegfallen. Bei hoher Mortalität der Jungvögel können die nekrophagen Calliphoridae die parasitische *Protocalliphora* in ihrer Individuenzahl übersteigen. Auch diese werden parasitiert. Die durchschnittlichen Parasitierungsraten von *P. azurea* durch *N. vitripennis* liegen bei über 40%, bei den nekrophagen Arten liegen sie bei über 70% (PETERS & ABRAHAM 2004). Die Puparien der detritophagen Muscidae werden im Durchschnitt zu 16% parasitiert. Die Parasitierungsraten dieser Alternativwirte von *N. vitripennis* liegen dabei höher, wenn in den Nestern Calliphoridae fehlen (PETERS & ABRAHAM 2004).

Die Wirte der Pteromalidae *N. vitripennis* sind nur für einen relativ kurzen Zeitraum verfügbar. Sowohl die Vogelblutfliegen, als auch die nekrophagen Calliphoridae und die überwiegende Zahl der Muscidae sind an die Brutperiode gebunden. Nach dem Ausfliegen der Vögel im Juni bis Juli und nach der eventuellen Verwertung von Aas gibt es im Vogelnest keine oder nur sehr wenige Wirte für den Parasitoiden. Als Anpassung daran bildet *N. vitripennis* schon im Juni Diapauselarven aus, die innerhalb des Wirtspupariums im Schutz des verlassenen Nestes die Zeit bis zum nächsten Frühjahr überdauern. Bei den Calliphoridae zeigen die nidikolen *Protocalliphora*-Arten auffallende Anpassungen zur Verringerung der Parasitierung durch *N. vitripennis*: das Nest wird nicht als geschützter Ort für die Überwinterung genutzt und das Puppenstadium auf wenige Tage verkürzt (BENNETT & WHITWORTH 1991). Bei *P. falcozi* erfolgt darüber hinaus die Verpuppung in einem aus Nistmaterial verklebten Kokon, der von Parasitoiden unter normalen Bedingungen nicht durchdrungen wird. Die Imagines überwintern außerhalb der Nester.

Die zweite auffällige Pteromalidae in Vogelnestern ist *D. cavus*. Lebensweise und Wirte dieser Art im Vogelnest waren lange Zeit unbekannt. SCHLEIN (2002 b) konnte zeigen, dass diese Art im Vergleich zu *N. vitripennis* später im Jahr erscheint, nur recht oberflächlich im Nistmaterial auf Wirtssuche geht und olfaktorisch nicht auf Nistmaterial reagiert. Anders als *N. vitripennis* ist sie auch in Nistkästen anzutreffen, in denen gar kein Nest vorhanden ist. Es konnte nun gezeigt werden, dass *D. cavus* tatsächlich einen Wirt nutzt, der diese Ergebnisse plausibel werden lässt. Die Art parasitiert die Puparien der Tachinidae *Triarthria setipennis* (Fallén, 1810) (PETERS & ABRAHAM 2004). *T. setipennis* ist ein Endoparasitoid des Gemeinen Ohrwurms *Forficula auricularia* Linnaeus, 1758 und einiger anderer Dermaptera (TSCHORSNIG & HERTING 1994). Die

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

nachtaktiven Ohrwürmer aggregieren nach dem Ende der Brutperiode der Vögel tagsüber in großer Zahl in den Nisthöhlen. Die verpuppungsreifen Larven von *T. setipennis* verlassen den sterbenden Wirt und bilden am Aggregationsort der Ohrwürmer ein Puparium (KUHLMANN 1995). Etwa die Hälfte der Puparien von *T. setipennis* waren von *D. cavus* parasitiert (PETERS & ABRAHAM 2004), die hier also ein Hyperparasitoid ist. Eine weitere Tachinidae, *Ocytata pallipes* (Fallén, 1820), die ebenfalls Ohrwürmer parasitiert (KUHLMANN 1994), ist seltener, aber auch sie ist Wirt von *D. cavus*.

Außer den gregären Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* kamen vereinzelt zwei solitäre Pteromalidae vor. *Pachycrepoideus vindemiae* (Rondani, 1875) konnte als Parasitoid einer Muscidae nachgewiesen werden (Abb. 2). *Spalangia nigripes* Curtis, 1839 wurde aus Puparien von *Fannia canicularis* (Von Linné, 1761) gezogen. Die nahe verwandte *Spalangia nigra* Latreille, 1805 wurde von SCHLEIN (2002 b) in Vogelnestern gefunden. Die Puparien einiger Fliegenarten, auch individuenstarker, werden nicht parasitiert. Dazu gehören die vivipare, ektoparasitische Hippoboscidae *Ornithomyia fringillina* Curtis, 1836 und die Heleomyzidae *T. tarsalis* (Abb. 2).

Für die endgültige Klärung der möglichen Konkurrenz zwischen den beiden häufigen Pteromalidae in Vogelnestern ist es notwendig, das genutzte Wirtspektrum zu kennen. Dazu müssen alle potenziellen cyclorrhaphen Wirte bekannt sein und bewertet werden. Aus den bisherigen Ergebnissen zur Wirtswahl ergaben sich weitere Fragen. So ist nach wie vor unbekannt, in welcher Weise sich *D. cavus* orientiert und seine Wirte findet. Untersuchungen zur Lebensweise sollen Aufschluss darüber geben, ob die Nahrungskette aus Ohrwurm, Tachinidae und Pteromalidae zu einem nidikolen System gehört oder auch an anderen Stellen vorkommt. Ob es sich bei der polyphagen *D. cavus* überhaupt um nur eine Art oder um einen Artkomplex aus weniger polyphagen Arten handelt, ist ebenfalls unklar. Für die notwendige systematische Bearbeitung dieses Komplexes unter Verwendung molekularbiologischer Methoden ist es notwendig, dass die untersuchten Individuen aus Populationen stammen, deren Biologie weitgehend bekannt ist.

Das Phylogenetische System der Pteromalidae

Im Rahmen einer Arbeit wird die systematische Stellung der Pteromalidae innerhalb der Erzwespen (Chalcidoidea) anhand morphologischer und molekularbiologischer Methoden untersucht. Die Pteromalidae gelten immer noch als die am schwierigsten zu definierende Gruppe der Chalcidoidea (BOUČEK & HEYDON 1997) und gehören mit über 3.000 bekannten Arten zu den größeren Erzwespenfamilien. Die Chalcidoidea beinhalten insgesamt über 22.000 beschriebene Arten (NOYES 2003) mit hoher morphologischer und ökologischer Diversität. Ihre Klassifizierung ist bestenfalls als provisorisch zu bezeichnen. Nur für einen kleinen Teil der insgesamt 19 Familien konnten Synapomorphien vorgeschlagen werden (s. GIBSON et al. 1999) und auch die phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Familien sind noch weitgehend unklar.

Im ersten Teil des Projekts wurde die Monophylie der Pteromalidae überprüft (KROGMANN & ABRAHAM 2004). Inzwischen wurden 21 Arten aus fünf Unterfamilien der Pteromalidae und drei weiteren Familien der Chalcidoidea molekularbiologisch untersucht (Eurytomidae, Torymidae, Ormyridae). Die Sequenzdaten aus nukleären Genfragmenten (28S rDNA) unterstützen die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen von TÖRÖK & ABRAHAM (2002), nach denen die Pteromalidae keine

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

monophyletische Gruppe darstellen. Auch wenn exakte Schwestergruppenverhältnisse durch die Verwendung einer begrenzten Anzahl von Arten noch nicht dargestellt werden konnten, so zeigen die molekularbiologischen Ergebnisse bereits deutlich, dass sich zwei der untersuchten Unterfamilien der Pteromalidae (Spalangiinae und Asaphinae) stammesgeschichtlich getrennt von den Unterfamilien Pteromalinae, Panstenoninae und Miscogasterinae entwickelt haben (Abb. 3). Nach der Auswertung der molekularbiologischen Daten erscheinen die Pteromalidae also als eine polyphyletische Gruppe.

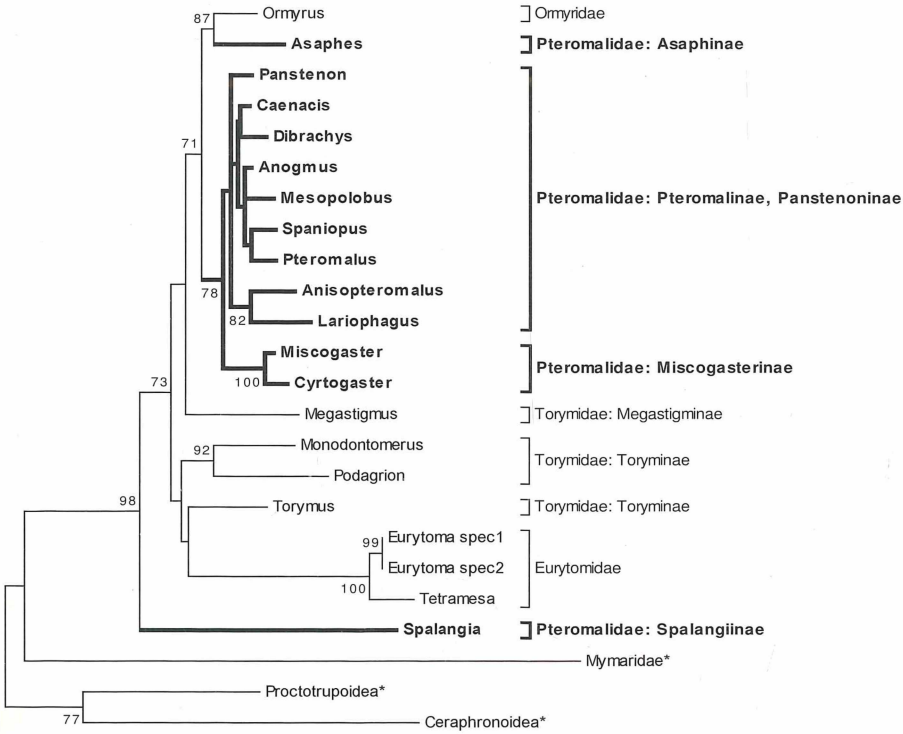

Abb. 3: Neighbor-joining-Stammbaum ausgewählter Chalcidoidea nach Sequenzdaten von 28S rDNA Genfragmenten. Die Analyse erfolgte mit MEGA 3.0 (KUMAR et al. 2004). Die Ziffern zeigen den Bootstrap-Support (1.000 Wdh.) der Gruppen an (dargestellt sind nur Werte > 70). Die genetischen Distanzen sind durch die Längen der Äste gekennzeichnet. Die fettgedruckten Äste führen an drei Stellen zu Vertretern der Pteromalidae und geben einen Hinweis auf deren Polyphylie. Die Sequenzdaten der mit * markierten Taxa (Außengruppen und Mymaridae) entstammen der NCBI-Genbank

Für die weitere Bewertung der molekularbiologischen Ergebnisse ist eine Überprüfung mit morphologischen Daten notwendig. Aufgrund der offensichtlichen Polyphylie der Pteromalidae müssen für die weitere Aufklärung ihrer Phylogenie Daten von allen verfügbaren Familien der Chalcidoidea gesammelt werden. Bisher gelang es, 38 Arten aus 16 Familien der Chalcidoidea zu beschaffen, darunter

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

seltene Gruppen wie die Signiphoridae. Bei der Aufnahme der morphologischen Daten stehen rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen des Mesosomas (Thorax + Propodeum) der Imagines im Vordergrund. Die Arbeit wird in Kooperation mit VILHELMSEN durchgeführt, der das Mesosoma bereits in Studien an Pflanzenwespen („Symphyta") untersucht und phylogenetisch ausgewertet hat (VILHELMSEN 2000, 2001). Das Mesosoma ist die morphologisch komplexeste Region der adulten Wespen und besitzt zahlreiche phylogenetisch informative Strukturen. Die Ergebnisse sollen eine erste umfassende Datenmatrix für die Chalcidoidea liefern und damit die Grundlage für weitere phylogenetische Studien bilden.

Zusammenfassung

Unsere Arbeiten über die Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) sind hervorgegangen aus den von Professor Heydemann initierten ökologischen Untersuchungen in Salzwiesen der Nordseeküste an der Grenze Land – Meer. Heute wird erstens die Biologie von Pteromalidae exemplarisch in einem überschaubaren Ökosystem, dem Vogelnest, bearbeitet. Häufig parasitieren dort *Nasonia vitripennis* die Puparien von Calliphoridae (Diptera: Cyclorrhapha) und *Dibrachys cavus* die von Tachinidae (Diptera: Cyclorrhapha). Zweitens wird die Systematik der Pteromalidae mit molekularbiologischen und morphologischen Methoden untersucht. Die phylogenetischen Untersuchungen an einigen Unterfamilien der Pteromalidae und anderer Gruppen der Chalcidoidea deuten auf eine Polyphylie der Pteromalidae hin.

Literatur:

ABRAHAM, R. (1970): Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hym., Chalcidoidea) im Grenzraum Land-Meer an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Oecologia 6, 15-47.

ABRAHAM, R. (1975): Über die Wirkung der Temperatur auf die Flugaktivität parasitischer Hymenopteren. Zeitschrift für angewandte Entomologie 79, 113-123.

ABRAHAM, R. (1976): Die Wirkung von Sonnenstrahlen auf die Körpertemperatur parasitischer Hymenopteren. Entomologica Germanica 2, 249-257.

ABRAHAM, R. (1985): *Nasonia vitripennis* an insect from birds' nests (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). Entomologica Generalis 10, 121-124.

BENNETT, G.F. & WHITWORTH, T.L. (1991): Studies on the life history of some species of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae). Canadian Journal of Zoology 69, 2048-2058.

BOUCEK, Z. & HEYDON, S.L. (1997): Pteromalidae. In: GIBSON, G.A.P., HUBER, J.T. & WOOLLEY, J.B. (eds) (1997): Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). NRC Research Press, Ottawa, 541-692.

BOUČEK, Z. & RASPLUS, J.Y. (1991): Illustrated key to West-Palearctic Genera of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. 140 S.

GIBSON, G.A.P., HERATY, J.M. & WOOLLEY, J.B. (1999): Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). Zoologica Scripta 28, 87-124.

HEYDEMANN, B. (1967): Die biologische Grenze Land - Meer im Bereich der Salzwiesen. Steiner, Wiesbaden, 200 S.

HEYDEMANN, B. (1973): Zum Aufbau semiterrestrischer Ökosysteme im Bereich der Salzwiesen der Nordseeküste. Faunistisch-Ökologische Mitteilungen 4, 155-168.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

HORSTMANN, K. (1970): Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden (Hymenoptera) der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Oecologia 4, 29-73.

KÖNIG, R. (1972): Zur Systematik, Faunistik, Phänologie und Ökologie mitteleuropäischer Braconiden (Hymenoptera) (I). Faunistisch-Ökologische Mitteilungen 4, 85-106.

KROGMANN, L. & ABRAHAM, R. (2004): Eine molekulare Studie zur systematiscxhen Stellung der Pteromalidae innerhalb der Chalcidoidea (Hymenoptera, Apocrita). Entomologie Heute 16, 185-190.

KUHLMANN, U. (1994): Ocytata pallipes (Fallén) (Dipt. Tachinidae), a potential agent for the biological control of the European earwig. Journal of Applied Entomology 117, 262-267.

KUHLMANN, U. (1995): Biology of *Triarthria setipennis* (Fallén) (Diptera: Tachinidae), a native parasitoid of the European earwig, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae), in Europe. The Canadian Entomologist 127, 507-517.

KUMAR, S., TAMURA, K. & NEI, M. (2004): Mega 3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. Briefings in Bioinformatics 5, 150-163.

NOYES, J.S. (2003): Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html [accessed 05-Sep-2003].

PETERS, R. & ABRAHAM, R. (2004): Interactions between parasitoid Hymenoptera (Chalcidoidea: Pteromalidae) and Diptera: Cyclorrhapha in nests of cavity-nesting birds. Entomologia Generalis 27, 133-141.

PEUS, F. (1960): Zur Kenntnis der ornithoparasitischen Phormiinen (Diptera, Calliphoridae). Deutsche Entomologische Zeitschrift N. F. 7, 193-235.

SCHLEIN, O. (2002 a): Interspecific competition between two dipterophagous parasitoids, *Nasonia vitripennis* and *Dibrachys cavus* (Hymenoptera: Pteromalidae), in birds nests. In: MELIKA, G. & THURÓCZY, C. (eds): Parasitic wasps - Evolution, systematics, biodiversity and biological control. Agroinform, Budapest, 374-381.

SCHLEIN, O. (2002 b): Nischendifferenzierung und Reduktion von interspezifischer Konkurrenz zwischen den Parasitoiden *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) *und Dibrachys cavus* (Walker 1835) (Hymenoptera: Pteromalidae) bei der Wirtssuche in Vogelnestern. Dissertation, Hamburg, 173 S. [http://www.sub.uni-hamburg.de/opus/volltexte/2002/860]

SCHRÖDER, H. (1997): Ökotypen oder zwei Arten bei *Nasonia vitripennis* (Chalcid., Pteromalidae)? Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 11, 789-792.

TÖRÖK, M. & ABRAHAM, R. (2002): Sampling ground or truly monophyletic? Cladistic analysis applied to the phylogeny of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). In: MELIKA, G. & THURÓCZY, C. (eds): Parasitic wasps - Evolution, systematics, biodiversity and biological control. Agroinform, Budapest, 54-72.

TSCHARNTKE, T. (1986): Die Gallmücke *Giraudiella inclusa* (Diptera, Cecidomyiidae) im Nahrungsnetz des Ökosystems Schilf (*Phragmites australis*): Wechselwirkungen zwischen den Populationen von vier trophischen Ebenen. Dissertation, Hamburg, 135 S.

TSCHORSNIG H.-P. & HERTING B. (1994): Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A 506, 1-170.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

VILHELMSEN, L. (2000): Before the wasp-waist: comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). Zoomorphology 119, 185-221.

VILHELMSEN, L. (2001). Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). Zoological Journal of the Linnean Society 131, 393-442.

WEIDEMANN, G. (1965): Ökologische und biometrische Untersuchungen an Proctotrupidae (Hymenoptera: Proctotrupidae s.str.) der Nordseeküste und des Binnenlandes. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 55, 425-514.

Adressen der Verfasser
Prof. Dr. Rudolf Abraham, Lars Krogmann und Ralph Peters
Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum
Universität Hamburg
Martin-Luther-King-Platz 3
D-20146 Hamburg
Email: lak@gmx.net
Ralph_peters@hotmail.com

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen

Jahr/Year: 2000-2007

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Abraham Rudolf, Krogmann Lars, Peters Ralph S.

Artikel/Article: Ökologische und systematische Untersuchungen an Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) 353-361