

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel (Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c.
A. REMANE) und dem II. Zoologischen Institut der Universität Göttingen
(Direktor: Prof. Dr. P. Ax)

ÖKOLOGISCHE UND BIOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN PROCTOTRUPIDEN (HYMENOPTERA: PROCTOTRUPIDAE
S. STR.) DER NORDSEEKÜSTE UND DES BINNENLANDES

Von

GERHARD WEIDEMANN

Mit 41 Textabbildungen

(Eingegangen am 11. Februar 1965)

Inhaltsübersicht	Seite
Einleitung	426
Ökologischer Teil	
A. Methodik	428
B. Die Brauchbarkeit der Gelbschalenmethode für den Fang von Proctotrupiden	429
C. Untersuchungsgebiete	431
D. Charakterisierung der Biotope in den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste	434
E. Klima der Untersuchungsgebiete	437
F. Die Proctotrupiden	439
I. Arteninventar	439
1. Artenliste	439
2. Anmerkungen zur Determination und Systematik	440
3. Geographische Verbreitung der Proctotrupiden Europas	440
4. Verbreitung der in den Untersuchungsgebieten auftretenden Proctotrupiden in Deutschland	443
II. Dynamik der Artverteilung im Untersuchungsraum Nordseeküste	444
1. Darstellung der Sukzession an Hand verschieden alter Bestände	444
a) Vorland	445
α) Andelrasen	445
β) Rotschwingelrasen	446
b) Junger Koog	448
α) Salzwiesen im ersten Jahr nach der Eindeichung	448
β) Sommerkoog	448
γ) 3—5jähriger Koog	449
c) Reifes Marschland, mehr als 6 Jahre eingedeicht	451
2. Darstellung der Sukzession im gleichen Bestand vom 3.—5. Jahr nach der Eindeichung	452
a) Wattzone	453
b) Quellerzone	455
c) Andelzone	456
d) Zusammenfassung und Vergleich der drei ehemaligen Anlandungszonen in bezug auf ihre Proctotrupiden-Fauna	457

	Seite
3. Versuch einer Analyse der Sukzessionsursachen	458
a) Wirtsfaktor	458
b) Imaginalnahrung	461
c) Klimatische Faktoren	462
III. Vertikalverteilung der Proctotrupiden	463
IV. Jahresperiodizität	465
V. Geschlechterverhältnis	470
1. Tatsächlicher Sexualindex	470
2. Sexualindex im Raum Nordseeküste	471
3. Sexualindex im Raum Köln	472
4. Veränderungen des Aktivitäts-Sexualindex bei Sukzession	473
VI. Ökologische Charakterisierung der untersuchten Proctotrupiden-Arten	475
Biometrischer Teil	
A. Fragestellung	480
B. Methodik	481
C. Trennung der Arten-Komplexe <i>Codrus ligatus</i> / <i>Codrus microcerus</i> und <i>Codrus ater</i> / <i>Codrus gracilis</i> / <i>Codrus confusus</i>	483
D. Biometrische Untersuchungen über die Variabilität einiger <i>Codrus</i> -Arten	486
I. <i>Codrus ligatus</i> / <i>Codrus microcerus</i>	486
1. Variabilität einzelner Merkmale	486
2. Sexualdimorphismus	491
3. Variabilität der Körpergröße	492
4. Artentrennung	495
II. <i>Codrus ater</i> / <i>Codrus gracilis</i> / <i>Codrus confusus</i>	496
1. Variabilität einzelner Merkmale	496
a) Weibchen	496
b) Männchen	499
2. Sexualdimorphismus	499
3. Variabilität der Körpergröße	499
4. Artentrennung	500
a) Weibchen	500
b) Männchen	505
III. <i>Codrus curtigena</i>	506
1. Variabilität einzelner Merkmale	506
2. Sexualdimorphismus	507
E. Diskussion	508
Zusammenfassung	509
Literatur	511

Einleitung

Die parasitischen Hymenopteren haben bislang bei ökologischen und biozönotischen Untersuchungen eine im Verhältnis zu ihrer Bedeutung im „biozönotischen Konnex“ (TISCHLER 1951) und zu ihrem Arten- und Individuenanteil an der Zusammensetzung der Fauna nur geringe Beachtung erfahren. Sie wurden im Rahmen ökologischer Arbeiten meist nur cursorisch und gruppenweise oder in ausgewählten Arten behandelt (z.B. bei BONESS 1953, 1958; PRILOP 1957; LÜCKE 1960). Es ist dies

vor allem darauf zurückzuführen, daß die Taxionomie der meisten Terebrantia-Familien noch wenig geklärt und daher eine exakte Bestimmung der zahlreichen Arten schwierig ist.

Die vorliegende ökologische Bearbeitung der Proctotrupidae (Hymenoptera: Proctotrupeoidea) steht im Rahmen der „Vergleichend-ökologischen Untersuchungen über die terrestrischen Arthropoden an der Nordseeküste“ HEYDEMANNs (1960—1964). Durch den Bau von Deichen werden großräumige Veränderungen der Küstenlandschaft vorgenommen. Die unter natürlichen Bedingungen über Jahrzehnte sich erstreckende Entwicklung vom ehemaligen Meeresboden bis zur reifen Marsch wird auf den kurzen Zeitraum von wenigen Jahren zusammengefaßt. Sie ist damit einer kontinuierlichen Analyse zugänglich, welche erstmalig HEYDEMANN (l.c.) mit Untersuchungen über die Synusien der Bodenoberfläche unternommen hat. Mit der Bearbeitung der Proctotrupiden wird sie auf Formen der Vegetationsschicht ausgedehnt.

Die kleine Familie der Proctotrupiden parasitiert in erster Linie Käferlarven. Man kennt 35 europäische Arten (PSCHORN-WALCHER 1958), von denen in Schleswig-Holstein 24 nachgewiesen wurden (WEIDEMANN 1962). Vergleichend-ökologische Untersuchungen größeren Umfangs liegen bisher nicht vor. In systematisch und faunistisch orientierten Bearbeitungen sind lediglich einzelne biologische und ökologische Angaben eingestreut (D'AGUILAR 1948; BONESS 1962; EASTHAM 1929; GAUSS 1957; HELLÉN 1941; HEDQVIST 1963; JANSSON 1960; KIEFFER 1914; MASNER 1957; MEYER 1961a, b; NIXON 1938; PERKINS 1942; PSCHORN-WALCHER 1958; TOMŠÍK 1942, 1944; WEIDEMANN 1962).

Meine Aufgabe bestand darin, im Untersuchungsgebiet an der Nordseeküste die ökologischen Ansprüche der einzelnen Arten, ihre Phänologie, ihre Biologie und ihr Geschlechterverhältnis zu analysieren. Dabei war zu klären, in welchem Ausmaß die tiefgreifende Umgestaltung des Lebensraumes durch die Eindeichung Veränderungen in der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung der Proctotrupiden-Synusie zur Folge hat, und welche Beziehungen dabei zwischen der Wirts- und Parasiten-Sukzession bestehen. Zum Vergleich standen mir Fänge von Kulturfeldern in der Umgebung Kölns (leg. Dr. H. KIRCHNER) sowie eigene Aufsammlungen aus dem Binnenland Schleswig-Holsteins zur Verfügung.

Der zweite Teil der Arbeit hat biometrisch-systematische Studien an einigen Arten der Gattung *Codrus* PANZER zum Inhalt. Sie wurden notwendig, weil sich bei der Bestimmung taxionomische Schwierigkeiten ergaben, die in der außerordentlich großen Variabilität der *Codrus*-Arten begründet sind. Art und Ausmaß dieser Variabilität sollten festgestellt und, wenn möglich, kausal erklärt werden.

Neben ihrer Bedeutung für die Taxionomie haben biometrische Untersuchungen über die intraspezifische Variabilität auch allgemein theoretisches Interesse im Hinblick auf Fragen der Speziation (vgl. REMANE 1930). Das vorliegende umfangreiche Proctotrupidenmaterial, dessen Herkunft hinsichtlich Habitat, Jahreszeit und Klima mir genau bekannt war, bot willkommene Gelegenheit, diesen Fragen nachzugehen, zumal biometrische Untersuchungen an Insekten überhaupt nur in geringer Zahl vorliegen. Darunter befindet sich eine Arbeit von TOMŠK (1951), in der zwei Proctotrupiden-Arten hinsichtlich eines einzelnen Merkmals verglichen werden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Dr. h. c. A. REMANE, danke ich für die Anregung zu den biometrischen Untersuchungen, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und für sein förderndes Interesse am Fortgang meiner Arbeit. Mein herzlicher Dank gilt gleichermaßen Herrn Dozenten Dr. B. HEYDEMANN für die Übertragung der ökologischen Bearbeitung seiner Proctotrupiden-Ausbeute sowie für seine stete Bereitschaft zu Rat und Unterstützung. Herrn Dr. H. PSCHOEN-WALCHER, Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont, Schweiz, möchte ich auch an dieser Stelle meinen Dank sagen für seine freundliche Hilfe bei der Einarbeitung in die Systematik der Proctotrupiden sowie für die Überlassung zahlreicher faunistischer Daten. Herrn Dr. H. KIRCHNER, Köln, bin ich für die Aushändigung seines gesamten für mich sehr wertvollen Proctotrupiden-Materials zu großem Dank verpflichtet. Für die Überlassung weiteren Materials zur Bearbeitung oder zum Vergleich danke ich folgenden Herren: Dr. M. BONESS, Leverkusen; Dr. BUHL, Kiel-Kitzeberg; Dr. K.-J. HEDQVIST, Stockholm; Dr. W. HELLÉN, Helsinki; G. E. J. NIXON, London. Herrn Dr. KNEPPLE vom Wetteramt Schleswig und Herrn Dr. KLUG vom Wetteramt Essen-Mülheim danke ich für die freundliche Mitteilung von Klima-Daten.

Die Untersuchungen Herrn Dr. HEYDEMANNs, denen auch der größte Teil meines Materials entstammt, wurden von der Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz finanziell unterstützt. Meine biometrischen Studien wurden durch Mittel gefördert, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft Herrn Professor Dr. A. REMANE zur Verfügung gestellt hatte. Das Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten hat die Arbeit und Materialbeschaffung von Herrn Dr. KIRCHNER finanziell gefördert. Allen Institutionen sage ich hiermit Dank.

Ökologischer Teil

A. Methodik

Die Untersuchungen basieren auf Serien automatisch fangender Bodenfallen und Farbschalen, die Herr Dr. HEYDEMANN vom Juli 1957 bis November 1959 in den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste aufgestellt hatte.

Als Bodenfallen wurden Marmeladengläser von 12 cm Höhe und 5,6 cm Öffnungsweite verwendet, die mit 4%igem Formalin unter Zusatz eines Spannungsmittels (Pril) beschickt waren (HEYDEMANN 1953, 1956, 1958, 1960). Etwa 50 dieser Fallen, die im Querschnitt durch alle Sukzessionsstadien vom Vorland bis zur reifen Marsch aufgestellt waren, wurden im Abstand von 4 Wochen, zeitweilig auch 14 Tagen entleert und ermöglichten so eine Registrierung der Aktivitätsdichte (HEYDEMANN 1953) der auf der Bodenoberfläche lebenden Tiere. Insgesamt wurden 1800 Fallenfänge ausgewertet.

Zum Fang der flugaktiven Fauna der Vegetationsschicht wurden Gelbschalen nach MOERICKE (1951) sowie zum Vergleich Blau-, Rot-, Grün-, Braun-, Weiß- und ungestrichene Zinkschalen verwandt. Sie hatten ein Format von $20 \times 20 \times 10$ cm und waren innen und außen mit Kunstharzlack (Fluganit) gestrichen, der sich am widerstandsfähigsten gegenüber Formalin (4%ig), mit dem die Fallen gefüllt waren, erwies (vgl. HEYDEMANN 1958).

Die Farbschalen standen auf der Bodenoberfläche an solchen Stellen, wo sie nicht durch über sie aufragende Pflanzen gegen Sicht abgeschirmt waren. Sie wurden während der Vegetationsperiode in etwa 14tägigem Rhythmus geleert, im übrigen Jahr in vierwöchigem Abstand. Insgesamt wurden vom Juli 1957 bis zum November 1959 mit einer zehnwöchigen Unterbrechung im Winter 1957/58 280 Farbschalen, davon 143 Gelbschalen, aufgestellt.

Das Material aus der Umgebung von Köln wurde leider durch eine etwas abweichende Methode gewonnen, was den Vergleich mit den Fängen von der Westküste Schleswig-Holsteins erschwerte. Herr Dr. KIRCHNER verwendete Bodenfallen mit 7 cm Öffnungsdurchmesser, die wöchentlich geleert wurden (KIRCHNER 1960). Die von ihm benutzten Farbschalen besaßen einen Durchmesser von 23 cm (Marmeladeneimer) bei 6 cm Höhe und waren grün gestrichen. Sie wurden jeweils in Höhe der oberen Vegetationsgrenze aufgestellt und ebenfalls wöchentlich geleert. Die Aufstellung erfolgte in Form eines Querschnitts durch die untersuchten Felder, wobei immer zwischen zwei 10 m voneinander entfernten Bodenfallen eine Hochschale gesetzt wurde (briefliche Mitteilung von Herrn Dr. KIRCHNER). Mir stand das Material aus 186 Bodenfallen- und 200 Grünschalenfängen aus dem Zeitraum vom 7. August bis 2. November 1956 zur Verfügung.

B. Die Brauchbarkeit der Gelbschalenmethode für den Fang von Proctotrupiden

Im ökologischen Teil dieser Arbeit basieren alle Daten, denen Aktivitätsregistrierungen zugrunde liegen, soweit nicht anders angegeben, auf Gelbschalenfängen.

Im Gegensatz zu den Bodenfallen, die in der geschilderten Form weder anlockende noch abschreckende Wirkung auf die Fauna der Bodenoberfläche ausüben und so die Aktivitätsdichte objektiv registrieren, macht man sich bei den Farbschalen die Attraktionswirkung von Farben auf die Insekten zunutze. MOERICKE (1953) stellte fest, daß die Fängigkeit einer Farbschale außer von der Farbqualität auch von der Umgebungsfarbe abhängt. Alle übrigen Faktoren, die die Fängigkeit beeinflussen, wie vor allem Wind und Wetter, tun dies durch Einwirkung auf die Flugaktivität der Insekten. Es kann also angenommen werden, daß Gelbschalenfänge die Aktivitätsdichte einer flugaktiven Art widerspiegeln, wenn auch in einem anderen Verhältnis zur Siedlungsdichte als die Bodenfallen (vgl. HEYDEMANN 1958). FRITZSCHE (1956) verglich Gelbschalen mit Leimtafeln und 10-m-Kontrollen hinsichtlich ihrer Anzeigefähigkeit für das Erstauftreten von *Ceutorrhynchus napi*, dem Großen Rapsstengelrüßler, auf Rapsfeldern. Er kam bei allen drei Methoden zu qualitativ gleichen Ergebnissen, wobei sich jedoch Farbschalen als quantitativ überlegen erwiesen. FRÖHLICH (1956) gibt an,

daß Gelbschalenfänge Veränderungen der Populationsgröße von *Ceutorhynchus napi* sicher anzeigen.

Die Attraktionswirkung von Gelbschalen auf Proctotrupiden verglichen mit der von Blau-, Rot- und Grünschalen zeigt Tabelle 1.

Tabelle 1. Vergleich eines typischen Fangergebnisses einer Gelbschale mit dem einer Blau-, Rot- und Grünschale ($20 \times 20 \times 10$ cm) hinsichtlich ihrer Attraktionswirkung auf Proctotrupiden. Lübke-Koog. Individuenzahlen, in Klammern Artenzahlen

	Gelb	Blau	Rot	Grün
Andelreservat, 14. 8.—5. 9. 58	51 (5)	9 (2)	3 (3)	7 (3)
Quellerreservat, 14. 8.—5. 9. 58	49 (3)	20 (5)	22 (3)	16 (3)

Die Individuen- und zum Teil auch die Artenzahl ist in der Gelbschale beträchtlich höher als in den übrigen Schalen. Ihr hoher Anlockungseffekt auch auf Proctotrupiden ist also erwiesen.

Die Fangzahlen zweier gleichzeitig aufgestellter Gelbschalen spiegeln die Aktivitätsdichten der Proctotrupiden in den Fangbiotopen wider. Hieraus ergibt sich die Vergleichbarkeit der Gelbschalenfänge untereinander.

Das Grün der von Herrn Dr. KIRCHNER verwendeten Farbschalen war so gehalten, daß es weitgehend mit dem der Umgebung (Kohlfelder) übereinstimmte, um die Attraktionswirkung gerade möglichst gering zu halten. Nach HEYDEMANN (1958) läßt sich jedoch eine Anlockwirkung auch bei guter Farbanpassung an die Umgebung nicht ganz ausschließen, da bereits die spiegelnde Flüssigkeitsoberfläche anlockend wirken kann.

Um die Fängigkeit der Grünschalen auf Proctotrupiden im Verhältnis zu der von Gelbschalen abschätzen zu können, habe ich die Fangzahlen

Tabelle 2. Vergleich der Proctotrupiden-Fangzahlen parallel aufgestellter Gelb- und Grünschalen im Lübke-Koog. Individuenzahl, in Klammern Artenzahl

Standzeit	Quellerreservat		Andelreservat	
	gelb	grün	gelb	grün
6. 6.—24. 6. 58	3 (1)	2 (1)	4 (1)	2 (1)
24. 6.—17. 7. 58	2 (2)	1 (1)	—	—
17. 7.—31. 7. 58	20 (1)	16 (3)	4 (2)	13 (2)
31. 7.—14. 8. 58	4 (2)	1 (1)	1 (1)	3 (3)
14. 8.—5. 9. 58	49 (3)	16 (3)	51 (5)	7 (3)
5. 9.—18. 9. 58	25 (5)	19 (6)	60 (6)	10 (2)
18. 9.—3. 10. 58	11 (3)	9 (4)	8 (5)	7 (2)
3. 10.—16. 10. 58	9 (4)	2 (2)	26 (4)	25 (5)
16. 10.—3. 11. 58	—	—	10 (3)	0 (0)
Summe	123	66	164	67
Mittelwerte	15,4 (2,6)	7,5 (2,6)	20,5 (3,4)	8,4 (2,3)

parallel aufgestellter Schalen in unserem Untersuchungsgebiet an der Westküste Schleswig-Holsteins verglichen (s. Tabelle 2). Es zeigte sich, daß in den Grünschalen bei gleicher Artenzahl im Durchschnitt etwa halb so viele Proctotrupiden gefangen werden wie in den Gelbschalen.

C. Untersuchungsgebiete

1. Nordseeküste Schleswig-Holsteins¹

An der gesamten deutschen Nordseeküste spielen sich, bewirkt durch den Wechsel von Ebbe und Flut, landaufbauende und -abbauende Vorgänge ab. Die hier allein interessierenden aufbauenden Sedimentationsvorgänge bewirken, unterstützt durch Maßnahmen des Menschen, eine langsame Erhöhung des Meeresbodens, der der Küste direkt vorgelagert ist, des „Watts“. Dieses wird etwa durch die Kette der vorgelagerten Ost- und Nordfriesischen Inseln begrenzt. Wenn ein Niveau von ca. 40 cm unterhalb der Linie des Mittleren Tidenhochwassers (MThw) erreicht ist, beginnt der Queller (*Salicornia stricta*) zu siedeln (KÖNIG 1960). Landeinwärts, beginnend etwa im Bereich der MThw-Linie², schließen sich Salzwiesen an, und zwar zunächst der Andelrasen (*Puccinellietum maritimae*), der noch häufig überflutet wird. Oberhalb der normalen Springflutgrenze folgt der Rotschwingelrasen (*Festucetum rubrae litoralis*). Durch den Bau von „Sommerdeichen“ können die Salzwiesen wenigstens vor den schwächeren Sommersturmfluten geschützt und dann auch als Rinderweide genutzt werden, während die Außendeichs-Salzwiesen nur von Schafen beweidet werden. Jedoch erst der Bau von sturmflutfesten Seedeichen ermöglicht eine Kultivierung und ackerbauliche Nutzung der durch jahrelange Aufschlickung entstandenen „Marsch“. Die außerhalb der Deiche liegenden Salzwiesen heißen „Vorland“. Die Sommerdeiche umschließen „Sommerköge“, die Seedeiche „Köge“ oder „Polder“. Die Marsch ist der durchschnittlich 10–20 km breite alluviale Schwemmlandstreifen, der sich zwischen der Nordsee und der diluvialen Geest entlang der Küste erstreckt.

Zum Studium der Sukzessionsvorgänge, die bei der Landwerdung und Kultivierung ehemaligen Meeresbodens ablaufen, wurden von Herrn Dr. HEYDEMANN der 1954 eingedeichte Friedrich-Wilhelm-Lübke-Koog und das in den Jahren 1958/59 bedeihte Vorlandgebiet bei Bongsiel-Fahretoft (jetzt Hauke-Haien-Koog) gewählt (s. Abb. 1). Beide Areale gemeinsam enthielten, nur 20 km Luftlinie auseinanderliegend, alle Sukzessionsstadien vom Vorland mit Queller-, Andel- und Rotschwingel-

¹ Vgl. hierzu die ausführliche Darstellung HEYDEMANNs (1960).

² Im Untersuchungsgebiet liegt die untere Salzwiesengrenze 10 cm über MThw; in extrem ruhigen Gebieten findet sie sich nach BILLO (1963) bereits 10–5 cm unter MThw.

bewuchs, über einen Sommerkoog, und einen 3—6 Jahre alten Koog bis zum 30jährigen reifen Marschkoog.

Der *Lübke-Koog* liegt im Kreise Südtondern südlich des Hindenburgdamms, der die Insel Sylt mit dem Festland verbindet. Zum ersten Mal in der Geschichte des Deichbaus in Deutschland wurde hier nicht nur deichreifes, d. h. schon teilweise ausgesüßtes und von Landpflanzen bewachsenes Vorland eingedeicht, sondern der neue Seedeich wurde im noch vegetationslosen Watt angelegt (WOHLENBERG u. SNUIS 1955). Der so entstandene Koog umfaßte nach dem Trockenlegen drei Zonen: a) nacktes, vegetationsloses

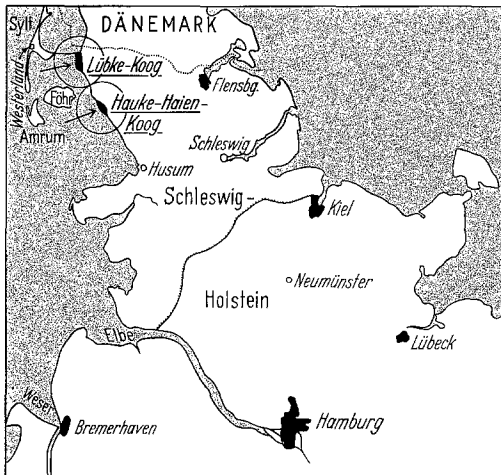


Abb. 1

Abb. 1. Karte von Schleswig-Holstein mit den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste (Pfeile). (Aus HEYDEMANN 1960)

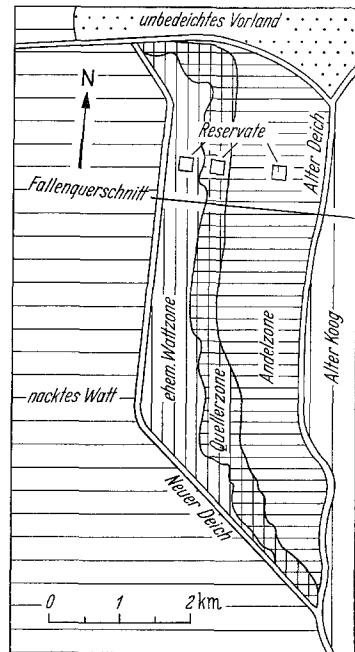


Abb. 2

Abb. 2. Untersuchungsgebiet Friedrich-Wilhelm-Lübke-Koog. Eingezeichnet die ehemaligen Anlandungszonen, die Lage der Reservate und des Fallenquerschnitts. — (Nach WOHLBERG u. SNUIS 1955 aus HEYDEMANN 1960)

Watt, b) mit Queller bewachsenes Watt und c) mit Andel bewachsene Salzwiese. Sie werden im folgenden als „Wattzone“, „Quellerzone“ und „Andelzone“ bezeichnet (s. Abb. 2). In jeder dieser drei Zonen wurde auf Veranlassung von Herrn Dr. WOHLBERG, Forschungsstelle Westküste des Marschenbauamtes Husum, ein Reservat von ca. 300—400 m² Größe eingezäunt, in dem sich Flora und Fauna weitgehend unbeeinflusst von der bereits 2 Jahre nach Deichschluß einsetzenden Kultivierung des Jungkooges weiterentwickeln konnten („Wattreservat“, „Quellerreservat“, „Andelreservat“ s. Abb. 2). Der Lübke-Koog umfaßt eine Fläche von etwa 1300 ha bei einer Deichlänge von 8,7 km und einer Breite von

durchschnittlich 2 km (WOHLENBERG u. SNUIS 1955). Der weitaus größte Teil des neuen Kooges wird ackerbaulich genutzt.

Landeinwärts schließt an den Lübke-Koog der 30 Jahre alte Wiedingharder Neue Koog an, hier „Alter Koog“ genannt. Er enthält reifes

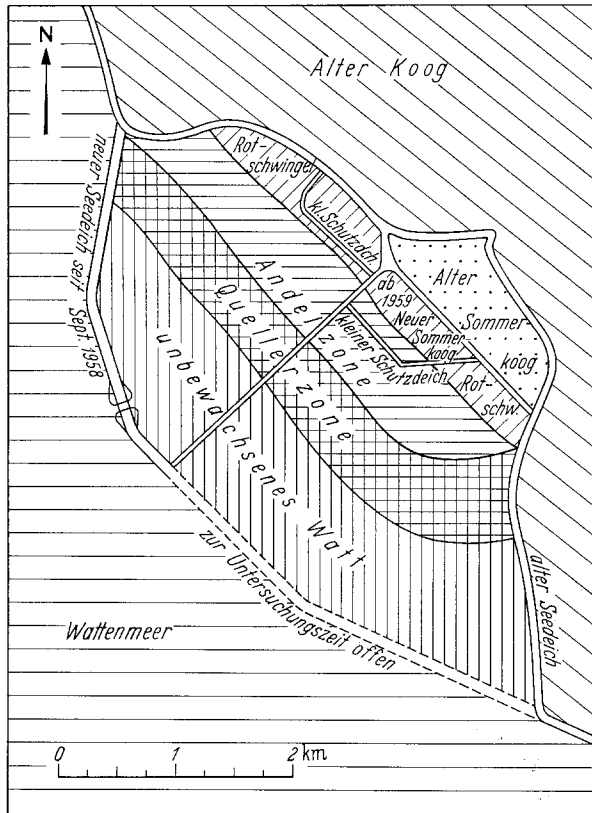


Abb. 3. Untersuchungsgebiet Hauke-Haien-Koog bei Bongsiel-Fahretoft. Eingezeichnet die verschiedenen Anlandungszonen und Deiche. Stand Oktober 1958. — (Nach einer Karte des Marschenbauamtes Husum aus HEYDEMANN 1960)

Marschland und wird nur zum kleineren Teil beackert; der größte Teil wird als Weideland genutzt.

Das Vorlandgebiet bei *Bongsiel-Fahretoft* bestand ebenfalls aus den oben geschilderten drei Zonen, außerdem aus einer schmalen Rot-schwingezone und einem alten Sommerkoog (s. Abb. 3). — Im September 1958 wurde der nördliche Teil des seinerzeit durch einen Transportdamm geteilten Areals eingedeicht, so daß hier der Spontaneffekt des Deichbaues auf die Fauna studiert werden konnte. Währenddessen war der südliche Teil noch der Tide ausgesetzt. Erst im Herbst 1959

wurde auch dieser Teil durch Schließung des Deiches dem direkten Einfluß des Meeres entzogen. Der so entstandene „Hauke-Haien-Koog“ umfaßt etwa 1200 ha bei einer Deichlänge von 7 km und einer größten Breite von 2,5 km.

Die beiden Untersuchungsgebiete an der Westküste Schleswig-Holsteins sind mir aus eigener Anschauung gut bekannt, da ich vom September 1958 an als „studentische Hilfskraft“ an den Untersuchungen Herrn Dr. HEYDEMANNs beteiligt war.

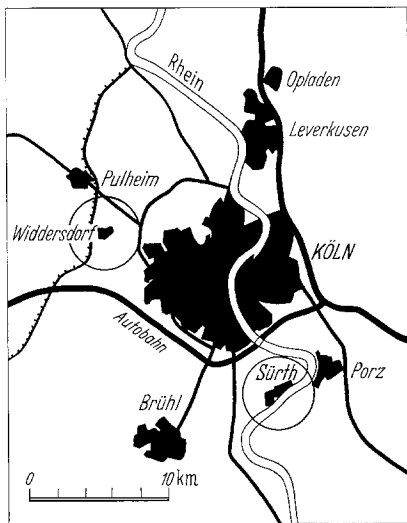


Abb. 4. Untersuchungsgebiete bei Köln.
(Nach Deutsche Generalkarte)

2. Köln

Die mir von Herrn Dr. KIRCHNER zur Verfügung gestellten Fänge stammen alle von Kohlfeldern auf unterschiedlicher Bodenart aus der Umgebung Kölns (s. Abb. 4).

„Die Felder mit Lehm Boden lagen westlich von Widdersdorf, ca. 10 km vom Stadtzentrum Kölns entfernt in westnordwestlicher Richtung. Der Boden besteht aus oberflächlich verlehmttem Löß. Vergleichsfelder mit Sandboden befanden sich in der Nähe von Sürth. Sürth liegt etwa 8 km südlich von Köln. Hier besteht der Boden aus oberflächlich

verlehmttem Sand der Niederterrasse. In tieferen Schichten befindet sich Kies“ (KIRCHNER 1960). Auf den Feldern bei Widdersdorf wurde Rot-, Weiß-, Blumen- und Wirsingkohl angebaut, auf denen bei Sürth Grün- und Wirsingkohl. Die Widdersdorfer Felder grenzten unmittelbar aneinander und waren von Weizen und Zuckerrüben umgeben und im Norden von einem Wassergraben begrenzt. Die einzelnen Felder hatten etwa eine Größe von $40 \times 150 \text{ m}^2$, bei Sürth von $30 \times 120 \text{ m}^2$. Alle Felder waren nur wenig verunkrautet, da häufig gehackt wurde (briefliche Mitteilung von Herrn Dr. KIRCHNER).

D. Charakterisierung der Biotope in den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste

In diesem Abschnitt folge ich der Darstellung HEYDEMANNs (1960), sowie seinen Exkursionsprotokollen und eigenen Beobachtungen, gliedere jedoch nach Entwicklungsstadien vom Vorland bis zum Alten Koog.

Ich berücksichtige also nicht die räumliche Trennung der Gebiete Hauke-Haien-Koog und Lübke-Koog. Auf diese Weise wird deutlich, daß der gesamte Untersuchungsraum Nordseeküste als eine große Versuchsortgegend abgestufter edaphischer, mikroklimatischer und, hinsichtlich der Vegetation, biotischer Faktoren angesehen werden kann, in der das Verhalten der Fauna und speziell der Proctotrupiden-Synusie analysiert wird. Die durch den Deichbau beschleunigten Sukzessionen werden als biozönotisches Großexperiment ausgewertet (HEYDEMANN 1962).

1. Vorland, Andelrasen (Hauke-Haien-Koog)

Bereich der Mitteltidehochwasser-Linie und darüber. Gekennzeichnet durch dichten, teilweise verfilzten, bis 20 cm hohen Rasen von *Puccinellia maritima* (mit eingestreuter *Suaeda maritima*), der in seinen unteren Bereichen zeitweilig zweimal täglich vom Meer überflutet wird. Der Boden besteht aus sehr tonreichem „Klei“ (= Gley) mit großer Wasserkapazität, geringem Wasserleitungsvermögen und geringer Durchlüftung. Salzgehalt¹ schwankend zwischen 35 und 20‰. Geringe Streuauflage. Die Bodenoberfläche ist fast immer feucht und häufig mit einem Algenrasen bewachsen. Unter dem niederliegenden Andel befindet sich eine windgeschützte Zone mit sehr hoher Luftfeuchte. Seewärts ist hier ein von Reisgras, *Spartina townsendi*, bewachsener Streifen vorgelagert. An den Priländern wachsen *Salicornia stricta*, *Suaeda maritima* in den tieferen Zonen und *Aster tripolium*, *Spergularia marginata* u.a. im höheren Bereich. Selten beweidet.

2. Vorland, Rotschwingelrasen (Hauke-Haien-Koog)

Gegen den Andelrasen hier durch ein 20 cm hohes Kliff abgesetzt. Oberhalb der MThw-Linie. Überflutung daher nur noch gelegentlich und bei Sturmfluten. Boden ähnlich wie Andelrasen, infolge längerer Durchwurzelung jedoch schon etwas besser durchlüftet. Bodenoberfläche mit Streuauflage und zeitweilig trocken. Salzgehalt etwa 20‰. Die Vegetation besteht überwiegend aus einem 20–25 cm hohen, teilweise niederliegenden Bestand von *Festuca rubra litoralis*, daneben aus *Armeria maritima*, *Glaux maritima*, *Obione portulacoides*, *Statice limonium* u.a. Bei Beweidung durch Schafe hat die Vegetation nur eine Höhe von 3–8 cm.

3. Neuer Koog, 1–2 Jahre eingedeicht, unkultiviert (Hauke-Haien-Koog)

a) Salzwüstenähnliches Sandwatt mit einzelnen Pflanzen von *Salicornia* und *Suaeda*, die mangels Überflutung und Konkurrenz abnorm groß werden. Salzgehalt bei Trockenheit durch Verdunstung des aufsteigenden Bodenwassers bis 75‰ ansteigend.

b) Andel- und Rotschwingelwiese mit einzelnen Horsten von *Cirsium lanceolatum*; außerdem *Aster tripolium*, *Spergularia marginata*, *Armeria maritima*, *Statice limonium* u.a.². Beweidung durch Schafe. Boden im trockenen Sommer 1959 mit tiefen Schwundspalten (hoher Tongehalt!).

¹ Die Salzgehaltsangaben gelten für die oberen 3 cm des Bodens.

² Ich führe hier vor allem die Pflanzen auf, an denen nektarsaugende Insekten Nahrung finden können.

4. Sommerkoog, undrainiert (Hauke-Haien-Koog)

Heterogene Vegetation mit einem kleinflächigen Bottenbinsenrasen (*Juncus gerardi*, *Glaux maritima*, *Festuca rubra litoralis*); Süßgraswiese mit *Agrostis alba stolonifera* und einer Ruderalstelle, die etwa 50 cm über dem Niveau des Kooges liegt. Diese ist mit *Cirsium arvense*, *C. lanceolatum*, *Urtica dioica*, *U. urens*, *Lolium perenne*, *Poa annua*, *Stellaria media*, *Sonchus asper* u.a. bewachsen. Der Boden ist hier stark humos und gut krümelnd. Dichte Streuauflage. Salzgehalt des Kooges 10—3‰.

5. Neuer Koog, ehemalige Wattzone, 3—6 Jahre eingedeicht (Lübke-Koog)

Drainiert. Boden stellenweise sandig. Infolge der günstigen Bodenart im Herbst kaum anstehendes Wasser auf der Bodenoberfläche. Im Sommer oberflächliche Austrocknung. Salzgehalt 10—3‰.

Vegetation im gesamten Lübke-Koog: Kulturfelder mit Winter-Raps, Winter- und Sommer-Weizen, Winter-Roggen, Runkelrüben. Als Ackerunkräuter *Suaeda maritima*, *Atriplex litorale*, *A. patula* (vor allem im 1. Jahr der Untersuchungen); ferner *Stellaria media*, *Polygonum persicaria*, *P. aviculare*, *Galium aparine*, *Chenopodium album*, *Sonchus arvense* u.a.

Wattreservat: Boden mit hohem Sandanteil; dadurch relativ gute Wasserleitfähigkeit und Durchlüftung. Salzgehalt 10—3‰. Vegetation: ein niedriger, dichter Bestand von *Suaeda maritima*, der zunehmend von *Agrostis alba* zurückgedrängt wurde. Außerdem in zunehmendem Maße *Atriplex litorale*, *Cirsium lanceolatum*, *C. arvense*, *Matricaria maritima*, *Sonchus asper*, *Mentha arvensis*, *Plantago maior*, *Polygonum aviculare*.

6. Neuer Koog, ehemalige Quellerzone: Quellerreservat, 3—6 Jahre eingedeicht (Lübke-Koog)

Boden tonreich; während der drei Untersuchungsjahre zunehmende Polyederstruktur, die obersten 5 cm schließlich mit Krümelstruktur infolge intensiver Durchwurzelung und Durchlüftung bei gleichzeitiger Humusbildung. Salzgehalt 5—1‰. Vegetation: Zu Beginn der Fallenaufstellung dichter Bestand von *Suaeda maritima*, der von 1958 an verdrängt wurde durch *Cirsium arvense*, *Poa trivialis*, *Agrostis alba*, *Stellaria media*, *Senecio vulgaris* u.a. 1959 überwiegend *Agrostis alba* und an zweiter Stelle *Cirsium arvense* in 50—70 cm hohem Bestand. 3—5 cm mächtige Streuauflage. Kulturfelder dieser Zone und der folgenden Andelzone im Herbst mit großen Flächen anstehenden Regenwassers wegen der schlechten Wasserleitfähigkeit des Kleibodens.

7. Neuer Koog, ehemalige Andelzone: Andelreservat, 3—6 Jahre eingedeicht (Lübke-Koog)

Von SCHLICHTING (1960, p. 122) liegt eine Boden-Profilbeschreibung und -Analyse aus der — unkultivierten! — Andelzone, Oktober 1955, vor, also aus dem Jahr nach der Eindeichung: A_h-Horizont: 2,5 cm mächtig, lehmiger Ton, locker, polyedrisch; 70% Ton und Schluff, 30% Feinsand; Salzgehalt 3,1‰; Vegetation: Andel. — Gegenüber diesen Daten ist während des Untersuchungszeitraumes vor allem der A_h-Horizont im weiterhin unkultivierten Andelreservat mächtiger geworden (zuletzt ca. 8—12 cm). Er hat Feinpolyeder-Struktur angenommen,

krümelt jedoch auch in den oberen Zentimetern nicht wie im Quellenreservat, was sicher mit dem höheren Tongehalt zusammenhängt. Die Strukturverbesserung scheint mir vor allem durch den dichten Distelbestand verursacht zu sein. Die tiefreichenden Pfahlwurzeln faulen teilweise im Herbst aus und lassen Luft in den Boden eindringen. — Die Bodenfeuchte ist durchschnittlich höher als im Wattreservat. Salzgehalt 3—10‰. *Vegetation*: Bis 1958 dichter Andel-Bestand, der bis zum Herbst 1959 durch eine Kombination von Unkraut und Ruderalpflanzen völlig verdrängt wurde: Vor allem *Cirsium arvense*, daneben *Agrostis alba*, *Senecio vulgaris*, *Poa pratensis*, *P. annua*, *Tanacetum vulgare*, *Polygonum lapathifolium*, *Sonchus asper* u.a. Bestandeshöhe zur Zeit der Distelblüte etwa 1,2 m. Besonders im Herbst bis 12 cm mächtige Streuauflage.

8. Alter Koog, Felder und Weiden, 30 Jahre eingedeicht (Wiedingharder Neuer Koog)

Sehr tonreicher Marsch-Boden. Infolge langer Kultivierung nur in nassen Jahren stellenweise auf der Bodenoberfläche anstehendes Regenwasser. Salzgehalt 10‰. *Vegetation*: Auf den Feldern werden angebaut: Winter-Roggen (als Nachfrucht Weiß- und Rotklee), Runkelrüben, Hafer-Bohnen-Gemenge u.a., mit der Unkrautgesellschaft schwerer Böden (*Veronica persica* — *Galium aparine* — Assoziation RAABE 1952). Die Dauerweiden tragen eine Weidelgras-Weißklee-Assoziation (Lolieto-Cynosuretum).

9. Deiche

a) *Seedeiche (Lübke-Koog und Hauke-Haien-Koog)*. Die Seedeiche sind 7 bis 7,5 m hoch bei einer Fußbreite von 62 m (Lübke-Koog) und 120 m (Hauke-Haien-Koog). Auf einen Sandkern ist eine Kleischicht von 100 (seeseitiger Fuß) bis 50 cm (Rückseite) Mächtigkeit aufgetragen. Das Profil zeigt seeseitig eine flach ansteigende, landseitig eine steile Böschung. Salzgehalt je nach Zone im Profil 35—10‰. Die *Vegetation* besteht in der unteren Hälfte der Seeseite aus *Festuca rubra litoralis*, als Soden aufgebracht und bald zu einer einheitlichen Pflanzendecke verwachsen, im übrigen aus Süßgrassoden und angesätem Weidelgras (*Lolium perenne*). Der Fuß des Seedeiches vor dem Hauke-Haien-Koog besitzt seeseitig eine 8 m breite Betonplattenabdeckung. — Die Seedeiche werden von Schafen beweidet, sobald keine Gefahr mehr für die junge Grasnarbe durch die Beweidung besteht.

b) *Alter Deich (Lübke-Koog, Wiedingharder Neuer Koog)*. Der alte Deich (ehemaliger Seedeich des Wiedingharder Neuen Kooges) ist ein reiner Kleideich. Er ist etwa 1 m niedriger als der neue Seedeich bei einer Fußbreite von ca. 35 m. Salzgehalt 10‰. *Vegetation*: Süßgräser (Weidelgras-Weißklee-Assoziation = Lolio-Cynosuretum) mit eingestreuten *Cirsium arvense*, *Achillea millefolium*, *Leontodon autumnale*. Beweidung durch Kühe und Schafe.

E. Klima der Untersuchungsgebiete

Die Daten wurden entnommen aus: Klimakunde des Deutschen Reiches, Bd. II, Berlin 1939; Monatlicher Witterungsbericht des Deutschen Wetterdienstes, Bad Kissingen, Jahrg. 1955—1959; Schnellberichte des Deutschen Wetterdienstes für Schleswig-Holstein, Schleswig, Jahrg. 1956—1959.

Weitere spezielle Angaben für die Untersuchungsgebiete wurden dankenswerterweise von den Wetterämtern Schleswig (Herr Dr. KNEPPE) und Essen-Mülheim (Herr Dr. KLUG) für mich zusammengestellt.

Beide Untersuchungsgebiete gehören nach WERTH (1927) klimatisch dem Nordatlantischen Bezirk Deutschlands an. Dieser Bezirk ist durch eine mittlere Jahrestemperatur von 7—9° C gekennzeichnet. Er ist wintermild und sommerkühl infolge der ausgleichenden Wirkung des Meeres. Die Jahresschwankungen der monatlichen Temperaturmittel machen fast nirgends mehr als 18° C aus. Die mittlere jährliche Niederschlagsmenge beträgt nahezu überall über 600 mm.

Die Unterschiede zwischen den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste und dem bei Köln sind im wesentlichen Temperaturunterschiede. Der „Nordfriesische Kreis“ (WERTH) hat einen sehr kühlen Sommer; der Winter dagegen ist gekennzeichnet durch eine kaum unter —0,3° C absinkende mittlere Januartemperatur. Der „Kölner Buchtkreis“ hat sogar den wärmsten Winter in ganz Deutschland mit einer mittleren Januartemperatur von 1—2° C. Dementsprechend niedrig ist die jährliche Zahl der Frosttage.

In Tabelle 3 sind die charakteristischen Klimadaten der beiden Untersuchungsgebiete zusammengestellt. Für die Nordseeküste Schles-

Tabelle 3

Zusammenstellung der charakteristischen Klimadaten für die beiden Untersuchungsgebiete Nordseeküste und Köln (nach Klimakunde des Deutschen Reiches Bd. 2, 1939)

	Nordseeküste (Wyk/Föhr)	Köln
Jahresmittel der Temperatur (° C)	8,1	9,8
Mittlere Jahresschwankung der Temperatur (° C) . . .	15,5	16,0
Temperaturmittel des kältesten Monats (° C)	0,7	2,4
Temperaturmittel des wärmsten Monats (° C)	16,2	18,4
Mittlere jährliche Minima der Lufttemperatur (° C) . .	—9,2°	—9,9
Mittlere Zahl der Frosttage/Jahr (Minimum unter 0° C) .	64,1	44,3
Mittlere Zahl der Sommertage/Jahr (Maximum über 25° C)	8,3	29,6
Mittlere Niederschlagssumme/Jahr (mm)	660	615
Zahl der Tage mit mindestens 1 mm Niederschlag . . .	131	126,7
Relative Luftfeuchtigkeit im Jahresdurchschnitt (%) . .	84	75
Relative Luftfeuchtigkeit im Juli (%)	80	70
Jahresschwankung der relativen Luftfeuchtigkeit (%) .	12	15

wig-Holsteins habe ich die Werte von Wyk auf Föhr eingetragen, weil dort die für den Hauke-Haien-Koog und den Lübke-Koog nächste Wetterstation liegt (Entfernung 12 bzw. 18 km Luftlinie). Sie liegt zudem nur 7 m über NN, entspricht also hiermit am ehesten den Kögen, die im Bereich um Normalnull (NN) liegen.

Für das Gebiet Nordseeküste sind die aktuellen Temperaturverhältnisse während des Untersuchungszeitraumes in Abb. 5 dargestellt. Dabei wurde auch das Vorjahr (1956) mit berücksichtigt, weil seine Witterung gerade bei univoltinen Arten von ausschlaggebender Bedeutung für Schwankungen der Populationsgröße sein kann.

Die Angaben über Bodentemperatur und Bodenfrosttage sind deshalb von Interesse, weil die Abundanz der Proctotrupiden mit davon

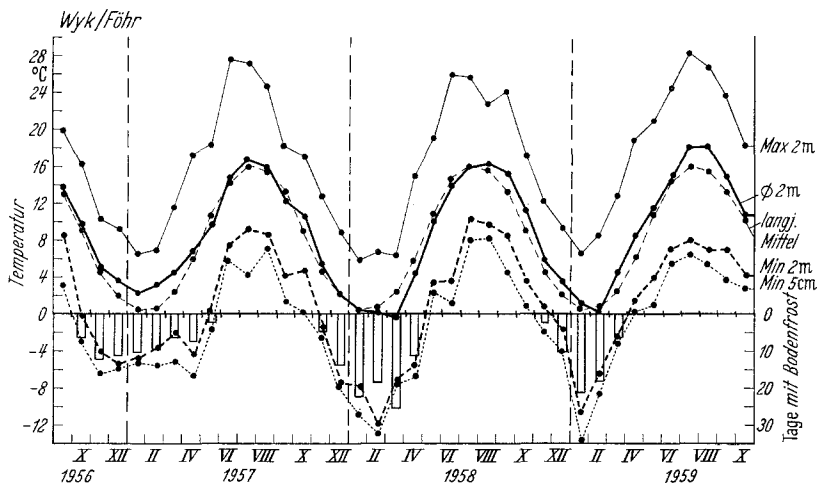


Abb. 5. Untersuchungsgebiet Nordseeküste: Monatsmittel der Temperatur und Zahl der Bodenfrosttage. — (Nach „Schnellberichte des Deutschen Wetterdienstes für Schleswig-Holstein“ und „Monatlicher Witterungsbericht des Deutschen Wetterdienstes“)

abhängt, wie ihre Wirte — endo- und epigäisch lebende und zum Teil winteraktive Coleopterenlarven — den Winter überstehen. Auch hier weisen die drei in Frage kommenden Winter bedeutende Unterschiede hinsichtlich Stärke und Dauer der Frostperiode auf.

Der Sommer 1958 war überdurchschnittlich feucht, der Sommer 1959 extrem trocken. Allgemein fällt die Zeit größter Niederschläge mit dem Abundanzmaximum der Proctotrupiden im Spätsommer und Herbst zusammen, während die höchsten Temperaturen zu dieser Jahreszeit schon überschritten sind.

F. Die Proctotrupiden

I. Arteninventar

1. Artenliste

Den ökologischen Untersuchungen liegt ein Material von 5506 Individuen zugrunde, die 16 (18?) Arten angehören. Sie verteilen sich wie

folgt nach Arten und Individuenzahl auf die beiden Herkunftsareale (Systematische Reihenfolge und Nomenklatur nach PSCHORN-WALCHER 1958):

	Individuenzahl	
	Nordseeküste	Köln
1. <i>Brachyserphus parvulus</i> (NEES 1834) . .	—	1
2. <i>Proctotrupes gravidator</i> (LINNÉ 1758) . .	21	25
3. <i>Proctotrupes gladiator</i> HALIDAY 1839 . .	2	? 1
4. <i>Codrus brevicornis</i> (HALIDAY 1839) . . .	10	—
5. <i>Codrus ligatus</i> NEES 1834	664	116
6. <i>Codrus microcerus</i> (KIEFFER 1908) . . .	105	429
7. <i>Codrus ater</i> (? NEES 1834)	11	10
8. <i>Codrus gracilis</i> (NIXON 1938)	542	51
9. <i>Codrus confusus</i> (NIXON 1938)	306	12
10. <i>Codrus curtigena</i> (NIXON 1938)	9	83
11. <i>Codrus wasmanni</i> (KIEFFER 1904) . . .	1	—
12. <i>Phaenoserphus calcar</i> (HALIDAY 1839) .	2702	134
13. <i>Phaenoserphus viator</i> (HALIDAY 1839) .	28	260
14. <i>Phaenoserphus dubiosus</i> NIXON 1938 . .	—	37
15. <i>Phaenoserphus borealis</i> HELLÉN 1941 . .	—	? 1
16. <i>Phaenoserphus pallipes</i> (LATREILLE 1809)	16	7
17. <i>Phaenoserphus vexator</i> NIXON 1938 . . .	? 1	—
18. <i>Paracodrus apterogynus</i> (HALIDAY 1839)	21	1

2. Anmerkungen zur Determination und Systematik

Die Bestimmung erfolgte in erster Linie auf Grund der Tabelle von NIXON (1938) unter Berücksichtigung einiger späterer nomenklatorischer Änderungen (vgl. MUESEBECK u. WALKLEY 1956). Einzelne Tiere der meisten Arten haben Herrn Dr. PSCHORN-WALCHER zur Überprüfung vorgelegen. Außerdem überließ mir Herr Dr. BONESS seine von Herrn G. E. J. NIXON bestimmten Tiere zum Vergleich. Bezüglich der Taxonomie der *Codrus*-Arten verweise ich auf den biometrisch-systematischen Teil dieser Arbeit (S. 480ff.).

3. Geographische Verbreitung der Proctotrupiden Europas

Die letzte zusammenfassende Bearbeitung der europäischen Proctotrupidae mit Verbreitungsangaben stammt von KIEFFER (1914). NIXONs (1938) ausführliche Bearbeitung bezieht sich auf die britische Fauna, die von HELLÉN (1941) auf die finnische. Letztere enthält auch Bemerkungen zur europäischen Verbreitung der zitierten Arten. PSCHORN-WALCHER (1958) macht in seiner „Vorläufigen Gliederung der palaearktischen Proctotrupidae“ nur ganz allgemeine faunistische Angaben. Es erscheint mir daher angebracht, hier zunächst den augenblicklichen Stand unseres Wissens über die Verbreitung der Proctotrupiden in Europa kurz zusammenzufassen unter Berücksichtigung auch der Arten, die in meinen beiden Untersuchungsgebieten nicht gefangen wurden.

1. *Disogmus nigripennis* (THOMSON 1857)
England, Schottland, Irland (NIXON 1938), Schweden (KIEFFER 1914; HELLÉN 1941), Deutschland (MEYER 1961b), Ostböhmen, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).
2. *Disogmus areolator* (HALIDAY 1839)
England, Schottland, Irland (NIXON 1938).
3. *Disogmus basalis* (THOMSON 1957)
England, Irland (NIXON 1938), Schweden, Finnland, Kola-Halbinsel (HELLÉN 1941), Deutschland (WEIDEMANN 1962), Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).
4. *Cryptoserphus laricis* (HALIDAY 1839)
England, Schottland, Irland (NIXON 1938), Frankreich (KIEFFER 1914), Schweden, Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (WEIDEMANN 1962), Kola-Halbinsel, Karpathen, Österreich (bis 2000 m), Schweiz (subalpin) (PSCHORN-WALCHER briefl.).
5. *Cryptoserphus foveolatus* (MÖLLER 1882) (= *C. perkinsi* NIXON 1942)
England (NIXON 1942), Schweden (HEDQVIST 1963), Finnland, Tschechoslowakei (PSCHORN-WALCHER briefl.).
6. *Cryptoserphus aculeator* (HALIDAY 1839)
England, Irland (NIXON 1938), Schweden (HELLÉN 1941, PERKINS 1942), Finnland, Kola-Halbinsel (HELLÉN 1941), Frankreich (KIEFFER 1914), Deutschland (KIEFFER 1914, MEYER 1961a, PSCHORN-WALCHER briefl., WEIDEMANN 1962), Ungarn (KIEFFER 1914), Österreich, Schweiz, Kalabrien (PSCHORN-WALCHER briefl.).
7. *Cryptoserphus longitarsis* (THOMSON 1857).
England (NIXON 1938), S-Schweden (PERKINS 1942), Österreich (NIXON 1942), Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).
8. *Cryptoserphus cumaeus* NIXON 1938
Irland (NIXON 1938), S-Schweden (PERKINS 1942), Deutschland (MEYER 1961a, PSCHORN-WALCHER briefl.), Österreich (NIXON 1942), schwed. Lappland, Istrien, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).
9. *Brachyserphus parvulus* (NEES 1834)
England, Irland (NIXON 1938), Schweden, Finnland (HELLÉN 1941), Belgien (LECLERCQ 1952), Deutschland (KIEFFER 1914, MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Tschechoslowakei (MASNER 1957), Frankreich, Österreich, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).
10. *Brachyserphus laeviceps* (THOMSON 1857)
Schweden (KIEFFER 1914).
11. *Cryptocodrus buccatus* (THOMSON 1857)
Schweden, Finnland (HELLÉN 1941).
12. *Thomsonina boops* (THOMSON 1857)
Schweden, Finnland (HELLÉN 1941).
13. *Proctotrupes gravidator* (LINNÉ 1758)
England, Irland (NIXON 1938), Dänemark (HELLÉN 1941, MEYER 1963), Schweden (HELLÉN 1941, PERKINS 1942), Finnland, Kola-Halbinsel (HELLÉN 1941), Ukraine (DOBROWOLSKIJ 1958), Belgien (LECLERCQ 1952), Deutschland (KIEFFER 1914, MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Spanien (CEBALLOS 1956), Österreich, Jugoslawien, Sibirien, nördliche Mongolei, Altai-Gebirge, Bucharra, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).
14. *Proctotrupes gladiator* HALIDAY 1839
England, Irland (NIXON 1938), Schweden (KIEFFER 1914), Finnland (HELLÉN 1941), Dänemark (MEYER 1963), Deutschland (MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Ungarn, Rußland, Schweiz (KIEFFER 1914), Frankreich, Österreich, Mähren, Rußland (Ural, Moskau, Charkow) (PSCHORN-WALCHER briefl.).

15. *Codrus longicornis* NEES 1834

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Frankreich (KIEFFER 1914), Deutschland (KIEFFER 1914, MEYER 1961a, PSCHORN-WALCHER briefl., WEIDEMANN 1962), N-Italien (KIEFFER 1914), Österreich, Mähren, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).

16. *Codrus brevicornis* (HALIDAY 1839)

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Österreich, Schweiz, Karpathen (PSCHORN-WALCHER briefl.), Italien (KIEFFER 1914).

17. *Codrus niger* PANZER 1801

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Dänemark (MEYER 1963), Frankreich (KIEFFER 1914), Deutschland (KIEFFER 1914, MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Ungarn, Schweiz, Italien (KIEFFER 1914), Österreich, Kalabrien (PSCHORN-WALCHER briefl.).

18. *Codrus ligatus* (NEES 1834)

Ganz Europa.

19. *Codrus microcerus* (KIEFFER 1908)

Ganz Europa.

20. *Codrus ater* (? NEES 1834)

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (BONESS 1962, MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Österreich, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).

21. *Codrus gracilis* (NIXON 1938)

England, Irland (NIXON 1938), Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Österreich, Schweiz, Kalabrien (PSCHORN-WALCHER briefl.).

22. *Codrus confusus* (NIXON 1938)

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (BONESS 1962, MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Österreich, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).

23. *Codrus curtigena* (NIXON 1938)

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (BONESS 1962, MEYER 1961a, WEIDEMANN 1962), Österreich, Istrien, Schweiz, Spanien (PSCHORN-WALCHER briefl.).

24. *Codrus wasmanni* (KIEFFER 1904)

England (NIXON 1938), Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (BONESS 1962, KIEFFER 1914, WEIDEMANN 1962), Österreich, Mähren, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).

25. *Codrus donisthorpei* (KIEFFER 1908)

England, Schottland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Frankreich (KIEFFER 1914) (PSCHORN-WALCHER briefl., Vogesen), Deutschland (leg. BONESS, unveröff.), Österreich, Triest, Schweiz.

26. *Phaenoserphus calcar* (HALIDAY 1839)

Ganz Europa.

27. *Phaenoserphus viator* (HALIDAY 1839)

Ganz Europa.

28. *Phaenoserphus dubiosus* NIXON 1938

England, Irland (NIXON 1938), Deutschland (BONESS 1962, WEIDEMANN 1962), Belgien, Österreich, Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).

29. *Phaenoserphus borealis* HELLÉN 1941

Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (WEIDEMANN 1962).

30. *Phaenoserphus pallipes* (LATREILLE 1809)

England, Irland (NIXON 1938), S.-Schweden (PERKINS 1942), Finnland (HELLÉN 1941), Frankreich (KIEFFER 1914), Deutschland (BONESS 1962, KIEFFER 1914, MEYER 1961 a, WEIDEMANN 1962), Tschechoslowakei (TOMŠÍK 1942), Österreich, Schweiz (KIEFFER 1914), Kola-Halbinsel, b. Wladiwostok, Transbaikalien, Mongolei (PSCHORN-WALCHER briefl.).

31. *Phaenoserphus vexator* NIXON 1938

England, Irland (NIXON 1938), Deutschland (WEIDEMANN 1962), Österreich, Mähren, Rußland (Jaroslav), Schweiz (PSCHORN-WALCHER briefl.).

32. *Phaenoserphus fuscipes* (HALIDAY 1839)

England, Schottland, Irland (NIXON 1938), Österreich, Böhmen, Jugoslawien, Sibirien, Schweiz, Spanien, Kalabrien (PSCHORN-WALCHER briefl.).

33. *Phaenoserphus gregori* TOMŠÍK 1942

Tschechoslowakei (TOMŠÍK 1942).

34. *Parthenocodrus elongatus* (HALIDAY 1839)

England, Irland (NIXON 1938), Schweden, Finnland (HELLÉN 1941), Deutschland (GAUSS 1957), Österreich, Ostböhmen (PSCHORN-WALCHER briefl.).

35. *Paracodrus apterogynus* (HALIDAY 1839)

England, Irland (NIXON 1938), Schweden (HELLÉN 1941), Frankreich (D'AGUILAR 1948), Holland (KIEFFER 1914), Deutschland (BONESS 1962, WEIDEMANN 1962), Tschechoslowakei (MASNER 1957), Rußland (DOBROWOSKI 1958).

4. Verbreitung der in den Untersuchungsgebieten auftretenden Proctotrupiden in Deutschland

Unsere Kenntnis von der genaueren Verbreitung der Proctotrupiden in Deutschland ist noch sehr lückenhaft. Aus jüngster Zeit gibt es drei faunistische Mitteilungen, die sich jedoch nur auf Norddeutschland und Schleswig-Holstein beziehen (BONESS 1962, MEYER 1961 a, b und WEIDEMANN 1962). Daneben lagen mir umfangreiche Fänge von Herrn Dr. BONESS aus dem Rheinland vor (bisher nur teilweise determiniert), von Herrn Professor Dr. BLUNCK aus Naumburg (Sammlung der Biologischen Bundesanstalt in Kiel-Kitzeberg), ferner eigene Fänge aus Niedersachsen (nur teilweise determiniert), sowie eine Reihe mir von Herrn Dr. PSCHORN-WALCHER mitgeteilter Fundortangaben, die das Bild zwar nicht abrunden, aber etwas erweitern können. Für die in dieser Arbeit interessierenden Arten sei daher noch eine kurze Übersicht über ihre Verbreitung in Deutschland gegeben.

1. *Brachyserphus parvulus*: Schleswig-Holstein, Umgebung Hamburgs
2. *Proctotrupes gravidator*: Schleswig-Holstein, Mecklenburg, Neubrandenburg, Naumburg, Rheinland (Köln, Bonn), Eifel, Westfalen (Herford), Hessen, Bayern (München)
3. *Proctotrupes gladiator*: Schleswig-Holstein, O.-Niedersachsen (Helmstedt), Rheinland (Köln ?), Schlesien, Bayern (München)
4. *Codrus brevicornis*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Rheinland (Leverkusen)
5. *Codrus ligatus*: Schleswig-Holstein, Lauenburg, Hamburg, Niedersachsen (Lüneburger Heide, Hannover, Göttingen),

- Rheinland (Köln, Leverkusen, Opladen, Neuß), Schwarzwald
6. *Codrus microcerus*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Lauenburg, Niedersachsen (Deister, Göttingen), Rheinland (Köln, Leverkusen, Neuß), Schwarzwald, Bayern
7. *Codrus ater*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Lauenburg, Naumburg, Niedersachsen (Göttingen), Rheinland (Köln, Leverkusen, Opladen)
8. *Codrus gracilis*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Lauenburg, Niedersachsen (Deister, Hannover, Göttingen), Rheinland (Köln, Leverkusen, Niederrhein), Schwarzwald, Allgäu
9. *Codrus confusus*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Lauenburg, Niedersachsen (Deister, Hannover, Göttingen), Rheinland (Köln, Leverkusen, Opladen, Neuß, Niederrhein)
10. *Codrus curtigena*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Naumburg, Rheinland (Köln, Leverkusen, Neuß, Dormagen)
11. *Codrus wasmanni*: Schleswig-Holstein, Rheinland (Linz, nach KIEFFER 1914)
12. *Phaenoserphus calcar*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Niedersachsen (Deister, Göttingen, Lüneburger Heide), Rheinland (Köln, Leverkusen, Opladen), Teutoburger Wald, Hessen (Kerstling), Bayern (München)
13. *Phaenoserphus viator*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Lauenburg, Naumburg, Rheinland (Köln, Leverkusen, Opladen), Schwaben (Ulm, nach GAUSS 1957), Hessen (Kerstling), Württemberg (Stuttgart), Schwarzwald, Bayern (Tegernsee)
14. *Phaenoserphus dubiosus*: Schleswig-Holstein, Niedersachsen (Deister), Rheinland (Köln, Leverkusen)
15. *Phaenoserphus borealis*: Schleswig-Holstein, Rheinland (Köln?)
16. *Phaenoserphus pallipes*: Schleswig-Holstein, Hamburg, Lauenburg, Niedersachsen (Göttingen), Rheinland (Köln, Leverkusen), Teutoburger Wald, Bayern (Tegernsee), Schwaben
17. *Phaenoserphus vexator*: Schleswig-Holstein, Rheinland (Leverkusen)
18. *Paracodrus apterogynus*: Schleswig-Holstein, Naumburg, Rheinland (Köln), Hessen (Reinsfeld), Thüringen

II. Dynamik der Artverteilung im Untersuchungsraum Nordseeküste

1. Darstellung der Sukzession an Hand verschieden alter Bestände (vgl. hierzu Abb. 6)

Den Untersuchungen liegt folgende Biotopsukzessionsreihe zugrunde (nach HEYDEMANN 1962, etwas verändert):

a) Vorland

α) Andelrasen

β) Rotschwingelrasen

Sturmflutsicherer Winterdeich (Seedeich) nicht sturmflutsicherer Sommerdeich

b) Junger Koog

- α) Salzwiesen (0—2 Jahre eingedeicht, undrainiert)
- β) Sommerkoog (25 Jahre eingedeicht, undrainiert)
- γ) kultivierte ehemalige Salzwiesen (3—5 Jahre eingedeicht, drainiert)

c) Alter Koog

30 Jahre eingedeicht

Auf die Sukzessionsphase des Rotschwingelrasens folgt durch den Bau eines sturmflutsicheren Winterdeiches die Sukzessionsstufe des jungen Kooges. Wird das Vorland nur durch einen „Sommerdeich“ (nicht sturmflutsicher) geschützt, entsteht aus der Andel- und Rotschwingel-Sukzessionsstufe der „Sommerkoog“, der normalerweise undrainiert ist und im vorliegenden Fall ca. 25 Jahre eingedeicht war.

a) Vorland. α) *Andelrasen*. Bereits im Andelrasen des Vorlandes sind drei Proctotrupiden-Arten anzutreffen, allerdings in sehr geringer Abundanz:

Codrus ligatus,
Codrus gracilis,
Codrus confusus.

Ihnen ist gemeinsam ihre über 3 Jahre erhalten bleibende dominante¹ Position innerhalb der Proctotrupidae im gesamten Untersuchungsraum. Keine von ihnen ist also spezifisch für das Vorland. Sie gehören vielmehr zu den häufigsten und am weitesten verbreiteten Proctotrupiden Schleswig-Holsteins. *C. ligatus* und *C. gracilis* sind von 25, *C. confusus* von 35 Fundorten bekannt (WEIDEMANN 1962). Da Populationen mit hoher Abundanz größere Ausbreitungstendenz besitzen als solche mit geringer Abundanz, dürfte der Populationsdruck für das Auftreten der genannten Arten im Andelrasen des Vorlandes verantwortlich sein. Dafür spricht auch, daß sie erst im 2. Jahr der Fallenaufstellung (1959) auftreten². In diesem Jahr zeigten *C. ligatus* und *C. gracilis* eine deutliche Zunahme der Aktivitätsdichte gegenüber den Vorjahren (vgl. Abb. 11 und 12). Bei länger währender Untersuchungszeit wäre dann ein Fluktuieren der Artenzahl im Vorland zu erwarten.

Der Andelrasen des Vorlandes ist durch häufige Überflutung gekennzeichnet. Es gibt ein relativ geringes Nahrungsangebot für Nektarlecker, da es nur wenige blühende dicotyle Pflanzen gibt. Windschutz besteht nur in und unter dem teilweise niederliegenden Rasen. Bereits 20 cm über der Bodenoberfläche ist bei den im Spätsommer und Herbst vorherrschenden Westwinden die Verwehungsgefahr sehr groß.

Fortpflanzungsmöglichkeit scheint in dieser Zone durchaus gegeben zu sein. Von den 11 Carabiden- und Staphyliniden-Arten, die HEYDEMANN (1962) nennt, ist *Quedius simplicifrons* (Staphylinidae) als Wirt von *C. ligatus* bekannt (WEIDEMANN 1962). Für *C. gracilis* und

¹ Einteilung der Dominanzstufen s. S. 475.

² Dies ist zum Teil wohl auch methodisch bedingt, da 1958 im Vorland nur mit Bodenfallen gearbeitet worden ist.

C. confusus konnten bisher keine Wirte nachgewiesen werden. Von *Dichirotrichus pubescens* (Carabidae), der auf Grund seiner Dominanz als Wirt in Frage käme, öffnete ich im Herbst 1961 etwa 150 Puppenwiegen aus der damals 2 Jahre lang eingedeichten Wattzone des Hauke-Haien-Kooges, ohne eine parasitierte Larve zu finden. Auch in den zahlreichen untersuchten *Bledius*-Wohnröhren (Staph.) fanden sich niemals Anzeichen einer Parasitierung durch Proctotrupiden.

β) *Rotschwingelrasen*. Für den Rotschwingelrasen des Vorlandes konnten nur zwei Arten nachgewiesen werden:

Codrus ligatus
und *Phaenoserphus calcar*.

Diesen Artenrückgang gegenüber dem Andelrasen halte ich für methodisch bedingt. Im Festucetum wurde nur mit Bodenfallen gearbeitet, die im Verhältnis zu den Farbschalen einen viel geringeren Fangeffekt auf Formen der Vegetationsschicht besitzen. Ich halte daher *Phaenoserphus calcar* für die vierte, im Festucetum zusätzlich auftretende Art, die bis ins Vorland eindringt. Auch für sie gilt die über 3 Jahre sich erhaltende dominante Stellung, und sie gehört ebenfalls zu den häufigsten und am weitesten verbreiteten Proctotrupiden in Schleswig-Holstein (25 Fundorte, WEIDEMANN 1962). Als Wirt konnte ich *Quedius simplicifrons* nachweisen (WEIDEMANN 1962). *Q. simplicifrons* ist ein halobionter, räuberischer Staphylinide von etwa 11 mm Länge, dessen Verbreitungsschwerpunkt zwar nicht im Vorland liegt, der hier jedoch regelmäßig anzutreffen ist (HEYDEMANN 1962).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das unbedeichte Vorland ausschließlich von solchen Arten besiedelt wird, die auch in den Kögen dominieren. Es ist daher bis zu einem gewissen Grad mit einer Fluktuation der Artenzahl und -kombination zu rechnen. Eine Fortpflanzung in dieser Zone ist für zwei Arten (*Codrus ligatus* und *Phaenoserphus calcar*) als sicher anzusehen, für die beiden anderen nicht unwahrscheinlich. Das setzt die Fähigkeit voraus, mit der im Andelbereich täglichen Überflutung durch Salzwasser fertig zu werden. Für die Imagines besteht die Möglichkeit, entweder während der Flut in der Vegetation aufzusteigen, um so vom Wasser verschont zu bleiben, oder sich am oder im Boden überschwemmen zu lassen. Eine experimentelle Prüfung dieser Frage steht noch aus. Die endoparasitisch lebenden Proctotrupidenlarven werden von der Überflutung soweit betroffen, wie das für ihre Wirte (endo- und epigäische Carabiden- und Staphylinidenlarven) gilt. Die Vorland-Arten sind jedoch weitgehend überflutungsresistent.

Das Puppenstadium wird zwar außerhalb des Wirtes (vgl. u.a. CLAUSEN 1940, WEIDEMANN 1962) aber endogäisch in der Verpuppungskammer der Käferlarve verbracht. Die Carabiden- und Staphyliniden-

		Vorland		Neuer Koog						Alter Koog		
		Andersrasen	Reischwengelrasen	Seedeich	Watt u. Salzw., unkuльтиert	Sommerkoog	Koog 3-5j., ehem. Wattzone	Koog 3-5j., ehem. Quellertz.	Koog 3-5j., ehem. Anedelz.	Grünland vor-Altem Deich	Alter Deich	Felder und Grünland
<i>Proctotrupes</i>	1957											
<i>gravidator</i>	1958						o o o	o o o		o o	o	
	1959			o			o o o o	o o o o o	o			
<i>P. gladiator</i>	1958								o	o		
<i>C. brevicornis</i>	1957							o				
	1958											o
<i>Codrus</i>	1957			----						o		o o
<i>ligatus</i>	1958		o	o o o o o		o o				o o o	o	o o
	1959					o	----	o o o o o			o o o	----
<i>Codrus microcerus</i>	1957						o o o o o					o
	1958							o o	----			
	1959						o	o o o			o	
<i>C. ater</i>	1957							o o o	o			
	1958								o o o o			o o o
<i>Codrus gracilis</i>	1957			o						o	o o o	
	1958			o o			----				o o o o	
	1959	o			o o o o o		o o o o					
<i>Codrus confusus</i>	1957						o o o o o			o o o o		----
	1958					o	----	o o o o o				
	1959	o o o o o		o o o	o o		o	o o o o		o o o o	o o o o	
<i>Codrus curtigena</i>	1957								o			o
	1958								o			
	1959					o			o			o o o
<i>Phaenoserphus calcar</i>	1957			o o o							o	----
	1958		o o	o		o o o o					o	
	1959					o				o o o o		
<i>P. viator</i>	1957							o	o o o o			
	1958							o o o	o			o o
	1959											----
<i>P. pallipes</i>	1958						o					
	1959								o			
<i>P. vexator</i>	1958							o				
<i>Paracodrus apterogynus</i>	1958										o o o o	
	1959								o			o

Abb. 6. Verteilung der Proctotrupiden auf die verschiedenen Sukzessionsstadien vom Vorland bis zur reifen Marsch in den Jahren 1957—1959. Zeichen: × keine Fallenstellung; ○ Einzelftiere; ---- 7—10 Tiere; — über 10 Tiere entsprechend Balkenbreite

Larven verpuppen sich im Vorlandbereich bevorzugt an etwas erhöhten Stellen, die z.B. durch frühere Küstenschutzmaßnahmen entstanden sein können. Die auf S. 446 genannten *Dichirotrichus*-Puppenkammern befanden sich fast ausschließlich in einzeln oder zu kleinen Haufen auf kahlem Sandwatt liegenden Salzwiesensoden. In ihnen befanden sich auch noch verpuppungsreife Larven und Puppen von *Chrysomela*

staphylea (Col., Chrysomelidae). In diesen Puppenkammern muß sich auch dann, wenn der erhöhte Ort überschwemmt wird und Wasser den Boden durchtränkt, eine Luftblase erhalten, in der der Parasit die Flut überdauern kann. Die Kammer ist der Größe des Wirtes angepaßt, die die der Proctotrupide um ein Mehrfaches übertrifft, so daß ein genügend großer Luftvorrat erhalten bleibt. Die Wand der Puppenkammer ist gegenüber dem umgebenden Boden verfestigt, vielleicht durch ein beim Bau von der Käferlarve abgesondertes Sekret (Speichel).

b) **Junger Koog.** *α)* *Salzwiesen im ersten Jahr nach der Eindeichung.* Physiognomisch unterscheiden sich die frisch eingedeichten Salzwiesen kaum von denen des Vorlandes. Lediglich das Auftreten großer Einzelpflanzen oder ganzer Horste von *Cirsium lanceolatum*, die im Sommer nach der Eindeichung in Blüte stehen, fällt auf. Soweit die Vegetation unbeweidet ist, erscheint sie üppiger und neigt zum Niederliegen. Es entsteht eine Streuschicht.

Die Hauptwirkung des Deichbaues auf die Fauna besteht jedoch in der Verhinderung von Überflutungen. Für Spinnen und Käfer konnte HEYDEMANN (1960, 1961, 1962) als Spontaneffekt dieser Maßnahme eine Abundanzsteigerung der halobionten und halophilen Arten bis auf den zehnfachen Wert des Vorlandes registrieren. Der Anstieg der Coleopteren-Artenzahl beträgt im 1. Jahr nach der Eindeichung nahezu 50%. Unter den neu auftretenden Arten befinden sich einige, die aus der Literatur als Proctotrupiden-Wirte bekannt sind:

Pterostichus niger (Carabidae)
und *Xantholinus angustatus* (Staphylinidae).

Um so bemerkenswerter ist es, daß die Artenzahl der Proctotrupiden im 1. Jahr nach der Eindeichung des Vorlandes unverändert bleibt.

C. ligatus und *P. calcar* erfahren jedoch ebenfalls eine Abundanzsteigerung. Diese ist besonders stark bei *C. ligatus*, der hier 1959 in seinem Vorzugsbiotop eudominant wird. Der Grund hierfür dürfte in erster Linie wie bei den Spinnen und Käfern im Ausbleiben der Überflutungen zu suchen sein. Es konnten mehr parasitierte Coleopterenlarven den vorhergehenden Winter überstehen. Daneben spielt für alle Arten sicher auch das erhöhte Angebot an Imaginalnahrung in Form blühender Pflanzen eine Rolle.

β) *Sommerkoog.* Der im Gebiet des Hauke-Haien-Kooges gelegene Sommerkoog wurde bereits vor 30 Jahren mit einem nicht winterfesten Deich versehen, der es möglich machte, die hier schon existierenden Süßgraswiesen im Sommer als Großviehweide zu nutzen. Trotz seines Alters unterscheidet er sich vom winterfesten Vollkoog durch das Fehlen einer Rohrdrainage und mangelnde Bodenbearbeitung. Beides bewirkt, besonders im Herbst und Winter, eine hohe Bodenfeuchte. Im Bereich

der salzwasserführenden Gräben gedeiht noch eine ausgeprägte Halophytenvegetation. Hinsichtlich Bodenfeuchte, Salzgehalt und Vegetation nimmt der Sommerkoog eine Übergangsposition zwischen den Salzwiesen des Vorlandes und den drainierten und kultivierten Jungkøgen ein (vgl. HEYDEMANN 1962).

Für die epigäischen Coleopteren konnte HEYDEMANN (1962) gegenüber dem Vorland eine — wenn auch geringe — Progression der Artenzahl bei nur teilweiser Abundanzerhöhung feststellen. Für die als Imagines hauptsächlich der Vegetationsschicht angehörenden Proctotrupiden läßt sich diese Beobachtung nicht bestätigen. Der Grund hierfür ist jedoch (ausschließlich?) methodischer Art. Denn im Sommerkoog wurden nur Bodenfallen aufgestellt (über die unterschiedliche Registrierung von Vegetationsschicht-Bewohnern, speziell von Proctotrupiden, durch Bodenfallen und Gelbschalen, s. S. 472, Tabelle 8).

Eine Art tritt hier erstmalig auf:

Codrus curtigena,

der im ganzen Untersuchungsgebiet rezedent ist. *C. gracilis* wurde nicht gefangen. Im übrigen ist die Artenkombination die gleiche wie im Vorland. Auf eine weitergehende Deutung dieser Verhältnisse verzichte ich, da sie mangels Vergleichbarkeit mit den auf Gelbschalenfängen beruhenden Feststellungen in den übrigen Zonen zu spekulativ bleiben müßte.

γ) 3—5jähriger Koog. Der 3—5 Jahre alte (Lübke-)Koog ist gegenüber den 1 Jahr lang eingedeichten Salzwiesen durch folgende ökologische Faktoren charakterisiert:

Bodenfeuchte. Der Grundwasserspiegel ist durch dichte Rohrdrainage im Verein mit einem engmaschigen Grabennetz und einem Pumpwerk auf etwa 1 m unter Bodenoberfläche abgesenkt. Infolge des hohen Gehalts an abschlembaren Teilchen (<0,01 mm) vor allem in der ehemaligen Queller- und Andelzone kommt es zwar in längeren Regenperioden auf der Bodenoberfläche noch zu Staunässe, im Durchschnitt ist jedoch — korrespondierend mit steigender Niveauhöhe — eine Abnahme der Bodenfeuchte von der Watt- zur Andelzone um etwa 20 bis 30% festzustellen (HEYDEMANN 1962). In der Wattzone sind diese Verhältnisse insofern etwas verwischt, als hier während der Deichbauarbeiten stellenweise eine wenige Zentimeter mächtige Sandschicht aufgelagert wurde. Sie hat zur Folge, daß in Trockenperioden (z.B. im Sommer 1959) eine Flugsandschicht über dem feuchten Klei lagert und diesem Areal einen xerothermen Charakter verleiht.

Die Drainage bewirkt mit steigender Niveauhöhe ferner eine zunehmende *Entsalzung*, die sich auf die Spinnen- und Käfer-Fauna ganz entscheidend auswirkt (vgl. HEYDEMANN 1960, 1962a, b).

Bewirtschaftung. Neben der Drainage bestanden die Kulturmaßnahmen im jungen Koog in der Umwandlung der eingedeichten Wattflächen und Salzwiesen in Äcker. Dadurch wurde die Halophyten-Vegetation bis auf Reste entlang den Salzwasser führenden Gräben und in den Reservaten beseitigt. An ihre Stelle traten Raps, Rüben und Getreide. Die Bestandeshöhe wurde so auf zeitweilig 1,2—1,5 m erhöht, was in diesem baum- und strauchlosen Gelände eine wesentliche Windschutzwirkung zur Folge hatte (vgl. S. 463, Vertikalverteilung). Auf der anderen Seite waren durch die Beackerung weite Flächen über längere Perioden vegetationslos. Durch die Bearbeitungsmaßnahmen erfolgte eine mehr oder weniger regelmäßige Störung, an die sich die Fauna anzupassen hatte.

Die *Proctotrupiden-Synusie* erlangt im 3—5jährigen Jungkoog ihre reichste Entfaltung. Gegenüber den 1 Jahr eingedeichten Salzwiesen treten im kultivierten Koog 9 (10) Arten neu auf:

<i>Proctotrupes gravidator</i>	<i>Codrus curtigena</i>
<i>Proctotrupes gladiator</i>	<i>Phaenoserphus viator</i>
<i>Codrus brevicornis</i>	<i>Phaenoserphus pallipes</i>
<i>Codrus microcerus</i>	(<i>Phaenoserphus vexator</i>)
<i>Codrus ater</i>	<i>Paracodrus apterogynus</i>

C. ligatus, *C. gracilis*, *C. confusus* und *P. calcar*, die vier Arten des einjährigen Kooges, bleiben ebenfalls erhalten, so daß die Gesamtartenzahl im 3—5jährigen Koog 13 (14) Arten beträgt. Sie erfahren im kultivierten Koog sogar noch eine Abundanzsteigerung um über 100%. Von den insgesamt 14 Arten sind 9 dauernd oder zeitweilig in mindestens einer Zone dominant (mehr als 5% des Individuenanteils; vgl. Tabelle 11, S. 476):

<i>Proctotrupes gravidator</i>	<i>Phaenoserphus calcar</i>
<i>Codrus ligatus</i>	<i>Phaenoserphus viator</i>
<i>Codrus microcerus</i>	<i>Phaenoserphus pallipes</i>
<i>Codrus gracilis</i>	<i>Paracodrus apterogynus</i>
<i>Codrus confusus</i>	(nur in Bodenfallen)

Wie ein Vergleich der Artenliste des Lübke-Kooges (s. S. 440) mit der von Kulturfeldern aus dem schleswig-holsteinischen Binnenland (vgl. WEIDEMANN 1962, Tabelle 1, und Tabelle 11, S. 476) zeigt, besitzt die *Proctotrupiden-Synusie* des 3—5jährigen Kooges die für Agrarbiozönosen typische Arten-Zusammensetzung: 67% der Arten sind beiden Biozönosen gemeinsam. Von den nicht gemeinsamen Arten des Binnenlandes dürften zwei bis drei (*Cryptoserphus laricis*, *C. aculeator*, eventuell auch *Phaenoserphus borealis*) aus benachbarten Biotopen zugeflogen sein, so daß sich der Prozentsatz auf 78% erhöht. Die im Binnen-

land im Gegensatz zum Lübke-Koog auf Kulturfeldern gefangenen Arten sind:

Brachyserphus parvulus

Codrus niger

Codrus wasmanni

(auch im 30jährigen Alten Koog in einem Exemplar gefangen)

Phaenoserphus dubiosus

Nur eine Art, nämlich *Proctotrupes gladiator*, wurde mit je einem Exemplar, ausschließlich im Lübke-Koog und im Alten Koog gefangen. Wie ihre sonstige Verbreitung zeigt (vgl. S. 441 und 443), ist sie jedoch nicht küstengebunden.

Der Vergleich sei noch auf die von KIRCHNER (1960) bei Köln untersuchten (Kohl-)Felder ausgedehnt (s. Artenliste S. 440). Sie besitzen mit dem 3—5jährigen Lübke-Koog 12 gemeinsame Arten = 67%. Von den nicht gemeinsamen Arten sind nur zwei, nämlich *Codrus brevicornis* und *Phaenoserphus dubiosus*, in jeweils mehr als einem Exemplar gefangen worden. Die tatsächliche Übereinstimmung ist also noch höher (etwa 85%).

Es bildet sich also als Folge der Kultivierung im 3—5jährigen Lübke-Koog eine typische *Agrarsynusie der Proctotrupiden* aus. Diese Feststellung bestätigt HEYDEMANNs (1962) entsprechenden Befunde an den Coleopteren. Auf die Gründe dieser Progression soll später (S. 458) eingegangen werden.

c) **Reifes Marschland, mehr als 6 Jahre eingedeicht** (im Untersuchungsgebiet der 30jährige Wiedingharder Neue Koog). In der Altmarsch tritt der Ackerbau gegenüber der Weidewirtschaft zurück. Die Vegetation wird dadurch einseitiger, die Bestandeshöhe nimmt ab. Außerdem stellt die intensive Beweidung eine permanente Störung der epi- und hypergäischen Fauna dar.

Der durch Kulturmaßnahmen bedingte Wechsel der Aufstellungs-orte der Gelbschalen im Laufe eines Jahres — im Alten Koog stand kein Reservat zur Verfügung — beeinträchtigt die Exaktheit der hier erzielten Fangergebnisse an Proctotrupiden im Vergleich zu denen im Lübke-Koog. Es wurden 11 Arten festgestellt. Darunter ist keine, die hier gegenüber dem 3—5jährigen Koog neu auftritt. Vielmehr zeigen alle Arten eine Abnahme ihrer Abundanz.

Die gegenüber dem Jungen Koog fehlenden Arten sind:

Proctotrupes gladiator

Phaenoserphus pallipes

Phaenoserphus vexator

P. gladiator wurde im jungen Lübke-Koog in nur einem Exemplar gefangen. Ein weiteres stammt aus dem Grünland vor dem Alten Deich.

Dieses ist auf Grund seines Sukzessionsalters eigentlich noch dem Alten Koog zuzurechnen. Von *P. pallipes* trat im Jungen Koog vor allem 1958 eine Reihe von Exemplaren auf, jedoch ausschließlich Männchen. Eine Fortpflanzung dieser Art im Lübke-Koog erscheint fraglich. Auch von *P. vexator* wurde im Lübke-Koog nur ein einzelnes Männchen gefangen.

Vom 3—5jährigen Koog zur reifen Marsch findet also quantitative Sukzession mit negativer Tendenz, eine Retrogression statt (zur Terminologie der verschiedenen Sukzessionstypen vgl. HEYDEMANN 1962, p. 831). Die gleichen Verhältnisse konnte HEYDEMANN (1962) für nicht weniger als 50 epigäische Käferarten feststellen.

2. Darstellung der Sukzession im gleichen Bestand vom 3.—5. Jahr nach der Eindeichung

Im vorhergehenden Abschnitt wurde die Sukzession der Proctotrupiden vom Vorland zur reifen Marsch an Hand räumlich getrennter Areale (abgesehen vom Vorlandbereich) verschiedenen Entwicklungsalters dargestellt. Im Lübke-Koog bestand nun die Möglichkeit, die Veränderungen in der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung der Synusie im gleichen Bestand 3 Jahre lang zu verfolgen. Diese Möglichkeit war um so wertvoller, als im jungen Koog die gesamte Fauna sich von drei verschiedenen Anfangsstadien aus entwickelte (s. S. 432). Die *Wattzone* bestand nach der Eindeichung im Herbst 1954 aus nacktem, kahlem Watt, die *Quellerzone* besaß immerhin eine sommerannuelle Landpflanzenvegetation (Queller). Infolge der Trockenlegung und beginnenden Aussüßung starb binnen kurzem die gesamte marine Fauna dieses Areals ab, und es entstand ein „biozönotisches Vakuum“ (HEYDEMANN 1962), das der Besiedlung durch eine terrestrische Lebensgemeinschaft offenlag. Dagegen hatte sich in der *Andelzone* schon vor der Eindeichung eine terrestrische Fauna eingestellt. Sie hatte also bereits ein gewisses Sukzessionsalter erreicht.

Es war nun zu untersuchen, welchen Einfluß die unterschiedlichen Entwicklungszustände der einzelnen Zonen zum Zeitpunkt der Eindeichung auf die biozönotische Entwicklung nach der allgemeinen Kultivierung ausübten. Für Spinnen und Käfer hat HEYDEMANN (1960, 1962) bereits umfangreiches Material hierüber vorgelegt.

Veränderungen der Synusie lassen sich an Kurven der Aktivitäts-Arten-Dichte und der Aktivitäts-Individuen-Dichte (HEYDEMANN 1953) ablesen. Die *Aktivitäts-Arten-Dichte* gibt an, wieviele Arten durchschnittlich pro Aufstellungszeit in einer Gelbschale gefangen wurden und stellt somit eine qualitative Aussage dar. Sie ist nicht identisch mit der Gesamtzahl der Arten in dem betreffenden Biotop, kommt ihr jedoch

viel näher als etwa die Aktivitäts-Arten-Dichte pro Bodenfalle für die epigäische Fauna (vgl. Abb. 7 und 8 mit Tabelle 4). Die *Aktivitäts-Individuen-Dichte* gibt analog die durchschnittliche Zahl der Individuen an, die eine Gelbschale in 4 Wochen fängt und stellt eine quantitative Aussage dar.

Die Angaben der Aktivitätsdichten sind einmal methodisch begründet. Gelbschalen (und Bodenfallen) registrieren nur aktive Tiere. Gerade deshalb sind sie aber auch besonders sinnvoll, denn das dynamische Gleichgewicht innerhalb einer Biozönose beruht im wesentlichen auf der Aktivität ihrer Mitglieder und den hieraus resultierenden pro- und antibiotischen Effekten (vgl. HEYDEMANN 1953).

Im folgenden bringe ich für die einzelnen Anlandungszonen die Kurven der Aktivitätsdichten für 1957—1959. Im Zusammenhang mit ihrer Erläuterung wird dann auch den Ursachen für die auf S. 449 geschilderte starke Progression im 1.—3. Jahr nach der Kultivierung des Jungkooges nachgegangen.

a) *Wattzone*. Die Aufstellungszeit dauerte in der Wattzone vom 8. VIII. 1957 bis 4. XI. 1957 und vom 12. II. 1958 ununterbrochen bis zum 8. X. 1959. Die *Aktivitäts-Arten-Dichte* jedoch (Abb. 7) zeigt hier ebensowenig wie in den beiden anderen Zonen einen von 1957—1959 durchlaufenden Kurvenzug. Vielmehr beginnt sie jeweils im April bis Juni und endet im Oktober. Alle Arten gehören also dem Spätsommer-Herbst-Aspekt an. Die maximale Aktivitäts-Arten-Dichte wird 1957 und 1958 im September erreicht, 1959 bereits im August. In diesem Jahr begann die Aktivitätsperiode schon im April, offenbar begünstigt durch die Kürze des vorhergehenden Winters mit den letzten Bodenfrosttagen im März (vgl. Abb. 5). Die maximale Aktivitäts-Arten-Dichte steigt von 4 Arten pro Gelbschale im Jahre 1957 auf 5 (1958) und fällt 1959 auf 3 Arten ab. Die absolute Artenzahl beträgt 5, 6 und 6 Arten (siehe Tabelle 4).

Die maximale *Aktivitäts-Individuen-Dichte* (Abb. 8) erhöht sich von 1957—1958 um 100% von 31 auf 71 Individuen pro Gelbschale und 4 Wochen und steigt auch im folgenden Jahr noch geringfügig an. Es ergibt sich das Bild einer quantitativen Sukzession.

Welche Arten rufen dieses Bild hervor? 1957 sind vorhanden:

<i>Codrus ligatus</i>	<i>Codrus confusus</i>
<i>Codrus microcerus</i>	<i>Phaenoserphus calcar</i>
<i>Codrus gracilis</i>	(vgl. Abb. 6)

Tabelle 4. Veränderung der absoluten Artenzahlen in den drei Zonen des Lübke-Kooges während der Jahre 1957—1959

	1957	1958	1959
Ehemalige Wattzone .	5	6	6
Ehemalige Quellerzone	8	9	7
Ehemalige Andelzone	8	10	10

1958 fällt *C. microcerus* aus, *Proctotrupes gravidator* und *Phaenoserphus pallipes* (1 ♂) kommen hinzu. 1959 tritt *C. microcerus* wieder auf, *P. pallipes* fehlt (qualitative permutative Sukzession nach HEYDEMANN 1962, p. 831). *C. ligatus* und *P. calcar* sind hier die häufigsten Arten (s. Abb. 6). Die maximale Aktivitäts-Dichte von *C. ligatus* steigt 1957/58 von 8 auf 38 Individuen pro Gelbschale und 4 Wochen und sinkt 1959

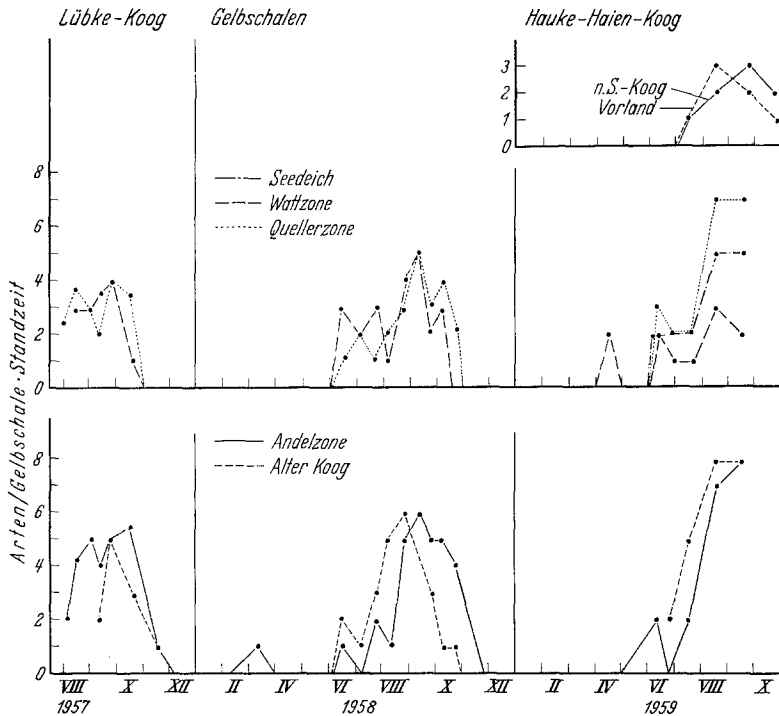


Abb. 7. Aktivitäts-Arten-Dichte der Proctotrupiden im Untersuchungsgebiet Nordseeküste 1957–1959

auf 1 Exemplar zurück (s. Abb. 11). Die Dominanzstufen sind: dominant, eudominant, rezessiv (zur Abstufung s. S. 475). Dieser Effekt scheint zum Teil witterungsbedingt zu sein. Der Sommer 1959 war außerordentlich trocken und warm. Die stellenweise oberflächlich versandete Wattzone war hiervon besonders betroffen. Im Andelreservat mit seiner schwereren Bodenart und seiner dichten, hohen Vegetation ist gerade 1959 wieder eine Abundanzzunahme festzustellen. Die Abundanzveränderung von *C. ligatus* scheint jedoch auch wirtsbedingt zu sein. Allerdings kommt hier *Quedius simplicifrons* (Col., Staphylinidae) aus den auf S. 458 diskutierten Gründen nicht in Frage. Seine Abundanz zeigt außerdem eine der von *C. ligatus* entgegenlaufende Tendenz.

Die Aktivitäts-Dichte von *Phaenoserphus calcar* bleibt in der Wattzone 1958/59 nahezu gleich, ist also von den gegensätzlichen Witterungsbedingungen der beiden Jahre anscheinend unabhängig (vgl. hierzu jedoch S. 475). Gegenüber dem ersten Untersuchungsjahr ist ein geringer Abundanzrückgang festzustellen. Diese Art bleibt jedoch während aller 3 Jahre in eudominanter Position.

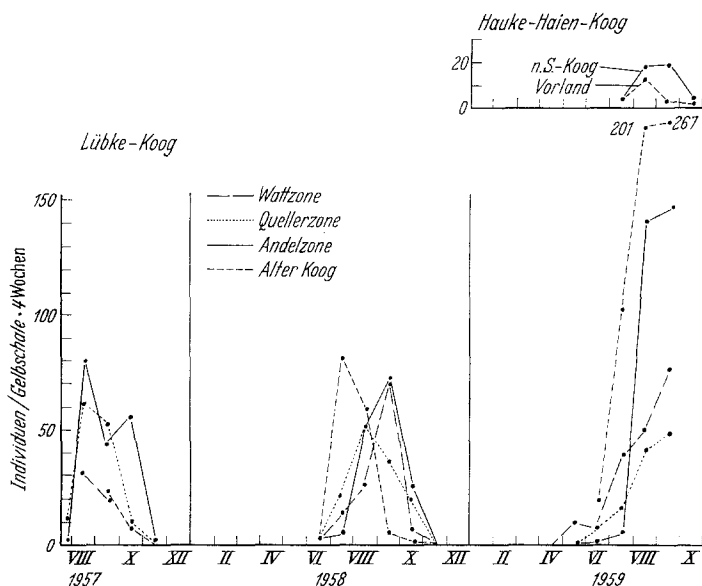


Abb. 8. Aktivitäts-Individuen-Dichte der Proctotrupiden im Untersuchungsgebiet Nordseeküste 1957–1959

Codrus microcerus tritt nur 1957 subdominant auf. Sein Verschwinden scheint wirtsbedingt zu sein. *Codrus gracilis* zeigt einen gleichmäßigen Rückgang in der Aktivitäts-Dichte von 1957–1959, seine Aktivitäts-Dominanz fällt entsprechend von dominanter über subdominante auf rezedente Stellung ab. Bei *Codrus confusus* entwickelt sich die Aktivitäts-Dichte wie bei *C. ligatus*, nur bleibt *C. confusus* immer rezedent.

Der 1958 erstmalig auftretende *Proctotrupes gravidator* bleibt ebenfalls rezedent. Es wurden nur Männchen in der Wattzone gefangen, in den älteren Zonen und auf dem Seedeich jedoch auch Weibchen. Offenbar fand in der Wattzone noch keine indigene Vermehrung statt. Es waren nur die flugaktiveren Männchen hierher geraten. Die gleiche Vermutung besteht auch für *Phaenoserphus pallipes*, von dem im gesamten Lübke-Koog nur Männchen gefangen wurden. *P. pallipes* tritt in der Wattzone nur 1958 in einem Exemplar auf.

b) Quellerzone. Die Entwicklung der Aktivitäts-Arten-Dichte (Abb. 7) ist progressiv, die der Aktivitäts-Individuen-Dichte (Abb. 8) retrogressiv.

1957 und 1958 entspricht die maximale Aktivitäts-Arten-Dichte der der Wattzone mit 4 und 5 Arten pro Gelbschale und Standzeit. 1959 sinkt sie jedoch nicht ab, sondern steigt weiter auf 7 Arten. Die absolute Artenzahl dagegen geht 1959 zurück (s. Tabelle 4).

Gegenüber der Wattzone besitzt die Quellerzone 1957 drei Arten mehr:

Codrus brevicornis (nur 1 ♀) }
Codrus ater (nur 3 ♂♂) } fehlen 1959 wieder
Phaenoserphus viator (nur 1 ♀)

Alle übrigen Arten treten in erhöhter Abundanz auf.

1958 tritt *Proctotrupes gravidator* wie in der Wattzone neu auf. Er wird im folgenden Jahr hier subdominant. Abundanzsteigerung und Dominantwerden zeigt auch *P. viator*. *P. pallipes* (nur ♂♂) ist 1958 in der Quellerzone ebenfalls subdominant, taucht aber im nächsten Jahr nur noch in einem Exemplar in der Andelzone auf. — Nur eine Art (*Phaenoserphus viator*) macht also den tatsächlichen Artenzuwachs von 1957—1959 aus. Alle übrigen Arten außer *Codrus gracilis* zeigen während der drei Jahre eine starke Abundanzabnahme.

c) **Andelzone.** Die maximale *Aktivitäts-Arten-Dichte* der Andelzone liegt 1957 bei 5,5 Arten pro Gelbschale und Standzeit. Sie steigt 1958 auf 6, 1959 auf 8 Arten an (s. Abb. 7). Die absoluten Artenzahlen für diese 3 Jahre sind 8, 10 und 10. Die *Aktivitäts-Individuen-Dichte* (Abb. 8) zeigt von 1957 auf 1958 zunächst einen schwachen Abfall von 80 auf 72 Individuen pro Gelbschale und 4 Wochen und steigt 1959 auf maximal 146 Individuen an.

Obwohl die absolute Artenzahl der Andelzone 1957 mit der der Quellerzone übereinstimmt, ist doch das Artenspektrum geringfügig verschieden. *C. brevicornis* fehlt 1957 in der Andelzone, erlangt 1958 rezidente Position und fehlt 1959 wieder. *C. curtigena* tritt 1957 in der Andelzone auf und bleibt dort während der ganzen Untersuchungszeit rezident.

Die dominanten Arten sind in der Andelzone die gleichen wie in der Queller- und Wattzone:

Codrus ligatus *Codrus confusus*
Codrus gracilis *Phaenoserphus calcar*

Rezident und subrezident bleiben:

Codrus microcerus *Codrus curtigena*
Codrus ater *Phaenoserphus viator*

Die Kurven der Aktivitäts-Dichte von *C. ligatus*, *C. gracilis* und *C. confusus* zeigen 1957—1959 den gleichen Verlauf wie die Kurve der Aktivitäts-Individuen-Dichte, die von *P. calcar* bleibt in den ersten beiden Jahren gleich und steigt dann an.

Die Veränderung in der Artenzusammensetzung 1958 und 1959 wird wie in den beiden anderen Zonen nur durch eingeflogene Einzeltiere hervorgerufen: 1958 je ein ♂ von *Proctotrupes gravidator* und *Phaenoserphus pallipes*, 1959 zwei ♂♂ von *Paracodrus apterogynus*, der seit 1958 auf dem alten Deich regelmäßig in beiden Geschlechtern auftritt (vgl. S. 461).

d) **Zusammenfassung und Vergleich der drei ehemaligen Anlandungszonen in bezug auf ihre Proctotrupiden-Fauna.** Nur vier Arten gehören während der gesamten Untersuchungszeit zum festen Bestand aller drei ehemaligen Anlandungszonen:

<i>Codrus ligatus</i>	<i>Codrus confusus</i>
<i>Codrus gracilis</i>	<i>Phaenoserphus calcar</i>

Als Indigenitätskriterien sehe ich, sofern direkte Fortpflanzungsnachweise fehlen, außer der hohen Abundanz das regelmäßige Auftreten beider Geschlechter an.

Die Einwanderung neuer Arten erfolgt aus dem Binnenland mit erstem bzw. stärkstem Auftreten in der Andelzone. Das gilt für *Proctotrupes gladiator*, *Codrus brevicornis*, *Codrus microcerus*, (*C. ater*), *C. curtigena*, *Phaenoserphus viator* und *Paracodrus apterogynus*. *Proctotrupes gravidator*, im Alten Koog schon 1957/58 vorhanden, tritt zuerst in der Watt- und Quellerzone auf und wird dort 1959 mit 6% des Individuenanteils subdominant. 1959 erfolgt dann auch ein Vorstoß in die Andelzone. Von den genannten Arten scheinen sich die folgenden im Koog auch fortzupflanzen:

<i>Proctotrupes gravidator</i>	auch im alten Koog
<i>Codrus brevicornis</i>	tritt auch im Alten Koog auf. Drei unbestimmbare <i>Codrus</i> -♂♂ gehören vielleicht zu dieser Art, deren ♂♂ noch nicht beschrieben wurden.
<i>Codrus microcerus</i>	in der Quellerzone abnehmende, in der Wattzone zunehmende Abundanz. Tritt auch im Alten Koog auf.
<i>Codrus curtigena</i>	bleibt subrezent, tritt jedoch auch im Alten Koog auf.
<i>Phaenoserphus viator</i>	1957—1959 Abundanzabnahme in der Andelzone, Abundanzzunahme in der Quellerzone.

Die übrigen im 3—5jährigen Koog auftretenden Arten sind nur als Hospites anzusehen, zumal es sich ausschließlich um Männchen handelt. Bis auf *Paracodrus apterogynus* wurden sie auch im Alten Koog nicht oder nur im männlichen Geschlecht angetroffen.

Die Form der Einwanderung in den kultivierten Jungkoog stimmt völlig mit der überein, die HEYDEMANN (1962, p. 825/826) bei Käfern fand: Arten, die aus dem Vorland und der unkultivierten Phase des Kooges übernommen wurden, zeigten kein zonenweises Vorrücken bei der Kultivierung des Kooges. Von den 69 Arten jedoch, die erst im 3.—6. Jahr einwanderten, traten 41 zuerst in einer Zone auf, und zwar bevorzugt in der Andelzone.

3. Versuch einer Analyse der Sukzessionsursachen

In den beiden vorhergehenden Abschnitten wurde die Tatsache einer Sukzession der Proctotrupiden vom Vorland zur reifen Marsch festgestellt und ihr Ablauf beschrieben. Im folgenden soll versucht werden, die Ursachen und Bedingungen dieser Sukzession zu analysieren. Hierbei messe ich dem Faktor „Wirt“ die Hauptbedeutung bei, da für die Fortpflanzung und Vermehrung eines parasitischen Hymenopters die Existenz geeigneter Wirte Voraussetzung ist. Damit jedoch der Parasit sich in einem Biotop halten kann, müssen außerdem aber auch die ökologischen Ansprüche der Imagines erfüllt sein. Ferner spielen für die Proctotrupiden, die in den teilweise endogäisch lebenden Larven epigäischer Käfer parasitieren, vielleicht auch edaphische Faktoren wie Bodenart und -struktur für die Wirtsfindung eine Rolle.

a) **Wirtsfaktor.** Die Beurteilung des Faktors „Wirt“ bei der Sukzession der Proctotrupiden wird dadurch erschwert, daß für viele Arten Wirtsangaben noch völlig fehlen oder aus dem Untersuchungsgebiet nicht vorliegen. Hier wird daher die Populationsentwicklung der einzelnen Arten auch mit der ihrer aus der Literatur bekannten oder potentieller Wirte verglichen.

Codrus brevicornis

C. brevicornis wurde von SMETANA (1957) aus der Larve des Staphyliniden *Quedius vexans* gezogen. Diese Art tritt im Untersuchungsgebiet nicht auf. Es kommt hier jedoch der etwa gleich große *Q. boops* mit konstantem Verbreitungsmaximum in der Andelzone vor (HEYDEMANN 1962, p. 823/824). Es handelt sich um Einzelfunde, die aus allen Sukzessionsstadien vom Rotschwingelrasen des Vorlandes bis zur reifen Marsch stammen (HEYDEMANN 1962, Tabelle 2). Hiermit stimmt die Verbreitung von *C. brevicornis* insofern überein, als diese Art 1958 ebenfalls in der Andelzone ihren Verbreitungsschwerpunkt besitzt. Sie fällt jedoch im folgenden Jahr aus. Bei der relativen Wirtsunspezifität der meisten Proctotrupiden können für das Auftreten von *C. brevicornis* in diesem Fall auch andere ökologische Faktoren von Bedeutung sein (s. S. 462).

Codrus ligatus

Diese Art wurde im Untersuchungsgebiet als Solitärparasit (Nomenklatur nach BACHMEIER 1958) von *Quedius simplicifrons* (Staphylinidae) nachgewiesen (WEIDEMANN 1962). Die Ergebnisse eines Vergleichs der Körpergröße der vier gezogenen Tiere mit der Körpergrößenverteilung des Gesamtmaterials (s. Teil II, Abb. 25) lassen es jedoch fraglich erscheinen, ob *Q. simplicifrons* als Hauptwirt von *C. ligatus* anzusehen ist. In seiner Verteilung im Untersuchungsgebiet wie auch in seiner Phäno-

logie stimmt er allerdings mit *C. ligatus* überein. Er tritt als halobionte Art bereits im Vorland auf. Im Lübke-Koog zeigt er von 1957—1959 eine Progression mit Verlagerung des Verbreitungsschwerpunktes aus der Andel- und Quellerzone (1957/58) in die Wattzone (1959/60) (vgl. HEYDEMANN 1962, p. 802 und 874). Die Abundanz von *C. ligatus* ist während dieser Zeit jedoch rückläufig und sinkt gerade 1959 in der Queller- und Wattzone sehr stark ab (vgl. Abb. 6). Doch kann dieser Effekt auch witterungsbedingt sein (trockener Sommer; s. hierzu S. 462). Ein weiterer, die Deutung der Populationsentwicklung von *C. ligatus* erschwender Faktor ist die Tatsache, daß die 1959 in der Andelzone gefangenen Tiere deutlich kleiner sind als die aus den beiden Vorjahren (vgl. Abb. 27 in Teil II, S. 494). Das legt die Vermutung nahe, daß hier entweder im Vorjahr ein Wechsel von *Q. simplicifrons* auf eine kleinere Wirtsart — *Xantholinus* (in Schweden Wirt von *C. ligatus* nach HEDQVIST 1963) oder *Philonthus varius*? — stattgefunden hat, oder daß der warme, trockene Sommer die Entwicklung der Parasiten beschleunigt und so ein Kleinerbleiben bewirkt hat.

Codrus microcerus

In Schweden von PALM als Solitärparasit von *Xantholinus* spec. und einer Tachyporinen(?) - Art (Staphylinidae) gezogen (HEDQVIST 1963). Beide Coleopteren-Gattungen treten auch im Untersuchungsgebiet in mehreren Arten auf und bevorzugen die Andel- und die Quellerzone. Sie zeigen im 3—5jährigen Koog eine im Vergleich zum frisch einge-deichten Koog mehr als 50% Abundanzerrhöhung (HEYDEMANN 1962, p. 817). Dieser Abundanzverlauf stimmt mit dem von *C. microcerus* in der Andelzone überein.

Codrus ater, *C. gracilis*, *C. confusus*, *C. curtigena*

Von diesen vier Arten wurde nur *C. ater* gezogen aus den Staphyliniden *Staphylinus olens* (nach ELLIOTT u. MORLEY 1911) und *Creophilus maxillosus* (nach FROHAWK 1886), die beide im Untersuchungsgebiet nicht vorkommen. Die größte Staphyliniden-Art ist hier *Staphylinus aeneocephalus*. Vielleicht erlaubte das Fehlen geeigneter Wirte es *C. ater* nicht, im Lübke-Koog indigen zu werden.

Es ist anzunehmen, daß die mit *C. ater* eng verwandten Arten *C. gracilis* und *C. confusus* ebenfalls in den Larven räuberischer Staphyliniden parasitieren. Da Koinzidenz zwischen Parasit und Wirt nur bei übereinstimmender Phänologie möglich ist, kommen im Gebiet nur wenige Staphyliniden-Arten in Frage, und zwar *Lathrobium fulvipenne*, *Xantholinus angustatus/linearis*, *Philonthus varius*, *Staphylinus aeneocephalus* und *Quedius simplicifrons*.

X. linearis und *Q. simplicifrons* treten bereits im Andelrasen des Vorlandes auf. Die Annahme, daß die Wirte von *C. gracilis* und

C. confusus, eventuell auch des ihnen nahestehenden *C. curtigena* in dieser Gruppe zu finden sind, gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit, wenn man die Kurve der Aktivitäts-Dichte für die Larven der oben genannten Kurzflügler mit denen der Proctotrupiden vergleicht (s. Abb. 9 und 12/13). Die Individuenmaxima der beiden Proctotrupiden-Arten liegen wie die der Staphylinidenlarven im Zeitraum August/Oktober. Koinzidenz von Parasit und Wirt als Voraussetzung für eine Parasitierung ist also durch die übereinstimmende Phänologie möglich.

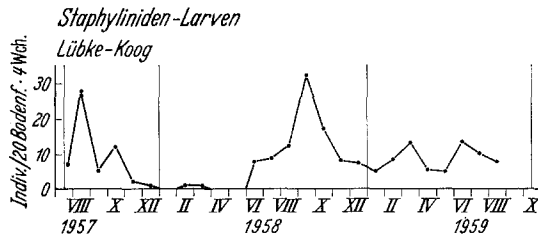


Abb. 9. Aktivitäts-Individuen-Dichte epigäischer Staphyliniden-Larven, die potentielle Proctotrupiden-Wirte sind (*Lathrobium fulvipenne*, *Xantholinus angustatus/linearis*, *Philonthus varius*, *Staphylinus aeneocephalus*, *Quedius simplicifrons*) im Lütke-Koog 1957—1959. (Kombiniert nach HEYDEMANN 1962)

Phaenoserphus calcar

Dieser Parasit ist im Untersuchungsgebiet aus Larven des Staphyliniden *Quedius simplicifrons* gezogen worden (WEIDEMANN 1962). Die hohe Abundanz von *P. calcar* auch im Alten Koog spricht dafür, daß auch andere Käferarten parasitiert werden. In Frage kommen die Carabiden *Pterostichus niger*, *P. vulgaris* und *Harpalus pubescens*. Hierfür spricht ihre Abundanz vor allem in der Andel- und Quellerzone, von *P. vulgaris* und *H. pubescens* auch im Alten Koog. Die gegenläufige Abundanzentwicklung von *P. calcar* in der Queller- und in der Andelzone kann durch eine Überschneidung der Parasitierungseffekte bei verschiedenen Wirten bedingt sein, die es ohne genaue Kenntnis dieser Wirte unmöglich macht, ihre Wirkung auf den Abundanzverlauf des Parasiten genau zu analysieren.

Phaenoserphus viator

Diese Art wurde aus folgenden Carabiden gezogen: *Carabus granulatus* (nach GAUSS 1957), *Carabus violaceus* (nach NIXON 1938), *Pterostichus niger* (nach EASTHAM 1929), *P. vulgaris* und *Nebria brevicollis* (nach ELLIOTT und MORLEY 1907). Auf Grund seiner Populationsentwicklung, die mit der von *P. viator* sehr gut übereinstimmt — Retrogression in der Andelzone, Progression in der Quellerzone (vgl. HEYDEMANN 1962, p. 800) —, halte ich hier *Pterostichus niger* für den fraglichen Wirt. Dafür spricht auch, daß EASTHAM (1929) den Parasiten in England regelmäßig aus dieser Wirts-Art ziehen konnte. Eigene Larvenaufzucht

ten von *P. niger* aus dem Lübke-Koog blieben ergebnislos, was durch die geringe Abundanz von *P. viator* bedingt sein dürfte.

Phaenoserphus pallipes, *P. vexator*

Von diesen im Lübke-Koog nur als Hospites auftretenden Arten wurde *P. pallipes* aus *Staphylinus olens* gezogen (nach ELLIOTT u. MORLEY 1911), der im Untersuchungsgebiet nicht vorkommt.

Paracodrus apterogynus

P. apterogynus ist ein Parasit von Elateriden-Larven. Als Wirte sind bekannt *Agriotes obscurus*, *Athous* spec. (nach NIXON 1938) und *Agriotes* spec. (nach ZOLK 1924, zit. nach HEDQVIST 1963). Das Auftreten des Parasiten im Lübke-Koog ist auf den Alten Deich beschränkt und fällt hier mit dem Auftreten von *Agriotes lineatus* zusammen (vgl. HEYDEMANN 1962, Tabelle 3). Der neue Seedeich, auf dem *Agriotes* ebenfalls vorkommt, wurde von *P. apterogynus* während der Untersuchungszeit noch nicht besiedelt, was wahrscheinlich darauf zurückzuführen ist, daß die Weibchen des Parasiten flügellos sind. Seine geringe Abundanz ist aus der von *Agriotes lineatus* verständlich.

Zusammenfassung. Neueinwanderung mit anschließendem Indigen-Werden eines Parasiten geht bei *Proctotrupes gravidator* nach dem Erstauftreten des Wirtes vor sich. Der Vorstoß in bisher unbesiedelte Areale geschieht zuerst durch die offenbar vagileren Männchen, wie auch HEYDEMANN (1960, 1962) für Spinnen und Käfer nachweisen konnte. Das gilt für *Proctotrupes gladiator*, *Codrus ater*, *Phaenoserphus pallipes* und *Paracodrus apterogynus*.

Quantitative Sukzessionen (Progressionen und Retrogressionen) verlaufen bei *Codrus ligatus*, *C. microcerus*, *C. gracilis*, *C. confusus* und *Phaenoserphus calcar* parallel mit denen der Wirte, eventuell gekoppelt mit einem Wirtswechsel.

b) Imaginalnahrung. Die Nahrungsbedürfnisse der Imagines scheinen auf die Verteilung der Proctotrupiden im Untersuchungsgebiet keinen oder höchstens geringen Einfluß zu haben. Auf Grund des Baues ihrer Mundwerkzeuge sind die Tiere lediglich in der Lage, offenliegende Flüssigkeit aufzunehmen. Im Laboratorium konnte die Aufnahme von konzentriertem Zuckerwasser aus Blüten und von Wassertropfen vom Gefäßboden beobachtet werden. Im Freien beobachtete ich Proctotrupiden bei der Nahrungssuche auf Umbelliferen-(*Daucus*) Blüten. Die von KIRCHNER untersuchten Kohlfelder mit ihrer durchaus reichhaltigen Proctotrupiden-Synusie waren nahezu unkraut- und damit blütenfrei (briefl. Mitt. von Herrn Dr. KIRCHNER). Ob die Weibchen beim Anstechen eines Wirtes von dessen Hämolymphe zu sich nehmen, wie dieses manche Ichneumoniden und Braconiden tun (BISCHOFF 1927), ist nicht bekannt.

e) **Klimatische Faktoren.** Klima und Witterung wirken in zweierlei Weise auf Insektenarten und -populationen. Einmal können durch das Klima Barrieren gesetzt werden, die die weitere Ausbreitung einer Art verhindern. Es ist dies eine qualitative Beeinflussung des Artenspektrums in einem Areal. Die Witterung andererseits bewirkt quantitative Veränderungen in Populationen, indem Fluktuationen durch sie verursacht oder beeinflußt werden.

Im Falle der Proctotrupiden in den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste lassen sich Aussagen höchstens über den Witterungseinfluß machen, da unsere Kenntnis der Proctotrupidenfauna Europas noch nicht ausreicht, um klimatisch bedingte Verbreitungsgrenzen als solche erkennen zu können.

Alle Proctotrupiden sind, soweit bekannt, außerordentlich feuchtigkeitsbedürftig. Es ist daher anzunehmen, daß der Faktor Feuchte einen wesentlichen Einfluß auf ihre Dispersion ausübt. Die Temperatur scheint von geringerer direkter Bedeutung zu sein. Die meisten Arten werden noch bis spät in den Herbst hinein gefangen, treten aber auch schon im Hochsommer auf (vgl. Phänologie, S. 465). Der Sommer 1959 war außerordentlich trocken. Die Niederschläge betrugen während der Monate Mai bis September nur 1—7,1% des langjährigen Mittels. Die im Jahresdurchschnitt über 80% liegende relative Luftfeuchtigkeit sank um 5—10%. Als Folge hiervon ist der starke Abundanzrückgang der *Codrus*-Arten in der oberflächlich sandigen Wattzone anzusehen, deren xerothermer Charakter sich in diesem Jahr geltend machte. Andererseits zeigt gerade in diesem Jahr der ebenfalls xerotherme Seedeich einen starken Abundanzanstieg derselben Arten, was vielleicht durch die höhere Luftfeuchte in nächster Meeresnähe hervorgerufen wird (die Gelbschalen standen auf der Seeseite, etwa 15 m vom Wasser entfernt).

In der Andelzone erfolgt 1959 der relativ geringste Abundanzrückgang. Hier gab es im Gegensatz zu den beiden anderen Zonen im Reservat und zum Teil an den Grabenrändern eine über 1 m hohe Vegetation krautiger Pflanzen (Disteln, *Atriplex*-Arten), in deren Bestand sich eine hohe Luftfeuchte halten konnte.

Nur eine Art, *Codrus brevicornis*, fällt 1959 in allen Zonen aus, nachdem sie in den Vorjahren, wenn auch nur rezedent, vorhanden war. Sie könnte direkt oder indirekt — von der Trockenheit betroffen sein.

Die Einflüsse gleichzeitig wirkender Faktoren auf den Sukzessionsverlauf gegeneinander abzuschätzen, ist außerordentlich schwierig, solange nicht mehrjährige ökologische Untersuchungen am gleichen, unveränderten Biotop vorliegen.

III. Vertikalverteilung der Proctotrupiden

Die Imagines der Proctotrupiden leben vorzugsweise in der Vegetationsschicht. Als Parasiten epigäischer Käfer stehen sie jedoch auch in enger Beziehung zum Boden. Sie gehören also zwei Straten an. Es war nun von Interesse festzustellen, ob die biologische Notwendigkeit, zur Wirtssuche auf den Boden zu gehen, einen Einfluß auf die Vertikalverteilung der Proctotrupiden hat, ferner ob sich die Geschlechter verschieden verhalten und welche Faktoren eventuell ein Höhersteigen in der Vegetationsschicht oder gar ein Verlassen dieses Stratums begrenzen.

Zur Prüfung dieser Fragen war im Sommer 1958 im Andelreservat ein Gestell aufgebaut, auf dem in 60, 100 und 140 cm Höhe je eine Gelbschale angebracht war (vgl. HEYDEMANN 1958). Eine vierte Gelbschale stand auf der Bodenoberfläche. Die Vegetation des Reservats bestand während dieser Zeit aus einem 70—80 cm hohen Bestand von *Cirsium arvense*, *Chenopodium album*, *Senecio vulgaris*, *Tanacetum vulgare*, *Atriplex patula*, *Sonchus asper*, *S. arvense* u.a. sowie einigen ca. 1,5 m hohen Pappeln.

In Tabelle 5 sind die Fangergebnisse in Abhängigkeit von Aufstellungszeit und -höhe dargestellt.

Tabelle 5a. Vertikalverteilung der Proctotrupiden nach Fängen mit einem Gelbschalengestell. Lübke-Koog, Andelreservat 1958

cm	31. 7.—13. 8.				14. 8.—5. 9.				5.—18. 9.				18. 9.—3. 10.				3.—16. 10.			
	Arten	Ind.	♂	♀	Arten	Ind.	♂	♀	Arten	Ind.	♂	♀	Arten	Ind.	♂	♀	Arten	Ind.	♂	♀
10	1	1	1	—	5	51	43	8	6	60	41	19	5	8	6	2	4	26	14	11
60					2	3	1	2	3	8	—	8								
100													2	2	—	2				
140					1	2	—	2	2	2	—	2								

Tabelle 5b. Vertikalverteilung der Proctotrupiden nach Fängen mit einem Gelbschalengestell. Lübke-Koog, Andelreservat 1958. Prozentuale Verteilung des Gesamtanges auf die einzelnen Höhenstufen

cm	31. 7.—13. 8. %	14. 8.—5. 9. %	5.—18. 9. %	18. 9.—3. 10. %	3.—16. 10. %
10	100	91	86	80	100
60		5,4	11,4		
100				20	
140		3,6	2,9		

Der Hauptflugbereich liegt in Bodennähe bis etwa 50 cm Höhe. Im Bereich der oberen Vegetationsgrenze (70—80 cm, Blütenhorizont) wurden nur wenige Tiere gefangen, zum Teil vielleicht deshalb, weil

hier die Gelbschalen in ihrer Attraktionswirkung durch gleichsinnig wirkende Blüten beeinträchtigt werden. Der Anteil oberhalb der Vegetation fliegender Tiere bleibt immer unter 5%. Überraschend ist, daß es sich bei den Tieren aus den beiden oberen Schalen ausschließlich um Weibchen handelt, während in Bodennähe die Männchen überwiegen, entsprechend dem zur Männchenseite verschobenen Sexualindex der meisten Arten (vgl. Tabelle 8, S. 472). Der Hauptgrund für die Konzentration in der bodennahen Schicht ist in den Windverhältnissen zu suchen. Die durchschnittliche Windstärke während der Untersuchungsmonate

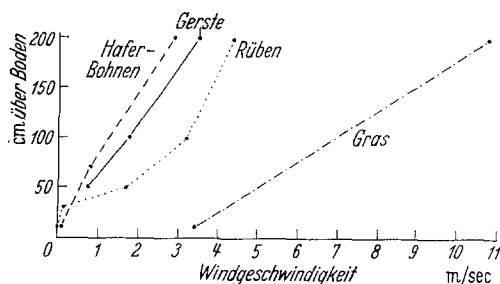


Abb. 10. Minderung der Windgeschwindigkeit durch unterschiedliche Vegetation (nach unveröffentlichten Messungen von Herrn Dr. B. HEYDEMANN). 1 Alter Koog, 19. 6. 59; Hafer-Bohnen-Gemenge, 70 cm hoch, Westwind, 2 Wattzone, 2. 6. 59; 50 m hinter Seedeich; Wintergerste, mitteldicht, ohne Unkraut, 1 m hoch; Westwind 14 m/sec, 2 m über Krone Seedeich. 3 Quellerzone, 3. 8. 60; Runkelrüben, dicht schließend, kein Unkraut, 50—60 cm hoch. 4 Seedeich, Krone, 2. 7. 59; lichter Grasbestand, 3—10 cm hoch

betrug nach Angaben des Wetteramtes Schleswig bei Husum:

August: 3,4—5,4 m/sec

September: 3,0—3,3 m/sec

Oktober: 3,0—3,3 m/sec

Im Küstengebiet herrscht fast immer Luftbewegung. Zeiten der Windstille machen im Monatsdurchschnitt meist 5% aus, häufig nur 1%, in Köln dagegen erreichen sie 3—12%. Die offenbar sehr windempfindlichen Proctotrupiden finden

eine weitgehend windgeschützte Umgebung nur im unteren Bereich der Vegetationsschicht vor. Die abschwächende Wirkung der Vegetation auf die Windgeschwindigkeit zeigt Abb. 10. Sie ist um so stärker, je dichter der Bestand ist. Die Verhinderung von Luftbewegung erhält außerdem in Bodennähe eine Schicht hoher Luftfeuchte, so daß das Aufsuchen dieser Zone für die hygrophilen Proctotrupiden in zweierlei Hinsicht günstig ist.

Im ebenfalls sehr windreichen Binnenland Schleswig-Holsteins ergaben sich die reichsten Proctotrupidenfänge ebenfalls im Windschatten von Wallhecken, z.B. am 28. 8. 61 bei W-Wind (etwa 3—4 m/sec): keine Tiere auf der Luvseite, 4 Arten mit 31 Individuen hingegen auf der Leeseite. TISCHLER (1948) konnte bei seinen biozönotischen Untersuchungen an Wallhecken bei vielen Insektenarten ein solches Ausweichen vor Wind und Regen durch Überwechseln auf die Leeseite feststellen.

Die Proctotrupiden bevorzugen also offenbar die bodennahe Zone der Vegetationsschicht, weil sie hier Windschutz und hohe Luftfeuchte

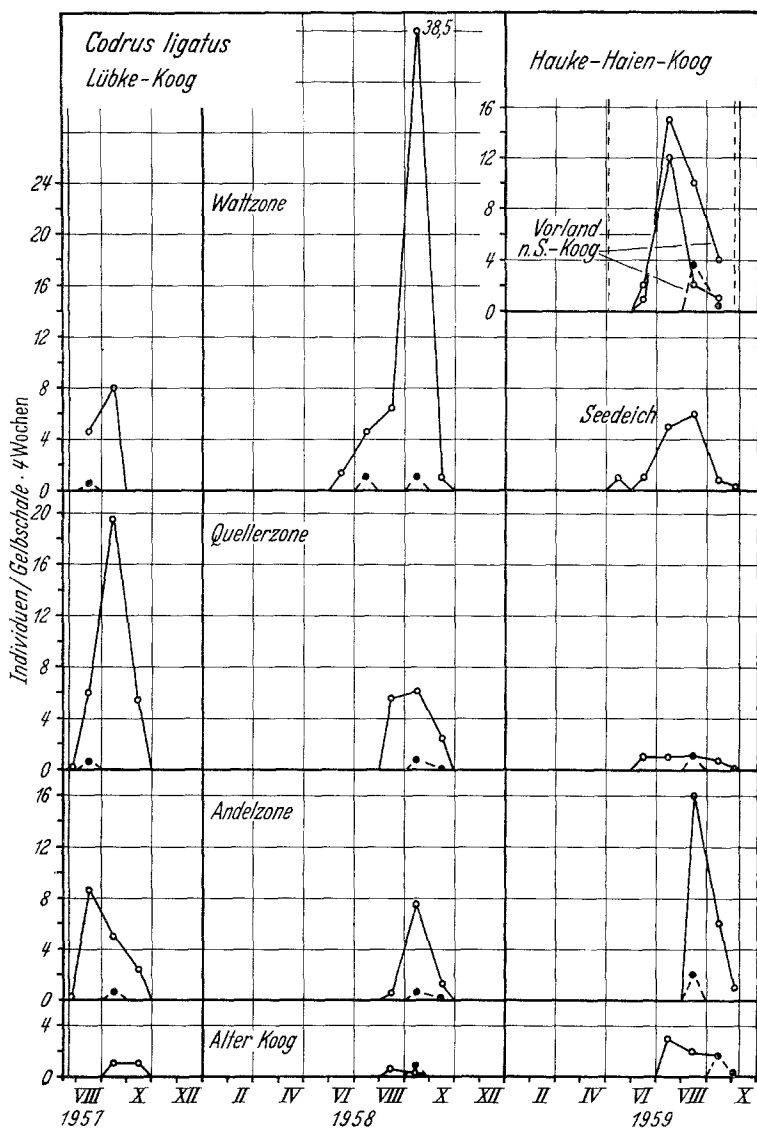


Abb. 11. Phänologie und Abundanz von *Codrus ligatus* im Untersuchungsgebiet Nordseeküste 1957–1959. Durchgehende Linie = ♀♀, gestrichelte Linie = ♂♂

finden. Das kann in windigen Biotopen vorübergehend zu Massensammlungen an besonders geschützten Stellen führen.

IV. Jahresperiodizität

Die ununterbrochene Aufstellung von Bodenfallen und Farbschalen während dreier Vegetationsperioden und in den dazwischenliegenden

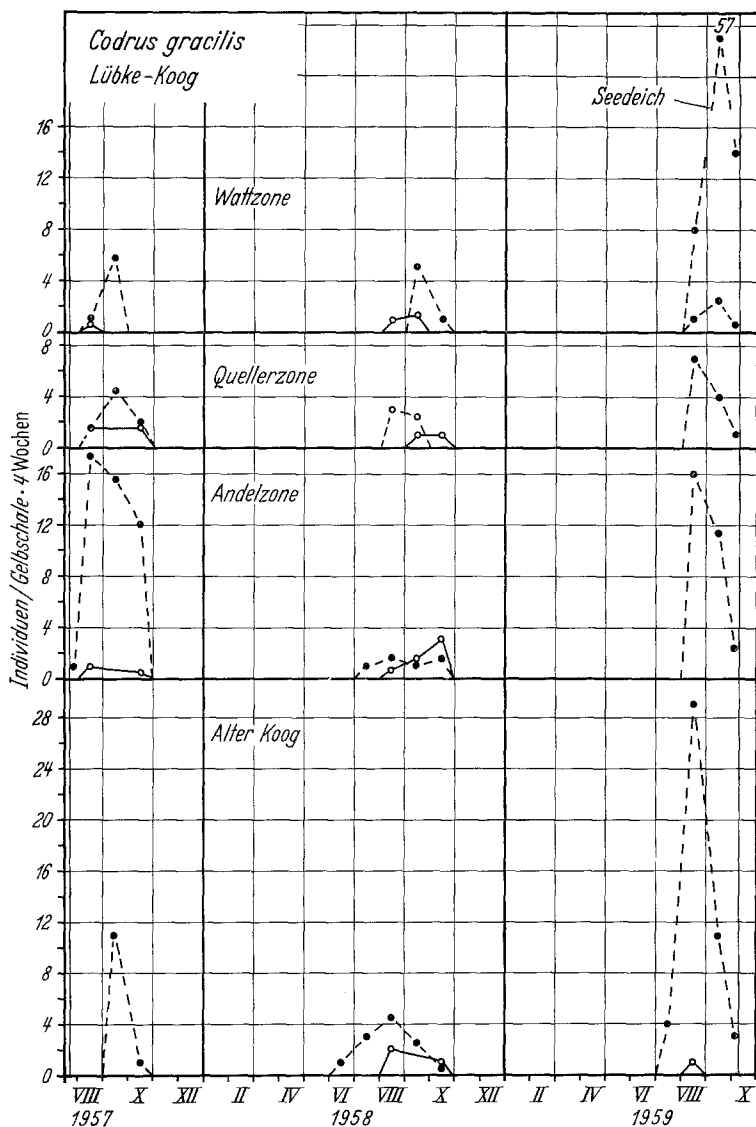


Abb. 12. Phänologie und Abundanz von *Codrus gracilis* im Untersuchungsgebiet Nordseeküste 1957—1959. Durchgehende Linie = ♀♀, gestrichelte Linie = ♂♂

beiden Wintern gibt die Möglichkeit, an mehreren im Gebiet der Nordseeküste häufigen Proctotrupiden-Arten die jahresperiodischen Abundanzänderungen zu verfolgen. Das ist für Rückschlüsse auf Sukzessionen und (witterungsbedingte) Fluktuationen wichtig (vgl. HEYDEMANN 1960, p. 858). Außerdem kann durch den phänologischen Vergleich der Kreis potentieller Wirte eingegrenzt werden (vgl. S. 460).

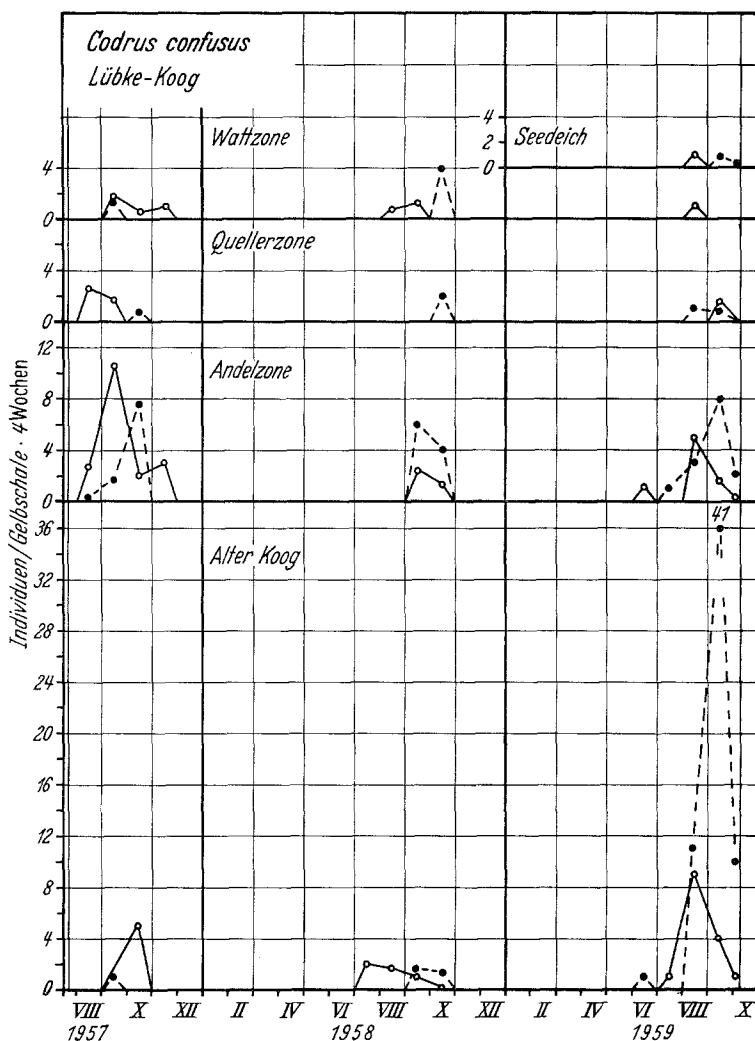


Abb. 13. Phänologie und Abundanz von *Codrus confusus* im Untersuchungsgebiet Nordseeküste 1957—1959. Durchgehende Linie = ♀♀, gestrichelte Linie = ♂♂

Die Abb. 11—14 stellen die Abundanzkurven der Arten *Codrus ligatus*, *C. gracilis*, *C. confusus* und *Phaneoserphus calcar* getrennt nach Männchen und Weibchen für die einzelnen ehemaligen Anlandungszonen des Lütke-Kooges auf Grund von Gelbschalenfängen dar. In der Tabelle 6 ist für alle untersuchten Arten die Spanne ihres jahreszeitlichen Auftretens im Vergleich zu Angaben aus der Literatur zusammengestellt.

Auffällig ist der gegenüber 1958 etwa 4 Wochen frühere Aktivitätsbeginn von *C. ligatus*, *C. confusus* und *P. calcar* im Jahre 1959. Er ist offenbar bedingt durch den kurzen Winter 1958/59 mit nur 57 Boden-

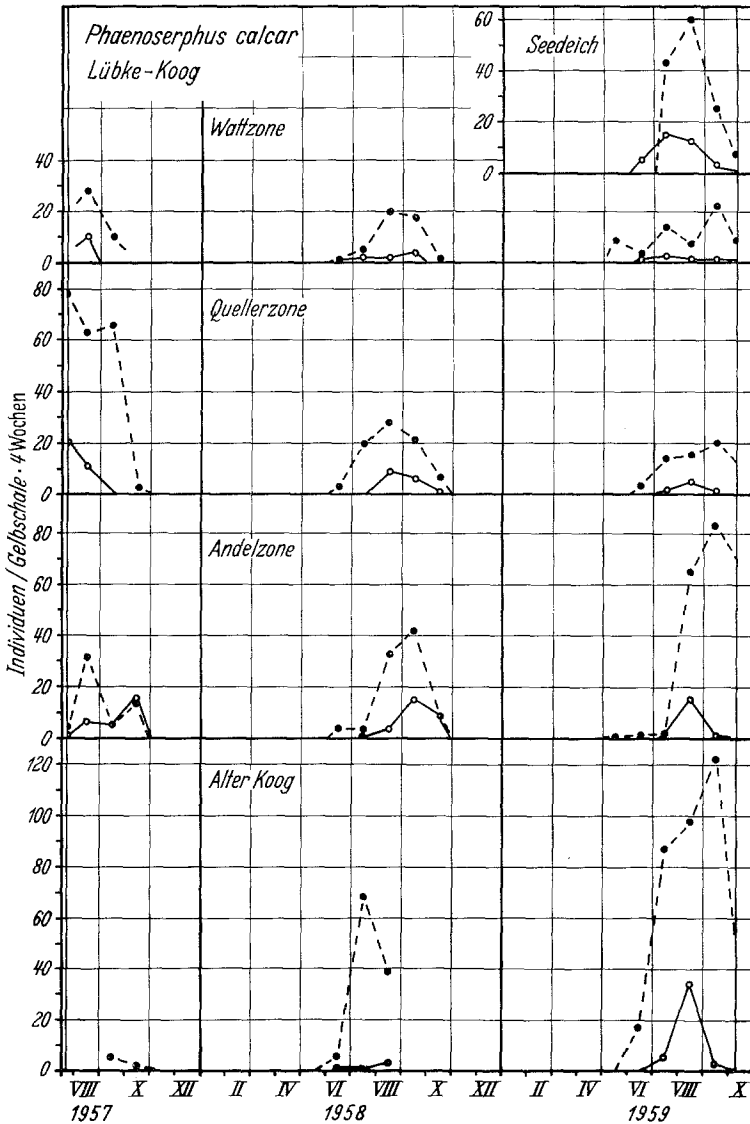


Abb. 14. Phänologie und Abundanz von *Phaenoserphus calcar* im Untersuchungsgebiet Nordseeküste 1957–1959 (gegenüber Abb. 11–13 veränderte Ordinatenenteilung!) Durchgehende Linie = ♀♀, gestrichelte Linie = ♂♂

frosttagen, während im Vorwinter 93 zu verzeichnen waren. 1958/59 lagen zwar die Minimal-Temperaturen am Boden niedriger als im Winter vorher, die Periode der Bodenfröste endete jedoch schon im März (vgl. Abb. 5). Der Einfluß des Mikroklimas macht sich bemerkbar in der verschiedenen zeitlichen Lage der Aktivitätsmaxima in den einzelnen Zonen.

Tabelle 6. Die Phänologie der Proctotrupiden-Arten des Untersuchungsraumes Nordseeküste im Vergleich zu den Verhältnissen anderer Gebiete

Art	LK*	SH	E	S ¹
<i>Proctotrupes gravidator</i>	VI—X	VII—XI	V—X	VI/VII
<i>Proctotrupes gladiator</i>	IX/X	—	IX/X	—
<i>Codrus brevicornis</i>	VI—X	V/VI	IV—XI	VI
<i>Codrus ligatus</i>	V—X	V—X	V—X	VI/VII
<i>Codrus microcerus</i>	VII—X	V—X	—	VI/VIII
<i>Codrus ater</i>	IX—XI	V—XI	VIII—XI	VI
<i>Codrus gracilis</i>	V—X	V, VIII—XI	VIII—XI	—
<i>Codrus confusus</i> ²	VI—XI	VI—XI	III, VI—XI	VI/VII/VIII
<i>Codrus curtigena</i>	VII—X	V—X	V—IX/XI	VI
<i>Codrus wasmanni</i>	VIII	VIII—X	V—X	—
<i>Phaenoserphus calcar</i>	III/V—X/XI	V/VIII—X	VI—IX	V—VIII
<i>Phaenoserphus viator</i>	VII—IX/X	III/VI/VII—VIII/IX	VII—X	VII/VIII
<i>Phaenoserphus pallipes</i>	IX/X	V—X	V—X	VI/VII/VIII
<i>Phaenoserphus vezator</i>	IX	V/VI	VII—IX/X	—
<i>Paracodrus apterogynus</i>	VI—IX/X	VII—IX	V/VII—X	—

* LK = Lübke-Koog, Wiedingharder Neuer Koog und Hauke-Haien-Koog; SH = Binnenland Schleswig-Holsteins (nach BONESS 1962 und WEIDEMANN 1962); E = England und Irland (nach NIXON 1938); S = Südschweden (nach PERKINS 1942); I—XII = Monate.

¹ Die Daten für Südschweden umfassen nicht die ganze Aktivitätsspanne der genannten Arten, da PERKINS dort nur während der Monate Mai bis August sammelte.

² *Codrus confusus* wurde von BONESS (1962) als Imago im Winterlager angetroffen (I, XII).

So liegt 1958 die Aktivitätsspitze aller Arten im Alten Koog 4—8 Wochen vor der im Lübke-Koog. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß die Parasitierung zonenweise verschiedener Wirte mit für diese Erscheinung verantwortlich ist.

Hinsichtlich ihres Periodizitätstyps sind alle untersuchten Proctotrupiden oligoeurychron (vgl. HEYDEMANN 1962, p. 935) mit 4—6monatiger Aktivitätszeit im Jahr. Alle Arten sind univoltin mit Aktivitätsmaximum zwischen Juli und September. Es findet jedoch gegenüber dem Binnenland im maritimen Bereich der Nordseeküste keine Verlängerung der Aktivitäts-Periode oder Zunahme der Generationszahl statt, wie sie HEYDEMANN (1962) für Carabiden und Staphyliniden, die wichtigsten Wirtsgruppen der Proctotrupiden feststellen konnte.

Gelegentliche Einzelfunde im Frühjahr oder Winter halte ich für Ausnahmen. So fand BONESS (1962) *Codrus confusus* im Dezember und im Januar als Imago im Winterlager. *C. confusus* und *Phaenoserphus calcar* wurden gelegentlich schon im März angetroffen. Solche Fälle können in Jahren mit günstigen Witterungsbedingungen immer auftreten, weil dann auch einzelne parasitierte Wirtslarven so begünstigt sind, daß sie — normalerweise Larvenüberwinterer — ihre Entwicklung schon im Spätherbst abschließen würden. Im Falle einer Parasitierung schlüpft dann der Parasit schon im Herbst und muß als Imago überwintern.

V. Geschlechterverhältnis

Die Ergebnisse der im II. Teil dieser Arbeit dargestellten biometrischen Studien erlauben es, die Männchen der *Codrus*-Arten zu trennen und den einzelnen Arten zuzuordnen. Damit kann das Geschlechterverhältnis der häufigen Proctotrupiden-Arten festgestellt werden. Es kann ferner untersucht werden, ob und wie sich der Sexualindex im Jahresgang und bei Sukzessionen verändert und ob Männchen und Weibchen sich hinsichtlich ihrer ökologischen Valenz und damit ihrer Dispersion im Biotop unterschiedlich verhalten.

1. Tatsächlicher Sexualindex

Wie im Kapitel „Methodik“ S. 428ff. dargelegt, registrieren Fallen die Aktivitätsdichte. Wenn nun auf Grund der Fallenfänge das Geschlechterverhältnis bestimmt wird, so braucht dieses nicht dem tatsächlich in der betreffenden Population gegebenen zu entsprechen, da die Geschlechter unterschiedlich aktiv sein können und daher zu unterschiedlichen Anteilen in die Fallen geraten. Wir erhalten also statt des tatsächlichen den „Aktivitäts-Sexualindex“ (HEYDEMANN 1960, p. 841).

Um ein Bild über den tatsächlichen Sexualindex zu bekommen, habe ich 29 Streifnetzfänge aus dem Binnenland Schleswig-Holsteins auf den Anteil an Männchen und Weibchen hin ausgewertet. Das Ergebnis ist in Tabelle 7 wiedergegeben.

Bei den meisten der genannten Arten weicht der Sexualindex von dem bei gonochoristischer Fortpflanzung zu erwartenden Wert 1:1 ab, und

zwar bei den *Codrus*-Arten zugunsten der Weibchen, bei den *Phaenoserphus*-Arten zugunsten der Männchen. Es ist anzunehmen, daß bei den Proctotrupiden wie bei vielen anderen Hymenopteren Fortpflanzung nach dem Modus der arrhenotoken Parthenogenese erfolgt. Ob auch Thelytokie (unbefruchtete Eier werden zu Weibchen) vorkommt, kann nur experimentell geklärt werden.

Arrhenotokie ist unter den Terebrantiern bei Ichneumoniden, Chalcidoiden und Scelioniden (Proctotrupoidea) bekannt, Thelytokie bei Ichneumoniden und Chalcidoiden (STELLWAAG 1921). Unter den Proctotrupidae wurde *Phaenoserphus elongatus* (HAL-

DAY) bisher nur im weiblichen Geschlecht aus Elateriden-Larven (Coleoptera) gezogen (NIXON 1938, GAUSS 1957), was zur Annahme reinparthenogenetischer Fortpflanzung (thelytok) führte und

PSCHORN-WALCHER (1958) veranlaßte, diese Art in den Rang einer

eigenen Gattung mit dem charakterisierenden Namen *Parthenocodrus* zu erheben. Allerdings erwies sich ein scheinbar ähnlicher Fall bei der Ichneumonide *Nemeritis evanescens* GRAV. bei näherer Untersuchung als komplizierter, indem hier in seltenen Fällen doch Männchen auftraten, die mit den Weibchen auch kopulierten. Die Nachkommenschaft war wieder rein weiblich (HASE 1937). Ob andere als gonochoristische Fortpflanzungsweisen bei den in Tabelle 7 aufgeführten Arten in Frage kommen, läßt sich anhand der bislang vorliegenden Sexualindices nicht sagen. Experimentelle Untersuchungen können erst durchgeführt werden, wenn es gelingt, die Arten im Laboratorium zur Fortpflanzung zu bringen. Vielleicht verhalten sich aber auch die einzelnen Gattungen in ihrer Fortpflanzungsweise verschieden.

Tabelle 7. Geschlechterverhältnis häufiger Proctotrupiden aus dem Binnenland Schleswig-Holsteins auf Grund von 29 Streifnetzfangen während der Monate Mai bis Oktober

Arten	Absolute Zahlen		♂: ♀
	♂	♀	
<i>Codrus ligatus</i>	17	33	1 : 1,9
<i>Codrus microcerus</i> . .	5	22	1 : 4,4
<i>Codrus ater</i>	19	17	1,1:1
<i>Codrus gracilis</i>	20	32	1 : 1,6
<i>Codrus confusus</i> . . .	78	121	1 : 1,6
<i>Phaenoserphus calcar</i> .	26	15	1,7:1
<i>Phaenoserphus viator</i> .	7	6	1,2:1

2. Sexualindex im Raum Nordseeküste

Für den Bereich der Nordseeküste sei zunächst das Geschlechterverhältnis der wichtigsten Arten anhand des Gesamtmaterials vom Lübke-Koog aus den Jahren 1957—1959, und zwar getrennt nach den Fangen aus allen Gelbschalen und aus allen Bodenfallen berechnet (Tabelle 8).

Tabelle 8. *Sexualindex der häufigen Proctotrupiden-Arten im Lübke-Koog 1957 bis 1959 anhand der Fänge aus allen Gelbschalen und Bodenfallen*

Arten	Gelbschalen			Bodenfallen			G + B
	absolute Zahlen		♂: ♀	absolute Zahlen		♂: ♀	♂: ♀
	♂	♀		♂	♀		
<i>C. ligatus</i> . .	16	437	1:27,3		110	0:110	1:34,2
<i>C. microcerus</i>	67	14	4,8:1		1	0:1	4,5:1
<i>C. gracilis</i> . .	397	30	13,2:1	5	30	1:6	8,7:1
<i>C. confusus</i> .	89	100	1:1,1	2	5	1:2,5	1:1,2
<i>P. calcar.</i> . .	1502	303	5:1	49	114	1:2,3	3,7:1

Der Vergleich der Indices für das Gesamtmaterial aus Gelbschalen und Bodenfallen mit den in Tabelle 7 für das Binnenland Schleswig-Holsteins auf Grund von Streifnetzfängen gegebenen Indices zeigt bei allen Arten mit Ausnahme von *C. ligatus* eine starke Zunahme des Männchen-Anteils. Dies ist in erster Linie auf die größere Vagilität der Männchen zurückzuführen, die deshalb in größerer Zahl in die Fallen, vor allem in die Gelbschalen, geraten. Wieweit auch der tatsächliche Sexualindex im Lübke-Koog zur Männchen-Seite hin verschoben ist, läßt sich nicht genau beurteilen, obwohl durch die Summierung von Gelbschalen- und Bodenfallenfängen ein gewisser Ausgleich der Indices zur Weibchen-Seite hin erfolgt. Der auch in den Gelbschalen allein enorm hohe Weibchen-Anteil bei *C. ligatus* könnte ein Argument für die Annahme sein, daß bei dieser Art thelytoke Parthenogenese möglich ist. Dies gilt offenbar nicht nur für Schleswig-Holstein, sondern auch für das Kölner Gebiet (Tabelle 9).

Die Sexualindices für die Bodenfallen-Fänge sind gegenüber denen der Gelbschalen-Fänge stark zur Weibchen-Seite verschoben. Dies findet seine Erklärung in dem unterschiedlichen Verhalten der Geschlechter. Wie ich an zu Parasitierungsversuchen eingebrachten Tieren feststellen konnte, verbringen die Weibchen einen Teil ihrer Aktivitätszeit damit, daß sie auf der Bodenfläche umherlaufen und auch in Spalten des Bodens und der Streu eindringen auf der Suche nach geeigneten Wirten zur Eiablage.

Die absoluten Zahlen für Gelbschalen und Bodenfallen sind selbstverständlich nicht vergleichbar, da ja die Bodenfallen neutral die Oberflächenaktivität registrieren, während die Gelbschalen durch ihre Farbe eine Attraktion ausüben.

3. Sexualindex im Raum Köln

In Tabelle 9 sind die Sexualindices der häufigen Proctotrupiden von Kulturfeldern der Umgebung Kölns zusammengestellt. Sie zeigen für alle

Tabelle 9. *Sexualindex der häufigen Proctotrupiden-Arten von Kulturfeldern der Umgebung Kölns anhand der Fänge aus allen Hoch-(Grün-)Schalen und Bodenfallen aus dem Zeitraum August bis Oktober 1956 (Material Dr. KIRCHNER)*

Arten	Hochschalen (Grün-)			Bodenfallen			H + B
	absolute Zahlen		♂:♀	absolute Zahlen		♂:♀	♂:♀
	♂	♀		♂	♀		

Köln-Widdersdorf (Lehm) VIII.—X. 1956

<i>C. ligatus</i> . .	5	29	1:5,8	10	0:10	1:7,8
<i>C. microcerus</i>	74	10	7,4:1	5	6	1:1,2
<i>C. ater</i> . . .	4	1	4:1	1	2	1:2
<i>C. gracilis</i> . .	19	7	2,7:1	2	0:2	2,1:1
<i>C. confusus</i> .	3	3	1:1	1	1:0	1,3:1
<i>C. curtigena</i> .	24	20	1,2:1	2	8	1:4
<i>P. calcar</i> . . .	44	17	2,6:1	1	4	1:4
<i>P. viator</i> . . .	97	16	6,1:1	24	32	1:1,3
<i>P. dubiosus</i> .	15	9	1,7:1	1	0:1	1,5:1

Köln-Sürth (lehmiger Sand), VIII.—X. 1956

<i>C. ligatus</i> . .	5	64	1:12,8	3	0:3	1:13,4
<i>C. microcerus</i>	269	47	5,7:1	9	9	1:1
<i>C. ater</i> . . .		1	0:1	1	1:0	1:1
<i>C. gracilis</i> . .	9	11	1:1,2	2	1	2:1
<i>C. confusus</i> .		4	0:4		1	0:1
<i>C. curtigena</i> .	10	17	1:1,7		2	0:2
<i>P. calcar</i> . . .	35	22	1,6:1		8	0:8
<i>P. viator</i> . . .	61	18	3,4:1	1	11	1:11
<i>P. dubiosus</i> .	9	3	3:1	—	—	3:1

gemeinsamen Arten die gleiche Tendenz wie im Lübke-Koog, unabhängig von der unterschiedlichen geographischen Herkunft.

4. *Veränderungen des Aktivitäts-Sexualindex bei Sukzession*

Wenn auch der Aktivitäts-Sexualindex nicht das tatsächliche Männchen-Weibchen-Verhältnis in einer Population wiederzugeben braucht, so ist doch der tatsächliche Sexualindex mit dem Aktivitäts-Sexualindex korreliert. Wenn also für eine Art in verschiedenen ökologischen Zonen unterschiedliche Aktivitäts-Sexualindices festgestellt werden, so folgt daraus, daß diese auf tatsächlichen Unterschieden im Männchen-Weibchen-Verhältnis, d.h. auf unterschiedlicher ökologischer Valenz der beiden Geschlechter, beruhen (vgl. HEYDEMANN 1962, p. 919). Voraussetzung hierfür ist gonochoristische Fortpflanzung. Für Laufkäfer und Spinnen konnte HEYDEMANN (1953, 1960, 1962) feststellen, daß im ökologischen Peiusgebiet der Sexualindex — von 1:1 im Optimum — zugunsten der Männchen verschoben wird. Im folgenden soll untersucht werden, ob ähnliche Verhältnisse auch für die Proctotrupiden zutreffen.

Tabelle 10. Veränderung des Aktivitäts-Sexualindexes häufiger Proctotrupiden-Arten des Lübke-Kooges bei Sukzessionen (Gelbschalen z. Zt. der Aktivitätsspitze)

		Aktivitäts- dichte (Ind./Gelb- schalen 4 Wo.	Sukzessions- tendenz gesamt ¹	Aktivitäts- sexualindex ♂: ♀	
<i>Codrus ligatus</i>					
Andelzone		1957	5,5	↑	1:10
		1958	8,4		1:9,5
		1959	18		1:8
Quellerzone		1957	17,8	↑	1:58
		1958	6,9		1:7,6
		1959	2		1:1
1958	Andelzone . .	8,4	↓	1:9,5	
	Quellerzone .	6,9		1:7,6	
	Wattzone . .	39,5		1:38,5	
<i>Codrus confusus</i>					
Andelzone		1957	12,1	↑	1:7,1
		1958	8,3		2,6:1
		1959	9,7		4,7:1
<i>Phaenoserphus calcar</i>					
Andelzone		1957	38	↓	4,4:1
		1958	57		2,8:1
		1959	80		8,7:1
Quellerzone		1957	74	↑	6,2:1
		1958	36		3:1
		1959	19		3,7:1
Wattzone		1957	44	↑	1,8:1
		1958	26		5,5:1
		1959	16		7:1
1957	Andelzone . .	38	↓	4,4:1	
	Quellerzone .	74		6,2:1	
	Wattzone . .	44		1,8:1	
1958	Andelzone . .	57	↑	2,8:1	
	Quellerzone .	36		3:1	
	Wattzone . .	26		5,5:1	
1959	Andelzone . .	80	↑	8,7:1	
	Quellerzone .	19		3,7:1	
	Wattzone . .	8		7:1	

¹ Abundanzzunahme in Pfeilrichtung auf Grund des Gesamtmaterials (vgl. Abb. 6).

In Tabelle 10 sind Beispiele für die Veränderung des Aktivitäts-Sexualindexes häufiger Proctotrupiden-Arten des Lübke-Kooges bei Sukzession zusammengestellt (vgl. auch die Abundanzkurven, Abb. 11 bis 14). Die Veränderungen der Aktivitäts-Sexualindices zeigen bei wech-

selnder Aktivitätsdichte bei den einzelnen Arten durchaus unterschiedliche Tendenzen.

Bei *Codrus ligatus* und *C. confusus* ist Retrogression von einer Zunahme des Männchen-Anteils begleitet, d.h. zur Zeit der größten Aktivitätsdichte bzw. in der Zeit höchster Abundanz ist der relative Weibchenanteil am höchsten. Das bedeutet aber, daß die Weibchen offenbar enger an die für die Art optimalen Bedingungen gebunden sind als die Männchen. Dieser Befund entspricht dem oben zitierten HEYDEMANNs. Für *Phaenoserphus calcar* lassen sich trotz größeren Zahlenmaterials nicht so eindeutige Tendenzen feststellen. Der schwankende Aktivitäts-Sexualindex ist hier sichtlich nicht Ausdruck unterschiedlicher ökologischer Valenz von Männchen und Weibchen. So besitzt beim Vergleich der einzelnen Zonen in den Jahren 1957 und 1959 die Zone mit der höchsten Aktivitätsdichte das weiteste Männchen-Weibchen-Verhältnis, 1958 jedoch das engste. Es scheint so, als ob die Männchen dieser relativ großen Art unter günstigen Witterungsbedingungen eine starke, die Grenzen der verschiedenen Zonen überschreitende Flugaktivität entfalten.

VI. Ökologische Charakterisierung der untersuchten Proctotrupiden-Arten

Die hier vorgelegten Untersuchungen beruhen auf Fallenfängen im Freiland. Aussagen über die Ökologie der einzelnen Arten können daher auch nur auf Grund ihres Auftretens oder Fehlens in ökologisch differierten Biotopen gemacht werden. Diese auf der Existenz von Populationen im Freiland beruhenden Aussagen charakterisieren die Stellung einer Art innerhalb der Biozönose besser als autökologische Labor-Untersuchungen. Im Laboratorium wird die gesamte Potenz bezüglich eines Umweltfaktors festgestellt, im Freiland der unter natürlichen Bedingungen tatsächlich genutzte Ausschnitt der Potenzspanne. Der Vorteil autökologischer Labor-Untersuchungen liegt darin, daß die einzelnen im Freiland zusammenwirkenden Faktoren hinsichtlich ihrer Bedeutung und Wirksamkeit getrennt untersucht werden können.

Da bei Fallenfängen alle Individuenzahlen Werte der „Aktivitätsdichte“ sind, treten anstelle der flächenbezogenen und statischen Termini Dominanz und Frequenz die aktivitätsbezogenen Termini „Aktivitäts-Dominanz“ und „Aktivitäts-Frequenz“ (HEYDEMANN 1953).

Die Aktivitäts-Dominanz der Arten stuft ich mit HEYDEMANN (1960) entsprechend folgendem Schema ein:

Über 30 % des Individuenanteils	= eudominant
10—30 %	desgl. = dominant
5—10 %	„ = subdominant
1— 5 %	„ = rezedent
weniger als 1 %	„ = subrezedent

Tabelle 11. *Ökologische Charakterisierung der Proctotrupiden der Untersuchungs-Erläuterungen*

Ökologische Kriterien	Gebiet	<i>Proctotrupes gravivator</i>	<i>Codrus brevicornis</i>	<i>Codrus ligatus</i>	<i>Codrus microcerus</i>	<i>Codrus ater</i>
1. Präsenzprozent in den verschiedenen untersuchten Biotopen	Westküste Köln	46 % 100 %	18 % —	82 % 100 %	55 % 100 %	18 % 100 %
2. Aktivitätsfrequenz in Prozent z. Zt. der Aktivitätsspitze	Westküste Köln, Lehm Köln, Sand	24 % 13 %	— —	100 % 52 % 100 %	100 % 48 % 100 %	14 % 13 %
3. Aktivitätsdominanz (Westküste im Vorzugsbiotop z. Zt. der Aktivitätsspitze)	Westküste Köln, Lehm Köln, Sand	subdominant eudominant subrezedent	rezedent — —	eudominant dominant eudominant	subdominant dominant eudominant	subrezedent rezedent subrezedent
4. Durchschnittlicher Aktivitäts-Sexualindex (Gelb- + Boden-fallen)	Westküste Köln	1,8:1 (24:1)	(0:10) —	1:33,4 1:11	4,5:1 1:1	(11:0) 1,5:1
5. Wirte ¹		(<i>Amara</i> - Arten) (Carab.)	<i>Quedius boops</i> ? (<i>Q. vexans</i>) (Staph.)	<i>Quedius simplicifrons</i> (Staph.)	<i>Xantholinus</i> ? <i>Tachyporus</i> ? (Staph.)	(<i>Creophilus maxillosus</i>) (Staph.)
6. Wirtsbindung		oligophag	wahrscheinlich oligophag	oligophag	oligophag?	oligophag?
7. Vorkommen in anderen Biotopen Schleswig-Holsteins		Felder Wallhecken Heide/Moor	Felder Laubwälder	Felder Wallhecken Laubwälder Heide/Moor Gärten Ufer	Felder Wallhecken Laubwälder Heide/Moor	Felder Wallhecken Laubwälder Ufer

¹ Mit ? versehene Arten sind für das Untersuchungsgebiet vermutete Wirts-Wirte bekannt, im Untersuchungsgebiet jedoch nicht durch Aufzucht bestätigt

Die Aktivitätsfrequenz wurde für den Lübke-Koog nur für dominante Arten (alle drei Dominanzstufen) berechnet. Die Präsenzangaben für den Raum Nordseeküste gelten für das Jahr, in dem die jeweilige Art ihre weiteste Verbreitung besaß.

Bei parasitischen Insekten ist Indigenität in einem Biotop immer an das Vorhandensein geeigneter Wirte gebunden. In bezug auf den Faktor „Wirt“ sind sie stenök. Wenn jedoch die Wirtsbindung nicht so eng ist, daß nur eine einzige Wirtsart in Frage kommt, der Parasit also oligo- oder polyphag ist, ist damit die Möglichkeit gegeben, eventuell in ökologisch differenten Biotopen indigen zu sein oder zu werden. Für die von mir untersuchten Proctotrupiden gilt nach unserer bisherigen Kenntnis

gebiete an der Nordseeküste im Vergleich mit den Untersuchungsgebieten bei Köln
s. Text

<i>Codrus gracilis</i>	<i>Codrus confusus</i>	<i>Codrus curtigena</i>	<i>Phaenoserphus calcar</i>	<i>Phaenoserphus viator</i>	<i>Phaenoserphus dubiosus</i>	<i>Phaenoserphus pallipes</i>	<i>Paracodrus apterogynus</i>
64 % 100 %	91 % 100 %	27 % 100 %	91 % 100 %	27 % 100 %	— 100 %	27 % 100 %	Bodenfallen 27 % 50 %
100 % 10 % 38 %	100 % 10 % 13 %	38 % 88 %	100 % 29 % 75 %	67 % 100 %	29 % 38 %	10 % 13 %	Bodenfallen 60 %
eudominant sub- dominant rezedent	dominant rezedent subrezedent	rezedent domi- nant sub- dominant	eudominant dominant eudominant	dominant eudominant dominant	— domi- nant rezedent	sub- dominant rezedent rezedent	Bodenfallen eudominant — subrezedent
6,7:1 1,4:1	1:1,2 1:2	1:2 1:1,5	3,7:1 1,5:1	1,8:1 2,4:1	— 2:1	(16:0) 1:2,5	1:1,3 (1:0)
Staphyli- nidae ?	Staphyli- nidae ?	Staphyli- nidae ?	<i>Quedius simplici- Staph.) (frons</i>	<i>Pterostichus niger ? (Carabus, Calosoma, Carab.)</i>	Carabi- dae ?	Carabidae ?	<i>Agriotes ? (Athous) (Elateridae)</i>
			wahrschein- lich oligophag	polyphag			oligophag
Felder Wallhecken Laubwälder Heide/Moor Gärten, Ufer	Felder Wallhecken Laubwälder Heide/Moor Gärten Ufer	Felder Wall- hecken	Felder Wallhecken Laubwälder Heide/Moor	Felder Wallhecken Laubwälder	Felder Wall- hecken	Felder Wallhecken Laubwälder	Felder Wallhecken

arten. In Klammern gesetzte Namen bezeichnen Arten, die aus der Literatur als sind.

die letztere Art der Wirtsbindung. Allerdings ist zu dieser Annahme in einzelnen Fällen der Analogieschluß von einer Art auf eine andere derselben Gattung notwendig.

Nach der Weite des Wirtsspektrums bezeichne ich eine Art als
stenophag bei Bindung an eine einzige Wirtsart,
oligophag bei Bindung an mehrere Arten einer oder nahe verwandter Gattungen,
polyphag bei Bindung an Arten verschiedener Gattungen oder gar Familien¹.

Oligo- oder gar Polyphagie bei flugfähigen und damit sehr vagilen Insekten, wie es die Proctotrupiden sind, macht es schwierig, auf Grund von Freilandfängen durch Vergleich die Bindung an abiotische Faktoren

¹ Etwas verändert nach STELLWAAG 1921.

zu beurteilen. Immerhin läßt sich für alle untersuchten Arten sagen, daß sie ausgesprochen windempfindlich sind (vgl. S. 463 ff., Kapitel über Vertikalverteilung). Daß sie trotzdem in der dem Wind besonders stark ausgesetzten Marschlandschaft in so hoher Abundanz auftreten können, wird dadurch möglich, daß sie in Bodennähe leben und den Schutz auch niedriger Vegetation ausnutzen.

Hinsichtlich ihres Anspruches an die Feuchte sind alle Proctotrupiden als hygrophil zu bezeichnen. Entsprechende Bedingungen werden in den untersuchten Biotopen gewährleistet einmal durch die Meeresnähe, die eine Luftfeuchte von durchschnittlich 84 % während des ganzen Jahres (Juli 80 %) bewirkt, zum anderen durch die Bodenart. Infolge hoher Wasserkapazität und großen Wasserhaltevermögens des Kleibodens erhält sich auch in Trockenperioden im Schutz der Vegetation eine Luftschicht mit ausreichender Feuchte.

In Tabelle 11 sind alle untersuchten Proctotrupiden-Arten des Küstengebietes mit denen aus zwei Biotopen unterschiedlicher Bodenart bei Köln ökologisch verglichen. Alle Angaben beziehen sich für die Nordseeküste auf Gelbschalenfänge, für Köln jedoch auf Grünschalenfänge! Die Herkunft wird folgendermaßen bezeichnet:

Westküste = Untersuchungsgebiet Lübke-Koog/Hauke-Haien-Koog
Köln, Lehm = Widdersdorf bei Köln, Kohlfelder auf lehmigem Boden
Köln, Sand = Sürth bei Köln, Kohlfelder auf sandigem Boden.

In der Anordnung der Daten folge ich zwecks besserer Vergleichbarkeit HEYDEMANN (1960, 1962).

Es folgt eine Übersicht über die Aktivitätsdominanz im Vorzugsbiotop zur Zeit der Aktivitätsspitze:

Untersuchungsgebiet Nordseeküste

- | | | |
|------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| a) subrezedente Arten: | 4 = 26,7% der Artenzahl mit | 15 Individuen = 0,3% |
| b) rezedente Arten: | 2 = 13,3% der Artenzahl mit | 19 Individuen = 0,4% |
| c) subdominante Arten: | 3 = 20,0% der Artenzahl mit | 142 Individuen = 3,2% |
| d) dominante Arten: | 2 = 13,3% der Artenzahl mit | 334 Individuen = 7,5% |
| e) eudominante Arten: | 4 = 26,7% der Artenzahl mit | 3929 Individuen = 88,5% |

Köln-Widdersdorf (Lehmboden)

- | | | |
|------------------------|-----------------------------|------------------------|
| a) subrezedente Arten: | 2 = 15,4% der Artenzahl mit | 2 Individuen = 0,3% |
| b) rezedente Arten: | 3 = 23,1% der Artenzahl mit | 21 Individuen = 4,0% |
| c) subdominante Arten: | 1 = 7,7% der Artenzahl mit | 28 Individuen = 5,4% |
| d) dominante Arten: | 5 = 38,5% der Artenzahl mit | 277 Individuen = 53,2% |
| e) eudominante Arten: | 2 = 15,4% der Artenzahl mit | 193 Individuen = 37,0% |

Köln-Sürth (Sandboden)

- | | | |
|------------------------|-----------------------------|------------------------|
| a) subrezedente Arten: | 5 = 38,5% der Artenzahl mit | 10 Individuen = 1,6% |
| b) rezedente Arten: | 3 = 23,1% der Artenzahl mit | 36 Individuen = 5,6% |
| c) subdominante Arten: | 1 = 7,7% der Artenzahl mit | 29 Individuen = 4,5% |
| d) dominante Arten: | 1 = 7,7% der Artenzahl mit | 91 Individuen = 14,2% |
| e) eudominante Arten: | 3 = 23,1% der Artenzahl mit | 476 Individuen = 74,1% |

An der Nordseeküste sind 9 Arten (=60% der Artenzahl) zeitweilig dominant (alle drei Dominanzstufen). Sie stellen zusammen 99,2% der Individuen.

Auf Lehm Boden bei Köln sind 8 Arten (=61,5% der Artenzahl) dominant mit 95,6% der Individuen, auf Sandboden dagegen nur fünf Arten (=38,5% der Artenzahl), die jedoch ebenfalls 92,8% der Individuen stellen. Auf schweren Böden (Nordseeküste: Klei, tonreich, Widdersdorf: Lehm) werden also dominante Positionen von fast doppelt so vielen Arten erreicht wie auf sandigem Boden (Sürth). Der Grund hierfür ist wiederum in erster Linie in den Wirtsbeziehungen der Proctotrupiden zu suchen. Für die Kohlfelder bei Köln, von denen die hier bearbeiteten Proctotrupiden stammen, konnte KIRCHNER (1960) nachweisen, daß unter den Carabiden, die neben den Staphyliniden die wichtigsten Wirtsarten stellen, 20 Arten entweder gehäuft oder ausschließlich auf Lehm Boden auftreten gegenüber nur 7 Arten mit gehäuften oder ausschließlichem Vorkommen auf Sandboden. Auf vier Feldern mit Lehm Boden wurden 4703 Carabiden, auf zwei sandigen Feldern im gleichen Zeitraum nur 905 Carabiden gefangen. Entsprechende Untersuchungen über die Staphyliniden des gleichen Gebietes liegen leider nicht vor. Jedoch stellte HEYDEMANN (1953) für Winterroggen-Felder in Schleswig-Holstein ebenfalls einen Arten- und Individuenrückgang der Staphyliniden auf leichten Böden gegenüber schweren Böden fest. Die hohe Arten- und Individuendichte der Proctotrupiden auf schweren Böden wird also in erster Linie durch die höhere Wirtsdichte erreicht. Hinzu kommen die schon erwähnten günstigen mikroklimatischen Bedingungen lehmiger und toniger Böden. Die relative Luftfeuchte ist bei lehmigem Boden dicht über der Bodenoberfläche und auch noch innerhalb der Vegetation erheblich höher als bei Sandboden. HEYDEMANN (1953) stellte z.B. für Winterroggen-Felder nach nächtlichem Regen bei noch feuchter Bodenoberfläche folgende Werte fest:

	Sandiger Boden %	Lehmiger Boden %
Am Boden (Schatten)	65	96
Am Boden (besonnt)	46	95
50 cm über Boden in Vegetation	62	75
Über Vegetation (2 m Höhe) .	72	74

Zu bemerken ist jedoch, daß die Unterschiede im Artenspektrum schwerer und leichter Böden bei Proctotrupiden nur durch rezedente Arten hervorgerufen werden. Alle dominanten Arten treten auf beiden Bodenarten auf. Während also die Carabiden- und Staphyliniden-Synusien beider Bodenarten sowohl qualitative als auch quantitative

Unterschiede aufweisen, stellen wir bei den Proctotrupiden nur quantitative fest.

Für Coleopteren des Untersuchungsgebietes Nordseeküste stellte HEYDEMANN (1962, p. 915) fest, „daß der größte Prozentsatz an Arten, die im Vorland und Koog zu dominanter Position gelangen, zu den stenöken Arten gehören; den geringsten Prozentsatz an dominanten Arten weist die euryöke Artengruppe auf. Der Untersuchungsraum erweist sich damit als so spezialisiert, daß stenöke Arten größere Ausichten auf Erreichen hoher Populationsdichte haben als Arten mit weiter ökologischer Spanne!“ Für die Käfer parasitierenden Proctotrupiden treffen diese Verhältnisse nicht zu. Vielmehr werden gerade solche Arten dominant, die eine offenbar recht weite ökologische Potenz besitzen, wie schon aus ihrem Vorkommen in verschiedenen Biotopen Schleswig-Holsteins zu schließen ist (vgl. Tabelle 11, Zeile 9). (Es ist allerdings noch unbekannt, ob es überhaupt stenöke Proctotrupiden gibt.) *Codrus ligatus* und *Phaenoserphus calcar* treten bereits im Vorland auf und parasitieren hier den halobionten Staphyliniden *Quedius simplicifrons*, der nur im Küstenbereich vorkommt. Ihre Oligophagie ermöglicht es den Proctotrupiden als Pionierarten in Primärbiotopen aufzutreten, sofern geeignete Wirte, ausreichende Feuchte und Windschutz gegeben sind.

Biometrischer Teil

A. Fragestellung

Die Gattung *Codrus* PANZER der Proctotrupidae besteht nach PSCHORN-WALCHER (1958) vermutlich aus acht bis elf paläarktischen Arten. Über die tatsächliche Artenzahl gehen die Meinungen der verschiedenen Autoren auseinander. So äußert PSCHORN-WALCHER (1958) die Vermutung, daß *C. ligatus* NEES und *C. microcerus* (KIEFFER) einerseits und *C. ater* (NEES ?) und *C. gracilis* (NIXON) andererseits nur „allometrische Varianten“ je einer Art seien. Die gleiche Meinung vertritt HELLÉN (1941) für die *C. ater* nahe stehenden „Arten“ *C. gracilis*, *C. confusus* (NIXON) und *C. curtigena* (NIXON). NIXON (1938) hingegen trennt die genannten Arten. Er tut dies in erster Linie auf Grund von Größen- und Proportionsunterschieden. Eine Bestimmung nach seiner Tabelle ist möglich, sofern man „typische“ Tiere der jeweiligen Art vorliegen hat. Bei der Durchsicht umfangreichen Materials jedoch treten häufiger Tiere auf, die Zwischenformen zu sein scheinen. Das führte PSCHORN-WALCHER zu der Annahme, daß innerhalb der genannten Komplexe die Proportionen von Körperteilen oder -anhängen mit der Körpergröße korreliert, die Artunterschiede letzten Endes also Größenunterschiede seien. Tatsächlich hat TOMŠÍK (1951) eine Korrelation zwischen Antennenlänge und Körpergröße bei *C. ligatus* und *C. microcerus* festgestellt.

Der stark ausgeprägte Sexualdimorphismus der meisten Proctotrupiden-Arten hat bisher die eindeutige Zuordnung der *Codrus*-Männchen zu den einzelnen Arten verhindert. NIXON (1938) sieht seinen Versuch einer solchen Zuordnung selbst als nicht voll befriedigend an. Er trennt die Männchen der einzelnen Arten oder Artengruppen nach Größen- und Färbungsmerkmalen sowie nach der Form des Femur III und der Antennenbehaarung. Die von ihm neu beschriebenen Arten sind ausschließlich auf weibliche Tiere begründet. HELLÉN (1941) trennt die *Codrus*-Männchen nach der Furchung des 2. (morphologisch 3.) Abdominaltergits.

Die ökologische Analyse einer Tiergruppe ist nicht möglich, wenn ihre einzelnen Arten nicht sicher bestimmt werden können. Im Hinblick auf die Gattung *Codrus* war deshalb eine eingehende biometrische Untersuchung Voraussetzung für die im ersten Teil vorgelegte ökologische Auswertung.

B. Methodik

Der größte Teil meines Materials entstammt Fallenfängen. Die Tiere sind also durch 4%iges Formalin fixiert (s. S. 428). Die Aufbewahrung geschieht in 70 bis 80%igem Alkohol. Schrumpfungen und farbliche Veränderungen treten nicht auf.

Zur Untersuchung wurden die Tiere gewässert und dann in Blockschälchen unter ein binokulares Präpariermikroskop (Binokular) gebracht. Bei 50—100facher Vergrößerung wurden folgende Körperteile gemessen: Länge des Thorax, Länge und Breite des Kopfes, Breite von Mund und Stirn. Die Lage der einzelnen Meßstrecken geht aus Abb. 15 hervor. Anstelle der Körperlänge wurde die Thorax-Länge (Th-L) gemessen, da sie genauer festzustellen ist. Der Thorax stellt eine feste Kapsel dar, gegen die Kopf und Abdomen beweglich sind. Das Abdomen ist zudem noch teleskopartig streckbar, und der Ovipositor der Weibchen kann abgewinkelt werden, so daß bei Messung der gesamten Körperlänge vom Kopf bis zur Ovipositorspitze der Weibchen bzw. bis zum Paramerenende der Männchen zu große und nicht kontrollierbare Fehler auftreten würden.

Der Kopf wurde für die Längenmessung so orientiert, daß die Occipital-Carina von oben gesehen eine gerade Linie bildet, die Occipital-Fläche also rechtwinklig auf der Meßebe steht. Diese Einstellung ist genauer zu erreichen als die von NIXON (1938) gewählte, bei der die Ocellen in einer Ebene liegen. Es ist allerdings bei der von mir gewählten Orientierung des Kopfes weniger vom Stirnkiel zu sehen, so daß nur sehr selten Kopflängen gemessen werden, die größer als die Kopfbreite sind.

Alle Körperanhänge wie Antenne, Flügel und Beine sowie Geschlechtswerkzeuge wurden abpräpariert und nach Aufhellen mit Kalilauge (KOH) in Faurescher Lösung zum Teil auch in Celodal (nach OSSIANILSSON 1957) eingebettet. Die Flügel wurden nicht mit Kalilauge behandelt. Die in Abb. 15 angegebenen Strecken wurden mit dem Mikroskop gemessen. Um die bei unterschiedlicher Vergrößerung mit Binokular und Mikroskop festgestellten Längen der einzelnen Organe vergleichen zu können, wurden alle Werte in μ umgerechnet. Die Meßgenauigkeit betrug beim Binokular für die Thorax-Länge $\pm 2-5 \mu$, die mikroskopischen Messungen waren auf $\pm 5-10 \mu$ genau.

Alle gemessenen Werte wurden zur Thorax-Länge (anstelle der Körper-Länge) in Beziehung gesetzt. Zur Berechnung der zugehörigen Korrelations- und Regres-

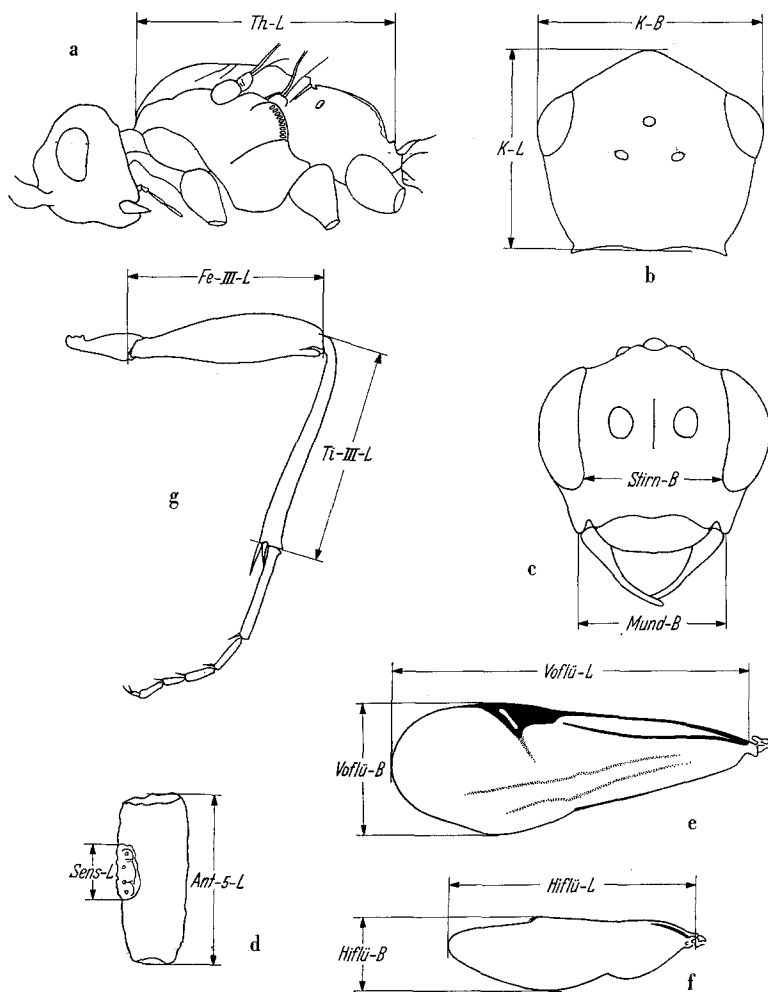


Abb. 15a—f. Die Lage der Meßstrecken auf den verschiedenen Körperteilen. a Thorax von der Seite: Thorax-Länge (*Th-L*). b Kopf von oben: Kopf-Länge (*K-L*) und Kopf-Breite (*K-B*). c Kopf von vorn: Stirn-Breite und Mund-Breite (*Stirn-B*, *Mund-B*). d 5. Antennenglied: Gesamt-Länge (*Ant-5-L*) und Sensillen-Länge (*Sens-L*). e Vorderflügel: Länge und Breite (*Voflü-L*, *Voflü-B*). f Hinterflügel: Länge und Breite (*Hiflü-L*, *Hiflü-B*). g III. Bein: Femur-III-Länge und Tibia-III-Länge (*Fe-III-L*, *Ti-III-L*).

sionskoeffizienten wurden folgende Formeln verwendet (vgl. LINDER 1957, WEBER 1961, REMPE 1962):

Regressionskoeffizient:
$$b = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum (x_i - \bar{x})^2}$$

Korrelationskoeffizient:
$$r = b \frac{s_y}{s_x}$$

Streuung:
$$s_x^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}$$

Der Regressionskoeffizient b gibt die Steigung der Geraden an, um die sich die einzelnen Meßpunkte scharen, d.h. er sagt aus, um wieviele Einheiten y zunimmt, wenn x um eine Einheit wächst. x_i und y_i sind die einzelnen Meßwerte, \bar{x} und \bar{y} die Mittelwerte. Der Korrelationskoeffizient r ist ein Maß für die Bindung der Meßpunkte an die Regressionsgerade. Er kann maximal den Wert 1 annehmen; dann liegen alle Punkte auf der Geraden. Das bedeutet, daß die Korrelation um so enger ist, je mehr sich r dem Wert 1 nähert.

Die Signifikanz der Korrelationskoeffizienten wurde anhand der Tabelle 11 bei WEBER (l.c.) geprüft. Unterschiede zwischen zwei Regressionskoeffizienten wurden beurteilt nach

$$t = \frac{b_1 - b_2}{s_d}, \text{ wobei}$$

$$s_d = \frac{\sum (y'_i - Y_i)^2 + \sum (y''_i - Y_i)^2}{n' + n'' - 4} \left(\frac{1}{\sum (x'_i - \bar{x})^2} + \frac{1}{\sum (x''_i - \bar{x})^2} \right)$$

mit

$$\sum (y_i - Y_i)^2 = \sum (y_i - \bar{y})^2 - \frac{(\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}))^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2}$$

(vgl. LINDER). Die Signifikanz von t wurde dann anhand von Tafel III bei LINDER geprüft.

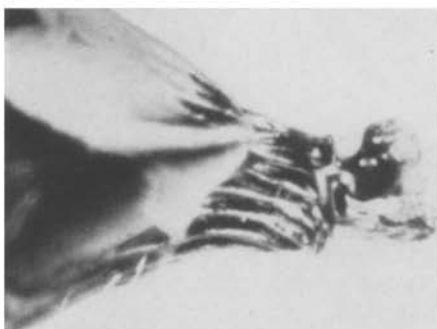
C. Trennung der Artkomplexe *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus* und *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*

Die Weibchen von *C. ligatus*/*C. microcerus* lassen sich anhand der Skulptur des Legebohrers relativ leicht von denen des Komplexes *C. ater*/*C. gracilis*/*C. confusus* trennen. Der Legebohrer zeigt bei der ersten Gruppe feine Längsrillen, bei der zweiten weist er nur einzelne flache Punkte auf sonst glatter Oberfläche auf. Da diese Merkmale naturgemäß bei den Männchen nicht vorhanden sind, galt es, nach anderen zu suchen, um zunächst einmal die zahlreichen *Codrus*-Männchen der beiden Artengruppen trennen zu können. Die Genitalanhänge erwiesen sich als hierfür völlig unbrauchbar. Wie Untersuchungen an allen mir zugänglichen Arten gezeigt haben, sind diese Anhänge in der gesamten Familie so einheitlich, daß sie selbst zur Gattungstrennung kaum geeignet sind. Eine kurze Darstellung soll daher später an anderer Stelle gegeben werden.

Als ein relativ konstantes Merkmal erwies sich jedoch die Skulptur der Petiolus-Seiten. Die Seiten des Petiolus zeigen bei den 5 Arten tiefe Längsrillen, zwischen denen erhabene, oben abgerundete und glatte Wülste verlaufen. Diese Wülste biegen bei *C. ligatus* und *C. microcerus* im vorderen Drittel in runden Bögen nach unten um. Die obersten, dann vordersten beider Seiten vereinigen sich auf der Ventralseite. Bei *C. ater*, *C. gracilis* und *C. confusus* verlaufen die Wülste dagegen bis zum vorderen Randwulst des Petiolus. Sie gehen entweder in diesen über oder biegen kurz vorher rechtwinklig nach unten um. Dieses Merkmal ist in beiden Geschlechtern vorhanden, so daß nach ihm auch die Männchen getrennt werden können (s. Abb. 16 und 17).



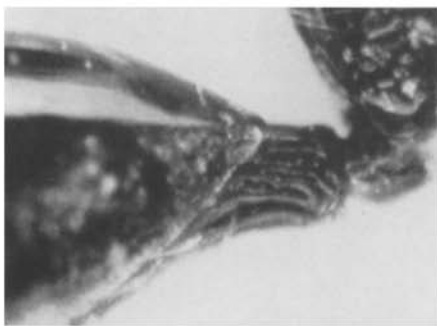
C. ligatus ♀ (Th-L: 1925 μ)



C. ligatus ♂ (Th-L: 1537 μ)



C. microcerus ♀ (Th-L: 1174 μ)



C. microcerus ♂ (Th-L: 1188 μ)

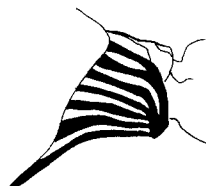
Abb. 16. *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus*. Petiolus von der Seite. Die Zeichnungen sind halbschematische Darstellungen der Photographien. In Klammern die Thorax-Länge der abgebildeten Tiere



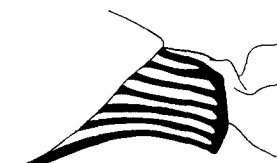
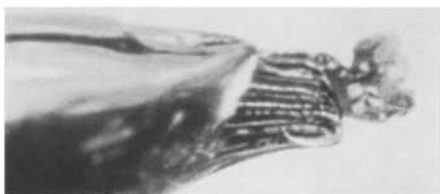
C. ater ♀ (Th-L: 1755 μ)



C. ater ♂ (Th-L: 1725 μ)



C. gracilis ♀ (Th-L: 1107 μ)



C. gracilis ♂ (Th-L: 1137 μ)



C. confusus ♀ (Th-L: 783 μ)



C. confusus ♂ (Th-L: 1012 μ)

Abb. 17. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*. Petiolus von der Seite; sonst wie Abb. 16

Bei *C. curtigena*, der dem zweiten Komplex offenbar nahe steht, laufen Rinnen und Wülste gerade bis an den wulstigen Vorderrand des Petiolus. Sie sind bei dieser Art noch mit Grubenpunkten versehen und glänzen besonders stark. Außerdem sind bei *C. curtigena* beide Geschlechter durch den kurzen Abstand zwischen unterem Augenrand und Mandibelbasis (Name!) gekennzeichnet, wodurch die „Mundöffnung“ (= Abstand Mandibelbasis—Mandibelbasis) breiter wird als die Stirn.

Die nach den aufgeführten Merkmalen getrennten beiden Artkomplexe werden im folgenden als Einheiten untersucht.

D. Biometrische Untersuchungen über die Variabilität einiger *Codrus*-Arten

Codrus ligatus/*Codrus microcerus*

1. Variabilität einzelner Merkmale

Nach NIXON (1938, p. 434) unterscheiden sich *C. ligatus* und *C. microcerus* wie folgt:

“Head clearly wider than long; funicle 8—9 clearly longer than their apical width *ligatus*
Head not wider than long; funicle 8—9 not obviously longer than their apical width *microcerus*
und weiter (p. 437—438):

“*E. ligatus* (= *C. ligatus*) is on an average much larger than the following species, attaining a length of 4,8 mm (...) while *E. microcerus* (= *C. microcerus* KIEFF.) in largest examples does not seem to exceed 3,5 mm. . . . In small individuals (of *E. ligatus*) averaging 3,5 mm . . . the funicular segments are relatively shorter and 8—9 are often but little longer than wide; in such examples as these, the shape of the head provides the more reliable criterion for separation from *E. microcerus*.”

HELLÉN (1941, p. 37) schreibt:

„Die mittleren Geißelglieder länger als breit, Kopf gewöhnlich quer. . . . *ligatus*
Die mittleren Geißelglieder schwach kugelig, kopf quadratisch *microcerus*“.

HELLÉN macht noch folgende Anmerkungen zu *C. ligatus*: „Die Art ist im weiblichen Geschlecht bisweilen etwas schwer von *microcerus* zu unterscheiden. Die Körpergröße ist im allgemeinen beträchtlicher...“ und zu *C. microcerus*: „Die Körpergröße dieser Art variiert zwischen 2,3 und 4,2 mm. Bei den kleinsten Stücken scheint der Kopf fast länger als breit zu sein.“

Unterschiede zwischen den beiden Arten bestehen also in der Körpergröße und in den Proportionen des Kopfes und einzelner Antennenglieder. Das legt die Frage nahe, ob die genannten Merkmale in ihrer Variabilität mit der Körpergröße (gemessen als Thorax-Länge) zusammenhängen und ob sich weitere Merkmale ähnlich oder anders verhalten. Der Umfang des berücksichtigten Materials erlaubt es, dieses nach Herkünften aufzuteilen und die einzelnen Kollektive miteinander zu vergleichen. In den Abb. 18—23 sind die Beziehungen zwischen Kopf-Länge (K-L) und Kopf-Breite (K-B), Antennen-Länge (Ant-L)¹, Länge und

¹ Erhalten durch Summation der Längen der einzelnen Glieder.

Breite der Vorder- und Hinterflügel (Voflü-L, Voflü-B, Hiflü-L, Hiflü-B), ferner Länge des III. Femurs (Fe-III-L) und der III. Tibia (Ti-III-L) auf der einen und der Thorax-Länge (Th-L) auf der anderen Seite dargestellt. Um die Abbildungen nicht zu unübersichtlich werden zu lassen, sind lediglich die jeweiligen Regressionslinien eingezeichnet. In Tabelle 12 sind die zugehörigen Regressionskoeffizienten (b) und die Korrelationskoeffizienten (r) sowie deren Zufallshöchstwerte (Zw; nach WEBER 1961, Tafel 11) für 0,1 % Irrtumswahrscheinlichkeit zusammengestellt.

Alle aufgeführten Merkmale sind bei beiden Geschlechtern eng mit der Thorax-Länge korreliert ($r > 0,9$). Das gilt auch für die hier nicht dargestellten Einzellängen der Antennenglieder 5, 11 und 13 sowie für die 3. Valvulae des weiblichen Ovipositors. Auf die Korrelation zwischen der Länge des 5. Antennengliedes und der Körpergröße bei *C. ligatus* und *C. microcerus* wies schon Tomšík (1951) hin, belegte diese Feststellung jedoch nicht durch eine Berechnung der Koeffizienten.

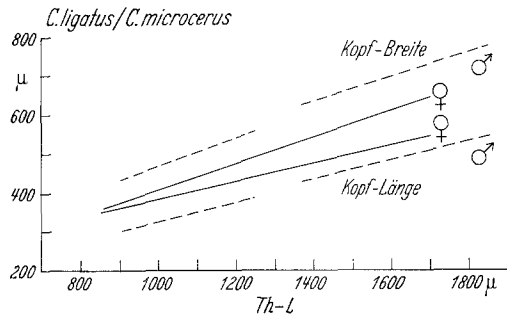


Abb. 18. *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus*. Relationen Kopf-Länge: Thorax-Länge und Kopf-Breite zu Thorax-Länge; ausgezogene Linie = ♀♀, gestrichelte Linie = ♂♂

Bei punktförmiger Auftragung der einzelnen Meßwerte für jedes Tier zeigt sich, daß die *Männchen* sich auf zwei Kollektive verteilen, deren Regressionskoeffizienten für die Relation Ant-L:Th-L signifikant verschieden sind ($t = -3,18$; $t_{0,01; 45} = 2,689$). Für die übrigen Merkmale stimmen die Regressionskoeffizienten überein, die Regressionslinien sind jedoch gegeneinander versetzt. MEUNIER (1959) nennt diese von ihm bei allometrischen Untersuchungen an Vögeln beobachtete Erscheinung „Transposition“. Über die Beurteilung ihres systematischen Wertes besteht noch Unklarheit. MEUNIER schreibt ihr Bedeutung zu für den Fall, daß $b > 1$ (positiv allometrisches Wachstum), während bei $b < 1$ (negativ allometrisches Wachstum) die Transposition nur als Folge der Größenzunahme auftritt, um „Gestaltverzerrungen“ zu verhindern. Da im vorliegenden Fall die Transpositionen zwischen Kollektiven auftreten, die hinsichtlich der Größe deutlich getrennt sind, möchte ich ihnen hier systematische Bedeutung zusprechen. RÖHRS (1959) fand bei verschiedenen Feliden- und Caniden-Arten, also bei Säugetieren, daß bei gleichen oder ähnlichen Allometriekonstanten — ihr entspricht bei linearer Regression der Koeffizient b — die Allometriergeraden der einzelnen Arten für die Beziehung $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$: Basilarlänge gegeneinander

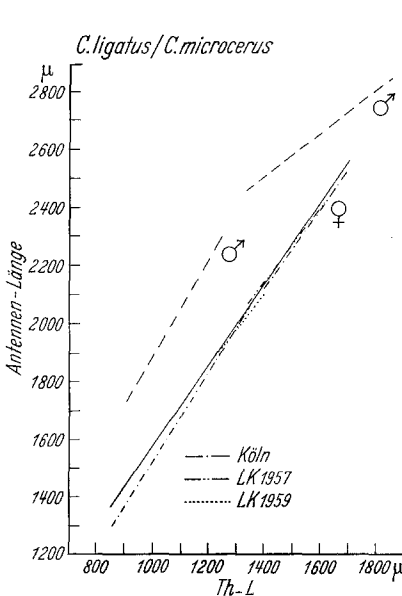


Abb. 19

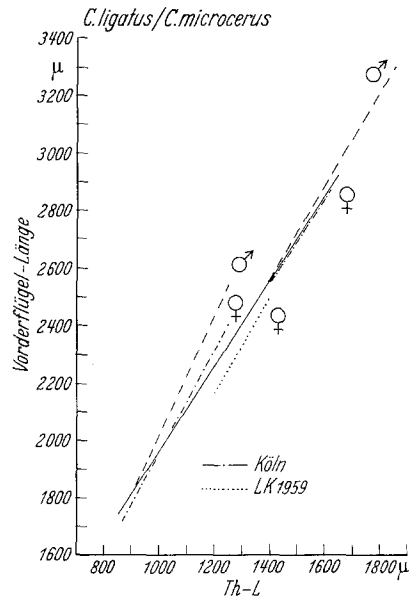


Abb. 20

Abb. 19. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Relation Antennenlänge:Thorax-Länge.
LK Lübke-Koog

Abb. 20. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Relation Vorderflügel-Länge:Thorax-Länge.
LK Lübke-Koog

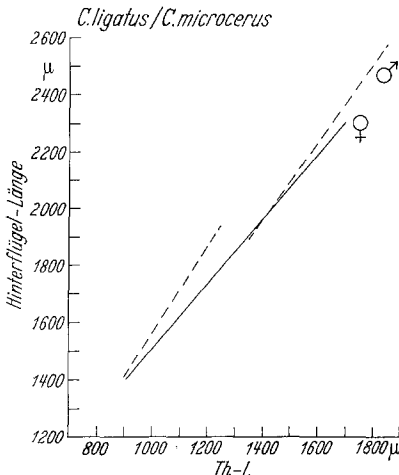


Abb. 21

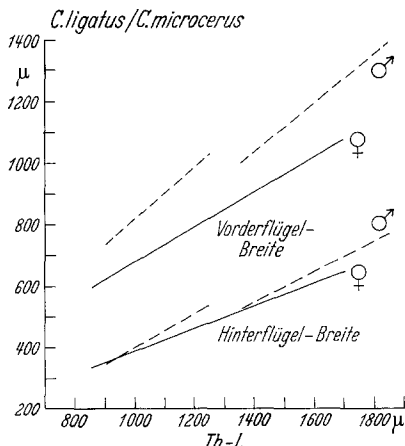


Abb. 22

Abb. 21. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Relation Hinterflügel-Länge:Thorax-Länge

Abb. 22. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Relationen Vorderflügel-Breite:Thorax-Länge
und Hinterflügel-Breite:Thorax-Länge

versetzt sind. Die Transpositionen zeigen hier also artspezifische Unterschiede an. Sowohl für die Caniden als auch für die Feliden sind übrigens

für die genannte Beziehung die Allometriekonstanten (sie entsprechen dem Koeffizienten b) < 1 . Den beobachteten Transpositionen würde also nach MEUNIER kein systematischer Wert zukommen.

Bei den *Weibchen* verschleiern die summarische Darstellung des Gesamtmaterials und die hohen für dieses Material berechneten Korrelationskoeffizienten die Tatsache, daß es sich ebenfalls aus verschiedenen Teilkollektiven zusammensetzt. Für die Verhältnisse Ant-L:Th-L und Voflü-L:Th-L ist das Weibchen-Material daher zusätzlich nach Herkünften getrennt berechnet und dargestellt worden. Die Kölner Tiere verteilen sich wie die Männchen auf zwei Gruppen mit nahezu übereinstimmenden Regressionskoeffizienten. Die beiden Regressionslinien sind bei den Weibchen jedoch nicht gegeneinander versetzt. Die Tiere aus der Andelzone des Lübke-Kooges 1959 (s. S. 451) hingegen zeigen für die Beziehung Voflü-L:Th-L eine deutliche Transposition gegenüber dem Gesamtmaterial.

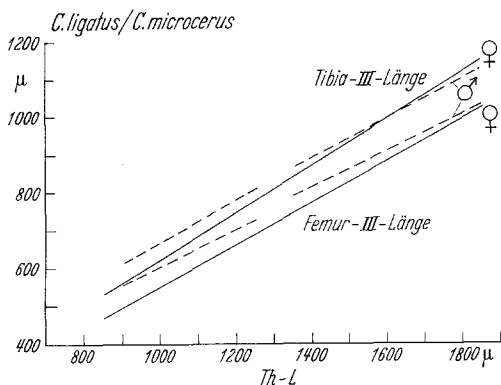


Abb. 23. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Relationen Femur-III-Länge:Thorax-Länge und Tibia-III-Länge:Thorax-Länge

In der Größe liegen sie etwa zwischen den beiden Kölner Gruppen, während das übrige Material von der Nordseeküste im Bereich der Gruppe großer Tiere von Köln liegt (vgl. Abb. 19, 20). Die entsprechenden Koeffizienten sind in Tabelle 13 zusammengestellt. Aus den angeführten Berechnungen geht hervor, daß der Komplex *Codrus ligatus/Codrus microcerus* in sich offenbar nicht einheitlich ist — die Formunterschiede beruhen nicht allein auf Größenunterschieden. Dieses Ergebnis ist vor allem auf die bei den Männchen vorliegenden Verhältnisse begründet. Um festzustellen, ob auch bei den Weibchen Merkmale existieren, die eine Trennung in zwei Gruppen erlauben, wurden die Kopflänge in Prozent der Kopf-Breite, die Breite der 5. und 11. Antennenglieder in Prozent ihrer Länge zur Thorax-Länge in Beziehung gesetzt.

Das Ergebnis zeigt Abb. 24 für das Verhältnis $\frac{K \cdot L \cdot 100}{K \cdot B}$: Th-L. Für die Antennenglieder ergibt sich das gleiche Bild. Wir bekommen eine Verteilung mit zwei etwa gegenläufigen Regressionslinien. Die Streuung der Einzelwerte für $\frac{K \cdot L \cdot 100}{K \cdot B}$ ist jedoch so groß, daß sich die Regressionen nicht signifikant berechnen lassen. Die Eintragung der Einzel-

Tabelle 12. *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus*. Regressions- und Korrelationskoeffizienten für die in Abb. 18—23 dargestellten Regressionslinien

Regression	Art	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	ZW (0,1 %)
K-L:Th-L (Abb. 18)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,26	0,78	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	0,25	0,91	0,53
	♀♀	87	0,24	0,96	0,34
K-B:Th-L (Abb. 18)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,31	0,92	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	0,35	0,91	0,53
	♀♀	87	0,34	0,93	0,34
Ant-L:Th-L (Abb. 19)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,94	0,75	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	32	1,63	0,92	0,54
	♀♀	78	1,38	0,97	0,37
Voflü-L:Th-L (Abb. 20)	<i>ligatus</i> ♂	19	1,76	0,93	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	2,10	0,98	0,53
	♀♀	87	1,50	0,96	0,34
Voflü-B:Th-L (Abb. 22)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,81	0,85	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	0,85	0,96	0,53
	♀♀	83	0,55	0,95	0,36
Hiflü-L:Th-L (Abb. 21)	<i>ligatus</i> ♂	19	1,40	0,92	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	1,50	0,97	0,53
	♀♀	75	1,12	0,96	0,37
Hiflü-B:Th-L (Abb. 22)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,48	0,85	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	0,55	0,96	0,53
	♀♀	75	0,35	0,94	0,37
Fe-III-L:Th-L (Abb. 23)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,48	0,90	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	0,51	0,95	0,53
	♀♀	73	0,56	0,99	0,37
Ti-III-L:Th-L (Abb. 23)	<i>ligatus</i> ♂	19	0,53	0,92	0,68
	<i>microcerus</i> ♂	34	0,59	0,96	0,53
	♀♀	73	0,61	0,99	0,37

n = Anzahl; *b* = Regressionskoeffizient; *r* = Korrelationskoeffizient; ZW (0,1 %) = Zufallshöchstwert für 0,1 % Irrtumswahrscheinlichkeit.

punkte läßt jedoch erkennen, daß die Kölner Tiere zwei Gruppen angehören, zwischen denen das Material aus der Andelzone 1959 hinsichtlich der Thorax-Länge eine Mittelstellung einnimmt, während die angedeutete Regressionsgerade zu derjenigen der Kölner *microcerus*-Tiere transponiert ist.

Für die Existenz zweier Arten, *Codrus ligatus* und *Codrus microcerus*, im vorliegenden Komplex sprechen also bei den Männchen die oben geschilderten Transpositionen zwischen den Regressionen verschiedener Merkmale auf die Thorax-Länge und bei den Weibchen die gegenläufigen, d. h. steigenden und fallenden, Regressionslinien für die Beziehung zwi-

sehen den Verhältniswerten der Kopf- und Antennenglied-Maße und der Thorax-Länge.

2. Sexualdimorphismus

Art und Ausmaß des Sexualdimorphismus bei den *Codrus*-Arten, der bisher eine Zuordnung der Männchen zu den einzelnen Arten unmöglich gemacht hat, läßt sich aus den Abb. 18—23 und 25 ablesen. Bei gleicher Körpergröße besitzen die Männchen längere Antennen und längere III. Femora. Die Vorderflügel der Männchen sind breiter als die der

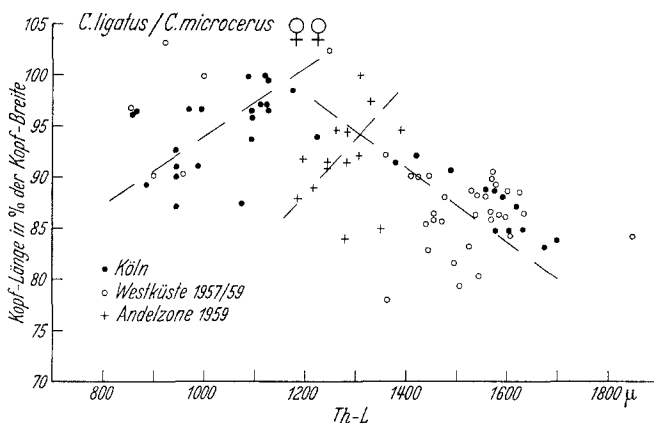


Abb. 24. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Relation Kopf-Länge in Prozent der Kopf-Breite:Thorax-Länge. Regressionslinien geschätzt

Weibchen. Die stärksten Unterschiede zwischen den Geschlechtern zeigen sich bei den Kopfproportionen (Abb. 18). Die Regressionslinien laufen für Männchen und Weibchen parallel. Der Regressionskoeffizient für das Verhältnis K-B:Th-L ist größer als der für K-L:Th-L. Große Tiere haben also relativ breitere Köpfe als kleine Tiere. Die Köpfe der Männchen sind

Tabelle 13. *Codrus ligatus/Codrus microcerus* ♀♀. Regressions- und Korrelationskoeffizienten für die Beziehungen Ant-L:Th-L und Voflü-L:Th-L im Vergleich verschiedener Herkünfte

Regression	Art	Herkunft	n	b	r	ZW (0,1%)
Ant-L:Th-L	<i>ligatus</i>	Köln	11	1,36	0,87	0,82
	<i>microcerus</i>	Köln	20	1,54	0,97	0,65
	l/m	Nordseeküste	29	1,21	0,81	0,55
	l/m	Andelzone 1959	14	1,26	0,83	0,75
Voflü-L:Th-L	<i>ligatus</i>	Köln	11	1,48	0,89	0,82
	<i>microcerus</i>	Köln	20	1,71	0,96	0,65
	l/m	Nordseeküste	29	1,42	0,78	0,55
	l/m	Andelzone 1959	14	1,63	0,86	0,75

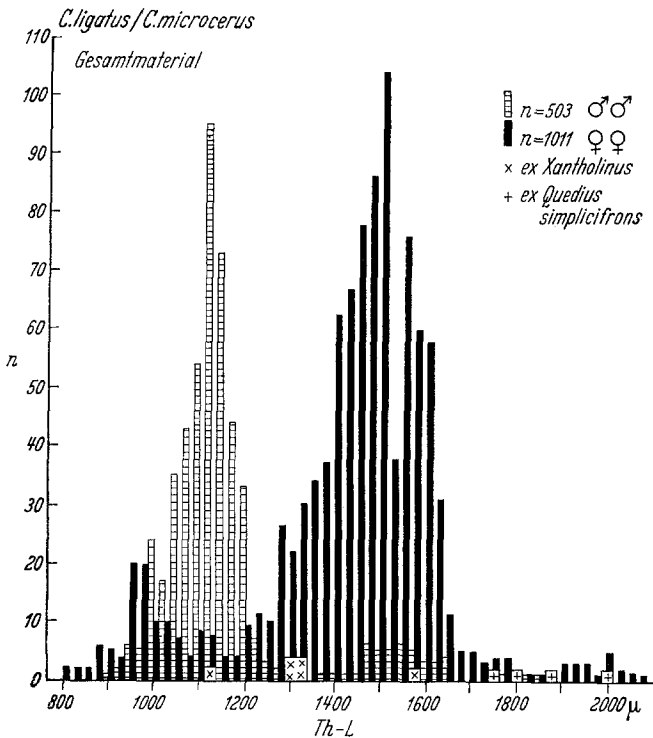


Abb. 25. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Variabilität der Körpergröße, Gesamtmaterial. Eingezichnet die Größe der Tiere, die aus *Xantholinus* und aus *Quedius simplicifrons* gezogen worden sind (vgl. Text)

jedoch bei gleicher Körpergröße kürzer und außerdem breiter als die der Weibchen. Hierdurch kommen die völlig abweichenden Proportionen zustande.

3. Variabilität der Körpergröße

Die Längen aller Körperanhänge sind eng mit der Körpergröße korreliert. Bei Veränderung der Körpergröße ändern sie sich ebenfalls im Sinne einer einfachen Geraden-Gleichung mit der Formel $y = \bar{y} + b(x - \bar{x})$. Mit der Körpergröße korrelierte Proportionsänderungen bei Säugetieren dagegen folgen meist der Bertalanffyschen Allometriegleichung $y = b \cdot x^a$ bzw. $\log y = \log b + a \cdot \log x$, deren Faktor a dem Regressionskoeffizienten b bei linearer Regression entspricht (vgl. RÖHRS 1959 und 1961). Für den Komplex *C. ligatus/C. microcerus* kann also das Problem der Formveränderung auf die Frage nach der Körpergrößen-Variabilität reduziert werden.

Über die Variabilität der Körpergröße des gesamten mir vorliegenden Materials gibt Abb. 25 Auskunft. Die Verteilung ist für Männchen und Weibchen deutlich zweigipfelig. Bei den Männchen ist der *microcerus*-

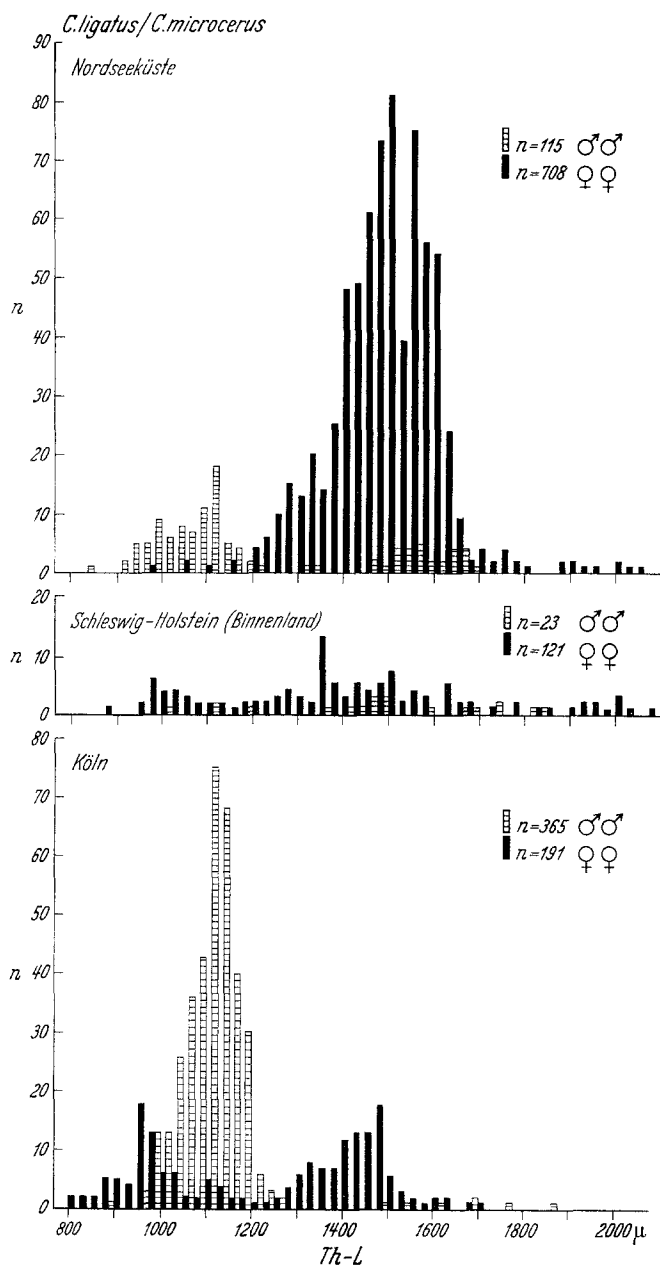


Abb. 26. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Variabilität der Körpergröße bei Tieren verschiedener Herkunft

Gipfel höher, bei den Weibchen der *ligatus*-Gipfel. Die Variationsbreiten der Männchen überschneiden sich nicht, während bei den Weibchen die

Verteilungskurven ineinander übergehen. Teilt man das Material nach Herkunft auf, so verändert sich das Bild der Größenverteilung in erster Linie nur für die Weibchen, während es für die Männchen nahezu gleich bleibt (s. Abb. 26).

Der Grund hierfür ist vielleicht in den auf S. 471 ff. diskutierten Fortpflanzungsmodi zu suchen. Im einzelnen zeigt das Material von der Nordseeküste eine eingipfelige Normalverteilung, während im Binnenland Schleswig-Holsteins und bei Köln die Verteilung zweigipfelig ist. Die

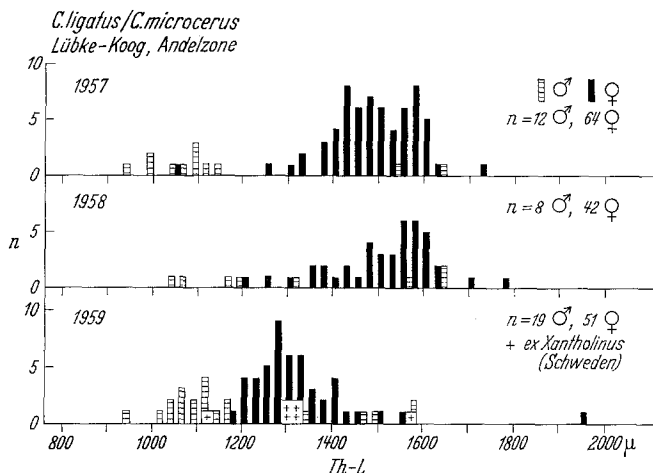


Abb. 27. *Codrus ligatus/Codrus microcerus*. Variabilität der Körpergröße bei Sukzession im Untersuchungsgebiet an der Nordseeküste in den Jahren 1957—1959. In der Zeile für 1959 sind zum Vergleich die Tiere mit eingetragen, die in Schweden aus *Xantholinus*-Larven gezogen worden sind (HEDQVIST 1963)

wenigen Tiere von *C. microcerus* aus den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste sind im Durchschnitt größer als normale Tiere dieser Art. Dies gilt besonders für die 1959 in der Andelzone des Lübke-Kooges auftretenden Exemplare. Die dort über die Jahre 1957—1959 beobachtete Sukzession stellt sich in den Variationspolygonen für die Körpergröße als eine Verschiebung zu kleineren Werten der Thorax-Länge dar (siehe Abb. 27).

Die Betrachtung des nach Herkunft getrennten Materials zeigt, daß insgesamt mehr Verteilungsmaxima für die Körpergröße auftreten als Arten in dem Komplex *C. ligatus/C. microcerus* vorliegen sollen. Andererseits hat die statistische Analyse der Beziehungen verschiedener Organgrößen zur Körpergröße die Existenz von nur zwei Arten bestätigt. Wie ist diese Diskrepanz zu erklären?

Für verschiedene parasitische Hymenopteren konnte die Abhängigkeit der Körpergröße von der Ernährung, vor allem von der den Larven zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge nachgewiesen werden. FANK-

HÄNEL (1962) fand, daß die Pteromalide (Chalcidoidea) *Erdoesina alboannulata* (RATZ.) um so größer wird, je weniger Tiere aus einem Wirt, hier einer Kiefernswärmer-Puppe, schlüpfen, d.h. je mehr Nahrung jeder Parasitenlarve zur Verfügung stand. Dieselben Verhältnisse stellte PSCHORN-WALCHER (1956) bei der Ceraphronide (Proctotrupoidea) *Aphanogmus nigroformicatus* P.-W. fest. Bei ihr weicht die Körperlänge in Abhängigkeit von der Zahl der Parasiten pro Wirt um $\pm 25\%$ vom Mittelwert ab. Die Abhängigkeit der Körpergröße und der mit ihr korrelierten Merkmale von der Nahrungsmenge wies REMMERT (1955) auch für die außerordentlich variable Strandfliege *Coelopa frigida* FABR. experimentell nach. Es ist mit einigem Recht zu vermuten, daß auch bei Proctotrupiden die Körpergröße innerhalb der genetisch fixierten Variationsbreite durch die den Larven zur Verfügung stehende Nahrungsmenge modifiziert wird. Das würde bedeuten, daß bei Solitärparasiten die Wirtsgröße ausschlaggebend für die Größe des Parasiten ist. Da die meisten Proctotrupiden oligophag sind (vgl. S. 458ff. und Tabelle 11), wäre das Auftreten von Tieren verschiedener Größenklassen je nach Herkunft darin begründet, daß in verschiedenen Biotopen unterschiedlich große Wirte parasitiert wurden. In den Abb. 25 und 27 habe ich die aus Wirten bekannter Größe gezogenen Parasiten besonders gekennzeichnet. Die in Schweden aus *Xantholinus*-Larven (Staphylinidae) gezogenen Tiere (HEDQVIST 1963) stimmen hinsichtlich ihrer Körpergröße in der Mehrzahl gut mit den Tieren aus der Andelzone des Lübke-Kooges 1959 überein, während die von mir aus *Quedius simplicifrons* (Staphylinidae, WEIDEMANN 1962) gezogenen Exemplare von *C. ligatus* größer sind als die Hauptmasse der in den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste gefangenen Tiere.

Das deutet auf einen Einfluß der Wirtsgröße auf die Parasitengröße auch bei den Proctotrupiden hin. Der Versuch, diese Hypothese experimentell durch Ansetzen eines Weibchens auf Larven unterschiedlich großer Staphyliniden zu prüfen, ist bisher an der Schwierigkeit gescheitert, Kurzflügler in größerer Anzahl kontrollierbar im Labor vom Ei bis zur Imago zu ziehen. Neue Zuchten sind jedoch in Angriff genommen.

4. Artentrennung

Statistisch lassen sich die zwei Arten des Komplexes *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus* trennen. Eine sichere Bestimmung aller Einzeltiere ist jedoch nicht möglich. Die Zuordnung zu der einen oder der anderen Art ist mangels konstanter, größenunabhängiger Charaktere¹ nur auf Grund der Körpergröße durchführbar. Im vorliegenden Material wurde

¹ Auf ihre Eignung als Bestimmungsmerkmale wurden geprüft: Beinfärbung, Umriß und Skulptur des Propodemus (3. Thorax- + 1. Abdominal-Tergit), Skulptur des Petiolus (morphologisch 2. Abdominalsegment) sowie die Form der Subgenitalplatte (7. Abdominalsternit).

als Grenze zwischen den Arten eine Thorax-Länge von 1300 μ bei den Männchen und von 1250 μ bei den Weibchen gewählt.

Die biometrischen Studien weisen also *Codrus ligatus* und *Codrus microcerus* als zwei einander sehr nahe stehende Arten aus. Ihre Entstehung ist vielleicht auf biologische Isolation infolge einer Wirtskreisveränderung zurückzuführen.

II. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*

1. Variabilität einzelner Merkmale

a) Weibchen. NIXON (1938) hat *Codrus gracilis* und *Codrus confusus* von *Codrus ater* getrennt und als selbständige Arten beschrieben. Er unterscheidet die drei Arten wie folgt (1938, p. 435):

“Head very distinctly transverse; all the funicular segments conspicuously elongate, the penultimate fully twice as long as its apical width *E. ater*
Head by no means distinctly transverse, funicle 9 fully twice as long as its apical width *E. gracilis*
Head by no means distinctly transverse; funicle 9 at most $1\frac{1}{2}$ times as long as its apical width (small spp.; at most 2,8 mm) *E. confusus*.”

In einer kurzen Diskussion stellt NIXON weiterhin fest (p. 539 und 541):

“This species (*C. ater*), at least as regards the female, is sharply defined... Nevertheless, it is closely related to the following species (*C. gracilis*), from which it can be distinguished only by the transverse head. ...The species seems to be very constant in size...”

“*Exallonyx* (= *Codrus*) *gracilis*, ♀. This species differs from the former chiefly in that the head is not clearly wider than long... *E. gracilis* and *E. ater* form a natural group...”

“*Exallonyx* (= *Codrus*) *confusus*, ♀. ...there appears to be a variation in the length of the (antennal) segments and their vestiture according to the size of the insect. ...The largest examples of *E. confusus* differ from *E. gracilis* only in size and having the segments of the funicle shorter, and may well be small examples of that species, since a shortening of the funicular segments appears to be correlated with an diminution in the size of the insect, within the genus. On the other hand, small individuals of *E. confusus*, which as far as I can see, grade imperceptibly into the larger ones, are less easily passed off as *E. gracilis*. Thus, since larger examples of *E. confusus* are separable from *E. gracilis* on size and length of funicular segments and these larger specimens are not separable from smaller ones by any character of appreciate magnitude, it seems wiser provisionally to regard the whole of the segregate under consideration as a single species distinct from, though close to, *E. gracilis*.”

Wir finden also hier ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus*. Die drei einander sehr nahe stehenden Arten werden in erster Linie durch Unterschiede in der Körpergröße und in den Proportionen von Kopf und Antennengliedern gekennzeichnet. HELLÉN (1941) vermutet daher, daß *C. gracilis* und *C. confusus* nur „Formen“ von *C. ater* sind. PSCHOHN-WALCHER (1958) hält *C. gracilis* für eine „allometrische Variante“ von *C. ater*; *C. confusus* hingegen führt er als selbständige Art. Ich habe daher zunächst versucht, biometrisch zu klären,

aus wievielen Arten der Komplex besteht. Die Körpergröße (gemessen als Thorax-Länge) wurde wieder als Bezugsbasis gewählt und die Längen verschiedener Körperteile und -anhänge zu ihr in Beziehung gesetzt.

In bezug auf das Verhältnis Antennen-Länge:Thorax-Länge verteilt sich das Material auf drei deutlich getrennte Kollektive. Die entsprechenden Regressionslinien sind in Abb. 28 dargestellt. Der Regressionskoeffizient für die Gruppe mit der größten Thorax-Länge ist signifikant verschieden von denen der beiden anderen Gruppen ($P = 0,05$ bzw. $P = 0,001$), während der Unterschied zwischen den Regressionskoeffizienten dieser beiden Gruppen mit geringerer Körpergröße sich nicht sichern läßt. Er ist zufallsbedingt. Die drei Regressionslinien sind gegeneinander transponiert. Um festzustellen, ob diese Transpositionen real sind, habe ich für die einzelnen Kollektive die Streuung berechnet¹. Ihr Wert wurde zu einem y -Wert im Überschneidungsbereich zweier Regressionsgeraden addiert bzw. von ihm subtrahiert. Nur wenn die so erhaltenen Punkte, $(y_1 + s_1)$ und $(y_2 - s_2)$, voneinander

getrennt lagen, wurde die Transposition als real angesehen. Das ist bei der Beziehung Ant-L:Th-L der Fall. Die drei Kollektive sind also hinsichtlich dieser Beziehung gegeneinander abgegrenzt.

Für die einzelnen Kollektive wurden die Regressionen der Länge des 5. Antennengliedes, der Länge und Breite des Kopfes und der Vorderflügel sowie der Länge des III. Femurs auf die Thorax-Länge berechnet (Abb. 29—33). Die Korrelations- und Regressionskoeffizienten sind in Tabelle 14 zusammengestellt.

Die Längen und Breiten der gemessenen Körperteile sind bei allen drei Kollektiven mit der Thorax-Länge linear korreliert. Die Länge des

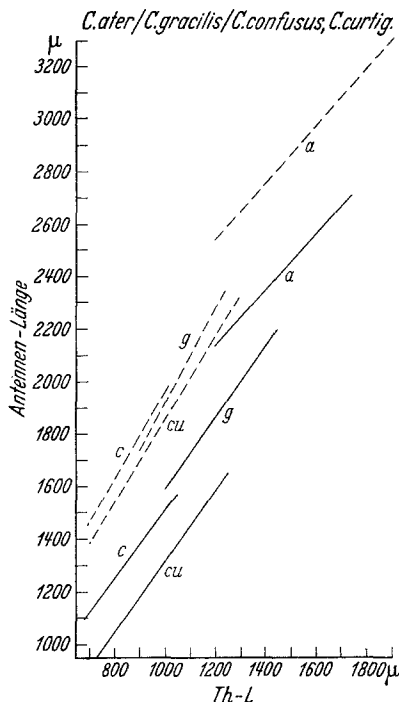


Abb. 28. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigera*. Relation Antennen-Länge zu Thorax-Länge. $a = C. ater$, $g = C. gracilis$, $c = C. confusus$, $cu = C. curtigera$, durchgehende Linien = ♀♀; unterbrochene Linien = ♂♂

¹ Die Streuung wurde berechnet nach der Formel

$$s^2 = \frac{1}{n-2} \left(\sum (y_i - \bar{y})^2 - \frac{(\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}))^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2} \right).$$

5. Antennengliedes verhält sich zur Thorax-Länge wie die gesamte Antenne; die Transposition zwischen den Regressionslinien der beiden Kollektive mit kleiner Thorax-Länge (Abb. 29: g und c) ist jedoch geringer als die Summe der beiden Streuungen. Für die Beziehungen K-L:Th-L, K-B:Th-L sowie Voflü-L:Th-L und Voflü-B:Th-L und ferner

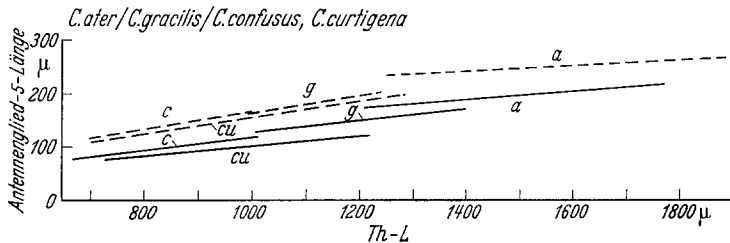


Abb. 29. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigena*. Relation Antennenglied-5-Länge:Thorax-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

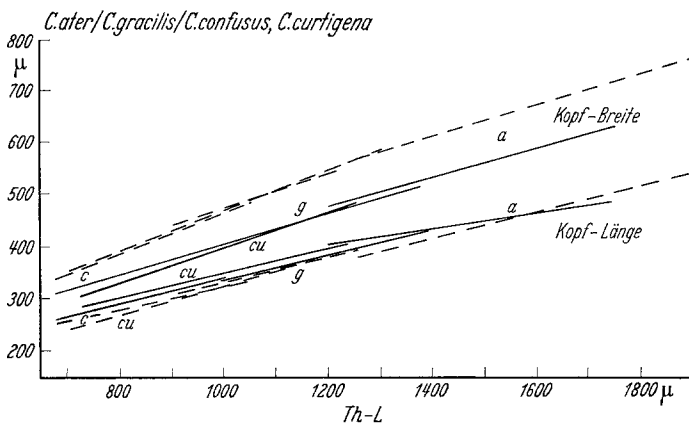


Abb. 30. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigena*. Relationen Kopf-Länge zu Thorax-Länge und Kopf-Breite:Thorax-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

Fe-III-L:Th-L sind die Unterschiede zwischen den Regressionskoeffizienten nicht oder nur schwach gesichert. Die Transpositionen sind so gering, daß sich die Streuungen der Kollektive überschneiden. Der Regressionskoeffizient für die Relation K-B:Th-L des Gesamtmaterials ist größer als der für K-L:Th-L. Mit zunehmender Körpergröße werden also die Köpfe im Verhältnis zur Länge breiter. Umgekehrt werden mit abnehmender Körpergröße die Köpfe im Verhältnis zur Breite länger und nähern sich der Relation 1:1, d.h. sie werden fast quadratisch (vgl. Abb. 30). Die Vorderflügelgröße nimmt mit steigender Thorax-Länge stärker zu als die Vorderflügel-Breite, die Flügel werden also mit wachsender Körpergröße schmaler (vgl. Abb. 31 und 32).

b) **Männchen.** Die Männchen des Komplexes *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus* verteilen sich ebenfalls auf drei Kollektive. Für alle untersuchten Merkmale verlaufen die Geraden für die Regression auf die Thorax-Länge parallel zu den entsprechenden bei den Weibchen (s. Abb. 28—33).

2. Sexualdimorphismus

Innerhalb des betrachteten Komplexes tritt der Sexualdimorphismus bei den gleichen Merkmalen in Erscheinung wie bei *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus*. Bei gleicher Körpergröße sind die Antennen der Männchen länger als die der Weibchen (s. Abb. 28 und 29), die Vorderflügel der Männchen sind breiter (Abb. 32). Für die Länge des Femur-III läßt sich jedoch nur bei den kleinsten Tieren ein Geschlechtsunterschied feststellen (Abb. 33). Der Geschlechtsunterschied bei den Proportionen des Kopfes wird im vorliegenden Komplex fast ausschließlich dadurch hervorgerufen, daß die Köpfe der Männchen breiter sind als die gleich großer Weibchen, während die Längen nahezu übereinstimmen (Abb. 30).

3. Variabilität der Körpergröße

Bei *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus* sind wie bei *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus* alle untersuchten Merkmale mit der Körpergröße linear korreliert. Es kann daher auch hier die Variabilität

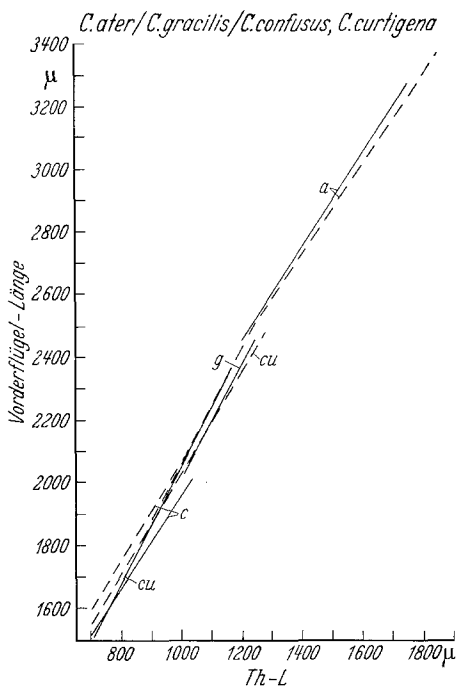


Abb. 31. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigena*. Relation Vorderflügel-Länge zu Thorax-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

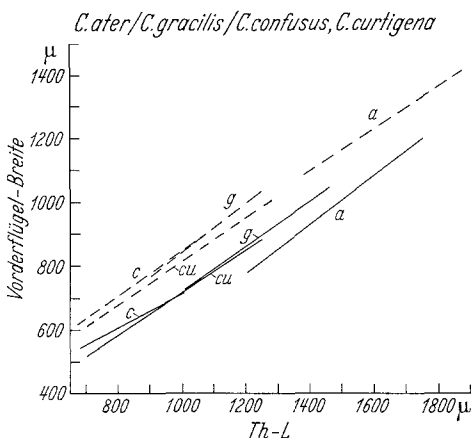


Abb. 32. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigena*. Relation Vorderflügel-Breite zu Thorax-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

der Körpergröße stellvertretend für die Variabilität der übrigen Merkmale betrachtet werden.

Das Variationsdiagramm der Thorax-Länge für das Gesamtmaterial aus 833 Männchen und 311 Weibchen zeigt drei Verteilungsmaxima entsprechend den drei Arten des Komplexes (Abb. 34). Allerdings gehen diese drei Arten hinsichtlich der Größe gleitend ineinander über. Die Körpergröße allein läßt also eine Bestimmung von Einzeltieren nicht zu. Die Lage der Verteilungsmaxima stimmt bei Tieren unterschiedlicher

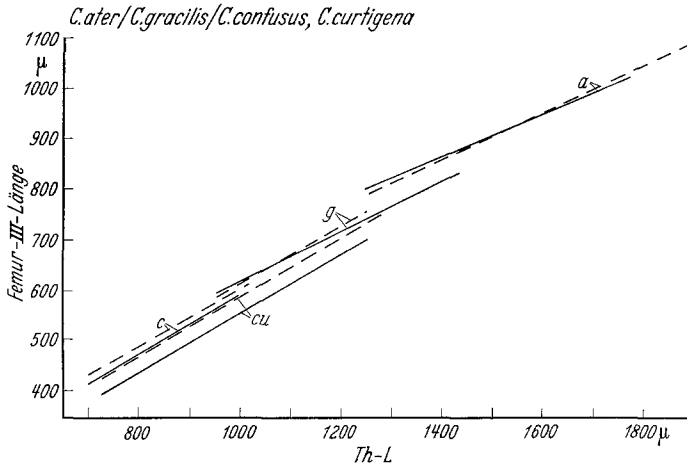


Abb. 33. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigena*. Relation Femur-III-Länge zu Thorax-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

geographischer Herkunft überein (vgl. Abb. 35). Das gilt auch für die Tiere aus unterschiedlichen Sukzessionsstadien der Untersuchungsgebiete an der Nordseeküste (nicht abgebildet) und spricht dafür, daß die Arten dieses Komplexes im Vergleich zu *C. ligatus*/*C. microcerus* (S. 494 ff.) enger an einen bestimmten Wirt oder zumindest an eine bestimmte Wirtsgröße gebunden sind.

4. Artentrennung

a) Weibchen. Im hier untersuchten Komplex lassen sich die drei Arten *Codrus ater*, *Codrus gracilis* und *Codrus confusus* biometrisch unterscheiden. Da jedoch alle geprüften Merkmale mit der Körpergröße eng korreliert sind und die Arten bezüglich ihrer Körpergröße gleitend ineinander übergehen, lassen sie sich für die Bestimmung nicht benutzen. Eine genaue Untersuchung der Weibchen erwies aber, daß die Skulptur der Dorsalseite des Petiolus (des Hinterleibsstiels = morphologisch 2. Abdominalsegments) sich bei den drei biometrisch getrennten Kollektiven unterscheidet. Für *C. ater* und *C. gracilis* ist diese Skulptur in Abb. 36 wiedergegeben. Alle drei Skulpturtypen und ihre Grenzformen sind in der Randleiste von Abb. 37 schematisch dargestellt. Bei *C. confusus* be-

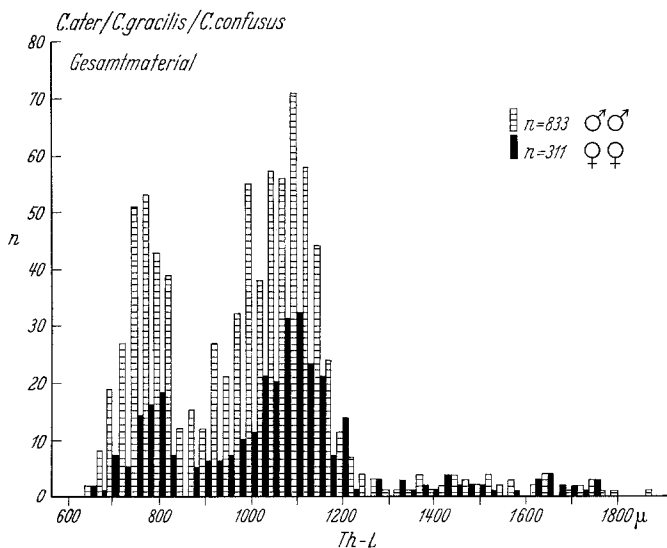


Abb. 34. *Codrus ater/Codrus gracilis/Codrus confusus*. Variabilität der Körpergröße; Gesamtmaterial

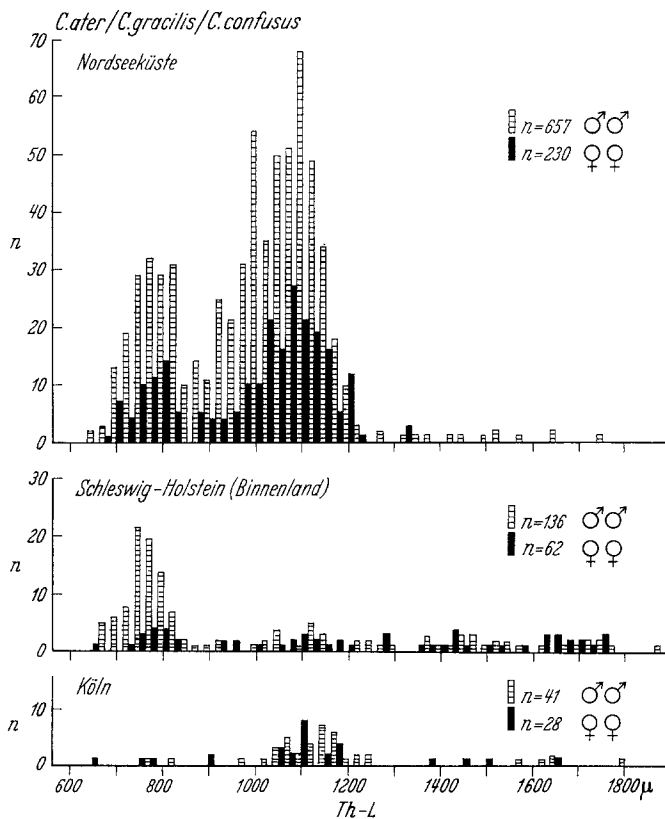


Abb. 35. *Codrus ater/Codrus gracilis/Codrus confusus*. Variabilität der Körpergröße bei Tieren unterschiedlicher Herkunft

steht die Skulptur aus Längswülsten wie sie auch die Petiolus-Seiten kennzeichnen (Abb. 37 A). Bei *C. gracilis* reichen die Wülste nur bis in

Tabelle 14. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus*, *Codrus curtigena*. Regressions- und Korrelationskoeffizienten für die in den Abb. 28—33 und 40—41 dargestellten Regressionslinien

Regression	Art	n	b	r	ZW (0,1%)
Ant-L:Th-L (Abb. 28)	<i>ater</i> ♂	16	1,09	0,74	0,72
	<i>ater</i> ♀	19	0,86	0,89	0,66
	<i>gracilis</i> ♂	25	1,76	0,94	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	56	1,39	0,91	0,42
	<i>confusus</i> ♂	13	1,68	0,94	0,77
	<i>confusus</i> ♀	15	1,29	0,96	0,72
	<i>curtigena</i> ♂	28	1,66	0,97	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	1,23	0,96	0,53
Ant-5-L:Th-L (Abb. 29)	<i>ater</i> ♂	18	0,09	0,69	0,67
	<i>ater</i> ♀	19	0,08	0,88	0,66
	<i>gracilis</i> ♂	25	0,15	0,87	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	56	0,11	0,89	0,42
	<i>confusus</i> ♂	13	0,15	0,96	0,77
	<i>confusus</i> ♀	15	0,12	0,93	0,72
	<i>curtigena</i> ♂	28	0,15	0,95	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,09	0,81	0,53
K-L:Th-L (Abb. 30)	<i>ater</i> ♂	16	0,26	0,89	0,72
	<i>ater</i> ♀	24	0,16	0,77	0,61
	<i>gracilis</i> ♂	25	0,23	0,92	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	59	0,22	0,83	0,41
	<i>confusus</i> ♂	17	0,22	0,96	0,69
	<i>confusus</i> ♀	21	0,23	0,92	0,64
	<i>curtigena</i> ♂	28	0,23	0,87	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,26	0,96	0,53
K-B:Th-L (Abb. 30)	<i>ater</i> ♂	16	0,30	0,82	0,72
	<i>ater</i> ♀	24	0,31	0,96	0,61
	<i>gracilis</i> ♂	25	0,33	0,92	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	59	0,29	0,91	0,41
	<i>confusus</i> ♂	17	0,39	0,98	0,69
	<i>confusus</i> ♀	21	0,29	0,94	0,64
	<i>curtigena</i> ♂	28	0,38	0,95	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,34	0,98	0,53
Voflü-L:Th-L (Abb. 31)	<i>ater</i> ♂	18	1,45	0,82	0,67
	<i>ater</i> ♀	18	1,56	0,94	0,67
	<i>gracilis</i> ♂	25	1,83	0,97	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	45	1,77	0,94	0,47
	<i>confusus</i> ♂	15	1,48	0,93	0,72
	<i>confusus</i> ♀	18	1,53	0,94	0,67
	<i>curtigena</i> ♂	25	1,61	0,96	0,60
	<i>curtigena</i> ♀	34	1,86	0,95	0,53

Tabelle 14 (Fortsetzung)

Regression	Art	n	b	r	ZW (0,1%)
Voflü-B:Th-L (Abb. 32)	<i>ater</i> ♂	18	0,67	0,83	0,67
	<i>ater</i> ♀	18	0,77	0,96	0,67
	<i>gracilis</i> ♂	25	0,79	0,94	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	45	0,72	0,90	0,47
	<i>confusus</i> ♂	15	0,71	0,93	0,72
	<i>confusus</i> ♀	18	0,52	0,87	0,67
	<i>curtigena</i> ♂	25	0,67	0,96	0,60
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,67	0,94	0,53
Fe-III-L:Th-L (Abb. 33)	<i>ater</i> ♂	15	0,46	0,83	0,72
	<i>ater</i> ♀	19	0,43	0,93	0,66
	<i>gracilis</i> ♂	25	0,57	0,93	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	53	0,51	0,96	0,43
	<i>confusus</i> ♂	15	0,55	0,99	0,72
	<i>confusus</i> ♀	12	0,59	0,97	0,79
	<i>curtigena</i> ♂	28	0,60	0,98	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,59	0,97	0,53
Mund-B:Th-L (Abb. 40)	<i>gracilis</i> ♂	25	0,26	0,85	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	57	0,16	0,83	0,42
	<i>confusus</i> ♂	17	0,25	0,88	0,69
	<i>confusus</i> ♀	19	0,21	0,85	0,66
	<i>curtigena</i> ♂	28	0,28	0,91	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,35	0,98	0,53
Stirn-B:Mund-B (Abb. 41)	<i>gracilis</i> ♂	25	0,56	0,89	0,60
	<i>gracilis</i> ♀	57	0,86	0,87	0,42
	<i>confusus</i> ♂	17	0,60	0,87	0,69
	<i>confusus</i> ♀	19	0,80	0,91	0,66
	<i>curtigena</i> ♂	28	0,62	0,92	0,57
	<i>curtigena</i> ♀	34	0,66	0,97	0,53

die Mitte des Petiolus oder etwas darüber hinaus, während die vordere Hälfte grob gekörnt ist (Abb. 36 und Abb. 37 B—D). Bei *C. ater* schließlich ist die ganze Dorsalseite des Petiolus gekörnt (Abb. 36 und Abb. 37 E). Nur bei einzelnen Tieren sind am hinteren Rand noch Andeutungen kurzer Wülste zu erkennen. Diese Exemplare gehören jedoch auf Grund ihrer Größe eindeutig zu *C. ater*. Ebenso lassen sich einzelne Tiere von *C. confusus*, die am Vorderrand des Petiolus bereits eine schmale gekörnte Zone besitzen, auf Grund ihrer geringen Körpergröße bestimmen. Die Beziehung zwischen Petiolus-Skulptur und Thorax-Länge ist in Abb. 37 dargestellt. Der Anteil der Körnelung auf der Dorsalfläche des Petiolus nimmt breitstreuend mit der Körpergröße zu. Jedoch fallen in den mittleren Zeilen B und D Tiere mit besonders geringer bzw. besonders großer Thorax-Länge heraus und sind so als den Arten *C. confusus* bzw. *C. ater* zugehörig zu erkennen. Diese Zuordnung wird

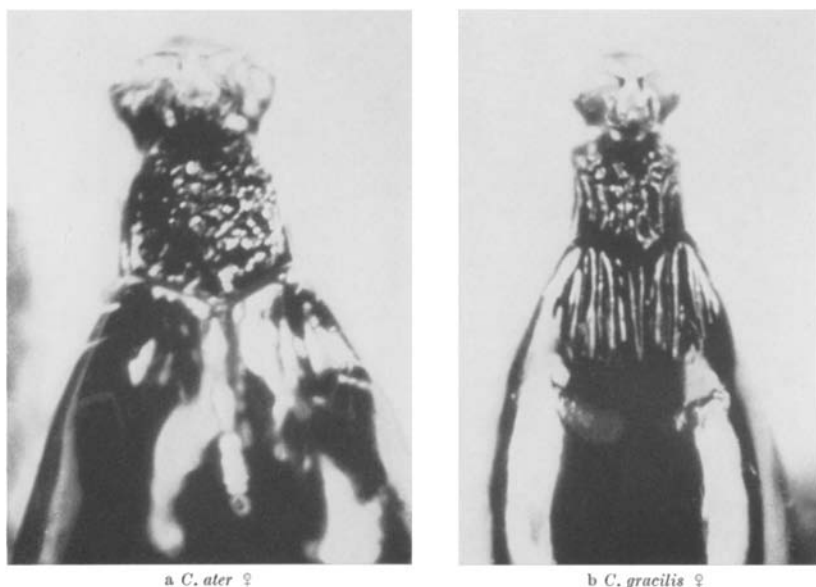


Abb. 36. Skulptur der Dorsalfläche des Petiolus bei den Weibchen von *Codrus ater* und *Codrus gracilis*: bei *C. ater* grubig gekörnt, bei *C. gracilis* nur vorderes Drittel gekörnt, die beiden hinteren Drittel mit Längswülsten

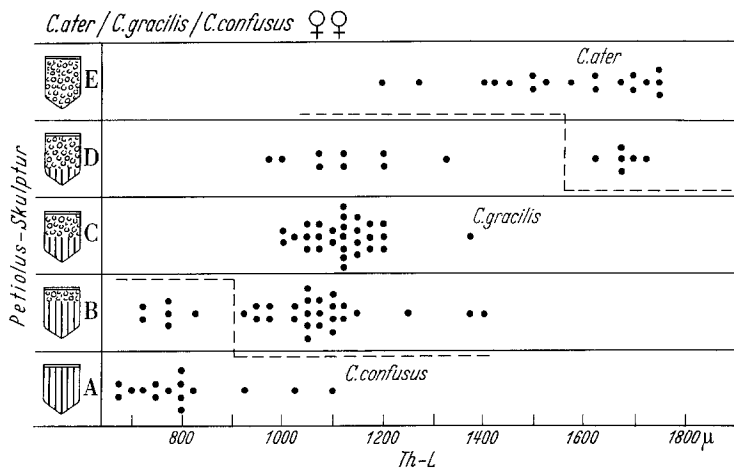


Abb. 37. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus* ♀♀. Relation Petiolus-Skulptur:Thorax-Länge

bestätigt durch ihre Lage in den entsprechenden Kollektiven für die Relation Ant-L:Th-L¹.

¹ Alle gemessenen Tiere sind nummeriert und werden einzeln aufbewahrt. In die Arbeitsdiagramme wurden statt einfacher Punkte die Nummern der Tiere eingetragen, so daß die Lagen eines Tieres in den verschiedenen Diagrammen leicht verglichen werden konnten.

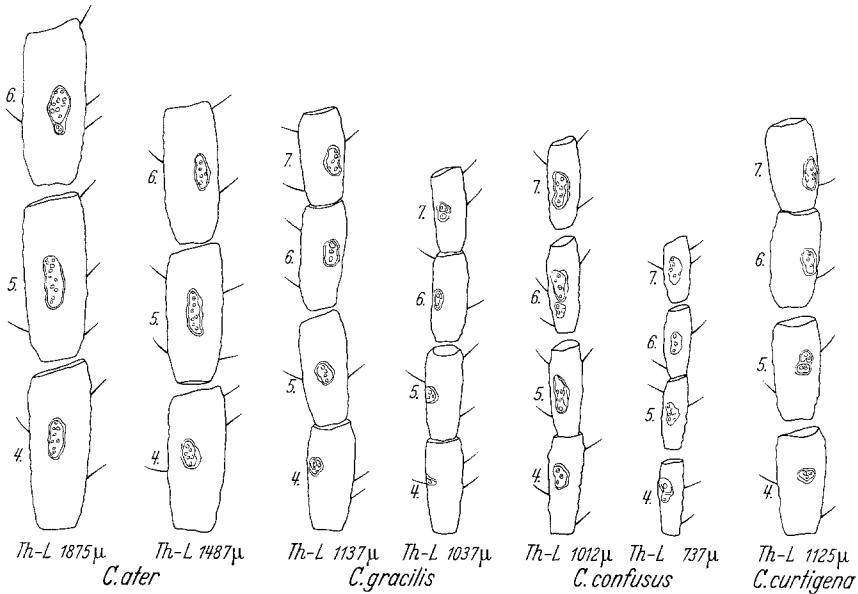


Abb. 38. *Codrus ater*, *Codrus gracilis*, *Codrus confusus*, *Codrus curtigena* ♂♂. Mittlere Antennenglieder mit Sensillen von je zwei Tieren unterschiedlicher Körpergröße (Th-L Thorax-Länge). Behaarung nicht vollständig abgebildet

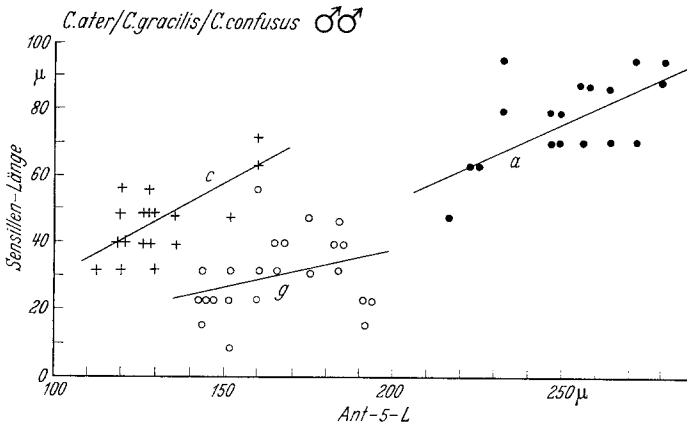


Abb. 39. *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus* ♂♂. Relation Sensillen-Länge:Antennenglied-5-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

b) Männchen. Zur Bestimmung der Männchen von *C. ater*, *C. gracilis* und *C. confusus* ist die Petiolus-Skulptur nicht geeignet. Die Männchen sind jedoch wie auch bei den anderen *Codrus*-Arten durch große runde oder lang-ovale Sensillen auf den meisten Antennengliedern ausgezeichnet. Über die Funktion dieser Sensillen ist nichts bekannt. Ihr Bau und ihre Innervierung sollen später genauer untersucht werden. Form und

Tabelle 15. *C. ater/C. gracilis/C. confusus* ♂♂. Regressions- und Korrelationskoeffizienten für die Beziehung Sensillen-Länge: Antennenglied-5-Länge (Abb. 39)

Art	n	b	r	ZW (0,27 %)	Bemerkungen
<i>C. ater</i>	18	0,4105	0,6161	0,64	Korrelation schwach gesichert
<i>C. gracilis</i>	23	0,1919	0,2938	0,58	Korrelation nicht gesichert
<i>C. confusus</i>	20	0,5417	0,7208	0,61	Korrelation gesichert

Größe dieser Organe auf den mittleren Antennengliedern von je zwei Tieren unterschiedlicher Thorax-Länge sind in Abb. 38 dargestellt. Die Unterschiede zwischen den drei Arten im Verhältnis Sensillen-Länge zur Länge des Antennengliedes fallen sofort ins Auge. Für das Gesamtmaterial ist diese Beziehung in Abb. 39 wiedergegeben. Innerhalb der einzelnen Kollektive nimmt zwar die Sensillen-Länge mit der Länge des Antennengliedes zu, die einzelnen Regressionslinien sind jedoch deutlich gegeneinander versetzt. Die zugehörigen Koeffizienten sind in Tabelle 15 zusammengestellt.

Die Werte der Tabelle 15 ergeben, daß die relative Sensillen-Größe allein zur Artbestimmung nicht immer ausreicht, da vor allem bei *C. gracilis* die Streuung zu groß ist. In Zweifelsfällen kann jedoch die Körpergröße als zusätzliches Kriterium mit herangezogen werden.

Die biometrischen Befunde zeigen also, daß *Codrus ater*, *Codrus gracilis* und *Codrus confusus* drei gute Arten sind, die einander jedoch sehr nahe stehen und offensichtlich auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen.

III. *Codrus curtigena*

1. Variabilität einzelner Merkmale

Codrus curtigena wurde 1938 von NIXON beschrieben. Er steht *Codrus confusus* und *Codrus gracilis* recht nahe, mit denen er in der Körpergröße übereinstimmt. Die Variationsbreite seiner Thorax-Länge reicht bei den mir vorliegenden Männchen von 750—1325 μ , bei den Weibchen von 725—1250 μ . Die Verteilungsmaxima liegen bei 1150 μ für die Männchen und bei 1125 μ für die Weibchen. Als wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. confusus* gibt NIXON den geringen Abstand Augenrand—Mandibelbasis an und die daraus resultierende Breite der „Mundöffnung“, des Abstandes der beiden Mandibelbasen voneinander. HELLÉN (1941) hingegen stellt *C. curtigena* zu dem von ihm als Variation von *C. ater* aufgefaßten *C. confusus*.

In den Abb. 28—33 sowie 40 und 41 sind für *C. curtigena* die Beziehungen der Längen verschiedener Körperteile und -anhänge zur Thorax-Länge neben denen von *C. ater/C. gracilis/C. confusus* dargestellt (Koeffizienten s. Tabelle 14).

Für die Relationen Mund-B:Th-L und Stirn-B:Mund-B (Abb. 40 und 41) verlaufen die Regressionslinien von *C. curtigena* deutlich versetzt zu denen von *C. gracilis* und *C. confusus*. Das gleiche gilt für die Beziehungen zwischen Antennen-Länge und Thorax-Länge (Abb. 28 und 29), während die Geraden für die übrigen untersuchten Regressionen mit den entsprechenden von *C. ater*|*C. gracilis*|*C. confusus* weitgehend übereinstimmen. Da die Transpositionen im vorliegenden Fall zwischen Tieren gleicher Größenklassen auftreten und nicht etwa mit einer Größenzunahme wie zwischen *C. confusus*, *C. gracilis* und *C. ater* verbunden sind,

kommt ihnen hier sicher systematischer Wert zu. Die gute Übereinstimmung der verschiedenen Regressionskoeffizienten

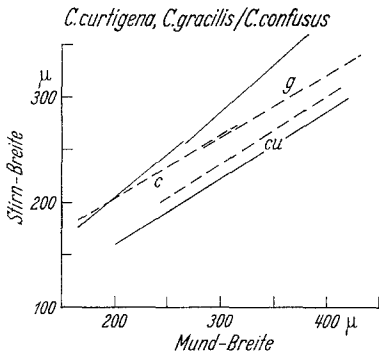


Abb. 40

Abb. 40. *Codrus curtigena* und *Codrus gracilis*|*Codrus confusus*. Relation Mund-Breite:Thorax-Länge. Bezeichnungen wie in Abb. 28

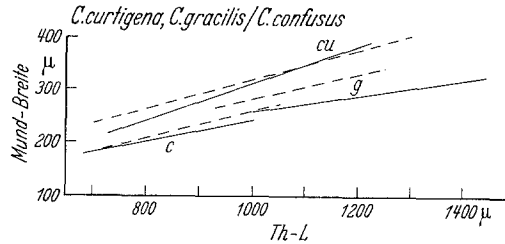


Abb. 41

Abb. 41. *Codrus curtigena* und *Codrus gracilis*|*Codrus confusus*. Relation Stirn-Breite:Mund-Breite. Bezeichnungen wie in Abb. 28

von *C. curtigena* mit den entsprechenden der drei genannten Arten zeigt andererseits die nahe Verwandtschaft von *C. gurtigena* mit diesem Komplex. Die biometrischen Befunde bestätigen also die Auffassung NIXONS, daß *Codrus curtigena* eine selbständige Art ist, die *Codrus confusus* und *Codrus gracilis* nahe steht, von ihnen jedoch in mehreren Merkmalen konstant unterschieden ist.

2. Sexualdimorphismus

Wie bei den bisher besprochenen Arten sind auch bei *Codrus curtigena* einzelne Merkmale bei beiden Geschlechtern unterschiedlich ausgebildet. Bei gleicher Körpergröße sind die Antennen der Männchen bedeutend länger als die der Weibchen (s. Abb. 28). Der Kopf der männlichen Tiere ist wie bei allen in dieser Arbeit untersuchten *Codrus*-Arten breiter als der der weiblichen Tiere. Diese Erscheinung wird dadurch hervorgerufen, daß die Köpfe der Männchen sowohl breiter als auch länger sind als die gleichgroßer Weibchen (s. Abb. 30). Geschlechtsunterschiede bestehen ferner in der Länge des Femur-III (Abb. 33) und in den Flügelproportionen. Die Vorderflügel der Männchen sind wiederum breiter als die der

Weibchen (s. Abb. 31 und 32). Die Antennen der Männchen zeichnen sich durch Sensillen auf den meisten Antennengliedern, in der Regel auf dem 4.—12., aus. In Form und Größe stimmen diese Sensillen mit denen von *Codrus gracilis* überein (s. Abb. 38).

E. Diskussion

Für den *Taxionomen* ist die Kenntnis der intraspezifischen Variabilität der von ihm untersuchten Arten unerlässlich, da er andernfalls in Gefahr gerät, Merkmalsunterschiede zwischen Individuen oder Individuengruppen überzubewerten. Weiterhin hat er zu prüfen, ob zwischen den zur Art diagnose benutzten Charakteren wechselseitige Abhängigkeiten bestehen. Hierauf weist besonders TOMŠÍK (1951) hin. Wenn mehrere voneinander abhängige Merkmale festgestellt werden, braucht nur das am einfachsten meßbare zur Artentrennung herangezogen zu werden. Bei den hier studierten Proctotrupiden-Arten ist dazu die Körpergröße benutzt worden. Das ist jedoch nur zulässig, wenn sich die Variationsbreiten eines Merkmals bei den zu trennenden Arten nicht überschneiden. Ist das der Fall, so muß weiter geprüft werden, ob für irgendwelche Relationen des fraglichen Merkmals zu einem anderen die Regressionslinien der beiden Arten gegeneinander versetzt sind wie z. B. für die Relation Ant-L:Th-L zwischen *C. ater*, *C. gracilis*, *C. confusus* und *C. curtigena* (vgl. Abb. 28). Einer Transposition von Regressionslinien ist um so größerer Wert beizumessen, je mehr die verglichenen Arten hinsichtlich eines der miteinander korrelierten Merkmale in ihrer Variationsbreite übereinstimmen, wie dies für die Th-L bei *C. gracilis* und *C. confusus* auf der einen und *C. curtigena* auf der anderen Seite der Fall ist (vgl. Abb. 40 und 41).

Die Feststellung von Regressionen oder Allometrien sagt noch nichts über die Faktoren aus, die die Variabilität verursachen. Jedoch kann durch sie gegebenenfalls ein Merkmal gefunden werden, von dessen Variabilität die Variabilität mehrerer anderer Merkmale abhängt. Als ein solches Merkmal ist bei den hier untersuchten *Codrus*-Arten die Thoraxlänge erkannt worden. In weiteren Studien muß versucht werden, die Ursachen für das Variieren der Körpergröße (Th-L) zu ergründen. Auf S. 494ff. wurde bereits die Hypothese diskutiert, daß bei den Proctotrupiden, wie bei anderen parasitischen Hymenopteren bekannt ist, die Körpergröße durch die Wirtsgröße beeinflusst wird. Es läge dann eine modifikatorisch bestimmte Variabilität vor.

Für die *Systematik*, deren Aufgabe ist, „to detect evolution at work“ (HUXLEY 1940), sind jedoch die genetisch fixierten Grenzen der Variabilität von Interesse. Hier können Transpositionen zwischen Regressionslinien als Indikatoren dienen. Sie und der Vergleich innerartlicher und zwischenartlicher Regressionen oder Allometrien erlauben weiterhin Aus-

sagen über den Grad systematischer Verwandtschaft von Arten. Auf der Grundlage biometrischer Untersuchungen, kombiniert mit gezielten Parasitierungs- und Aufzuchtexperimenten, können schließlich Probleme der Speziation in Angriff genommen werden.

Zusammenfassung

Ökologie

Die Entwicklung der Proctotrupiden-Fauna (Hymenoptera: Proctotrupeoidea, Proctotrupidae) in Neulandgebieten an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins wird vergleichend-ökologisch untersucht. Ihre sukzessionsbedingten Veränderungen werden auf Grund des Materials von 2 $\frac{1}{2}$ Jahren Fallenfang dargestellt. Zum Vergleich standen Fallenfänge aus der Umgebung von Köln sowie eigene Streifnetzfänge aus dem Binnenland Schleswig-Holsteins zur Verfügung. Insgesamt wurden 1986 Bodenfallen- und 480 Farbschalenfänge ausgewertet. Die ökologischen Untersuchungen bezogen sich auf 5506 Individuen, die sich auf 16 Arten verteilen.

Zunächst wird eine Übersicht über die Verbreitung der europäischen Proctotrupiden sowie der untersuchten Arten in Deutschland gegeben.

In den Untersuchungsgebieten an der Nordseeküste wurden 16 Arten angetroffen, das sind 46% der europäischen und 67% der schleswig-holsteinischen Arten.

Bereits im überflutungsoffenen Vorland vor dem Deich treten vier Arten auf. Für zwei dieser Arten wurde Fortpflanzung in diesem Areal durch Zucht aus einem dort vorkommenden halobionten Staphyliniden nachgewiesen. Die Vorland-Arten sind auch allgemein am häufigsten und am weitesten verbreitet.

Die Eindeichung bewirkt durch Verhinderung von Überflutungen eine Abundanzsteigerung dieser Arten. Ein Zuwachs an neuen Arten erfolgt erst nach der Kultivierung und ackerbaulichen Nutzung im 3—5jährigen Koog. Es stellt sich dort eine typische Agrar-Synusie der Proctotrupiden mit 13 Arten ein. Die bereits das Vorland besiedelnden Arten erfahren nach der Kultivierung eine Abundanzsteigerung um über 100%.

In der überwiegend aus Grünland bestehenden reifen Marsch ist das Artenspektrum im wesentlichen gleich, die Abundanz jedoch meist geringer.

Innerhalb des gleichen Bestandes nimmt im 3.—5. Jahr nach der Eindeichung die Artenzahl zu bei gleichzeitig abnehmender Individuendichte der einzelnen Arten. Auch im 5. Jahr nach der Eindeichung zeigen die verschiedenen ehemaligen Anlandungszonen unterschiedliche Artenzahlen entsprechend ihrem unterschiedlichen Sukzessionsalter zum Zeitpunkt der Eindeichung. Die Wattzone besitzt sechs, die Quellerzone

sieben und die Andelzone zehn Arten. Diese Unterschiede zwischen den einzelnen Artenspektren werden durch rezedente oder höchstens zeitweilig subdominante Arten hervorgerufen.

Die Ursachen für die Sukzession der Proctotrupiden sind in erster Linie in der Veränderung ihrer Wirtspopulationen zu suchen, wie durch den Vergleich von Verteilung, Phänologie und Abundanz bei Parasit und Wirt bzw. potentiell Wirt nachgewiesen wird. Weitere die Ausbreitung beeinflussende Faktoren sind Luftfeuchte und Wind. Hohe Luftfeuchte ist im maritimen Klima der Untersuchungsgebiete zumindest im Vegetationsschutz immer gewährleistet. Außerdem gibt die Vegetation den windempfindlichen Formen Schutz vor Verdriftung.

Für die häufigsten Arten wird, getrennt für Männchen und Weibchen, die Jahresperiodizität in Form phänologischer Kurven dargestellt und mit Angaben aus der Literatur verglichen. Alle Arten sind univoltin mit einem Abundanzmaximum im Spätsommer oder Herbst. Im maritimen Klima findet keine Verlängerung der jährlichen Aktivitätsperiode oder Vermehrung der Generationenzahl statt, wie dies für Carabiden und Staphyliniden bekannt ist.

Für die häufigen Arten der Untersuchungsräume Nordseeküste und Köln wird das Geschlechterverhältnis auf Grund der Fallenfänge (Aktivitäts-Sexualindex) berechnet und mit den Ergebnissen aus Streifnetzfängen verglichen. Alle *Codrus*-Arten zeigen in Streifnetzfängen (tatsächlicher Sexualindex) ein Überwiegen der Weibchen, die *Phaenoserphus*-Arten ein solches der Männchen. In Farbschalen dagegen (Aktivitäts-Sexualindex) überwiegen bei beiden Gattungen außer bei *Codrus ligatus* die Männchen, in Bodenfallen die Weibchen, die infolge ihrer Biologie (Parasiten epigäischer Käfer-Larven) stärker bodengebunden sind.

Bei progressiver Sukzession verändert sich bei *C. ligatus* und *C. confusus* der Sexualindex zugunsten der Weibchen, bei retrogressiver Sukzession zugunsten der Männchen.

Für alle untersuchten Arten wird eine ökologische Charakterisierung in Tabellenform gegeben.

Biometrie

Sechs *Codrus*-Arten werden biometrisch untersucht. Die Komplexe *Codrus ligatus*/*Codrus microcerus* auf der einen Seite und *Codrus ater*/*Codrus gracilis*/*Codrus confusus* sowie *Codrus curtigena* auf der anderen Seite werden in beiden Geschlechtern an Hand von Skulpturmerkmalen des Petiolus getrennt.

Innerhalb der Arten-Komplexe sind alle geprüften Merkmale mit der Körpergröße (gemessen als Thorax-Länge) eng linear korreliert. Art- und Geschlechtsunterschiede zeigen sich durch Transposition der Regressionslinien für die Beziehungen verschiedener Merkmale zur Thorax-Länge.

Die Arten-Trennung ist bei *C. ligatus*/*C. microcerus* nur statistisch möglich. Bei *C. ater*/*C. gracilis*/*C. confusus* lassen sich die Weibchen durch Skulpturmerkmale, die Männchen durch die relative Größe der Sensillen auf den Antennengliedern trennen.

Codrus curtigena ist eine gute Art, die *C. gracilis* und *C. confusus* nahesteht.

Durch die Kombination von biometrischen Studien und Aufzucht-experimenten lassen sich Fragen der Speziation klären.

Literatur

- D'AGUILAR, J.: Sur *Paracodrus apterogynus* HAL. (Hym., Proctotrupidae) parasite des larves d'Agriotes en France. Bull. Soc. entomol. France **53**, 154—155 (1948).
- BACHMEIER, F.: Beitrag zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven. Beitr. Entomol. **8**, 1—8 (1958).
- BILIO, M.: Die Zonierung der aquatischen Bodenfauna in den Küstensalzwiesen Schleswig-Holsteins. Zool. Anz. **171**, 328—337 (1963).
- BISCHOFF, H.: Biologie der Hymenopteren. Berlin: Springer 1927. VII u. 598 S.
- BONESS, M.: Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **42**, 225—277 (1953).
- Biocoenotische Untersuchungen über die Tierwelt von Klee- und Luzernefeldern. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 309—373 (1958).
- Über die Proctotrupiden Schleswig-Holsteins. Bombus **2**, 112—115 (1962).
- CEBALLOS, G.: Catalogo de los Himenopteros de Espana. Madrid 1956. 554 p.
- CLAUSEN, C. P.: Entomophagous insects. New York 1940, Neudruck 1962. X u. 688 S.
- DOBROWOLSKI, B. W.: Der gegenwärtige Stand und die Wege zur Lösung des Problems der Bekämpfung des Drahtwurmes in der UdSSR. IX. Intern. Konf. für Quarantäne u. Schutz der Pflanzen vor Schädlingen u. Krankheiten. Moskau 1958. 16 S. (nicht eingesehen).
- EASTHAM, L. E. S.: The post-embryonic development of *Phaenoserphus viator* HAL. (Proctotrupeidae), a parasite of the larva of *Pterostichus niger* (Carabidae), with notes on the anatomy of the larva. Parasitology **21**, 1—21 (1929).
- ELLIOTT, E. A., and C. MORLEY: On the hymenopterous parasites of coleoptera. Trans. entomol. Soc. London 1907, p. 7—75.
- — On the hymenopterous parasites of coleoptera. First Suppl. Trans. Soc. Entomol. London 1911, p. 452—496.
- FANKHÄNEL, H.: Zur Lebensweise, Massenaufzucht und Einsatzmöglichkeit von *Erdoesina alboannulata* (RATZ.) gegen Kiefern-schädlinge. Ber. 9. Wanderverslg. Dtscher Entomologen 6.—8. Juni 1961 in Berlin. 1962, S. 195—211.
- FRITZSCHE, R.: Untersuchungen zur Bekämpfung der Raps-schädlinge. IV. Beitrag zur Ökologie und Bekämpfung des Großen Rapsstengelrüsslers (*Ceutorrhynchus napi* GYLL.). Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst (Berl.), N.F. **10**, 97—105 (1956).
- FRÖHLICH, G.: Methoden zur Bestimmung der Befalls- bzw. Bekämpfungstermine verschiedener Raps-schädlinge, insbesondere des Rapsstengelrüsslers (*Ceutorrhynchus napi* GYLL.). Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst (Berl.) N.F. **10**, 48—53 (1956).
- FROWHAWK, F. W.: *Proctotrupes ater* NEES bred from larva of *Creophilus maxillosus*. Entomologist 1886, 225 (nicht eingesehen).

- GAUSS, R.: Eine für Mitteleuropa neue Proctotrupidenart. *Aus der Heimat* **65**, 215—218 (1957).
- HASE, A.: Neue Beobachtungen über die Männchen und Weibchen der Schlupfwespe *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Arb. morph. taxon. Entomol. Berlin-Dahlem* **4**, 47—61 (1937).
- HEDQVIST, K.-J.: Notes on proctotrupidae (Hym., Proctotrupeoidea) I. *Entomol. Tidskr.* **84**, 62—64 (1963).
- HELLÉN, W.: Übersicht der Proctotrupiden (Hym.) Ostfennoskandiens. I. Heloridae, Proctotrupidae. *Notulae entomol.* **21**, 28—43 (1941).
- HEYDEMANN, B.: Agrarökologische Problematik, dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche. *Diss. Kiel* 1953, 433 S.
- Über die Bedeutung der „Formalinfallen“ für die zoologische Landesforschung. *Faunist. Mitt. Norddeutschland* **1**, H. 6, 19—24 (1956).
- Erfassungsmethoden für die Biozönosen der Kulturbiotopie. In: J. BALOGH, *Lebensgemeinschaften der Landtiere*, S. 451—507. Budapest u. Berlin 1958. 560 S.
- Vergleichend-ökologische Populationsanalysen an Mierophantiden (Araneae) von Nordseedeichen. *Verh. XI. Intern. Kongr. Entomol.*, Wien 17.—25. August 1960, **1**, 762—767 (1960a).
- Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. — Vergleichend-ökologische Untersuchungen an der Nordseeküste. I. Teil: Spinnen (Araneae). *Abh. Akad. Wiss. Literat. Mainz, math.-nat. Kl. Nr 11*, 745—913 (1960b).
- Verlauf und Abhängigkeit von Spinnensukzessionen im Neuland der Nordseeküste. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Bonn* 1960, 431—457 (1961a).
- Untersuchungen über Aktivitäts- und Besiedlungsdichte bei epigäischen Spinnen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken* 1961, 538—556 (1961b).
- Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. — Vergleichend ökologische Untersuchungen an der Nordseeküste. II. Teil: Käfer (Coleoptera). *Abh. Akad. Wiss. Literat. Mainz, math.-nat. Klasse Nr 11*, 765—964 (1962a).
- Der Einfluß des Deichbaues an der Nordsee auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. *Ber. 9. Wandervers. Dtsch. Entomologen* 6. bis 8. Juni 1961 in Berlin, 237—274 (1962b).
- Über die Fauna der Nordseedeiche. *Ökologische Untersuchungen über die Arthropodenbesiedlung. Die Küste* **11**, 90—130 (1963).
- Die Carabiden der Kulturbiotopie von Binnenland und Nordseeküste, ein ökologischer Vergleich. *Zool. Anz.* **172**, 49—86 (1964).
- HUXLEY, J.: Towards the new systematics. In: *The New Systematics* (ed. J. HUXLEY), p. 1—46. Oxford: Oxford University Press 1940. VIII and 583 p.
- JANSSON, A.: Studier över svenska proctotrupider II. — Kläckta äkta proctotrupider. *Opusc. Entomol.* **25**, 83—86 (1960).
- KIEFFER, J.-J.: Serphidae (= Proctotrupidae) et Calliceratidae (= Ceraphronidae). *Das Tierreich*, 42. Liefg. Berlin 1914. XVII u. 254 S.
- KIRCHNER, H.: Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. *Diss. Köln* 1960. 59 S.
- Klimakunde des Deutschen Reiches Bd. 2. Berlin 1939.
- KÖNIG, D.: Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. *Mitt. flor.-soz. A.G.* N.F. **8**, 5—58 (1960).
- LECLERCQ, J.: Proctotrupeoidea (Serphoidea) récoltés en Belgique. *Lambillionea* **52**, 71—72 (1952).
- LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure, 2. Aufl. Basel u. Stuttgart 1957.

- LÜCKE, E.: Die epigäische Fauna auf Zuckerrübenfeldern im Göttinger Raum. Z. angew. Zool. **47**, 43—110 (1960).
- MASNER, L.: First preliminary report on the occurrence of genera of the group Proctotrupeoidea in Czechoslovakia (Second part — Superfamily Prototrupoidea s. str., Hym.). Acta faunist. ent. mus. nat. Pragae **2**, 83—107 (1957).
- MEUNIER, K.: Die Größenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln. Z. wiss. Zool. **162**, 328—355 (1959).
- MEYER, K. O.: Über einige in Nordwestdeutschland gefangene Proctotrupiden (Hym., Proctotrupeoidea). Bombus **2**, 93—96 (1961a).
- *Disogmus nigripennis*, eine für Deutschland neue Proctotrupiden-Art (Hym.). Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg **35**, 68—69 (1961b).
- Proctotrupidae aus Sonderburg und Satrup, gesammelt von W. WÜSTNEI in den Jahren von 1881—1902. Bombus **2**, 143—144 (1963).
- MOERICKE, V.: Eine Farbfalle zur Kontrolle des Fluges von Blattläusen, insbesondere der Pflirsichblattlaus, *Myzodes persicae* (SULZ.). Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst (Braunschweig) **3**, 23—24 (1951).
- Wie finden geflügelte Blattläuse ihre Wirtspflanze? Mitt. Biol. Zentralanst. Land- u. Forstwirtsch. Berlin-Dahlem, H. 75, 90—97 (1953).
- MÜLLER, H. J., u. K. UNGER: Über den Einfluß von Licht, Wind, Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Befallsflug der Aphiden *Doralis fabae* Scop. und *Myzodes persicae* SULZ. sowie der Psyllide *Trioza nigricornis* Frst. Züchter **22**, 206—228 (1952).
- MUESEBECK, C. F. W., and L. M. WALKLEY: Type species of the genera and subgenera of parasitic wasps comprising the superfamily Proctotrupeoidea (Order Hymenoptera). No. 3359. Proc. U.S. nat. Museum **105**, 319—419 (1956).
- NIXON, G. E. J.: A preliminary revision of the British Proctotrupinae (Hym. Proctotrupeoidea). Trans. roy. ent. Soc. Lond. **87**, 431—465 (1938).
- Notes on the males of *Cryptoserphus* together with the description of a new species (Hym., Serphoidea). Entomologist **75**, 195—197 (1942).
- OSSIANNILSSON, F.: Nytt om tillverkning av genitalpreparat. Entomol. Tidskr. **78**, 178—179 (1957).
- PERKINS, J. F.: A list of Serphinae collected in south Sweden (Hym., Serphoidea). Entomologist **75**, 193—194 (1942).
- PRILOP, H.: Untersuchungen über die Insektenfauna von Zuckerrübenfeldern in der Umgebung von Göttingen. Z. angew. Zool. **44**, 447—509 (1957).
- PSCHORN-WALCHER, H.: *Aphanogmus nigroformicatus* nov. spec. (Proctotrupeoidea, Ceraphronidae), ein Parasit der räuberisch an Adelgiden lebenden Gallmückenlarven von *Aphidoletes thompsoni* MOEHN. Mitt. schweiz. entomol. Ges. **29**, 353—362 (1956).
- Vorläufige Gliederung der palaearktischen Proctotrupidae. Mitt. schweiz. entomol. Ges. **31**, 57—64 (1958).
- REMANE, A.: Geographische und ökologische Variabilität. 4. Wandervers. Dtsch. Entomologen in Kiel 11.—15. VI. 1930, 78—87 (1930).
- REMMERT, H.: Experimentelle Untersuchungen zur Taxonomie und Ökologie von *Coelopa frigida* FABR. (Dipt., Coelopidae). Kieler Meeresforsch. **11**, 244—249 (1955).
- REMPE, U.: Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140 (1962).
- RÖHRS, M.: Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95 (1959).
- Allometrieforschung und biologische Formanalyse. Z. Morph. u. Anthrop. **51**, 289—321 (1961).

- SCHLICHTING, E.: Typische Böden Schleswig-Holsteins. Schriftenreihe landwirtschaftl. Fak. Univ. Kiel, Nr 26 (1960). 140 S.
- SMETANA, A.: Eine bisher unbekannte Larve der Gattung *Quedius* STEPH. aus Nestern von *Microtus arvalis* PALLAS (Col.: Staphylinidae). Beitr. Entomol. **7**, 333—338 (1957).
- STELLWAAG, F.: Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monogr. angew. Entomol. (Beih. Z. angew. Entomol.) Nr. 6 (1921). 100 S.
- TISCHLER, W.: Biozönotische Untersuchungen an Wallhecken. Zool. Jb., Abt. System. Ökol. u. Geogr. **77**, 283—400 (1948).
- Der biozönotische Konnex. Biol. Zbl. **70**, 517—523 (1951).
- TOMŠÍK, B.: Rod *Phaenoserphus* (Hym., Serph.) v našich zemích. Entomol. Listy **5**, 73—76 (1942).
- Rody *Serphus*, *Cryptoserphus*, *Exallonyx*, a *Disognus* v našich zemích. Entomol. Listy **7**, 50—55 (nicht eingesehen) (1942).
- Použití biometrické metody při studiu Proctotrupoid (Hym.) a o příčinách variability. Sborn. Klubu přírodovědeckého v Brně **29**, 1—13 (1951).
- WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner, 4. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1961. XI u. 565 S.
- WEIDEMANN, G.: Über Verbreitung, Phänologie und Biologie der Proctotrupidae (Hym., Proctotrupoidea) Schleswig-Holsteins. Faun. Mitt. Norddtschl. **2**, 26—35 (1962).
- WERTH, E.: Klima- und Vegetations-Gliederung in Deutschland. Mitt. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtschaft., Berlin-Dahlem, H. 33 (1927). 40 S.
- WOHLENBERG, E., u. H. SNUIS: Anwachs, Landgewinnung und Deichbau in Nordfriesland. Sch. Nissenhauses Husum Nr 3 (1955). 40 S.

Dr. GERHARD WEIDEMANN
II. Zoologisches Institut und Museum
34 Göttingen, Berliner Straße 28