

Überlebensstrategien und Nahrungsspezialisierung bei räuberischen Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae)

Dissertationsschrift

zur Erlangung des akademischen Grades „Doktor der Naturwissenschaften“ (Dr. rer. nat.)
am Fachbereich Biologie / Chemie der Universität Osnabrück

Gutachter

Prof. Dr. Anselm Kratochwil (Universität Osnabrück)

PD Dr. Klaus Henle (Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH)

vorgelegt von

Frank Dziock

Leipzig, im April 2002

Anschrift des Autors:

Frank Dziock
Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH
Projektbereich Naturnahe Landschaften und Ländliche Räume
Permoser Str. 15
04318 Leipzig
E-mail: Dziock@pro.ufz.de

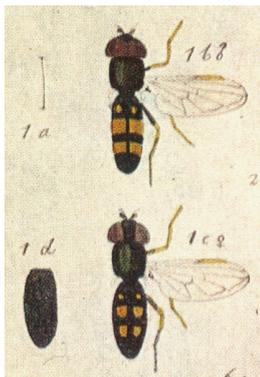
Impressum:

UFZ-Bericht Nr. 10/2002: 1-131, Leipzig. – ISSN 0948-9452.

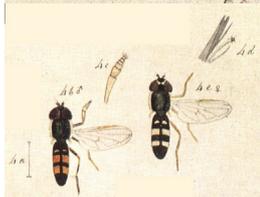
Herausgeber: UFZ, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Permoser Str. 15, 04318
Leipzig.

Verlag: Eigenverlag UFZ

Bezug: Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Presse- und Öffentlichkeitsarbeit,
Permoser Str. 15, 04318 Leipzig, E-mail: Presse@gf.ufz.de



Melanostoma mellinum



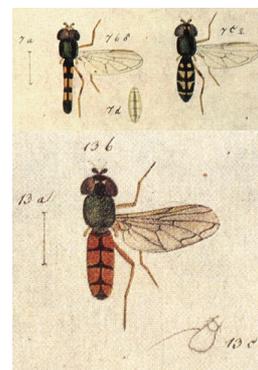
Platycheirus clypeatus

„ . . die grosse Schaar der Entomologen wird mein Buch mit Indifferentismus bei Seite legen, weil es ja von Dipteren handelt - den wahren Proletariern des Insectenvolkes. Ich erwarte aber auch nichts Anderes und begnüge mich vollständig mit der freundlichen Anerkennung Derjenigen, welche das Glück haben an dem Studium der Dipteren Freude zu finden und denen mein Buch hoffentlich Erleichterung und Beihilfe bringen wird. . . “

SCHINER (1862)

Melanostoma scalare

Platycheirus fulviventris



Abbildungen aus MORGE (1975, 1976a,b).

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Reproduktionsstrategien	4
1.2	Biomasseninvestition	6
1.3	Größe und Entwicklungsdauer	6
1.4	Migration	8
2	Untersuchte Arten.....	9
2.1	Morphologie	9
2.2	Taxonomie und Biogeographie	11
2.3	Biologie.....	15
2.3.1	<i>Melanostoma mellinum</i>	15
2.3.2	<i>Platycheirus clypeatus</i>	20
2.3.3	<i>Melanostoma scalare</i>	24
2.3.4	<i>Platycheirus fulviventris</i>	27
2.3.5	Spezialisten und Generalisten.....	30
3	Untersuchungsgebiete	33
3.1	Connewitz (UG 1).....	33
3.2	Schöneberger Wiesen (UG 2)	34
3.3	Schleusenheger Wiesen (UG 3)	35
4	Methoden	36
4.1	Auswahl der Arten.....	36
4.2	Zucht	37
4.3	Freiland.....	40
4.4	Beutespektrum	41
4.5	Statistische Methoden.....	42
4.6	Methodenkritik	43
5	Ergebnisse	45
5.1	Zucht	45
5.1.1	Präovipositionsperiode.....	46

5.1.2	Gesamtlänge der Eiablage	46
5.1.3	Gesamtzahl abgelegter Eier	47
5.1.4	Eiablagerate	47
5.1.5	Größe der Eigelege	48
5.1.6	Entwicklungsdauer	49
5.1.7	Masse der Imago	51
5.1.8	Masse der Puppe	52
5.1.9	Investition in das Puparium	53
5.1.10	Morphometrie	55
5.1.11	Abgeleitete reproduktive Kennwerte	58
5.1.12	Gesamtübersicht über alle Parameter	58
5.2	Freiland	61
5.2.1	Phänologie	61
6	Diskussion	62
6.1	Reproduktive Strategien	62
6.1.1	Trade-offs	63
6.1.2	Gelegegröße und der adaptive Wert des Kannibalismus	66
6.2	Größe und Entwicklungsdauer	74
6.3	Biomasseninvestition	78
6.4	Risikostreuung	80
6.4.1	Phänologie und Generationenfolge	80
6.4.2	Migration	82
7	Strategien von <i>Melanostoma</i> und <i>Platycheirus</i>	83
8	Zusammenfassung	91
9	Danksagung	94
10	Literatur	96
11	Anhang	117
12	Lebenslauf	129

„ . . . it is hoped that this analysis of [...] predators will go some way to relieving us of the ever-increasing burden of the singular instances, the tyranny of the particular. The enormous ballast of factual information, so far from being just about to sink us, is used to reveal patterns and processes so that we do need no longer record the fall of every apple.“ (DIXON 2000)

1 Einleitung

Die Theorie der Überlebensstrategien („Life history theory“) ist eine Suche nach allgemeinen Mustern in den Eigenschaften der Arten und deren Erklärung in einem evolutionären Kontext (ROFF 1992, MAYR 1998, LAWTON 1999, ASHTON 2001). Die Beschreibung von Mustern und allgemeinen Trends ist wichtig, um die zahlreichen für sich stehenden Einzelbeobachtungen und Experimente in ein generelles ökologisches Erklärungsschema zu integrieren. SOUTHWOOD (1977) hat dies als einen Versuch aufgefasst, ein „Periodensystem“ der Ökologie analog zu dem der chemischen Elemente aufzustellen.

Überlebensstrategien („Life history strategies“) sind Gruppen von Merkmalen des Lebenszyklus, die miteinander in vielfältiger Beziehung stehen. Je nach Autor werden diese unterschiedlich definiert und dann auch als „Life cycle strategies“, „Life cycle syndromes“, Lebensformtypen, „Tactics“, Lebenszyklusstrategien, ökologische Strategien und Lebensmuster bezeichnet (BRADSHAW 1986, DINGLE 1986, MÜLLER 1988, SOUTHWOOD 1988, BEGON et al. 1991, SCHAEFER 1992). Hier wird unter den Überlebensstrategien einer Art das koordinierte Zusammenwirken von Komponenten des Lebenszyklus unter dem Einfluss der Selektion verstanden (STEARNS 1992). Diese Überlebensstrategien können u.U. mittels einer geringen Anzahl an bionomischen Eigenschaften der Art wie z.B. Größe, Wachstum und Entwicklung, Dormanz, Reproduktion, Speicherung und Migration beschrieben werden (SOUTHWOOD 1988, BEGON et al. 1990, ROFF 1992, FUTUYMA 1998). Die Überlebensstrategie fasst also zusammen, wie die Evolution einen Organismus geformt hat, um reproduktiven Erfolg zu erreichen (NYLIN & GOTTHARD 1998, STEARNS 2000, ROFF 2001).

Beschäftigt man sich mit den Beziehungen zwischen Räubern und ihrer Beute, so kann man die Strategie des Nahrungserwerbs als einen Spezialfall der allgemeinen Theorie der Überlebensstrategien definieren (Abb. 1-1). Die Eigenschaften des Habitates schaffen evolutive Faktoren, die eine bestimmte Nischenbreite und bestimmte Überlebensstrategien selektieren (Abb. 1-1, SOUTHWOOD 1977). Die Eigenschaften der Beute wie Größe, Verteidigungsmechanismen (siehe unten) und Verteilung in Zeit und Raum üben einen starken Selektionsdruck auf die Überlebensstrategien des Räubers aus. Folglich hängen Nahrungsspezialisierung und Überlebensstrategien sehr eng miteinander zusammen. Ein besseres Verständnis der Nahrungsspezialisierung und den damit verknüpften Überlebensstrategien von Räubern ist eine unabdingbare Voraussetzung für die Verwendung dieser Organismen in der biologischen Schädlingsbekämpfung (THOMPSON 1951, STRAND & OBRYCKI 1996, SNYDER & IVES 2001, SYMONDSON et al. 2002). Ein Vergleich nah verwandter Arten mit unterschiedlicher Nahrungsspezialisierung ist auch eine ideale Möglichkeit, die Richtung und Wirkung von Speziationspro-



Abb. 1-1 Konzeptioneller Rahmen dieser Arbeit - Evolutive Zusammenhänge zwischen Nahrungsspezialisierung und Überlebensstrategien eines Räubers unter den über das Habitat vorgegebenen selektiven Kräften.

zessen zu beleuchten (HUEY & BENNETT 1986, HARVEY & PAGEL 1991, TAUBER et al. 1993, ALBUQUERQUE et al. 1997).

Zur Nahrungsspezialisierung bei Phytophagen existiert eine Fülle an Literatur (siehe BERENBAUM 1990, SCHOONHOVEN et al. 1998). Bei den pflanzenfressenden Insekten sind die meisten spezifisch in der Wahl ihrer Nahrung (BERENBAUM 1990, SCHOONHOVEN et al. 1998) und selbst Generalisten können lokale Spezialisten sein (NG 1988, HUGHES 2000). Zahlreiche Studien beschäftigen sich mit den physiologischen und ökologischen Anpassungen von Herbivoren an die Inhaltsstoffe und Morphologie ihrer Wirtspflanzen (Übersicht in SCHOONHOVEN et al. 1998). Diese Anpassungen sind es, die zu zahlreichen Spezialisierungen bei den Herbivoren geführt haben (THOMPSON 1994). Über die Interaktion zwischen räuberischen Insekten und ihrer Beute ist hingegen nur sehr wenig bekannt

(SADEGHI & GILBERT 2000c). Allgemein wird aber angenommen, dass Räuber polyphager sind als Herbivore, da tierisches Gewebe meist weniger Toxine enthält und unabhängig von der betrachteten Art einen sehr hohen Nährwert besitzt. Somit besteht für eine Spezialisierung ein geringerer Selektionsdruck (BRISTOW 1988, ALBUQUERQUE et al. 1997). Außerdem ist das Vorhandensein einer bestimmten Beuteart aufgrund von Variationen in der Phänologie und Abundanz weniger gut voraussagbar, so dass auch deswegen mehr Generalisten als Spezialisten unter den räuberischen Insekten zu finden sein sollten (MIYASHITA 1999). Zumindest einige Arten sind allerdings Nahrungsspezialisten (THOMPSON 1951, TAUBER & TAUBER 1987, BRISTOW 1988, HODEK 1993, RANK & SMILEY 1994, ALBUQUERQUE et al. 1997).

Schwebfliegen stellen geeignete Modelle zur Untersuchung von Zusammenhängen zwischen Nahrungsspezialisierung und Überlebensstrategien dar, da bei den räuberisch lebenden Arten (Unterfamilien Syrphinae und Microdontinae) ein überraschend hoher Prozentsatz mehr oder weniger stark spezialisiert ist (GILBERT 1990, GILBERT et al. 1994, BRANQUART 1999, SADEGHI & GILBERT 2000a). Dies belegen sowohl Freilandbeobachtungen (z.B. MIZUNO et al. 1997) als auch detaillierte experimentelle Studien (YAKHONTOV 1966a, LYON 1968, SCHMUTTERER 1972, LÁSKA 1978, ROTHERAY 1988, Übersicht in SADEGHI & GILBERT 2000c). Als eine Erklärung wird die „Selective attention hypothesis“ herangezogen (SADEGHI & GILBERT 2000a), nach der der Aufwand für die Wahl zwischen der vorhandenen Beute für Generalisten sehr hoch ist, während Spezialisten sich auf einen bzw. wenige spezifische Schlüsselreize konzentrieren (BERNAYS 1998). Weitere Ursachen liegen vermutlich in der hohen Anzahl an Verteidigungsstrategien, mit denen die Beute (hauptsächlich Blattläuse) sich gegen

Räuber zu schützen versucht. Diese umfassen Wachssekretionen, Toxinproduktion, Gallbildung, Fluchtverhalten, Bildung von Soldatenkasten, Schutz und Verteidigung durch Ameisen (HEIE 1982 - 1995, MALCOLM 1992, STERN & FOSTER 1996, DIXON 1998, BRANQUART 1999, ELMES et al. 1999, AGARWALA & YASUDA 2001).

Diese Verteidigungsstrategien bei Blattläusen haben zu zahlreichen Adaptationen der Räuber und somit zur Spezialisierung auf bestimmte Beutearten geführt: Die Eier einiger Schwebfliegenarten sind mit einem harten Chorion ausgestattet, um sich vor den Angriffen durch aggressive Soldatenkasten zu schützen, die einige Blattlausarten zur Verteidigung besitzen (MIZUNO et al. 1997). *Eupeodes confrater* ändert seine Eiablagestrategie je nach Aktivität der Soldaten. Im Herbst und Winter, wenn die Soldaten aktiv sind, werden die Eier auf verlassene Spinnennetze in der Nähe der Blattlauskolonien abgelegt, in der restlichen Zeit direkt in die Nähe der Blattlauskolonien (OHARA 1985). Galllausfressende Arten (*Heringia*, *Pipiza*) besitzen kleine und mobile Larven, die besser in die gut geschützten Gallen eindringen können (DUŠEK & KRISTEK 1959, 1967, KURIR 1963, ROJO & MARCOS-GARCIA 1997). Wachsausscheidende Blattlausarten sind bevorzugte Beute der *Heringia* (*Neocnemodon*)-Arten, die an ihre Beute vermutlich durch den abgewandelten Bauplan ihrer Mundwerkzeuge angepasst sind (DELUCCHI et al. 1957, DUŠEK & KRISTEK 1967). Die *Parasyrphus*-Arten, welche bestimmte Blattkäfer (Chrysomelidae) fressen, können offensichtlich sehr gut mit deren toxischen Verteidigungsstoffen (Salicylaldehyd) umgehen (RANK & SMILEY 1994, ROTHERAY 1997). Die *Eupeodes*-Arten, von denen die meisten spezialisierte Räuber von Blattläusen auf Koniferen sind, besitzen Halteorgane, um sich an Koniferennadeln klammern zu können (ROTHERAY 1987, 1993) und können so vermutlich das Fluchtverhalten ihrer mobilen Beute (Lachnidae) kompensieren. Die *Microdon*-Arten sind Puppenräuber in Ameisennestern und besitzen eine derart spezifische chemische Mimikry, dass sie nicht nur an bestimmte Ameisenarten, sondern sogar an spezifische Wirtskolonien angepasst sind (HOWARD et al. 1990, ELMES et al. 1999). Diese Beispiele verdeutlichen die vielfältigen Spezialisierungen bei räuberischen Schwebfliegen.

Welche Bedeutung hat nun eine Nahrungsspezialisierung in Bezug auf die Überlebensstrategien?

Um diese Frage zu beantworten, wurden vier räuberische Schwebfliegenarten aus zwei nah verwandten Gattungen (*Melanostoma*, *Platycheirus*) zur Untersuchung ausgewählt (Kap. 4.1). Je eine Art aus jeder Gattung ist ein Spezialist (*Melanostoma scalare*, *Platycheirus fulviventris*), die andere ein Generalist (*Melanostoma mellinum*, *Platycheirus clypeatus*) (Kap. 2.3.5).

Zunächst wurden für vier wesentliche Hauptkomponenten des Lebenszyklus (Kap. 1.1 - Reproduktionsstrategien, Kap. 1.2 - Biomasseninvestition, Kap. 1.3 - Größe und Lebensdauer und Kap. 1.4 - Migration) mit ihren einzelnen bionomischen Parametern Hypothesen über unterschiedliche Trade-offs (Definition siehe Kap. 1.1) bei Spezialisten und Generalisten aufgestellt. In einer anschließenden Analyse wurden diese Hypothesen getestet, indem nach negativen Korrelationen zwischen diesen einzelnen Parametern gesucht wurde, um die gegenseitige Beeinflussung der Einzelparameter zu verstehen. Aus der Kenntnis dieser Trade-offs war es möglich, Überlebensstrategien einzelner Arten

bzw. Artengruppen zu identifizieren (Kap. 6). In einer abschließenden Synthese (Kap. 7) wurden die aus der Summe der einzelnen Hauptkomponenten abgeleiteten Überlebensstrategien der untersuchten Schwebfliegenarten in einen generellen theoretischen Rahmen eingebunden und diskutiert.

1.1 Reproduktionsstrategien

Die Energiemenge (die Ressourcen), die ein Weibchen während seiner Lebenszeit zur Investition in seine Nachkommen zur Verfügung hat, ist immer begrenzt (PIANKA 2000). Daher existiert ein Kompromiss (Trade-off) zwischen der Anzahl und der Größe der Eier, die ein Weibchen während seiner Lebenszeit ablegt. Dies ist durch zahlreiche theoretische wie empirische Studien belegt (PARKER & BEGON 1986, BERRIGAN 1991, FOX et al. 1997, BONDURIANSKY & BROOKS 1999, GARCÍA-BARROS 2000, Übersicht in FOX & CZESAK 2000). Ein Trade-off bezeichnet ein im Laufe der Evolution entstandenes gegenseitiges Abwägen von Eigenschaften eines Organismus. Abgewogen werden dabei Eigenschaften, die sich auf die Fitness auswirken (SCHAEFFER 1992). Meistens sind dabei die phänotypischen Eigenschaften negativ korreliert (ROFF 2001). In neuerer Zeit wird darauf hingewiesen, dass streng genommen zum Nachweis eines Trade-offs der Nachweis einer negativen Korrelation der phänotypischen Eigenschaften nicht ausreicht (ROFF 2001, ZERA & HARSHMAN 2001). Vielmehr sollten durch manipulative Experimente oder besser durch die Messung der genetischen Korrelation von Eigenschaften des Organismus ein Trade-off nachgewiesen werden. Aufgrund der wesentlich schwierigeren Durchführbarkeit solcher Untersuchungen bestätigt der allergrößte Teil der Studien zu Trade-offs jedoch lediglich phänotypische Korrelationen (FOX & CZESAK 2000). Auch hier soll der Begriff in diesem Sinne verwendet werden. Abbildung 1-2 gibt einen Überblick über die wesentlichen Beziehungen zwischen den reproduktiven Faktoren bei räuberischen Insekten.

Die Eigröße ist positiv korreliert mit der Fähigkeit, Perioden ohne Nahrung und Wasser zu überstehen (TAUBER et al. 1991, HODEK & HONEK 1996). Weiterhin sind L_1 -Larven aus großen Eiern effizienter bei der Nahrungssuche und überleben länger (DIXON & STEWART 1991, TAUBER et al. 1991, DIXON & GUO 1993, BRANQUART 1999). Der Selektionsdruck auf die Eigröße ist daher sehr groß und die Eigröße bei räuberischen Insekten ist im allgemeinen sehr konstant (PARKER & BEGON 1986, STEWART et al. 1991b, DIXON & GUO 1993). Ein Weibchen kann keine Eier legen, die größer sind als die Ovariolen, in der das Ei sich entwickelt hat; die physiologische Obergrenze für die Eigröße wird daher durch die Größe der Ovariolen vorgegeben, die wiederum abhängig von der Größe des Weibchens ist (STEWART et al. 1991a).

Die Anzahl der Eier und die Größe der Eigelege wird neben der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge vor allem bestimmt durch die Eiablagestrategie des Weibchens. Wenn ein spezialisierter Räuber eine Blattlauskolonie seiner Beuteart gefunden hat (was sicherlich länger dauert als beim Generalisten!), sollte er möglichst viel seiner reproduktiven Biomasse dort ablegen (viele Eier pro Gelege), da er sich sicher sein kann, dass sich sein Nachwuchs dort auch entwickeln kann. Ein Generalist hingegen sollte seine reproduktive Biomasse breiter streuen (wenige Eier pro Gelege), da nicht sicher ist, ob sein Nachwuchs auch auf der jeweiligen Blattlausart reproduziert. Das Verhalten des

Generalisten (räumliche Streuung der Reproduktion) kann als Risikostreuung („Conservative risk-spreading“, Kap. 6.4) interpretiert werden (Übersicht in HOPPER 1999, STEARNS 2000).

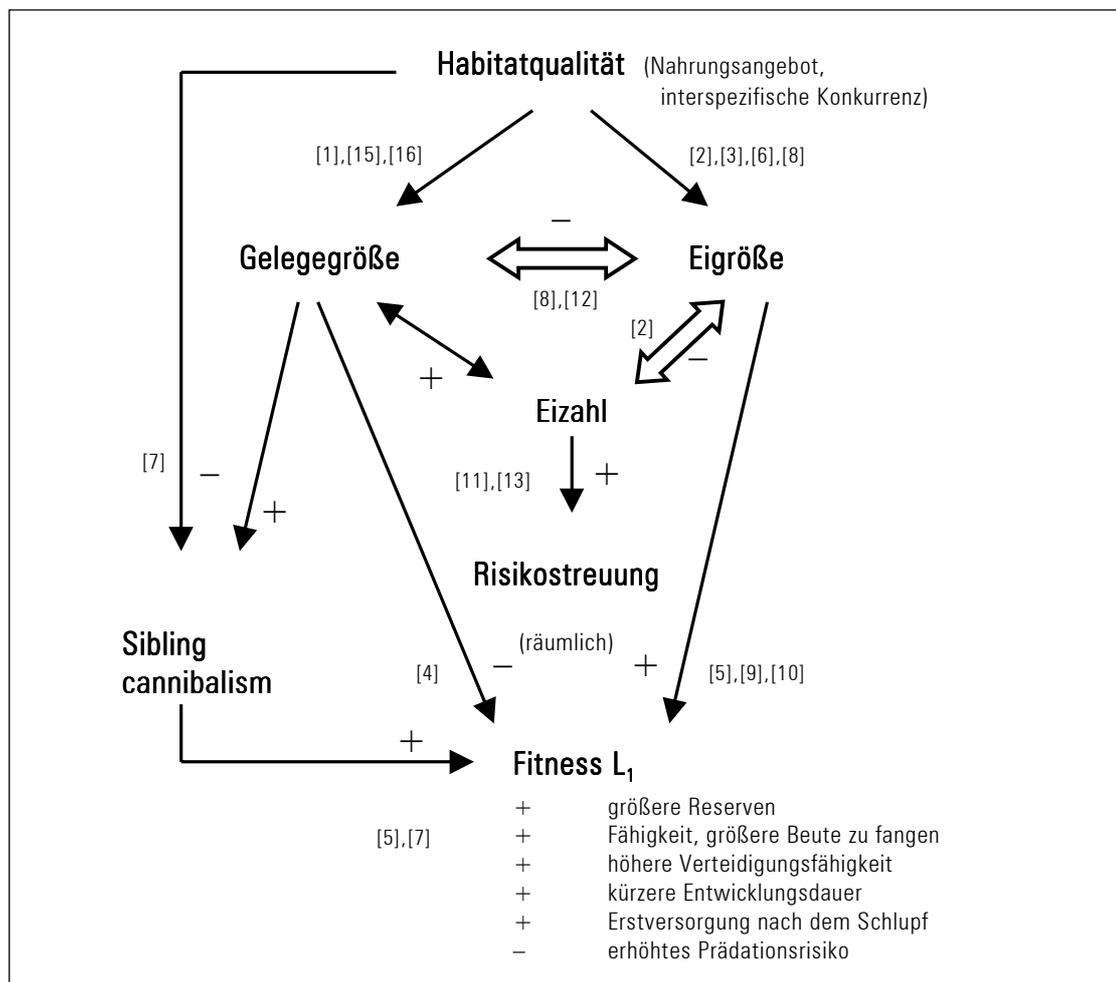


Abb. 1-2 Übersichtsschema über die Beziehungen (inkl. Trade-offs, offene Pfeile) zwischen reproduktiven Faktoren und Habitat bzw. Fitness der Erstlarve (L_1) bei aphidophagen Insekten. +: positive Korrelation, -: negative Korrelation. Ziffern geben die Quelle an: [1] DIXON & GUO 1993, [2] FOX & CZESAK 2000 und darin zitierte Quellen, [3] FOX et al. 1997, [4] GODFRAY & PARKER 1991, [5] HODEK & HONEK 1996 und darin zitierte Quellen, [6] MCLAIN & MALLARD 1991, [7] OSAWA 1992, [8] PARKER & BEGON 1986, [9] STEWART et al. 1991b, [10] TAUBER et al. 1991, [11] HOPPER 1999, [12] ROFF 1992, [13] STEARNS 2000, [14] DIXON 2000, [15] RICHARDS & FILEWOOD 1988, [16] ROTHERAY & DOBSON 1987. Erläuterung im Text.

Auch bei der Beziehung zwischen Eizahl/Eigröße und Größe der Eigelege gibt es einen Trade-off (PARKER & BEGON 1986, STEWART et al. 1991a,b, ROFF 1992, GUNTRIP et al. 1997, FOX & CZESAK 2000), da sowohl die Gesamtzahl der in der Lebensdauer des Weibchens abgelegten Eier als auch die pro Eiablageereignis abgelegte Eizahl physiologisch limitiert ist (durch die Ovariolenzahl). BENNETTOVA & FRAENKEL (1981) haben gezeigt, dass die Ovariolenzahl direkt vom Ernährungszustand während der Larvalentwicklung abhängt.

Einige Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* sind die einzigen aphidophagen (blattlausfressenden) Schwebfliegen, die ihre Eier regelmäßig in Gruppen ablegen (METCALF 1916, 1917, DAVIDSON 1922, PARMENTER 1953, LYON 1965, CHANDLER 1966, 1968a, GOELDIN DE TIEFENAU 1974). Die

Studien von CHANDLER (1968b) und ROTHERAY & DOBSON (1987) sind bisher die einzigen quantitativen Untersuchungen zu dieser Eiablagestrategie bei Syrphiden.

Es werden hier folgende Hypothesen aufgestellt und experimentell überprüft:

- Spezialisten legen weniger und größere Eier als Generalisten
- Spezialisten legen mehr Eier pro Gelege als Generalisten
- Die reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt (Gesamtvolumen des Eigeleges) ist beim Spezialisten größer als beim Generalisten.

1.2 Biomasseninvestition

Das Puparium der cyclorrhaphen Dipteren (die Puppenhülle, vgl. Kap. 4.2) hat vermutlich eine Schutzfunktion für die Puppe und die sich entwickelnde Imago (FRAENKEL & BHASKARAN 1973). Während der Metamorphose muss das Puparium die Puppe vor Austrocknung, Durchnässung, Kälte, Pilzbefall, Räubern oder Parasitoiden schützen (HÖVEMEYER 2000). Arten, die aufgrund ihrer Biologie (z.B. Überwinterung als Puppe) solchen widrigen Bedingungen ausgesetzt sind, sollten daher mehr Biomasse in ihr Puparium investieren (HÖVEMEYER 1995). Andererseits wäre es denkbar, dass ein dünnes Puparium Parasitoidenbefall verhindert, da ein potenzieller Parasitoid gezwungen wäre, in dem schlecht geschützten Puparium zu überwintern (HÖVEMEYER 1995).

In der vorliegenden Arbeit wird die Biomasseninvestition und der Anteil an veratmeter Biomasse während der Puppenentwicklung zwischen Spezialisten und Generalisten verglichen.

1.3 Größe und Entwicklungsdauer

Die Größe ist eine der Schlüssel-Eigenschaften bei Tieren (HUTCHINSON 1959, PAGEL et al. 1991, ROFF 1992, STEARNS 1992, BLACKBURN & GASTON 1994, NYLIN & GOTTHARD 1998). Die evolutiven Faktoren, die die Größe eines Organismus bestimmen, sind sehr komplex und noch immer schlecht bekannt (FUTUYMA 1998, GARCÍA-BARROS 2000, DIXON 2000, DIXON & HEMPTINNE 2001). Mit der Körpergröße korreliert sind viele andere Arteigenschaften wie z.B. Lebensdauer, Reproduktionsrate und Ressourcennutzung (HARVEY & PAGEL 1991, BLACKBURN & GASTON 1994).

Zwei grundsätzlich verschiedene theoretische Konzepte werden hauptsächlich zur Erklärung der Körpergröße von wirbellosen Tieren vorgeschlagen. Beim ersten Konzept wird die Verteilung der Körpergröße mit Hilfe von physiologischen Ansätzen erklärt (BLACKBURN & GASTON 1994, KOZLOWSKI & WEINER 1997, PURVIS & HARVEY 1997). Hauptansatzpunkt ist hierbei die körpergrößenabhängige Rate der Energieaufnahme aus der Umwelt und die Rate, mit der diese Energie für die Reproduktion genutzt wird (PAGEL et al. 1991, BLACKBURN & GASTON 1994, 1996, REICH 2001). Dabei können z.B. die

Respirationsraten exponentiell mit der Körpergröße ansteigen (KOZLOWSKI & WEINER 1997, PURVIS & HARVEY 1997, WEST et al. 2000).

Einige Autoren weisen jedoch auf die Grenzen dieser physiologischen Erklärungsmodelle hin und ziehen ökologische Erklärungskonzepte heran (PAGEL et al. 1991, WITTING 1998, KINDLMANN et al. 1999, BOKMA 2001). Bei den räuberischen Coccinellidae (Marienkäfer) beispielsweise scheinen die Assimilations- oder Respirationsraten nicht mit der Körpergröße der Arten korreliert zu sein (DIXON 2000). Vielmehr sind es häufig die Größe und weitere Eigenschaften der Beute, die mit der Größe des Räubers assoziiert sind (HUTCHINSON 1959, TAUBER et al. 1995, DIXON 2000, DIXON & HEMPTINNE 2001). Bei Blattläusen (der bevorzugten Nahrung von räuberischen Schwebfliegen) existieren zahlreiche Verteidigungsstrategien wie Akkumulation oder Bildung von Toxinen, Betreuung durch Ameisen, Wachssekretion oder Gallbildung (s.o.). In Abbildung 1-3 sind die wesentlichen auf die Körpergröße und die Entwicklungsdauer/Wachstumsrate von räuberischen Insekten wirkenden Selektionsfaktoren in einer Übersicht dargestellt.

Hier sollen zwei Fragenkomplexe im Vordergrund der Betrachtungen stehen:

- Spiegeln sich Unterschiede in der Körpergröße des Räubers in den Körpergrößen der präferierten Beutearten wider?
- Korrelieren Unterschiede in der Körpergröße und der Entwicklungsdauer mit der Verteidigungsstrategie der präferierten Beute (z.B. Mobilität, Toxizität)?

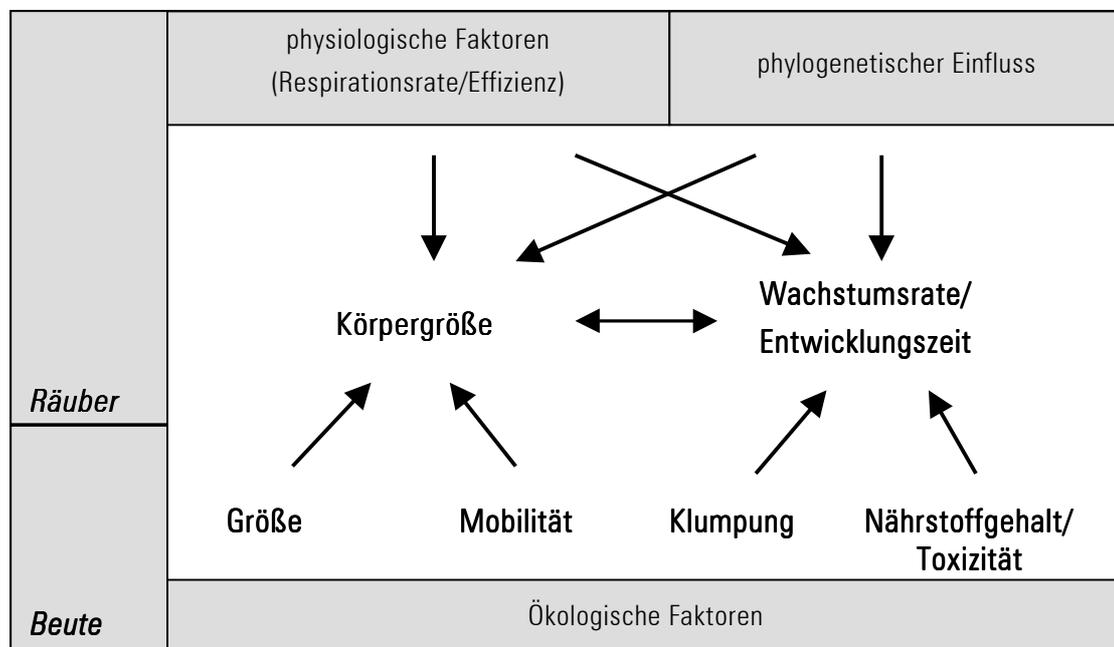


Abb. 1-3 Schematische Darstellung wesentlicher auf die Körpergröße und die Wachstumsrate von räuberischen Insekten wirkenden Selektionsfaktoren.

1.4 Migration

Die zeitliche Variation der Habitatqualität in ephemeren Habitaten hat bei zahlreichen Arten zur Evolution von wandernden Formen geführt (SOUTHWOOD 1962, ROFF 1992, FUTUYMA 1998). Unsicherheit im Ressourcenangebot sollte zu einer Selektion führen, die eine kurze Entwicklungsdauer (und damit verbundene hohe Wachstumsrate) bevorzugt. Die Generalisten unter den Schwebfliegen nutzen zahlreiche Blattlausarten als Nahrung. Die meisten dieser Beutearten besitzen ebenfalls geringe Spezialisierung auf ihre Wirtspflanzen und oft hohe Entwicklungsgeschwindigkeiten. Dazu kommen sie meist in gestörten Habitaten vor (DIXON 1998, SPEIGHT 2001). Ihre Verfügbarkeit als Nahrung ist daher nicht vorauszusagen. Entsprechend sollten Syrphidae mit solchen Beutearten ihre Eier (und somit ihr Risiko) räumlich verteilen. Sie weisen somit eine erhöhte Neigung zu Zerstreuungswanderungen (sog. Dismigration) auf (GATTER & SCHMID 1990). Diese Dismigrationen stehen oft in sehr engem Zusammenhang mit dem Lebenszyklus einer Art und dienen neben dem Aufsuchen von Orten, die der Nachfolgeneration günstige Entwicklungsbedingungen bieten (siehe oben) auch dem Aufsuchen von Winterarealen und Diapausequartieren. Im Gegensatz zur Migration (richtungsorientierte Wanderung) ist die Dismigration eine aktive Zerstreuungswanderung ohne bzw. mit nur geringer Richtungsorientierung (z.B. durch die Wahl günstiger Winde).

Weiterhin muss bei Insekten, die Metapopulationsstrukturen ausbilden, ein gewisser Austausch zwischen den Populationen (und damit eine gewisse Dispersionsneigung wenigstens in einem Teil der Population) gewährleistet sein, damit die Metapopulationsstruktur aufrecht erhalten werden kann (HANSKI 1999).

Daher ist damit zu rechnen, dass die folgende Hypothese bei den vier untersuchten Arten zutrifft:

- Spezialisten haben eine geringere Dismigrationsneigung als Generalisten

„*Platycheirus and Melanostoma are some of the most interesting of all the hoverflies - virtually all the strategies of larvae and adult seen in the whole family are within the one genus of Platycheirus. And we know so little about them . . .*“ (GILBERT in litt. 1999)

2 Untersuchte Arten

In der Bundesrepublik Deutschland kommen mindestens 30 Arten der Gattung *Platycheirus* LE PELETIER & SERVILLE, 1828 vor (incl. der von mir als Untergattungen aufgefassten *Pachysphyrina* ENDERLEIN, 1938 und *Pyrophaena* SCHINER, 1860) (NIELSEN 1999, SSYMANK et al. 1999, SPEIGHT 2001). Die Gattung *Melanostoma* ist mit mindestens vier Arten vertreten, wobei noch mit zahlreichen verkannten bzw. unbeschriebenen Arten zu rechnen ist (DOCZKAL et al. 1993, CHANDLER 1998).

Je zwei Arten dieser beiden Gattungen wurden für die vorliegende Arbeit ausgewählt (siehe Kap. 4.1): *Platycheirus clypeatus* (MEIGEN, 1822), *Platycheirus fulviventris* (MACQUART, 1829), *Melanostoma mellinum* (LINNAEUS, 1758) und *Melanostoma scalare* (FABRICIUS, 1794). Weitere im Untersuchungsgebiet vorkommende Arten dieser beiden Gattungen sind: *Platycheirus albimanus* (FABRICIUS, 1781), *Platycheirus angustatus* (ZETTERSTEDT, 1843), *Platycheirus europaeus* GOELDIN DE TIEFENAU, MAIBACH & SPEIGHT, 1990, *Platycheirus (Pyrophaena) granditarsis* (FORSTER, 1771), *Platycheirus occultus* GOELDIN DE TIEFENAU, MAIBACH & SPEIGHT, 1990, *Platycheirus peltatus* (MEIGEN, 1822), *Platycheirus (Pyrophaena) rosarum* FABRICIUS, 1787, *Platycheirus scutatus* (MEIGEN, 1822) und *Platycheirus tarsalis* (SCHUMMEL, 1837).

2.1 Morphologie

Platycheirus

Es handelt sich um schlanke Arten mit vollständig schwarzem Kopf und Thorax (inkl. Scutellum). Der Aedeagus im männlichen Genital ist zweiteilig und das Metasternum vollständig (FLUKE 1957, ANDERSSON 1970). Das Abdomen ist schwarz mit orangen Flecken. Die Männchen besitzen an den Vorderbeinen stark verbreiterte Tibien und Tarsen, auf denen lange Borsten und Haarbüschel sitzen (Abb. 2-1). Diese spielen beim (Prä-)Kopulationsverhalten eine Rolle (DZIOCK & SCHMID i. Vorb.). Die Größe beträgt 5 bis 11 mm. Die Larven besitzen den typischen Habitus der räuberischen Schwebfliegenlarven mit farbigen Makeln auf der Dorsalseite (verursacht durch den Fettkörper, der durch das Integument scheint) und stechend-saugenden Mundwerkzeugen (ROBERTS 1970, ROTHERAY 1993). Alle räuberischen Brachycerenlarven besitzen toxischen Speichel zur extraoralen Verdauung der Beute (STUCKENBERG 2001).

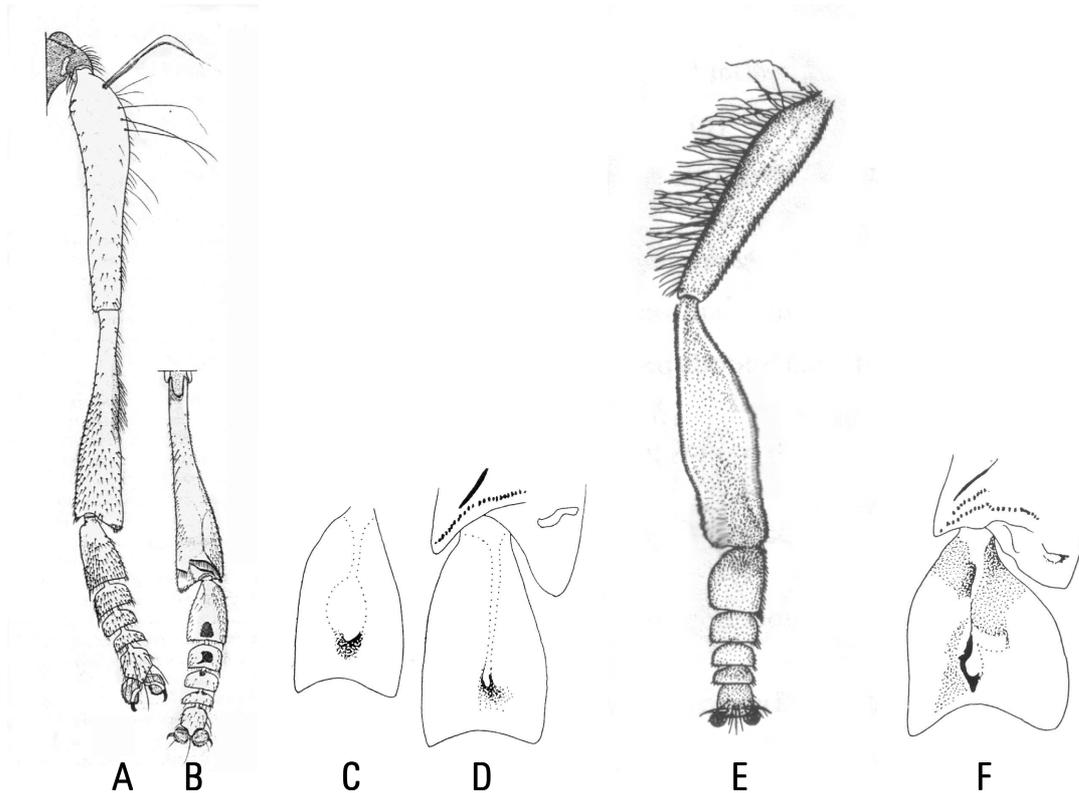


Abb. 2-1 Vorderbein der Männchen. **A - D** *Platycheirus clypeatus*, **E & F** *Platycheirus fulviventris*. **A** - Vorderbein dorsal, **B** - Vorderbein ventral, **C & D** - Variationsbreite des Basitarsus I ventral, **E** - Vorderbein dorsal, **F** - Basitarsus I ventral. Nach OHARA (1980), SPEIGHT & GOELDLIN DE TIEFENAU (1990), STUBBS & FALK (1983).

Platycheirus clypeatus (Abb. 2-2) ist leicht mit anderen Arten der Gattung zu verwechseln, insbesondere mit den in jüngerer Zeit beschriebenen *P. europaeus* und *P. occultus*. Die Vordertibien sind nur zur Spitze hin verbreitert und die Ventralseite des Metatarsus besitzt kein ausgeprägtes Mal (Abb. 2-1 A bis D).

Platycheirus fulviventris besitzt viel ausgedehntere gelbe Flecken auf dem Hinterleib als die vorige Art (Abb. 2-3). Die Vordertibien des Männchens sind fast auf der gesamten Länge verbreitert (Abb. 2-1 E). Die Art ist mit einiger Erfahrung auch im Feld zu determinieren, vor allem, weil ähnliche Arten (z.B. *P. perpallidus* VERRALL, 1901) im Untersuchungsgebiet nicht vorkommen.

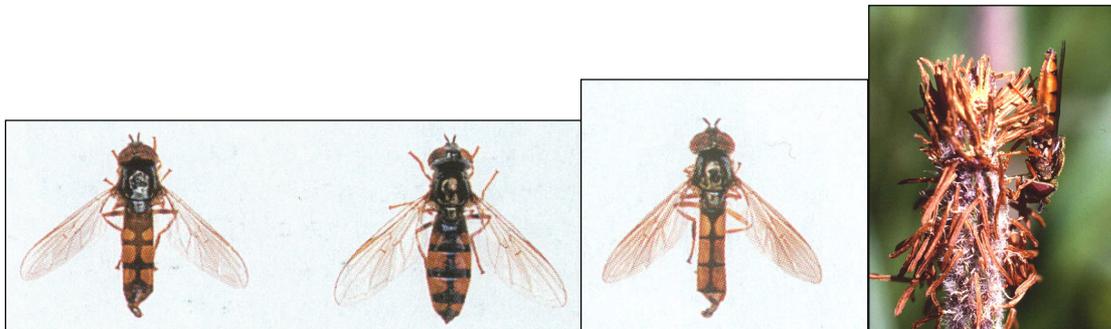


Abb. 2-2 *Platycheirus clypeatus* (MEIGEN, 1822). Links ♂, rechts ♀. Abbildung aus TORP (1994).

Abb. 2-3 *Platycheirus fulviventris* (MACQUART, 1829). Links ♂ (aus TORP 1994), rechts ♀ (Original).

Melanostoma

Es handelt sich auch hier um schlanke Arten mit vollständig schwarzem Kopf und Thorax. Der Aedeagus im männlichen Genital ist allerdings unsegmentiert und das Metasternum reduziert (Abb. 2-4, FLUKE 1957, ANDERSSON 1970). Das Abdomen ist entweder ganz schwarz (*M. dubium*) oder besitzt gelb-orange Flecken auf den Abdominaltergiten 2 bis 4 (*M. mellinum*, *M. scalare*). Die Vorderbeine sind nicht modifiziert. Die Größe beträgt 5 bis 10 mm.

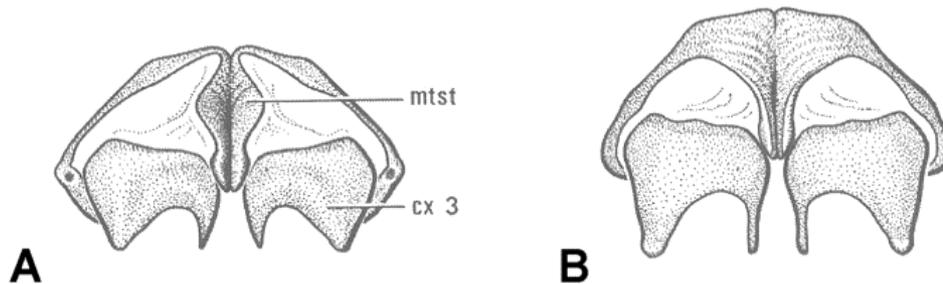


Abb. 2-4 Metasternum (mtst) und Coxa des Hinterbeins (cx 3). **A** - *Melanostoma* sp., **B** - *Platycheirus* sp. (nach VOCKEROTH & THOMPSON 1987).

Melanostoma mellinum ist vom Habitus *P. clypeatus* sehr ähnlich und unterscheidet sich durch die unterseits gelben Fühler und die schlanken Vorderbeine von dieser Art (Abb. 2-5). *Melanostoma scalare* besitzt im männlichen Geschlecht ein sehr langgestrecktes Abdomen und ist dadurch gut zu erkennen. Die Weibchen sind *M. mellinum* sehr ähnlich und aufgrund der hohen Variabilität der zur Artunterscheidung verwendeten Merkmale nicht einfach zu unterscheiden (Abb. 2-6).



Abb. 2-5 *Melanostoma mellinum* (L., 1758). Links ♂, rechts ♀. Abbildung aus TORP (1994).

Abb. 2-6 *Melanostoma scalare* (FABRICIUS, 1794). Links ♂, rechts ♀. Abbildung aus TORP (1994).

2.2 Taxonomie und Biogeographie

Es herrscht kein Konsens über die Klassifikation der Familie der Syrphidae. Nicht nur die Einteilung in Triben ist je nach Autor verschieden, auch die Unterfamilien werden je nach untersuchten Merkmalen und Arten unterschiedlich gedeutet. Eine historische Übersicht geben GOFFE (1952) und ROTHERAY & GILBERT (1999). Einig sind sich jedoch die meisten Autoren darin, dass innerhalb der Unterfamilie Syrphinae die untersuchten Gattungen *Platycheirus* (incl. *Pyrophæna* und *Pachysphyria*) und *Melanostoma* sehr nah miteinander verwandt sind und an der Basis des Stammbaums stehen (vgl. aber

GOFFE 1952 und SHATALKIN 1975). Dies untermauern morphologische Merkmale der Imagines (z.B. CHENG et al. 2000, DUŠEK & LASKÁ 1967, GLUMAC 1960), der Larven (CHENG et al. 2000, GOELDIN DE TIEFENAU 1974, ROTHERAY & GILBERT 1989, 1999; GILBERT et al. 1994), molekulare Merkmale (SKEVINGTON & YEATES 2000, STÅHLS 1999, STÅHLS et al. i. Dr.) und Chromosomenanalysen (BOYES et al. 1971). Nah verwandte Gattungen in Mitteleuropa sind *Xanthandrus* und *Baccha* sowie die nur montan verbreiteten *Spazigaster*, *Syrphocheilosia* und *Rohdendorfia*.

GILBERT et al. (1994) präsentieren einen phylogenetischen Stammbaum auf Artniveau für die 20 britischen Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* (allerdings ohne die britische *M. dubium*, vgl. MCGOWAN et al. 1997, CHANDLER 1998). Dieser basiert allerdings lediglich auf der Morphologie der modifizierten Vorderbeine der Männchen der Gattung *Platycheirus*. Es fehlen hier viele deutsche Arten, unter anderem die mit *Platycheirus clypeatus* nah verwandten, 1990 beschriebenen *Platycheirus occultus* und *P. europaeus*.

Verbreitungskarten können immer nur Dokumentationen eines augenblicklichen Kenntnisstands sein. Bei den Syrphiden ist noch wenig über die globale Verbreitung der einzelnen Arten bekannt. Mittel- und Nordeuropa, Kanada und Japan sind vergleichsweise gut untersucht. Erfassungsdefizite bestehen vor allem in großen Teilen Asiens und der Afrotropis. Hinzu kommt, dass aufgrund von Kommunikationsschwierigkeiten (sprachlicher und technischer Art) in manchen Artengruppen west- und ostpaläarktische Nomenklaturauffassungen stark voneinander abweichen. Einige holarktisch verbreitete Arten werden wohl auch immer noch unter verschiedenen Namen in der Paläarktis und der Nearktis geführt, obwohl die Tiere zu einer Art gehören. Daher sind die im Folgenden dargestellten Areale der Arten als vorläufiger derzeitiger Stand des Wissens aufzufassen. Weiterhin kommt eine Art innerhalb ihres (in den Karten geschlossen dargestellten) Verbreitungsareals nur in solchen Biotoptypen vor, die für die jeweilige Art geeignet sind.

Die Verbreitung der vier Arten wurde nach Originalquellen und regionalen Katalogen zusammengestellt: GIL COLLADO 1930; SHIRAKI 1930; KANERVO 1938a,b; OKUNO 1967; OHARA 1980; SMITH & VOCKEROTH 1980; CLAUBEN & LUCAS 1988; CLAUBEN & HAUSER 1990; VOCKEROTH 1990, 1992; KUZNETZOV 1993; DIRICKX 1994, 1998; TORP 1994; VUJIC & GLUMAC 1994; BARTSCH 1995; BELCARI et al. 1995; LUCAS 1996; HAN et al. 1998; HAUSER 1998; WHITTINGTON 1998; NIELSEN 1999; BALL & MORRIS 2000; BANKOWSKA 2000; REEMER 2000; SPEIGHT 2001; BARKALOV 2002; THOMPSON in litt.

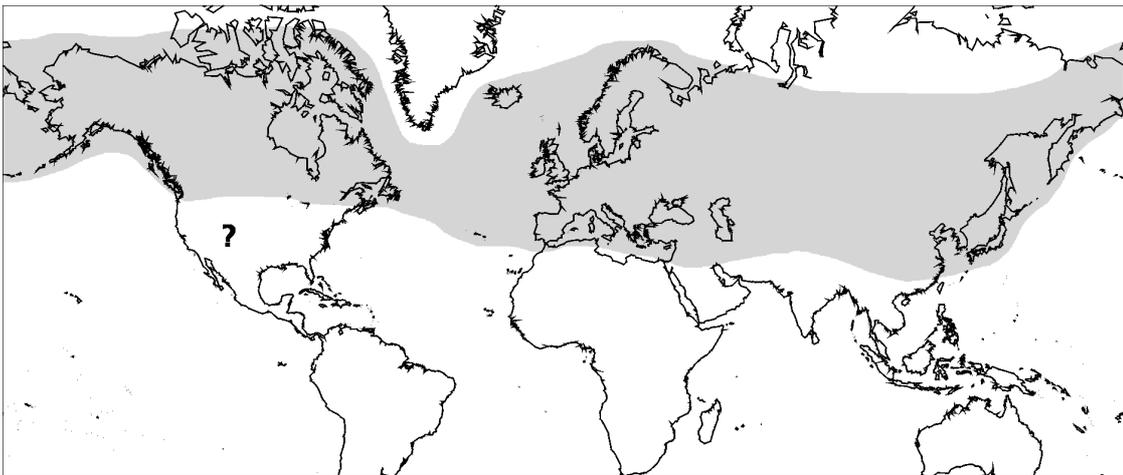


Abb. 2-7 Verbreitung von *Melanostoma mellinum* nach Literaturangaben.

Melanostoma mellinum ist holarktisch verbreitet (Abb. 2-7). Die südlichsten Vorkommen liegen in Nordafrika und im Nahen Osten (DIRICKX 1994). Bei dem von VOCKEROTH (1992) erwähnten Vorkommen in den südlichen USA und in Mexiko herrscht Unklarheit bezüglich der Zugehörigkeit der dort lebenden Populationen zu *M. mellinum* (THOMPSON in litt.). In der Neotropis kommt die Art nicht vor, die Angabe im neotropischen Katalog (THOMPSON et al. 1976) basiert aller Wahrscheinlichkeit nach auf einer Fehlbestimmung (THOMPSON in litt.). Nördlich findet man die Art bis über den Polarkreis hinaus in Nord-Norwegen und Kanada und Alaska (VOCKEROTH 1992, NIELSEN 1999).

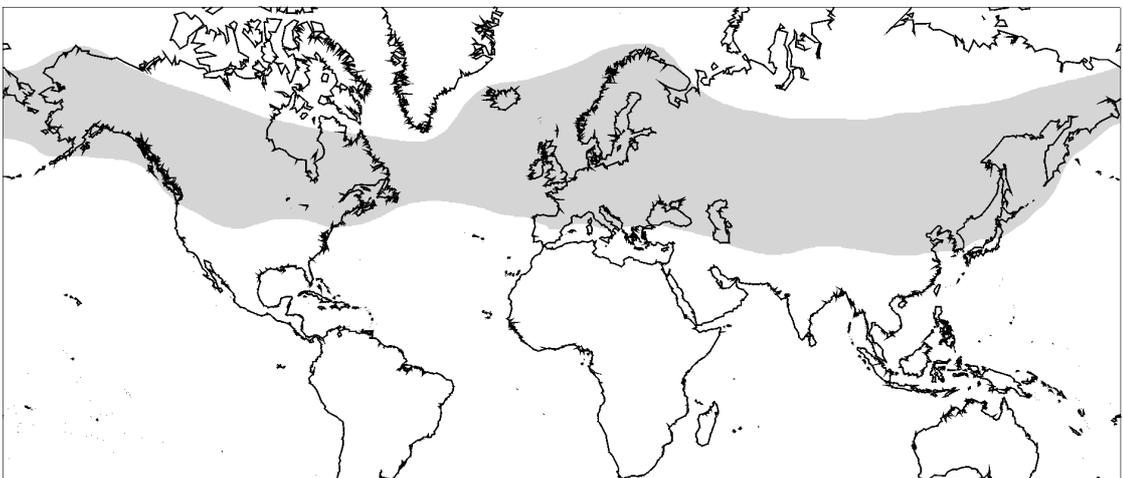


Abb. 2-8 Verbreitung von *Platycheirus clypeatus* nach Literaturangaben.

Platycheirus clypeatus ist ebenfalls holarktisch verbreitet (Abb. 2-8). Im Süden geht die Art allerdings offensichtlich nicht über Nordspanien, Griechenland (?), den Kaukasus und die Mitte der USA hinaus. Die bisher südlichsten Vorkommen werden aus dem Hochgebirge (2.700 m NN) von Afghanistan gemeldet (BANKOWSKA 1968). Im Norden geht *P. clypeatus* über den Polarkreis bis in die nördliche Spitze von Norwegen, nach Island und in den Norden von Alaska (VOCKEROTH 1990, NIELSEN 1999).

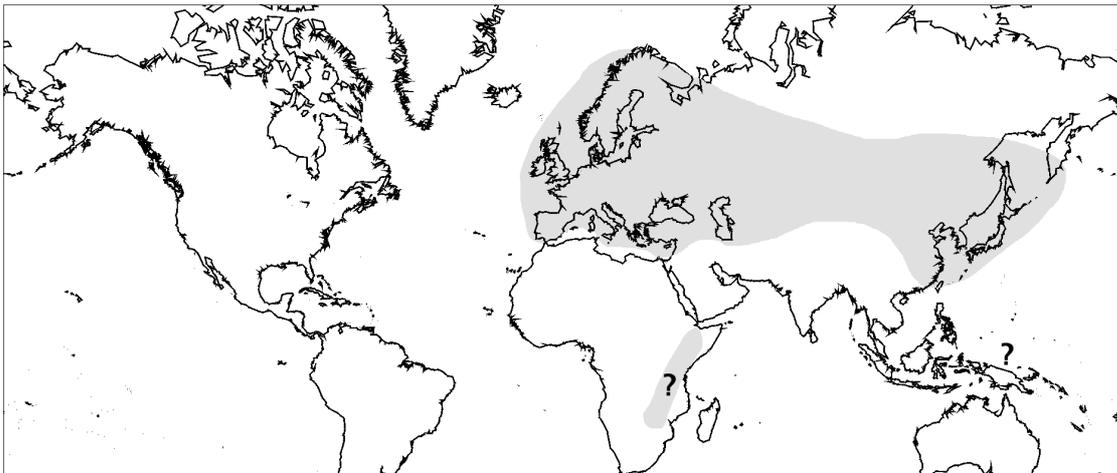


Abb. 2-9 Verbreitung von *Melanostoma scalare* nach Literaturangaben.

Melanostoma scalare besitzt mindestens eine paläarktische Verbreitung (Abb. 2-9). Weiterhin werden Tiere aus der Afrotropis (Äthiopien, Kenia, Zimbabwe) gemeldet (DIRICKX 1998, WHITTINGTON 1998). Ob diese Tiere zu *M. scalare* gehören oder zu einer anderen *Melanostoma*-Art, ist meines Erachtens nicht hinreichend geklärt. KASSEBEER (2000) und DIRICKX (2001, in litt.) weisen auf die erheblichen taxonomischen Schwierigkeiten innerhalb der Gattung gerade in der Afrotropis hin. Die von SMITH & VOCKEROTH (1980) aus Südost-Asien gemeldeten Tiere („New Guinea“) sind mit einiger Sicherheit ebenfalls nicht *M. scalare*, zumal die Art im australisch-ozeanischen Katalog von THOMPSON & VOCKEROTH (1989) nicht mehr für diese Region aufgeführt wird.

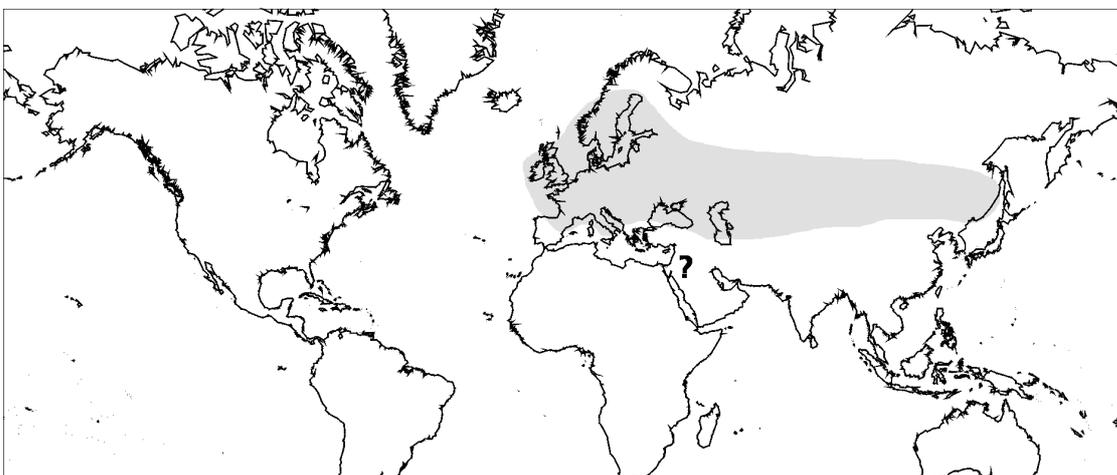


Abb. 2-10 Verbreitung von *Platycheirus fulviventris* nach Literaturangaben

Platycheirus fulviventris besitzt ein erheblich kleineres Verbreitungsgebiet als die anderen Arten (Abb. 2-10). Im Süden erreicht die Art Nordspanien, Sizilien und Tadschikistan (GIL COLLADO 1930, PECK 1988, BELCARI et al. 1995). Die Meldung der Art aus Israel (DIRICKX 1994) ist meiner Meinung nach zu überprüfen, zumal keine Quelle angegeben ist und die Art im paläarktischen Katalog nicht für

den Nahen Osten angegeben wird (PECK 1988). Die nördlichsten Funde der Art stammen aus Mittel-Norwegen und Nordschweden (BARTSCH 1995, NIELSEN 1999).

2.3 Biologie

Obwohl BARKEMEYER (1994) und SPEIGHT (2001) eine Fülle des vorhandenen Wissens zur Lebensweise und zur Habitatbindung der Schwebfliegen Mitteleuropas zusammengetragen haben, existiert zur Zeit weder eine zufriedenstellende vollständige Zusammenfassung der Biologie der Familie Syrphidae noch eine Bibliographie der Syrphidenliteratur. Daher werden hier die in der weit verstreuten und z.T. schwer verfügbaren Literatur vorhandenen Daten zur Biologie der untersuchten Arten relativ ausführlich dargestellt. Daraus ergibt sich für den Leser die Möglichkeit, in der Diskussion auf diese Darstellung zurückzugreifen, ohne die Originalliteratur bemühen zu müssen.

Die Informationen werden für jede der vier untersuchten Arten in folgender Reihenfolge dargestellt: Habitatbindung und Migrationsneigung, Lebenszyklus, Biologie der Imago (Nahrung, Verhalten, Kopula, Eiablage, Lebensdauer), Biologie der Larve (Beutearten, Verhalten, Entwicklungsdauer, Verpuppung), Räuber und Parasitoide.

2.3.1 *Melanostoma mellinum*

Habitatbindung

M. mellinum ist eine Offenlandart, die nur selten im Wald zu finden ist (POLLARD 1971). In Wiesenbeständen sind die Imagines überall zu finden (CEPELÁK & VLCKOVÁ 1964). In der umfangreichen Untersuchung zur Habitatbindung von SSYMANK (2001) fanden sich keine Adulten im geschlossenen Wald, 85% der Individuen wurden hingegen mindestens 500m vom Wald entfernt gefangen. Sie ist ein Kulturfolger, der auf landwirtschaftlichen Flächen z.T. in sehr hoher Dichte vorkommt und dadurch eine gewisse Bedeutung als natürlicher Antagonist von Blattlauspopulationen erlangt (GLUMAC 1966, STECHMANN 1986, RUPPERT & MOLTHAN 1991, SALVETER & NENTWIG 1993, SPEIGHT 2001, SSYMANK 2001). In Getreidefeldern ist *M. mellinum* oft eine der häufigsten Syrphiden (z.B. KOKUBU & DUELLI 1986). Außerdem findet man sie in städtischen Gärten und Parks sowie entlang von Waldwegen in Laub- und Nadelwäldern (OWEN 1991, SPEIGHT 2001).

Migrationsneigung

Im Rahmen der beiden großen Forschungsprojekte zu Insektenwanderungen am „Col de Bretolet“ (französisch-schweizerische Alpen) und am „Randecker Maar“ (Schwäbische Alb) gehörte *M. mellinum* zu den häufiger gefangenen Arten (AUBERT et al. 1976, GATTER & SCHMID 1990). Sie wird als saisonaler Dismigrant eingestuft, wobei die Wanderungen hauptsächlich dazu dienen sollen, günstige Eiablageplätze zu finden. Entsprechend besitzen die Weibchen eine höhere Dismigrationsbereit-

schaft als die Männchen (GATTER & SCHMID 1990). NIELSEN (1968) konnte im August 1967 bei einer Massenwanderung von Schwebfliegen in Dänemark auch einige Exemplare von *M. mellinum* nachweisen. Das weitgehende Fehlen dieser sehr häufigen Art an isolierten Beobachtungsstationen deutet allerdings darauf hin, dass ihre Wanderungen nur über kurze Distanzen führen. Da *M. mellinum* selbst im Bereich der alpinen Matten in großer Zahl beobachtet werden kann (AUBERT & JACCARD 1981, DETHIER & GOELDLIN DE TIEFENAU 1981), können auch viele der am „Col de Bretolet“ gefangenen Tiere aus der näheren Umgebung stammen (GATTER & SCHMID 1990). Bei einem Markierungsexperiment in einer Schweizer Agrarlandschaft konnten SALVETER & NENTWIG (1993) von 286 markierten *Melanostoma*-Individuen (hauptsächlich *mellinum*) kein einziges wiederfangen. Sie schlussfolgern daher, dass „die meisten aphidophagen Syrphiden nicht stationär bleiben, sondern ständig weiterziehen und an idealen Standorten Nahrung aufnehmen, Eier ablegen oder übernachten.“ Bemerkenswert ist, dass die nah verwandte und in Neuseeland ähnliche Habitate bewohnende *Melanostoma fasciatum* MACQUART, 1850 offensichtlich ein sehr geringes Dispersionspotenzial besitzt (LÖVEI et al. 1998).

Lebenszyklus

Melanostoma mellinum tritt in mehreren Generationen pro Jahr auf, überwintert als Larve und kann in eine kurze fakultative totale Diapause fallen (Lebenszyklus-Typ 5, DUŠEK & LASKÁ 1986, POLLARD 1971).

Biologie der Imago

Die Nahrung der Imagines besteht hauptsächlich aus Pollen von anemophilen Pflanzen (POLLARD 1971). Nektar wird nur in sehr geringen Anteilen ingestiert („Pollen feeders“, GILBERT 1981). Nach Pollenanalysen des Kropfinhalts ließen sich folgende Pflanzenarten als Pollenquelle für *M. mellinum* identifizieren (in Klammern die in der Umgebung des Untersuchungsgebietes festgestellten Arten): *Achillea* sp., Apiaceae (*Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum temulum*), *Artemisia vulgaris*, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Compositae liguliflorae (*Taraxacum vulgare*), Compositae tubuliflorae (*Matricaria maritima*), *Convolvulus arvensis*, Cyperaceae, Ericaceae, *Glechoma hederacea*, *Picea* sp., *Pinus* sp., *Plantago lanceolata*, *Plantago media*, Poaceae, *Polygonum* sp., Pteridophyta, *Ranunculus* sp. (*R. acris*, *R. repens*), Rosaceae, *Rubus fruticosus*, *Scirpus maritimus*, *Solanum nigrum*, Tiliaceae, Umbelliferae, *Urtica* sp. (*U. dioica*) (GOOT & GRABANDT 1970, STELLEMAN & MEEUSE 1976, BOLET & DAHL JENSEN 1980, LEEREVELD 1982, 1984). Blütenbesuch (ohne Dokumentation der Nektar- bzw. Pollenaufnahme) wurde bis jetzt an mehr als 170 verschiedenen Pflanzenarten beobachtet (Tab. 11-1). Von BUCK (1990) wird die Imago als polyphag bezeichnet, wobei sie häufig auch anemophilen Pollen zu sich nehmen soll. Auch TRITTLER (1987) betrachtet die Imago von *M. mellinum* als Nahrungsgeneralist. BRANQUART & HEMPTINNE (2000b) bezeichnen *M. mellinum* als Blütenbesucher ohne klare Blütenbesuchspräferenz und mit weiter Nischenbreite (vgl. Tab. 2-10, S. 31).

Nach Blütenbesuchsbeobachtungen von GILBERT (1985b) soll *M. mellinum* allerdings fast ausschließlich Pollen von anemophilen Pflanzen ingestieren. Bei 115 Blütenbesuchen (Waldvegetation) von *M.*

mellinum wurden 59% an Poaceae und 17% an Cyperaceae beobachtet (SSYMANK & GILBERT 1993), was ebenfalls gegen Polyphagie spricht. Obwohl auch *M. scalare* hauptsächlich Anemophile besucht, lassen sich deutliche Unterschiede zu dieser Art ausmachen: 72% aller Blütenbesuche von *M. mellinum* fanden an *Agrostis capillaris*, *Calamagrostis epigejos* und *Carex brizoides* statt, während 75% der *M. scalare*-Blütenbesuche an anderen Gräsern stattfanden (siehe Kap. 2.3.3). SSYMANK & GILBERT (1993) interpretieren diese Präferenzen als Strategie zur Vermeidung von interspezifischer Konkurrenz.

Im Gegensatz zu den *Platycheirus*-Arten lassen sich *Melanostoma mellinum* und *M. scalare* auch recht effizient mit Farbschalen fangen (SALVETER & NENTWIG 1993). Es konnte eine Bevorzugung der bodennah aufgestellten Farbschalen festgestellt werden, was auf die Blütenbesuchspräferenz für niedrig wachsende Gräser und Kräuter zurückgeführt wird (SALVETER & NENTWIG 1993). Die Imagines vibrieren mit den Flügeln, um Artgenossen von Blüten zu vertreiben (MORSE 1981).

Die *Melanostoma*-Arten sind in der Lage, selbst bei sehr tiefen Temperaturen (8 - 9°C) und im Schatten aktiv zu sein. Hierbei spielt sicherlich die vergleichsweise hohe Absorption durch den Thorax eine Rolle (WILLMER & UNWIN 1981). Die Thoraxtemperatur von *M. scalare* sinkt während des Fluges (nach vorheriger Aufheizung unter Einstrahlung), vermutlich durch Windturbulenzen der schlagenden Flügel (GILBERT 1984). GILBERT (1985c) vermutet, dass die im Pollen anemophiler Pflanzen (diese Pflanzen werden von *Melanostoma* bevorzugt aufgesucht, s.o.) in hohen Anteilen enthaltene Stärke und die Aminosäure Prolin die *Melanostoma*-Arten dazu befähigen, auch bei niedrigen Temperaturen selbst im Schatten zu fliegen. So erklärt sich auch das Aktivitätsmaximum der *Melanostoma*-Arten, das am frühen Morgen liegt (5⁰⁰ - 8⁰⁰ Uhr, MORSE 1981, GILBERT 1985c, SALVETER & NENTWIG 1993, SSYMANK 1991a). BOLET & DAHL JENSEN (1980) konnten allerdings kein eindeutiges Aktivitätsmaximum feststellen. SSYMANK (1991a) deutet dieses morgendliche Verhalten als Strahlungsflucht. Die Imagines sollen dabei entweder im unteren Vegetationsstratum Schutz suchen oder in Schlagflurränder oder Binnensäume der Waldwege einwandern. Die Männchen konnten Ende Juli dann wieder gegen Abend beobachtet werden (20⁰⁰ Uhr, SALVETER & NENTWIG 1993). BOLET & DAHL JENSEN (1980) machen das zeitlich begrenzte Pollenangebot für die morgendliche Flugaktivität verantwortlich. Eine der am häufigsten besuchten Pollenquellen *Plantago lanceolata* besitzt ein Maximum der Pollenabgabe in den frühen Morgenstunden (HYDE & WILLIAMS 1946, STELLEMAN & MEEUSE 1976). So könnte die Flugaktivität durch das Nahrungsangebot gesteuert sein.

Das Temperaturoptimum für die Flugaktivität liegt nach BANKOWSKÁ (1964) bei 24-26°C. Die Imagines wurden bei der Wasseraufnahme am Rande eines Fließgewässers beobachtet (SPEIGHT 2000b).

Die Eiablage erfolgt in Gruppen (METCALF 1916, CHANDLER 1968b, GOELDLIN DE TIEFENAU 1974). PARMENTER (1953) berichtet von einer Eiablage auf der Unterseite der unteren Blätter von krautigen Pflanzen nahe des feuchten Bodens. METCALF (1916) fand Eier, die auf die Unterseite der unteren Blätter an Raps abgelegt wurden. Die Größe der Gelege betrug zwei bis acht Eier, im Mittel vier bis fünf.

Im Experiment legten nur sehr wenige Weibchen ihre Eier an angebotene blattlausbefallene Rosenkohl- bzw. Winterweizenpflanzen (POLLARD 1971, KRAUSE & POEHLING 1996). Blattlausfreie Pflanzen werden stärker belegt. Je nach angebotener Eiablagepflanze variierte die Größe der Eigelege bei Abwesenheit von Aphiden mehr oder weniger stark (Tab. 2-1, CHANDLER 1968b). Die Eiablage erfolgte im Vergleich zu anderen zoophagen Syrphiden-Arten näher am Blattrand (auf Rosenkohl, CHANDLER 1968d).

BOLET & DAHL JENSEN (1980) und BRANQUART (1999) haben reproduktive Kennwerte der Weibchen ermittelt (Tab. 2-2). Die Anzahl der Ovariolen limitiert die abgelegte Eizahl pro Eiablageereignis (Kap. 6.1). Sie hat bei *M. mellinum* eine hohe intraspezifische Variabilität. KATZOURAKIS et al. (2001) geben für die Gattung *Melanostoma* (allerdings ohne die Art zu nennen!) eine Untergrenze von 8 Ovariolen an, was angesichts der anderen vorliegenden Daten unrealistisch scheint (vgl. Tab. 2-2).

Tab. 2-1 Mittlere Größe der Eigelege von *Melanostoma mellinum* auf verschiedenen Eiablagepflanzen und künstlichem Substrat („Polystyrene“) bei Abwesenheit von Blattläusen. Daten aus CHANDLER (1968b). n_{ges} : Gesamtzahl der abgelegten Eier, m : mittlere Eizahl pro Gelege. Laborexperiment.

Rübe		glatter Kohl		„Polystyrene“		Bohne		wachsiger Kohl	
n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m
85	2,02	137	2,27	238	2,38	155	3,17	678	3,64

Tab. 2-2 Reproduktive Kennwerte von *Melanostoma mellinum*. **Biomasse** - Frischmasse von Weibchen aus dem Freiland, **Eimasse** - Biomasse eines Eies, **N Ovariolen** - Anzahl der Ovariolen eines Weibchens, **reproduktive Biomasse** - Produkt aus Eimasse und Anzahl der Ovariolen.

N	Biomasse (mg)	Eimasse (μ g)	N Ovariolen	reproduktive Biomasse (mg)	Quelle
3	$9,7 \pm 1,3$	$60 \pm 8,1$	$55 \pm 1,4$	$3,4 \pm 0,4$	BRANQUART 1999
15			$27 \pm 4,9$ (18 - 37)		BOLET & DAHL JENSEN 1980

Charakteristische morphometrische Kennwerte aus der Literatur sind im Anhang (Tab. 11-2) zusammengestellt.

Biologie der Larve

Nach ROTHERAY & GILBERT (1989) werden die Larven der *Melanostoma*-Arten manchmal in der Streuschicht, aber auch in Blattlauskolonien am Boden gefunden. Nach GILBERT (1990) und ROTHERAY (1993) könnte es sich bei ihnen um unspezialisierte Räuber handeln, die sich von Blattläusen und

anderen kleinen Arthropoden in der Streuschicht ernähren. Die Larven befallen nach CEPELÁK & VLCKOVÁ (1964) die Blattläuse in der Grasvegetation. In Feldkulturen (Winterweizen, Roggen, Hafer, Luzerne) gehören die Larven von *M. mellinum* oft zu den häufigsten Schwebfliegen (BANKOWSKÁ et al. 1978, HONEK 1983, SALVETER 1998). Im Winterweizen wurden sie sogar wesentlich häufiger angetroffen als in den angrenzenden Feldrandstreifen (SALVETER 1998). Die Larve wurde bis jetzt an über 32 Beutearten der Aphididae, Psyllidae, Lachnidae, Pemphigidae (alle Sternorrhyncha) und Coleoptera, Diptera und Lepidoptera nachgewiesen (Tab. 11-3 im Anhang). Die Durchschnittsgröße der Beute beträgt 2,6 mm, der Verteidigungsindex der Beute (ein Maß für die Verteidigungsfähigkeit der Blattläuse mittels Wachsabsonderungen, Toxinen etc.) beträgt 2,05 (vgl. Kap. 4.4).

M. mellinum war auf Jungkoniferen (6-10 Jahre) im Tharandter Wald die häufigste Syrphidenlarve (Klopfmethode, BASTIAN 1984). Während *Melanostoma*-Larven Mitte Juli noch die Hälfte der Syrphidenlarven auf Koniferen stellten, war im August/September nur noch ein kleiner Anteil aus dieser Gattung (BASTIAN 1984). Dies ist ein Hinweis auf einen Beute- und Stratenwechsel zwischen der Frühlings- und der Sommergeneration. Hohe Abundanzen von *M. mellinum* wurden bei hohen Abundanzen der Beute festgestellt (Lachniden, *Cinaria pilicornis* Htg., *Cinaria pinea* Mordv., BASTIAN 1984). In diesen Zusammenhang ordnen sich auch die Ergebnisse von KULA (1982) ein: Eine intensive Untersuchung der überwinterten Fauna im Waldboden mittels 100 Photoelektoren (Aufstellung nur im Frühjahr!) ergab nur zwei Exemplare von *M. mellinum* in sieben Untersuchungsjahren (KULA 1982). Nur eine *M. mellinum*-Larve wurde in den Fichten selber gefunden (bei *Cinaria pilicornis*?). Vermutlich lebt auch hier die Frühjahrgeneration auf den Koniferen, die Sommergeneration wandert jedoch in geeignete Offenlandhabitats ab. Weitere Indizien liefern KRATOCHWIL & ARSMANN (1996), die während der Saison ebenfalls einen Präferenzwechsel von *M. mellinum* zwischen verschiedenen Pflanzengesellschaften feststellen konnten. Insgesamt scheint die Art polyphag zu sein (Tab. 11-3 im Anhang) und aufgrund ihrer Dispersionsfähigkeit Beute- bzw. Stratenwechsel zwischen den Generationen durchlaufen zu können.

Die Larve frisst während ihrer gesamten Entwicklung im Durchschnitt 150 Blattläuse (*Acyrtosiphon pisum*) und lebt 10 Tage (n=10, BANKOWSKA et al. 1978). Bei Fütterungsexperimenten brauchten Larven von *M. mellinum* je nach Menge an angebotenen *Aphis fabae* (Nymphen) 11 bis 17 Tage für ihre Entwicklung bis zur Verpuppung (POLAK 1980). Sie bekamen im Experiment 5 bis 60 *Aphis fabae*-Nymphen pro Tag angeboten. Die Entwicklung konnte erst ab zehn Blattläusen pro Tag abgeschlossen werden. Die Zahl der in der gesamten Entwicklung konsumierten Aphiden lag zwischen 114 (10 dargebotene pro Tag, 17 Tage) und 223 (60 pro Tag, 11 Tage) (POLAK 1980).

In der Zucht (von reifen Weibchen aus dem Freiland) schlüpften die Larven nach 5 -7 Tagen aus dem Ei. Die Dauer des Eistadiums beträgt zwei bis vier Tage (METCALF 1916). In den Studien von METCALF (1916) brauchten die Larven vom Schlupf aus dem Ei bis zur Verpuppung im Schnitt 25,6 Tage (24 – 31 Tage), bis zum Schlupf der Imago 34,2 Tage (28 – 40 Tage). Die Puppendauer betrug im Schnitt 5,9 Tage (4 – 11 Tage), nach GIARD (1896) sogar 12 Tage.

Nach GIARD (1896) sollen die Larven sehr austrocknungsresistent sein und können nach zwei Wochen Austrocknung durch Befeuchtung mit einem Tropfen Wasser wieder vitalisiert werden. Dies ist mehrfach wiederholbar (GIARD 1896). Nach DAVIDSON (1922), HAMRUM (1966) und ROTHERAY (1989) sind die Larven der *Melanostoma*-Arten nachtaktiv.

Räuber und Parasitoide

Als Parasitoide der Puppe wurden folgende Arten festgestellt: Ichneumonidae (Hymenoptera): *Diplazon (Bassus) laetatorius* (FABRICIUS, 1781) (DUNN 1949), *Promethes sulcator* (GRAVENHORST, 1829), *Gelis* sp. (SCOTT 1939), *Diplazon tetragonus* (THUNBERG, 1822) und *Ischnurgops ruficaudatus* (BRIDGM.) (DEAN 1974).

Als Räuber wurde häufig die Tanzfliege (Diptera, Empididae) *Empis tessallata* FABRICIUS, 1794 beobachtet (HOBBY & SMITH 1961a). Die Raubfliege (Diptera, Asilidae) *Machimus atricapillus* = *Tolmerus atricapillus* (FALLÉN, 1814) und die Dungfliege (Diptera, Scatophagidae) *Scatophaga stercoraria* (LINNAEUS, 1758) sollen *Melanostoma* sp. fressen (PARMENTER 1953). Schwalben fütterten ihre Nachkommen mit Imagines von *M. mellinum* (PARMENTER 1953).

Im Sommer findet man häufig tote Tiere, die an der Vegetation kleben und meist wie mit Mehl bestäubt aussehen. Nach EILENBERG (2000) sind für den Tod dieser Tiere entomopathogene Pilze (Entomophthora) verantwortlich, hauptsächlich *Empusa muscae* COHN & THAXTER 1888 und *Empusa syrphi* (GIARD) TURIAN 1957. GOELDLIN DE TIEFENAU (1974) beobachtete im Juli/August auf ähnliche Weise getötete Imagines, aber auch Larven, die sich zwar verpuppten, aber ihre Entwicklung vermutlich wegen dem Pilzbefall nicht abschließen konnten. In den wechselfeuchten Böschungsgesellschaften der Buntsandsteintäler im Schwarzwald fand SSYMANK (1991a) an *Molinia arundinacea* häufig von Entomomykosen (*Empusa muscae* und *E. syrphi*) befallene und verklebte tote *Melanostoma*-Tiere.

2.3.2 *Platycheirus clypeatus*

Habitatbindung

Platycheirus clypeatus ist sehr weit verbreitet und gehört in Deutschland zu den häufigsten Arten der Gattung. *P. clypeatus* ist eine eurytope Offenlandart ohne erkennbare Präferenz, die nur selten im Wald zu finden ist (POLLARD 1971, BARKEMEYER 1994, SSYMANK 2001). In der umfangreichen Untersuchung zur Habitatbindung von SSYMANK (2001) fanden sich keine Adulten im geschlossenen Wald, ca. ein Viertel der gesamten Individuen waren in teilweise bewaldeten Probeflächen zu finden. 75% hielten sich im Offenland auf und über die Hälfte der Individuen wurden mindestens 500m vom Wald entfernt gefangen. Die Imagines sind an feuchten Plätzen fast überall häufig zu finden (CEPELÁK & VLCKOVÁ 1964). In Agrarlandschaften kann *P. clypeatus* sehr hohe Dichten erreichen (s.u.); so war sie in Bohnenkulturen die dritthäufigste Syrphide (BANKS 1959). SPEIGHT (2001) bezeichnet sie daher als schwachen Kulturfolger („anthropophilic“). In der Nähe von Winterweizenfeldern war *P. clypeatus* in

solchen Ackerrandstreifen am häufigsten, in denen die Artenzahl der Pflanzen gering war (RUPPERT & MOLTHAN 1991).

Migrationsneigung

Die Art wandert regelmäßig und in großer Zahl. So erschienen auf der Insel Scharhorn (ohne bodenständige Schwebfliegenfauna) bei starkem Südwind Tausende von Tieren (SCHMID 1987). Auf dem Feuerschiff „Fehmarn-Belt“ wurden innerhalb dreier Wochen im Juli/August 20 Exemplare gefangen (HEYDEMANN 1967). NIELSEN (1968) konnte im August 1967 bei einer Massenwanderung von Schwebfliegen in Dänemark auch einige Exemplare von *P. clypeatus* nachweisen. GATTER & SCHMID (1990) fingen am Randecker Maar innerhalb von zwölf Jahren 13.450 *Platycheirus clypeatus*. Sie kommen daher zu dem Schluss, dass es sich bei *P. clypeatus* um einen windabhängigen saisonalen Dismigranten handelt. Die Art führt demnach aktive saisonale Wanderungen in Sommer- bzw. Winterareale oder Diapausequartiere durch, die allerdings nicht oder nur indirekt richtungsorientiert sind. Am Alpenpass „Col de Bretolet“ hingegen wurden innerhalb von zwölf Jahren nur 25 Exemplare gefangen (AUBERT et al. 1976). Die Art ist daher offensichtlich nicht in der Lage, größere vertikale Distanzen zu überbrücken (DETHIER & GOELDLIN DE TIEFENAU 1981, GATTER & SCHMID 1990). Die Weibchen besitzen eine höhere Dismigrationsbereitschaft als die Männchen (GATTER & SCHMID 1990).

Lebenszyklus

Die Art ist polyvoltin und überwintert als Larve (POLLARD 1971). Vermutlich kann sie eine fakultative larvale Diapause durchmachen (GOELDLIN DE TIEFENAU 1974). Damit würde sie dem Lebenszyklustyp 5 nach DUŠEK & LASKÁ (1986) entsprechen (polyvoltine Arten mit fakultativer, totaler Kurzzeit-Diapause und Überwinterung als Larve).

Biologie der Imago

Die Nahrung der Imagines besteht aus einer Mischung mit mehr oder weniger gleichen Teilen von Nektar und Pollen (GILBERT 1981). Dabei wird hauptsächlich der Pollen anemophiler Pflanzen ingestiert (s.u.). Nach Pollenanalysen des Kropfinhalts ließen sich folgende Pflanzenarten als Pollenquelle für *P. clypeatus* identifizieren: *Artemisia vulgaris*, *Carex* sp., *Melampyrum* sp., *Plantago lanceolata*, *Plantago media*, Poaceae, *Ranunculus* sp., *Rumex* sp., *Scirpus maritimus* (GOOT & GRABANDT 1970, STELLEMANN & MEEUSE 1976, BOLET & DAHL JENSEN 1980, STELLEMANN 1980, LEEREVELD 1982 & 1984). Blütenbesuch (ohne Dokumentation der Nektar- bzw. Pollenaufnahme) wurde bis jetzt an mehr als 42 Pflanzenarten beobachtet (Tab. 11-4 im Anhang).

Von BUCK (1990) wird die Imago als polyphag bezeichnet, wobei sie häufig auch anemophilen Pollen zu sich nehmen soll. Nach MUTIN (1984) sollen die *Platycheirus*-Arten echte Oligophage dieser weitverbreiteten Pflanzen sein. Auch BRANQUART & HEMPTINNE (2000b) bezeichnen *P. clypeatus* als spezialisierten Blütenbesucher, wobei die Art den Pollen anemophiler Pflanzen bevorzugen soll. Allerdings ist die von ihnen ermittelte Nischenbreite relativ hoch (vgl. Tab. 2-10, S. 31).

Die Männchen führen auf Lichtungen und Waldwegen Patrouillenflüge in einer Höhe bis zu 50 cm durch (MUTIN 1996). Diese werden von MUTIN (1996) als Partnersuchverhalten gedeutet.

Im Experiment bevorzugten die Weibchen zur Eiablage mit Blattläusen (*Brevicoryne brassicae*) befallene Rosenkohlpflanzen gegenüber solchen, die mit dem Insektizid Menazon künstlich blattlausfrei gehalten wurden (CHANDLER 1968b). Die Eier wurden in Gruppen abgelegt (Tab. 2-3). Je nach angebotener Eiablagepflanze variierte die Größe der Eigelege bei Abwesenheit von Aphiden mehr oder weniger stark (Tab. 2-4, CHANDLER 1968b).

Tab. 2-3 Gelegegröße von *Platycheirus clypeatus* an zehn mit *Brevicoryne brassicae* befallenen Rosenkohlpflanzen (*Brassica oleracea*, Freilandexperiment). Gesamtzahl der abgelegten Eier: 154. Daten aus CHANDLER (1968b).

Größe des Eigeleges	1	2	3	4	5	6
Anzahl der Eigelege	4	1	4	3	1	3

Tab. 2-4 Mittlere Größe der Eigelege von *Platycheirus clypeatus* auf verschiedenen Eiablagepflanzen und künstlichem Substrat („Polystyrene“) bei Abwesenheit von Blattläusen. Daten aus CHANDLER (1968b). n_{ges} : Gesamtzahl der abgelegten Eier, m : mittlere Eizahl pro Gelege. Laborexperiment.

Rübe		„Polystyrene“		glatter Kohl		Bohne		wachsiger Kohl	
n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m
155	1,88	570	2,06	164	2,07	175	3,43	366	3,98

Bei Freilandexperimenten zur Eiablage von Syrphiden auf Rosenkohlpflanzen mit „natürlichem“ Befall von *Brevicoryne brassicae* gehörte *P. clypeatus* zur Gruppe der häufigeren Syrphiden (Nachweis durch Eische). Allerdings wurden Eier nur in einem kurzen, zweiwöchigen Zeitraum Mitte August abgelegt (POLLARD 1971). Dies ist insofern bemerkenswert, als dass bei Eiablageexperimenten mit „künstlichem“ starkem Befall an Rosenkohlpflanzen kein einziges Ei von *P. clypeatus* nachgewiesen werden konnte (POLLARD 1971).

BOLET & DAHL JENSEN (1980) und BRANQUART (1999) haben reproduktive Kennwerte der Weibchen ermittelt (Tab. 2-5). Die Anzahl der Ovariolen limitiert die abgelegte Eizahl pro Eiablageereignis (Kap. 1.1). Sie hat bei *P. clypeatus* eine hohe intraspezifische Variabilität.

Tab. 2-5 Reproduktive Kennwerte von *Platycheirus clypeatus*. **Biomasse** - Frischmasse von Weibchen aus dem Freiland, **Eimasse** - Biomasse eines Eies, **N Ovariolen** - Anzahl der Ovariolen eines Weibchens, **reproduktive Biomasse** - Produkt aus Eimasse und Anzahl der Ovariolen.

N	Biomasse (mg)	Eimasse (μ g)	N Ovariolen	reproduktive Biomasse (mg)	Quelle
3	18,8 \pm 3,8	50 \pm 4,9	67 \pm 6,4	3,3 \pm 0,5	BRANQUART 1999
13			35 \pm 5,4 (Min: 22, Max: 42)		BOLET & DAHL JENSEN 1980

Die Tagesaktivität der Imagines ist in den frühen Morgenstunden (7⁰⁰ – 9⁰⁰Uhr) und den Abendstunden (17⁰⁰ – 19⁰⁰Uhr) am höchsten. Tagsüber sieht man die Art nur selten (BOLET & DAHL JENSEN 1980). Dies mag eine Folge davon sein, dass die bevorzugte Nahrungspflanze *Plantago lanceolata* nur in den Morgenstunden viel Pollen abgibt (HYDE & WILLIAMS 1946). STELLEMAN & MEEUSE (1976) fanden eine deutliche Korrelation der Schwebfliegenaktivität mit der Pollenabgaberate von *Plantago lanceolata*. Charakteristische morphometrische Kennwerte sind im Anhang (Tab. 11-5) zusammengestellt.

Biologie der Larve

Nach GILBERT & ROTHERAY (1989) und ROTHERAY (1993) könnte es sich bei den Larven der *Platycheirus*-Arten um unspezialisierte Räuber handeln, die sich von Blattläusen und anderen kleinen Arthropoden in der Streuschicht ernähren. Die Hypothese, dass die Larven fakultativ phytophag sind, wie von METCALF (1916), DAVIDSON (1922) und GOELDLIN DE TIEFENAU (1974) vermutet, wird von CHANDLER (1966) und GILBERT et al. (1994) verworfen, da die Larven sich nicht allein von autoklavierem pflanzlichem Material ernähren können. VOCKEROTH (1992) hält es ebenfalls für unwahrscheinlich, dass sich die Larven allein von pflanzlichem Material ernähren können. Die Larven wurden bis jetzt an mehr als 12 verschiedenen Beutearten (Aphididae, Lachnidae, Lepidoptera) beobachtet. Die Durchschnittsgröße der Beute beträgt 2,6 mm, der Verteidigungsindex der Beute (ein Maß für die Verteidigungsfähigkeit der Blattläuse mittels Wachsabsonderungen, Toxinen etc.) beträgt 2,5 (vgl. Kap. 4.4). Angaben zu den Beutearten der Larve werden im Anhang (Tab. 11-6) zusammengefasst.

In Getreidefeldern gehörten *P. clypeatus*-Larven zu den fünf dominanten Aphidophagen (Blattläuse: *Sitobion avenae*, *S. fragariae*, *Metopolophium dirhodum*). In den angrenzenden Hecken wurden jedoch keine Eier bzw. Larven von *P. clypeatus* nachgewiesen (STECHMANN 1986).

Eine *P. clypeatus*-Larve frisst im Laufe ihrer Entwicklung im Schnitt 135 Blattläuse und lebt neun Tage (n=10) (BANKOWSKÁ et al. 1978). BOLET & DAHL JENSEN (1980) beobachteten im Labor eine Larve, die sich ohne Diapause (18°C) nach 15 Tagen verpuppte (Nahrung: *A. pisum* und *A. fabae*). Die Imago schlüpfte acht Tage später. LUNDBECK (1916) beobachtete bei Larven, die er im Angespül fand, eine Dauer der Puppenruhe von 8 Tagen.

Nach DAVIDSON (1922), FLUKE (1929), GOELDIN DE TIEFENAU (1974), HAMRUM (1966) und HEISS (1938) sind die Larven vieler *Platycheirus*-Larven nachtaktiv.

Räuber und Parasitoide

Als Räuber wurden *Empis tessellata* FABRICIUS, 1794 und *Empis opaca* MEIGEN, 1804 (Diptera, Empididae, Tanzfliegen) beobachtet (HOBBY & SMITH 1961a,b). Die Dungfliege (Diptera, Scatophagidae) *Scatophaga stercoraria* (LINNAEUS, 1758) soll *Platycheirus* sp. fressen (PARMENTER 1953). Schwalben fütterten ihre Nachkommen mit Imagines von *P. clypeatus* (PARMENTER 1953).

2.3.3 *Melanostoma scalare*

Habitatbindung

Die Art findet man in den meisten Laub- und Nadelwaldgesellschaften. Sie meidet aber offensichtlich das Waldinnere und ist eher am Waldrand zu beobachten (SSYMANK 2001). In den atlantischen Teilen Europas ist sie aber auch im Offenland verbreitet (SPEIGHT 2001). Sie besitzt eine Präferenz für Waldränder (80% der Beobachtungen) und frische bis feuchte Offenlandhabitate. Im Offenland bevorzugt sie Grünland (v.a. feuchtes) und meidet Äcker (SSYMANK 2001, siehe aber unten). Sie wird ebenfalls als Kulturfolger bezeichnet, da sie in der Agrarlandschaft entlang von Hecken, in Weizenfeldern (GROSSER & KLAPPERSTÜCK 1977, SAKURATANI 1977, ZIQUIANG et al. 1985, CHAMBERS et al. 1986), Obstplantagen (DUŠEK & LASKÁ 1959) und in Gärten und Parks (DIXON 1960, OWEN 1991) lebt (SPEIGHT 2001).

Migrationsneigung

M. scalare wird als saisonaler Dismigrant mit sehr geringer Wanderdisposition eingestuft (GATTER & SCHMID 1990). Von Feuerschiffen und von der Insel Scharhörn (ohne bodenständige Schwebfliegenfauna) liegen nur sehr wenige Funde der Art vor (GATTER & SCHMID 1990, SCHMID 1987). Die ansonsten häufige Art wurde am „Randecker Maar“ und am „Col de Bretolet“ so selten in den Reusen gefangen, dass regelmäßige Wanderungen oder gelegentliches Verdriften in größerem Ausmaß ausgeschlossen scheint (GATTER & SCHMID 1990).

Lebenszyklus

Melanostoma scalare tritt in mehreren Generationen pro Jahr auf, überwintert als Larve und kann in eine kurze fakultative totale Diapause fallen (Lebenszyklustyp 5, DUŠEK & LASKÁ 1986, POLLARD 1971). Die Beobachtung von Eiern auf Zuckerrübe im Oktober in England deutet auf mindestens drei Generationen pro Jahr hin (CHANDLER 1968c).

Biologie der Imago

Die Nahrung der Imagines besteht hauptsächlich aus Pollen von anemophilen Pflanzen. Nektar wird nur in sehr geringen Anteilen ingestiert („Pollen feeders“, GILBERT 1981). Selten wird auch Nahrung von Blattoberflächen aufgenommen. So beobachteten SSYMANK & GILBERT (1993) eine Nahrungsaufnahme von *Mercurialis annua*-Blättern in einem Weinberg.

Nach Pollenanalysen des Kropfinhalts ließen sich folgende Pflanzenarten als Pollenquelle für *M. scalare* identifizieren: *Allium* sp., *Aster* sp., Compositae, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus* sp., *Salix* sp., *Stellaria* sp., Poaceae, *Plantago lanceolata*, Rosaceae, *Veronica* sp., Umbelliferae (GOOT & GRABANDT 1970, LEEREVELD 1982).

Blütenbesuch (ohne Dokumentation der Nektar- bzw. Pollenaufnahme) wurde bis jetzt an über 115 Pflanzenarten beobachtet (Tab. 11-7 im Anhang). Von BUCK (1990) wird die Imago als polyphag bezeichnet, wobei sie häufig auch anemophilen Pollen zu sich nehmen soll. Auch BRANQUART & HEMPTINNE (2000b) bezeichnen *M. scalare* als Blütenbesucher ohne klare Blütenbesuchspräferenz und mit weiter Nischenbreite (vgl. Tab. 2-10, S. 31). Allerdings waren bei 153 Blütenbesuchsbeobachtungen (Waldvegetation) an *M. scalare* 65% an Poaceae und 8% an Cyperaceae zu verzeichnen (SSYMANK & GILBERT 1993), was gegen Polyphagie spricht. Obwohl auch *M. mellinum* hauptsächlich Anemophile besucht, lassen sich deutliche Unterschiede zu dieser Art ausmachen: 75% aller *M. scalare*-Blütenbesuche fanden an *Brachypodium sylvaticum*, *Deschampsia cespitosa* und *Festuca gigantea* statt, während 72% der *M. mellinum*-Blütenbesuche an anderen Gräsern stattfanden (siehe dort). SSYMANK & GILBERT (1993) interpretieren diese Präferenzen als Strategie zur Vermeidung von interspezifischer Konkurrenz.

Im Gegensatz zu den *Platycheirus*-Arten lässt sich *M. scalare* auch recht effizient mit Farbschalen fangen (SALVETER & NENTWIG 1993). Die *Melanostoma*-Arten sind in der Lage, selbst bei sehr tiefen Temperaturen (8 bis 9°C) und im Schatten aktiv zu sein (vgl. hierzu *M. mellinum*). Sie sind in Streifnetzfängen stark vertreten, was darauf hindeutet, dass sie sich im mittleren bis oberen Stratum der Krautschicht aufhalten und eher langsame Flieger sind (SSYMANK 2001).

Die Eiablage erfolgt in Gruppen (Tab. 2-6, CHANDLER 1968b, GOELDIN DE TIEFENAU 1974). Die mittlere Anzahl der Eier pro Gelege ist abhängig von der Eiablagepflanze bzw. vom Substrat (bei Abwesenheit von Aphiden, Tab. 2-7, CHANDLER 1968b).

Tab. 2-6 Größe der Eigelege von *Melanostoma scalare* bei der Eiablage an mit *Aphis fabae* befallenen Bohnenpflanzen (Freilandexperiment). Gesamtzahl der abgelegten Eier: 142, Mittelwert der Gelegegröße: 1,37. Daten aus CHANDLER (1968b).

Gelegegröße	1	2	3	4	5	6
Anzahl der Gelege	71	30	1	2	0	0

Tab. 2-7 Mittlere Größe der Eigelege von *Melanostoma scalare* auf verschiedenen Eiablagepflanzen und künstlichem Substrat („polystyrene“) bei Abwesenheit von Blattläusen. Daten aus CHANDLER (1968b). n_{ges} : Gesamtzahl der abgelegten Eier, m : mittlere Eizahl pro Gelege. Laborexperiment.

„Polystyrene“		Bohne		wachsiger Kohl		glatter Kohl		Rübe	
n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m	n_{ges}	m
149	1,29	163	1,33	123	1,69	0	-	0	-

Eiablagen wurden auf Zuckerrübe beobachtet, hauptsächlich zu den Zeiten im Jahr, in denen kein oder kaum Blattlausbefall (*Aphis fabae*) zu beobachten war (CHANDLER 1968c). Im Experiment legten nur sehr wenige Weibchen ihre Eier an die angebotenen blattlausbefallenen Rosenkohlpflanzen (POLLARD 1971). BRANQUART (1999) hat reproduktive Kennwerte der Weibchen ermittelt (Tab. 2-8). Die reproduktive Biomasse ist die Anzahl der Ovariolen multipliziert mit der Eimasse.

Tab. 2-8 Reproduktive Kennwerte von *Melanostoma scalare*. **Biomasse** - Frischmasse von Weibchen aus dem Freiland, **Eimasse** - Biomasse eines Eies, **N Ovariolen** - Anzahl der Ovariolen eines Weibchens, **reproduktive Biomasse** - Produkt aus Eimasse und Anzahl der Ovariolen.

N	Biomasse (mg)	Eimasse (μ g)	N Ovariolen	reproduktive Biomasse (mg)	Quelle
4	13,4 \pm 3,2	103 \pm 12,8	44 \pm 6,3	4,6 \pm 1,2	BRANQUART 1999

Charakteristische morphometrische Kennwerte aus der Literatur sind im Anhang (Tab. 11-8) zusammengestellt.

Biologie der Larve

Im Vergleich zu *M. mellinum* wurden bislang nur wenige Beobachtungen zur Beute von *M. scalare* publiziert. Die Larven konnten an mehr als 10 Beutearten der Familien Aphididae (Sternorrhyncha) und Cecidomyiidae (Diptera) nachgewiesen werden (Tab. 11-9 im Anhang). Die Durchschnittsgröße der Beute beträgt 2,6 mm, der Verteidigungsindex der Beute (ein Maß für die Verteidigungsfähigkeit der Blattläuse mittels Wachsabsonderungen, Toxinen etc.) beträgt 1,6 (vgl. Kap. 4.4).

Die Larve von *M. scalare* ist vornehmlich nachtaktiv (HAMRUM 1966, ROTHERAY 1983).

Räuber und Parasitoide

Als Räuber wurde die Tanzfliege (Diptera, Empididae) *Empis tessallata* FABRICIUS, 1794 beobachtet (HOBBY & SMITH 1961a). Die Raubfliege (Diptera, Asilidae) *Machimus atricapillus* = *Tolmerus atricapillus* (FALLÉN, 1814) und die Dungfliege (Diptera, Scatophagidae) *Scatophaga stercoraria* (LINNAEUS, 1758) sollen *Melanostoma* sp. fressen (PARMENTER 1953). Schwalben fütterten ihre Nachkommen mit

Imagines von *M. scalare* (PARMENTER 1953). Parasitoide wurden bis jetzt keine aus Larven gezogen, jedoch legten in Laborexperimenten von ROTHERAY (1984) *Diplazon laetatorius* (FABRICIUS, 1781) und *D. tetragonus* (THUNBERG, 1822) ihre Eier in *M. scalare*-Larven.

2.3.4 *Platycheirus fulviventris*

Habitatbindung

Die Imagines bevorzugen feuchte und warme Plätze und fliegen zwischen Pflanzen in Sümpfen herum (CEPELÁK & VLCKOVÁ 1964). *P. fulviventris* ist eine charakteristische Art des Feuchtgrünlandes und der Röhrichte (ROTHERAY & DOBSON 1987, MAIBACH & GOELDIN DE TIEFENAU 1991). Man findet sie außerdem in Niedermooren, an Flussufern und entlang Entwässerungsgräben in der Agrarlandschaft (SPEIGHT 2001). Von HONDELMANN (1998) in einer Hecke bzw. einem Maisfeld gefangene einzelne Exemplare dieser Art sind dort mit Sicherheit nicht bodenständig. ADASHKEVICH (1975) führt *P. fulviventris* als Art, die in Gemüsekulturen gefunden wurde. Hier liegt wahrscheinlich eine Verwechslung mit *P. clypeatus* vor.

Migrationsneigung

Die Art wandert mit Sicherheit nicht: in zwölf Jahren wurde am Alpenpass „Col de Bretolet“ (1.923 m NN) nur ein einziges Exemplar gefunden. Bei der zweiten großen Studie zur Syrphidenmigration auf der Schwäbischen Alb von GATTER & SCHMID (1990) wird die Art nicht erwähnt. Auch im Schweizer Nationalpark wurde die Art zwar nachgewiesen (auf 1.800 m NN), aber nicht als Migrant eingestuft (DETHIER & GOELDIN DE TIEFENAU 1981).

Lebenszyklus

Die Art hat in Mitteleuropa mindestens zwei Generationen, wobei in den nördlichen Teilen die zweite Generation schwach ausgeprägt ist (BARKEMEYER 1994, NJN 1998, BALL & MORRIS 2000). In Südeuropa hingegen kann eine dritte Generation ausgebildet sein (SARTHOU & SPEIGHT 1997). Die Überwinterung erfolgt vermutlich als Larve (SPEIGHT 2001). GOELDIN DE TIEFENAU (1974) nimmt an, dass die Art eine fakultative larvale Diapause durchmacht.

Biologie der Imago

Die Nahrung der Imagines besteht vermutlich aus einer Mischung mit mehr oder weniger gleichen Teilen von Nektar und Pollen (GILBERT 1981), wobei der Pollen hauptsächlich von anemophilen Pflanzen stammt (s.u.). Nach Pollenanalysen des Kropfinhalts ließen sich folgende Pflanzenarten als Pollenquelle für *P. fulviventris* identifizieren: Caryophyllaceae, *Plantago lanceolata*, Poaceae, *Scirpus maritimus* (GOOT & GRABANDT 1970, STELLEMAN & MEEUSE 1976, STELLEMAN 1981, LEEREVELD 1982 & 1984).

Blütenbesuch (ohne Dokumentation der Nektar- bzw. Pollenaufnahme) wurde bis jetzt an folgenden Pflanzenarten beobachtet: *Matricaria* sp. (1), *Plantago lanceolata* (1), *Plantago major* (1), *Poa* sp. (1), *Potentilla crantzii* (1), *Potentilla verna* (1), *Rubus* sp. (2) (BUCK 1990, Anzahl der Zitate in Klammern), *Typha angustifolia* (WAITZBAUER 1976, IMHOF 1979). Von BUCK (1990) wird die Imago als polyphag bezeichnet, wobei sie häufig auch anemophilen Pollen zu sich nehmen soll. BRANQUART & HEMPTINNE (2000b) bezeichnen *P. clypeatus* als spezialisierten Blütenbesucher, wobei die Art den Pollen anemophiler Pflanzen bevorzugen soll. Die von ihnen ermittelte Nischenbreite ist relativ klein (vgl. Tab. 2-10, S. 31).

ROTHERAY & DOBSON (1987) dokumentierten in Schottland die Eiablage auf *Phragmites australis* in Kolonien von *Hyalopterus pruni*. Die Eiablage erfolgte in Gruppen von jeweils 2 - 15 Eiern (Abb. 2-11), wobei die Gelege in umfangreichen Blattlauskolonien größer waren. In Blattlauskolonien mit weniger als zehn Blattläusen wurde gar nicht abgelegt. Auch auf Blättern ohne Blattläuse wurden keine Eier abgelegt. Die Eier werden relativ nah an die Blattlauskolonie abgelegt, im Mittel betrug der Abstand $1,74 \pm 0,68$ mm (n=79). Vergleichsuntersuchungen in Cambridgeshire, wo die *H. pruni*-Kolonien sehr viel kleiner als in Schottland waren (im Schnitt 12 Aphiden, maximal 50), zeigten, dass dort die Gelege aus bis zu 30 Eiern bestanden. Weiterhin wurden dort auch sehr kleine Kolonien (<10 Aphiden) mit Eiern belegt, welche in Schottland nicht belegt wurden. ROTHERAY & DOBSON (1987) vermuten daher, dass die Eiablagestrategie von *Platycheirus fulviventris* sich je nach Aphidenangebot ändert.

Charakteristische morphometrische Kennwerte aus der Literatur sind in Tabelle 2-9 zusammengestellt.

Tab. 2-9 Charakteristische morphometrische Kennwerte für *Platycheirus fulviventris*.

Parameter	Mittelwert (mm) ± SD	gemessenes N	Quelle
Körperlänge ♀♀	9,7	1	SSYMANK 1991b
Rüssellänge ♀♀	1,7	1	SSYMANK 1991b

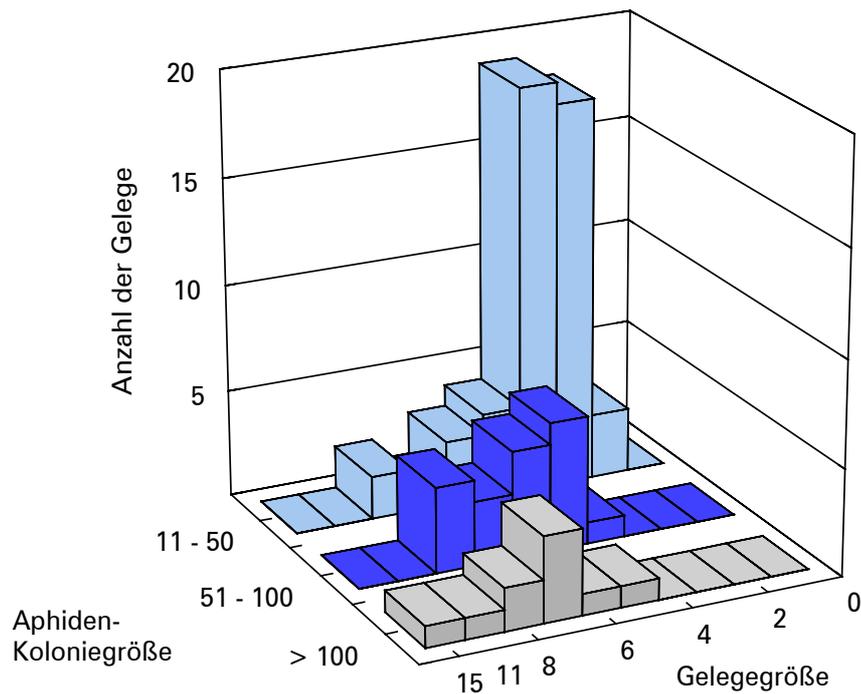


Abb. 2-11 Größenverteilung der Eigelege von *Platycheirus fulviventris* in Abhängigkeit von der Größe der Blattlauskolonien (*Hyalopterus pruni* auf *Phragmites australis*). Daten aus Schottland (ROTHERAY & DOBSON 1987).

Biologie der Larve

Die Larven sollen nach CEPELÁK & VLCKOVÁ (1964) von „Blattläusen an dem Rohr“ leben. Sie fressen *Hyalopterus pruni* auf *Typha angustifolia*-Blättern (IMHOF 1979, WAITZBAUER 1976). Die gleiche Aphidenart wird auch auf *Phragmites australis* gefressen (ROTHERAY & DOBSON 1987). *Subsaltusaphis rossneri* auf *Carex rostrata* ist eine weitere Beuteart im Vaud in der Schweiz (MAIBACH & GOELDIN DE TIEFENAU 1991). Außerdem scheint die Art im Freiland die Larven von *Tripsaphis* sp. in den eingerollten Blattbasen von *Carex riparia* als Nahrung zu nutzen (Frankreich, DUSSAIX pers. Mitt.). Die Angabe von SADEGHI & GILBERT (2000b), nach der die Larven im Freiland außerdem *Cavariella* sp. auf *Angelica sylvestris* und *Heracleum sphondylium* und *Macrosiphum* sp. auf *Filipendula ulmaria* fressen, beruht auf einem Zitierfehler (GILBERT in litt.). Somit sind lediglich drei Beutearten bekannt, die alle aus der Familie Aphididae (Sternorrhyncha) stammen. Die Durchschnittsgröße der Beute beträgt 2,29 mm, der Verteidigungsindex der Beute (ein Maß für die Verteidigungsfähigkeit der Blattläuse mittels Wachsabsonderungen, Toxinen etc.) beträgt 3,2 (vgl. Kap. 4.4). Im Labor konnten *P. fulviventris*-Larven mit *Aphis fabae* bis zum Schlupf gebracht werden (ROTHERAY & DOBSON 1987).

In der ehemaligen UdSSR wurden Larven in Gemüsekulturen und auf Kohl gefunden (ADASHKEVICH 1975). Meiner Meinung nach liegt hier mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Verwechslung mit *P. clypeatus* vor, zumal *P. clypeatus* in der sehr umfangreichen Aufstellung von ADASHKEVICH (1975) kein einziges Mal erwähnt wird. Ähnlich fragwürdig ist der Nachweis einer Larve auf Kohl von GAUMONT (1929), der hier ebenfalls nicht berücksichtigt wird (siehe hierzu auch BARKEMEYER 1994).

Nach FLUKE (1929) und HAMRUM (1966) sind die meisten *Platycheirus*-Larven nachtaktiv.

Räuber und Parasitoide

Die Dungfliege (Diptera, Scatophagidae) *Scatophaga stercoraria* (LINNAEUS, 1758) soll *Platycheirus* sp. fressen (PARMENTER 1953). Die Muscide *Coenosia tigrina* (FABRICIUS, 1775) wurde beim Fang von *P. fulviventris* beobachtet (PARMENTER 1953).

2.3.5 Spezialisten und Generalisten

In Tabelle 2-10 sind die oben ausführlich dargestellten Angaben zur Biologie der vier untersuchten Arten synoptisch zusammengefasst. Die Arten können basierend auf ihrer Nahrungsspezialisierung (Anzahl der Beutearten der Larve) entlang eines Kontinuums von Generalist zu Spezialist eingestuft werden (Tab. 2-10). Da eine alleinige Bewertung des Spezialisierungsgrades anhand der Anzahl der Beutearten problematisch ist (STRAND & OBRYCKI 1996), wurden zur Einstufung der untersuchten Arten die Verteidigungsstrategien der Beutearten näher betrachtet (Abb. 2-12). Als Vergleich ist auch das Gesamtspektrum der Verteidigungsstrategien aller Beutearten zusammen dargestellt.

P. fulviventris ist die am stärksten spezialisierte Art, es wurden bis jetzt nur drei Beutearten nachgewiesen, davon *Hyalopterus pruni* am häufigsten (Kap. 2.3.4). Da diese Blattlausart sowohl Wachs absondert, Toxine enthält sowie Fluchtverhalten zeigt (Tab. 11-10), ist der kalkulierte Verteidigungsindex für *P. fulviventris* am höchsten. Der Verteidigungsindex ist ein Gesamtmaß für die Verteidigungsfähigkeit des Beutespektrums einer Art. Je höher er ist, desto mehr Verteidigungsstrategien besitzt die von der jeweiligen Schwebfliegenart gefressene Beute (zur Kalkulation siehe Kap. 4.4).

Das bekannte Beutespektrum von *M. scalare* umfasst zehn Beutearten. Offensichtlich frisst die Art bevorzugt Beute mit geringer Verteidigungsfähigkeit. Darauf deutet der niedrige Verteidigungsindex (1,6) hin. Allerdings besitzt die Art in ihrem Beutespektrum den höchsten Anteil an Beutearten, die von Ameisen betreut bzw. geschützt werden. Offensichtlich scheint hier eine Spezialisierung zu bestehen.

P. clypeatus wurde bis jetzt mit zwölf Beutearten in Verbindung gebracht. Obwohl dies nur zwei Arten mehr sind als bei *M. scalare*, ist davon auszugehen, dass *P. clypeatus* wesentlich weniger spezialisiert ist. Dies kann man daraus schließen, dass das Spektrum der Verteidigungsstrategien in Abbildung 2-12 dem Gesamtspektrum wesentlich ähnlicher ist als bei *M. scalare*. Eine starke Abweichung vom Gesamtspektrum deutet aber auf eine Verschiebung der Präferenz bei der Beutewahl, also auf eine Spezialisierung hin.

M. mellinum ist ein Nahrungsgeneralist und besitzt mit 32 Beutearten mit Abstand das breiteste Beutespektrum. Dies wird auch durch die große Ähnlichkeit des Verteidigungsstrategiespektrums mit dem Gesamtspektrum deutlich (Abb. 2-12).

Tab. 2-10 Wesentliche biologische Parameter der vier untersuchten Arten. Datengrundlage Kap. 2.1.1 bis 2.1.4. *nur Pollenuntersuchungen des Kropfinhalts ausgewertet, ** oben aus GILBERT 1985a, unten aus BRANQUART & HEMPTINNE (2000b), ***Rüssellängenindex = Rüssellänge / Kopfbreite (aus BRANQUART & HEMPTINNE 2000b).

	Generalist	—————▶		Spezialist
	<i>Melanostoma mellinum</i>	<i>Platycheirus clypeatus</i>	<i>Melanostoma scalare</i>	<i>Platycheirus fulviventris</i>
Habitat	Offenland generell	Offenland generell	Wald (und Offenland)	Feuchtgebiete, Röhrichte
Verbreitung	holarktisch	holarktisch	paläarktisch (afrotropisch ?)	paläarktisch
Voltinismus	≥ 3 Generationen	≥ 3	≥ 3	2 - 3
Dispersionsneigung	saisonaler Dismigrant	windabhängiger saisonaler Dismigrant	Geringe Wanderdisposition	keine Migration
Nahrung Imago	Pollen	Pollen und Nektar	Pollen	Pollen und Nektar
Nahrung Imago (N Pflanzenarten)*	28	9	12	4
Rüssellängenindex***	1,10	1,03	1,07	0,76
Kopfbreite (mm)**	2,05 (1,8)	2,3 (2,0)	2,21 (2,0)	- (2,2)
Beutearten der Larve (N)	32	12	10	3
Ø - Größe der Beute (mm)	2,60	2,61	2,61	2,29
Verteidigungsindex (vgl. Kap. 4.4)	2,05	2,5	1,6	3,2
Parasitoide bekannt	Puppe	keine	keine	keine

Interessant ist, dass man diese Abfolge vom Spezialist zum Generalist auch beim Nahrungsspektrum der Imagines nachverfolgen kann. Beim Spezialisten *P. fulviventris* wurden vier Pflanzenarten als Pollen im Kropf identifiziert, beim Generalisten *M. mellinum* immerhin 28. Bei *M. scalare* und *P. clypeatus* sind die Verhältnisse umgekehrt wie beim Nahrungsspektrum der Larve, aber insgesamt ähnlich. Für *M. scalare* wurden zwölf Pflanzenarten, bei *P. clypeatus* neun Arten als Nahrung identifiziert.

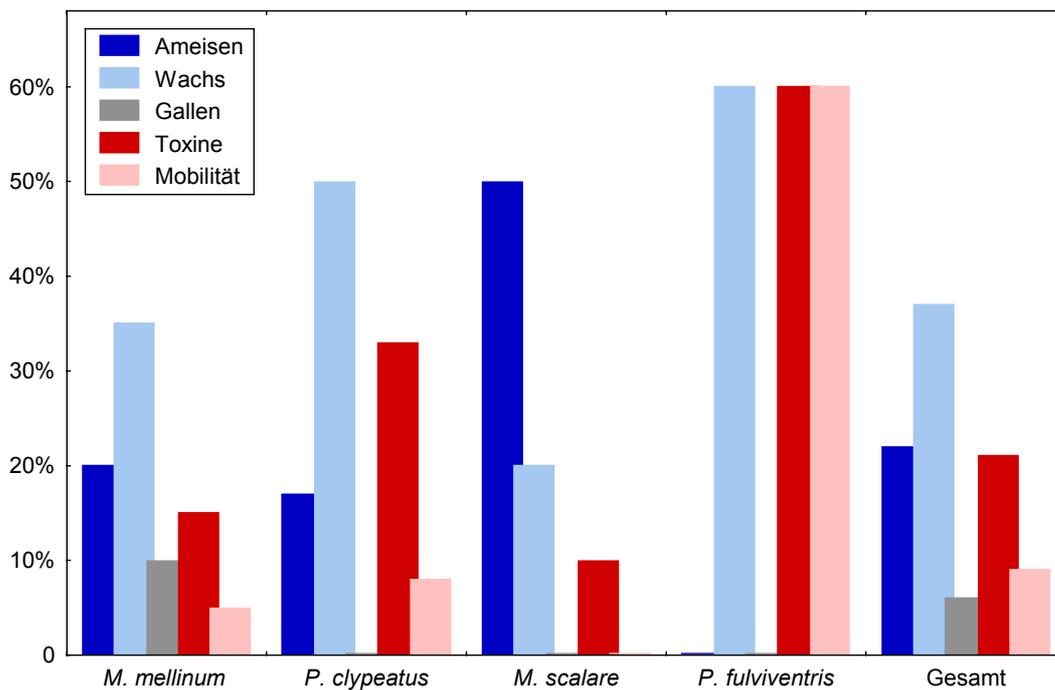


Abb. 2-12 Verteidigungsstrategien innerhalb des bis jetzt bekannten Beutespektrums der untersuchten räuberischen Schwebfliegenarten. Angegeben ist der prozentuale Anteil der Verteidigungsstrategien im Beutespektrum der jeweiligen Art. Verteidigungsstrategien: **Ameisen** – Betreuung und Schutz durch Ameisen, **Wachs** – Sekretion von Wachs, **Gallen** – Bildung von Gallen, **Toxine** – Akkumulation von Toxinen, **Flucht** – erhöhte Mobilität/Fluchtfähigkeit. Datengrundlage in Tab. 11-10 und Kap. 2.3.

3 Untersuchungsgebiete

Insgesamt fanden die Freilandarbeiten in drei Untersuchungsgebieten statt. Die für die Zuchtversuche benötigten Weibchen der vier Arten wurden in zwei Untersuchungsgebieten gefangen (UG 1, UG 2). Untersuchungsgebiet 2 wurde ausgewählt, weil hier alle vier untersuchten Arten vorkommen und somit regionale Unterschiede in den Eigenschaften der Arten weitgehend ausgeschlossen werden können. Im UG 2 und im dritten Untersuchungsgebiet (UG 3) wurde mit Malaisefallen die Phänologie der Arten erfasst. UG 3 ähnelt UG 2 sehr stark und liegt in dessen Nähe (Entfernung ca. 20 km). Die Daten zur Phänologie aus diesen beiden Untersuchungsgebieten werden daher gepoolt ausgewertet.

Das erste Gebiet (UG 1) befindet sich im Süden des Stadtgebietes von Leipzig. Das zweite und das dritte Gebiet (UG 2 und UG 3) liegen im Bereich „Mittlere Elbe“ des Biosphärenreservats „Flusslandschaft Elbe“. Abbildung 3-1 gibt die Lage der Untersuchungsgebiete innerhalb von Deutschland wieder. UG 1 befindet sich im Freistaat Sachsen, UG 2 und UG 3 liegen im Bundesland Sachsen-Anhalt. In den folgenden Unterkapiteln wird zu den Untersuchungsgebieten die Nummer des jeweiligen Messtischblattes (MTB, Topographische Karte 1:25.000 der Landesvermessungsämter) und der Hoch- bzw. Rechtswert (H, R) genannt.

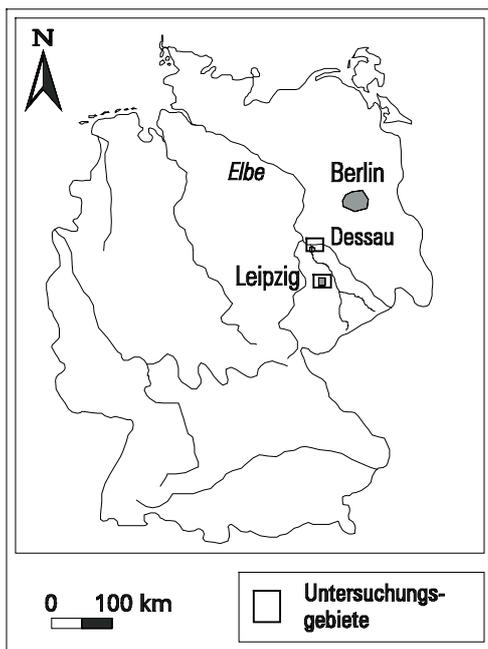


Abb. 3-1 Lage der Untersuchungsgebiete innerhalb der Bundesrepublik Deutschland.

3.1 Connewitz (UG 1)

Die untersuchte Ruderalfläche befindet sich in ca. 120 m Höhe über NN im Stadtteil Connewitz innerhalb des Stadtgebietes im Süden von Leipzig (MTB 4640 SW, H 56854 R 45272). Hier wurden an einem Termin (26. Juli 1999) Weibchen von *M. mellinum* und *M. scalare* gefangen (vgl. Tab. 4-1).

Die Fläche hat eine Größe von ca. 1000 m². Es handelt sich um eine mehrfach im Jahr gemähte Grünfläche, die oft von Hunden aufgesucht wird. Im Nordwesten grenzt sie an eine Böschung der nahen S-Bahnlinie. Auf der einen Seite wird sie durch einen Weg begrenzt, auf der anderen Seite wachsen Büsche und Sträucher.

3.2 Schöneberger Wiesen (UG 2)

Die Schöneberger Wiesen (Abb. 3-2) liegen in 49 bis 55 m Höhe über NN 15 km nordwestlich von Dessau (MTB 4037 SO, H 57541 R 44984). Hier wurde der Fang von Weibchen zur Zucht und die Erfassung der Phänologie mittels zweier Malaisefallen durchgeführt.

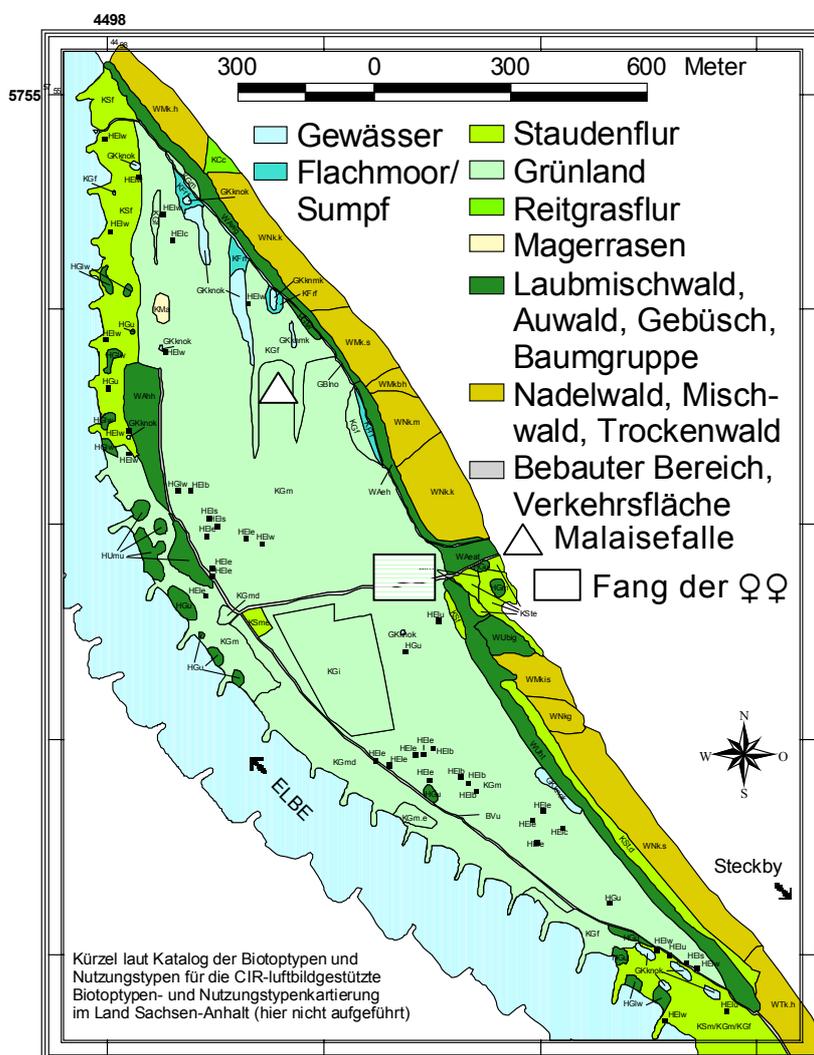


Abb. 3-2 Biotoptypenkarte der Schöneberger Wiesen (UG 2) mit den Standorten der Malaisefalle und des Fanges der ♀♀.

Es handelt sich um eine innendeichs gelegene, zur Heugewinnung im Rahmen des Vertragsnaturschutzes genutzte Auengrünlandfläche. Eine Mahd erfolgt einmal jährlich im Mai/Juni, in manchen Jahren wird im Herbst noch einmal nachgemäht. Die Fläche wird saisonal bei Elbehochwasser überschwemmt, wobei es zum Eintrag von Nährstoffen kommt. Häufige Bodentypen sind Vegen und Auengleye. Es herrschen artenarme Ausprägungen des *Galio molluginis-Alopecuretum pratensis* und des *Dauco carotae-Arrhenatherum elatioris* vor. Innerhalb der Fläche stocken einige z.T. sehr alte Stieleichen (*Quercus robur*). Im Norden der Fläche findet man zeitweise mit Wasser gefüllte Rinnen sowie ein permanent wasserführendes Kleingewässer. Diese Rinnen und die sie umgebenden Grünlandflächen werden außer durch Elbehochwässer auch durch einen Vorfluter mit Wasser gespeist. In den Rinnenbereichen dominieren neben kleinflächigen Seggengesellschaften die Gesellschaften *Phalaridetum arundinaceae*, *Phragmitetum australis* und *Glycerietum maximae*.

Zur Elbe hin wird die Fläche durch einen Gehölzstreifen mit Weiden begrenzt (*Salicetum albae*), im Norden der Fläche findet sich eine Hartholzauwaldfläche (*Querco-Ulmetum*) mit eingestreuten Amerikanischen Eschen (*Fraxinus pennsylvanica*). Der Süden der Fläche grenzt unmittelbar an einen Eichen-Ulmen-Hartholzauenwald (*Querco-Ulmetum*) an. Im Nordosten trennt ein schmaler Gehölzstreifen mit Erlen, Eichen, Eschen und Weiden die Fläche von einem Kiefernforst. Östlich grenzt ein Sandtrockenrasen (*Diantho deltooides-Armerietum elongatae*) an den hier schmaler werdenden Hartholzauwaldgürtel an.

3.3 Schleusenheger Wiesen (UG 3)

Die Schleusenheger Wiesen liegen in 57 bis 63 m Höhe über NN 3 km nordwestlich von Wörlitz direkt an der Elbe (MTB 4140 NW, H 57477 R 45267). Es handelt sich um artenarmes Intensivgrünland, das einmal jährlich gemäht, z.T. gedüngt und per Umtriebsweide von Kühen beweidet wird. Bei Hochwasser sind die Wiesen völlig unter der Wasseroberfläche. Prägende Bodenformen sind Vega aus Auensandlehm und Auengley aus Auenschluffton. Die dominierende Pflanzengesellschaft ist das *Dauco carotae-Arrhenatheretum elatioris* mit Übergängen zum *Galio molluginis-Alopecuretum pratensis*. Innerhalb der Wiesen finden sich einzelne Rinnen mit Rohrglanzgras- und Wasserschwadentrüchtern (*Caricion*, *Phragmition*). Die beiden Malaisefallen zur Erfassung der Phänologie standen innerhalb der Wiese in unmittelbarer Verlängerung einer Rinne, die ca. drei bis vier Monate im Jahr Wasser führt. Die Entfernung zum die Wiesen umgebenden Hartholz-Auwald (*Querco-Ulmetum*) betrug ca. 200 m.

„... comparative experimental analyses of predator-prey associations in phylogenetically related arthropods offer an array of attractive opportunities for basic and applied studies.“ (TAUBER et al. 1993)

4 Methoden

4.1 Auswahl der Arten

Die Auswahl von Arten für vergleichende evolutionsbiologische Studien wird immer auch durch die Verwandtschaft der Arten untereinander beeinflusst (HUEY & BENNETT 1986). Durch die phylogenetische Vergangenheit eines Organismus ist seine Entwicklungsmöglichkeit in der Evolution eingeschränkt. Der Lebenszyklus und damit auch die Überlebensstrategien können sich nur zu einer begrenzten Anzahl von Optionen entwickeln und der Organismus ist deshalb an ein beschränktes Spektrum von Habitaten und Verhaltensweisen gefesselt (SOUTHWOOD 1988, HARVEY & PAGEL 1991). Nah verwandte Arten besitzen daher unabhängig von der adaptiven Relevanz der betrachteten Merkmale ähnlichere Merkmalsausprägungen als entfernt verwandte Arten. Es ist deshalb notwendig, beim Vergleich von Überlebensstrategien die Verwandtschaft der Arten zu berücksichtigen, um – formal-statistisch gesehen – die Unabhängigkeit der Stichproben zu gewährleisten (STEARNS 1983, BURT 1989, HARVEY & PURVIS 1991, STARCK 1998). Dies kann durch die Verwendung von statistischen Methoden (phylogenetic contrasts, phylogenetic autocorrelation, Computersimulationen, ANCOVA, nested ANOVA) erzielt werden (FELSENSTEIN 1985, BURT 1989, Übersicht in HARVEY & PURVIS 1991, MARTINS & HANSEN 1997, STARCK 1998, GARLAND et al. 1999, MARTINS 2000). Allerdings ist für diese Methoden eine bestimmte Mindestanzahl an untersuchten Arten notwendig (phylogenetic autocorrelation, ANCOVA, ANOVA) und es sollte eine möglichst fundierte Phylogenie auf Artniveau vorliegen (alle Verfahren) (GARLAND et al. 1999).

Obwohl bei den Schwebfliegen zahlreiche Ansätze zu einer Phylogenie auf Gattungsebene vorliegen (GOFFE 1952, GLUMAC 1960; DUŠEK & LASKÁ 1967; SHATALKIN 1975; ROTHERAY & GILBERT 1989, 1999; KATZOURAKIS et al. 2001; STÅHLS 1999; STÅHLS et al. i.Dr.), existiert keine fundierte Phylogenie auf Artniveau. Eine solche Phylogenie sollte möglichst morphologische Merkmale der Imagines und der Larven, molekulare Merkmale und bionomische Merkmale berücksichtigen. Für die Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* existiert ein Stammbaum von GILBERT et al. (1994), der auf der Morphologie der Vorderbeine der Männchen basiert. Es fehlen hier allerdings viele deutsche Arten und die Datenbasis ist nicht angegeben. Die vier hier untersuchten Arten sind jedoch im Stammbaum verzeichnet.

Eine erfolgversprechende Alternative zu den oben genannten Verfahren ist der Vergleich der biologischen Eigenschaften von nah verwandten Arten (HUEY & BENNETT 1986, HARVEY & PAGEL 1991, ALBUQUERQUE et al. 1997, BONDURIANSKY & BROOKS 1999, GARLAND et al. 1999). Nah verwandte Arten, die in ihren Überlebensstrategien differieren, sind ideale Studienobjekte, da durch die nahe Ver-

wandtschaft eine – wenn auch nie vollständige – „phylogenetische Korrektur“ gewährleistet wird, die ansonsten nur über aufwändige und datenintensive (insbesondere Daten zur Phylogenie) statistische Verfahren zu erreichen wäre (HUEY & BENNETT 1986, GARLAND et al. 1999). Kennt man die Richtung der evolutiven Entwicklung innerhalb dieser Arten (z.B. von Nahrungsgeneralisten zu Nahrungsspezialisten), so ist es möglich, aus einem Vergleich der Arten auf die evolutiven Effekte einer Nahrungsspezialisierung zu schließen (TAUBER et al. 1993, SLOGGETT & MAJERUS 2000).

Grundsätzlich sollte man – nicht nur aus wissenschaftstheoretischen Erwägungen – bei Untersuchungen, die aus einem Vergleich der Eigenschaften von Arten evolutive Schlußfolgerungen ziehen, mehr als zwei Arten untersuchen (GARLAND & ADOLPH 1994). Aufgrund des hohen Arbeitsaufwandes bei experimentellen Arbeiten, und um eine ausreichende Stichprobenanzahl je Art zu gewährleisten, wurde in dieser Arbeit die Zahl von vier Arten gewählt.

Diese vier Arten stammen aus zwei nah verwandten Gattungen (*Melanostoma*, *Platycheirus*). Je eine Art aus jeder Gattung ist ein Spezialist (*Melanostoma scalare*, *Platycheirus fulviventris*), die andere ein Generalist (*Melanostoma mellinum*, *Platycheirus clypeatus*). In einer detaillierten Studie haben GILBERT et al. (1994) gezeigt, dass sich in diesen beiden Gattungen die Arten evolutiv in Richtung höherer Beutespezialisierung entwickelt haben. Vermutlich wurde diese Entwicklung durch starke Konkurrenzeffekte unter den ursprünglichen Generalisten verursacht. Hierauf deuten die Ergebnisse von GILBERT (1990) hin. So ist es möglich, durch einen Vergleich dieser vier nah verwandten, aber unterschiedlich spezialisierten Arten auf die mit der Spezialisierung assoziierten Überlebensstrategien zu schließen und gleichzeitig phylogenetische Effekte so gering wie möglich zu halten.

4.2 Zucht

Um den gesamten Lebenszyklus der vier Arten beobachten zu können, wurden in den drei Untersuchungsgebieten eiablagereife Weibchen gefangen. Diese sind am aufgeblähten Hinterleib und den zwischen den Intersegmentalhäuten der Hinterleibstergite bzw. -sternite durchschimmernden Eiern relativ gut schon im Freiland zu erkennen. Die mit einem Insektenkescher gefangenen Weibchen wurden individuell in Plastikboxen mit etwas angefeuchtetem Zellstoff und einigen Knöterich- bzw. Grasblüten überführt und noch am gleichen Tag ins Labor gebracht.

Termine und Fangzahlen in den einzelnen Untersuchungsgebieten finden sich in Tabelle 4-1.

Im Labor wurden die Weibchen in Plastikboxen mit ca. 12 cm Durchmesser gehältert. Während der gesamten Untersuchungszeit wurden die Laborbedingungen konstant bei $22 \pm 2^\circ\text{C}$ und einem 16h/8h Licht-Dunkel-Wechsel gehalten.

Da die Vertreter der Gattungen *Platycheirus* und *Melanostoma* anemophile Blüten als Nahrungsquelle bevorzugen bzw. ausschließlich besuchen (vgl. Kap. 2.3), wurden als Nahrung für die Imagines Blütenstände von *Plantago media*, *Plantago lanceolata* und diversen Poaceae und Cyperaceae angeboten. Die Blütenstände wurden zur Vermeidung von Schimmelbildung etwa alle zwei Tage gegen neue

ausgetauscht. Die Zuchtboxen wurden alle zwei Tage auf neu abgelegte Eier kontrolliert, wobei vor allem die Wände der Plastikboxen und die Blüten abgesucht wurden. Es wurde sowohl die Anzahl der Eier als auch die Anzahl der Eier pro abgelegtem Eipaket („Clutch size“) notiert.

Tab. 4-1 Daten der einzelnen Fangtermine der Zuchttiere. Fangorte siehe Kap. 3.

Datum	Ort	Art	Anzahl ♀♀
9.7.1999	Schöneberger W. (UG 2)	<i>M. mellinum</i>	3
		<i>P. clypeatus</i>	4
		<i>M. scalare</i>	3
		<i>P. fulviventris</i>	2
20.7.1999	Schöneberger W. (UG 2)	<i>M. mellinum</i>	19
		<i>P. clypeatus</i>	5
		<i>P. fulviventris</i>	3
26.7.1999	Connewitz (UG 1)	<i>M. mellinum</i>	18
		<i>M. scalare</i>	4
6.8.1999	Schöneberger W. (UG 2)	<i>M. mellinum</i>	3
		<i>P. clypeatus</i>	6
		<i>M. scalare</i>	2
24.8.1999	Schöneberger W. (UG 2)	<i>M. mellinum</i>	5
		<i>P. clypeatus</i>	16
		<i>M. scalare</i>	1
		<i>P. fulviventris</i>	2
10.9.1999	Schöneberger W. (UG 2)	<i>M. mellinum</i>	1

Mit Beginn der Eiablage wurden in die Plastikboxen mit der Bohnenblattlaus *Aphis fabae* befallene Bohnenblätter eingebracht. Diese stammten aus einer Initialzucht der Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen in Aschersleben und wurden im Labor entsprechend auf *Vicia fabae* vermehrt und verfüttert. Nach dem Schlupf der Larven aus den Schwebfliegeneggeiern wurden die Zuchtbehälter alle zwei Tage mit neuer Nahrung versorgt und tote Larven und die alten Bohnenblätter verworfen. Gleichzeitig wurden Verpuppungen notiert. Die Puppen wurden aus den Plastikboxen entnommen, gewogen und einzeln in mit angefeuchtetem Zellstoff beschickte Rollrandgläschen gesetzt. Diese „Schlupfgläschen“ wurden täglich auf schlüpfende Imagines kontrolliert. Die Imagines und die Puppenhaut (das Puparium) wurden ebenfalls direkt nach dem Schlupf gewogen. Die Wägungen wurden mit einer Microwaage der Marke Mettler Toledo MT 5 durchgeführt. Die Anzeigege-nauigkeit lag bei 0,01 mg. In Anlehnung an HÖVEMEYER (1995) wird hier ein Biomasseninvestitionsfaktor („Investition“) berechnet als:

$$\text{Investition} = \frac{m(\text{Puparium})}{m(\text{Imago}) + m(\text{Puparium})} \quad (m = \text{Masse})$$

Die Investition wird in Prozent ausgedrückt und gibt den Anteil an Biomasse an, der von dem jeweiligen Individuum in das Puparium¹ investiert wird.

Der während der Puppenentwicklung metabolisierte Biomassenanteil wird berechnet als:

$$\text{metab. Biomasse} = \frac{m(\text{Puppe}) - m(\text{Puparium}) - m(\text{Imago})}{m(\text{Puppe})}$$

Die weiteren während der Zuchtversuche protokollierten Parameter sind:

- Länge der Präovipositionsperiode: Gesamtdauer (in Tagen) vom Beginn der Zucht bis zur ersten Eiablage
- Gesamtlänge der Eiablageperiode: Gesamtdauer (in Tagen) vom Beginn der Eiablage bis zur letzten Eiablage
- Gesamtzahl abgelegter Eier
- Eiablagerrate: Gesamtzahl abgelegter Eier geteilt durch die Gesamtlänge der Eiablageperiode
- Größe der Eigelege („clutch size“)
- Entwicklungsdauer: Gesamtdauer der Entwicklung eines Individuums von der ersten Eiablage der Mutter bis zum Schlupf der Imago
- Biomasse der Imago: Frischmasse gemessen direkt nach dem Schlupf
- Biomasse der Puppe: Frischmasse gemessen direkt nach der Puparisierung
- Biomasse der Exuvie (des Pupariums): Frischmasse gemessen direkt nach dem Schlupf
- Kopfbreite der Imago: aus frontaler Sicht gesehen maximal meßbare Kopfbreite
- Flügellänge der Imago: Strecke zwischen dem Treffpunkt der Humeralader (h) mit der Costalader (C) und dem Treffpunkt der Radialader R_{4+5} mit dem Flügelrand (Abb. 4-1).

¹ Das Puparium (= Exuvie des dritten Larvenstadiums) wird bei allen cyclorrhaphen Dipteren aus der Kutikula des letzten (dritten) Larvenstadiums gebildet. Als Puparisierung wird daher nur die Bildung des Pupariums bezeichnet, als Verpuppung die mehrere Stunden später stattfindende eigentliche Metamorphose der Larve zur Puppe (FRAENKEL & BHASKARAN 1973). In den meisten Fällen ist die Verpuppung aber nicht zu beobachten, da sie innerhalb des schützenden Pupariums stattfindet (SMITH 1989).

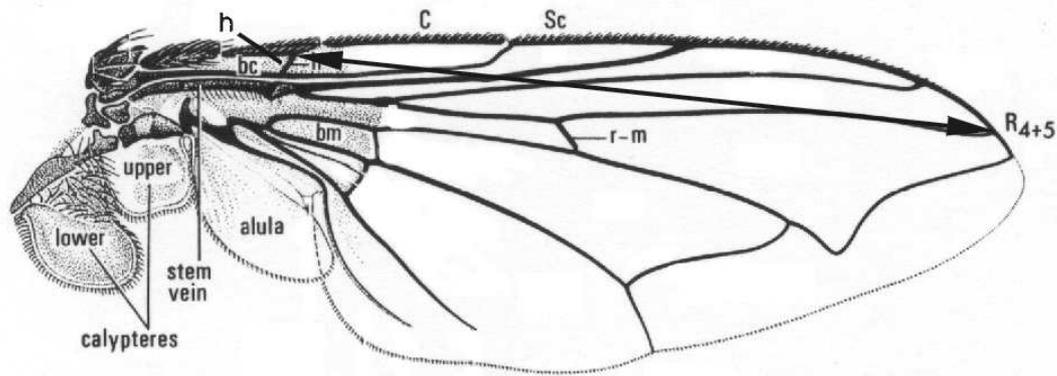


Abb. 4-1 Messstrecke für die Flügellänge. Strecke vom Treffpunkt der Humeralader (h) mit der Costalader (C) und dem Treffpunkt der Radialader R_{4+5} mit dem Flügelrand (verändert nach MCALPINE 1981).

Alle morphometrischen Messungen wurden unter einem Binokular der Marke Leica Wild M3C mittels eines vorher für jede Vergrößerungsstufe einzeln geeichten Messokulars durchgeführt. Die Vergrößerung betrug je nach gemessenem Parameter 10-fach bis 40-fach.

4.3 Freiland

Um die Phänologie der untersuchten Arten im Freiland zu erfassen, wurden zwei Probeflächen ausgewählt. Eine Probefläche befand sich auf den Schöneberger Wiesen (UG 2), eine Probefläche auf den Schleusenheger Wiesen (UG 3). Zur Charakteristik der Fallenstandorte siehe Kapitel 3. Auf jeder Probefläche standen zwei nichtselektive, automatisch fangende Flugfallen, sogenannte Malaisefallen. Diese 1937 von MALAISE entworfene und von TOWNES (1972) weiterentwickelte Falle besteht aus einem Fangzelt aus Gaze mit einer Mittelwand (Abb. 4-2). In dieses Zelt fliegen die Insekten ein, prallen gegen die Mittelwand und versuchen nach oben zu entkommen. Durch das spitz zulaufende Dach der Falle werden die Insekten schließlich zu einer Öffnung am höchsten Punkt der Falle geleitet. Durch diese Öffnung gelangen sie in den Fangbehälter, wo sie in 70%-igen vergällten Ethanol getötet und konserviert werden. Die Fallen wurden von Anfang Mai bis Ende September in den Jahren 1998 und 1999 exponiert. Die Fangbehälter wurden ca. alle zwei Wochen gewechselt. Nach dem Aussortieren der Schwebfliegen aus den Behältern wurden sie im Ethanol determiniert. Nur einzelne Tiere wurden aus dem Alkohol entnommen, auf Nadeln präpariert und getrocknet. Die Bestimmung der *Melanostoma*- und *Platycheirus*-Arten erfolgte mit Hilfe von ANDERSSON (1970), SPEIGHT (1978), GOOT (1981), GOELDLIN DE TIEFENAU et al. (1990), SPEIGHT & GOELDLIN DE TIEFENAU (1990), VOCKEROTH (1990), STUBBS (1996), STEENIS & GOELDLIN DE TIEFENAU (1998), ROTHERAY (1998) und NIELSEN (1999). Neben dem Geschlecht wurde auch notiert, ob bei den Weibchen reife Eier im Hinterleib vorhanden waren oder nicht (vgl. POLLARD 1971).

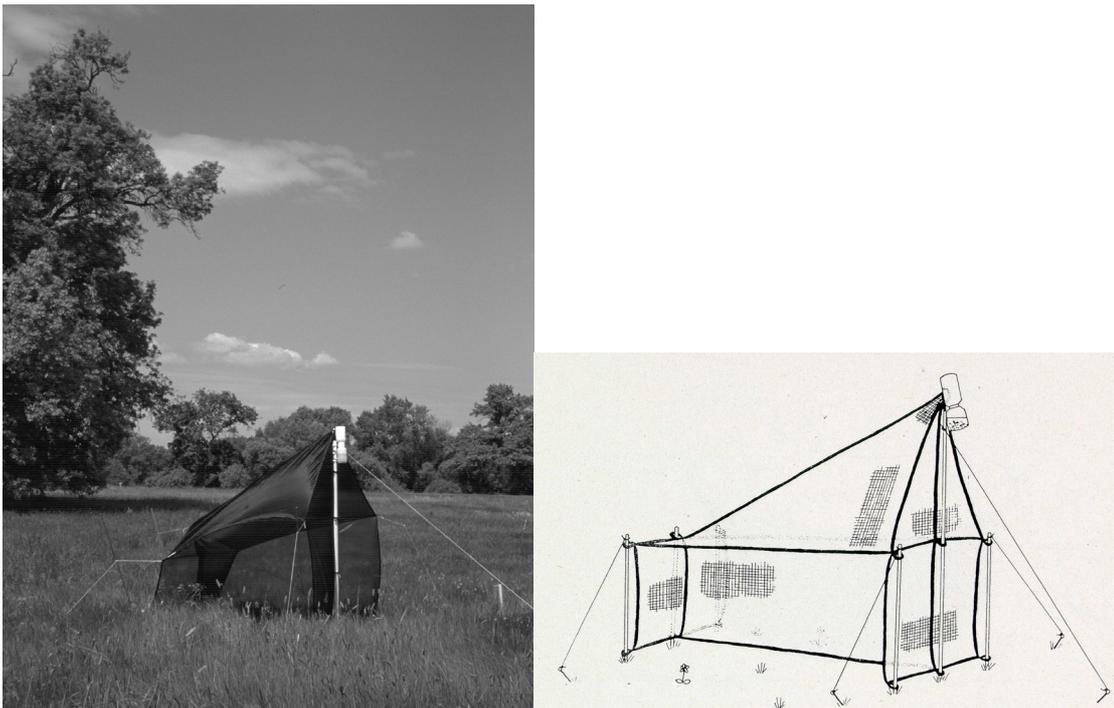


Abb. 4-2 Schwebfliegen und andere Fluginsekten können mit der Malaisefalle gefangen werden: Die Insekten fliegen in die Falle hinein und werden beim Versuch nach oben zu entkommen in einer Fangflüssigkeit konserviert. Foto: Biosphärenreservat „Mittlere Elbe“, UG 2 Schöneberger Wiesen, Juni 1998, Original. Zeichnung: aus OWEN (1991).

4.4 Beutespektrum

Um das Beutespektrum der einzelnen Schwebfliegenarten miteinander vergleichen zu können, wurden die biologischen Eigenschaften der in der Literatur (Zusammenfassung im Anhang) angegebenen Beutearten (Blattläuse) zusammengestellt. Die einzelnen biologischen Parameter sind durchschnittliche Körpergröße, Grad der Betreuung durch Ameisen, Sekretion von Wachs, Bildung von Gallen, Bildung von Toxinen und Fluchtverhalten. Die Angaben hierzu wurden HEIE (1980, 1982, 1986, 1992, 1995), BLACKMAN & EASTOP (1984, 1994), BRANQUART (1999) und STARY & LÁSKA (1999) entnommen.

Die Körpergröße wurde in mm angegeben, die anderen Merkmale als Ordinalvariable codiert. Eine 0 bedeutet, dass das Merkmal nicht ausgeprägt ist (z.B. kein Ameisenbesuch), eine 1 bedeutet mittlere Ausprägung (z.B. fakultativer Ameisenbesuch) und eine 2 bedeutet starke Ausprägung des Merkmals (z.B. obligater Ameisenbesuch). Die Tabelle mit den Rohdaten findet sich in Tabelle 11-10 im Anhang.

Auf der Basis dieser Tabelle und der Angaben zur Blattlausbeute der einzelnen Schwebfliegenarten wurde für jede Schwebfliegenart die Durchschnittsgröße ihrer Beute berechnet. Mehrfachnennungen der gleichen Blattlausart in verschiedenen Publikationen gingen in diese Berechnung auch mehrfach ein. Weiterhin wurde ein Verteidigungsindex berechnet, der ein Maß für die durchschnittliche Vertei-

digungsfähigkeit der Beute einer Schwebfliegenart darstellt. Er wurde als Summe der ordinalskalierten Merkmalsausprägungen berechnet und auf die Anzahl der Nennungen von Beutearten bezogen:

$$\text{Verteidigungsindex} = \frac{\sum (\text{Ameisen} + \text{Wachs} + \text{Gallen} + \text{Toxine} + \text{Flucht})}{\text{Anzahl der Wirtsennungen}}$$

Je höher der Index, desto mehr Abwehrstrategien haben die von der Art gefressenen Blattläuse im Durchschnitt entwickelt, mit denen sie sich gegen die Prädation schützen.

4.5 Statistische Methoden

Um Mittelwerte zu vergleichen, wurden Varianzanalysen (einfaktorielle ANOVA) durchgeführt. Voraussetzungen für diesen parametrischen Test sind die Normalverteilung der Restfehler und die Homogenität der Varianzen (BÄRLOCHER 1999). Ein Test auf Abweichung von der Normalverteilung wurde nicht durchgeführt, da diese Verfahren bei kleinen Datenmengen wenig sensitiv sind (BÄRLOCHER 1999). Stattdessen wurde die Normalverteilung mit Hilfe von graphischen Darstellungen geprüft (Histogramme). Für den Test auf Varianzhomogenität wurde das Verfahren nach LEVENE verwendet. Proportionen (Investition in das Puparium und veratmete Biomasse) wurden vor der Analyse transformiert ($\text{Arcsin}\sqrt{p}$, TABACHNIK & FIDELL 2001). Nach der ANOVA wurden multiple Mittelwertvergleiche (Post hoc-Tests) nach dem Verfahren von SPJOTVOLL & STOLINE (1973) durchgeführt. Diese stellen eine Verallgemeinerung von TUKEYS HSD-Test (Honest Significance Difference) für den Fall ungleicher Stichprobenumfänge dar. Dieser Test gehört zu den konservativsten Tests für multiple Mittelwertvergleiche (STATSOFT 2000).

Bei Nichtvorliegen der Voraussetzungen für eine ANOVA wurde ein nichtparametrischer Test verwendet (Kruskal-Wallis-ANOVA). Hierzu sollten die untersuchten Populationen lediglich „ähnlich“ in der Verteilung sein (BÄRLOCHER 1999). Dies wurde graphisch ermittelt.

Ein χ^2 -Test wurde angewendet um zu ermitteln, ob das Geschlechterverhältnis von den erwarteten 1:1 abwich.

Für eine multivariate Gesamtschau der biologischen Parameter wurde eine Hauptkomponentenanalyse (Centred and normalised PCA) der Korrelationsmatrix der vier Arten und 17 biologischen Parametern durchgeführt. In die PCA gingen die jeweiligen Art-Mittelwerte der einzelnen Parameter ein.

Alle univariaten Tests wurden mit dem Softwarepaket STATISTICA 5.5 durchgeführt (STATSOFT 2000), multivariate Verfahren mit dem Computerprogramm ADE 4.0 (THIOULOUSE et al. 1997). Als Grenzwert für die statistische Signifikanz wurde ein p-Niveau von 0,05 festgelegt. Als hoch signifikant werden Unterschiede mit p-Werten von unter 0,01 bezeichnet.

4.6 Methodenkritik

Im Rahmen der hier durchgeführten Experimente wurde als Nahrung für die Larven die Blattlausart *Aphis fabae* verwendet. Sie wird in vielen Experimenten mit Aphidophagen standardmäßig benutzt, da sie leicht zu züchten ist, keine Toxine, Wachsabsonderungen, Alarmpheromone oder andere Verteidigungsstrategien gegen Räuber besitzt und wenig mobil ist (STAUB 1957, HEIE 1986, DIXON 1998). Obwohl alle vier Arten mit dieser Blattlaus gediehen, ist es bekannt, dass bei Schwebfliegenlarven Unterschiede in den Wachstumsparametern („Performance“) bei Fütterung mit unterschiedlichen Beutearten bestehen können (SCHMUTTERER 1972, RUŽIČKA 1975, LÁSKA 1978, ROTHERAY 1988, SADEGHI & GILBERT 2000c). Allerdings sind die Fitness-Unterschiede, die von SADEGHI & GILBERT (2000c) und der darin zusammengefassten Literatur gemeldet werden, relativ gering und in den meisten Fällen intraspezifisch genauso groß oder größer als die interspezifischen (SADEGHI & GILBERT 1999, 2000c). Weiterhin ist Nahrungsspezialisierung bei Schwebfliegenlarven hauptsächlich durch die Eiablage des Weibchens bedingt. Daher nehmen Syrphiden im Labor oft Blattläuse als Nahrung an, die in der Natur nicht oder nur selten verzehrt werden (ROTHERAY 1993, SADEGHI & GILBERT 2000c). So konnte der Spezialist *P. fulviventris* erfolgreich mit *Aphis fabae* gezogen werden, obwohl die Larven im Freiland noch nie bei *Aphis fabae* gefunden wurden (GILBERT in ROTHERAY & DOBSON 1987, DZIOCK unveröff.).

Verglichen mit Zuchtexperimenten bei anderen räuberischen Schwebfliegenarten ist der Gesamtzuchterfolg (Anzahl der Nachkommen pro Weibchen) recht gering (Kap. 5.1). Der Grund sind vermutlich suboptimale Zuchtbedingungen. Hierfür kann jedoch nicht die eingesetzte Nahrung (*Aphis fabae*) verantwortlich sein, da im Freiland sowohl *M. mellinum* an *Aphis fabae* (drei verschiedene Pflanzenarten, SALVETER 1998) als auch *M. scalare* an *Aphis fabae* (zwei verschiedene Pflanzenarten, CHANDLER 1968c, DUZGÜNES et al. 1982) nachgewiesen werden konnte. *P. clypeatus* und *P. fulviventris* wurden im Freiland bis jetzt nicht an *Aphis fabae* gefunden. Möglicherweise sind die klimatischen Bedingungen in der Zucht ein Grund für die hohe Mortalität. Es konnten in einigen Fällen verschimmelte Larven bzw. Puppen in den Zuchtbehältern gefunden werden, so dass möglicherweise die Ursache eine zu hohe Luftfeuchtigkeit in den Behältern war. Von ähnlichen Problemen mit Pilzbefall bei der Zucht von *Platycheirus*-Arten berichtet GOELDLIN DE TIEFENAU (1974). Auch MAZÁNEK & LÁSKA (mdl. Mitt.) hatten bei Zuchtversuchen mit verschiedenen *Melanostoma*-Arten ähnliche Probleme mit hoher Mortalität. Auch bei ihren Versuchen blieben die genauen Ursachen unbekannt. BOLET & DAHL JENSEN (1980) konnten ebenfalls nur ein einziges Exemplar von *P. clypeatus* bis zum Schlupf bringen.

Die Weibchen für die hier durchgeführten Zuchtversuche wurden im Freiland gefangen und im Labor zur Eiablage gebracht. Daher ist nicht bekannt, ob diese Weibchen schon vorher Eier abgelegt haben und wie alt sie sind. Entsprechend sind die Parameter Ovipositionsperiode, Gesamtlänge der Eiablageperiode, Gesamtzahl der abgelegten Eier und die Eiablage rate nur eingeschränkt aussagekräftig. Vermutlich resultiert auch die hohe Variabilität (Standardabweichung) dieser Parameter aus der unterschiedlichen Vorgeschichte der Weibchen (SCHNEIDER 1948). Allerdings stimmen die ermittelten Legeleistungen (Gesamtzahl abgelegter Eier) recht gut mit den von verwandten Arten (z.B. *Platycheirus perpallidus*, METCALF 1916) überein (siehe Kap. 6.1).

Da eine regelmäßige tägliche Kontrolle der Zuchtbehälter aufgrund des hohen Arbeitsaufwandes nicht möglich war, wurde die Entwicklungsdauer auf zwei Tage genau bestimmt. Entsprechend sind auch die Daten zur Entwicklungsdauer zu interpretieren. Generell ist die exakte zeitliche Eingrenzung der Verpuppung bei aphidophagen Syrphiden schwierig, da sie innerhalb des Pupariums stattfindet und einen kontinuierlichen Prozess darstellt (FRAENKEL & BHASKARAN 1973). Auch gibt es bei den räuberischen Schwebfliegen (Unterfamilie Syrphinae) keinen eindeutigen morphologischen Hinweis wie bei den Eristalinae, bei denen die durch das Puparium durchbrechenden Stigmenhörnchen eine eindeutige Zeitbestimmung ermöglichen (SADEGHI & GILBERT 2000c).

Morphometrische Messungen wurden mit Hilfe eines Messokulars durchgeführt. Die Genauigkeit lag bei $\pm 0,25$ Teilstrichen, d.h. je nach Vergrößerung bei 0,04 bis 0,062 mm (Kopfbreiten) bzw. 0,102 bis 0,165 mm (Flügelängen).

Die Anzeigegenauigkeit der Waage lag bei 0,01 mg. Es wurden Frischmassen gemessen. Da diese jedoch sehr von der Durchfeuchtung der gewogenen Puppe, Imago oder des Pupariums abhängig sind, ist die Genauigkeit insgesamt wohl niedriger, der Fehler kann aber hier nicht genauer quantifiziert werden.

5 Ergebnisse

5.1 Zucht

Insgesamt wurden im Freiland 97 gravide Weibchen gefangen und im Labor in den Zuchtgefäßen gehältert. Davon legten 93 Weibchen in der Zucht Eier ab. Aus diesen gingen 128 Puppen hervor, aus denen 100 Imagines schlüpften. Die Stichprobenzahlen für die einzelnen Arten sind in Tabelle 5-1 dargestellt. Es schlüpften mehr Männchen als Weibchen aus den Puppen, das Geschlechterverhältnis weicht jedoch für keine Art statistisch signifikant von 1:1 ab (χ^2 – Test).

Tab. 5-1 Gesamtübersicht über die Stichprobenzahlen der Zuchtexperimente.

Art	„Mütter“		Nachkommen			
	gravide ♀♀	mit Eiablage	bis zur Puppe	bis zur Imago	♂♂	♀♀
<i>M. mellinum</i>	49	47	45	35	22	13
<i>P. clypeatus</i>	31	29	58	45	27	18
<i>M. scalare</i>	10	10	9	6	5	1
<i>P. fulviventris</i>	7	7	16	14	7	7
Summe	97	93	128	100	61	39

Allgemeine Beobachtungen

Während der Zucht konnte eine frisch aus dem Ei geschlüpfte Erstlarve (Abb. 5-1) von *Platycheirus clypeatus* dabei beobachtet werden, wie sie auf dem Eigelege herumkroch und eines ihrer Geschwistereier attackierte. Offensichtlich versuchte sie, das Ei auszusaugen und als erste Nahrung zu verwenden. Dieses Phänomen wird als „sibling cannibalism“ bezeichnet (Kap. 6.1.2).



Abb. 5-1 *Platycheirus clypeatus*. Schlüpfende Erstlarven.

5.1.1 Präovipositionsperiode

Als Präovipositionsperiode wird hier die Zeitspanne aufgefasst, die zwischen dem Einsetzen der reifen Weibchen in die Zuchtgefäße und der Ablage der ersten Eier verstrich. Alle Arten legten im Durchschnitt innerhalb eines Tages nach dem Einsetzen die ersten Eier ab (Abb. 5-2). Die Weibchen von *M. mellinum* legten häufiger als die Weibchen der anderen Arten schon am Tag des Einsetzens ab. Die Unterschiede zwischen den Arten sind nicht signifikant (Kruskal-Wallis-ANOVA).

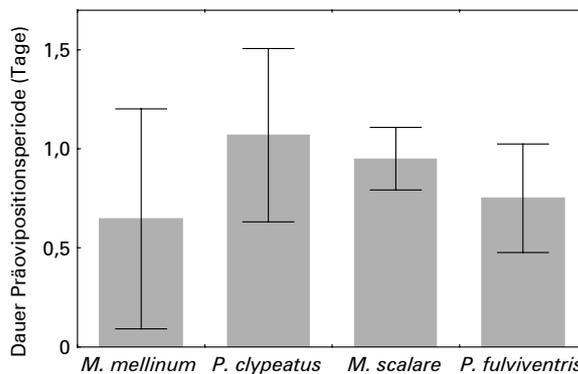


Abb. 5-2 Dauer der Präovipositionsperiode in Tagen. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

5.1.2 Gesamtlänge der Eiablage

Die Gesamtlänge der Eiablageperiode ist die Zeit von der ersten Eiablage eines Weibchens bis zum Tag der letzten Eiablage. Im Durchschnitt legten die Arten 3,4 bis 5,3 Tage lang Eier ab, wobei die intraspezifische Variabilität sehr hoch war (Tab. 5-2). Die Weibchen von *M. mellinum* legten am kürzesten Eier ab, die Weibchen von *M. scalare* am längsten (Abb. 5-3). Die Unterschiede zwischen den Arten sind jedoch nicht signifikant (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-2).

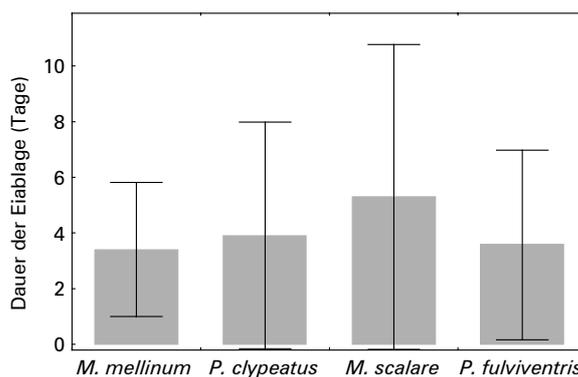


Abb. 5-3 Gesamtlänge der Eiablageperiode. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-2 Gesamtlänge der Eiablageperiode (Zeit von der ersten bis zur letzten Eiablage im Labor). *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Die Unterschiede zwischen den Arten sind nicht signifikant (einfaktorielle ANOVA, $F_{3,88} = 0,85$, $p < 0,4725$).

Art	N	m \pm SD (Tage)	Median
<i>M. mellinum</i>	47	3,4 \pm 2,4	3,0
<i>P. clypeatus</i>	29	3,9 \pm 4,1	4,0
<i>M. scalare</i>	10	5,3 \pm 5,5	3,5
<i>P. fulviventris</i>	7	3,6 \pm 3,4	1,0

5.1.3 Gesamtzahl abgelegter Eier

Die Gesamtzahl der in der Zucht abgelegten Eier erreichte im Art-Mittel 43,2 bis 89,5 (Tab. 5-3). *M. scalare* legte im Durchschnitt halb so viele Eier ab wie die anderen Arten (Abb. 5-4). Die Unterschiede sind jedoch aufgrund der hohen intraspezifischen Variabilität nicht signifikant (Kruskal-Wallis-ANOVA, Tab. 5-3).

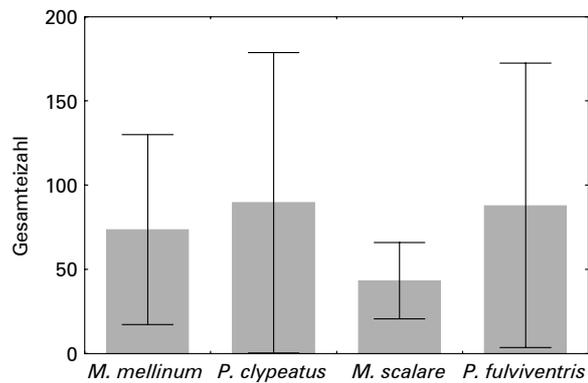


Abb. 5-4 Gesamtzahl abgelegter Eier. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-3 Gesamtzahl abgelegter Eier. *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Es konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Arten festgestellt werden (Kruskal-Wallis-ANOVA, $H = 2,309$, $p < 0,51$). Die Daten sind nicht normalverteilt, aber ähnlich linksgipfelig.

Art	N	m \pm SD	Median
<i>M. mellinum</i>	48	73,6 \pm 56,4	63,0
<i>P. clypeatus</i>	29	89,5 \pm 89,3	57,0
<i>M. scalare</i>	10	43,2 \pm 22,6	39,5
<i>P. fulviventris</i>	6	88,0 \pm 84,5	48,0

5.1.4 Eiablagerrate

Die Eiablagerrate ist die Anzahl der insgesamt in der Zucht gelegten Eier geteilt durch die Anzahl an Tagen zwischen der ersten und der letzten Eiablage. Sie gibt somit die mittlere Anzahl der während der Eiablageperiode täglich abgelegten Eier an. Die maximale an einem Tag abgelegte Anzahl an Eiern liegt bei 40 (*M. scalare*) bis 153 (*M. mellinum*) (Tab. 5-4). Auch die durchschnittliche Eiablagerrate von *M. scalare* liegt mit 17,3 Eiern pro Tag halb so hoch wie bei den anderen Arten (29,0 bis 32,1; Abb. 5-5). Die Unterschiede zwischen den Arten erwiesen sich nicht als signifikant (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-4).

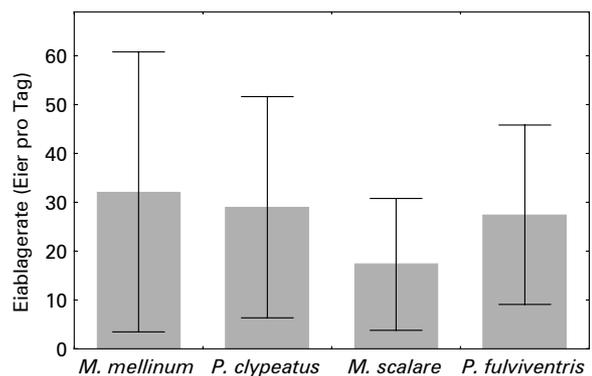


Abb. 5-5 Eiablagerrate (durchschnittliche Anzahl abgelegter Eier pro Tag). Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-4 Eiablagerrate (mittlere Anzahl der während der Eiablageperiode pro Tag abgelegten Eier). **N**: Stichprobenzahl, **m**: Mittelwert, **SD**: Standardabweichung, **Max**: Maximalwert (in Klammern Dauer der Eiablageperiode), **Min**: Minimalwert. Die Unterschiede zwischen den Arten sind nicht signifikant (einfaktorielle ANOVA, $F_{3,88} = 0,97$, $p < 0,409$).

Art	N	m ± SD	Median	Max	Min
<i>M. mellinum</i>	47	32,1 ± 28,7	23	154 (1 Tag)	2,4 (5,5 Tage)
<i>P. clypeatus</i>	29	29,0 ± 22,7	23	102 (1 Tag)	0,9 (7 Tage)
<i>M. scalare</i>	10	17,3 ± 13,5	12,7	40 (1 Tag)	2,6 (16 Tage)
<i>P. fulviventris</i>	6	27,4 ± 18,4	28,3	53 (1 Tag)	6,1 (7 Tage)

5.1.5 Größe der Eigelege

Abbildung 5-6 stellt die Größe der Eigelege der vier Arten dar. Bis auf *M. scalare* legen alle Arten ihre Eier bevorzugt in Gruppen ab, *M. scalare* legt bevorzugt einzelne Eier ab. Im Gegensatz dazu konnte bei *P. fulviventris* nie die Ablage eines einzelnen Eies nachgewiesen werden. Bei dieser Art konnte mit 52 Eiern auch das umfangreichste Gelege beobachtet werden (Abb. 5-7). *P. fulviventris* legt die größten Eigelege ab (Median: 12 Eier), *M. scalare* die kleinsten (Median: 1 Ei pro Gelege). *M. mellinum* und *P. clypeatus* ähneln sich sehr bei der Eiablage, jedoch produziert letztere Art größere Eigelege (Median: 5 Eier pro Gelege) als *M. mellinum* (Median: 4 Eier pro Gelege). Alle Unterschiede sind statistisch hoch signifikant (Kruskal-Wallis-ANOVA, alle Kombinationen $p < 0,0001$).

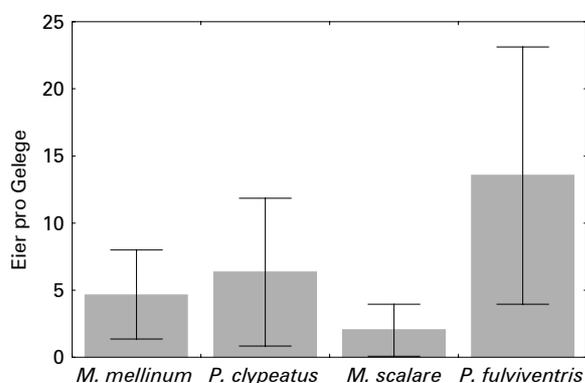


Abb. 5-6 Größe der Eigelege. Mittelwerte ± Standardabweichung.

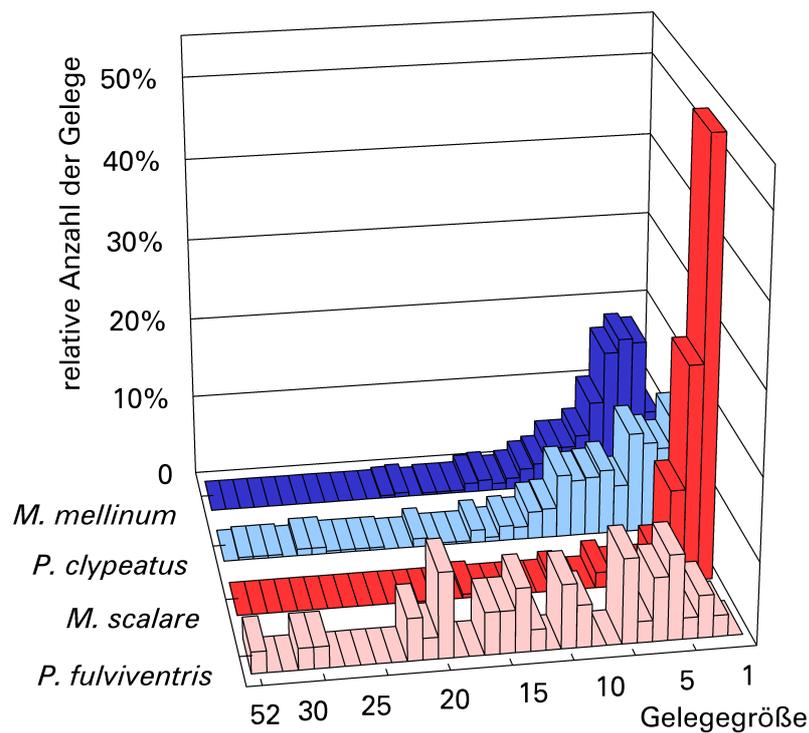


Abb. 5-7 Relative Anteile der abgelegten Eier an den Größen der Eigelege. Datengrundlage - *mellinum*: 29 ♀♀, 365 Gelege; *clypeatus*: 27 ♀♀, 391 Gelege; *scalare*: 10 ♀♀, 213 Gelege; *fulviventris*: 8 ♀♀, 39 Gelege.

5.1.6 Entwicklungsdauer

Die Entwicklungsdauer vom Zeitpunkt der Eiablage bis zum Schlupf der Imago aus der Puppe betrug je nach Art durchschnittlich 37,2 bis 39,3 Tage (Abb. 5-8). Es konnten weder signifikante Unterschiede zwischen den Arten noch zwischen den Geschlechtern einer Art festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-5).

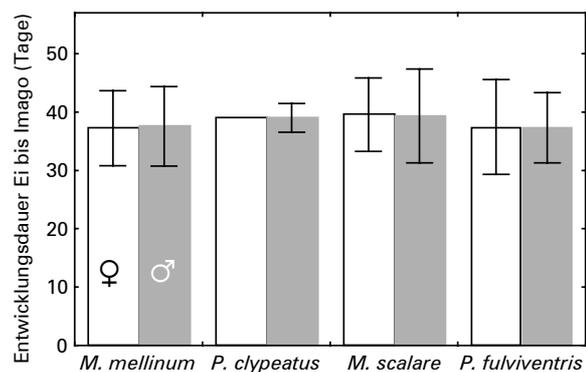


Abb. 5-8 Entwicklungsdauer vom Zeitpunkt der Eiablage bis zum Schlupf der Imago. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-5 Entwicklungsdauer vom Zeitpunkt der Eiablage bis zum Schlupf der Imago. *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Es konnten weder signifikante Unterschiede zwischen den Arten noch zwischen den Geschlechtern festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{7,89} = 0,283$, $p < 0,959$).

Art	Geschlecht	N	<i>m</i> ± <i>SD</i> (Tage)	Median
<i>M. mellinum</i>	♀	13	37,2 ± 6,4	36
<i>M. mellinum</i>	♂	21	37,6 ± 6,8	37
<i>P. clypeatus</i>	♀	18	39,6 ± 6,3	38
<i>P. clypeatus</i>	♂	26	39,3 ± 8,0	38,5
<i>M. scalare</i>	♀	1	39	39
<i>M. scalare</i>	♂	4	39,0 ± 2,4	39,5
<i>P. fulviventris</i>	♀	7	37,4 ± 8,0	35
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	37,3 ± 6,0	37

Die Entwicklungsdauer vom Zeitpunkt der Eiablage bis zum Zeitpunkt der Pupa-
risierung betrug 28,8 bis 31 Tage (Abb. 5-9). Weder die Arten noch die Geschlechter unterscheiden sich in der Dauer ihrer Entwicklung (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-6). Es wurden nur Tiere berücksichtigt, bei denen auch die nachfolgende Puppenentwicklung erfolgreich war.

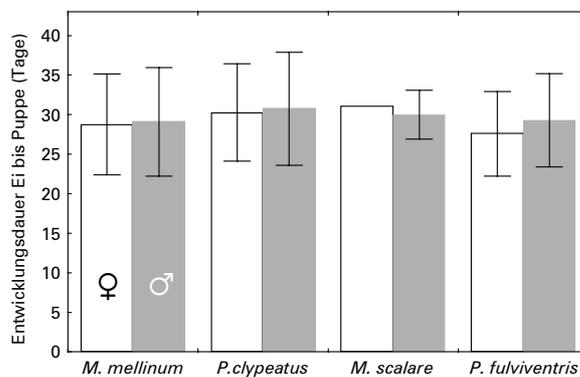


Abb. 5-9 Entwicklungsdauer vom Zeitpunkt der Eiablage bis zur Pupa-
risierung (Bildung des Pupa-
riums). Mittelwerte ± Standardabweichung.

Tab. 5-6 Entwicklungsdauer vom Zeitpunkt der Eiablage bis zur Bildung des Pupa-
riums. *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Es konnten weder signifikante Unterschiede zwischen den Arten noch zwischen ♂ und ♀ festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{7,92} = 0,3047$, $p < 0,95$).

Art	Geschlecht	N	<i>m</i> ± <i>SD</i> (Tage)	Median
<i>M. mellinum</i>	♀	13	28,8 ± 6,4	28
<i>M. mellinum</i>	♂	22	29,1 ± 6,9	28
<i>P. clypeatus</i>	♀	18	30,3 ± 6,2	29
<i>P. clypeatus</i>	♂	27	30,7 ± 7,1	32
<i>M. scalare</i>	♀	1	31	31
<i>M. scalare</i>	♂	5	30,0 ± 3,1	28
<i>P. fulviventris</i>	♀	7	27,6 ± 5,4	24
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	29,3 ± 5,9	28

Die Dauer vom Zeitpunkt der Verpuppung bis zum Schlupf der Imago (Dauer des Puppenstadiums) betrug 8,0 bis 9,3 Tage (Abb. 5-10). Unterschiede zwischen den Arten oder den Geschlechtern konnten nicht festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-7).

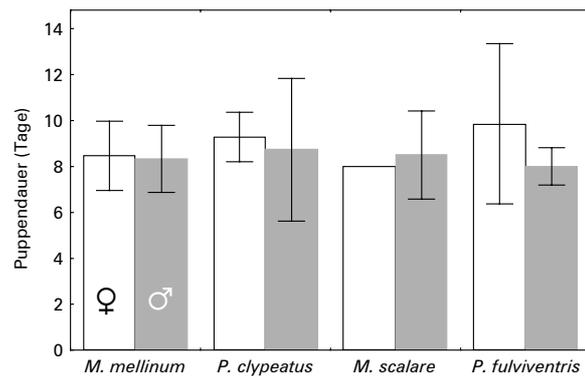


Abb. 5-10 Dauer des Puppenstadiums. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-7 Dauer des Puppenstadiums. *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Es konnten weder signifikante Unterschiede zwischen den Arten noch zwischen den Geschlechtern festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{7,89} = 0,6988$, $p < 0,673$).

Art	Geschlecht	N	m \pm SD (Tage)	Median
<i>M. mellinum</i>	♀	13	8,5 \pm 1,5	9
<i>M. mellinum</i>	♂	21	8,3 \pm 1,5	8
<i>P. clypeatus</i>	♀	18	9,3 \pm 1,1	10
<i>P. clypeatus</i>	♂	26	8,7 \pm 3,1	8
<i>M. scalare</i>	♀	1	8	8
<i>M. scalare</i>	♂	5	8,4 \pm 1,7	8
<i>P. fulviventris</i>	♀	7	9,9 \pm 3,5	9
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	8,0 \pm 0,8	8

5.1.7 Masse der Imago

Alle Biomassen wurden frisch nach dem Schlupf gemessen. Es wurde allerdings solange gewartet, bis die Flügel vollständig entfaltet und ausgehärtet waren. Mit 3,71 mg (♂♂) bzw. 3,98 mg (♀♀) besitzt *M. mellinum* die niedrigste Masse der vier Arten. *P. clypeatus* weist die schwersten Imagines auf (Abb. 5-11). Der Unterschied zwischen den Männchen von *M. mellinum* und den Weibchen von *P. clypeatus* ist statistisch signifikant (Tukeys HSD post hoc Test, Tab. 5-8).

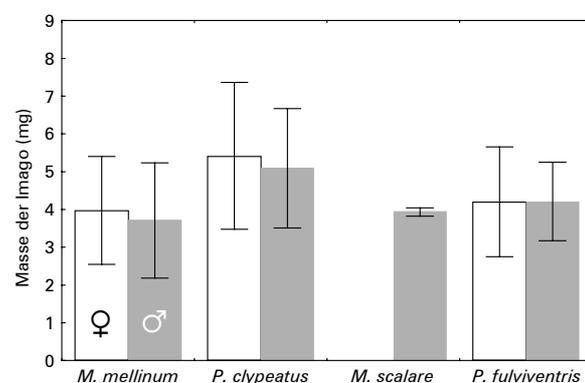


Abb. 5-11 Biomassen der Imagines (frisch) direkt nach dem Schlupf aus der Puppe. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-8 Biomassen der Imagines (frisch) direkt nach dem Schlupf. **N**: Stichprobenzahl, **m**: Mittelwert, **SD**: Standardabweichung. Es konnten signifikante Unterschiede zwischen den Arten festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{7,82} = 3,34$, $p < 0,0035$). Tukeys HSD Test: ♦: $p < 0,05$.

Art	Geschlecht	N	m ± SD (mg)	Tukeys HSD
<i>M. mellinum</i>	♀	12	3,98 ± 1,43	
<i>M. mellinum</i>	♂	18	3,71 ± 1,53	♦
<i>P. clypeatus</i>	♀	16	5,42 ± 1,95	♦
<i>P. clypeatus</i>	♂	26	5,09 ± 1,58	
<i>M. scalare</i>	♂	3	3,93 ± 0,11	
<i>P. fulviventris</i>	♀	7	4,20 ± 1,46	
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	4,21 ± 1,04	

5.1.8 Masse der Puppe

Die Puppen von *M. mellinum* hatten die niedrigsten Biomassen (♂♂: 7,85 mg, ♀♀: 7,91 mg), die von *P. clypeatus* die höchsten (♂♂: 11,76 mg, ♀♀: 12,23 mg) (Abb. 5-12). Diese Unterschiede sind hochsignifikant (Tukeys HSD, Tab. 5-9). Auch die Puppenmassen von *M. scalare* sind signifikant niedriger als die von *P. clypeatus* (Tukeys HSD, Tab. 5-9).

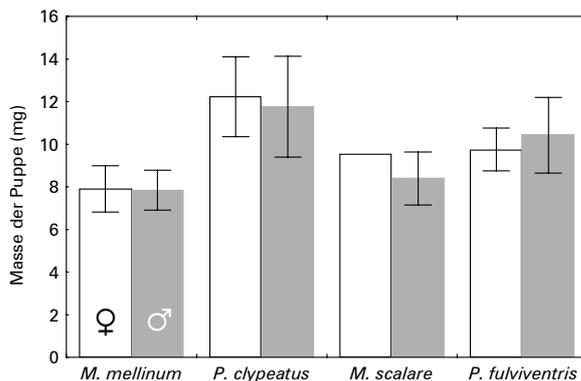


Abb. 5-12 Biomassen der Puppen (frisch) direkt nach der Verpuppung. Mittelwerte ± Standardabweichung.

Tab. 5-9 Biomassen der Puppen (frisch). *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Es konnten signifikante Unterschiede zwischen den Arten festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{7, 82} = 16,17, p < 10^{-6}$). Tukeys HSD Test: ◆: $p < 0,05$, ◆◆: $p < 0,001$.

Art	Geschlecht	N	<i>m</i> ± <i>SD</i> (mg)	Tukeys HSD
<i>M. mellinum</i>	♀	13	7,91 ± 1,09	
<i>M. mellinum</i>	♂	21	7,85 ± 0,93	◆◆
<i>P. clypeatus</i>	♀	16	12,23 ± 1,88	◆◆
<i>P. clypeatus</i>	♂	21	11,76 ± 2,37	◆◆
<i>M. scalare</i>	♀	1	9,54	
<i>M. scalare</i>	♂	5	8,39 ± 1,24	◆◆
<i>P. fulviventris</i>	♀	6	9,76 ± 1,00	◆◆
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	10,43 ± 1,78	◆◆

5.1.9 Investition in das Puparium

Die Biomasseninvestition in das Puparium wird berechnet als die Masse des Pupariums (der Exuvie des letzten Larvenstadiums) bezogen auf die Masse der Imago plus der Masse des Pupariums (Kap. 4.2). Sie wird ausgedrückt als Proportion (in %). Die Investition beträgt je nach Art 9,7% (*M. scalare*-♂♂) bis 14,5% (*P. fulviventris*-♂♂) (Abb. 5-13). Die Unterschiede zwischen den Arten und den Geschlechtern sind jedoch statistisch nicht signifikant (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-10).

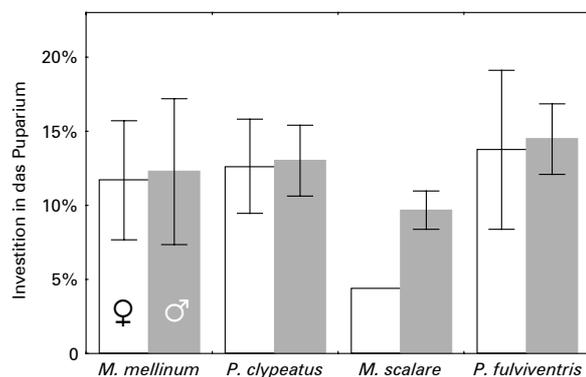


Abb. 5-13 Biomasseninvestment in das Puparium (die Exuvie des dritten Larvenstadiums). Mittelwerte ± Standardabweichung.

Tab. 5-10 Biomasseninvestition in das Puparium. **N**: Stichprobenzahl, **m**: Mittelwert, **SD**: Standardabweichung. Es konnten weder signifikante Unterschiede zwischen den Arten noch zwischen den Geschlechtern festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{7, 82} = 1,53$, $p < 0,1702$). * Der Wert für *M. scalare*-♀♀ ist vermutlich durch einen Meßfehler bedingt sehr niedrig und wurde daher in die statistischen Analysen nicht einbezogen.

Art	Geschlecht	N	m ± SD (%)
<i>M. mellinum</i>	♀	12	11,7 ± 4,0
<i>M. mellinum</i>	♂	18	12,3 ± 4,9
<i>P. clypeatus</i>	♀	16	12,6 ± 3,2
<i>P. clypeatus</i>	♂	26	13,0 ± 2,4
<i>M. scalare</i>	♀	1	(4,4*)
<i>M. scalare</i>	♂	3	9,7 ± 1,3
<i>P. fulviventris</i>	♀	7	13,7 ± 5,4
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	14,5 ± 2,4

Der Anteil der veratmeten Biomasse während der Puppenentwicklung gibt den Biomassenanteil an, den ein Individuum während der Metamorphose innerhalb der Puppenhülle verbraucht. Er liegt zwischen 48,2% (*M. mellinum*-♂♂) und 53,5% (*P. fulviventris*-♀♀). Die Arten verbrauchen somit einen sehr ähnlichen Anteil von ca. 50% für die Metamorphose der Puppe zur Imago (Abb. 5-14). Die Unterschiede sind weder zwischen den Arten noch zwischen den Geschlechtern statistisch signifikant (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-11).

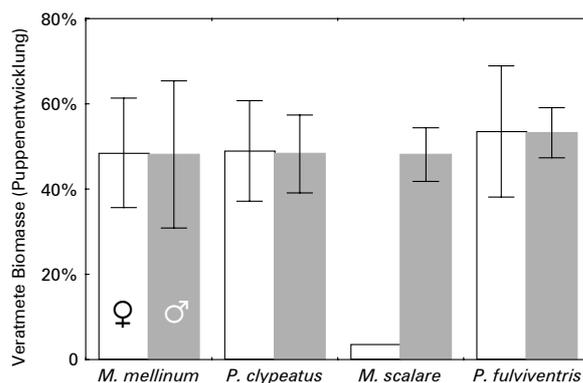


Abb. 5-14 Während der Puppenentwicklung veratmete Biomasse (vom Tag der Verpuppung bis zum Tag des Schlupfes, Puppenmasse minus Exuvienmasse minus Masse der Imago). Mittelwerte ± Standardabweichung.

Tab. 5-11 Veratmete Biomasse während der Puppenentwicklung, standardisiert auf die Puppenmasse ($[m(\text{Puppe}) - m(\text{Puparium}) - m(\text{Imago})] / m(\text{Puppe})$). *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Es konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Arten festgestellt werden (einfaktorielle ANOVA, $F_{6,71} = 0,2944$, $p < 0,9377$). * Der Wert für *M. scalare*-♀♀ beruht vermutlich auf einem Meßfehler und wurde daher in die statistischen Analysen nicht einbezogen.

Art	Geschlecht	N	$m \pm SD$ (%)
<i>M. mellinum</i>	♀	11	48,5 ± 12,9
<i>M. mellinum</i>	♂	17	48,2 ± 17,3
<i>P. clypeatus</i>	♀	14	49,0 ± 11,8
<i>P. clypeatus</i>	♂	20	48,3 ± 9,1
<i>M. scalare</i>	♀	1	(3,5*)
<i>M. scalare</i>	♂	3	48,1 ± 6,3
<i>P. fulviventris</i>	♀	6	53,5 ± 15,4
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	53,2 ± 5,9

5.1.10 Morphometrie

Kopfbreite

M. mellinum besitzt die kleinste Kopfbreite (♂♂: 1,7mm, ♀♀: 1,7mm) der vier Arten, *P. clypeatus* die größte (♂♂: 2,0mm, ♀♀: 2,0mm) (Abb. 5-15). Der Unterschied zwischen diesen Arten ist hochsignifikant (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-12). Innerhalb der Arten gibt es zwischen den Geschlechtern keine signifikanten Unterschiede in der Kopfbreite (Tab. 5-12).

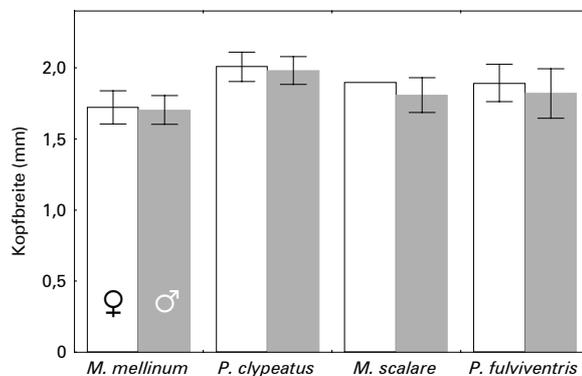


Abb. 5-15 Kopfbreiten der vier untersuchten Arten. Mittelwerte ± Standardabweichung.

Tab. 5-12 Kopfbreiten der vier untersuchten Arten. *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Die Unterschiede zwischen den Arten sind signifikant (einfaktorielle ANOVA, $F_{7, 85} = 17,2$, $p < 10^{-5}$), \blacklozenge : $p < 0,001$.

Art	Geschlecht	N	$m \pm SD$ (mm)	Tukeys HSD
<i>M. mellinum</i>	♀	13	$1,72 \pm 0,12$	
<i>M. mellinum</i>	♂	19	$1,70 \pm 0,10$	
<i>P. clypeatus</i>	♀	17	$2,01 \pm 0,10$	
<i>P. clypeatus</i>	♂	25	$1,98 \pm 0,10$	
<i>M. scalare</i>	♀	1	1,90	
<i>M. scalare</i>	♂	4	$1,81 \pm 0,12$	
<i>P. fulviventris</i>	♀	7	$1,89 \pm 0,13$	
<i>P. fulviventris</i>	♂	6	$1,82 \pm 0,17$	

Flügelänge

Bei allen Arten haben die Weibchen längere Flügel als die Männchen (Abb. 5-16). Bei *M. mellinum* und bei *P. clypeatus* ist dieser Unterschied hochsignifikant (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-13). *M. mellinum* hat die kürzesten Flügel, *M. scalare* die längsten. *P. clypeatus* hat ebenfalls längere Flügel als *M. mellinum* (Tukeys HSD, Tab. 5-13).

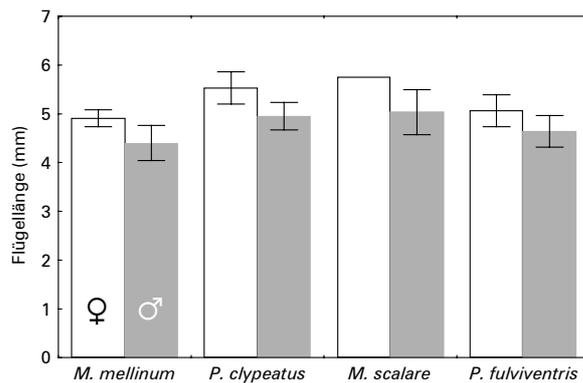


Abb. 5-16 Flügelängen der vier untersuchten Arten. Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-13 Flügellängen der vier untersuchten Arten. *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Die Unterschiede zwischen den Arten bzw. Geschlechtern sind hochsignifikant (einfaktorielle ANOVA, $F_{7,77} = 17,89, p < 10^{-5}$), \blacklozenge : $p < 0,001$.

Art	Geschlecht	N	$m \pm SD$ (mm)	Tukeys HSD
<i>M. mellinum</i>	♀	10	$4,91 \pm 0,17$	
<i>M. mellinum</i>	♂	17	$4,40 \pm 0,36$	
<i>P. clypeatus</i>	♀	16	$5,53 \pm 0,33$	
<i>P. clypeatus</i>	♂	25	$4,95 \pm 0,28$	
<i>M. scalare</i>	♀	1	5,76	
<i>M. scalare</i>	♂	3	$5,04 \pm 0,46$	
<i>P. fulviventris</i>	♀	6	$5,06 \pm 0,33$	
<i>P. fulviventris</i>	♂	7	$4,63 \pm 0,30$	

Eigröße

M. scalare besitzt von den untersuchten Arten die größten Eier (Abb. 5-17), das Volumen ist im Mittel 2,5-mal so hoch wie bei den anderen Arten (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-14). Weiterhin besitzen die Eier von *P. fulviventris* ein kleineres Volumen als jene von *M. mellinum* (einfaktorielle ANOVA, Tab. 5-14).

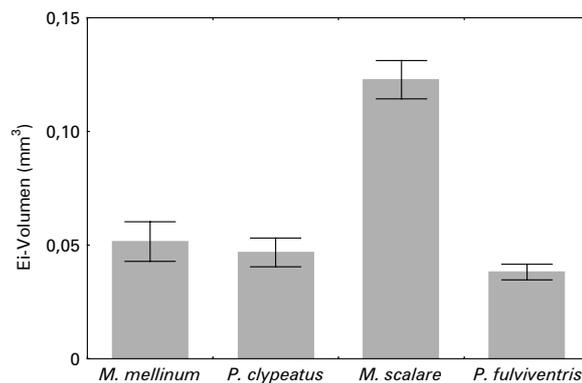


Abb. 5-17 Eivolumen (berechnet als Ellipsoid: Eilänge x Eibreite² x $\pi/6$). Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 5-14 Eivolumen (berechnet als Ellipsoid: Eilänge x Eibreite² x $\pi/6$). *N*: Stichprobenzahl, *m*: Mittelwert, *SD*: Standardabweichung. Die Unterschiede zwischen den Arten sind signifikant (einfaktorielle ANOVA, $F_{3,58} = 129,92, p < 10^{-6}$), \blacklozenge : $p < 0,001$, \blacklozenge : $p < 0,051$.

Art	N	$m \pm SD$ (mm ³)	Tukeys HSD
<i>M. mellinum</i>	42	$0,052 \pm 0,009$	
<i>P. clypeatus</i>	10	$0,047 \pm 0,006$	
<i>M. scalare</i>	5	$0,123 \pm 0,008$	
<i>P. fulviventris</i>	5	$0,038 \pm 0,003$	

5.1.11 Abgeleitete reproduktive Kennwerte

Aus den in der Zucht erhobenen Rohdaten wurden reproduktive Kennwerte für die einzelnen Arten abgeleitet (Tab. 5-15). Das Gelegevolumen wird berechnet als das Eivolumen mal der Gelegegröße. Trotz der unterschiedlichen Gelegegrößen und Eivolumina sind die Volumina der Gelege für *P. clypeatus* und die beiden *Melanostoma*-Arten recht ähnlich. Lediglich der Spezialist *P. fulviventris* zeigt ein annähernd doppelt so großes Gelegevolumen wie die drei anderen Arten.

Die Eiproduktion ist ein Maß für die Fekundität. Sie berechnet sich als Gesamtzahl der während der Zucht des Weibchens abgelegten Eier mal Eivolumen / Biomasse des Weibchens (Eiproduktion total). Weiterhin wurde die Eiproduktion pro Tag berechnet. Bei räuberischen Schwebfliegen ist die reproduktive Biomasse proportional zur Körpergröße (BRANQUART 1999). Aufgrund dieser isometrischen Beziehung ist es legitim, zum Vergleich der Arten die Eiproduktion auf die Frischmasse des Weibchens zu beziehen.

Die tägliche Eiproduktion ist innerhalb der Gattungen ähnlich hoch, bei den beiden *Platycheirus*-Arten ist sie ca. halb so groß wie bei den *Melanostoma*-Arten. Die gesamte Eiproduktion ist bei *P. clypeatus* am kleinsten und bei *M. scalare* am höchsten (fast doppelt so hoch). *P. fulviventris* besitzt eine etwas höhere Gesamt-Eiproduktion als *P. clypeatus* und *M. mellinum* liegt deutlich unter *M. scalare*.

Tab. 5-15 Reproduktive Kennwerte der vier untersuchten Schwebfliegenarten. – **Gelege Volumen:** Eivolumen x Gelegegröße, **Ei-Produktion pro Tag:** Abgelegte Eier pro Tag x Eivolumen / Biomasse des Weibchens, **Ei-Produktion total:** Gesamtzahl der während der Lebensdauer abgelegten Eier x Eivolumen / Biomasse des Weibchens.

Art	Gelege Volumen (mm ³)	Ei-Produktion pro Tag (mm ³ /d x mg)	Ei-Produktion total (mm ³ /mg)
<i>M. mellinum</i>	0,244	0,44	1,01
<i>P. clypeatus</i>	0,298	0,24	0,74
<i>M. scalare</i>	0,250	0,55	1,36
<i>P. fulviventris</i>	0,513	0,25	0,82

5.1.12 Gesamtübersicht über alle Parameter

Um einen Überblick über die Gesamtstrategie der Arten zu bekommen und die Parameter in einem Diagramm zusammenfassen zu können, wurde eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt. In die Auswertung gingen ausser den in den vorangegangenen Kapiteln vorgestellten Parametern noch die Anzahl der in der Literatur genannten Beutearten sowie deren mittlere Verteidigungsfähigkeit ein (der sogenannte Verteidigungsindex, siehe Kap. 4.4).

Die erste Faktorenachse der PCA erklärt 59,3% der Gesamtvarianz, zusammen mit der zweiten Achse (17,2%) sind es 76% Erklärungsanteil. Von den vier Faktorenachsen wurden daher zwei für die grafische Darstellung beibehalten. Abbildung 5-18 zeigt das Korrelationsdiagramm und die Eigenwerte.

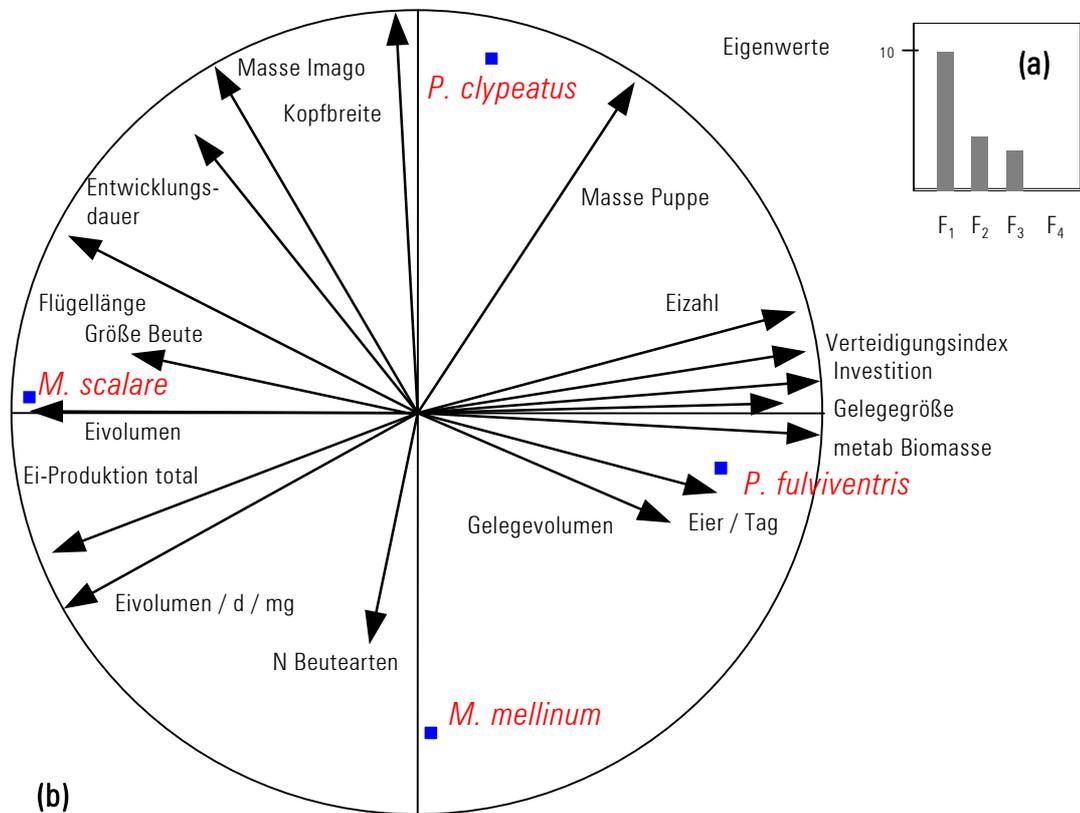


Abb. 5-18 Hauptkomponentenanalyse (PCA) aller biologischen Parameter der vier untersuchten Arten. (a): Eigenwerte der vier Faktorenachsen, (b): Korrelationsdiagramm (Faktorenachsen F₁ und F₂), über das der F₁ x F₂-Plot der Positionen der vier Arten gelegt wurde. Pfeile, die in die Richtung einer Art zeigen, geben an, dass dieser biologische Parameter bei dieser Art einen hohen Wert („Erklärungsanteil“) besitzt. **N Beutearten** - Anzahl der Beutearten, **Eivolumen / d / mg** - Abgelegte Eier x Eivolumen / Biomasse des Weibchens, **Eier / Tag** - Ei-Produktion pro Tag, **weitere Parameter** siehe Kap. 5.1.11 bzw. Kap. 5.

Der Spezialist *P. fulviventris* ist gekennzeichnet durch hohe Gelegegröße, hohe Eizahl, hohes Eivolumen pro Gelege und kleine Eier. Weiterhin investiert die Art relativ viel Biomasse in das Puparium und seine bevorzugte Blattlausbeute besitzt im Durchschnitt mehr Verteidigungsstrategien (z.B. Wachsausscheidungen oder Toxine) gegen Fressfeinde.

M. scalare besitzt mit Abstand die größten Eier unter den vier Arten, damit negativ korreliert ist die Gelegegröße und die tägliche Eiproduktion. Bei dieser Art ist die reproduktive Effektivität, d.h. die gesamte Eiproduktion am höchsten. Weiterhin hat *M. scalare* die längsten Flügel.

P. clypeatus ist die Größte der vier Arten, damit ist auch eine hohe Biomasse als Puppe und als Imago sowie eine etwas längere Entwicklungsdauer verbunden.

M. mellinum ist als Generalist offensichtlich durch keine extremen Ausprägungen der biologischen Eigenschaften gekennzeichnet, sondern scheint bei den meisten Eigenschaften eine intermediäre Stellung einzunehmen. Die Polyphagie äußert sich in der hohen Anzahl der festgestellten Beutearten.

5.2 Freiland

5.2.1 Phänologie

Die Abbildung 5-19 gibt die Phänologie der vier untersuchten Arten im Untersuchungsjahr 1998 wieder. Hierzu wurden die Abundanzen der beiden ganzjährig untersuchten Probeflächen im UG 2 und UG 3 gepoolt. Die Leerungsintervalle betragen jeweils ca. zwei Wochen. Insgesamt ist bei der hier gewählten zeitlichen Auflösung der Malaisefallenfänge keine klare Differenzierung der Phänologie der untersuchten Arten möglich.

Bei keiner der untersuchten Arten ist Proterandrie oder Proterogynie festzustellen. Männchen und Weibchen aller Arten treten zur gleichen Zeit auf und haben auch innerhalb der gleichen 14 Tage ihr Abundanzmaximum. Reife Weibchen (solche mit reifen Eiern im Hinterleib) fliegen fast zeitgleich mit Männchen und Weibchen ohne reife Eier. Lediglich bei *Melanostoma scalare* sind sie später in den Fallen zu finden, die geringe Anzahl an gefangenen Tieren macht jedoch eine genaue Aussage schwierig.

Alle Arten besitzen im Untersuchungsgebiet mindestens zwei Generationen. Die Frühjahrsgeneration im Mai/Juni tritt nur sehr schwach in Erscheinung, die Sommergeneration im Juli/August ist sehr individuenstark. Bei *Platycheirus fulviventris* und den beiden *Melanostoma*-Arten gibt es vermutlich noch eine individuenchwache partielle dritte Generation.

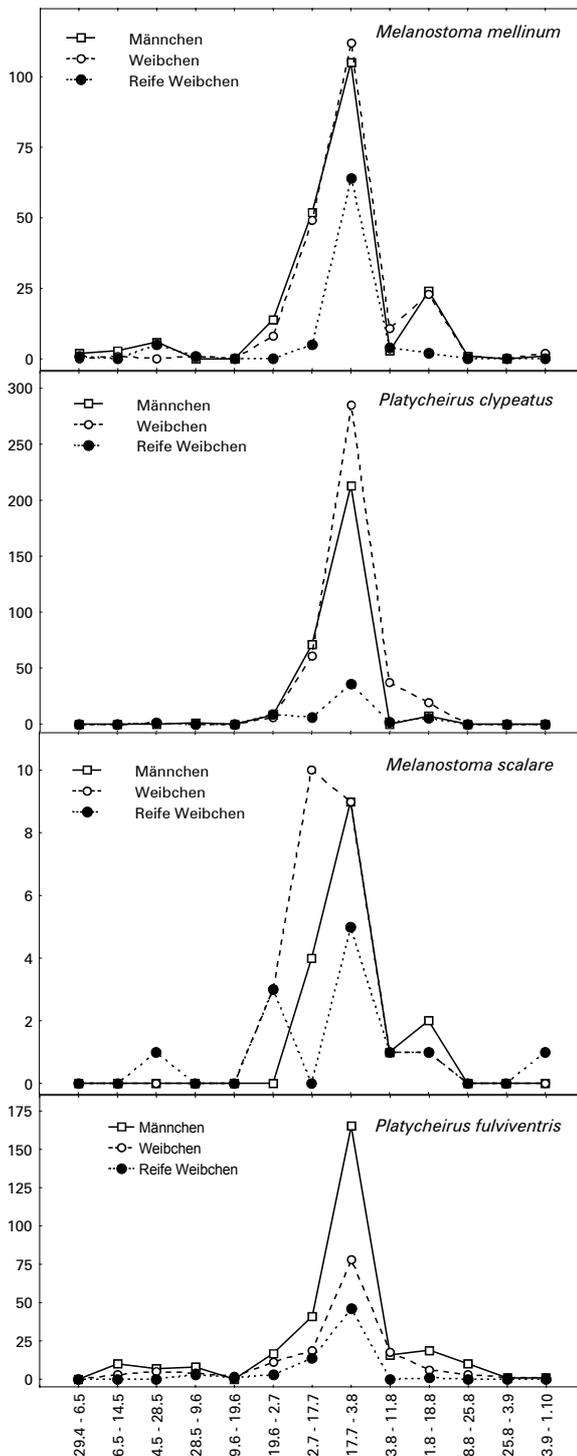


Abb. 5-19 Phänologie der untersuchten Arten im Jahre 1998 an der Mittleren Elbe, Sachsen-Anhalt (UG 2 und UG 3).

6 Diskussion

6.1 Reproduktive Strategien

Die Größe der Nachkommen (hier die Eigröße) ist ein besonders interessanter bionomischer Parameter, da er von der Mutter bestimmt wird, aber Fitness-Konsequenzen für den Nachwuchs und die Mutter hat. Daher unterliegt dieser Parameter in beiden beteiligten Generationen der Selektion (FOX & CZESAK 2000).

Für die Eigröße bzw. Eimasse liegen in der Literatur nur für drei der vier Arten Daten vor (CHANDLER 1968a, KUZNETZOV 1988, BRANQUART 1999). Die aus den Daten der ersten beiden Autoren berechneten Volumina weichen zwar von denen in dieser Untersuchung ermittelten bei *P. clypeatus* und *M. mellinum* nach oben ab, jedoch bleibt der Trend der gleiche: alle drei Autoren stellen fest, dass *M. scalare* die mit Abstand größten Eier produziert.

Die in der Gesamtlebensdauer abgelegte Eizahl (auch als Legeleistung bezeichnet) war für die hier untersuchten Arten bislang nicht bekannt. Die Legeleistung betrug in den hier durchgeführten Experimenten im Mittel 43 Eier (*M. scalare*) bis 90 Eier (*P. clypeatus*). Die nah verwandte *Platycheirus perpallidus* erreichte im Labor mit etwa 100 Eiern eine sehr ähnliche Legeleistung wie *P. clypeatus* (METCALF 1916). Andere räuberisch lebende Schwebfliegenarten besitzen Legeleistungen von 25 bis 50 Eiern (*Paragus „tibialis“*, METCALF 1913), 60 bis 200 Eiern (*Sphaerophoria scripta*, *Syrphus ribesii*, SUNDBY 1966, YAKHONTOV 1966b), 150 bis 200 Eiern (*Heringia vitripennis*, EVENHUIS 1958), 250 bis 500 Eiern (*Eupeodes corollae*, *Xanthandrus comtus*, BARLOW 1961, WILKENING 1961, STÜRKEN 1964, YAKHONTOV 1966b, LYON 1968, BENESTAD 1970) und polyphage Migranten bis zu 500 bis 4.500 Eier (*Episyrphus balteatus*, *Scaeva selenitica*, SCHNEIDER 1948, KAN 1988a, BRANQUART & HEMPTINNE 2000a). Die untersuchten Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* zeigen also innerhalb der Familie Syrphidae eine vergleichsweise geringe Legeleistung.

Einige Arten der Gattungen *Platycheirus* und *Melanostoma* sind die einzigen Syrphiden der räuberischen Unterfamilie Syrphinae, die ihre Eier regelmäßig in Gruppen ablegen (Tab. 6-2, DAVIDSON 1922, HEISS 1938, PARMENTER 1953, DIXON 1959, CHANDLER 1966, GOELDLIN DE TIEFENAU 1974). Gelegentlich legen auch *Episyrphus balteatus* und *Syrphus ribesii* ihre Eier in Gruppen ab, häufiger erfolgt die Eiablege allerdings einzeln (CHANDLER 1968a). Die Studien von CHANDLER (1968b) und ROTHERAY & DOBSON (1987) sind bisher die einzigen quantitativen Untersuchungen zur Größe der Eigelege bei räuberischen Syrphiden. Es liegen aus diesen Untersuchungen zu allen vier untersuchten Arten Daten vor. Die Gelegegrößen von allen Arten sind in den hier durchgeführten Untersuchungen durchweg größer als in den Experimenten bei CHANDLER (1968b) und ROTHERAY & DOBSON (1987). Bei *P. fulviventris* stellten ROTHERAY & DOBSON (1987) eine durchschnittliche Gelegegröße von 3,9 bis 8,1 Eiern fest, während sie in den Experimenten dieser Untersuchung 13,5 Eier (Median 12) betrug. ROTHERAY & DOBSON (1987) konnten nachweisen, dass die Größe der Blattlauskolonie, in deren Nähe abgelegt wurde, die Gelegegröße beeinflusste (Abb. 2-11, S. 29). An große Kolonien wurden auch große Ge-

lege abgelegt. Zum Zeitpunkt der Eiablage waren in den hier durchgeführten Experimenten allerdings keine Aphiden vorhanden, so dass die höheren Gelegegrößen eine andere Ursache haben müssen.

CHANDLER (1968b) stellte bei *M. mellinum*, *P. clypeatus* und *M. scalare* eine Abhängigkeit der Eiablage vom Eiablagesubstrat bzw. der Eiablagepflanze fest. Auch bei den phytophagen Coccinellidae wurde eine Abhängigkeit der Gelegegröße vom Eiablagesubstrat beobachtet (RICHARDS & FILEWOOD 1988). Daher kann es sein, dass die von den Weibchen in meinen Experimenten zur Eiablage genutzte Oberfläche der Zuchtbehälter die Gelegegröße beeinflusst hat. Da die Behälter relativ klein waren, ist es auch denkbar, dass dadurch für manche Weibchen eine „Überbelegung“ zu einer Erhöhung der Gelegegröße geführt hat. Allerdings war selbst bei Weibchen mit sehr hoher Eiablageaktivität immer nur ein Bruchteil der Oberfläche der Zuchtbehälter mit Eiern belegt. Insgesamt ist bei allen untersuchten Arten die Gelegegröße ein äußerst plastischer Parameter, der phänotypisch wahrscheinlich von mehreren äußeren Faktoren beeinflusst wird (vgl. Kap. 6.1.2). Obwohl die Einzelwerte der Gelegegröße wie bei der Eigröße von den in der Literatur angegebenen Mittelwerten abweichen, sind auch beim Parameter Gelegegröße die von mir festgestellten Verhältnisse der Arten untereinander ähnlich wie in den Studien von CHANDLER (1968b) und ROTHERAY & DOBSON (1987) angegeben: *P. fulviventris* besitzt die größten Eigelege, es folgen *P. clypeatus* und *M. mellinum* mit sehr ähnlicher Gelegegröße und *M. scalare* hat die kleinsten Gelege und legt als einzige der vier Arten oft auch einzelne Eier ab.

6.1.1 Trade-offs

Die zentralen reproduktiven Faktoren sind Eigröße, Eizahl und Gelegegröße (Abb. 1-2). Die reproduktiven Ressourcen eines Weibchens sind immer begrenzt. Daher sind Eigröße und Eizahl negativ korreliert (Trade-off), weil bei größeren Reproduktionseinheiten (Eiern) weniger dieser Einheiten vom Weibchen produziert werden können. Eine erhöhte Eizahl, die ein Weibchen zur Verfügung hat, wird positiv auf die ablegbare Gelegegröße wirken, da bei wenigen zur Verfügung stehenden Eiern nur kleine Gelege abgelegt werden können. Gleichzeitig sind deshalb Eigröße und Gelegegröße negativ korreliert. Durch die Ablage einer großen Anzahl von Eiern an vielen Eiablageorten kann ein Weibchen eine hohe räumliche Streuung des Risikos erreichen, was sich positiv auf die Fitness der Mutter auswirken kann (HOPPER 1999). Die Eigröße ist positiv mit der Fitness der Erstlarven korreliert, da große Erstlarven eine höhere Überlebenschance haben. Sie besitzen größere Reserven bei Austrocknung und Hunger, können größere Beute fangen usw (Abb. 1-2, Kap. 1.1).

In Tabelle 6-1 sind für die untersuchten vier Arten charakteristische reproduktive Kennwerte aufgeführt. Für die vier Parameter Eigröße, Eivolumen, Gelegegröße und Gelegevolumen zeigen die beiden Generalisten (*M. mellinum* und *P. clypeatus*) ein gleiches Ausprägungsmuster. Wie in Kapitel 1.1 vorausgesagt, besitzen sie kleine Eier, mittlere Gelegegröße und ein kleines Gelegevolumen. Daraus resultiert eine hohe räumliche Streuung des Risikos, da pro Eiablagepunkt nur wenig reproduktive Biomasse abgelegt wird.

BRANQUART (1999) ist der erste Autor, der explizit getestet hat, ob die Produktion von größeren Eiern bei aphidophagen Schwebfliegen die Hungerfähigkeit der Erstlarven und die Fähigkeit, Beute zu fangen, erhöht. Durch einen Vergleich von zwei nah verwandten Schwebfliegenarten (*Episyrphus balteatus*, *Meliscaeva cinctella*) konnte er diese Hypothesen bestätigen. Daher ist bei den in dieser Untersuchung betrachteten Generalisten (*M. mellinum*, *P. clypeatus*) der Selektionsdruck in Richtung geringe Eigröße offensichtlich so groß, dass der Vorteil der hohen räumlichen Risikostreuung den Nachteil der niedrigeren Beutefangeffizienz, Hungerfähigkeit und Verteidigungsfähigkeit ausgleicht. Nach unten ist die Eigröße durch physiologische Grenzen und durch eine minimale Größe zum Beutefang limitiert (STEWART et al. 1991a). Die Größe der potenziell geeigneten Beute sollte für Larven, die aus kleinen Eiern schlüpfen, geringer sein (HAGVAR 1974, ROTHERAY 1983). Die aus den bekannten Beutearten der untersuchten Arten ermittelten durchschnittlichen Beutegrößen sind allerdings für die beiden Generalisten und *M. scalare* erstaunlich ähnlich (2,60 bzw. 2,61 mm), lediglich der Spezialist *P. fulviventris* hat eine abweichende, allerdings entgegen der Voraussage niedrigere durchschnittliche Beutegröße (2,29 mm, Kap. 2.3).

Tab. 6-1 Reproduktive Kennwerte der vier untersuchten Schwebfliegenarten. – **Eigröße**: hier Eivolumen, **Eizahl**: Gesamtzahl der während der Zucht abgelegten Eier, **Gelegevolumen**: Eivolumen x Gelegegröße, **Ei-Prod. pro Tag**: Abgelegte Eier pro Tag x Eivolumen / Biomasse des Weibchens, **Ei-Prod. total**: Gesamtzahl der während der Lebensdauer abgelegten Eier x Eivolumen / Biomasse des Weibchens, **Gen.:** Generalist, **Spez.:** Spezialist. Daten in Kap. 5.1.11. Erläuterung zur Eiablagestrategie im Text.

		Eigröße	Eizahl	Gelegegröße	Gelegevolumen	Ei-Prod. pro Tag	Ei-Prod. total
Gen. ↓ Spez.	<i>M. mellinum</i>	klein	mittel	mittel	klein	groß	mittel
	<i>P. clypeatus</i>	klein	mittel	mittel	klein	klein	klein
	<i>M. scalare</i>	groß	klein	klein	klein	groß	groß
	<i>P. fulviventris</i>	klein	mittel	groß	groß	klein	klein

Inwieweit die ähnlichen durchschnittlichen Beutegrößen aus dem unzureichend bekannten Beutespektrum resultieren oder real vorhandene Trends repräsentieren, kann nicht entschieden werden. Generell scheint es so zu sein, dass die Stechrüssellänge von Blattläusen eng mit der Gesamtkörpergröße korreliert ist (DIXON et al. 1995). Daher sind beispielsweise Arten, die auf Gräsern leben, kleiner als solche, die auf Bäumen saugen, da die Einstichtiefe geringer ist (DIXON 1998). Die niedrige durchschnittliche Beutegröße bei *P. fulviventris* ist wohl auch eine Folge davon, dass bei dieser Art lediglich drei Beutearten bekannt sind, die alle auf Gräsern leben und deswegen relativ kurze Rüssel und kleine Körpergrößen aufweisen. Die geringe (nachteilige) L₁-Größe wird also kompensiert durch die Möglichkeit des Weibchens, bei der Eiablage flexibler auf die Größe der zu belegenden Blattlauskolonie zu reagieren (ROTHERAY & DOBSON 1987).

Die ansonsten relativ ähnlichen Ausprägungsmuster bei den Generalisten unterscheiden sich deutlich in der Eiproduktion pro Tag, die bei *M. mellinum* vergleichsweise groß ist und bei *P. clypeatus* relativ klein. Diese Eiproduktion ist ein Maß für die Fekundität des Weibchens. Bei räuberischen Schwebfliegen (Syrphinae) ist die reproduktive Biomasse proportional zur Körpergröße und entspricht ca. 25% der Frischmasse des reifen Weibchens (BRANQUART 1999). Aufgrund dieser isometrischen Beziehung ist es legitim, zum Vergleich der Arten die Eiproduktion auf die Frischmasse des Weibchens zu beziehen.

Die auf die Biomasse des Weibchens bezogene Eiproduktion pro Tag ist unabhängig von der Spezialisierung bei den beiden *Melanostoma*-Arten hoch und bei den *Platycheirus*-Arten niedrig. Aufgrund der oben dargestellten Isometrie zwischen reproduktiver Biomasse und Körpergröße ist es unwahrscheinlich, dass der Unterschied in der Eiproduktion pro Tag zwischen den beiden Gattungen auf Unterschieden im Anteil der reproduktiven Biomasse beruht. Vielmehr liegt hier vermutlich ein phylogenetischer Effekt vor. Unabhängig von der Spezialisierung finden wir in der Gattung *Melanostoma* eine hohe Produktion, bei *Platycheirus* eine niedrige Eiproduktion pro Tag. Die Eiproduktion pro Tag ist abhängig von der Anzahl der Ovariolen und der Rate, mit der die Ovariolen Eier produzieren. Über interspezifische Unterschiede dieser Produktionsrate der einzelnen Ovariolen ist noch sehr wenig bekannt. BRANQUART (1999) gibt sie dennoch für die Syrphinae mit 1,2 Eier pro Tag pro Ovariole an. Im Gegensatz dazu deuten die hier durchgeführten Untersuchungen darauf hin, dass *Melanostoma* eine sehr viel höhere Produktionsrate pro Ovariole besitzt als *Platycheirus*, zumal die durchschnittlichen Ovariolenzahlen pro Weibchen bei den *Melanostoma*-Arten deutlich niedriger als bei *Platycheirus* zu sein scheinen (BOLET & DAHL JENSEN 1980, BRANQUART 1999, siehe Kapitel 2.3). BRANQUART (1999) weist darauf hin, dass es nicht die Beutespezialisierung per se ist, die zu einer Selektion in Richtung niedrige Fekundität und hohe Eigröße führt, sondern vielmehr ein Komplex aus den Eigenschaften der Beute und physiologischen Grenzwerten für die Eigröße. Baumbewohnende Aphiden z.B. sind generell größer, mobiler und wehrhafter als Aphiden auf Kräutern und Gräsern, so dass ein spezialisierter Blattlausfresser auf Bäumen größere Eier produzieren muss, um diese Nahrungsquelle adäquat zu nutzen.

Insgesamt nehmen die beiden Generalisten im Vergleich zu den Spezialisten im Hinblick auf die reproduktiven Kennwerte eine intermediäre Stellung ein. Dies ist auch im Ordinationsdiagramm der Hauptkomponentenanalyse aller Parameter (Kap. 5.1.12) abzulesen.

Die beiden Spezialisten unterscheiden sich sowohl von den Generalisten als auch untereinander deutlich in ihren reproduktiven Kennwerten. Von den vier untersuchten Arten besitzt *M. scalare* mit Abstand die größten Eier. Da die Gesamtressourcen für die Reproduktion limitiert sind (PIANKA 2000, Trade-off zwischen Größe und Anzahl der Eier) finden wir bei dieser Art auch die geringste Gesamtzahl abgelegter Eier (Tab. 2-10, S. 31). BRANQUART (1999) konnte bei dieser Art ebenfalls einen starken Trade-off zwischen der Eigröße und der Ovariolenzahl feststellen. Die Ovariolenzahl ist stark mit der maximalen Fekundität korreliert und limitiert dadurch sowohl die Gesamtzahl abgelegter Eier als auch die Gelegegröße (BRANQUART & HEMPTINNE 2000a). Entsprechend ist bei *M. scalare* auch die Gelegegröße klein (Trade-off zwischen Gelegegröße und Größe der Eier). Allerdings ist das Gelege-

volumen bei *M. scalare* gleich dem der beiden Generalisten und wesentlich kleiner als bei dem zweiten untersuchten Spezialisten *P. fulviventris*.

Im Gegensatz zu *M. scalare* hat der zweite untersuchte Spezialist (*P. fulviventris*) kleine Eier und eine sehr hohe mittlere Gelegegröße und das größte Gelevolumen der untersuchten Arten. Die Variabilität der Gelegegröße ist allerdings ebenfalls hoch, es wurden Gelege von 2 bis 52 Eiern beobachtet (Kap. 5.1.5).

Die in Kapitel 1.1 aufgestellten Hypothesen haben sich bei der Untersuchung der vier Arten nur im Hinblick auf *P. fulviventris* bestätigt, die beiden Generalisten konzentrieren weniger reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt als dieser Spezialist. *M. scalare* hingegen weicht von diesem allgemeinen Schema ab. Sie hat eine andere Strategie, die Art legt ähnlich viel Biomasse als Ei ab wie die beiden Generalisten, jedoch sind die Eier viel größer und dementsprechend die Gelegegröße kleiner, oft legt die Art die Eier einzeln ab. Die adaptive Signifikanz dieser beiden scheinbar gegenläufigen Strategien der beiden Spezialisten wird im nächsten Kapitel besprochen.

6.1.2 Gelegegröße und der adaptive Wert des Kannibalismus

Die Ablage von Eiern in Gruppen ist bei sehr vielen Tierarten verwirklicht. Die Zusammenhänge zwischen Gelegegröße und anderen Parametern (z.B. der Trade-off zwischen Gelegegröße und Eigröße) wurden in zahlreichen mathematischen und theoretischen Modellen abgebildet (TAYLOR 1979, PARKER & BEGON 1986, IVES 1989, GODFRAY & PARKER 1991, WILSON & LESSELS 1994, ROSENHEIM 1999).

Bei aphidophagen Insekten ist die Eiablage in Gruppen ebenfalls die Regel. Während die meisten Coccinellidae ihre Eier in Gruppen ablegen (DIXON 2000), ist dieses Phänomen bei Schwebfliegen weitgehend auf einige wenige Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* beschränkt (METCALF 1916, 1917, DAVIDSON 1922, PARMENTER 1953, CHANDLER 1966, 1968a,b, GOELDIN DE TIEFENAU 1974, ROTHERAY & DOBSON 1987). Alle anderen aphidophagen Schwebfliegen mit Ausnahme der an Wurzelläusen ablegenden *Pipizella viduata* legen ihre Eier im Regelfall einzeln ab (CHANDLER 1968a, SADEGHI & GILBERT 2000a). Weiterhin scheinen alle *Microdon*-Arten ihre Eier in Gruppen abzulegen (Tab. 6-2). Sie leben ebenfalls räuberisch, fressen allerdings Eier, Larven und Puppen ihrer Wirtsameisen (VAN PELT & VAN PELT 1972, DUFFIELD 1981, AKRE et al. 1988, GARNETT et al. 1990, BARR 1995). Tabelle 6-2 fasst die Angaben in der Literatur zur Größe der Eigelege zusammen. Erstaunlich ist, wie wenig bisher bei Schwebfliegen über diese Eiablagestrategie bekannt ist und wie selten sie in Publikationen zu Überlebensstrategien bei räuberischen Schwebfliegen berücksichtigt wird.

Die intraspezifische Plastizität der Gelegegröße verdient ebenfalls besonderes Augenmerk. Diese Studie ist die erste, in der diese individuelle Variabilität bei räuberischen Schwebfliegen untersucht wird. Die Generalisten unter den Schwebfliegen sollten eine hohe Variabilität der Gelegegröße aufweisen, da sie auf das stark schwankende und unvorhersagbare Aphidenangebot flexibel reagieren müssen. Bei der Eiablage an Pflanzen ohne Aphidenvorkommen sollte die abgelegte Eigruppe aber

dennoch groß genug sein, um Kannibalismus unter den zuerst schlüpfenden Larven zu ermöglichen (s.u.).

Als Maß für die Variabilität der Gelegegröße wird hier der Variationskoeffizient herangezogen, der einen Vergleich der Standardabweichungen unabhängig vom Mittelwert ermöglicht. Tabelle 6-3 gibt den Variationskoeffizienten der Gelegegröße für die vier untersuchten Arten an.

Tab. 6-2 Größe der Eigelege bei räuberischen Syrphidae.

Art	Gelegegröße	Quelle
<i>Baccha elongata</i>	1 (manchmal mehrere)	CHANDLER 1968a, MORLEY 1910
<i>Betasyrphus serarius</i>	1 (in 1 Fall 3 Eier)	KAN 1988b
<i>Episyrphus balteatus</i>	nicht immer 1	CHANDLER 1968a
<i>Episyrphus balteatus</i>	1 – 3 (in 8 bis 25% der Fälle \geq 2 Eier)	KAN 1988a, KAN 1989, KAN & SASAKAWA 1986
<i>Eupeodes frequens</i>	1 (in 17% der Fälle 2 – 3 Eier)	KAN 1988b
<i>Eupeodes luniger</i>	mehrere (durch Zuchtbedingungen induziert?)	SCHNEIDER 1948
<i>Melanostoma mellinum</i>	\bar{x} 2,0 – 3,6	CHANDLER 1968b
<i>Melanostoma mellinum</i>	2 – 8 (\bar{x} 4 - 5)	METCALF 1916
<i>Melanostoma mellinum</i>	1 – 20 (\bar{x} 4,7; Median 4)	diese Untersuchung
<i>Melanostoma scalare</i>	mehrere	GOEDLIN DE TIEFENAU 1974
<i>Melanostoma scalare</i>	\bar{x} 1,3 – 1,7	CHANDLER 1968b
<i>Melanostoma scalare</i>	1 – 17 (\bar{x} 2,0; Median 1)	diese Untersuchung
<i>Microdon cothurnatus</i>	1 – 18 (i.d.R. 2 – 6)	AKRE et al. 1973
<i>Microdon fuscipennis</i>	4 - 5	DUFFIELD 1981
<i>Microdon mutabilis</i>	mehrere	GORMAN 1996
<i>Microdon piperi</i>	3 – 7	AKRE et al. 1988
<i>Microdon sp. (nalis ?)</i>	5 – 18	ANDRIES 1912
<i>Pipizella viduata</i>	2 – 4	HEEGER 1858
<i>Platycheirus albimanus</i>	mehrere	GOEDLIN DE TIEFENAU 1974
<i>Platycheirus clypeatus</i>	\bar{x} 1,9 - 4,0	CHANDLER 1968b
<i>Platycheirus clypeatus</i>	1 – 36 (\bar{x} 6,4; Median 5)	diese Untersuchung
<i>Platycheirus fulviventris</i>	3,9 – 8,1	ROTHERAY & DOBSON 1987
<i>Platycheirus fulviventris</i>	2 – 52 (\bar{x} 13,5; Median 12)	diese Untersuchung
<i>Platycheirus manicatus</i>	mehrere	GOEDLIN DE TIEFENAU 1974
<i>Platycheirus parvatus</i>	mehrere	GOEDLIN DE TIEFENAU 1974, eigene Beobachtungen
<i>Platycheirus perpallidus</i>	2 – 6	METCALF 1917
<i>Platycheirus peltatus</i>	in kleinen Gruppen	CHANDLER 1968a, GOEDLIN DE TIEFENAU 1974
<i>Platycheirus peltatus</i>	1 - 4	LYON 1965
<i>Platycheirus podagratus</i>	mehrere	GOEDLIN DE TIEFENAU 1974
<i>Platycheirus scutatus</i>	mehrere	GOEDLIN DE TIEFENAU 1974
<i>Sphaerophoria scripta</i>	1 (nicht immer einzeln)	LYON 1965
<i>Syrphus ribesii</i>	1 (manchmal 2 - 4)	CHANDLER 1968a
<i>Syrphus vitripennis</i>	1 – 5 (48% der Fälle \geq 2 Eier)	KAN 1988b

Fortsetzung Tab. 6-2 Größe der Eigelege bei räuberischen Syrphidae.

Arten mit einzeln abgelegten Eiern (CHANDLER 1968a, KURIR 1963, EVENHUIS 1958): *Chrysotoxum cautum*, *Dasysyrphus „lunulatus“*, *Epistrophe eligans*, *E. nitidicollis*, *Eupeodes corollae*, *E. latifasciatus*, *E. luniger*, *Fagisyrphus cinctus*, *Heringia heringi*, *H. vitripennis*, *Ischyrosyrphus glaucius*, *Leucozona lucorum*, *Melangyna lasiophthalma*, *Meligramma triangulifera*, *Meliscaeva auricollis*, *M. cinctella*, *Parasyrphus punctulatus*, *Pipiza noctiluca*, *Platycheirus granditarsus*, *P. manicatus*, *P. scutatus*, *Scaeva pyrastris*, *Sphaerophoria „menthastri“*, *Xanthogramma pedissequum*.

Tab. 6-3 Individuelle Variabilität der Gelegegröße bei räuberischen Schwebfliegen der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus*, ausgedrückt als Variationskoeffizient (Standardabweichung / Mittelwert).

	Variationskoeffizient
<i>Melanostoma mellinum</i>	48%
<i>Platycheirus clypeatus</i>	67%
<i>Melanostoma scalare</i>	77%
<i>Platycheirus fulviventris</i>	48%

Im Vergleich zu den anderen untersuchten Parametern ist die Variabilität mit durchschnittlich 48% bis 77% Abweichung vom Mittelwert sehr hoch. Bei biometrischen Parametern wie z.B. der Kopfbreite erreicht der Variationskoeffizient nur 5% bis 9%. Man kann keinen generellen Trend der Variabilität in Bezug auf die Spezialisierung der untersuchten Arten erkennen.

ROTHERAY & DOBSON (1987) weisen darauf hin, dass die Ablage einzelner Eier durch viele räuberische Schwebfliegen eine Ausnahme unter den aphidophagen Insekten darstellt. Durch ihre hohe Mobilität und durch ihre oft geringe Beutespezifität können die meisten Schwebfliegen viele Eiablagestellen mit jeweils wenigen Eiern belegen (hohe Risikostreuung). In der Tat scheint bei den vier untersuchten Arten ein Trend zu zunehmender Gelegegröße bei zunehmender Beutespezialisierung vorzuliegen. Einzige Ausnahme ist *M. scalare* mit einzeln bzw. in kleinen Gruppen abgelegten Eiern. Betrachtet man allerdings andere z.T. hochspezialisierte Arten innerhalb der Syrphidae, so lässt sich dieser Trend nicht bestätigen. Die hochspezialisierten Räuber von gallbildenden und baumbewohnenden Pflanzenläusen wie z.B. die *Dasysyrphus*- oder *Heringia*-Arten legen alle einzelne Eier ab (CHANDLER 1968a). *Fagisyrphus cinctus* wird von ROTHERAY & DOBSON (1987) aufgrund seines sehr engen Beutespektrums als ein mögliches Beispiel für eine hohe Gelegegröße und damit ein Beleg für die These der steigenden Gelegegröße bei steigender Spezialisierung angegeben. Im Gegensatz dazu wurde aber schon von CHANDLER (1968a) nachgewiesen, dass auch diese Art ihre Eier einzeln ablegt. Somit spricht einiges dagegen, dass es sich um einen generellen Trend handelt.

Möglicherweise wirkt sich bei einigen Arten auch ein phylogenetischer Effekt aus. Die Eiablage in Gruppen kommt nur bei den ursprünglichen Gruppen der Syrphidae vor (vgl. Tab. 6-2). Die beteiligten

Gattungen (*Melanostoma*, *Platycheirus*, *Pipizella*, *Microdon*) sind sowohl in der aus morphologischen Merkmalen der Larven und Adulten und molekularen Merkmalen abgeleiteten Phylogenie von STÅHLIS et al. (i.Dr.) als auch in dem ausschließlich auf larvalmorphologischen Merkmalen basierenden Stammbaum von ROTHERAY & GILBERT (1989) an der Basis angesiedelt. Die Ablage von einzelnen Eiern bei aphidophagen Syrphiden scheint demnach ein abgeleitetes Merkmal zu sein.

Bei den Coccinellidae gibt es ebenfalls einzeln ablegende Arten sowie Arten, die ihre Eier in Gruppen ablegen. Hier wurde der Sinn der letzteren Strategie in einer Art Verteidigungsstrategie gegenüber Eiräubern gesehen. Die Abschreckung geschieht dabei über in den Eiern enthaltene Alkaloide. Räuber würden aufgrund der höheren Konzentration der Alkaloide durch Eigruppen stärker abgeschreckt als durch einzelne Eier (AGARWALA & DIXON 1993). Einzeln ablegende Arten sollten demnach Eier ablegen, die höhere Alkaloidkonzentrationen aufweisen (vgl. jedoch DIXON 2000). Ein Vergleich der Konzentration von Alkaloiden in Eiern einzeln ablegender und in Gruppen ablegender Coccinelliden fehlt allerdings bislang. Wenn das Ablegen von Eiern in Gelegen wirklich eine Strategie zur Abschreckung von Eiprädatoren ist, dann sollte die individuelle Variabilität der Gelegegröße unabhängig von der Nahrungsspezialisierung der jeweiligen Art sein. Darauf deuten die Variationskoeffizienten der Gelegegröße bei den vier untersuchten Arten hin (Tab. 6-3).

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit besteht in der Möglichkeit, dass Eigelege eine Art „soziale Nahrungsaufnahme“ ermöglichen. Frisch geschlüpfte Aphidophage sind sehr anfällig und müssen sofort nach dem Schlupf ihre erste Nahrung finden (DIXON 1958, TAUBER et al. 1991, FOX & CZESAK 2000). Durch eine Orientierung der Erstlarven an den Alarmpheromonen von angegriffenen Blattläusen findet man oft mehrere Larven, die gemeinsam an einer Blattlaus saugen. Deshalb hält DIXON (2000) es für möglich, dass durch Ablage der Eier in Gruppen die Wahrscheinlichkeit erhöht wird, direkt nach dem Schlupf aus dem Ei Nahrung zu finden.

Über Inhaltsstoffe von Syrphideiern ist so gut wie nichts bekannt. Es ist aber durchaus denkbar, dass sie toxische Stoffe enthalten, da auch Coccinelliden sowohl zu eigener Alkaloidsynthese fähig sind als auch Inhaltsstoffe von Pflanzen über die Blattläuse aufnehmen und speichern können (WITTE et al. 1990, DIXON 2000). Für Schwebfliegen ist zu einer chemotaxischen Orientierung der Erstlarven an Alarmpheromonen keine Literatur verfügbar. Dass adulte Schwebfliegen über sehr differenzierte olfaktorische Sinne verfügen, ist allerdings aus zahlreichen Eiablagestudien zu Blattlauskaïromonen (z.B. DIXON 1959, PESCHKEN 1963/64, SHONOUDA 1996) bekannt.

Eine weitere Erklärung für die Eiablage in Gruppen besteht in der Nutzung von Eiern als Nahrungsquelle für Larven, falls die Nahrungsquellen zurückgehen. Wenn Blattläuse in der Nähe einer Eiablage selten sind oder sehr schnell zurückgehen, können die zuerst schlüpfenden Erstlarven auf Kannibalismus ausweichen und ihre „Geschwister“ als Nahrung zu sich nehmen (BANKS 1956, CHANDLER 1966). Daher können es sich sowohl die *Platycheirus*- als auch die *Melanostoma*-Arten leisten, an nicht mit Blattläusen befallenen Pflanzen oder in einiger Entfernung von Blattlauskolonien Eier abzugeben (CHANDLER 1968b,d). Manche Arten setzen jedoch gerade in individuenstarken Blattlauskolonien die größten Eigelege ab (*P. fulviventris*, ROTHERAY & DOBSON 1987). Daher überwiegt offensichtlich

bei dieser Art die Reaktion des Weibchens auf die Größe der Blattlauskolonie gegenüber der Nutzung von arteilgenen Eiern als Nahrungsquelle.

Es gibt einige Hinweise dafür, dass bei den in Gruppen ablegenden Schwebfliegen Eikannibalismus eine größere Rolle spielt, als die wenigen Beobachtungen es glauben machen. Bisher wurden Beobachtungen von Eikannibalismus nur bei *Platycheirus*, *Pseudodoros* und *Episyrphus balteatus* publiziert (CHANDLER 1969, BRANQUART et al. 1997, BELLUURE & MICHAUD 2001). CHANDLER weist jedoch schon 1966 während eines Symposiums darauf hin (KENNEDY 1966), dass dieses Phänomen keineswegs nur bei den *Platycheirus*-Arten vorkommt, sondern es dort nur häufiger zu beobachten ist, weil die Eier auch ohne Aphiden abgelegt werden. Im Rahmen der vorliegenden Studie konnte Eikannibalismus bei *Platycheirus clypeatus* beobachtet werden (Kap. 5.1).

Offensichtlich gibt es mindestens zwei komplementäre reproduktive Strategien bei den hier untersuchten Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* (Tab. 6-4). Die erste Strategie („Ein-Ei-Spezialist“) wird repräsentiert durch die Art *Melanostoma scalare*. Sie besitzt große Eier und geringe Gelegegröße. Eikannibalismus kommt bei dieser Art aufgrund der geringen Gelegegröße wahrscheinlich nicht oder nur sehr selten vor. Stellvertretend für die zweite Strategie („Viele-Eier-Spezialist“) steht *Platycheirus fulviventris*. Diese Art hat sehr kleine Eier und eine hohe Gelegegröße. Eikannibalismus ist bei dieser Art durchaus denkbar, wurde aber noch nicht beobachtet. Die Eiablage erfolgt bei dieser stark spezialisierten Art jedoch nur dort, wo auch Nahrungsressourcen verfügbar sind, so dass es unwahrscheinlich ist, dass Eikannibalismus hier auftritt.

Tab. 6-4 Reproduktive Strategien bei räuberischen Schwebfliegen der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* mit charakteristischen reproduktiven Kennwerten. **VarK** - Variationskoeffizient (s / μ), **L₁** - Erstlarve, **Flexibilität** - Fähigkeit, das Reproduktionsrisiko zu streuen. Erläuterung im Text.

	Ein-Ei-Spezialist <i>Melanostoma scalare</i>	Intermediärer Generalist <i>Platycheirus clypeatus</i>	Viele-Eier-Spezialist <i>Platycheirus fulviventris</i>	
Eivolumen (mm ³)	0,123	0,047	0,038	
Gelegegröße (Median und VarK)	1 77%	5 67%	12 48%	
Kannibalismus	nein (?)	ja	nein (?)	
Gelegevolumen (mm ³ /mg)	0,064	0,052	0,125	
Eiproduktion total (mm ³ /mg)	1,36	0,74	0,82	
L ₁ -Größe	hoch	mittel	niedrig	
Flexibilität	niedrig	→		hoch
Vorhersagbarkeit der Nahrung	besser	schlechter	besser	

Bei dieser Art ist das Gelegevolumen bezogen auf die Masse der Weibchen hoch. Die gesamte Eiproduktion, also die Fekundität der Weibchen ist allerdings bei Vertretern der ersten Strategie höher. Die Vertreter beider Strategien sind Nahrungsspezialisten. Die bezüglich der beiden dargestellten Strategietypen intermediäre Art *Platycheirus clypeatus* ist hingegen ein Generalist. Auch der Generalist *Melanostoma mellinum* wäre als intermediärer Typ einzuordnen.

Evolutive Vorteile der ersten Strategie (Ein-Ei-Spezialist) liegen in den durch die großen Eier bedingten großen Erstlarven. Die Größe der Erstlarve spielt eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung von aphidophagen Insekten (vgl. Kap. 6.1.1 und Abb. 1-2). Größere Erstlarven sind durch Austrocknung und Hunger weniger gefährdet, haben eine höhere Verteidigungsfähigkeit, können größere Beute fangen und haben eine kürzere Entwicklungsdauer als kleinere Erstlarven (STEWART et al. 1991b, TAUBER et al. 1991, HODEK & HONEK 1996, BRANQUART 1999). Gleichzeitig ist bei den Ein-Ei-Spezialisten die Biomasse eines Geleges sehr stark festgelegt, das Weibchen kann nicht flexibel auf die Bedingungen am Eiablageort reagieren und die Gelegegröße entsprechend diesen Bedingungen variieren. Die hohe L_1 -Größe wird also durch geringere Flexibilität bei der Eiablage erkauft. Es ist daher anzunehmen, dass ihre Nahrung (ihre Beute) sehr viel besser vorherzusagen ist.

Bei den Viele-Eier-Spezialisten sind die L_1 -Larven sehr viel kleiner und gefährdeter als bei den Ein-Ei-Spezialisten. Bei der Eiablage in die unmittelbare Nähe einer individuenreichen Blattlauskolonie finden die Larven aber dennoch schnell genügend Blattläuse, um sich erfolgreich zu entwickeln. Sind die Blattlauskolonien klein oder gehen sehr schnell zurück, ist es möglich, dass bei großen Eigelegen die zuerst geschlüpften Larven die benachbarten noch nicht geschlüpften Eier fressen („Sibling cannibalism“). Die Überlebenswahrscheinlichkeit ist durch diese Erstversorgung wesentlich erhöht (BROWN 1972, KAWAI 1978, OSAWA 1989, AGARWALA 1991, TAUBER et al. 1991, AGARWALA & DIXON 1992, HEMPTINNE & DIXON 1997). Bei Coccinelliden ist das Phänomen des „Sibling cannibalism“ bei den in Gruppen ablegenden Arten weit verbreitet (MILLS 1982, TAKAHASHI 1989, HURST et al. 1992, DIXON 2000). Es hat sich gezeigt, dass Eikannibalismus zumindest bei Nahrungsmangel einen Selektionsvorteil darstellt (OSAWA 1992, HURST & MAJERUS 1993, AGARWALA et al. 1998).

Denkbar ist auch, dass in dasselbe Eigelege sowohl befruchtete als auch infertile Eier gelegt werden. Die infertilen Eier dienen dabei den geschlüpften Erstlarven als Erstversorgung. Auf ein solches Verhalten deuten die Untersuchungen von BANKS (1956), DIXON (1958) und OSAWA (1991) an Coccinelliden hin. Auch SCHNEIDER (1948) beobachtete bei der Schwebfliege *Scaeva selenitica* bei einer Eiablage befruchtete und unbefruchtete Eier direkt nebeneinander. Allerdings legt diese Schwebfliege nicht regelmäßig in Gruppen ab, so dass hier Laborartefakte eine Rolle spielen können. DIMETRY (1974) weist darauf hin, dass Eikannibalismus innerhalb eines Geleges im wesentlichen vom Anteil an infertilen Eiern dieses Geleges abhängt. NG (1986) beobachtete allerdings hohe Kannibalismusraten, ohne dass infertile Eier vorhanden waren. Auch bei bestimmten Amphibienarten werden spezielle infertile Nähreier zur Versorgung des Nachwuchses gelegt (WEYGOLDT 1980, SUMMERS & SYMULA 2001). Neben dem Anteil an infertilen Eiern ist auch die Asynchronität des Schlupfes eines Geleges mit entscheidend für das Auftreten von Eikannibalismus (OSAWA 1989).

Generell ist Kannibalismus offensichtlich bei räuberischen Arthropoden häufig, wird aber selten in Theorien zu Räuber-Beute-Beziehungen berücksichtigt (SCHELLHORN & ANDOW 1999, KINDLMANN & DIXON 2001). Auch bei Modellierungsansätzen hat sich gezeigt, dass Eikannibalismus der Nachkommen eine starke selektive Wirkung auf das Eiablageverhalten (insbesondere die Gelegegröße) der Mutter haben kann (GODFRAY & PARKER 1991).

DIXON (2000) geht sogar so weit, dass er von „Harvesting of prey“ spricht: Demnach legt ein Weibchen nicht die optimale Anzahl an Eiern in ein Eiablage, sondern eine höhere. Die Ursache dafür ist, dass aufgrund des nicht vorhersehbaren Auftretens bzw. der Entwicklung von Blattlauskolonien vom Weibchen keine optimale Gelegegröße bestimmt werden kann. Eine optimale Ausnutzung einer Blattlauskolonie ist aber nur dann möglich, wenn möglichst viele Eier in der frühen Phase einer Blattlauskolonie abgelegt werden. Dieser Zeitpunkt der frühen Phase ist aber aufgrund der engen Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen schwierig bis unmöglich zu bestimmen. Daher legen die Weibchen der Coccinellidae immer mehr Eier pro Gelege ab, als nötig wäre, wenn sie diesen Zeitpunkt treffen würden. Die überzähligen Eier dienen somit als lebendiger Kühlschrank („Icebox hypothesis“ sensu ALEXANDER 1974) für die übrigen. Das „Risiko“ des intraspezifischen Kannibalismus (AGARWALA et al. 1997) wäre demnach gar kein Risiko, sondern eine adaptive evolutionäre Strategie. In Tabelle 6-4 ist dies mit der Bezeichnung Flexibilität angedeutet.

Die Antwort auf die Frage, warum die Viele-Eier-Spezialisten nicht weniger und größere Eier legen, wird also durch die hohe Flexibilität erklärt. Diese ist hoch, weil die Eier klein sind und somit die Gelegegröße variiert werden kann und auf die Größe der Blattlauskolonie reagiert werden kann (ROTHERAY & DOBSON 1987). Umgekehrt kann man nun schließen, dass *Melanostoma scalare*, die große Eier in geringer Zahl ablegt, offensichtlich anderen Selektionsdrücken unterliegt, ihre Nahrung vermutlich also besser vorherzusagen ist (vgl. Kap. 7). Dies drückt sich auch in der höheren Fekundität aus, die an der gesamten Eiproduktion gemessen werden kann. Diese ist sogar noch höher als bei dem untersuchten Generalisten *Melanostoma mellinum* (Tab. 6-1).

GILBERT (1990) hat sich ebenfalls mit der Frage beschäftigt, ob unter den räuberischen Schwebfliegen spezialisierte Arten größere und weniger Eier legen. Er konnte bei seinen umfangreichen Untersuchungen jedoch ebenfalls keinen Trend nachweisen. Möglicherweise liegt das daran, dass Spezialisten, wie oben gezeigt, mehrere komplementäre reproduktive Strategien besitzen. Daher zeigt sich bei einem makroökologischen Ansatz (sensu BROWN 1995) unter gleichzeitiger Betrachtung vieler Arten kein allgemeines Muster. BRANQUART (1999) kommt ebenfalls zu der Schlussfolgerung, dass es oft nicht die Spezialisierung an sich ist, die in Richtung größere Eier selektiert, sondern die Art der Beute und ihre Verteidigungsstrategien.

Im Zusammenhang mit dem beobachteten intraspezifischen Eikannibalismus wäre es weiterhin interessant zu untersuchen, inwieweit auch bei den Syrphidae wie bei einigen Coccinellidenarten mikrobielle Symbionten („Male-killing symbionts“) vorkommen, die das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen verschieben. Diese Mikroorganismen haben durch das Töten der männlichen Eier vermutlich deswegen einen Vorteil, weil sie nur durch die Weibchen ausgebreitet werden. Die toten

männlichen Eier werden von den weiblichen Erstlarven gefressen und erhöhen so die Überlebenschance der Weibchen und somit auch der Bakterien (MAJERUS & HURST 1997). Sie treten daher nur bei solchen Coccinellidenarten auf, die intraspezifischen Eikannibalismus zeigen (HURST et al. 1992, HURST & MAJERUS 1993). Als potenzielle Kandidaten für solche Mikroorganismen kommen nach HURST & MAJERUS (1993) und MAJERUS & HURST (1997) solche Insekten in Betracht, 1. die Eier in dichten Gelegen ablegen, 2. bei denen intraspezifischer Kannibalismus auftritt und 3. eine hohe Gefährdung der Erstlarven durch Nahrungsmangel auftritt. Bei den hier untersuchten Arten wäre also vor allem *Platycheirus clypeatus* ein potenzieller Wirt für solche Mikroorganismen.

6.2 Größe und Entwicklungsdauer

Umfangreiche morphologische Studien haben gezeigt, dass bei Schwebfliegen die Kopfbreite ein guter Indikator für die Körpergröße ist (KIKUCHI 1965, GILBERT 1985a,b). Daher wurde bei dieser Untersuchung ebenfalls die Kopfbreite als Maß für die Körpergröße zum Vergleich der Arten herangezogen. Ein Vergleich der Messergebnisse der aufgezogenen Individuen aus der Zucht zeigt einige Abweichungen zu Messergebnissen aus der Literatur (Tab. 6-5). Die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelten Werte für die Kopfbreite sind durchweg kleiner als die von GILBERT (1985a) und BRANQUART & HEMPTINNE (2000b) gemessenen.

Tab. 6-5 Kopfbreiten der vier untersuchten Arten nach der Literatur und eigenen Messungen. Angaben in mm.

	<i>M. mellinum</i>	<i>P. clypeatus</i>	<i>M. scalare</i>	<i>P. fulvi- ventris</i>
GILBERT 1985a	2,05	2,30	2,21	-
BRANQUART & HEMPTINNE 2000b	1,80	2,00	2,00	2,20
diese Untersuchung	1,71	2,00	1,85	1,87

Die Quantität und Qualität der Nahrung während der Larvalentwicklung hat einen entscheidenden Einfluß auf die Körpergröße der resultierenden Imagines. Denkbar wäre daher, dass saisonale Größenunterschiede zwischen den einzelnen Generationen im Jahr bestehen, die auf unterschiedlich gute Larvalernährung im Freiland zurückzuführen sind. Leider ist bei den Arbeiten von GILBERT (1985a) und BRANQUART & HEMPTINNE (2000b) nicht angegeben, wann die entsprechenden Individuen gefangen wurden.

Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass die im Labor angebotene Nahrung für die beiden Spezialisten weniger gut geeignet war als für die beiden Generalisten. Darauf deutet hin, dass die Kopfbreite im Vergleich zu Literaturangaben bei den Spezialisten deutlicher nach unten abweicht als bei den beiden Generalisten. Allerdings sind dennoch die Größenverhältnisse der Arten untereinander in den

verschiedenen Studien ähnlich. *M. mellinum* ist die kleinste der vier Arten, *P. clypeatus* und *P. fulviventris* besitzen die größten Kopfbreiten. *M. scalare* besetzt einen mittleren Platz in der Größenrangfolge. Insgesamt sind die Arten aber recht ähnlich in der Größe; der Größenunterschied zwischen der kleinsten und der größten Art beträgt ca. 17%.

Bei allen untersuchten Arten ist die Flügellänge der Weibchen größer als die der Männchen. Womöglich hängt dies mit der wichtigen Rolle der Weibchen bei Dispersionsvorgängen zusammen. Wenn längere Flügel eine bessere Flugfähigkeit bedingen, dann sollten solche Tiere, bei denen ein Selektionsdruck auf die Flugfähigkeit wirkt, längere Flügel haben. Da bei der (Wieder-) Besiedlung neuer Lebensräume bei Schwebfliegen hauptsächlich befruchtete Weibchen beteiligt sind (AUBERT et al. 1976, GATTER & SCHMID 1990), könnte man sich so die längeren Flügel der Weibchen erklären.

Ein Vergleich zwischen den Arten ergibt keine wesentlichen Unterschiede in der Flügellänge, die Größenverhältnisse sind ähnlich wie bei der Kopfbreite, wobei *M. scalare* im Verhältnis zur Kopfbreite recht lange Flügel aufweist. Auch hier beträgt allerdings der Größenunterschied zwischen der Art mit den kürzesten Flügeln und der Art mit den längsten Flügeln lediglich 17%.

Für die Entwicklungsdauer liegen nur für zwei der vier untersuchten Arten Daten aus der Literatur vor (*M. mellinum*, *P. clypeatus*). Eine verwandte Art, *Melanostoma orientale* (WIEDEMANN, 1824), benötigte 9,1 Tage für die Larvalentwicklung und nochmals 9,1 Tage für die Puppenruhe (KUMAR & VARMA 1996). Die Dauer des Larvenstadiums bei *M. mellinum* wird von BANKOWSKÁ et al. (1978) und POLAK (1980) mit zehn bzw. 11 bis 17 Tagen angegeben, während METCALF (1916) diesen Zeitraum mit 24 bis 31 Tagen angibt. Bei den hier durchgeführten Untersuchungen dauerte die Ei- und Larvalentwicklung bei *M. mellinum* zusammen 28 Tage (Median). Die Dauer der Eientwicklung geben METCALF (1916) und POLAK (1980) mit zwei bis vier bzw. fünf bis sieben Tagen an, so dass die Larvalentwicklung vom Schlupf aus dem Ei bis zur Verpuppung bei der vorliegenden Untersuchung zwischen 21 und 26 Tagen gedauert haben dürfte.

Die Erklärung der Diskrepanz zwischen den Längen der Entwicklung in der vorliegenden Untersuchung und METCALF (1916) einerseits (lange Entwicklung) und BANKOWSKA et al. (1978) und POLAK (1980) andererseits (kurze Entwicklung) ist schwierig. Es könnten hier die Zuchtumstände eine Rolle spielen. Die Temperatur bei der Zucht hat einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Entwicklungsdauer (z.B. BOMBOSCH 1963). Leider werden bei keiner der Publikationen Angaben zur Temperatur gemacht. Die Quantität bzw. Qualität der Blattläuse beeinflusst ebenfalls die Entwicklungsdauer. Die an *M. mellinum* durchgeführten Versuche weisen eine Entwicklungsdauer von 17 Tagen bei einer Blattlausration von zehn Stück pro Larve pro Tag aus und eine Entwicklungsdauer von 11 Tagen bei einer Tagesration von 60 Blattläusen (POLAK 1980). Bei einer täglichen Blattlausration von unter zehn konnte *M. mellinum* seine Entwicklung nicht vollenden. In der vorliegenden Untersuchung wurden Blattläuse aber immer ausreichend dargeboten. Außerdem wäre mit einer Mangelernährung auch nicht die hohe Entwicklungsdauer von 21 bis 26 Tagen zu erklären, da selbst extrem mangelernährte Larven bei POLAK (1980) nur 17 Tage zur Vollendung ihrer Entwicklung benötigten.

Bei *P. clypeatus* zeigt sich ein ganz ähnliches Phänomen. Die Larvalentwicklung betrug bei den Untersuchungen von BANKOWSKÁ et al. (1978) und BOLET & DAHL JENSEN (1980) 9 bzw. 15 Tage. In der vorliegenden Untersuchung betrug die Länge der Larvalentwicklung inklusive Eientwicklung 30,5 Tage. Auch hier können aufgrund der oben genannten Überlegungen nicht allein Zuchtbedingungen für den Unterschied verantwortlich gemacht werden.

Wahrscheinlicher ist es, dass die Larven in den durchgeführten Zuchten eine kurze Diapause durchgeführt haben, die die Entwicklung verzögerte. Das fakultative Einlegen einer Diapause ist von zahlreichen Arten der räuberischen Syrphiden bekannt (SCHNEIDER 1948, DUŠEK & LASKÁ 1986). DUNN (1949) erwähnt das Vorkommen einer einwöchigen Diapause bei *P. manicatus*; für dieselbe Art wurde von GOELDLIN DE TIEFENAU (1974) und BOLET & DAHL JENSEN (1980) eine Diapause von ein bis zwei Monaten registriert. *Platycheirus europaeus* und *Platycheirus peltatus* scheinen ebenfalls eine fakultative Diapause von ein bis zwei Monaten einzulegen (GOELDLIN DE TIEFENAU 1974). Insgesamt ist es also wahrscheinlich, dass die Larven der vier Arten im Labor eine ca. ein- bis zweiwöchige Diapause eingelegt haben. Der Grund dafür bleibt allerdings unbekannt.

Bei einem Vergleich der Entwicklungsdauer der einzelnen Arten konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Dies gilt sowohl für die Entwicklungszeit vom Ei bis zur Verpuppung, vom Ei bis zum Schlupf der Imago und für die Dauer des Puppenstadiums. Wie oben dargestellt, könnte das Einlegen einer Diapause ein Grund hierfür sein. Womöglich war diese Diapause artspezifisch unterschiedlich lang, ansonsten wäre je nach Art eine unterschiedlich lange Entwicklungszeit zu erwarten gewesen. Eventuell sind auch die Unterschiede zwischen den Arten so gering, dass bei dem in dieser Untersuchung verwendeten Kontrollintervall (ein bis zwei Tage) keine Auflösung dieser Unterschiede möglich war. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, dass selbst die Art mit den größten Eiern, *M. scalare*, keine kürzere Entwicklungsdauer aufwies. Dies sollte deswegen der Fall sein, da die schlüpfende Larve durch ihre hohe Ausgangsgröße weniger Nahrung aufnehmen muss, um ihre endgültige Größe zu erreichen.

Wie in Kapitel 1.3 dargestellt, spiegelt sich bei räuberischen Insekten die Körpergröße der Beute oft in der Körpergröße des Räubers wider. Bei den hier untersuchten Arten ist das allerdings nicht festzustellen. Die Durchschnittsgröße der Beute beträgt für drei Arten 2,6 mm, nur für den Spezialisten *P. fulviventris* beträgt sie 2,29 mm. Tabelle 6-6 zeigt, dass die Beutegröße nur schwach mit der Körpergröße des Räubers korreliert. Auch wird somit der Hypothese widersprochen, dass die spezialisiertere Art (hier *P. fulviventris*) besonders große Beute frisst. Das Gegenteil ist der Fall, die Beute ist im Schnitt besonders klein. Die Körpergröße der vier untersuchten Arten scheint demnach relativ unabhängig von der Größe der Beute zu sein. Womöglich ist das eine Folge davon, dass die vier untersuchten Arten alle ähnliche Nahrung, nämlich Blattläuse, bevorzugen. Der von DIXON & HEMPTINNE (2001) postulierte Zusammenhang zwischen der Größe von räuberischen Coccinellidae und deren Beute beruht jedoch auf einem Vergleich von Arten mit so unterschiedlicher Nahrung wie Milben, Blattläusen, Schildläusen und Blattkäfer- bzw. Schmetterlingslarven. Es ist anzunehmen, dass bei einem breiter angelegten Vergleich der Größen von aphidophagen Syrphiden und deren Beute ein ähnlicher Zusammenhang wie bei den Coccinelliden herauskommen dürfte. Räuberische

Schwebfliegen nutzen, ähnlich wie die Coccinellidae, Arten mit sehr unterschiedlicher Körpergröße als Beute wie Blattläuse, Schildläuse, Wurzelläuse, Schmetterlingslarven, Entwicklungsstadien von Ameisen, Wespenlarven usw. (THOMPSON & ROTHERAY 1998). Demnach ist anzunehmen, dass die Größenabhängigkeit eher durch die Zugehörigkeit der Beute zu einer taxonomischen Gruppe, also von der Spezialisierung der jeweiligen räuberischen Schwebfliegenart, beeinflusst ist.

Tab. 6-6 Größen und Verteidigungsfähigkeit des Beutespektrums räuberischer Schwebfliegen der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus*. Zur Berechnung des Verteidigungsindex siehe Kap. 4.4.

	Ø - Größe (mm)	Ø - Größe Beute (mm)	Verteidi- gungsindex	Gesamtzahl Beutearten
<i>M. mellinum</i>	1,71	2,60	2,05	32
<i>P. clypeatus</i>	2,00	2,60	2,50	12
<i>M. scalare</i>	1,85	2,60	1,60	10
<i>P. fulviventris</i>	1,87	2,29	3,20	3

Eng miteinander verknüpft sind häufig die Verteidigungsstrategien der Beute und die Körpergröße sowie andere Eigenschaften des Räubers (Kap. 1.3 & 2.3.5). Der hier als Maß für die Verteidigungsfähigkeit eingeführte Verteidigungsindex des Beutespektrums (Kap. 4.4) und die Körpergröße des Räubers weisen allerdings keinen eindeutigen Zusammenhang auf (Tab. 6-6). Somit scheint die Körpergröße bei den vier untersuchten Arten relativ unabhängig von der Verteidigungsfähigkeit der Beute zu sein. Die spezialisierteste Art (*P. fulviventris*) besitzt wie die Art mit dem niedrigsten Verteidigungsindex (*M. scalare*) eine mittlere Größe. Allerdings ist *M. scalare* offensichtlich auf Blattläuse spezialisiert, die durch Ameisen betreut werden (Kap. 2.3.5). Hier besteht also trotz des niedrigen Verteidigungsindex eine hohe Spezialisierung. Der Generalist *M. mellinum* besitzt die geringste Körpergröße.

Insgesamt konnte also der postulierte Zusammenhang zwischen Verteidigungsstrategien des Beutespektrums und der Körpergröße des Räubers nicht eindeutig bestätigt werden. Vermutlich wäre hier, ähnlich wie beim Zusammenhang der Körpergrößen von Räuber und Beute, ein breiter angelegter Vergleich unter Berücksichtigung von möglichst vielen Arten aus verschiedenen phylogenetischen Teilgruppen der räuberischen Syrphidae und einer phylogenetischen Korrektur vielversprechend. Allerdings weist schon BRANQUART (1999) darauf hin, dass sich auch bei einem solchen Ansatz innerhalb der Syrphidae kein eindeutiger phylogenetischer Trend in Richtung höhere Spezialisierung nachweisen lässt. Es existieren Arten an der Basis des Stammbaums mit hoher Spezialisierung (z.B. *Pipizella* sp., *Platycheirus* sp.) und es hat sekundäre Aufweitungen des Beutespektrums bei höher evolvierten Arten gegeben (*Eupeodes corollae*, *Scaeva pyrastris*). Entsprechend sollten klare Trends bei der Körpergröße noch schwieriger zu finden sein.

6.3 Biomasseninvestition

Die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelten Biomassen der Arten sind nicht unmittelbar mit anderen Untersuchungen vergleichbar. Diese Messungen basieren häufig auf Tieren aus dem Freiland (z.B. BRANQUART 1999). Freilandtiere haben aber unterschiedliche Reife- und Fraßzustände, so dass die gemessenen Biomassen stark durch den vorhandenen Pollen im Kropf oder Eier im Hinterleib bestimmt wird. Der hier verwendete Ansatz, die Tiere direkt nach dem Schlupf aus der Puppe zu wiegen, ist erfolgversprechender, da die Tiere noch nicht gefressen haben und die Entwicklung der Eier noch nicht eingesetzt hat. Somit fällt diese Quelle der Variabilität weg. Auch sind Frischmassen, die in dieser Untersuchung ermittelt wurden, nicht mit den bei Laboruntersuchungen häufig verwendeten Trockenmassen vergleichbar.

Die Puppenhülle bei Dipteren besitzt einen annähernd so großen Energiegehalt wie die gesamte Larve bzw. Puppe (HANSKI 1976). Daher sollte der Anteil der Exuvie an der Gesamtbiomasse, also die Biomasseninvestition, einen adaptiven Wert haben. Dies gilt vor allem für Insekten, die als Adulte keine Nahrung mehr aufnehmen, wie z.B. die Tipulidae (Schnaken), da die Larve die gesamte reproduktive Biomasse aufnehmen muss.

Zwischen den hier untersuchten Arten konnten keine signifikanten Unterschiede in der Investition festgestellt werden. Vergleicht man jedoch die Investition mit der bei anderen Dipterenarten (Tab. 6-7), so investieren die untersuchten Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* einen vergleichsweise geringen Anteil ihrer Biomasse in die Puppenhülle. Dies ist erstaunlich, da diese Arten zu den kleinsten Arten gehören, für die solche Daten vorliegen. Bei kleineren Arten rechnet man aber bei Vorliegen einer adaptiven Funktion der Exuvie mit einer größeren Investition, da das Volumen (und damit die Biomasse) mit der $3/2$ -Potenz der Oberfläche der Puppen steigt. Daher wäre z.B. zum Schutz vor Austrocknung bei kleineren Puppen eine verhältnismäßig dickere und schwerere Puppenhülle nötig.

Aus der niedrigen Investition kann man schließen, dass der Puppenhülle bei den untersuchten Arten nur eine verhältnismäßig geringe schützende Funktion zukommt. Ursache dafür könnte sein, dass alle vier Arten im letzten Larvenstadium überwintern (Kap. 2.3). Daher dauert das Puppenstadium nur relativ kurz, was die Notwendigkeit vermindert, durch eine dicke Puppenhülle für einen Schutz vor Austrocknung, Parasitoidenbefall, Kälte etc. zu sorgen (HÖVEMEYER 2000).

Tab. 6-7 Angaben zur Biomasseninvestition in die Puppenhülle bei Dipteren. **Investition** berechnet als Masse des Pupariums / Masse des Pupariums + Masse der Imago. **F**: Frischmasse, **T**: Trockenmasse. *direkt nach dem Schlupf aus der Puppe, **berechnet als (Puppenmasse - Imaginalmasse) / Puppenmasse.

Art	Investition (in %)	Masse Imago (mg)	Quelle
<i>M. mellinum</i> ♀	11,7	4,0* (F)	diese Untersuchung
<i>M. mellinum</i> ♂	12,3	3,7* (F)	diese Untersuchung
<i>P. clypeatus</i> ♀	12,6	5,4* (F)	diese Untersuchung
<i>P. clypeatus</i> ♂	13	5,1* (F)	diese Untersuchung
<i>M. scalare</i> ♂	9,7	3,9* (F)	diese Untersuchung
<i>P. fulviventris</i> ♀	13,7	4,2* (F)	diese Untersuchung
<i>P. fulviventris</i> ♂	14,5	4,2* (F)	diese Untersuchung
<i>Cheilosia fasciata</i>	35	5,8* (T)	HÖVEMEYER 1995
<i>Portevinia maculata</i>	22,7	10,8* (T)	HÖVEMEYER 1995
<i>Tipula maxima</i> ♀	15,2	38-83 (T)	CASPERS 1980
<i>Tipula maxima</i> ♂	29,2	17-35 (T)	CASPERS 1980
<i>Tipula excisa</i> ♀	8,6	-	HOF SVANG 1973
<i>Tipula excisa</i> ♂	23,5	-	HOF SVANG 1973
<i>Atherix ibis</i> ♀	48	50,6* (F)	DZIOCK 1997
<i>Atherix ibis</i> ♂	58	24,8* (F)	DZIOCK 1997
<i>Lucilia illustris</i>	31,5	26,5 (F)	HANSKI 1976
<i>Fannia polychaeta</i>	21,3**	2,9* (F)	ALTMÜLLER 1979

„For all life, the future is uncertain.“ (HOPPER 1999)

6.4 Risikostreuung

Risikostreuung oder „Risk-spreading“ stellt ein Konzept in der Ökologie dar, welches annimmt, dass in variablen Lebensräumen mit unvorhersagbaren Habitateigenschaften solche Genotypen bevorzugt werden, die ihr „Risiko streuen“ (HOPPER 1999). Dies kann auf mehreren Wegen geschehen. Hier sollen exemplarisch zwei Aspekte der Risikostreuung diskutiert werden: die Phänologie und die Neigung zur Migration bzw. Dispersion. Auf die Variabilität der Gelegegröße im Zusammenhang mit Risikostreuung wird in Kapitel 6.1.2 eingegangen.

6.4.1 Phänologie und Generationenfolge

Es konnte bei keiner der untersuchten Arten Proterandrie oder Proterogynie festgestellt werden. BARKEMEYER (1979) schloss aufgrund der Phänologie bei Farbschalfängen auf Proterandrie bei *Melanostoma mellinum*, *Platycheirus albimanus* und *Platycheirus peltatus*.

Ein Grund, dass bei dieser Untersuchung keine Proterandrie oder Proterogynie festgestellt werden konnte, könnte die geringe zeitliche Auflösung der Malaisefallenfänge sein. Die Leerungsintervalle betragen mindestens eine bis maximal zwei Wochen. Das bedeutet, dass geringe geschlechterspezifische Unterschiede in der Flugzeit (wenige Tage) durch die hier durchgeführten Untersuchungen nicht aufgelöst werden konnten. Ebenfalls können natürlich interspezifische Unterschiede in der Phänologie nur bei erheblichen Unterschieden entdeckt werden.

Es stellte sich heraus, dass die Frühjahrgeneration sehr viel individuenärmer als die Sommergeneration ist. Hierfür sind drei Erklärungen möglich:

1. Die Tiere der Sommergeneration sind alle aus der Umgebung der Wiesen eingeflogen und sind nicht die Nachkommen der individuenarmen Frühjahrgeneration
2. Die Frühjahrgeneration ist generell nur sehr schwach ausgeprägt (da nur wenige Individuen auf den Wiesenflächen selber überwintern können) und die Sommergeneration findet als Larve ideale Nahrungsbedingungen vor, so dass diese Populationen sehr individuenstark sind
3. Die im Sommer nachgewiesenen Tiere könnten sich zusammensetzen aus Nachkommen der Frühjahrgeneration und solchen, die aus der Umgebung eingeflogen sind

Ein Vergleich der Phänologie der Arten im Untersuchungsgebiet mit der Phänologie in verschiedenen mitteleuropäischen Faunenatlanten ergibt ein uneinheitliches Bild. In den Niederlanden und in Surrey sind die Frühjahrgeneration und die Sommergeneration von *Platycheirus clypeatus* gleich

stark (MORRIS 1998, NJN 1998), während in Belgien, Niedersachsen und im gesamten Großbritannien im Sommer ca. drei- bis viermal so viele Individuen beobachtet wurden (VERLINDEN & DECLEER 1987, BARKEMEYER 1994, BALL & MORRIS 2000). POLLARD (1971) wies bei Transektbegehungen mehr als sechsmal so viele Individuen in der Sommergeneration wie in der Frühjahrsgeneration nach. *Platycheirus fulviventris* besitzt in Großbritannien, Holland und Niedersachsen nur eine schwache zweite Generation (BARKEMEYER 1994, NJN 1998, BALL & MORRIS 2000). In Belgien sind erste und zweite Generation fast gleich stark (VERLINDEN & DECLEER 1987). Generell scheint die nördlich nur bis Südkandinavien vorkommende Art in wärmeren Teilen Europas eine stärkere zweite Generation und z.T. sogar eine dritte Generation auszubilden (SARTHOU & SPEIGHT 1997, SPEIGHT 2001). Bei *Melanostoma mellinum* ist in den Niederlanden die erste Generation fast doppelt so individuenreich wie die zweite, während in Großbritannien, Niedersachsen und Belgien die zweite Generation bis doppelt so individuenreich wie die erste ist. In einem Hochmoor (kühles Mikroklima!) bei Oldenburg war die erste Generation von *Melanostoma mellinum* nach Farbschalenfängen zehnmal so individuenreich wie die zweite (BARKEMEYER 1979). POLLARD (1971) wies bei Transektbegehungen sechsmal so viele Individuen in der Sommergeneration im Vergleich zur Frühjahrsgeneration nach. Eine dritte Generation bildet *Melanostoma mellinum* in manchen Jahren in Großbritannien, Belgien und den Niederlanden aus (VERLINDEN & DECLEER 1987, BARKEMEYER 1994, NJN 1998, BALL & MORRIS 2000). *Melanostoma scalare* besitzt in den Niederlanden ebenfalls eine nahezu doppelt so starke erste Generation, während die beiden Generationen in Großbritannien, Niedersachsen und Belgien ungefähr gleiche Individuenzahlen aufweisen (POLLARD 1971, VERLINDEN & DECLEER 1987, BARKEMEYER 1994, NJN 1998, BALL & MORRIS 2000).

Insgesamt bestehen also je nach geographischer Region erhebliche Unterschiede in der Phänologie. Weiterhin kann sich bei ubiquitären Arten wie *Platycheirus clypeatus* und *Melanostoma mellinum* die Phänologie je nach bewohntem Habitattyp intraspezifisch deutlich unterscheiden, was natürlich in Faunenatlanten nicht dargestellt werden kann. Die Datenbasis der Faunenatlanten setzt sich weiterhin zum überwiegenden Teil aus Handfängen zusammen. Daher können sich starke Sommergenerationen aber nicht adäquat in den Faunenatlanten widerspiegeln, da die Erfahrung zeigt, dass bei Handfang in individuenreichen Populationen nicht proportional mehr Belegtiere mitgenommen werden.

Es ist daher ungeklärt, ob die im Untersuchungsgebiet festgestellten sehr starken Sommergenerationen ein Spezifikum des untersuchten Habitattyps darstellen oder ob es sich um ein allgemeines Phänomen handelt. Wahrscheinlich ist aber, dass nur ein kleiner Teil des Individuenreichtums auf eine Zuwanderung aus benachbarten Teilbereichen zurückzuführen ist. Bemerkenswert ist, dass das Phänologie-Muster bei allen Arten gleich ist. Setzt man eine starke Zuwanderung voraus, müsste theoretisch bei spezialisierteren Arten (*Platycheirus fulviventris*) die Sommergeneration schwächer sein, da die Einwanderung ja nur aus besiedelten Habitaten mit starken Populationen erfolgen kann. Bei *Platycheirus fulviventris* sind dies Röhrichtbereiche mit *Phragmites* oder *Typha*. Diese sind jedoch innerhalb der Wiesenbereiche sehr viel häufiger als in der Umgebung. Daher wird hier eine nur geringe Zuwanderung aus der Umgebung in das Untersuchungsgebiet angenommen (siehe auch folgendes Kapitel).

6.4.2 Migration

Die Daten zur Migration wurden in Kapitel 2.3 aus der Literatur zusammengefasst. Hauptquellen waren die langjährigen Untersuchungen von AUBERT et al. (1976) und GATTER & SCHMID (1990). Weiterhin runden die Literaturangaben in BARKEMEYER (1997) das Bild ab (siehe Kap. 2.3).

Die vier untersuchten Arten folgen einem eindeutigen Trend: Mit zunehmender Spezialisierung nimmt die Migrationsdisposition ab. Der Generalist *M. mellinum* ist als saisonaler Migrant eingestuft, wobei hauptsächlich die Weibchen versuchen, günstige Eiablageplätze zu finden. Im Gegensatz zu den Langstreckenwanderern *Episyrphus balteatus* (DEGEER, 1776) oder *Volucella zonaria* (PODA, 1761) wandert *M. mellinum* jedoch nur über kleine Strecken (Diskussion Kap. 2.3.1). *P. clypeatus* wandert ebenfalls regelmäßig und in großer Zahl, ist jedoch von passenden Winden abhängig. Außerdem ist sie nicht in der Lage, größere vertikale Entfernungen zu überbrücken (Kap. 2.3.2). Der Spezialist *M. scalare* besitzt nur eine sehr geringe Wanderdisposition und wurde nur gelegentlich weit entfernt von besiedelbaren Habitaten gefangen (Kap. 2.3.3). Die am stärksten spezialisierte Art *P. fulviventris* wandert mit Sicherheit nicht (Kap. 2.3.4).

Die den vier untersuchten Arten als Nahrung dienenden Blattläuse sind generell eine sehr ephemere Form der Nahrung. Ihre Populationen entwickeln sich sehr schnell, brechen aber auch schnell wieder auf Null zusammen (DIXON 1998). Viele der Arten besitzen ein breites Nahrungspflanzenspektrum, an dem sie saugen, einige sind jedoch auch oligo- oder monophag (HEIE 1980, BLACKMAN & EASTOP 1984).

Spezialisierte räuberische Schwebfliegen legen ihre Eier an ebenfalls spezialisierte Blattläuse (z.B. *P. fulviventris* an *Hyalopterus pruni*). Spezialisierte Blattläuse treten in Zeit und Raum weniger variabel auf als generalistische Blattläuse (DIXON 1998). Somit ist für diese Spezialisten gut vorhersehbar, wann und wo Nahrung verfügbar ist. Außerdem stehen solche spezialisierten Blattläuse aufgrund ihrer Verteidigungsstrategien länger als Nahrung zur Verfügung als Generalisten (DIXON et al. 1993, STADLER & DIXON 1999). Es besteht somit für spezialisierte Räuber nicht die Notwendigkeit von Migrationsflügen zur Suche nach neu zu besiedelnden Habitaten oder Nahrung. Bei den Generalisten (*M. mellinum*, *P. clypeatus*) gehören Migrationsflüge integral zum Lebenszyklus. Aufgrund des nicht vorhersagbaren Auftretens von generalistischen Blattläusen, die hauptsächlich in ephemeren und/oder gestörten Habitaten (z.B. Grünland, Flussauen) vorkommen, wird die Reproduktion (also die Eier) breit gestreut. Um dies zu erreichen, müssen die Weibchen der Generalisten also eine gewisse Dispersionsneigung besitzen. Die untersuchten Arten verhalten sich also gemäß der Voraussage von SOUTHWOOD (1962) und HOPPER (1999), nach der diejenigen Arten die höchste Migrationsrate haben, deren Habitate der stärksten zeitlichen Veränderung unterliegen.

Generell ist der hier festgestellte Trend der abnehmenden Dispersionsneigung mit zunehmender Spezialisierung aber dennoch erstaunlich, da die Angaben zur Migration auf der Beobachtung von Phänomenen auf großer Skalenebene (Langstreckenmigration über Bergpässe) beruhen, die oben diskutierten Effekte jedoch eher Begebenheiten auf kleinräumiger Skala darstellen.

„Habitat Temples and the Changing Worldview of Ecology . . .“
(KORFLATIS & STAMOU 1999)

7 Strategien von *Melanostoma* und *Platycheirus*

Im Laufe dieser Untersuchung stellte sich heraus, dass mehrere der in Kapitel 1 aufgestellten Hypothesen zum Zusammenhang zwischen Nahrungsspezialisierung und den Überlebensstrategien von *Platycheirus* und *Melanostoma* nicht durch die in den Experimenten gewonnenen Daten bestätigt werden konnten. In Tabelle 7-1 werden die wesentlichen Hypothesen in Kurzform genannt und ihre Bestätigung/Nichtbestätigung durch die durchgeführten Untersuchungen aufgeführt. Die Gründe für das Verwerfen einiger Hypothesen wurden in Kapitel 6 bereits diskutiert. An dieser Stelle soll aus einer Synthese der vermutlichen Gründe des Nichtzutreffens dieser Hypothesen eine Typisierung der Überlebensstrategien innerhalb der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* unter besonderer Berücksichtigung der Nahrungsspezialisierung vorgeschlagen werden.

Tab. 7-1 Wesentliche Arbeitshypothesen dieser Untersuchung und ihre Bestätigung/Nichtbestätigung nach den vorliegenden Daten. Erläuterung im Text.

Parameter	Spezialisten	Generalisten	Kap.	
Gelegevolumen	groß	klein	6.1	(Ja)
Größe der Gelege	klein	groß	6.1	(Ja)
Größe der Eier	groß	klein	6.1	(Ja)
Größe der Imagines	groß	klein	6.2	Nein
Verteidigungsstrategien der Beute	groß	klein	6.2	(Ja)
Variabilität Größe der Eigelege	klein	groß	6.4	Nein
Migrationsneigung	klein	groß	6.4	Ja

Bei der Prüfung der aufgestellten Hypothesen zeigte sich, dass sie nur teilweise für die hier untersuchten Arten bestätigt werden konnten. In Kapitel 6.1.2 wird dies mit dem Vorliegen zweier komplementärer Reproduktionsstrategien der beiden untersuchten Spezialisten begründet. Dies führt dazu, dass kein einheitlicher Trend der Reproduktionsstrategien von den Generalisten zu den Spezialisten beobachtet werden kann. Beispielsweise gibt es sowohl Spezialisten als auch Generalisten mit großen Gelegen. Der Spezialist *M. scalare* hingegen legt seine Eier bevorzugt einzeln ab. Das Eivolumen folgt ebenfalls keinem generellen Trend.

Ein großes Gesamt-Gelegevolumen hingegen scheint ein Charakteristikum der stark spezialisierten Arten zu sein (*P. fulviventris*, auch für die hier nicht untersuchte Art *P. perpallidus*, s.u.). Ist bei diesen Arten ein passender Eiablageort mit der richtigen Beuteart gefunden, dann legt die Art auch eine große reproduktive Biomasse ab. Im Gegensatz dazu legen die Generalisten weniger reproduktive

Biomasse (Eier) pro Punkt ab und streuen somit das Risiko ihrer Nachkommen stärker, indem sie an vielen Orten ablegen („Conservative risk-spreading“ sensu HOPPER 1999, Kap. 6.1).

Allerdings kristallisiert sich dieser Zusammenhang nicht so deutlich heraus, wie man es erwarten könnte. Dies liegt daran, dass eine zweite Strategie (andere Selektionsdrücke) die Ausprägung der reproduktiven Parameter wie Eigröße, Gelegegröße und Gelegevolumen überlagert. So ist bei den Generalisten die reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt nicht so klein, wie sie sein könnte, um maximale Risikostreuung zu erreichen. Maximale Risikostreuung wäre durch sehr kleine, einzeln abgelegte und räumlich stark verteilte Eier zu erzielen. Die minimale Größe der Eier ist allerdings nach unten durch die Größe der Beute begrenzt, die eine Art nach dem Schlupf fressen kann (DIXON & STEWART 1991, STEWART et al. 1991b, FOX & CSESAK 2000). Somit wäre die einzelne Eiablage eine Möglichkeit der Risikostreuung. Viele Generalisten legen aber trotzdem ihre Eier in Gruppen ab (Tab. 7-2). Es ist anzunehmen, dass viele der Generalisten ihre Eier in Gruppen ablegen, um den zuerst schlüpfenden Larven die Möglichkeit des Eikannibalismus zu geben (vgl. Kap. 6.1.2). Dies sollte vor allem bei der Eiablage an Pflanzen ohne Blattlausbefall zu einer Erhöhung der Überlebenschance führen. ALEXANDER (1974) spricht daher von einem lebenden Kühlschranks („Icebox hypothesis“), der die Erstlarven bei Bedarf versorgt. Somit legen die Weibchen der Generalisten bei jeder Eiablage mehr Eier ab, als eigentlich zur optimalen Nutzung einer Nahrungsressource (Blattläuse) nötig wäre. Dieses Phänomen ist auch bei räuberischen Coccinellidae bekannt und wird dort als die beste Strategie bezeichnet, da die zukünftige Qualität eines Nahrungspatches unsicher ist (DIXON 2000).

Neben den in dieser Untersuchung betrachteten vier Arten wurden für die Einteilung in Strategietypen weitere Arten der Gattung *Platycheirus* berücksichtigt, für die in der Literatur ausreichende Daten zur Bionomie vorlagen (Tab. 7-2). Als Resümee der Betrachtung aller Arten kann man bei den Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* drei Strategietypen unterscheiden, die mit der Nahrungsspezialisierung eng verknüpft sind:

1. **Generalisten**: diese praktizieren starke Risikostreuung durch hohe Dismigrationsneigung vor allem der Weibchen, mittlere bis kleine reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt und häufig auftretenden Eikannibalismus, der bei Nahrungsmangel das Überleben der Erstlarven garantiert.
2. **ein Ei-Strategen**: diese mäßig spezialisierten Arten besitzen große Eier, mittlere reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt und relativ niedrige Dismigrationsneigung. Bei diesen Arten ist Eikannibalismus unwahrscheinlich, da sie ihre Eier bevorzugt einzeln ablegen. Da insgesamt vergleichsweise wenige, große Eier produziert werden, ist die Flexibilität der Eiablage (Möglichkeit zur räumlichen Risikostreuung) bei dieser Strategie gering.
3. **viele Eier-Strategen**: diese Gruppe der stark spezialisierten Arten legt viele Eier mit hoher reproduktiver Biomasse an einen Eiablagepunkt und besitzt keine Dismigrationsneigung. Aufgrund der hohen Gelegegröße ist Eikannibalismus durchaus denkbar, wurde jedoch bei diesen Arten noch nicht beobachtet. Es ist aber eher unwahrscheinlich, weil bei diesen stark spezialisierten Arten die Eiablage nur dort erfolgt, wo auch Nahrungsressourcen (spezialisierte und da-

mit vorhersagbare Blattläuse) verfügbar sind. Die Flexibilität ist aufgrund der relativ kleinen Eier und hohen potenziellen Gelegegröße hoch, bei der Eiablage kann das Weibchen so auf die Koloniegroße der Beuteart reagieren (nachgewiesen für *P. fulviventris*, ROTHERAY & DOBSON 1987).

Schon früh gab es in der theoretischen Ökologie Ansätze, die verschiedenen Anpassungen von Arten an ihre Umwelt zu typisieren (historischer Überblick in STATZNER et al. 2001). Neben dem von Zoologen entwickelten Konzept der r- und K-Selektion (MACARTHUR & WILSON 1967), das durch GREENSLADE (1983) um die A-Selektion („Adversity selection“) erweitert wurde, gibt es in der Botanik das Äquivalent der Unterteilung in C- (Konkurrenz), R- (Ruderal) und S-Strategen (Stresstolerante) (GRIME 1977). SOUTHWOOD (1988, 1996) hat durch die Zusammenführung dieser und anderer Ansätze und die Einbindung des von ihm entworfenen „Habitat templet concept“ (SOUTHWOOD 1977) ein graphisch-qualitatives Modell entworfen (Abb. 7-1), das die Eigenschaften des Habitates (Störungsintensität/Stabilität und Produktivität/Adversität) mit den Eigenschaften der darin lebenden Arten (z.B. Migrationsneigung, Nischenbreite, Nachkommenzahl und -größe) verknüpft und somit Prognosen zulässt. Das Habitat kann man dabei als eine Matrize („Habitat templet“) sehen, auf der die Evolution charakteristische Eigenschaften der Organismen formt (STATZNER et al. 2001). Die Neuerung gegenüber dem r/K-Modell ist, dass die kausalen Ursachen der adaptiven Strategien der Organismen (z.B. Produktivität, Stress, Vorhersagbarkeit des Habitats/der Nahrung) beschrieben werden, während beim r/K-Modell oft lediglich die Populationsdichte und Konkurrenzeffekte als „Erklärung“ herangezogen werden (KORFIATIS & STAMOU 1999).

In Abbildung 7-1 ist ein solches Habitat templet dargestellt, dessen zwei Habitatdimensionen von der Produktivität und der Stabilität des Habitates aufgespannt werden. Auf der rechten Seite dieser Abbildung sind die äquivalenten Strategietypen nach GRIME (1977), MACARTHUR & WILSON (1967) und GREENSLADE (1983) inklusive den von diesen Theorien prognostizierten Überlebensstrategien als evolutive Antwort auf die Habitateigenschaften verzeichnet. Hohe Produktivität und hohe Stabilität selektieren beispielsweise in Richtung konkurrenzstarker Arten (K-selektiert bzw. C-Strategie: „Competitors“) mit geringer Nischenbreite (Spezialisten) und niedriger Dismigrationsneigung. Links unten im Habitat templet (hoher Störungseinfluss und hohe Produktivität) finden sich die r-selektierten Arten (bzw. R-Strategen: „Ruderals“) mit charakteristischerweise weiter Nischenbreite (Generalisten), hoher Dismigrationsneigung und hoher Nachkommenzahl. Rechts oben im Habitat templet herrschen hohe Stabilität, jedoch geringe Produktivität vor. Diese Bedingungen führen zur Selektion von stresstoleranten Arten (S-Strategen, A-Selektion) mit relativ geringer Nischenbreite (moderate Spezialisten), niedriger Nachkommenzahl, hoher Größe, aber geringer Konkurrenzkraft.

Interessanterweise konnten in dieser Untersuchung bei räuberischen Schwebfliegen ebenfalls drei Strategietypen (s.o., Kap. 6.1) unterschieden werden, die sich gut in das theoretische Schema des Habitat templet einfügen lassen (Abb. 7-1).

Generalisten: alle diese Arten (*M. mellinum*, *P. albimanus*, *P. clypeatus*, *P. peltatus*, *P. scutatus*) sind Bewohner mehr oder weniger stark gestörter Habitats (Kap. 2.3, SPEIGHT 2001). Bis auf *P. scutatus* sind alle Wiesenbewohner, die aber auch auf Äckern in großer Zahl nachgewiesen wurden

(vgl. Kap. 2.3). Es handelt sich somit um Habitate mit sehr starkem Störungseinfluß und meist hoher Produktivität. Somit sind die Ressourcen in Zeit und Raum schwer voraussagbar. Entsprechend sind die Arten Generalisten mit breitem Beutespektrum, hoher Dismigrationsneigung und breiter Risikostreuung durch räumliche Verteilung der Eiablage und die Möglichkeit des Eikannibalismus (s.o.).

Spezialisten (ein Ei): diese Arten sind hinsichtlich ihrer Habitatbindung schwierig einzuschätzen. *M. scalare* ist eine Art der Wälder und Waldränder, wird aber auch häufig im Offenland gefunden. Offensichtlich bevorzugt sie Habitate mit geringer Störungsintensität und geringerer Produktivität als die Arten der anderen Spezialistengruppe. Ihre Nischenbreite ist entsprechend relativ gering (aber nicht so schmal wie die der Viele-Eier-Spezialisten) und sie besitzt nur geringe Dismigrationsneigung. Die Risikostreuung (räumliche Verteilung der Eier) ist gering, da die Eier sehr groß sind. Ob *P. manicatus* zu dieser Gruppe gehört oder eher zu den Generalisten zu zählen ist, ist aufgrund der geringen Kenntnisse um die Biologie der Art noch offen.

Spezialisten (viele Eier): Die Habitate der drei Arten dieser Gruppe (*P. fulviventris*, *P. pallidus*, *P. scambus*) sind ausgesprochen eng definiert (Kap. 2.3.4, MAIBACH & GOELDIN DE TIEFENAU 1991, SPEIGHT 2001). Es handelt sich um Feuchtbiotope (meist Röhrichtbereiche oder Gewässerränder) mit Vorkommen von Pflanzenarten, an denen spezifische spezialisierte Blattläuse leben. Die Habitatstabilität, Vorhersagbarkeit der Ressourcen und die Produktivität sind hoch. Die hier lebenden Arten sind Spezialisten mit sehr niedriger Dismigrationsneigung, hohem Gelegevolumen (geringe räumliche Risikostreuung) und vermutlich hoher Konkurrenzkraft. Aufgrund ihrer engen Bindung an Moor- und Sumpfhabitate gehört wahrscheinlich auch *Platycheirus immarginatus* (ZETTERSTEDT, 1849) in diese Gruppe.

Tab. 7-2 Überlebensstrategien räuberischer Syrphidae der Gattungen *Platycheirus* und *Melanostoma*. (Daten aus METCALF 1917, LYON 1965, CHANDLER 1966, 1968a,d, GOELDIN 1974, AUBERT et al. 1976, ROTHERAY & DOBSON 1987, GATTER & SCHMID 1990, MAIBACH & GOELDIN DE TIEFENAU 1991, DZIOCK unveröff., GILBERT unveröff.). Grau unterlegt die untersuchten Arten.

	Spezialisten					Generalisten				
	<i>P. fulvi-ventris</i>	<i>P. per-pallidus</i>	<i>P. scambus</i>	<i>M. scalare</i>	<i>P. manicatus</i>	<i>P. clypeatus</i>	<i>P. peltatus</i>	<i>P. albi-manus</i>	<i>P. scutatus</i>	<i>M. mellinum</i>
Beutearten	3	2	1	10	7	12	12	16	27	32
Eier	klein	groß	klein	groß	groß	klein	mittel	mittel	mittel	klein
Gelegegröße	12	2 - 6	?	1 - 2	1	5	1 - 4	mehrere	1	4
Gelegevolumen	groß	groß	?	mittel	mittel	mittel	mittel	mittel	klein	mittel
Dismigrationsneigung	0	0	0	klein	groß	mittel	mittel	groß	mittel	groß
Eiablage ohne Blattläuse	nein	?	?	ja	ja	?	ja	?	ja	ja
Kannibalismus	?	(unwahrscheinlich)	(unwahrscheinlich)	unwahrscheinlich	wahrscheinlich	ja	ja	ja	wahrscheinlich	
Strategietyp	viele Eier - Strategie flexibel			ein Ei - Strategie unflexibel		Risikostreuungs - Strategie Eikannibalismus („Icebox“) sehr flexibel				

Überlebensstrategien und Nahrungsspezialisierung



Abb. 7-1 Strategien von *Melanostoma* und *Platycheirus* im „Habitat templet“ nach SOUTHWOOD (1977, 1988), GRIME (1977) und GREENSLADE (1983). Erläuterung im Text.

Nach den hier vorgestellten Typisierungen kann man den durch das Habitat templet prognostizierten Eigenschaften die Risikostreuung hinzufügen. Bei den betrachteten Arten nimmt sie im Habitat templet von rechts oben nach links unten zu. Das bedeutet in wenig produktiven, stabilen Habitaten eine Selektion nach dem Prinzip „Alles oder nichts“, während in produktiven, gestörten Habitaten in Richtung einer Streuung des Fortpflanzungsrisikos selektiert wird.

Die Stellung einiger Arten im Habitat templet ist aufgrund der eingeschränkten Kenntnis ihrer biologischen Eigenschaften bzw. ihrer Habitatbindung noch unklar. *P. manicatus* wurde oben schon erwähnt. Die Art ist aufgrund ihrer hohen Neigung zur Dismigration (GATTER & SCHMID 1990) evtl. doch bei den Generalisten einzuordnen. Auch *P. scutatus* ist eine Art mit weiter Nischenbreite. Die Art legt ein geringes Eivolumen pro Gelege ab und hat so die Möglichkeit zur räumlichen Risikostreuung. Dennoch ist durch die einzelne Eiablage die Möglichkeit zum Eikannibalismus („Icebox“) nicht gegeben. Mit dem oben vorgestellten, zweidimensionalen theoretischen Konzept ist jedoch eine vollständige Kongruenz der Eigenschaften der untersuchten Arten mit den Voraussagen der „Habitat templet theory“ auch nicht zu erwarten, da es immer Arten gibt, welche die ihnen gestellte „evolutionäre Herausforderung“ mit unerwarteten Trade-offs beantwortet haben und sich somit „untypisch“ verhalten (STEARNS 1992, RESH et al. 1994, SOUTHWOOD 1996).

Ausblick

Das Phänomen des Ei-Kannibalismus der Erstlarven bei räuberischen Syrphidae ist bislang nur in wenigen Studien berücksichtigt worden (CHANDLER 1969, BRANQUART et al. 1997). Wie oben gezeigt und bei den Coccinellidae bekannt, kann die Möglichkeit, in Zeiten von Nahrungsmangel auf Kannibalismus zurückzugreifen, einen erheblichen Selektionsvorteil darstellen (CHANDLER 1966, DIXON 2000). Schon nach dem Genuss eines Eies verdoppelt sich die Überlebenswahrscheinlichkeit der frisch geschlüpften Larven (HODEK & HONEK 1996, STEWART et al. 1991b, TAUBER et al. 1991). Daher sollte sowohl bei empirischen Untersuchungen als auch bei Modellstudien das Phänomen des Kannibalismus verstärkt Berücksichtigung finden (SCHELLHORN & ANDOW 1999, KINDLMANN & DIXON 2001). Zur weiteren Aufklärung der adaptiven Relevanz des Kannibalismus bei räuberischen Syrphidae sind weitere Laborexperimente sowie Untersuchungen im Freiland vonnöten. Ei-Kannibalismus kommt vermutlich nur bei solchen in Gruppen Eier ablegenden, an der Basis des Stammbaums stehenden Arten der Syrphinae vor, die ein weites Beutespektrum haben und im Freiland ohne Blattlausreiz Eier ablegen. Als Modellorganismen bieten sich daher die Generalisten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* an (Tab. 7-2).

Im Streit um die Frage, ob nun Generalisten oder Spezialisten die besseren Kandidaten zum Einsatz in der biologischen Schädlingsbekämpfung sind, sprechen SYMONDSON et al. (2002) von einem in den letzten Jahrzehnten stattfindenden Paradigmenwechsel, da nach ihrer Meinung Generalisten ein größeres Potenzial haben und daher in zukünftigen Untersuchungen bevorzugt Verwendung finden sollten. Dem widersprechen viele Autoren, deren Untersuchungen die Ineffizienz bzw. die gegenseitige negative Beeinflussung der Generalisten belegen und daher z.T. Spezialisten für die besseren Kandidaten halten (POLIS & HOLT 1992, BILDE & TOFT 1997, HINDAYANA 2001, SNYDER & IVES 2001). Mei-

ner Meinung nach ist jedoch diese Frage zweitrangig, solange die Kenntnis um die gesamten Überlebensstrategien des eingesetzten Organismus unzureichend ist. Nur über die genaue Kenntnis der Überlebensstrategien der eingesetzten Organismen (nicht nur ihrer Nahrungsspezialisierung) ist ihre Effizienz für die biologische Schädlingsbekämpfung abzuschätzen. Die Nahrungsspezialisierung eines Organismus und die damit verknüpften Überlebensstrategien (Beutespektrum, Reproduktionsstrategien, Migration, Parasitoide, Habitatsinnischung) sind der Schlüssel zum Einsatz in der biologischen Schädlingsbekämpfung (THOMPSON 1951, HODEK 1993, STRAND & OBRYCKI 1996, OBRYCKI et al. 1997).

Auf der Suche nach allgemein gültigen Trends und Mustern in der Ökologie (SOUTHWOOD 1977, LAWTON 1999, ASHTON 2001) sollte man nicht die Einzigartigkeit der Art und den mit dieser verknüpften Überlebensstrategien aus den Augen verlieren, selbst (oder gerade dann!) wenn diese nicht in ein vorgefertigtes theoretisches Konzept hineinpassen. Der makroökologische Ansatz betrachtet Trends entlang vieler Arten („Macroecology“ sensu BROWN 1995). Der autökologische (aber nicht unbedingt reduktionistische!) Ansatz hat den Blickwinkel einer einzigen Art. Beide sollten sich im Idealfall ergänzen und so zu einem tieferen Verständnis für die Vorgänge in der Ökologie führen.

*

„Our hypotheses are judged by a jury of plants and animals, which does not care about persuasive arguments.“ (OKSANEN & OKSANEN 2000)

*

8 Zusammenfassung

Die Überlebensstrategie einer Art beschreibt das koordinierte Zusammenwirken von Eigenschaften des Lebenszyklus unter dem Einfluss der Selektion. Die wichtigsten dieser Eigenschaften sind Reproduktion, Größe, Wachstum und Entwicklung sowie Migration. Eine Überlebensstrategie fasst zusammen, wie die Evolution einen Organismus geformt hat, um sich erfolgreich an die Umwelt anzupassen.

Bei räuberischen Insekten ist der Grad der Nahrungsspezialisierung eine wesentliche Komponente des Lebenszyklus, welche zu einer Vielzahl an Arteigenschaften in Beziehung steht. Die Kenntnis um die Zusammenhänge zwischen der Nahrungsspezialisierung räuberischer Insekten und deren Überlebensstrategien ist z.B. für den Einsatz dieser Organismen in der biologischen Schädlingsbekämpfung essenziell. Außerdem ist ein Vergleich nah verwandter Arten mit unterschiedlicher Nahrungsspezialisierung eine ideale Möglichkeit, die Richtung und Wirkung von Speziationsprozessen zu beleuchten.

In der vorliegenden Untersuchung wird der Zusammenhang zwischen Nahrungsspezialisierung und den damit assoziierten Überlebensstrategien bei räuberischen Insekten untersucht. Dazu wurden die vier Hauptkomponenten des Lebenszyklus (Reproduktionsstrategien, Biomasseninvestition, Größe und Entwicklungsdauer, Migration) in einem Laborexperiment und im Freiland erfasst. Vier nah verwandte Schwebfliegenarten mit sehr unterschiedlicher Nahrungsspezialisierung fanden als Untersuchungsorganismen Verwendung (*Melanostoma mellinum* (LINNAEUS, 1758), *Platycheirus clypeatus* (MEIGEN, 1822), *Melanostoma scalare* (FABRICIUS, 1794), *Platycheirus fulviventris* (MACQUART, 1829)). Die Biologie dieser Arten wird in einer synoptischen Darstellung aus der Literatur zusammengefasst.

Die Ergebnisse der Zucht der Arten lassen sich in folgenden Kurzcharakterisierungen darstellen: Der Spezialist *P. fulviventris* ist gekennzeichnet durch hohe Gelegegröße, hohe Eizahl, hohes Eivolumen pro Gelege und kleine Eier. Weiterhin besitzt die bevorzugte Blattlausbeute im Durchschnitt mehr Verteidigungsstrategien (z.B. Wachsausscheidungen oder Toxine) gegen Fressfeinde. Die etwas weniger spezialisierte *M. scalare* besitzt mit Abstand die größten Eier unter den vier Arten; damit negativ korreliert ist die Gelegegröße und die tägliche Eiproduktion. Bei dieser Art ist die reproduktive Effektivität, d.h. die gesamte Eiproduktion am höchsten. Weiterhin besitzt *M. scalare* die längsten Flügel. *P. clypeatus* ist die Größte der vier Arten, damit ist auch eine hohe Biomasse als Puppe wie als Imago sowie eine etwas längere Entwicklungsdauer verbunden. Es wurden L₁-Larven dieser Art beim Eikannibalismus beobachtet. *M. mellinum* ist als Generalist offensichtlich durch keine extremen Ausprägungen der biologischen Eigenschaften gekennzeichnet, sondern nimmt bei den meisten Eigenschaften eine intermediäre Stellung ein. Ihre Polyphagie äußert sich in der hohen Anzahl der festgestellten Beutearten.

Im Vergleich zu anderen räuberischen Schwebfliegen der Syrphinae legen die untersuchten Arten ihre Eier nicht einzeln, sondern in Gruppen ab. Dies scheint ein Merkmal zu sein, das nur bei räuberischen Schwebfliegen an der Basis des Stammbaums auftritt (*Melanostomatini*, *Microdon*, *Pipizella*). Ihre Legeleistung, also die Gesamtzahl der während der Lebensdauer abgelegten Eier, ist bei allen

untersuchten Arten vergleichsweise klein (im Ø 43-90 Eier). Da alle Arten als Larve überwintern, ist die Biomasseninvestition in die schützende Hülle des kurzlebigen Puppenstadiums gering (9,7 bis 14,5 %). Die Untersuchungen zeigten, dass die Körpergröße der Arten nicht mit der Größe der bevorzugten Blattlausbeute und mit deren Verteidigungsstrategien (wie z.B. Wachsausscheidung, Toxinbildung, Betreuung durch Ameisen, Fluchtverhalten) korreliert ist.

Bei einer Zusammenführung der dokumentierten bionomischen Parameter aus der Zucht zeigten sich folgende Phänomene:

- Trade-off zwischen Eigröße-Eizahl: Die Ressourcen eines Weibchens sind immer begrenzt, daher gibt es eine negative Korrelation zwischen Anzahl der produzierten Eier und deren Größe, die bei den untersuchten Arten bestätigt werden konnte.
- Trade-off zwischen Gelegegröße-Eigröße: Aus denselben Gründen ist die Gelegegröße und die Eizahl negativ korreliert. Auch dies ließ sich bei den untersuchten Arten nachvollziehen.
- Trade-off zwischen räumlicher Risikostreuung und Überlebenswahrscheinlichkeit der L_1 -Larven: Die Ausbildung von kleinen Eiern wird als Strategie interpretiert, die es zulässt, kleine reproduktive Einheiten (Eigelege) räumlich stark zu streuen. Andererseits ist die Größe der L_1 (und damit der Eier) durch die Beutegröße und andere Faktoren nach unten limitiert. Auch dieser Trade-off ließ sich an den untersuchten Arten aufzeigen, er wird durch eine weitere Strategie der Risikostreuung überlagert (nächster Punkt).
- Risikostreuung durch Eikannibalismus: Das Fressen der eigenen Geschwistereier durch Erstlarven wird als Risikostreuungs-Strategie interpretiert. Das Weibchen trägt so dafür Sorge, dass ihre Nachkommen selbst bei Nahrungsmangel eine Erstversorgung bekommen. Die Überlebenswahrscheinlichkeit ist dadurch stark erhöht. Die Gelegegröße ist somit größer als sie eine sein müsste, um optimale räumliche Streuung der Eier zu erreichen (s.o.).

Auf der Basis der oben dargestellten Phänomene und unter Einbeziehung weiterer Arten, für die ausreichende biologische Daten verfügbar waren, konnten in der Gattung *Melanostoma* und *Platycheirus* drei unterschiedliche Überlebensstrategietypen definiert werden, die mit der Nahrungsspezialisierung eng verknüpft sind:

1. **Generalisten**: diese praktizieren starke räumliche Risikostreuung durch hohe Dismigrationsneigung vor allem der Weibchen und zeigen eine mittlere bis kleine reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt sowie häufig auftretenden Eikannibalismus, der bei Nahrungsmangel das Überleben der Erstlarven garantiert (zweite Risikostreuungs-Strategie).
2. **ein Ei-Strategen**: diese mäßig spezialisierten Arten besitzen große Eier, mittlere reproduktive Biomasse pro Eiablagepunkt und relativ niedrige Dismigrationsneigung. Bei diesen Arten ist

Eikannibalismus unwahrscheinlich, da sie ihre Eier bevorzugt einzeln ablegen. Die Flexibilität der Eiablage (Möglichkeit zur räumlichen Risikostreuung) ist bei dieser Strategie gering.

3. **viele Eier-Strategen:** diese Gruppe der stark spezialisierten Arten legt viele Eier mit hoher reproduktiver Biomasse an einen Eiablagepunkt und besitzt keine Dispersionsneigung. Aufgrund der hohen Gelegegröße ist Eikannibalismus durchaus denkbar, wurde jedoch bei diesen Arten noch nicht beobachtet. Er ist aber eher unwahrscheinlich, weil bei diesen stark spezialisierten Arten die Eiablage nur dort erfolgt, wo auch Nahrungsressourcen (spezialisierte und damit vorhersagbare Blattläuse) verfügbar sind. Die Flexibilität ist aufgrund der relativ kleinen Eier und hohen potenziellen Gelegegröße hoch, bei der Eiablage kann das Weibchen so auf die Koloniegöße der Beuteart reagieren (nachgewiesen für *P. fulviventris*).

Die drei beschriebenen Strategien werden im Kontext verschiedener graphisch-qualitativer Erklärungsmodelle für Überlebensstrategien, sogenannter „Habitat templets“ (GRIME 1977, SOUTHWOOD 1977) diskutiert.

9 Danksagung

Prof. Dr. ANSELM KRATOCHWIL (Osnabrück) danke ich für die Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit. Als Betreuer vor Ort stand PD Dr. KLAUS HENLE (Leipzig) mit Rat zur Seite. Beiden danke ich für ihre stets auch kurzfristig verfügbare Hilfe und für die eingeräumten Freiheiten bei der Ausgestaltung dieser Arbeit.

Ganz besonders danke ich allen naturnahen und sonstigen UFZlern für ihre ständige Diskussionsbereitschaft, die schönen und inhaltsreichen Kaffeepausen, Kolloquien und die Mithilfe bei der Geländearbeit sowie sonstiger logistischer Unterstützung: BIRGIT FELINKS (Dresden), KLAUS FOLLNER, JUDITH GLÄSER, DR. BERND GRUBER, DR. KURT JAX, MECKI SCHMIES, MATHIAS SCHOLZ (alle Leipzig), PEGGY SELTMANN (Berlin), Dr. SEPP SETTELE (Halle, Saale), Dr. SABINE STAB (Bad Schandau), HENNING STEINICKE (Halle, Saale) und MARLIES UHLIG (Leipzig). KLAUS FOLLNER danke ich speziell für konstruktive Hinweise zum Manuskript. Meine Einbindung im Rahmen des BMBF-Projektes „RIVA“ bescherte mir die sehr interessante Erfahrung, im Rahmen eines großen Projektes mit interdisziplinärer Ausrichtung forschen zu dürfen. Allen RIVAnern vielen Dank, besonders ROBERT BÖHNKE (Leipzig), FRANCIS FOECKLER (Regensburg) und ARNO SCHANOWSKI (Sasbach).

Dr. PETER KUSCHK (Sekt. Sanierungsforschung) danke ich für die Möglichkeit, die Gewächshäuser zu nutzen, der Sektion Analytik für die Möglichkeit zur Benutzung der Micro-Waage.

Allen Mitgliedern der „Syrphid Community“ und Teilnehmern des „1st International Syrphid workshop“ in Stuttgart, die mich bei meiner Arbeit mit unveröffentlichten Daten und Manuskripten, Diskussionsbeiträgen, Kommentaren, Sonderdrucken, schwierig zu beschaffender Literatur und ihrer systematisch-taxonomischen Fachkompetenz unterstützt haben, danke ich ganz herzlich für ihre Hilfe. Besonders möchte ich Dr. WERNER BARKEMEYER (Flensburg), Dr. ETIENNE BRANQUART (Gembloux), CLAUDIA CLAUSEN (Flensburg), Dr. HENRI G. DIRICKX (Genève), DIETER DOCZKAL (Malsch), CYRILLE DUSSAIX (La Ferté-Bernard), Dr. FRANCIS GILBERT (Nottingham), Dr. PAVEL LÁSKA (Olomouc), LIBOR MAZÁNEK (Olomouc), Dr. HOSSEIN SADEGHI-NAMAGHI (Teheran), Dr. ULI SCHMID (Stuttgart), Dr. AXEL SSYMANK (Bonn), Dr. GUNILLA STÅHL (Helsinki), Dr. JENS-HERMANN STUKE (Leer) und Dr. F. CHRIS THOMPSON (Washington, D.C.) für ihre Unterstützung danken. Ich glaube, dass es nicht viele taxonomische Gruppen gibt, deren Bearbeiter eine derart fruchtbare Zusammenarbeit möglich machen.

DR. MARTIN C.D. SPEIGHT (Dublin) gebührt ein besonderes Dankeschön für konzeptionelle Diskussionen, Vorschläge und Motivationshilfen in der Anfangsphase der Arbeit. Dr. EMMANUEL CASTELLA (Genève) danke ich für die statistische Unterstützung.

MARTIN MUSCHE (Halle, Saale) hat mit unglaublichem Einsatz bei der Betreuung der Zuchten mitgeholfen und vor allem viele Tausend Insekten aus den Malaisefallenfängen vorbestimmt und sortiert. Ohne seine Mithilfe wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

PETER HONDELMANN (Hannover) und der Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen in Aschersleben danke ich für die Bereitstellung eines Grundstockes an Blattläusen zur Fütterung meiner kleinen Lieblinge.

Dr. PEER SCHNITTER (Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt) und Dr. THALMANN (Regierungspräsidium Dessau) danke ich für die Erteilung von Genehmigungen zum Fang von Insekten und zum Arbeiten in geschützten Landschaftsbestandteilen.

Den Mitarbeitern der Biosphärenreservatsverwaltung „Mittlere Elbe“ gebührt Dank für die Beratung bei der Flächenauswahl und der Betreuung im Rahmen des RIVA-Projektes.

MARC DETERING (Detering Design Bielefeld) danke ich für fachkundige Tips zur optischen Gestaltung dieser Arbeit.

Diese Arbeit wurde im Rahmen des Projektes „Übertragung und Weiterentwicklung eines robusten Indikationssystems für ökologische Veränderungen in Auen“ mit Mitteln des Bundesministeriums für Bildung und Forschung (FKZ 03395779) gefördert.

Meinen Eltern und meiner Oma danke ich dafür, dass ich mir jederzeit ihrer vollen Unterstützung sicher sein konnte. Zum Schluss möchte ich meiner lieben Freundin SILVIA KLEINWIETFELD danken. Ohne ihre konstruktive Kritik an Konzepten und Manuskripten und ihre Motivationshilfe wäre diese Arbeit nicht zustande gekommen. Danke schön!

10 Literatur

- ADASHKEVICH, B.P. (1975): [Entomophagous insects on vegetable crops.] – Kolos, Moskau, 1-190. [Original in Russisch, Übersetzung durch B. COOPER, Commonwealth Bureau of Plant Breeding].
- AGARWALA, B.K. (1991): Why do ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) cannibalize? – Journal of Biosciences 16(3), 103-109.
- AGARWALA, B.K., BHATTACHARYA, S. & P. BARDHAN ROY (1997): Cluster Laying of Eggs does not Increase the Risk of Cannibalism by First Instar Larvae in Ladybird Beetles. - Proceedings of the Indian National Science Academy B 63(1/2), 1-10.
- AGARWALA, B.K., BHATTACHARYA, S. & P. BARDHAN ROY (1998): Who eats whose eggs? Intra- versus inter-specific interactions in starving ladybird beetles predaceous on aphids. – Ethology, Ecology & Evolution 10, 361-368.
- AGARWALA, B.K. & A.F.G. DIXON (1992): Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. – Ecological Entomology 17, 303-309.
- AGARWALA, B.K. & A.F.G. DIXON (1993): Why do ladybirds lay eggs in clusters? – Functional Ecology 7, 541-548.
- AGARWALA, B.K. & H. YASUDA (2001): Larval interactions in aphidophagous predators: effectiveness of wax cover as defence shield of *Scymnus* larvae against predation from syrphids. – Entomologia experimentalis et applicata 100(1), 101-107.
- AKRE, R.D., ALPERT, G. & T. ALPERT (1973): Life Cycle and Behaviour of *Microdon cothurnatus* in Washington (Diptera: Syrphidae). - Journal of the Kansas Entomological Society 46(3), 327-338.
- AKRE, R.D., GARNETT, W.B. & R.S. ZACK (1988): Biology and Behaviour of *Microdon piperi* in the Pacific Northwest (Diptera: Syrphidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 61(4), 441-452.
- ALBUQUERQUE, G.S., TAUBER, M.J. & C.A. TAUBER (1997): Life-history adaptations and reproductive costs associated with specialization in predaceous insects. – Journal of Animal Ecology 66, 307-317.
- ALEXANDER, R.D. (1974): The evolution of social behaviour. – Annual Review of Ecology and Systematics 5, 325-383.
- ALTMÜLLER, R. (1979): Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). – Pedobiologia 19, 245-278.
- ANDERSSON, H. (1970): Taxonomic Notes on the Genera *Platycheirus* and *Melanostoma* (Dipt., Syrphidae) With Lectotype Designations. – Entomologica scandinavica 1, 236-240.
- ANDRIES, M. (1912): Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von *Microdon* Meigen. – Zeitschrift für Wissenschaftliche Biologie 103(2), 300-361 & 3 Tafeln.
- ANKERSMIT, G.W., DIJKMAN, H., KEUNING, N.J., MERTENS, H., SINS, A. & H.M. TACOMA (1986): *Episyrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. – Entomologia experimentalis et applicata 42, 271-277.
- ASHTON, K.G. (2001): Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? – Diversity and Distributions 7, 289-295.
- AUBERT, J., AUBERT, J.-J. & P. GOELDLIN (1976): Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 49, 115-142.
- AUBERT, J. & M. JACCARD (1981): La migration des Syrphides (Diptères) dans le Jura vaudois. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 54, 367-370.
- BÄRLOCHER, F. (1999): Biostatistik. – Thieme, Stuttgart.

- BAGACHANOVA, A.K. (1990): Fauna i ekologiya mukh-zhurchalok (Diptera, Syrphidae) Yakutii. [The fauna and ecology of the hoverflies (Diptera, Syrphidae) of Yakutia], 1 – 164, Yakutsk Nauchnye Tsentr SO AN SSSR. [Übersetzung durch D. Tikhonov und F.S. Gilbert].
- BALL, S.G. & R.K.A. MORRIS (2000): Provisional atlas of British hoverflies (Diptera, Syrphidae). – Biological Records Centre, Huntingdon.
- BANKOWSKA, R. (1964): Studien über die paläarktischen Arten der Gattung *Sphaerophoria* ST. FARG. et SERV. (Diptera, Syrphidae). – Annales zoologici 22(15), 285-353. - Warschau.
- BANKOWSKA, R. (1968): Materialien zur Kenntnis der *Syrphidae* (Diptera) von Afghanistan. – Fragmenta Faunistica 14(9), 195-208.
- BANKOWSKA, R. (2000): Notes on syrphid flies (Diptera, Syrphidae) of Japan. – Fragmenta Faunistica 43(16), 203-207.
- BANKOWSKA, R., KIERYCH, E., MIKOŁAJCZYK, W., PALMOWSKA, J. & P. TROJAN (1975): Aphid-aphidophage community in Alfalfa cultures (*Medicago sativa* L.) in Poland Part 1. Structure and phenology of the community. – Annales Zoologici 32(14), 299-344.
- BANKOWSKA, R., MIKOŁAJCZYK, W., PALMOWSKA, J. & P. TROJAN (1978): Aphid-aphidophage community in Alfalfa cultures (*Medicago sativa* L.) in Poland Part 3. Abundance regulation of *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) in a chain of oligophagous predators. – Annales Zoologici 34(3), 39-77.
- BANKS, C.J. (1956): Observations on the behaviour and mortality in Coccinellidae before dispersal from the egg shells. – Proceedings of the Royal Entomological Society London A 31(4-6), 56-60.
- BANKS, C.J. (1959): Experiments with suction traps to assess the abundance of Syrphidae (Diptera), with a special reference to aphidophagous species. – Entomologia experimentalis et applicata 2, 110-124.
- BARKALOV, A.V. (2002): Syrphidae collection of Siberian Zoological Museum (curator - A.V.Barkalov). [<http://www.bionet.nsc.ru/szmn/Diptera/Syrphidae.htm>].
- BARKEMEYER, W. (1979): Zur Schwebfliegenfauna des Fintlandsmoores bei Oldenburg nach Frabschalenfängen (Diptera, Syrphidae). – Drosera` 79(2), 49-58.
- BARKEMEYER, W. (1994): Untersuchung zum Vorkommen der Schwebfliegen in Niedersachsen und Bremen (Diptera: Syrphidae). – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen 31, 1-514.
- BARKEMEYER, W. (1997): Zur Ökologie der Schwebfliegen und anderer Fliegen urbaner Bereiche. – Archiv zoologischer Publikationen Band 3, 1-187.
- BARLOW, C.A. (1961): On the biology and reproductive capacity of *Syrphus corollae* (Diptera: Syrphidae). – Entomologia experimentalis et applicata 4, 91-100.
- BARR, B. (1995): Feeding behaviour and mouthpart structure of larvae of *Microdon eggeri* and *Microdon mutabilis* (Diptera Syrphidae). – Dipterists Digest 2(1), 31-36.
- BARTSCH, H. (1995): Check List for Swedish Hoverflies. – Eigenverlag, Järfälla, Schweden.
- BASTIAN, O. (1984): Zum Vorkommen und zur Effektivität aphidophager Prädatoren in Koniferenjungwüchsen des Tharandter Waldes. – Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere 111, 245-279.
- BASTIAN, O. (1986): Schwebfliegen. – Die Neue Brehm-Bücherei 576, 1-168. – A. Ziemsen, Lutherstadt Wittenberg.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & C.R. TOWNSEND (1990): Ecology – Individuals, Populations, Communities. – Blackwell Scientific, Oxford.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & C.R. TOWNSEND (1991): Ökologie, Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. – Birkhäuser, Basel u.a.

- BELCARI, A., DACCORDI, M., KOZÁNEK, M., MUNARI, L., RASPI, A. & L. RIVISECCHI (1995): Diptera Platypezoidea, Syrphoidea. - In: MINELLI, A., RUFFO, S. & S. LA POSTA (eds.): Checklist delle specie della fauna italiana 70, 6-19.
- BELLIURE, B. & J.P. MICHAUD (2001): Biology and Behaviour of *Pseudodoros clavatus* (Diptera: Syrphidae), an Important Predator of Citrus Aphids. – *Annals of the Entomological Society of America* 94(1), 91-96.
- BENESTAD, E. (1970): Laboratory Experiments on the Biology of *Syrphus corollae* (Fabr.) (Dipt., Syrphidae). – *Norsk entomologisk Tidsskrift* 17, 77-85.
- BENNETTOVA, B. & G. FRAENKEL (1981): What determines the number of ovarioles in a fly ovary? – *Journal of Insect Physiology* 27(6), 403-410.
- BERENBAUM, M.R. (1990): Evolution of specialization in insect-umbellifer associations. – *Annual Review of Entomology* 35, 319-343.
- BERNAYS, E.A. (1998): The value of being a resource specialist: behavioural support for a neural hypothesis. – *The American Naturalist* 151, 451-464.
- BERRIGAN, D. (1991): The allometry of egg size and number in insects. – *Oikos* 60, 313-321.
- BILDE, T. & S. TOFT (1997): Limited Predation Capacity by Generalist Arthropod Predators on the Cereal Aphid, *Rhopalosiphum padi*. – *Entomological Research in Organic Agriculture* 1997, 143-150.
- BIONDI, M., DACCORDI, M. & F. MASON (1991): Contributo alla conoscenza dei Ditteri Sirfidi delle aree umide del Parco Nazionale del Circeo (Lazio) (Diptera, Brachycera, Syrphidae). – *Bollettino Associazione Romana di Entomologia* 45, 9-25.
- BLACKBURN, T.M. & K.J. GASTON (1994): Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications. – *Trends in Ecology and Evolution* 9(12), 471-474.
- BLACKMAN, R.L. & V.F. EASTOP (1984): *Aphids on the World's Crops: An Identification Guide*. – Wiley & Sons, Chichester u.a.
- BLACKMAN, R.L. & V.F. EASTOP (1994): *Aphids on the World's Trees: An Identification and Information Guide*. – CAB International, Wallingford.
- BOKMA, F. (2001): Evolution of body size: limitations of an energetic definition of fitness. – *Functional Ecology* 15, 696-699.
- BOLET, B. & I. DAHL JENSEN (1980): En undersøgelse af aphidophage syrphiders økologi. – Specialrapport. Zoologisk Laboratorium Århus Universitet. – 178 Seiten.
- BOMBOSCH, S. (1963): Untersuchungen zur Vermehrung von *Aphis fabae* SCOP. in Samenröbenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae). – *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 52, 105-141.
- BONDURIANSKY, R. & R.J. BROOKS (1999): Reproductive allocation and reproductive ecology of seven species of Diptera. - *Ecological Entomology* 24, 389-395.
- BOYES, J.W., BRINK, J.M. VAN & B.C. BOYES (1971): Chromosomes of Syrphinae (Diptera: Syrphidae). – *Miscellaneous publications of the Genetics Society of Canada* 1, 1-158 & 39 Tafeln.
- BRADSHAW, W.E. (1986): Pervasive Themes in Insect Life Cycle Strategies. – In: TAYLOR, F. & R. KARBAN (eds.): *The Evolution of Insect Life Cycles*, 261-275. – Springer, New York u.a.
- BRANQUART, E. (1999): Life-history strategies of hoverflies with predacious larvae (Diptera: Syrphinae). – Dissertation Faculté Universitaire des Sciences agronomiques, Gembloux, Belgien. [unveröff.]
- BRANQUART, E., HEMPTINNE, J.-L., BAUFFE, C. & L. BENFEKIH (1997): Cannibalism in *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). – *Entomophaga* 42, 145-152.
- BRANQUART, E. & J.-L. HEMPTINNE (2000a): Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). - *European Journal of Entomology* 97, 165-170.

- BRANQUART, E. & J.-L. HEMPTINNE (2000b): Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). – *Ecography* 23(6), 732-742.
- BRISTOW, C.M. (1988): What makes a Predator Specialize? – *Trends in Ecology and Evolution* 3(1), 1-2.
- BROWN, H.D. (1972): The behaviour of newly hatched coccinellid larvae (Coleoptera: Coccinellidae). – *Journal of the entomological Society of southern Africa* 35(1), 149-157.
- BROWN, J.H. (1995): *Macroecology*. – University of Chicago Press, Chicago & London.
- BUCK, N. DE (1990): Bloembezoek en bestuivingsecologie van Zweefvliegen (Diptera, Syrphidae) in het bijzonder voor België. – *Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen* 60, 1-167.
- BURT, A. (1989): Comparative methods using phylogenetically independent contrasts. – In: HARVEY, P.H. & L. PARTIDGE (eds.): *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. – Oxford University Press, 33-53, Oxford.
- CARTER, N., MCLEAN, I.F.G., WATT, A.D. & A.F.G. DIXON (1980): Cereal aphids: a case study and review. – *Applied Biology* 5, 271-348.
- CASPERS, N. (1980): Zur Larvalentwicklung und Produktionsökologie von *Tipula maxima* PODA (Diptera, Nematocera, Tipulidae). – *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 58(3), 273-309.
- CEPELÁK, J. & H. VLCKOVÁ (1964): Über das Vorkommen und die Ökologie höherer Fliegen, insbesondere der Schwebfliegen des Súr-Naturschutzgebietes. – *Biologické práce* 10, 5-42.
- CHAMBERS, R.J., SUNDERLAND, K.D., STACEY, D.L. & I.J. WYATT (1986): Control of cereal aphids in winter wheat by natural enemies: aphid-specific predators, parasitoids and pathogenic fungi. – *Annals of applied Biology* 108, 219-231.
- CHANDLER, A.E.F. (1966): Some aspects of host plant selection in aphidophagous Syrphidae. – In: HODEK, I. (ed.): *Ecology of Aphidophagous Insects*, 113-115. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- CHANDLER, A.E.F. (1968a): A preliminary key to the eggs of some of the commoner aphidophagous Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. – *Transactions of the Royal entomological Society of London* 120(8), 199-217.
- CHANDLER, A.E.F. (1968b): Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). – *Annals of Applied Biology* 61, 415-423.
- CHANDLER, A.E.F. (1968c): The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). – *Annals of Applied Biology* 61, 425-434.
- CHANDLER, A.E.F. (1968d): Some factors influencing the occurrence and site of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). – *Annals of Applied Biology* 61, 434-446.
- CHANDLER, A.E.F. (1969): Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous Syrphidae (Diptera) after contact with aphids. – *Animal Behaviour* 17, 673-678.
- CHANDLER, P. (1998, ed.): Check list of insect of the British Isles (New Series), Part 1: Diptera. – Royal Entomological Society, London.
- CHENG, X., LÜ, J., HUANG, C., ZHOU, H., DAI, Z. & G. ZHANG (2000): Determination of phylogenetic position of *Pipizini* (Diptera: Syrphidae): based on molecular biological and morphological data. – *Science in China (Series C)* 43 (2), 146-156.
- CLAUBEN, C. & M. HAUSER (1990): Neue Syrphidenvorkommen aus Marroko und Tunesien (Diptera, Syrphidae). – *Entomofauna* 11(25), 433-438.
- CLAUBEN, C. & J.A.W. LUCAS (1988): Zur Kenntnis der Schwebfliegenfauna der Insel Kreta mit der Beschreibung von *Eumerus minotaurus* sp.n. (Diptera, Syrphidae). – *Entomofauna* 9(5), 133-168.

- DARWIN, C. (1859): On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. – John Murray, London.
- DAVIDSON, W.M. (1922): Notes on certain species of *Melanostoma* (Diptera, Syrphidae). – Transactions of the American Entomological Society 48, 35-47 + 1 Tafel.
- DEAN, G.J. (1974): Effects of parasites and predators on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). – Bulletin of entomological research 63, 411-422. Wallingford.
- DELUCCHI, V., PSCHORN-WALCHER, H. & H. ZWÖLFER (1957): *Cnemodon*-Arten (Syrphidae) als Räuber von *Dreyfusia piceae* Ratz. (*Adelgidae*). – Zeitschrift für angewandte Entomologie 41, 246-259.
- DETHIER, M. & P. GOELDIN DE TIEFENAU (1981): Les Syrphidae des pelouses alpines au Parc national suisse. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 54, 65-77.
- DIMETRY, N.Z. (1974): The consequences of egg cannibalism in *Adalia bipunctata* [Coleoptera: Coccinellidae]. – Entomophaga 19(4), 445-451.
- DINGLE, H. (1986): The Evolution of Insect Life Cycle Syndromes. – In: TAYLOR, F. & R. KARBAN (eds.): The Evolution of Insect Life Cycles, 187-203. – Springer, New York u.a.
- DIRICKX, H.G. (1994): Atlas des Diptères syrphides de la région méditerranéenne. – Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturels de Belgique 75, 1-317.
- DIRICKX, H.G. (1998): Catalogue Synonymique et Géographique des Syrphidae (Diptera) de la région Afrotropicale. – Instrumenta Biodiversitatis 2, 1-187. – Muséum d'histoire naturelle Genève, Ville de Genève, Suisse.
- DIRICKX, H.G. (2001): Notes sur le genre *Melanostoma* Schiner, 1860 (Diptera, Syrphidae) à Madagascar et les îles voisines avec descriptions de cinq espèces nouvelles. – Revue Suisse de Zoologie 108(4), 993-1029.
- DIXON, A.F.G. (1958): An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). – Journal of Animal Ecology 27, 259-281.
- DIXON, A.F.G. (1998): Aphid Ecology - An optimization approach. Second edition. Chapman & Hall, London u.a.
- DIXON, A.F.G. (2000): Insect predator- prey dynamics – Ladybird beetles and biological control. – Cambridge University Press, Cambridge.
- DIXON, A.F.G. & Y. GUO (1993): Egg and cluster size in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae): The direct and indirect effects of aphid abundance. – European Journal of Entomology 90, 457-463.
- DIXON, A.F.G. & J.-L. HEMPTINNE (2001): Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey. – Ecology 82(7), 1847-1856.
- DIXON, A.F.G., HORTH, S. & P. KINDLMANN (1993): Migration in insects: cost and strategies. – Journal of Animal Ecology 62, 182-190.
- DIXON, A.F.G., KINDLMANN, P. & V. JAROSIK (1995): Body size distribution in aphids: relative surface area of specific plant structures. – Ecological Entomology 20, 111-117.
- DIXON, A.F.G. & L.A. STEWART (1991): Size and foraging in ladybird beetles. - In: POLGÁR, L., CHAMBERS, R.J., DIXON, A.F.G. & I. HODEK (eds.): Behaviour and impact of Aphidophaga, 123-132. - SPB Academic Publishing, The Hague.
- DIXON, T.J. (1959): Studies on Oviposition Behaviour of Syrphidae (Diptera). – Transactions of the Royal entomological Society London 111(3), 57-80 + 1 Tafel.
- DIXON, T.J. (1960): Key to and descriptions of the third instar larvae of some species of Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. – Transactions of the Royal entomological Society London 112(13), 345-379.

- DOCZKAL, D., SCHMID, U., SSYMANK, A., STUKE, J.-H., TREIBER, R. & M. HAUSER (1993): Rote Liste der Schwebfliegen Baden-Württembergs. - *Natur und Landschaft* 68(12), 608-617.
- DRABBLE, E. & H. DRABBLE (1926): The Syrphid Visitors to certain Flowers. – *New Phytologist* 16(5/6), 105-109.
- DRANSFIELD, R. D. (1975): The ecology of grassland and cereal aphids. - PhD Thesis, London University. [zit. nach GILBERT in litt.]
- DUFFIELD, R.M. (1981): Biology of *Microdon fuscipennis* (Diptera: Syrphidae) with interpretation of the reproductive strategies of *Microdon* species found north of Mexico. – *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 83(4), 716-724.
- DUNN, J.A. (1949): The parasites and predators of potato aphids. – *Bulletin of entomological research* 40, 97-122.
- DUNN, J.A. (1960): The natural enemies of the lettuce root aphid, *Pemphigus bursarius* (L.). – *Bulletin of entomological Research* 51, 271-278.
- DUŠEK, J. & J. KRISTEK (1959): Poznámky k vyskytu a bionomii larev pestrebeč (Diptera, Syrphidae) v hálkách topolových dutilek. [Zum Auftreten und zur Bionomie der Syrphidenlarven (*Syrphidae*, *Dipt.*) in den Cecidien der Pappelblattläuse.] – *Zoologické Listy Folia Zoologica* 8(22)(4), 299-308 und 2 Tafeln.
- DUŠEK, J. & J. KRISTEK (1967): Zur Kenntnis der Schwebfliegenlarven (*Diptera*, *Syrphidae*) in den Gallen der Pappelblattläuse (*Homoptera*, *Pemphigidae*). – *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 60, 124-136.
- DUŠEK, J. & P. LÁSKA (1959): Beitrag zur Kenntnis einiger unbekannter aphidophager Syrphiden-Larven (Diptera, Syrphidae). – *Acta Societatis Entomologicae Cechosloveniae* 56(3), 279-292.
- DUŠEK, J. & P. LÁSKA (1986): Life cycle strategies of aphidophagous syrphids (Minireview). – In: HODEK, I. (ed.): *Ecology of Aphidophagous Insects*, 185-192. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- DUZGÜNES, Z., TOROS, S., KILINCER, N. & B. KOVANCI (1982): [The parasites and predators of the species of Aphidoidea found in the province of Ankara]. - 1-251, Ministry of Agriculture & Forestry, Ankara, Turkey. [in Türkisch] [zit. nach GILBERT in litt.]
- DZIOCK, F. (1997): Freiland- und Laboruntersuchungen zur Lebensweise von *Atherix ibis* (FABRICIUS, 1798) (Diptera, Athericidae) im Einzugsbereich der mittleren Ems (Münsterland). – Diplomarbeit, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Institut für Spezielle Zoologie, Abteilung für Limnologie. [unveröffentlicht]
- DZIOCK, F. & U. SCHMID (i. Vorb.): Brushing the eyes - Observations of copulatory courtship behaviour in the Syrphidae (Diptera).
- EICKWORT, K. R. (1977): Population dynamics of a relatively rare species of milkweed beetle (*Labidomera*). - *Ecology* 58, 527-538.
- EILENBERG, J. (2000): 1.13. Entomophthorales on Diptera. – In: PAPP, L. & B. DARVAS (Eds.): *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera Volume 1 General and Applied Dipterology*, 519-533. – Science Herald, Budapest.
- ELMES, G.W., BARR, B., THOMAS, J.A. & R.T. CLARKE (1999): Extreme host specificity by *Microdon mutabilis* (Diptera: Syrphidae), a social parasite of ants. - *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, 447-453.
- EVENHUIS, H.H. (1958): Een oecologisch onderzoek over de appelbloedluis, *Eriosoma lanigerum* (Hausm.), en haar parasiet *Aphelinus mali* (Hald.) in Nederland. – *Tijdschrift over plantenziekten* 64, 1-103. [zitiert nach BARKEMEYER 1994]
- FELSENSTEIN, J. (1985): Phylogenies and the comparative method. – *The American Naturalist* 125, 1-15.
- FLUKE, C.L. (1929): The known predacious and parasitic enemies of the pea aphid in North America. – *Bulletin of the Wisconsin agricultural experimental Station* 93, 1-47.

- FLUKE, C.L. (1957): A study of the male genitalia of the Melanostomini (Diptera-Syrphidae). – Wisconsin Academy of Science, Arts and Letters 46, 261-279.
- FOX, C.W. & M.E. CZESAK (2000): Evolutionary Ecology of Progeny Size in Arthropods. – Annual Review of Entomology 45, 341-369.
- FOX, C.W., THAKAR, M.S. & T.A. MOUSSEAU (1997): Egg size plasticity in a seed beetle: an adaptive maternal effect. – The American Naturalist 149(1), 149-163.
- FRAENKEL, G. & G. BHASKARAN (1973): Pupariation and Pupation in Cyclorrhaphous Flies (Diptera): Terminology and Interpretation. – Annals of the Entomological Society of America 66, 418-422.
- FULMEK, L. (1957): Insekten als Blattlausfeinde. – Annalen des Naturhistorischen Museums Wien 61, 110-227.
- FUTUYMA, D.J. (1998): Evolutionary Biology, 3rd edition. - Sinauer Associates, Massachusetts.
- GALECKA, B. (1966): The role of predators in the reduction of two species of potato aphids, *Aphis nasturtii* Kalt. and *A. frangulae* Kalt. - Ekologia Polska (A) 14, 245-274.
- GARCÍA-BARROS, E. (2000): Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). – Biological Journal of the Linnean Society 70, 251-284.
- GARLAND, T. & S.C. ADOLPH (1994): Why Not to Do Two-Species Comparative Studies: Limitations on Inferring Adaptation. – Physiological Zoology 67(4), 797-828.
- GARLAND, T., MIDFORD, P.E. & A.R. IVES (1999): An Introduction to Phylogenetically Based Statistical Methods, with a New Method for Confidence Intervals on Ancestral Values. – American Zoologist 39, 374-388.
- GARNETT, W.B., AKRE, R.D. & R.S. ZACK (1990): External Morphology of Four Species of *Microdon* Immatures (Diptera: Syrphidae) from the Pacific Northwest. – Annals of the Entomological Society of America 83(1), 68-80.
- GATTER, W. & U. SCHMID (1990): Wanderung der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) am Randecker Maar. - Spixiana Supplement 15, 1-100.
- GAUMONT, L. (1929): Conditions générales de pullulation des aphides. – Annales des Épiphyties 15, 256-316.
- GIARD, A. (1896): Sur un changement de régime des larves de *Melanostoma mellina* L. (Dipt.). – Bulletin de la Société Entomologique de France 65, 234-235.
- GIL COLLADO, J. (1930): Monografía de los Sífidos de Espana. – Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales Serie Zoológica 54, 1-376.
- GILBERT, F.S. (1981): Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. – Ecological Entomology 6, 245-262.
- GILBERT, F.S. (1984): Thermoregulation and the structure of swarms in *Syrphus ribesii* (Syrphidae). – Oikos 42, 249-255.
- GILBERT, F.S. (1985a): Morphometric patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). – Proceedings of the Royal Society of London B 224, 79-90.
- GILBERT, F.S. (1985b): Ecomorphological relationships in hoverflies (Diptera, Syrphidae). – Proceedings of the Royal Society of London B 224, 91-105.
- GILBERT, F.S. (1985c): Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). – Ecological Entomology 10, 385-392.
- GILBERT, F.S. (1990): Size, Phylogeny and Life-History in the Evolution of Feeding Specialization in Insect Predators. - In: GILBERT, F. (ed.): Insect Life Cycles: Genetics, Evolution and Co-ordination, 101-124. - Springer-Verlag, London u.a.

- GILBERT, F.S., ROTHERAY, G., EMERSON, P. & R. ZAFAR (1994): The evolution of feeding strategies. – In: EGGLETON, P. & R. VANE-WRIGHT (eds): Phylogenetics and ecology, 324-343. - Academic Press, London.
- GLUMAC, S. (1960): Phylogenetical System of the Syrphid-flies (Syrphidae Diptera) Based upon the Male Genitalia Structure and the Type of the Larvae with Characteristics of the Family and Tribes. – Bulletin du Museum d`Histoire Naturelle Belgrade 1960, Série B 16, 69-103.
- GLUMAC, S. (1966): Syrphid larvae as aphid predators in Yugoslavia. – In: HODEK, I. (ed.): Ecology of Aphidophagous Insects, 163-164. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- GODFRAY, H.C.J. & G.A. PARKER (1991): Clutch size, fecundity and parent-offspring conflict. – Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 332, 67-79.
- GOELDIN DE TIEFENAU, P. (1974): Contribution à l`étude systématique et écologique des Syrphidae (Dipt.) de la Suisse occidentale. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 47(3-4), 151-252.
- GOELDIN DE TIEFENAU, P., MAIBACH, A. & M.C.D. SPEIGHT (1990): Sur quelques espèces de *Platycheirus* (Diptera, Syrphidae) nouvelles ou méconnues. - Dipterists Digest 5, 19-44.
- GOFFE, E.R. (1952): An Outline of a Revised Classification of the Syrphidae (Diptera) on Phylogenetic Lines. – Transactions of the Society for British Entomology 11(4), 97-124.
- GOMES, A. (1981): Sifideos colhidos em Portugal durante 1977 (Diptera, Syrphidae). - Agronomia Lusitana 41, 5-24.
- GOOT, V.S. VAN DER (1981): De zweefvliegen van Noordwest - Europa en Europees Rusland, in het bijzonder van de Benelux. - Bibliotheek van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging uitgave nr. 32.
- GOOT, V.S. VAN DER & R.A.J. GRABANDT (1970): Some species of the genera *Melanostoma*, *Platycheirus* and *Pyrophaena* (Diptera, Syrphidae) and their relation to flowers. – Entomologische Berichten 30, 135-143. Amsterdam.
- GORMAN, L. (1996): Some field observations on three uncommon hoverflies – *Doros profuges* (Harris), *Microdon mutabilis* (L.) and *Cheilosia chrysocoma* (Mg.) (Dip.: Syrphidae) in Lancashire, 1991-1996. – Entomologist`s Record 108, 311-312.
- GREENSLADE, P.J.M. (1983): Adversity Selection and the Habitat Templet. – The American Naturalist 122(3), 352-365.
- GRIME, J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - The American Naturalist 111, 1169-1194.
- GROSSER, N. & J. KLAPPERSTÜCK (1977): Ökologische Untersuchungen an Syrphiden zweier Agrobiozönosen. – Hercynia N.F. 14(2), 124-144.
- GUNTRIP, J., SIBLY, M. & R.H. SMITH (1997): Controlling resource acquisition to reveal a life history trade-off: egg mass and clutch size in an iteroparous seed predator, *Prostephanus truncatus*. – Ecological Entomology 22, 264-270.
- HÅGVAR, E. (1974): Effectiveness of larvae of *Syrphus ribesii* and *S. corollae* (Diptera: Syrphidae) as predators on *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). – Entomophaga 19(2), 123-134.
- HAMRUM, C.L. (1966): Food utilization of the common Minnesota Syrphinae species. - In: HODEK, I. (ed.): Ecology of Aphidophagous Insects, 71-73. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- HAN, H.-Y., CHOI, D.-S., KIM, J.-I. & H.-W. BYUN (1998): A Catalog of the Syrphidae (Insecta: Diptera) of Korea. – Insecta Koreana 15, 95.
- HANSKI, I. (1976): Assimilation by *Lucilia illustris* (Diptera) larvae in constant and changing temperatures. – Oikos 27, 288-299.
- HANSKI, I. (1999): Metapopulation Ecology. – Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press.

- HARVEY, P.H. & M.D. PAGEL (1991): The Comparative Method in Evolutionary Biology. – Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press.
- HARVEY, P.H. & A. PURVIS (1991): Comparative Methods for explaining adaptations. – Nature 351, 619-624.
- HAUSER, M. (1998): Zur Schwebfliegenfauna (Diptera, Syrphidae) Aserbajdschans, mit der Beschreibung von zwei neuen Arten. – Volucella 3(1/2), 15-26.
- HEEGER, E. (1858): Neue Metamorphosen einiger Dipteren. – Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien (mathematisch-naturwissenschaftliche Classe) 31, 295-309 & 4 Tafeln.
- HEIE, O.E. (1980): The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. I General Part. The Families Mindaridae, Hormaphididae, Thelaxidae, Anoeciidae, and Pemphigidae. – Fauna Entomologica Scandinavica 9, 1-236. Klampenborg.
- HEIE, O.E. (1982): The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. II. The family Drepanosiphidae. – Fauna Entomologica Scandinavica 11, 1-176. Klampenborg.
- HEIE, O.E. (1986): The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. III Family Aphididae: subfamily Pterocommatinae & tribe Aphidini of subfamily Aphidinae. – Fauna Entomologica Scandinavica 17, 1-314. Leiden.
- HEIE, O.E. (1992): The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. IV Family Aphididae: Part 1 of tribe Macrosiphini of subfamily Aphidinae. – Fauna Entomologica Scandinavica 25, 1-188. Leiden.
- HEIE, O.E. (1994): The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. V Family Aphididae: Part 2 of tribe Macrosiphini of subfamily Aphidinae. – Fauna Entomologica Scandinavica 28, 1-242. Leiden.
- HEIE, O.E. (1995): The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. VI Family Aphididae: Part 3 of tribe Macrosiphini of subfamily Aphidinae, and family Lachnidae. – Fauna Entomologica Scandinavica 31, 1-217. Leiden.
- HEISS, E.M. (1938): A classification of the larvae and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. – Illinois Biological Monographs 16(4), 1-142 & 17 Tafeln.
- HEMPITINNE, J.-L. & A.F.G. DIXON (1997): Are Aphidophagous Ladybirds (Coccinellidae) Prudent Predators? – Entomological Research in Organic Agriculture 1997, 151-159.
- HEYDEMANN, B. (1967): Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 14, 185-212.
- HINDAYANA, D., MEYHÖFER, R., SCHOLZ, D. & H.-M. POEHLING (2001): Intraguild Predation among the Hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and Other Aphidophagous Predators. – Biological Control 20, 236-246.
- HOBBY, B.M. & K.G.V. SMITH (1961a): The bionomics of *Empis tessellata* F. (Dipt., Empididae). – Entomologist`s Monthly Magazine 97, 2-10.
- HOBBY, B.M. & K.G.V. SMITH (1961b): The bionomics of *Empis opaca* F. (Dipt., Empididae). – Entomologist`s Monthly Magazine 97, 204-208.
- HODEK, I. (1993): Habitat and Food Specificity in Aphidophagous Predators. – Biocontrol Science and Technology 3, 91-100.
- HODEK, I. & A. HONEK (1996): Ecology of Coccinellidae. – Series Entomologia 54, 1-464. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht u.a.
- HOFVANG, T. (1973): Energy Flow in *Tipula excisa* Schum. (Diptera, Tipulidae) in a High Mountain Area, Finse, South Norway. – Norwegian Journal of Zoology 21, 7-16.
- HONDELMANN, P. (1998): Zur Schwebfliegen-Fauna (Diptera, Syrphidae) von Agrarökosystemen am Beispiel der Lößböden Südniedersachsens. – Drosera ´98(2), 113-122.

- HONEK, A. (1983): Factors affecting the distribution of larvae of aphid predators (Col., Coccinellidae and Dipt., Syrphidae) in cereal stands. – Zeitschrift für angewandte Entomologie 95, 336-345.
- HOPPER, K.R. (1999): Risk-spreading and bet-hedging in Insect Population Biology. – Annual Review of Entomology 44, 535-560.
- HÖVEMEYER, K. (1995): Trophic links, nutrient fluxes, and natural history in the *Allium ursinum* food web, with particular reference to life history traits of two hoverfly herbivores (Diptera: Syrphidae). – Oecologia 102, 86-94.
- HÖVEMEYER, K. (2000): 1.11. Ecology of Diptera. - In: PAPP, L. & B. DARVAS (Eds.): Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera Volume 1 General and Applied Dipterology, 437-489. – Science Herald, Budapest.
- HOWARD, R.W., AKRE, R.D. & W.B. GARNETT (1990): Chemical Mimicry in an Obligate Predator of Carpenter Ants (Hymenoptera: Formicidae). – Annals of the Entomological Society of America 83(3), 607-616.
- HUEY, R.B. & A.F. BENNETT (1986): A Comparative Approach to Field and Laboratory Studies in Evolutionary Biology. – In: FEDER, M.E. & G.V. LAUDER (eds.): Predator-Prey Relationships, 82-98. – University Of Chicago Press, Chicago.
- HUGHES, J.B. (2000): The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. – Oecologia 123, 375-383.
- HURST, G.D.D. & M.E.N. MAJERUS (1993): Why do maternally inherited microorganisms kill males? – Heredity 71, 81-95.
- HURST, G.D.D., MAJERUS, M.E.N. & L.E. WALKER (1992): Cytoplasmic male killing elements in *Adalia bipunctata* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae). – Heredity 69, 84-91.
- HUTCHINSON, G.E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? – The American Naturalist 93, 145-159.
- HYDE, H.A. & D.A. WILLIAMS (1946): Studies in atmospheric pollen III. Pollen production and pollen incidence in ribwort plantain (*Plantago lanceolata* L.). – New Phytologist 45, 271-277.
- IMHOF, G. (1979): 25 Arthropod communities connected with Phragmites. – In: LÖFFLER, H. (ed.): Neusiedlersee. The limnology of a shallow lake in central Europe, 389-397. – Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague etc.
- IVES, A.R. (1989): The optimal clutch size of insects when many female oviposit per patch. – The American Naturalist 133(5), 671-687.
- KADAMSHOEV, M. (1983): [The cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.) and its natural enemies in the western Pamir Mountains]. - Izvestija Akademii Nauk Tadzikskoj SSR, Otdelenie Biologiceskich Nauk 1983(4), 58-60.[in Russisch][zit. nach GILBERT in litt.]
- KAN, E. (1988a): Assessment of Aphid Colonies by Hoverflies. I Maple Aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae). – Journal of Ethology 6, 39-48.
- KAN, E. (1988b): Assessment of Aphid Colonies by Hoverflies. II Pea Aphids and 3 Syrphid Species; *Betasyrphus serarius* (Wiedemann), *Metasyrphus frequens* Matsumura and *Syrphus vitripennis* (Meigen) (Diptera: Syrphidae). – Journal of Ethology 6, 135-142.
- KAN, E. (1989): Assessment of Aphid Colonies by Hoverflies. III Pea Aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae). – Journal of Ethology 7, 1-6.
- KAN, E. & M. SASAKAWA (1986): Assessment of the Maple Aphid Colony by the Hover Fly, *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae) I. – Journal of Ethology 4, 121-127.
- KANERVO, E. (1938a): Die Gattung *Melanostoma* Schin. (Dipt., Syrphidae) und ihre finnischen Vertreter. – Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 4(2), 98-105.
- KANERVO, E. (1938b): Die Syrphidenfauna (Dipt.) Sibiriens in vorläufiger Zusammenstellung. - Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 4(3), 145-170.

- KASSEBEER, C.F. (2000): Zur Identität von *Melanostoma bituberculatum* LOEW, 1858 (Diptera, Syrphidae), nebst der Beschreibung einer verwandten Art. – Dipteron 3(2), 173-180. - Kiel.
- KATZOURAKIS, A., PURVIS, A., AZMEH, S., ROTHERAY, G. & F. GILBERT (2001): Macroevolution of hoverflies (Diptera: Syrphidae): the effect of using higher-level taxa in studies of biodiversity, and correlates of species richness. – Journal of Evolutionary Biology 14, 219-227.
- KAWAI, A. (1978): Sibling Cannibalism in the First Instar Larvae of *Harmonia axyridis* PALLAS (Coleoptera, Coccinellidae). – Kontyu 46(1), 14-19.
- KENNEDY, J.S. (1966): Summing-Up of the Section III. - In: HODEK, I. (ed.): Ecology of Aphidophagous Insects, 151-153. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- KIKUCHI, T. (1965): Role of interspecific dominance-subordination relationship on the appearance of flower-visiting insects. – Science Report Tohoku University Series IV (Biol.) 31, 275–296.
- KINDLMANN, P. & A.F.G. DIXON (2001): When and why top-down regulation fails in arthropod predator-prey systems. – Basic and Applied Ecology 2, 333-340.
- KINDLMANN, P., DIXON, A.F.G. & I. DOSTÁLKOVÁ (1999): Does Body Size Optimization Result in Skewed Body Size Distribution on a Logarithmic Scale? – The American Naturalist 153(4), 445-447.
- KOKOBU, H. & P. DUELLI (1986): Aerial population movement and vertical distribution of aphidophagous insects in cornfields (Chrysopidae, Coccinellidae and Syrphidae). - In: HODEK, I. (ed.): Ecology of Aphidophagous Insects, 279-284. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- KORFIATIS, K.J. & G.P. STAMOU (1999): Habitat Templates and the Changing Worldview of Ecology. – Biology and Philosophy 14, 375-393.
- KOZŁOWSKI, J. & J. WEINER (1997): Interspecific allometries are by-products of body size optimisation. – The American Naturalist 149, 352-380.
- KRATOCHWIL, A. & T. ABMANN (1996): Biozönotische Konnekte im Vegetationsmosaik nordwestdeutscher Huddelandschaften. - Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft 8, 237-282.
- KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften. - Ulmer, Stuttgart.
- KRAUSE, U. & H.M. POEHLING (1996): Overwintering, oviposition and population dynamics of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in Northern Germany in relation to small and large-scale landscape structure. – In: BOOIJ, C.J.H. & L.J.M.F. DEN NIJS (eds.): Arthropod natural enemies in arable land II. Survival, reproduction and enhancement. – Acta Jutlandica 71(2), 157-169.
- KULA, E. (1980): Syrphidenlarven, Predatoren der Blattlaus *Cinaria pilicornis* Htg. – Acta Universitatis Agriculturae Series C (Facultas silviculturae) 49(2-4), 201-208.
- KULA, E. (1982): The Syrphid flies (Syrphidae, Diptera) of spruce forest. – Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis, Biologia 74(7), 61-64.
- KUMAR, D. & G.C. VARMA (1996): Studies on the biology of various predators of mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.). - Journal of Insect Science 9(2), 175-177.
- KURIR, A. (1963): Zur Biologie zweier aphidophager Schwebfliegen (*Dipt. Syrphidae*): *Heringia heringi* Zetterstedt und *Pipiza festiva* Meigen in den Gallen der späten Blattstieldrehgallen-Pappelblattlaus (*Pemphigus spirothecae* Passerini) auf der Pyramidenpappel (*Populus nigra* var. *pyramidalis* Spach). – Zeitschrift für angewandte Entomologie 52, 61-83.
- KUZNETZOV, S.Y. (1988): [Morphology of the Eggs Hoverflies]. – Revue d'Entomologie de l'URSS 67(4), 741-753 & 10 Tafeln.[Russisch mit englischer Zusammenfassung]
- KUZNETZOV, S.Y. (1993): A Checklist of Latvian, Lithuanian and Estonian hoverflies (Diptera, Syrphidae). – Dipterological Research 4, 35-47.
- LÁSKA, P. (1978): Les connaissances actuelles sur la spécialisation alimentaire des différentes espèces de larves aphidiphages de Syrphidae. – Annales de zoologie / Écologie animale 10(3), 395-397.

- LÁSKA, P. (1984): A method of comparing the role of aphid parasitoids and predators exemplified by the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. – Acta entomologica bohemoslovaca 81, 81-89.
- LAWTON, J.H. (1999): Are there general laws in ecology? – Oikos 84, 177-192.
- LEEREVELD, H. (1982): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and Syrphid Flies III. Worldwide survey of crop and intestine contents of certain anthophilous syrphid flies. – Tijdschrift voor Entomologie 125(2), 25-35.
- LEEREVELD, H. (1984): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and Syrphid Flies. VI. Aspects of the Anthecology of Cyperaceae and Sparganium erectum L. – Acta botanica Neerlandica 33(4), 475-482.
- LÖVEI, G.L., MACLEOD, A. & J.M. HICKMAN (1998): Dispersal and effects of barriers on the movement of the New Zealand hover fly *Melanostoma fasciatum* (Dipt., Syrphidae) on cultivated land. – Journal of Applied Entomology 122, 115-120.
- LUCAS, J.A.W. (1996): Notes on Syrphid Flies of Portugal (Diptera, Syrphidae). – Agronomia Lusitana 45(4), 317-326.
- LUNDBECK, W. (1916): Diptera Danica – Genera and Species of Flies hitherto found in Denmark Part V Lonchopteridae, Syrphidae, 18-594. – G.E.C. GAD Copenhagen.
- LYON, J.-P. (1965): Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplications des Syrphides aphidiphages. – Annales des Épiphyties 16(4), 397-398.
- LYON, J.-P. (1968): Contribution à l'étude biologique de *Xanthandrus comtus* Harr. (Diptera, Syrphidae). – Annales des Epiphyties 19(4), 683-693.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967): The Theory of Island Biogeography. – Monographs in Population Biology 1, 1-203. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MACGOWAN, I., GILBERT, F.S. & G.E. ROTHERAY (1997): The status of *Melanostoma dubium* (Diptera, Syrphidae). – Dipterists Digest 3(2), 79-87.
- MAIBACH, A. (1993): Contribution à l'étude des Syrphidae aquatiques de Suisse occidentale (Insecta; Diptera). – Dissertation Université de Lausanne, Schweiz.[unveröff.]
- MAIBACH, A. & P. GOELDIN DE TIEFENAU (1991): *Platycheirus perpallidus* Verrall (Diptera, Syrphidae) nouveau pour la faune de Suisse: morphologie des stades immatures et description du cycle de développement. – Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles 80(3), 341-356.
- MAJERUS, M.E.N. & G.D.D. HURST (1997): Ladybirds as a model system for the study of male-killing symbionts. – Entomophaga 42(1/2), 13-20.
- MALAISE, R. (1937): A new insect-trap. – Entomologisk Tidskrift 58, 148-160.
- MALCOLM, S.B. (1992): Prey Defence and Predator Foraging. – In: CRAWLEY, M.J. (ed.): Natural Enemies – The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases. – Blackwell Scientific Publications, 458-475. London.
- MALINOWSKA, D. (1973): Larwy bzygowatych (Diptera) w koloniach mszyc na niektórych roślinach uprawnych. – Polskie Pismo Entomologiczne 43, 607-619.
- MALINOWSKA, D. (1979): Communities of aphidophagous syrphids (Diptera, Syrphidae) in the Lublin region. – Memorabilia Zoologica 30, 37-62.
- MARTINS, E.P. (2000): Adaptation and the comparative method. – Trends in Ecology and Evolution 15(7), 296-299.
- MARTINS, E.P. & T.F. HANSEN (1997): Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into analysis of interspecific data. – The American Naturalist 149, 646-667.[Erratum: The American Naturalist 153, 448.]

- MAYR, E. (1998): Das ist Biologie: die Wissenschaft des Lebens. – Spektrum Verlag, Heidelberg.
- MCALPINE, J.F. (1981): Morphology and Terminology – Adults. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R. & D.M. WOOD (eds.): Manual of Nearctic Diptera Volume 1. – Research Branch Agriculture Canada Monograph No. 27, 9-64. Biosystematics Research Institute Ottawa, Ontario.
- MCLAIN, D.L. & S.D. MALLARD (1991): Sources and adaptive consequences of egg size variation in *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). – *Psyche* 98, 135-164.
- METCALF, C.L. (1913): The Syrphidae of Ohio. – *Ohio Biological Survey* 1(1), 7-100 & 11 Tafeln.
- METCALF, C.L. (1916): Syrphidae of Maine. – *Bulletin of the Maine Agricultural Station* 253, 193-263 & [32nd Annual Report, 1917]
- METCALF, C.L. (1917): Syrphidae of Maine. Second Report: Life History Studies. – *Bulletin of the Maine Agricultural Experiment Station* 263, 153-176 & 5 Tafeln.
- MILLS, N.J. (1982): Voracity, cannibalism and coccinellid predation. – *Annals of Applied Biology* 101, 144-148.
- MIYASHITA, T. (1999): Life-history variation in closely related generalist predators living in the same habitat: a case study with three *Cyclosa* spiders. – *Functional Ecology* 13, 307-314.
- MIZUNO, M., ITIOKA, T., TATEMATSU, Y. & Y. ITO (1997): Food utilization of aphidophagous hoverfly larvae (Diptera: Syrphidae, Chamaemyiidae) on herbaceous plants in an urban habitat. – *Ecological Research* 12, 239-248.
- MORGE, G. (1975): Dipteren-Farbtafeln nach den bisher nicht veröffentlichten Original-Handzeichnungen Meigens: „Johann Wilhelm Meigen: Abbildung der europaeischen zweiflügeligen Insecten, nach der Natur“ Pars I. - Beiträge zur Entomologie 25(2), 383-500.
- MORGE, G. (1976a): Dipteren-Farbtafeln nach den bisher nicht veröffentlichten Original-Handzeichnungen Meigens: „Johann Wilhelm Meigen: Abbildung der europaeischen zweiflügeligen Insecten, nach der Natur“ Pars II. Farbtafeln LXXXI - CLX. - Beiträge zur Entomologie 26(1), 441.
- MORGE, G. (1976b): Dipteren-Farbtafeln nach den bisher nicht veröffentlichten Original-Handzeichnungen Meigens: „Johann Wilhelm Meigen: Abbildung der europaeischen zweiflügeligen Insecten, nach der Natur“ Pars III. Farbtafeln CLXI - CCCV. - Beiträge zur Entomologie 26(2), 543.
- MORLEY, C. (1910): Oviposition of *Baccha*. – *Entomologist`s monthly Magazine* 46, 192-193.
- MORRIS, R.K.A. (1998): Hoverflies of Surrey. – Surrey Wildlife Trust, Woking.
- MORSE, D.H. (1981): Interactions among syrphid flies and bumblebees on flowers. – *Ecology* 62(1), 81-88.
- MÜLLER, H.J. (1988): Ökologie. – VEB Gustav Fischer, Jena.
- MUTIN, V.A. (1984): Trophic Associations of Hover-Flies (Diptera, Syrphidae) with Anemophilous Plants. – *Dvukrylye fauny i ikh rol`v ekosistemakh*. USSR Academy of Sciences, Zoological Institute, Leningrad, 79-80.
- MUTIN, V.A. (1996): [The Mate Seeking Behaviour of Male Syrphids]. – A.I. Kurentsov`s Annual Memorial Meetings Volume 7, 117-124. [Original in Russisch, Übersetzung von F.S. GILBERT].
- NG, D. (1988): A novel level of interactions in plant-insect systems. – *Nature* 334, 611-613.
- NG, S.M. (1986): Egg mortality of four species of aphidophagous Coccinellidae in Malaysia. – In: HODEK, I. (ed.): *Ecology of Aphidophagous Insects*, 77-81. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- NIELSEN, B.O. (1968): On a Migration of Hover-flies (Dipt., Syrphidae) and Sawflies (Hym., Tenthredinidae) observed in Denmark, August 1967. – *Entomologiske Meddelelser* 36, 215-224.

- NIELSEN, T.R. (1999): Check-list and distribution maps of Norwegian Hoverflies, with description of *Platycheirus laskai* nov. sp. (Diptera, Syrphidae). NINA-Fagrappport 035, 1-99. – Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- NJN (NEDERLANDSE JEUGDBOND VOOR NATUURSTUDIE) (1998): Voorlopige atlas van de Nederlandse zweefvliegen (Syrphidae). – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden en NJN, 's-Graveland.
- NYLIN, S. & K. GOTTHARD (1998): Plasticity in life-history traits. – Annual Review of Entomology 43, 63-83.
- OBRYCKI, J.J., TAUBER, M.J., TAUBER, C.A. & J.R. RUBERSON (1997): Prey Specialization in Insect Predators. - In: E. B. RADCLIFFE & W.D. HUTCHISON (eds.): Radcliffe's IPM World Textbook, URL: <http://ipmworld.umn.edu>, University of Minnesota, St. Paul, MN, USA.
- OHARA, K. (1980): The genus *Platycheirus* Lepeletier and Serville, 1828 (Diptera, Syrphidae) of Japan, with descriptions of three new species. - Esakia 15, 97-142.
- OHARA, K. (1985): Observations on the oviposition behaviour of *Metasyrphus confrater* (Diptera, Syrphidae) and the defensive behaviour of soldiers of *Pseudoregma bambucicola*. – Esakia 23, 99-105.
- OKSANEN, L. & T. OKSANEN (2000): The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. – The American Naturalist 118, 240-261.
- OKUNO, T. (1967): On the Syrphid Larvae attacking the Aphids in Japan (Diptera). – Mushi 41(10), 123-141.
- OSAWA, N. (1989): Sibling and non-sibling cannibalism by larvae of a lady beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in the field. – Researches on Population Ecology 31, 153-160.
- OSAWA, N. (1991): Consequences of sibling cannibalism for the fitness of mother and offspring of the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. – In: POLGÁR, L., CHAMBERS, R.J., DIXON, A.F.G. & I. HODEK (eds.): Behaviour and impact of Aphidophaga, 221-225. - SPB Academic Publishing, The Hague.
- OSAWA, N. (1992): Sibling cannibalism in the ladybird beetle *Harmonia axyridis*: fitness consequences for mother and offspring. – Researches on Population Ecology 34, 45-55.
- OWEN, J. (1991): The ecology of a garden - The first fifteen years. – Cambridge University Press, Cambridge.
- PAGEL, M.D., HARVEY, P.H. & H.C.J. GODFRAY (1991): Species-abundance, biomass, and resource-use distributions. – The American Naturalist 138(4), 836-850.
- PARKER, G.A. & M. BEGON (1986): Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. – The American Naturalist 128(4), 573-592.
- PARMENTER, L. (1953): Diptera – The Hover-Flies (Syrphidae). – Entomologist's Record 65, 122-126 & 154-159 & 185-190 & 234-238.
- PECK, L.V. (1988): Syrphidae. - In: SOÓS, Á. & L. PAPP (ed.): Catalogue of palaeartic Diptera 8: Syrphidae - Conopidae, 11-238. - Budapest (Akadémiai Kiado).
- PELT, A.F. VAN & A. VAN PELT (1972): *Microdon* (Diptera: Syrphidae) in a nest of *Monomorium* (Hymenoptera: Formicidae) in Texas. – Annals of the Entomological Society of America 65, 977-979.
- PESCHKEN, D. (1963/64): Untersuchungen zur Orientierung aphidophager Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae). – Zeitschrift für angewandte Entomologie 55, 201-235.
- PIANKA, E.R. (2000): Evolutionary Ecology, Sixth Edition. – Addison Wesley Longman Inc., San Francisco.
- POLAK, B. (1980): The influence of food density and the size of food rations on the consumption and development of aphidophagous *Syrphidae* (Diptera). – Annales Zoologici 35(10), 105-115. Warszawa.
- POLIS, G.A. & R.D. HOLT (1992): Intraguild Predation: The Dynamics of Complex Trophic Interactions. – Trends in Ecology and Evolution 7(5), 151-154.
- POLLARD, E. (1971): Hedges VI. Habitat diversity and crop pests: a study of *Brevicoryne brassicae* and its syrphid predators. - Journal of Applied Ecology 8, 751-780.
- PURVIS, A. & P.H. HARVEY (1997): The right size for a mammal. – Nature 368, 332-333.

- RANK, N.E. & J.T. SMILEY (1994): Host-plant effects on *Parasyrphus melanderi* (Diptera: Syrphidae) feeding on a willow leaf beetle *Chrysomela aeneicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). – *Ecological Entomology* 19, 31-38.
- REEMER, M. (2000): Hoverflies in the Pripyatskij National Park in southern Belarus (Diptera, Syrphidae). – *Volucella* 5, 139-147.
- REICH, P.B. (2001): Body size, geometry, longevity and metabolism: do plant leaves behave like animal bodies? – *Trends in Ecology and Evolution* 16(12), 674-680.
- RESH, V.H., HILDREW, A.G., STATZNER, B. & C.R. TOWNSEND (1994): Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhone River in the context of currently developed ecological theory. – *Freshwater Biology* 31(3), 539-554.
- RICHARDS, A.M. & L.W. FILEWOOD (1988): The effect of agricultural crops and weeds on the bionomics of the pest species comprising the *Epilachna vigintioctopunctata* complex (Col., Coccinellidae). – *Journal of Applied Entomology* 105, 88-103.
- ROBERTS, M.J. (1970): The Structure of the Mouthparts of Syrphid larvae (Diptera) in Relation of Feeding Habits. – *Acta Zoologica* 51, 43-65.
- ROFF, D. (1992): *The Evolution of Life Histories – Theory and Analysis*. – Chapman & Hall, New York & London.
- ROFF, D. (2001): Life History, Evolution of. – In: LEVIN, S.A. (ed.): *Encyclopedia of Biodiversity Volume 3* Forman, 715-728. – Academic Press, San Diego u.a.
- ROJO, S. & M.A. MARCOS-GARCIA (1997): Syrphid predators (Dipt.: Syrphidae) of gall forming aphids (Hom.: Aphididae) in mediterranean areas: Implications for biological control of fruit trees pests. – *Entomophaga* 42(1/2), 269-176.
- ROSENHEIM, J.A. (1999): Characterizing the cost of oviposition in insects: a dynamic model. – *Evolutionary Ecology* 13, 141-165.
- ROTHERAY, G.E. (1979): Biological studies on some parasitoids of aphidophagous Syrphidae (Diptera). – PhD thesis, University of Wales, Cardiff. [zitiert nach ROTHERAY & GILBERT 1989]
- ROTHERAY, G.E. (1983): Feeding behaviour of *Syrphus ribesii* and *Melanostoma scalare* on *Aphis fabae*. – *Entomologia experimentalis et applicata* 34, 148-154.
- ROTHERAY, G.E. (1984): Host relations, life cycles and multiparasitism in some parasitoids of aphidophagous Syrphidae (Diptera). – *Ecological Entomology* 9, 303-310.
- ROTHERAY, G.E. (1987): Larval morphology and searching efficiency in aphidophagous syrphid larvae. – *Entomologia experimentalis et applicata* 43, 49-54.
- ROTHERAY, G.E. (1988): Third stage larvae of six species of aphidophagous Syrphidae (Diptera). – *Entomologist's Gazette* 39, 153-159.
- ROTHERAY, G.E. (1989): Aphid predators. – *Naturalist's Handbooks* 11, 1-77. – Richmond Publishing Co. Ltd, Slough.
- ROTHERAY, G.E. (1993): Colour Guide to Hoverfly Larvae (Diptera, Syrphidae). – *Dipterists Digest* No. 9, 1-156. – Sheffield.
- ROTHERAY, G.E. (1997): Larval stages of the predatory hoverflies *Trichopsomyia flavitarsis* (Meigen), *Platycheirus melanopsis* Loew and *Parasyrphus nigratarsis* (Zetterstedt) (Diptera: Syrphidae). – *Entomologist's Gazette* 48, 127-134.
- ROTHERAY, G.E. (1998): *Platycheirus splendidus* sp. n. from Britain formerly confused with *Platycheirus scutatus* (Diptera, Syrphidae). – *Entomologist's Gazette* 49, 271-276.
- ROTHERAY, G.E. & J. DOBSON (1987): Aphidophagy and the larval and pupal stages of the syrphid *Platycheirus fulviventris* (Macquart). – *Entomologist's Gazette* 38, 245-251.

- ROTHERAY, G.E. & F.S. GILBERT (1989): The phylogeny and systematics of European predacious Syrphidae (Diptera) based on larval and puparial stages. – Zoological Journal of the Linnean Society 95, 29-70.
- ROTHERAY, G.E. & F.S. GILBERT (1999): Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. – Zoological Journal of the Linnean Society 127, 1-112.
- RUPPERT, V. & J. MOLTHAN (1991): Augmentation of aphid antagonists by field margins rich in flowering plants. - In: POLGÁR, L., CHAMBERS, R.J., DIXON, A.F.G. & I. HODEK (eds.): Behaviour and impact of Aphidophaga, 243-247. - SPB Academic Publishing, The Hague.
- RUSHKOVSKY, I. A. (1914): [Pests of agriculture in the government of Ufa in 1913]. - Agronomical Department, Zemstvo Government, Ufa, Bashkir, Urals, 1-29.[zit. nach GILBERT in litt.]
- RUŽIČKA, Z. (1975): The effects of various aphids as larval prey on the development of *Metasyrphus corollae* (Dipt.: Syrphidae). –Entomophaga 20, 393-402.
- SADEGHI, H. & F. GILBERT (1999): Individual variation in oviposition preference, and its interaction with larval performance in an insect predator. - Oecologia 118, 405-411.
- SADEGHI, H. & F. GILBERT (2000a): Oviposition preferences of aphidophagous hoverflies. – Ecological Entomology 25, 91-100.
- SADEGHI, H. & F. GILBERT (2000b): The effect of egg load and host deprivation on oviposition behaviour in aphidophagous hoverflies. – Ecological Entomology 25, 101-108.
- SADEGHI, H. & F. GILBERT (2000c): Aphid suitability and its relationship to oviposition preference in predatory hoverflies. – Journal of Animal Ecology 69, 771-784.
- SAKURATANI, Y. (1977): Population fluctuations and spatial distribution of natural enemies of aphids in corn fields. – Japanese Journal of Ecology 27, 291-300.[in Japanisch mit engl. Zusammenfassung]
- SALVETER, R. (1998): The influence of sown herb strips and spontaneous weeds on the larval stages of aphidophagous hoverflies (Dipt., Syrphidae). – Journal of Applied Entomology 122, 103-114.
- SALVETER, R. & W. NENTWIG (1993): Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) in der Agrarlandschaft: Phänologie, Abundanz und Markierungsversuche. – Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern N.F. 50, 147-191.
- SARTHOU, J.P. & M.C.D. SPEIGHT (1997): Inventaire faunistique des Diptères Syrphidae et Microdontidae du sud-ouest de la France. - Bulletin de la Société entomologique de France 102(5), 457-480.
- SCHAEFER, M. (1992): Wörterbücher der Biologie – Ökologie. – 3. Auflage, UTB 430, Gustav Fischer, Jena.
- SHELLHORN, N.A. & D.A.ANDOW (1999): Cannibalism and Interspecific Predation: Role of Oviposition Behaviour. – Ecological Applications 9(2), 418-428.
- SCHEURER, S. (1971): Der Einfluss der Ameisen und der natürlichen Feinde auf einige an *Pinus sylvestris* L. lebenden Cinarien in der Dübener-Heide (DDR). - Polskie pismo entomologiczne 41, 197-229.
- SCHINER, J.R. (1862): Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). Nach der analytischen Methode bearbeitet, mit der Charakteristik sämtlicher europäischer Gattungen, der Beschreibung aller in Deutschland vorkommenden Arten und der Aufzählung aller bisher beschriebenen europäischen Arten I. Theil. - Carl Gerold's Sohn, Wien.
- SCHMID, U. (1987): Zum Vorkommen von Schwebfliegen und Waffenschwebfliegen (Diptera: Syrphidae et Stratiomyidae) auf der Wattenmeerinsel Scharhörn. – Beiträge zur Naturkunde in Niedersachsen 40, 249-264.
- SCHMITZ, G. (1999): *Impatiens parviflora* D.C. (Balsaminaceae) als Neophyt in mitteleuropäischen Wäldern und Forsten - eine bioökologische Analyse. – Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 7(4), 193-206.
- SCHMUTTERER, H. (1972): Zur Beutespezifität polyphager, räuberischer Syrphiden Ostafrikas. – Zeitschrift für angewandte Entomologie 71, 278-286.

- SCHNEIDER, F. (1948): Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 21, 249-285.
- SCHOONHOVEN, L.M., JERMY, T. & J.J.A. VAN LOON (1998): Insect-plant Biology. – Chapman & Hall, London.
- SCOTT, E.I. (1939): An account of the developmental stages of some aphidophagous Syrphidae (Dipt.) and their parasites (Hymenopt.). – Annals of applied Biology 26, 509-532.
- SÉGUY, E. (1961): Diptères Syrphides de l'Europe occidentale. – Mémoires Museum d'Histoire Naturelle A 23, 1-248.
- SHATALKIN, A.I. (1975): A taxonomic analysis of the hover flies (Diptera, Syrphidae). I. – Entomological Review 54(1), 117-125.
- SHIRAKI, T. (1930): Die Syrphiden des Japanischen Kaiserreichs, mit Berücksichtigung benachbarter Gebiete. – Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture Taihoku Imperial University 1, 1-446.
- SHONOUDA, M.L. (1996): Crude aqueous-extract (kairomone) from *Aphis fabae* Scop. (Hom., Aphidae) and its effect on the behaviour of the predator *Metasyrphus corollae* Fabr. (Dipt., Syrphidae) female. – Journal of Applied Entomology 120, 489-492.
- SKEVINGTON, J.H. & D.K. YEATES (2000): Phylogeny of Syrphoidea (Diptera) Inferred from mtDNA Sequences and Morphology with Particular Reference to Classification of the Pipunculidae. – Molecular Phylogenetics and Evolution 16(2), 212-224.
- SLOGGETT, J.J. & M.E.N. MAJERUS (2000): Habitat preferences and diet in the predatory Coccinellidae (Coleoptera): an evolutionary perspective. – Biological Journal of the Linnean Society 70, 63-88.
- SMITH, K.G.V. (1989): An Introduction to the immature stages of British Flies. – Handbooks for the Identification of British Insects Vol. 10, Part 14. - Royal Entomological Society of London.
- SMITH, K.G.V. & J.R. VOCKEROTH (1980): Family Syrphidae. – In: CROSSKEY, R.W. (ed.): Catalogue of the Diptera of the Afrotropical region, 488-510. – British Museum (Natural History), London.
- SNYDER, W.E. & A.R. IVES (2001): Generalist Predators disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid. – Ecology 82(3), 705-716.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1962): Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. – Biological Reviews 37, 171-214.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1977): Habitat, the templet for ecological strategies? – Journal of Animal Ecology 46, 337-365.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1988): Tactics, strategies and templets. – Oikos 52, 3-18.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1996): Natural communities: structure and dynamics. – Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 351, 1113-1129.
- SPEIGHT, M.C.D. (1978): *Melanostoma dubium* (Dipt.: Syrphidae) in Britain and a Key to the British Isles *Melanostoma* Species. - Entomologist's Record 90, 226-230.
- SPEIGHT, M.C.D. (2000): Hoverflies (Dip.: Syrphidae) with a drinking habit. - Entomologist's Record 112, 107-113.
- SPEIGHT, M. C. D. (2001): Species accounts of European Syrphidae. – In: SPEIGHT, M.C.D., CASTELLA, E., OBRDLIK, P. & S. BALL (eds.): Syrph the Net: the database of European Syrphidae (Diptera) Volume 27, 1-281. – Syrph the Net Publications Dublin.
- SPEIGHT, M.C.D. & P. GOELDIN DE TIEFENAU (1990): Keys to distinguish *Platycheirus angustipes*, *P. europaeus*, *P. occultus* and *P. ramsarensis* (Dipt., Syrphidae) from other clypeatus group species known in Europe. - Dipterists Digest 5, 5-18.

- SPJOTVOLL, E. & M.R. STOLINE (1973): An extension of the T-method of multiple comparison to include the cases with unequal sample sizes. - *Journal of the American Statistical Association* 68, 976-978.
- SSYMANK, A. (1991a): Die funktionale Bedeutung des Vegetationsmosaiks eines Waldgebietes der Schwarzwaldvorbergzone für blütenbesuchende Insekten – untersucht am Beispiel der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae). – *Phytocoenologia* 19(3), 307-390.
- SSYMANK, A. (1991b): Rüssel- und Körperlängen von Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) unter Berücksichtigung der Verwendung von Alkoholmaterial. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 64, 67-80.
- SSYMANK, A. (2001): Vegetation und blütenbesuchende Insekten in der Kulturlandschaft. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 64, 1-513.
- SSYMANK, A., DOCZKAL, D., BARKEMEYER, W., CLAUBEN, C., LÖHR, P.-W. & A. SCHOLZ (1999): Syrphidae. - In: SCHUMANN, H., BÄHRMANN, R. & A. STARK (Hrsg.): *Entomofauna Germanica 2 Checkliste der Dipteren Deutschlands*. - *Studia dipterologica Suppl.* 2, 195-203.
- SSYMANK, A. & F. GILBERT (1993): Anemophilous pollen in the diet of Syrphid flies with special reference to the leaf feeding strategy occurring in Xylotini. – *Deutsche entomologische Zeitschrift N.F.* 40(2), 245-258.
- STADLER, B. & A.F.G. DIXON (1999): Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? – *Ecological Entomology* 24, 363-369.
- STÅHLS, G. (1999): Systematics of Syrphidae and taxonomy of Cheilosia (Diptera): morphological and molecular evidence. – *Dissertation Faculty of Science, University of Helsinki, Finland*.
- STÅHLS, G., ROTHERAY, G., HIPPA, H., MUONA, J. & F. GILBERT (i. Dr.): On the phylogeny of hoverflies (Diptera, Syrphidae) using molecular and morphological characters.
- STANILAND, L. N. (1922): Hoverflies: their habits and economic importance. - *FruitGrower, Fruiterer, Florist & Market Gardener* 53, 143-187. [zit. nach GILBERT in litt.]
- STARCK, J.M. (1998): Non-Independence of Data in Biological Comparisons. A Critical Appraisal of Current Concepts, Assumptions, and Solutions. – *Theory in Bioscience* 117, 109-138.
- STARY, P. & P. LÁSKA (1999): Adaptation of native syrphid flies to new exotic plant (*Impatiens* spp.) – aphid – ant associations in Central Europe (Dipt., Syrphidae; Hom., Aphididae; Hym., Formicidae). – *Anzeiger für Schädlingskunde* 72, 72-75.
- STATSOFT, INC. (2000): STATISTICA für Windows [Computer-Programm-Handbuch]. - Tulsa, Oklahoma, USA.
- STATZNER, B., HILDREW, A.G. & V.H. RESH (2001): Species Traits and Environmental Constraints: Entomological Research and the History of Ecological Theory. – *Annual Review of Entomology* 46, 291-316.
- STAUB, A. (1957): Eine Methode zur Zucht der Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* F. unter Laboratoriumsbedingungen. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 15(4), 313-316.
- STEARNS, S.C. (1983): The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. – *Oikos* 41, 173-187.
- STEARNS, S.C. (1992): *The evolution of life histories*. – Oxford University Press, Oxford.
- STEARNS, S.C. (2000): Life history evolution: successes, limitations, and prospects. – *Naturwissenschaften* 87, 476-486.
- STECHMANN, D.-H. (1986): Cereal aphids - Aphidophaga associations in hedges and fields: Can habitat interaction contribute to Integrated Pest Management? - In: HODEK, I. (ed.): *Ecology of Aphidophagous Insects*, 273-278. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- STECHMANN, D.-H. (1997): Diversities of aphidophaga in relationship to local dynamics of some host alternating aphid species. - *Ecological Studies* 130, 259-276.

- STEENIS, J. VAN & P. GOELDIN DE TIEFENAU (1998): Description and key to the European females of the *Platycheirus peltatus* sub-group (Diptera, Syrphidae), with a description of the male and female of *P. islandicus* RINGDAHL, 1930, stat. n. - Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 71, 187-199.
- STELLEMAN, P. (1980): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and Syrphid Flies V. Some Special Aspects of the Visiting of *Plantago media* and *P. lanceolata* by Insects. - Beiträge zur Biologie der Pflanzen 55, 157-167.
- STELLEMAN, P. & A.D.J. MEEUSE (1976): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and Syrphid Flies I. The possible role of syrphid flies as pollinators of *Plantago*. - Tijdschrift voor Entomologie 119(2), 15-31 & 3 Tafeln.
- STERN, D.L. & W.A. FOSTER (1996): The evolution of soldiers in aphids. - Biological Reviews 71, 27-79.
- STEWART, L.A., DIXON, A.F.G., RUZICKA, Z. & G. IPERTI (1991a): Clutch and egg size in ladybird beetles. - Entomophaga 36(3), 329-333.
- STEWART, L.A., HEMPTINNE, J.-L., & A.F.G. DIXON (1991b): Reproductive tactics of ladybird beetles: relationships between egg size, ovariole number and developmental time. - Functional Ecology 5, 380-385.
- STORCK-WEYHERMÜLLER, S. (1988): Einfluss natürlicher Feinde auf die Populationsdynamik der Getreideblattlaus im Winterweizen Mittelhessens (Homoptera: Aphididae). - Entomologia Generalis 13, 189-206.
- STRAND, M.R. & J.J. OBRYCKI (1996): Host Specificity of Insect Parasitoids and Predators. - BioScience 46(6), 422-429.
- STUBBS, A.E. (1996): British Hoverflies Second (Revised and Enlarged) Supplement. - British Entomological and Natural History Society.
- STUBBS, A.E. & S.J. FALK (1983): British Hoverflies - An Illustrated Identification Guide. - British Entomological and Natural History Society.
- STUCKENBERG, B.R. (2001): Pruning the tree: a critical review of classifications of the Homeodactyla (Diptera, Brachycera), with new perspectives and an alternative classification. - Studia dipterologica 8(1), 3-41.
- STÜRKEN, K. (1964): Die Bedeutung der Imaginalernährung für das Reproduktionsvermögen der Syrphiden. - Zeitschrift für angewandte Zoologie 51, 385-417.
- SUMMERS, K. & R. SYMULA (2001): Cannibalism and kin discrimination in tadpoles of the Amazonian poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus*, in the field. - Herpetological Journal 11, 17-21.
- SYMONDSON, W.O.C., SUNDERLAND, K.D. & M.H. GREENSTONE (2002): Can Generalist Predators be Effective Biocontrol Agents? - Annual Review of Entomology 47, 561-594.
- TABACHNIK, B.G. & L.S. FIDELL (2001): Using multivariate statistics. 4th edition, Allyn & Bacon, Boston.
- TAKAHASHI, K. (1989): Intra- and Inter-specific Predations of Lady Beetles in Spring Alfalfa Fields. - Japanese Journal of Entomology 57(1), 199-203.
- TAUBER, C.A. & M.J. TAUBER (1987): Food specificity in predacious insects: a comparative ecophysiological and genetic study. - Evolutionary Ecology 1, 175-186.
- TAUBER, C.A., TAUBER, M.J. & L.R. MILBRATH (1995): Individual repeatability and geographical variation in the larval behaviour of the generalist predator, *Chrysopa quadripunctata*. - Animal Behaviour 50, 1391-1403.
- TAUBER, C.A., TAUBER, M.J. & M.J. TAUBER (1991): Egg size and taxon: their influence on survival and development of chrysopid hatchlings after food and water deprivation. - Canadian Journal of Zoology 69, 2644-2650.
- TAUBER, M.J., TAUBER, C.A., RUBERSON, J.R., MILBRATH, L.R. & G.S. ALBUQUERQUE (1993): Evolution of prey specificity via three steps. - Experientia 49, 1113-1117.

- TAYLOR, R.J. (1979): The value of clumping to prey when detectability increases with group size. – *The American Naturalist* 113, 299-301.
- TENHUMBERG, B. & H.-M. POEHLING (1992): Untersuchungen über dichteabhängige Reaktionen von Syrphiden (Diptera: Syrphidae) im Winterweizen. – *Mitteilungen Deutsche Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 8, 140-146.
- THIOULOUSE, J., CHESSEL, D., DOLÉDEC, S. & J.-M. OLIVIER (1997): ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. – *Statistics and Computing* 7, 75-83.
- THOMPSON, F.C. & G. ROTHERAY (1998): Family Syrphidae. - In: PAPP, L. & B. DARVAS (ed.): *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera Volume 3 Higher Brachycera*. - Science Herald, Budapest, 81-140.
- THOMPSON, F.C. & J.R. VOCKEROTH (1989): 51. Family Syrphidae. – In: EVENHUIS, N.L. (ed.): *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. – Bishop Museum Publications 86, 437-458.
- THOMPSON, F. C., VOCKEROTH, J. R. & Y.S. SEDMAN (1976): Family Syrphidae. A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States, *Mus. Zool., Univ. Sao Paulo, Sao Paulo* 46, 1-195.
- THOMPSON, J.N. (1994): *The Coevolutionary Process*. – University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, W.R. (1951): The Specificity of Host Relations in Predacious Insects. – *The Canadian Entomologist* 83, 262-269.
- TIZADO-MORALES, E.J., MARCOS-GARCÍA, M. & E. NÚÑEZ PÉREZ (1991): Aphidophagous Hoverflies (Diptera, Syrphidae) recorded in Leon (Spain). - In: POLGÁR, L., CHAMBERS, R.J., DIXON, A.F.G. & I. HODEK (eds.): *Behaviour and impact of Aphidophaga*, 289-295. - SPB Academic Publishing, The Hague.
- TORP, E. (1994): *Danmarks Svirrefluer*. - Danmarks Dyreliv Bd. 6. Apollo Books, Stenstrup.
- TOWNES, H. (1972): A Light-weight Malaise Trap. – *Entomological News* 83, 239-247.
- TOZLU, G. & O. ALAOGU (1994): Ordu ili misir (*Zea mays* L.) ekim alanlarında bulunan fitofag ve predatör böcek türleri. - *Türkiye entomoloji dergisi* 18(1), 51-64.[zit. nach GILBERT in litt.]
- TRITTLER, J. (1987): Blütenbesuch und vertikale Verbreitung von Schwebfliegen (*Diptera, Syrphidae*) zwischen Freiburg i. Br. und Schauinsland (Schwarzwald) in waldlosem Gelände. – *Mitteilungen badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz N.F.* 14(2), 385-401.
- VERLINDEN, L. & K. DECLEER (1987): The hoverflies of Belgium and their faunistics: frequency, distribution, phenology. - Koninklijk Belgisch instituut voor Natuurwetenschappen Studiedocumenten Nr. 39, 1-170.
- VOCKEROTH, J.R. (1990): Revision of the nearctic species of *Platycheirus* (Diptera, Syrphidae). - *Canadian Entomologist* 122, 659-766.
- VOCKEROTH, J.R. (1992): The Flower Flies of the Subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland. – *The Insects and Arachnids of Canada Part 18*, 1-456.
- VOCKEROTH, J.R. & F.C. THOMPSON (1987): Syrphidae. – In: MCALPINE, J.F. (ed.): *Manual of Nearctic Diptera Volume 2*. – Research Branch Agriculture Canada Monograph No. 28, 713-743. – Ottawa, Ontario.
- VOICU, M. C. & K. NAGLER (1987): [Chrysopidae, Coccinellidae and Syrphidae preying on *Schizaphis graminum* Rond. colonies in some agrobiocoenoses in Moldavia]. - *Studii si cercetari de biologie, Seria Biologia animala* 39, 22-27.[zit. nach GILBERT in litt.]
- VOUKASSOVITCH, P. (1925): Observation biologiques sur quelques insectes prédateurs des pucerons et leurs parasites et hyperparasites. – *Bulletin de la Société entomologique de France* 1925, 170-172.
- VUJIC, A. & S. GLUMAC (1994): [Fauna of Hover Flies (Diptera: Syrphidae) of Fruska Gora]. – *Matica Srpska, Monographs of Fruska Gora*, 1-82.[in serbo-kroatisch]
- WAITZBAUER, W. (1976): Die Insektenfauna männlicher Blütenstände von *Typha angustifolia*. – *Zoologischer Anzeiger* 196(1/2), 9-15. Jena.

- WARD, L.K. (1977): The Conservation of Juniper: the associated Fauna with special reference to Southern England. – *Journal of Applied Ecology* 14, 81-120.
- WEST, G.B., BROWN, J.H. & B.J. ENQUIST (2000): The Origin of Universal Scaling Laws in Biology. – In: BROWN, J.H. & G.B. WEST (eds.): *Scaling in Biology*, 87-112. – Oxford University Press, New York.
- WEYGOLDT, P. (1980): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. – *Behavioral ecology and sociobiology* 7, 329 - 332.
- WHITTINGTON, A.E. (1998): Hoverflies (Diptera: Syrphidae) from Vumba, Eastern Highlands of Zimbabwe, with the description of a new species of *Paragus*. – *Annals of the Natal Museum* 39, 185-198.
- WILKENING, K. (1961): Erfahrungen und Beobachtungen bei der Laboratoriumszucht von *Syrphus corollae* Fabr.. – *Zeitschrift für angewandte Zoologie* 48(2), 221-240.
- WILLMER, P.G. & D.M. UNWIN (1981): Field Analyses of Insect Heat Budgets: Reflectance, Size and Heating Rates. – *Oecologia* 50, 250-255.
- WILSON, K. & C.M. LESSELLS (1994): Evolution of clutch size in insects. I. A review of static optimality models. – *Journal of Evolutionary Biology* 7, 339-363.
- WITTING, L. (1998): Body mass allometries caused by physiological or ecological constraints. – *Trends in Ecology and Evolution* 13, 25.
- WITTE, L., EHMKE, A. & T. HARTMANN (1990): Interspecific flow of pyrrolizidine alkaloids. – *Naturwissenschaften* 77, 540-543.
- YAKHONTOV, V.V. (1966a): Food specificity in Syrphidae and Coccinellidae of Central Asia. - In: HODEK, I. (ed.): *Ecology of Aphidophagous Insects*, 35-36. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- YAKHONTOV, V.V. (1966b): Coccinellidae and Syrphidae as predators of aphids in Uzbekistan. - In: HODEK, I. (ed.): *Ecology of Aphidophagous Insects*, 267-269. – Czechoslovak Academy of Sciences, Academia, Prague.
- YUMRUKTEPE, R. & N. UYGEN (1994): Dogu Akdeniz Bölgesi turuncgil bahçelerinde saptanan yaprakbiti (Homoptera: Aphididae) türleri ve dogal düşmanlari. - *Türkiye 3. Biyolojik Mucadele Kongresi Bildirileri 1994.*, Ege Univ. Ziraat, Izmir, Turkey, 1-12.[zit. nach GILBERT in litt.]
- ZERA, A.J. & L.G. HARSHMAN (2001): The Physiology of Life History Trade-Off in Animals. – *Annual Review of Ecology and Systematic* 32, 95-126.
- ZEREN, O. & Z. DÜZGÜNES (1983): [Investigation on the natural enemies of aphidoid species damaging vegetables in the Cukurova region]. - *Tuerkiye bitki koruma dergisi* 7(3), 199-211.[in Türkisch][zit. nach GILBERT in litt.]
- ZIQUIANG, L., SANBAO, H., YOUNG, L. & W. XUN (1985): [Studies on aphidophagous Syrphidae in Yangzhou district]. – *Acta Phytomyologica Sinica* 12(3), 165-169.[Original in Chinesisch, Übersetzung durch F.S. GILBERT]

11 Anhang

Tab. 11-1 Blütenbesuch von *Melanostoma mellinum*. – Anzahl der Zitate bzw. beobachtetes N in Klammern.

<p><i>Achillea millefolium</i> (1), <i>Adenostyles glabra</i> (1), <i>Agrimonia eupatoria</i> (1), <i>Alchemilla</i> sp. (1), <i>Allium ursinum</i> (1), <i>Amelanchier ovalis</i> (1), <i>Androsace</i> sp. (1), <i>Anethum graveolens</i> (1), <i>Angelica sylvestris</i> (1), <i>Anthemis arvensis</i> (1), <i>Anthoxanthum odoratum</i> (1), <i>Anthriscus sylvestris</i> (3), <i>Avenula pubescens</i> (1), <i>Bellidiastrum michelii</i> (1), <i>Bellis perennis</i> (4), <i>Betula pendula</i> (1), <i>Borago officinalis</i> (1), <i>Brassica</i> sp. (1), <i>Briza media</i> (1), <i>Cakile maritima</i> (1), <i>Calluna vulgaris</i> (4), <i>Caltha palustris</i> (3), <i>Cardamine pratensis</i> (3), <i>Carex brizoides</i> (1), <i>C. paniculata</i> (1), <i>C. praecox</i> (1), <i>C. carvi</i> (1), <i>Cerastium arvense</i> (1), <i>Chaerophyllum aureum</i> (1), <i>Ch. temulum</i> (2), <i>Chenopodium</i> sp. (1), <i>Chrysanthemum alpinum</i> (1), <i>Cichorium intybus</i> (1), <i>Circaea lutetiana</i> (2), <i>Convolvulus arvensis</i> (3), <i>Crataegus laevigata</i> (1), <i>Crepis taraxacifolia</i> (1), <i>Dactylis glomerata</i> (1), <i>Daucus carota</i> (1), <i>Echium vulgare</i> (1), <i>Endymion non-scriptus</i> (1), <i>Epilobium angustifolium</i> (1), <i>Eschscholtzia californica</i> (1), <i>Euphorbia amygdaloides</i> (1), <i>E. cyparissias</i> (4), <i>Festuca pratensis</i> (1), <i>Filipendula ulmaria</i> (3), <i>Foeniculum vulgare</i> (1), <i>Fragaria vesca</i> (2), <i>Gagea fistulosa</i> (1), <i>Galium verum</i> (1), <i>Geum</i> sp. (1), <i>Gypsophila</i> sp. (1), <i>Helianthemum nummularium</i> (1), <i>Heracleum sphondylium</i> (4), <i>Hieracium</i> sp. (2), <i>Holcus lanatus</i> (1), <i>Hypericum perforatum</i> (1), <i>Lapsana communis</i> (1), <i>Leontodon autumnalis</i> (1), <i>Lonicera caerulea</i> (1), <i>Luzula campestris</i> (1), <i>Matricaria discoidea</i> (1), <i>M. recutita</i> (2), <i>Mentha aquatica</i> (1), <i>Mercurialis perennis</i> (2), <i>Minuartia verna</i> (1), <i>Myosotis sylvatica</i> (1), <i>Myosoton aquaticum</i> (1), <i>Origanum vulgare</i> (1), <i>Papaver</i> sp. (1), <i>Parnassia palustris</i> (1), <i>Pastinaca sativa</i> (2), <i>Petroselinum crispum</i> (2), <i>Phacelia tanacetifolia</i> (1), <i>Pimpinella major</i> (1), <i>Pinguicula alpina</i> (1), <i>Plantago lanceolata</i> (5), <i>P. media</i> (2), <i>Poa</i> sp. (1), <i>Polygonum hydropiper</i> (1), <i>P. persicaria</i> (1), <i>Potentilla erecta</i> (1), <i>P. reptans</i> (1), <i>Prunus spinosa</i> (1), <i>Pulicaria dysenterica</i> (1), <i>Ranunculus acris</i> (2), <i>R. repens</i> (3), <i>R. sardous</i> (1), <i>Rosa rugosa</i> (1), <i>Rubus idaeus</i> (1), <i>Rumex</i> sp. (1), <i>Sambucus ebulus</i> (1), <i>Sanguisorba officinalis</i> (1), <i>Satureja alpina</i> (1), <i>Scrophularia umbrosa</i> (1), <i>Senecio doronicum</i> (1), <i>S. jacobea</i> (1), <i>Sinapis arvensis</i> (2), <i>Solanum nigrum</i> (1), <i>Solidago canadensis</i> (1), <i>Sonchus arvensis</i> (1), <i>S. oleraceus</i> (1), <i>Stellaria holostea</i> (3), <i>S. palustris</i> (1), <i>Tanacetum vulgare</i> (1), <i>Taraxacum</i> sp. (6), <i>Thlaspi alpestre</i> (1), <i>Torilis japonica</i> (1), <i>Tragopogon</i> sp. (1), <i>Verbascum</i> sp. (1), <i>Vicia sepium</i> (1) (BUCK 1990, Anzahl der Zitate in Klammern), <i>Agrostis stolonifera</i> (2), <i>A. capillaris</i> (16), <i>Brachypodium sylvaticum</i> (1), <i>Calamagrostis epigejos</i> (14), <i>Cirsium arvense</i> (1), <i>Carex brizoides</i> (20), <i>Dactylis glomerata</i> (2), <i>Deschampsia caespitosa</i> (7), <i>Epilobium montanum</i> (2), <i>Eupatorium cannabinum</i> (1), <i>Euphorbia verrucosa</i> (1), <i>Festuca gigantea</i> (4), <i>Galium sylvaticum</i> (1), <i>Glyceria fluitans</i> (3), <i>Heracleum sphondylium</i> (3), <i>Hypericum perforatum</i> (2), <i>Impatiens glandulifera</i> (1), <i>Knautia dipsacifolia</i> (1), <i>Lolium multiflorum</i> (2), <i>Molinia arundinacea</i> (7), <i>Mycelis muralis</i> (2), <i>Phalaris arundinacea</i> (8), <i>Phleum pratense</i> (2), <i>Phyteuma spicatum</i> (1), <i>Polygonum hydropiper</i> (7), <i>Rumex sanguineus</i> (1), <i>Sanicula europaea</i> (1), <i>Senecio jacobea</i> (1), <i>Stellaria nemorum</i> (1) (SSYMANK 1991a, beobachtetes n in Klammern), <i>Achillea ptarmica</i> (1), <i>Aurinia saxatilis</i> (2), <i>Anemone nemorosa</i> (1), <i>Anthriscus sylvestris</i> (5), <i>Berteroa incana</i> (4), <i>Calluna vulgaris</i> (5), <i>Caltha palustris</i> (8), <i>Cardamine pratensis</i> (1), <i>Daucus carota</i> (1), <i>Eupatorium cannabinum</i> (2), <i>Euphorbia cyparissias</i> (7), <i>Fragaria vesca</i> (1), <i>Hypochoeris radicata</i> (2), <i>Leontodon autumnalis</i> (1), <i>Mentha spicata</i> (1), <i>Meum athamanticum</i> (4), <i>Molinia caerulea</i> (1), <i>Pastinaca sativa</i> (4), <i>Polygonum persicaria</i> (2), <i>Potentilla erecta</i> (5), <i>Prunus avium</i> (4), <i>Prunus cerasus</i> (2), <i>Prunus spinosa</i> (1), <i>Pyrus communis</i> (2), <i>Ranunculus lingua</i> (1), <i>R. repens</i> (5), <i>Rosa rugosa</i> (1), <i>Rubus fruticosus</i> (2), <i>Salix repens</i> (1), <i>Salix</i> spec. (5), <i>Sium latifolium</i> (3), <i>Sonchus arvensis</i> (1), <i>Sorbus aucuparia</i> (6), <i>Stellaria graminea</i> (1), <i>S. holostea</i> (2), <i>Taraxacum officinale</i> (8), <i>Tussilago farfara</i> (2) (BARKEMEYER 1994, beobachtetes N in Klammern), <i>Salix repens</i>, <i>Succisa</i> sp. (SPEIGHT 2001), <i>Aster</i> sp., <i>Ranunculus repens</i>, <i>Rubus</i> sp., <i>Heracleum sphondylium</i>, <i>Leontodon autumnalis</i>, <i>Taraxacum officinale</i>, <i>Sonchus asper</i>, <i>Convolvulus arvensis</i> (DRABBLE & DRABBLE 1926).</p>
--

Tab. 11-2 Charakteristische morphometrische Kennwerte für *Melanostoma mellinum*.

Parameter	Mittelwert \pm SD (in mm)	gemessenes N	Quelle
Körperlänge ♂♂	7,0 \pm 0,6	27	SSYMANK 1991b
Körperlänge ♀♀	7,0 \pm 0,5	42	SSYMANK 1991b
„Rüssellänge“ ♂♂	1,9 \pm 0,3	27	SSYMANK 1991b
„Rüssellänge“ ♀♀	1,8 \pm 0,2	39	SSYMANK 1991b
„Schnabellänge“	1,26 \pm 0,18	30	BOLET & DAHL JENSEN 1980
Proboscis-Länge ♂♂	1,85	5	GILBERT 1985a
Proboscis-Länge ♀♀	2,01	6	GILBERT 1985a
Flügelänge ♂♂	5,80	5	GILBERT 1985a
Flügelänge ♀♀	7,00	6	GILBERT 1985a
Flügelbreite ♂♂	2,05	5	GILBERT 1985a
Flügelbreite ♀♀	2,42	6	GILBERT 1985a
Kopfbreite ♂♂	1,97	5	GILBERT 1985a
Kopfbreite ♀♀	2,13	6	GILBERT 1985a
Thoraxbreite ♂♂	1,47	5	GILBERT 1985a
Thoraxbreite ♀♀	1,58	6	GILBERT 1985a
Eibreite	0,387	240	CHANDLER 1968a
Eilänge	0,981 (0,89 - 1,07)	240	CHANDLER 1968a
Eibreite	0,35	?	KUZNETZOV 1988
Eilänge	0,99	?	KUZNETZOV 1988

Tab. 11-3 Nahrung der Larve von *Melanostoma mellinum*. **Aph**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Aphididae (Röhrenläuse); **Col**=Coleoptera; **Dip**=Diptera; **Lach**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Lachnidae (Baumläuse); **Lep**=Lepidoptera; **Pem**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Pemphigidae (Blasenläuse); **Psy**=Homoptera, Sternorrhyncha, Psyllomorpha, Psyllidae (Blattflöhe).

Beuteart	Tax	Wirtspflanze	Region	Quelle
?sp	Aph	„Breites Wirtsspektrum“	UK	CHANDLER 1968a
?sp	Aph	<i>Iris</i>	UK	CHANDLER 1969
?sp	Aph	<i>Solanum tuberosum</i> (Kartoffel)	UK	DUNN 1949
?sp	Aph	<i>Chenopodium album</i>	Frankreich	GIARD 1896
?sp	Aph	<i>Cynara</i>	Portugal	GOMES 1981
?sp	Aph	Getreide	Böhmen	HONEK 1983
?sp	Aph	<i>Phragmites</i>	?	LUNDBECK 1916
?sp	Aph	<i>Secale cereale</i> , <i>Avena sativa</i>	Polen	MALINOWSKA 1973
?sp	Aph	Getreide	Bayreuth	STECHMANN 1997
?sp	Aph	Winterweizen	Göttingen	TENHUMBERG & POEHLING 1992, KRAUSE & POEHLING 1996
?sp	Pem	Galle auf <i>Pistacia lentiscus</i>	Italien	BIONDI et al. 1991
?sp	Aph	<i>Citrus</i>	Türkei	YUMRUKTEPE & UYGUN 1994
„Raupen“	Lep	?	Deutschland	BASTIAN 1986
„kleine Raupe“	Lep	?	Holland	NJN 1998
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	Gemüse- und Erbsenkulturen	Moldawien	ADASHKAVICH 1975
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	<i>Medicago</i>	Polen	BANKOWSKA et al. 1978
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	<i>Pisum</i>	UdSSR	RUSHKOVSKY 1914
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	<i>Zea mays</i>	Ordu, Türkei	TOZLU & ALAAGLU 1994
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	<i>Medicago</i>	Türkei	ZEREN & DÜZGÜNES 1983
adulte <i>Musca domestica</i> und <i>Chortophila pusilla</i>	Dip	<i>Daucus carota</i>	Frankreich	GIARD 1896
<i>Aphis fabae</i>	Aph	<i>Arctium minus</i> , <i>Cirsium vulgare</i> , <i>Pastinaca sativa</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Aphis fabae cirsiicanthoides</i>	Aph	<i>Cirsium arvense</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Aphis frangulae</i>	Aph	<i>Solanum tuberosum</i>	Polen	GALECKA 1966
<i>Aphis nasturtii</i>	Aph	<i>Solanum tuberosum</i>	Polen	GALECKA 1966
<i>Aphis rumicis</i>	Aph	<i>Rumex obtusifolius</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Aploneura lentisci</i>	Pem	<i>Pistacia lentiscus</i>	Marokko	SEGUY 1961

Tab. 11-3 Nahrung der Larve von *Melanostoma mellinum*. **Aph**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Aphididae (Röhrenläuse); **Col**=Coleoptera; **Dip**=Diptera; **Lach**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Lachnidae (Baumläuse); **Lep**=Lepidoptera; **Pem**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Pemphigidae (Blasenläuse); **Psy**=Homoptera, Sternorrhyncha, Psyllomorpha, Psyllidae (Blattflöhe).

Beuteart	Tax	Wirtspflanze	Region	Quelle
<i>Brachycaudus helichrysi</i>	Aph	<i>Helianthus annuus</i>	Rumänien	VOICU & NAGLER 1987
<i>Brachycaudis lychnidis</i>	Aph	<i>Silene alba</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica oleracea</i>	Olomouc, Tschechien	LÁSKA 1984
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica</i>	Pamir, Tadzhi- kistan	KADAMSHOEV 1983
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica rapa oleifera</i>	Polen	MALINOWSKA 1973
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica napus</i> , <i>Brassica deracea</i> var. <i>capitata</i>	Polen	MALINOWSKA 1979
<i>Cavariella aegopodii</i>	Aph	<i>Pastinaca sativa</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Cavariella theobaldi</i>	Aph	<i>Pastinaca sativa</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Cinara pilicornis</i>	Lach	<i>Picea abies</i>	Deutschland	BASTIAN 1984
<i>Cinara pilicornis</i>	Lach	<i>Picea abies</i>	Tschechoslo- wakei	KULA 1980
<i>Cinara pinea</i>	Lach	<i>Pinus silvestris</i>	Deutschland	BASTIAN 1984
<i>Diuraphis muehlei</i>	Aph	Gräser	UK	DRANSFIELD 1975
<i>Holcaphis holci</i>	Aph	Gräser	UK	DRANSFIELD 1975
<i>Hyadaphis foeniculi</i>	Aph	<i>Pastinaca sativa</i>	Bern, Schweiz	SALVETER 1998
<i>Hyalopterooides humilis</i>	Aph	Gräser	UK	DRANSFIELD 1975
<i>Labidomera clivicollis</i> Larven	Col	<i>Asclepias</i> sp.	USA	EICKWORT 1977
<i>Macrosiphum fragariae</i>	Aph	Gräser	UK	DRANSFIELD 1975
<i>Macrosiphum rosae</i>	Aph	<i>Rosa</i> sp.	Jugoslawien	VOUKASSOVITCH 1925
<i>Macrosiphum ulmariae</i>	Aph	<i>Veronica chamaedrys</i>	Frankreich	SÉGUY 1961
<i>Metapolophium dirho- dum</i>	Aph	Getreide	UK	DEAN 1974
<i>Metapolophium dirho- dum</i>	Aph	Getreide	Deutschland	STORCK-WEYHERMÜLLER 1988
<i>Myzus persicae</i>	Aph	Raps	USA	METCALF 1916
<i>Myzus persicae</i>	Aph	<i>Solanum tuberosum</i>	Polen	MALINOWSKA 1979
<i>Myzaphis rosarum</i>	Aph	<i>Rosa</i> sp.	Jugoslawien	VOUKASSOVITCH 1925
<i>Pemphigus bursarius</i>	Pem	<i>Lactuca sativa</i> Wurzeln	UK	DUNN 1960
<i>Phorodon cannabis</i>	Aph	<i>Cannabis sativa</i>	Polen	MALINOWSKA 1973
<i>Rhopalosiphum padi</i>	Aph	Getreide	Europa	CARTER et al 1980

Tab. 11-3 Nahrung der Larve von *Melanostoma mellinum*. **Aph**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Aphididae (Röhrenläuse); **Col**=Coleoptera; **Dip**=Diptera; **Lach**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Lachnidae (Baumläuse); **Lep**=Lepidoptera; **Pem**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Pemphigidae (Blasenläuse); **Psy**=Homoptera, Sternorrhyncha, Psyllomorpha, Psyllidae (Blattflöhe).

Beuteart	Tax	Wirtspflanze	Region	Quelle
<i>Schizaphis graminum</i>	Aph	Getreide	Rumänien	VOICU & NAGLER 1987
<i>Sitobion avenae</i>	Aph	Getreide	Holland	ANKERSMIT et al. 1986
<i>Sitobion avenae</i>	Aph	Getreide	Europa	CARTER et al 1980
<i>Sitobion avenae</i>	Aph	<i>Triticum</i>	Polen	MALINOWSKA 1979

Tab. 11-4 Blütenbesuch von *Platycheirus clypeatus*. - Anzahl der Zitate bzw. beobachtetes N in Klammern.

Angelica sylvestris (2), *Anthriscus sylvestris* (2), *Apium* sp. (1), *Atriplex littoralis* (1), *Calamagrostis* sp. (1), *Calluna vulgaris* (1), *Caltha palustris* (4), *Chenopodium rubrum* (2), *Heracleum sphondylium* (3), *Holcus lanatus* (1), *Luzula sylvatica* (1), *Molinia caerulea* (4), *Pastinaca sativa* (3), *Phleum pratense* (1), *Plantago lanceolata* (4), *Potentilla fruticosa* (1), *Prunus spinosa* (1), *Ranunculus acris* (1), *Sambucus ebulus* (1), *Sanguisorba officinale* (1), *Saxifraga aizoon* (1), *Senecio funchsii* (1), *Spartina townsendii* (1), *Taraxacum* sp. (2) (BUCK 1990, Anzahl der Zitate in Klammern), *Typha angustifolia* (WAITZBAUER 1976, IMHOF 1979), *Aegopodium podagraria* (2), *Calluna vulgaris* (1), *Daucus carota* (1), *Euphorbia cyparissias* (1), *Heracleum sphondylium* (1), *Jasione montana* (1), *Leontodon autumnalis* (1), *Lycopus europaeus* (1), *Molinia caerulea* (6), *Pastinaca sativa* (4), *Rosa rugosa* (1), *Salix repens* (1), *Sium latifolium* (1), *Sonchus arvensis* (2), *Tanacetum vulgare* (1) (BARKEMEYER 1994, beobachtetes N in Klammern), *Polygonum cuspidatum*, *Salix* sp., *Senecio jacobea*, *Vaccinium myrtillus* (SPEIGHT 2001), *Rubus* sp. (DRABBLE & DRABBLE 1926).

Tab. 11-5 Charakteristische morphometrische Kennwerte für *Platycheirus clypeatus*.

Parameter	Mittelwert \pm SD (in mm)	gemessenes N	Quelle
Körperlänge ♀♀	9,70	1	SSYMANK 1991b
„Rüssellänge“ ♀♀	1,60	1	SSYMANK 1991b
„Schnabellänge“	1,25 \pm 0,18	30	BOLET & DAHL JENSEN 1980
Proboscis-Länge ♂♂	2,12	5	GILBERT 1985a
Proboscis-Länge ♀♀	2,11	9	GILBERT 1985a
Flügelänge ♂♂	6,99	5	GILBERT 1985a
Flügelänge ♀♀	7,53	9	GILBERT 1985a
Flügelbreite ♂♂	2,32	5	GILBERT 1985a
Flügelbreite ♀♀	2,52	9	GILBERT 1985a
Kopfbreite ♂♂	2,30	5	GILBERT 1985a
Kopfbreite ♀♀	2,31	9	GILBERT 1985a
Thoraxbreite ♂♂	1,71	5	GILBERT 1985a
Thoraxbreite ♀♀	1,62	9	GILBERT 1985a
Eibreite	0,33	199	CHANDLER 1968a
Eilänge	1,10 (1,025 - 1,23)	199	CHANDLER 1968a
Eibreite	0,35	?	KUZNETZOV 1988
Eilänge	1,11	?	KUZNETZOV 1988

Tab. 11-6 Nahrung der Larve von *Platycheirus clypeatus*. **Aph**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Aphididae (Röhrenläuse); **Lach**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Lachnidae (Baumläuse); **Lep**=Lepidoptera.

Beuteart	Tax	Wirtspflanze	Region	Quelle
?sp	Aph	Getreide	Bayreuth	STECHMANN 1997
?sp	Aph	<i>Malus domestica</i>	Polen	MALINOWSKA 1979
?sp	Aph	<i>Solanum tuberosum</i>	Polen	MALINOWSKA 1979
?sp	Aph	<i>Rosa</i> sp.	Frankreich	SÉGUY 1961
?sp	Aph	<i>Typha</i>	Belgien	SÉGUY 1961
?sp	Aph	<i>Carex, Typha</i>	Schweiz	MAIBACH 1993
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	<i>Medicago sativa</i>	Polen	BANKOWSKA et al. 1978
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica oleracea</i>	Polen	MALINOWSKA 1973
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica napus, B. dera-</i> <i>cea</i> var. <i>capitata</i>	Polen	MALINOWSKA 1979
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica oleracea</i>	Großbritannien	POLLARD 1971
<i>Cinara juniperi</i>	Lach	<i>Juniperus communis</i>	Großbritannien	WARD 1977
<i>Cinara</i> sp.	Lach	<i>Pinus sylvestris</i>	Polen	SCHEURER 1971
<i>Hyalopterus pruni</i>	Aph	<i>Typha angustifolia</i>	Österreich	IMHOF 1979, WAITZBAUER 1976
<i>Macrosiphum rosae</i>	Aph	<i>Rosa</i> sp.	Polen	MALINOWSKA 1979
<i>Metapolophium</i> sp.	Aph	<i>Triticum vulgare</i>	Großbritannien	CHAMBERS et al 1986
<i>Phorodon cannabis</i>	Aph	<i>Cannabis sativa</i>	Polen	MALINOWSKA 1973
<i>Plutella maculipennis</i>	Lep	Nennung unter <i>Platychei-</i> <i>rus immarginatus</i> , Ver- wechslung mit <i>P. clypea-</i> <i>tus</i> sehr wahrscheinlich	Jakutien	BAGACHANOVA 1990
<i>Sipha (Rungsia) maydis</i>	Aph	?	?	FULMEK 1957
<i>Sitobion avenae</i>	Aph	<i>Triticum vulgare</i>	Großbritannien	CHAMBERS et al 1986
<i>Sitobion avenae</i>	Aph	<i>Triticum vulgare</i>	Polen	MALINOWSKA 1979
<i>Subsaltusaphis rossneri</i>	Aph	<i>Carex rostrata</i>	Vaud, Schweiz	MAIBACH & GOELDLIN DE TIEFENAU 1991

Tab. 11-7 Blütenbesuch von *Melanostoma scalare*. - Anzahl der Zitate bzw. beobachtetes N in Klammern.

Aegopodium podagraria (1), *Allium ursinum* (1), *Anagallis arvensis* (1), *Anemone nemorosa* (1), *Angelica sylvestris* (2), *Anthemis arvensis* (1), *Avenula pubescens* (1), *Bellis perennis* (1), *Caltha palustris* (4), *Calystegia sepium* (1), *Campanula glomerata* (1), *Cardamine pratensis* (1), *Carex paniculata* (1), *Centaureum erythraea* (1), *Chaerophyllum temulum* (2), *Chelidonium majus* (1), *Chenopodium* sp. (1), *Circaea lutetiana* (1), *Cirsium arvense* (1), *Clematis vitalba* (1), *Cornus sanguinea* (2), *Daucus carota* (1), *Endymion non-scriptus* (1), *Erodium cicutarium* (1), *Euonymus europaeus* (1), *Euphorbia cyparissias* (1), *E. palustris* (1), *Filipendula ulmaria* (2), *Foeniculum vulgare* (1), *Galium* sp. (1), *Geranium robertianum* (1), *Geum urbanum* (1), *Helianthemum nummularium* (1), *Heracleum sphondylium* (1), *Hypericum perforatum* (1), *Leontodon* sp. (1), *Lolium perenne* (1), *Matricaria recutita* (1), *Meliandrium dioicum* (1), *Myosoton aquaticum* (1), *Oenothera biennis* (1), *Pastinaca sativa* (2), *Petroselinum crispum* (1), *Pimpinella major* (1), *Plantago lanceolata* (2), *Polygonum* sp. (1), *Potentilla erecta* (1), *P. fruticosa* (1), *Prunella vulgaris* (1), *Prunus spinosa* (3), *Pulicaria dysenterica* (1), *Ranunculus acris* (1), *R. ficaria* (1), *R. nemorosus* (1), *R. repens* (3), *Rubus idaeus* (1), *Rumex acetosa* (1), *Salix* sp. (2), *S. repens* (1), *Sambucus ebulus* (1), *Senecio fuchsii* (1), *Sisymbrium officinale* (1), *Solidago canadensis* (1), *Sorbus aucuparia* (1), *Stachys sylvatica* (1), *Stellaria holostea* (1), *S. nemorum* (1), *Succisa pratensis* (1), *Taraxacum* sp. (4), *Tofieldia calyculata* (1), *Tussilago farfara* (1), *Veronica hederifolia* (1) (BUCK 1990, Anzahl der Zitate in Klammern), *Agrostis stolonifera* (1), *A. capillaris* (1), *Allium ursinum* (1), *Anemone nemorosa* (1), *Anthriscus sylvestris* (1), *Brachypodium sylvaticum* (29), *Cardamine amara* (2), *Calamagrostis epigejos* (5), *Convolvulus sepium* (1), *Calluna vulgaris* (1), *Circaea lutetiana* (2), *Carex brizoides* (12), *Deschampsia ceaspitosa* (21), *D. flexuosa* (1), *Dentaria heptaphyllos* (1), *Erigeron annuus* (1), *Eupatorium cannabinum* (1), *Festuca gigantea* (27), *Galeopsis tetrahit* (1), *Geranium robertianum* (1), *Glyceria fluitans* (1), *Impatiens parviflora* (1), *Lamium maculatum* (1), *Molinia arundinacea* (8), *Phalaris arundinacea* (3), *Phleum pratense* (2), *Polygonum hydropiper* (3), *Prunella vulgaris* (6), *Ranunculus auricomus* (1), *Rubus idaeus* (1), *Rumex sanguineus* (5), *Sanicula europaea* (1), *Senecio jacobaea* (1), *Melandrium rubrum* (1), *Stellaria holostea* (1), *Urtica dioica* (3) (SSYMANK 1991, beobachtetes N in Klammern), *Aegopodium podagraria* (3), *Alliaria petiolata* (1), *Allium ursinum* (2), *Anemone nemorosa* (1), *Anthriscus sylvestris* (2), *Caltha palustris* (4), *Dactylis glomerata* (1), *Heracleum sphondylium* (3), *Impatiens parviflora* (1), *Lonicera caprifolium* (1), *Pastinaca sativa* (1), *Petasites albus* (1), *Prunus avium* (1), *Prunus cerasus* (1), *Prunus padus* (4), *Prunus spinosa* (1), *Pyrus communis* (2), *Ranunculus ficaria* (2), *R. repens* (5), *Salix* spec. (5), *Sambucus racemosa* (1), *Sinapis arvensis* (1), *Sorbus aucuparia* (3), *Taraxacum officinale* (3), *Veronica officinale* (3) (BARKEMEYER 1994, beobachtetes N in Klammern), *Allium ursinum*, *Arbutus unedo*, *Ilex* sp. (SPEIGHT 2000), *Rubus* sp., *Heracleum sphondylium* (DRAGGLE & DRAGGLE 1926, nicht in BUCK 1990 berücksichtigt).

Tab. 11-8 Charakteristische morphometrische Kennwerte für *Melanostoma scalare*

Parameter	Mittelwert \pm SD (in mm bzw. mg)	gemessenes N	Quelle
Frischmasse	9,5	?	WILLMER & UNWIN 1981
Frischmasse ♀♀	8,1 \pm 4,4	10	GILBERT 1981
Körperlänge ♂♂	8,8 \pm 0,8	23	SSYMANK 1991b
Körperlänge ♀♀	8,1 \pm 0,5	53	SSYMANK 1991b
„Rüssellänge“ ♂♂	2,1 \pm 0,3	22	SSYMANK 1991b
„Rüssellänge“ ♀♀	2,0 \pm 0,3	52	SSYMANK 1991b
„Schnabellänge“	1,6 \pm 0,46	9	BOLET & DAHL JENSEN 1980
Proboscis-Länge ♂♂	2,12	10	GILBERT 1985a
Proboscis-Länge ♀♀	2,13	10	GILBERT 1985a
Flügelänge ♂♂	7,59	10	GILBERT 1985a
Flügelänge ♀♀	7,41	10	GILBERT 1985a
Flügelbreite ♂♂	2,44	10	GILBERT 1985a
Flügelbreite ♀♀	2,47	10	GILBERT 1985a
Kopfbreite ♂♂	2,32	10	GILBERT 1985a
Kopfbreite ♀♀	2,11 \pm 0,12	10	GILBERT 1981
Thoraxbreite ♂♂	1,72	10	GILBERT 1985a
Thoraxbreite ♀♀	1,52	10	GILBERT 1985a
Eibreite	0,44	264	CHANDLER 1968a
Eilänge	1,06 (0,85 - 1,27)	264	CHANDLER 1968a
Eibreite	0,46	?	KUZNETZOV 1988
Eilänge	1,06	?	KUZNETZOV 1988

Tab. 11-9 Nahrung der Larve von *Melanostoma scalare*. **Aph**=Homoptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha, Aphididae (Röhrenläuse); **Cec**=Diptera, Cecidomyiidae (Gallmücken)

Beuteart	Tax	Wirtspflanze	Region	Quelle
?spp	Aph	„Sehr weites Wirtsspektrum“	Großbritannien	CHANDLER 1968a
?spp	Aph	<i>Prunus armeniaca</i>	Tschechoslowakei	DUŠEK & LASKÁ 1959
?spp	Aph	Getreide	Japan	SAKURATANI 1977
?spp	Aph	Getreide	Großbritannien	CHAMBERS ET AL. 1986
?spp	Aph	Laubstreu	Großbritannien	ROTHERAY 1983
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	<i>Medicago sativa</i>	Türkei	DÜZGÜNES et al 1982
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Aph	?	Japan	OKUNO 1967
<i>Aphis fabae</i>	Aph	<i>Beta vulgaris</i> (Zuckerrübe)	Großbritannien	CHANDLER 1968c
<i>Aphis fabae</i>	Aph	?	Türkei	DÜZGÜNES et al 1982
<i>Aphis gossypii</i>	Aph	?	Japan	OKUNO 1967
<i>Aphis pomi</i>	Aph	<i>Crataegus monogyna</i>	León, Spanien	TIZADO-MORALES et al 1991
<i>Brachycaudus</i> sp.	Aph	<i>Silene dioica</i>	Großbritannien	ROTHERAY 1979
<i>Brevicoryne brassicae</i>	Aph	<i>Brassica</i> (Rosenkohl)	Großbritannien	POLLARD 1971
<i>Dasyneura (Perrisia)</i> sp.	Dip	„violette“ =? <i>Viola</i> sp.	Frankreich, Paris	SÉGUY 1961
<i>Impatiensium asiaticum</i>	Aph	<i>Impatiens parviflora</i>	Deutschland	SCHMITZ 1999
<i>Macrosiphum rosae</i>	Aph	<i>Rosa</i> sp.	Großbritannien	STANILAND 1922
<i>Schizaphis graminum</i>	Aph	?	Rumänien	VOICU & NAGLER 1987

Tab. 11-10 Verteidigungsfähigkeit von Aphidoidea gegenüber räuberischen Schwebfliegen. **Fam** – Familie, **Amei** – obligate Betreuung durch Ameisen, **Wachs** – Sekretion von Wachs, **Gallen** – Bildung von Gallen, **Toxine** – Akkumulation von Toxinen, **Flucht** – erhöhte Mobilität/Fluchtfähigkeit, **0** – Merkmal trifft nicht zu, **1** – Merkmal trifft zu, **2** – Merkmal obligat. Erläuterung in Kap. 4.4.

Art	Fam	Amei	Wachs	Gallen	Toxine	Flucht	Ø - Größe (mm)
<i>Acyrtosiphon pisum</i> HARRIS, 1776	Aph	0	0	0	0	0	4,00
<i>Aphis fabae</i> SCOPOLI, 1763	Aph	1	0	0	0	0	2,40
<i>Aphis fabae cirsiacanthoidis</i> SCOPOLI, 1763	Aph	1	0	0	0	0	2,40
<i>Aphis frangulae</i> KALTENBACH, 1845	Aph	0	0	0	0	0	1,80
<i>Aphis frangulae gossypii</i> GLOVER, 1877	Aph	1	0	0	0	0	1,40
<i>Aphis nasturtii</i> KALTENBACH, 1845	Aph	0	0	0	0	0	1,65
<i>Aphis pomi</i> DEGEER, 1773	Aph	1	0	0	0	0	1,80
<i>Aphis rumicis</i> LINNAEUS, 1758	Aph	1	0	0	0	0	2,60
<i>Aploneura lentisci</i> PASSERINI, 1856	Pem	0	2	1	0	0	2,05
<i>Brachycaudus lychnidis</i> (LINNAEUS, 1758)	Aph	0	0	0	0	0	2,35
<i>Brachycaudus helichrysi</i> (KALTENBACH, 1843)	Aph	1	1	0	0	0	1,60
<i>Brevicoryne brassicae</i> (LINNAEUS, 1758)	Aph	0	2	0	1	0	2,30
<i>Cavariella aegopodii</i> (SCOPOLI, 1763)	Aph	0	0	1	0	0	2,15
<i>Cavariella theobaldi</i> (GILETTE & BRAGG, 1918)	Aph	0	0	1	0	0	2,30
<i>Cinara juniperi</i> (DEGEER, 1773)	Lach	1	2	0	0	0	2,90
<i>Cinara pilicornis</i> (HARTIG, 1841)	Lach	1	2	0	1	1	3,85
<i>Cinara pinea</i> (MORDVILKO, 1895)	Lach	2	0	0	0	0	4,15
<i>Diuraphis muehleii</i> (BÖRNER, 1950)	Aph	0	2	0	0	0	1,65
<i>Diuraphis holci</i> (HILLE RIS LAMBERS, 1956)	Aph	0	2	0	0	0	1,70
<i>Hyadaphis foeniculi</i> (PASSERINI, 1860)	Aph	0	1	0	0	0	2,20
<i>Hyalopteroides humilis</i> (WALKER, 1852)	Aph	0	0	0	0	0	2,65
<i>Hyalopterus pruni</i> (GEOFFROY, 1762)	Aph	0	2	0	1	1	2,20
<i>Impatiens asiaticum</i> NEVSKY, 1929	Aph	1	0	0	0	0	2,60
<i>Macrosiphum rosae</i> (LINNAEUS, 1758)	Aph	0	2	0	0	0	3,45
<i>Metopolophium dirhodum</i> (WALKER, 1849)	Aph	0	0	0	0	0	2,45
<i>Myzus persicae</i> (SULZER, 1776)	Aph	0	0	0	0	0	1,90
<i>Myzaphis rosarum</i> (KALTENBACH, 1843)	Aph	0	0	0	0	0	1,85
<i>Pemphigus bursarius</i> (LINNAEUS, 1758)	Pem	0	2	1	0	0	2,05
<i>Phorodon cannabis</i> PASSERINI, 1860	Aph	0	0	0	0	0	2,30
<i>Rhopalosiphum padi</i> (LINNAEUS, 1758)	Aph	1	2	0	0	0	2,75

Tab. 11-10 Verteidigungsfähigkeit von Aphidoidea gegenüber räuberischen Schwebfliegen. **Fam** – Familie, **Amei** – obligate Betreuung durch Ameisen, **Wachs** – Sekretion von Wachs, **Gallen** – Bildung von Gallen, **Toxine** – Akkumulation von Toxinen, **Flucht** – erhöhte Mobilität/Fluchtfähigkeit, **0** – Merkmal trifft nicht zu, **1** - Merkmal trifft zu, **2** – Merkmal obligat. Erläuterung in Kap. 4.4.

Art	Fam	Amei	Wachs	Gallen	Toxine	Flucht	Ø - Größe (mm)
<i>Schizaphis graminum</i> RONDANI, 1852	Aph	0	0	0	0	0	1,70
<i>Sipha (Rungsia) maydis</i> PASSERINI, 1860	Aph	1	0	0	0	0	1,85
<i>Sitobion avenae</i> (FABRICIUS, 1775)	Aph	0	0	0	0	0	2,65
<i>Sitobion fragariae</i> (WALKER, 1848)	Aph	0	0	0	0	0	2,80
<i>Subsaltusaphis rossneri</i> (BÖRNER, 1940)	Drep	0	0	0	0	0	2,40
<i>Thripsaphis</i> sp.	Drep	0	0	0	0	0	2,45

12 Lebenslauf

Persönliche Daten

Name	Frank Dziock
Adresse	Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH Projektbereich Naturnahe Landschaften und Ländliche Räume Permoser Str. 15 04318 Leipzig
e-mail	Dziock@pro.ufz.de
Internet	http://www.ufz.de [Projektbereich Naturnahe Landschaften]
Geburt	20. August 1969 in Münster (Westf.)
Familie	eine Frau, zwei Kinder

Hochschulausbildung und praktische Tätigkeiten

1992 - 1997	Studium der Biologie (Abschluß Diplom) an der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster
1996	Diplomarbeit im FB Biologie/Limnologie mit dem Thema „Freiland- und Laboruntersuchungen zur Lebensweise von <i>Atherix ibis</i> (FABRICIUS, 1798) (Diptera, Athericidae) im Einzugsbereich der Mittleren Ems (Münsterland)“
Jul 1997	Promotionsstelle im Projektbereich Naturnahe Landschaften am Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH im Rahmen des BMBF - Projektes „RIVA“
Mai - Dez 2000	Wissenschaftlicher Mitarbeiter im BMBF-Projekt „ Vorrangflächen für Naturschutz in der Bergbaufolgelandschaft Westsachsens und Nordthüringens “
seit Mai 2001	Wissenschaftlicher Mitarbeiter bei der Erarbeitung des Bandes „ Biologische Fragestellungen und Bioindikation in Auenlandschaften am Beispiel der Elbe “ der Projektgruppe „Elbe-Ökologie“
seit Jan 2002	Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Projektbereich Naturnahe Landschaften am Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH im Rahmen des vom Kultusministerium des Landes Sachsen-Anhalt geförderten Projektes „ Charakterisierung der Fauna mitteleuropäischer Auen mittels funktionaler Gilden - dargestellt am Beispiel der Schwebfliegenfauna (Diptera, Syrphidae) der Mittleren Elbe in Sachsen-Anhalt“, Laufzeit: 2 Jahre, 8 Monate

Veröffentlichungen

1. DZIOCK, F., KASCHEK, N. & E.I. MEYER (1997): Freiland- und Laboruntersuchungen zur Lebensweise von *Atherix ibis* (Fabricius, 1798) (Diptera, Athericidae). – Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 1996: 101-113. Düsseldorf.
2. DZIOCK, F. (1997): Schwebfliegen der Sammlung „Max Nicolaus“ und anderer Sammler aus dem Naturkundemuseum in Gera (Diptera, Syrphidae). – Veröffentlichungen Museum Gera, Naturwissenschaftliche Reihe 24, 131-138.
3. DZIOCK, F. (1998): Schwebfliegenfunde aus Münster (Westf.) mit einer vorläufigen Liste der faunistischen Schwebfliegenliteratur Nordrhein-Westfalens (Diptera, Syrphidae). – Volucella 3 (1/2), 133-152.
4. DZIOCK, F. (1999): Nachweise neuer und gefährdeter Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) aus Sachsen. - Studia dipterologica 6 (1): 117-124.
5. DZIOCK, F. (1999): Historische Belege von *Brachyopa maculipennis* Thompson, 1980 (Diptera, Syrphidae) aus Brandenburg. – Volucella 4 (1/2): 157-160, Stuttgart.
6. DZIOCK, F. (1999): *Callicera fagesii* Guerin-Meneville, 1844 (Diptera, Syrphidae) - new for Germany and a recent record from France. – Volucella 4 (1/2): 153-156, Stuttgart.
7. DZIOCK, F. & M. JESSAT (1999): Ergänzung zur Checklist der Schwebfliegen Thüringens (Diptera, Syrphidae). - Thüringer Entomologenverband e.V. (Hrsg.): Checklisten Thüringer Insekten Teil 7: 87-93.
8. JENTZSCH, M. & F. DZIOCK (1999): 7.1 Bestandssituation der Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae). - in: FRANK, D. & NEUMANN, V. (Hrsg.): Bestandssituation der Pflanzen und Tiere Sachsen-Anhalts: 182-189. Ulmer Verlag, Stuttgart.
9. Dziock, F. (2000): Schwebfliegen als Bioindikatoren in der Elbaue (Diptera, Syrphidae). – BfG-Mitteilung Nr. 6, 234-235. Tagungsband des Statusseminars „Elbe-Ökologie“ des BMBF in Berlin, 2. – 5. November 1999.
10. HENLE, K., SCHOLZ, M., STAB, S., RINK, M., BÖHNKE, R., RINKLEBE, J., MEYENBURG, G., HEINRICH, K., AMARELL, U., FOCKLER, F., DEICHNER, O., SCHANOWSKI, A., FIGURA, W., DZIOCK, F., FOLLNER, K., FUCHS, E., PETER, W., & V. HÜSING (2000): Methodische Grundlagen zur Entwicklung eines robusten Indikationssystems für ökologische Veränderungen in Auen. – ATV-DVWK-Schriftenreihe 21, 173-201.
11. DZIOCK, F. (2000): Schwebfliegen als Bioindikatoren (Diptera, Syrphidae). – In: GELLER, W., PUNCO Á, P., BARION, D., FELDMANN, H., GUHR, H. JIRÁSEK, V., SIMON, M. & J. SMRTAK (2000): Gewässerlandschaften-Aquatic Landscapes Tagungsband Teil II, 9. Magdeburger Gewässerschutzseminar. – ATV-DVWK-Schriftenreihe 22, 238-239.
12. JESSAT, M. & F. DZIOCK (2000): Neue Nachweise von *Sphiximorpha subsessilis* (Illiger in Rossi, 1807) (Diptera, Syrphidae) aus Thüringen, Sachsen und Sachsen-Anhalt. – Mauritiana 17 (3), 487-490, Altenburg.
13. AG KABE (HENLE, K., SCHOLZ, M., WEBER, W., BRINSCHWITZ, GEYER, S., MESSNER, F., GEYLER, S., RODE, M., FOCKLER, F., SCHANOWSKI, A., SCHWENNINGER, R., DZIOCK, F. & S. STAB) (2000): Kiesabbau in Auen am Beispiel der Elbe (KABE) - Grundlagen zur Einschätzung großräumiger ökologischer Auswirkungen. - In: Bundesanstalt für Gewässerkunde/ Projektgruppe Elbe-Ökologie (Hrsg.), Mitteilungen Nr. 7, 1-101. Koblenz-Berlin.
14. DZIOCK, F. (2001): Beziehungen zwischen Umweltvariablen, Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) und ihren biologischen Eigenschaften im Auengrünland. – In: SCHOLZ, M., STAB, S. & K. HENLE (Hrsg.): Indikation in Auen – Präsentation der Ergebnisse aus dem RIVA-Projekt. - UFZ-Berichte 8/2001, 107-110, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Leipzig.
15. DZIOCK, F., HENLE, K., SCHOLZ, M. & S. STAB (2001): Möglichkeiten und Grenzen von Indikationssystemen. - In: SCHOLZ, M., STAB, S. & K. HENLE (Hrsg.): Indikation in Auen - Präsentation der Ergebnisse aus dem RIVA-Projekt. - UFZ-Berichte 8/2001, 39-43. Leipzig.

-
16. SETTELE, J. & F. DZIOCK (2001): Auswildern oder Abwarten ? – Fallstudien zu Tagfaltern. - In: GOTTSCHALK, E., BARKOW, A., MÜHLENBERG, M. & J. SETTELE (Hrsg.): Naturschutz und Verhalten. - UFZ-Berichte 2/2001, 1-9. Leipzig.
 17. DZIOCK, F., KASCHEK, N. & E.I. MEYER (2001): Betreibt die Ibisfliege Brutfürsorge? (*Atherix ibis*, Diptera, Athericidae) - Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Tagungsbericht 2000 (Magdeburg), Tutzing 2001, 74-77.
 18. DZIOCK, F. (2001): Ergänzung zur Checkliste der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) in Sachsen-Anhalt. - Entomologische Nachrichten und Berichte 45 (2), 105-110. Dresden.
 19. DZIOCK, F. (2001): 4.2.2.26 Schwebfliegen (Syrphidae). - In: LAU (Hrsg.): Arten- und Biotopschutzprogramm Sachsen-Anhalt. Landschaftsraum Elbe. – Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt Sonderheft 3/2001, 464-467. - Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Halle/Saale.
 20. DZIOCK, F., JESSAT, M. & H. UTHLEB (2001): Rote Liste der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) Thüringens. – Naturschutzreport 18, 248-253. - Thüringer Landesanstalt für Umwelt und Geologie, Jena.
 21. Dziock, F. (2002): Überlebensstrategien und Nahrungsspezialisierung bei räuberischen Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae). – UFZ-Berichte 10/2002, 1-131. – Leipzig.