

Beitr. Ent.	Berlin	ISSN 0005-805X
47(1997)2	S. 227-326	04.08.1997

***Amauronematus* KONOW, 1890 - Ökologie und Taxonomie der nordeuropäischen Arten des *fallax*-Komplexes**

(Hymenoptera, Tenthredinidae)

Mit 67 Figuren, 13 Tabellen

STEFAN SCHMIDT

Zusammenfassung

An nordeuropäischen Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes wurden taxonomische und ökologische Untersuchungen durchgeführt. Umfangreiche Freilandaufsammlungen und Zuchten ermöglichten die Ermittlung von Zusammenhängen zwischen Larven verschiedener Wirtspflanzen und determinierbaren Imagines. Die ökologischen Untersuchungen konzentrierten sich auf die Wirtspflanzenbeziehungen und Wirtspflanzenpezifität.

Der Komplex umfaßt 16 Arten in Nordeuropa. Von elf dieser Arten werden Beschreibungen gegeben (*Amauronematus amicula* SAAR., *A. arvii* SAAR., *A. fallax* SERV., *A. hartigi* SAAR., *A. histrio* SERV., *A. nuorbinjargi* SAAR., *A. propinquus* SAAR., *A. rufus* KNW., *A. schlueteri* ENSL., *A. septentrionalis* SAAR., *A. subnitens* SAAR.). Fünf Arten werden neu beschrieben (*Amauronematus betulae* sp. n., *A. mimus* sp. n., *A. nigrinus* sp. n., *A. subfuscus* sp. n., *A. tenuis* sp. n.). *Nematus stenogaster* FÖRST., syn. nov., und *Amauronematus festivus* SAAR., syn. nov., werden mit *A. fallax* synonymisiert. Ein Bestimmungsschlüssel für die Weibchen aller nordeuropäischen Arten wird vorgelegt.

Mit drei schwer unterscheidbaren Arten wurde eine Diskriminanzanalyse durchgeführt, wobei sich fast 98% der Individuen anhand von 11 Merkmalen richtig zuordnen ließen.

Larvenzuchten ergaben, daß es sich bei den Taxa um hochgradig wirtsspezifische Arten handelt. Ovipositionsversuche mit sechs Arten bestätigten dieses Ergebnis und trugen, zumindest teilweise, zur Erklärung der Wirtspflanzenpezifität bei. Bei den auf glattblättrige Weiden spezialisierten Arten ergab sich eine stärkere Präferenz für ihre Wirtspflanze als bei Arten, die an rauhblättrige Weiden gebunden sind. Bei einer Art lieferte der Phenolglykosidgehalt der Blätter eine mögliche Erklärung für das beobachtete Präferenzverhalten der Weibchen.

Die Wirtspflanzenpezifität der Larven wurde bei drei Arten untersucht. Bei Larven von Arten, deren Weibchen eine starke Präferenz für bestimmte Weiden zeigten, war auch in den Fraßwahlversuchen eine deutliche Bevorzugung der Wirtspflanze festzustellen. Bei *A. septentrionalis* war ein negativer Zusammenhang zwischen dem Fraßwahlverhalten und dem Phenolglykosidgehalt der Blätter nachweisbar.

Untersuchungen zur physiologischen Spezialisierung der Larven anhand von "no-choice"-Versuchen ergaben keine Unterschiede in der relativen Wachstumsrate zwischen den einzelnen Gruppen. Insgesamt betrachtet waren die Larven physiologisch weniger stark spezialisiert, als aufgrund ihres Präferenzverhaltens in den Fraßwahlversuchen zu erwarten war.

Die Evolution der Wirtspflanzenpezifität und die Entstehung der Artenvielfalt von Blattwespen an Weiden im nördlichen Fennoskandien werden diskutiert.

Summary

Northern European sawflies in the *Amauronematus fallax* species complex were investigated taxonomically and ecologically. Extensive field collections were made in Northern Fennoscandia and host-associated larval material was reared to correlate larval forms with identifiable adult material. The ecological work centered on host plant relationships and host specificity.

The complex contains 16 species in Northern Europe. Eleven of these are redescribed (*Amauronematus amacula*, *A. arvii* SAAR., *A. fallax* SERV., *A. hartigi* SAAR., *A. histrio* SERV., *A. nuorbinjargi* SAAR., *A. propinquus* SAAR., *A. rufus* KNW., *A. schlueteri* ENSL., *A. septentrionalis* SAAR., *A. subnitens* SAAR.) and 5 are described as new (*Amauronematus betulae* sp. n., *A. mimus* sp. n., *A. nigrinus* sp. n., *A. subfuscus* sp. n., *A. tenuis* sp. n.). *Nematus stenogaster* FÖRSTER, 1854, **syn. nov.** und *Amauronematus festivus* SAARINEN, 1950, **syn. nov.** are regarded as synonyms of *A. fallax*. Previously used taxonomical characters were evaluated, and new morphological characters are introduced to characterize and identify species. They include the shape of the lancet (valvula 1) and the sawsheath (valvula 3) as well as the colouration of the sawsheath. A key is given to the females of all Northern European species of the complex.

A discriminant analysis was conducted on three highly similar species of the complex. By including 17 characters it was possible to classify almost 98% of the specimens correctly (n=92). The number of characters could be reduced from 17 to 11 without increasing the rate of misclassification.

Rearing of field-collected larvae showed that the Northern European species of the *Amauronematus fallax* complex are highly host specific. Laboratory experiments on oviposition behaviour of six species confirmed this conclusion and partly explained their host specificity. Sawfly species living on smooth-leaved willows showed a stronger oviposition preference than females from rough-leaved willows. In only one of the six species investigated experimentally the phenolic glycoside content in leaves may explain the observed oviposition preference.

The host specificity of the larvae of three species was studied. Larvae of species whose females showed a strong host preference when ovipositing showed a strong feeding preference for their usual host. In *A. septentrionalis* there was a negative correlation between feeding behaviour and the foliar phenolic glycoside content.

To investigate the physiological specialization of larvae, no-choice feeding experiments were conducted. There was no difference in relative growth rate between groups, even though the usual host was included. Hence larvae seemed to be less specialized than would have been expected in view of their feeding preference.

The evolution of host specificity and species richness of sawflies on willows in Northern Fennoscandia are discussed.

Keywords

Northern Europe, *Amauronematus*, *Salix*, phytophagous insects, revision, life history, larvae, host plant specificity, discriminant analysis, preference experiment, speciation.

Inhalt

1	Einleitung	229
2	Geschichte der Erforschung der Gattung <i>Amauronematus</i> und der Arten des <i>fallax</i> -Komplexes	231
3	Untersuchungsgebiet	232
4	Biologie der Arten	235
4.1	Material und Methoden	235
4.2	Das Habitat	236
4.3	Die Phänologie	237
4.4	Die Wirtspflanzen	238
4.5	Paarung und Geschlechtsverhältnis	240

4.6	Eiablage	241
4.7	Larven	242
4.8	Feinde	244
4.9	Verbreitung	245
5	Beziehungen zur Wirtspflanze	246
5.1	Wirtspflanzenspezifität der Weibchen von sechs <i>Amauronematus</i> -Arten	246
5.1.1	Einleitung	246
5.1.2	Material und Methoden	247
5.1.3	Ergebnisse	248
5.1.4	Diskussion	250
5.2	Wirtspflanzenspezifität der Larven von drei <i>Amauronematus</i> -Arten	254
5.2.1	Einleitung	254
5.2.2	Material und Methoden	254
5.2.3	Ergebnisse	255
5.2.4	Diskussion	258
5.3	Einfluß der Wirtspflanze auf die Entwicklung der Larven von <i>A. septentrionalis</i> .	259
5.3.1	Einleitung	259
5.3.2	Material und Methoden	259
5.3.3	Ergebnisse	260
5.3.4	Diskussion	260
6	Morphometrische Analyse von drei Arten	262
6.1	Einleitung	262
6.2	Material und Methoden	262
6.3	Ergebnisse	264
6.4	Diskussion	268
7	Taxonomie der nordeuropäischen Arten	271
7.1	Einleitung	271
7.2	Material und Methoden	272
7.3	Ergebnisse und Diskussion	273
7.3.1	Vergleich zwischen aus Larven gezogenen und im Freiland gefangenen Imagines	273
7.3.2	Auflistung und Bewertung taxonomischer Merkmale	274
7.3.3	Beschreibung der Arten	276
7.3.4	Bestimmungsschlüssel für die Weibchen	296
8	Wirtspflanzenspezifität	299
8.1	Die morphologischen und ethologischen Anpassungen der Arten an ihr Habitat	299
8.2	Zur Definition des Wirtspflanzenspektrums	302
8.3	Die Wirtspflanzen der untersuchten Arten	303
8.4	Die Wirtspflanzenspezifität bei Blattwespen	304
8.5	Die Entstehung der Wirtspflanzenspezifität	305
9	Die Entstehung der Artendiversität bei an Weiden (<i>Salix</i> spp.) lebenden Blattwespen	306
10	Literatur	310
11	Index der Tier- und Pflanzennamen	318
12	Anhang	319

1 Einleitung

Etwa ein Drittel der bisher beschriebenen, etwa eine Million Insektenarten ernährt sich von Pflanzen (STRONG et al. 1984). Das sind rund ein Viertel aller bekannten rezenten Tierarten überhaupt. Die meisten von ihnen sind hochgradig wirtsspezifisch, sie leben an wenigen Pflanz-

zenarten einer Gattung oder an mehreren Arten naher verwandter Gattungen (e. g. EHRLICH & MURPHY 1988, FUTUYMA 1991). Von den weltweit etwa 8 000 Arten der Symphyta oder Pflanzwespen sind die meisten ebenfalls stark spezialisiert (HEITLAND & PSCHORN-WALCHER 1993). Für das Verständnis der Artenvielfalt phytophager Insekten sind daher Untersuchungen über die Ursachen der Wirtspflanzenspezifität von großer Bedeutung (JAENIKE 1992). Die Wirtspflanzenspezifität der Weibchen bei der Eiablage stellt dabei einen Aspekt dar, der einerseits wichtige Hinweise zur Evolution phytophager Insekten geben kann (e. g. WIKLUND 1974, 1975, 1981, CHEW 1977, SMILEY 1978, FUTUYMA 1983, 1991, FUTUYMA & MORENO 1988, ROININEN et al. 1989), andererseits ist er bei der Lösung taxonomischer Probleme von großer Bedeutung (KOPELKE 1990, ZINOVJEV 1991, ROININEN et al. 1993, PRICE & ROININEN 1993). Dabei ist wichtig, die ethologischen Anpassungen (DETHIER 1970, FUTUYMA 1983) und potentielle physiologische Barrieren potentieller Wirtspflanzen zu kennen (FEENY 1976, RHOADES 1979). Die Bedeutung der Kenntnis ethologischer Anpassungen, insbesondere in der Anfangsphase der Artbildung, ist von verschiedenen Autoren wiederholt betont worden (DETHIER 1970, SMILEY 1978, FUTUYMA 1983, BERNAYS & CHAPMAN 1994). Es ist häufig beobachtet worden, daß die Weibchen phytophager Insekten bei der Auswahl ihrer Wirtspflanze sehr selektiv vorgehen, während die Larven weniger spezialisiert sind (e. g. CHEW 1975, WIKLUND 1974, ROININEN et al. 1989). Die Larven spezialisierter Arten entwickeln sich oft ganz normal, wenn sie mit Pflanzen gefüttert werden, die von der Wirtspflanze sehr verschieden sind (SMILEY 1978). Es erhebt sich somit die Frage nach dem Zusammenhang zwischen dem Präferenzverhalten der Imagines und Larven und der Entwicklung der Larven auf verschiedenen Wirtspflanzen.

Die meisten der Untersuchungen an phytophagen Insekten, die sich mit den oben aufgeführten Themen beschäftigen, wurden an Schmetterlingen durchgeführt (e. g. WIKLUND 1974, 1981, CHEW 1975, COURTNEY 1981, 1982, BERENBAUM 1990). Erst in jüngster Zeit finden auch Blattwespen verstärkt Beachtung (e. g. CRAIG et al. 1989, 1990, WAGNER & RAFFA 1993). Dabei wurde bei den gallbildenden Arten der Gattungen *Pontania* und *Euura* die Existenz streng monophager, morphologisch oft nur gering differenzierter Zwillingsarten nachgewiesen (KOPELKE 1986, 1991, ROININEN et al. 1993, ZINOVJEV 1993b). In der vorliegenden Arbeit werden Untersuchungen an Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes mit freilebenden Larven durchgeführt, die, wie die gallbildenden Blattwespen der Gattungen *Pontania* und *Euura*, zur artenreichen Unterfamilie der Nematinae gehören, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in nördlichen Breiten hat und deren Arten vorzugsweise mit Weiden (*Salix* spp.) assoziiert sind (BENSON 1958). Über die Lebensweise der meisten Nematinenarten ist bisher nur wenig bekannt, und die meisten Gattungen sind dringend revisionsbedürftig. Dazu sind detaillierte Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Imagines und Larven notwendig (VIITASAARI & VIKBERG 1985). Wegen der großen Schwierigkeiten, die sich oft bei der Bestimmung der Arten aufgrund imaginalmorphologischer Merkmale ergeben, wurde die Bedeutung biologischer Kriterien in taxonomischen Arbeiten unlängst mehrfach hervorgehoben (e. g. KOPELKE 1990, ZINOVJEV 1991). Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen zur Biologie der Arten des *A. fallax*-Komplexes sollen zusammen mit den experimentellen Untersuchungen zur Wirtspflanzenspezifität der Imagines und Larven die Kenntnisse liefern, die zur Klärung der Artberechtigung der untersuchten Spezies beitragen und darüber hinaus Hinweise auf die Evolution der Artengruppe geben.

2 Geschichte der Erforschung der Gattung *Amauronematus* und der Arten des *A. fallax*-Komplexes

Die Gattung *Amauronematus* wurde im Jahre 1895 von F.W. KONOW erstmals erwähnt (KONOW 1895). In seiner Bearbeitung berücksichtigt er 22 paläarktische Arten. Weltweit sind bis heute ungefähr 130 Arten beschrieben (ZHELOCHOVTSEV 1988), während es in Mitteleuropa etwa 25 und in Nordeuropa rund 60 Arten sind (MUCHE 1975, VIITASAARI & VIKBERG 1985). Für die Ostpaläarktis und für Nordamerika sind die Artenzahlen noch immer unbekannt (ZHELOCHOVTSEV 1988, SMITH, briefl. Mitt.). Anfang und Mitte dieses Jahrhunderts wurden von nordeuropäischen Autoren sehr viele Arten in der Gattung *Amauronematus* neu beschrieben (e. g. MALAISE 1920, 1931, BENSON 1935, 1948, 1955, LINDQVIST 1941, 1942, 1959, 1960, 1961a, b, 1962, 1974, 1977, HELLÉN 1951). Die Differenzierung erfolgte fast ausschließlich aufgrund imaginalmorphologischer Merkmale. Untersuchungen zur Variabilität der verwendeten Merkmale und zur Lebensweise der Arten wurden hingegen kaum durchgeführt.

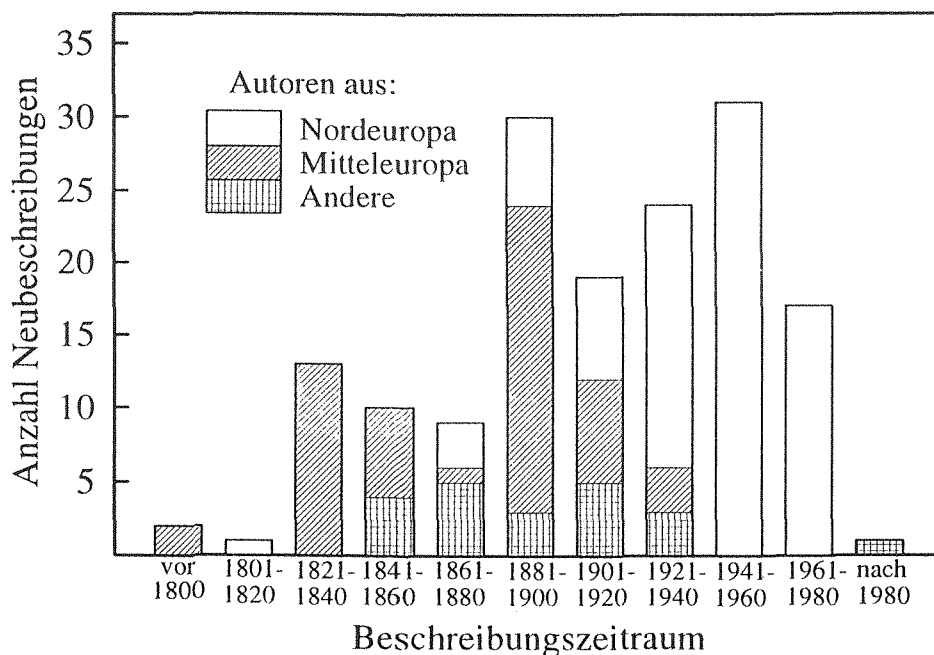


Fig. 1. Neubeschreibungen in der Gattung *Amauronematus* von 1758, dem Erscheinungsjahr von LINNAEUS' *Systema Naturae*, bis heute.

Die große intraspezifische Variabilität war eine der Hauptursachen für die taxonomischen Schwierigkeiten bei der Bearbeitung der Gattung. So kommt HELLÉN (1970) nach dem Studium umfangreichen Materials zu dem Schluß, "daß überhaupt fast keine Merkmale konstant sind". Dies gilt seiner Meinung nach auch für die Säge, einen Teil des Ovipositors, "deren taxonomische Bedeutung von einigen Autoren stark übertrieben worden ist" (HELLÉN l.c.). In seiner Bearbeitung der finnischen Fauna zieht er 47 von 92 Arten als Synonyme ein. LINDQVIST

hingegen, der sich ebenfalls der großen intraspezifischen Variabilität der Gattung *Amauronematus* bewußt war und sie zu den taxonomisch schwierigsten Blattwespengruppen rechnet, bezeichnet Merkmale der Säge neben anderen als die konstantesten (LINDQVIST 1940, 1973a). Die von HELLÉN synonymisierten Arten schloß er der finnischen Fauna etwas später wieder an (LINDQVIST 1973a).

Die meisten von LINDQVIST beschriebenen neuen Blattwespenarten gehören zur Unterfamilie Nematinae, und die meisten von ihnen werden heute als valide Arten angesehen (VIITASAARI & VIKBERG 1985). Aufgrund der genannten taxonomischen Schwierigkeiten war es ihm oft nicht möglich zu entscheiden, ob seine, zum Teil als Aberrationen beschriebenen, neuen Formen lediglich Varietäten sind "oder einen höheren systematischen Wert haben, ... , solange die Larven und ihre Biologie unbekannt sind" (LINDQVIST 1941). CONDE (1935) hebt die Notwendigkeit variationsstatistischer und biologischer Arbeiten hervor, "denn von Gattungen und Arten kann bei der Hälfte der Nematinen nicht die Rede sein". Auch MUCHE (1978) bezweifelt die Artberechtigung vieler *Amauronematus*-Arten. Er geht von ökologischen Formen aus, die durch den Wechsel der Wirtspflanze entstanden sind und betrachtet "die breite Artenbasis ... als Plattform..., von der aus verwandte Artvertreter biologisch sowie ökologisch und tiergeographisch durchforscht und erkannt werden müssen".

Bei den Arten des *Amauronematus fallax* (SERV.)-Komplexes waren die Meinungsunterschiede zwischen den Taxonomen hinsichtlich der Artberechtigung besonders groß, und die Auffassungen gingen hier sehr weit auseinander. Mitte dieses Jahrhunderts wurde von SAARINEN, einem finnischen Amateurentomologen, eine Reihe neuer Arten aus dieser Artengruppe beschrieben (SAARINEN 1949, 1950). Der britische Blattwespen-systematiker R. B. BENSON war der Auffassung, daß es sich bei den neu beschriebenen Arten lediglich um eine einzige, sehr variable holarktische Art handelt (BENSON 1958). Auch HELLÉN (1970) war dieser Ansicht und synonymisierte alle von Saarinen beschriebenen Arten mit *A. fallax*.

Nur von einem kleinen Teil der *Amauronematus*-Arten sind die Larven bekannt, wobei die Beschreibungen oft widersprüchlich sind (LORENZ & KRAUS 1957). Selbst die Kenntnis der Larven hat nicht immer zur Klärung der Artfrage beigetragen, wie das folgende Beispiel zeigt: *Amauronematus histrio* wurde, wie auch *A. fallax*, bereits im Jahre 1823 von SERVILLE beschrieben und ist imaginal recht einfach von den Arten des *A. fallax*-Komplexes zu unterscheiden. Im Gegensatz dazu sind sich die Larven sehr ähnlich. Die Artberechtigung dieser beiden Arten wurde aus diesem Grund von BRISCHKE (1885) in Zweifel gezogen. Nach CONDE (1938) handelt es sich um Formen einer in Aufspaltung begriffenen Art. Auch für MALAISE (1931) waren die beiden Arten konspezifisch. HELLÉN (1970) führte in seiner Bearbeitung die Art *A. histrio* als Synonym von *A. fallax* auf, während ENSLIN (1912-18) oder BENSON (1958) nie deren Artstatus bezweifelten. Aufgrund morphologischer, larvaler und biologischer Merkmale gehört *A. histrio* zweifellos zum *A. fallax*-Komplex und wird in der vorliegenden Arbeit mitbehandelt. Der Einfachheit halber wird im folgenden nur vom *A. fallax*-Komplex gesprochen.

3 Untersuchungsgebiet

Die Freilandarbeiten für die vorliegende Untersuchung wurden im nördlichen Fennoskandien durchgeführt. Das Gebiet erstreckt sich von 68° bis 71° nördlicher Breite sowie von 18° bis 31° östlicher Länge und ist ein Teil der circumpolaren subarktischen Zone (HUSTICH 1960, Fig. 2). Es umfaßt sowohl stark ozeanisch beeinflusste küstennahe Bereiche als auch alpine Regionen der zu den Skanden gehörenden Höhenzüge. Die Höhendifferenz reicht vom Meeres-

niveau bis weit über 1000 m ü. N. N.. Mit 1328 m ist der zum Gebirgszug der Skanden gehörende Halti im Kilpisjärvi-Gebiet der höchste Berg Finnlands.

Laboruntersuchungen und Experimente wurden in der "Kevo Subarctic Research Station" und in deren Umgebung im nördlichsten Finnland durchgeführt (Fig. 2). Die im Jahre 1957 gegründete Station gehört zur Universität Turku und bietet die Möglichkeit, in diesem anthropogen relativ wenig beeinflussten Gebiet Untersuchungen über die arktische und subarktische Flora und Fauna durchzuführen. Die Station ($69^{\circ} 45' \text{ N}$, $27^{\circ} 01' \text{ E}$) befindet sich etwa 60 km nördlich der kontinuierlichen Kiefernwaldgrenze (KALLIO et al. 1969, Fig. 3) im Bereich der subarktischen oder Waldtundrazone. Sie liegt etwa 150 m über dem Meeresspiegel und ist umgeben von Birken (*Betula pubescens*) mit eingestreuten Kiefern (*Pinus sylvestris*). Die Sonne ist hier im Sommer an 64 Tagen ständig am Himmel, im Winter geht sie 54 Tage lang nicht auf (KALLIO et al. 1969). Der polare Tag beginnt Mitte Mai und dauert bis Ende Juli. Nur in Sibirien zwi-

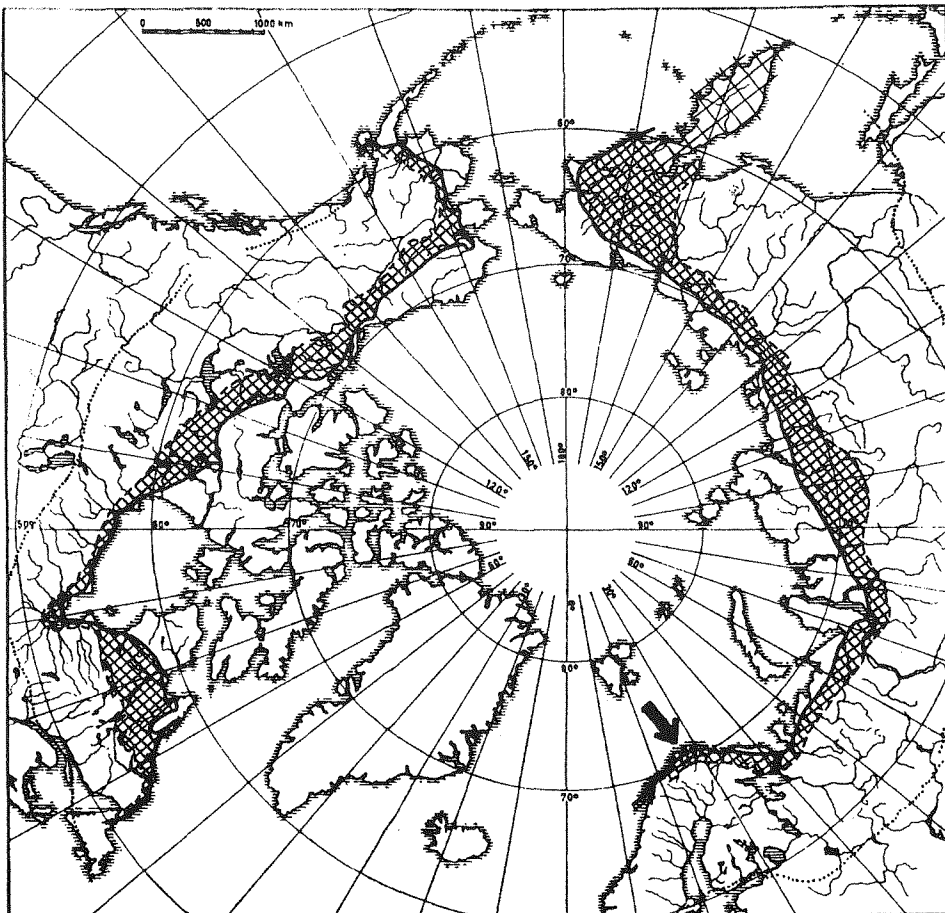


Fig. 2. Lage des Untersuchungsgebietes im nördlichen Fennoskandien (Pfeil). Schraffiert: subarktische Zone, punktierte Linie: Südgrenze der borealen Zone. Verändert aus KALLIO et al. 1969 (nach HUSTICH 1966).

schen 90° und 130° E reicht die subarktische Zone noch weiter nördlich als in Nordfennoskandien (HUSTICH 1966). Der wärmend auf Fennoskandien einwirkende Golfstrom führt dazu, daß sich Feldstationen in Sibirien, Grönland und Alaska bereits in der arktischen Zone befinden, obwohl sie etwa auf demselben Längengrad wie Kevo liegen.

Bei den Gesteinen im Gebiet handelt es sich vorwiegend um Granulite und Gneise, wobei das Alter der Gneise auf 1900 bis 2000 Mio. Jahre datiert wird (KALLIO et al. 1969). Die Topographie wurde im wesentlichen durch spätertertiäre Hebungen bestimmt, bei denen durch Blockbewegungen und zahlreiche Verwerfungen die heutigen Fjälle und Flußtäler entstanden sind. Die Fjälle sind weitgehend baumlos und weisen nur geringe Höhenunterschiede auf.

Während der pleistozänen Vereisung war das Gebiet durch den kontinentalen Eisschelf bedeckt, wobei es wahrscheinlich eisfreie Refugien an der norwegischen Eismeerküste und auf den Spitzen der höchsten Berge, den sogenannten Nunatakern, gegeben hat (GJAEREVOLL 1963). An topographisch geeigneten Stellen beträgt die Grundmoränenschicht 2-3 m (KALLIO et al. 1969). Mehrere große Ströme mit weitreichenden Mäandern, wie der Teno oder der Inarjoki, bahnen sich ihren Weg in den glaziofluvialen Ablagerungen. Als typische Erscheinungen subarktischer und arktischer Regionen sind Palsamoore sehr verbreitet.

Die jährliche Niederschlagsmenge in Tromsø, Norwegen (19° E), liegt bei etwa 1000 mm. Nach Osten hin nimmt sie ab und beträgt in Kevo durchschnittlich 468 mm (KALLIO et al. 1969). Besonders in den zentral gelegenen Bereichen der Finnmark liegt der Niederschlag bei unter 400 mm. Während in den küstennahen Gebieten die sommerlichen Niederschläge nur etwa 20% der jährlichen Gesamtmenge ausmachen, sind es im zentralen Bereich Nordfennoskandiens etwa 50%, wobei weniger als 35% sommerlicher Niederschlag als Indikator für ozeanisches Klima gilt (KALLIO et al. 1969.). Dies drückt sich auch in der Änderung der durchschnittlichen Monatstemperatur aus, wobei die Ozeanität nach Nordosten hin zunimmt (HÄMET-AHTI 1963). Die Jahres-Durchschnittstemperatur in Kevo beträgt -2° C, die Wachstumsperiode dauert 110 bis 120 Tage. Die mittlere effektive Temperatursumme (über +5° C d.d., = degree-days) liegt bei 620 in Kevo und schwankt zwischen 400 und 900. Die mittlere Julitemperatur beträgt +13.6° C, die mittlere Januartemperatur -6° C (Angaben der Meteorologischen Station Kevo). Während der Unterschied zwischen dem niedrigsten und höchsten Monatsmittel an der Küste bei 15° C liegt, beträgt die Differenz etwa 25° C in südlichen Teilen des Gebietes (HÄMET-AHTI 1963). Die lokalklimatischen Unterschiede können beträchtlich sein und stellen einen wichtigen ökologischen Faktor dar (KALLIO et al. 1969). Es gibt große Temperaturunterschiede zwischen Flußtälern, Fjällen und Berghängen. An manchen Stellen kann die Differenz zwischen niedrigster und höchster Temperatur an einem Tag 30° C betragen (KALLIO et al. 1969). Die Seen im Kevogebiet sind im Schnitt an 200 Tagen im Jahr von Eis bedeckt, wobei die Eisdecke des Kevojärvi etwa 80 cm stark ist. Im Sommer beträgt die Wassertemperatur an der Oberfläche normalerweise weniger als 15° C.

Während die südlichen Teile des nördlichen Fennoskandiens der borealen Nadelwaldzone angehören, sind die nördlicheren Bereiche der subarktischen Zone zuzurechnen (HUSTICH 1960). Eine allgemein anerkannte Abgrenzung der Subarktis gibt es allerdings nicht, und der Begriff wird von Autoren verschiedener wissenschaftlicher Disziplinen unterschiedlich gebraucht (HUSTICH 1979). Die dominierenden Baumarten der nördlichen Nadelwaldzone sind *Pinus sylvestris* und *Picea abies*. Sie werden nach Norden hin durch Birken und niedrige Sträucher ersetzt, in den höhergelegenen Bereichen durch alpine Vegetation. Ein Großteil der Flora ist

nach der letzten Eiszeit eingewandert (KALLIO et al. 1969). Alpine Pflanzenarten drangen teilweise aus dem Osten, aber auch aus westlichen küstennahen Refugien Norwegens in das nördliche Fennoskandien ein (KALLIO et al. 1969). Für Insekten, wie z. B. Blattwespen, ist das Einwandern sibirischer Faunenelemente wahrscheinlich (VIKBERG 1988).

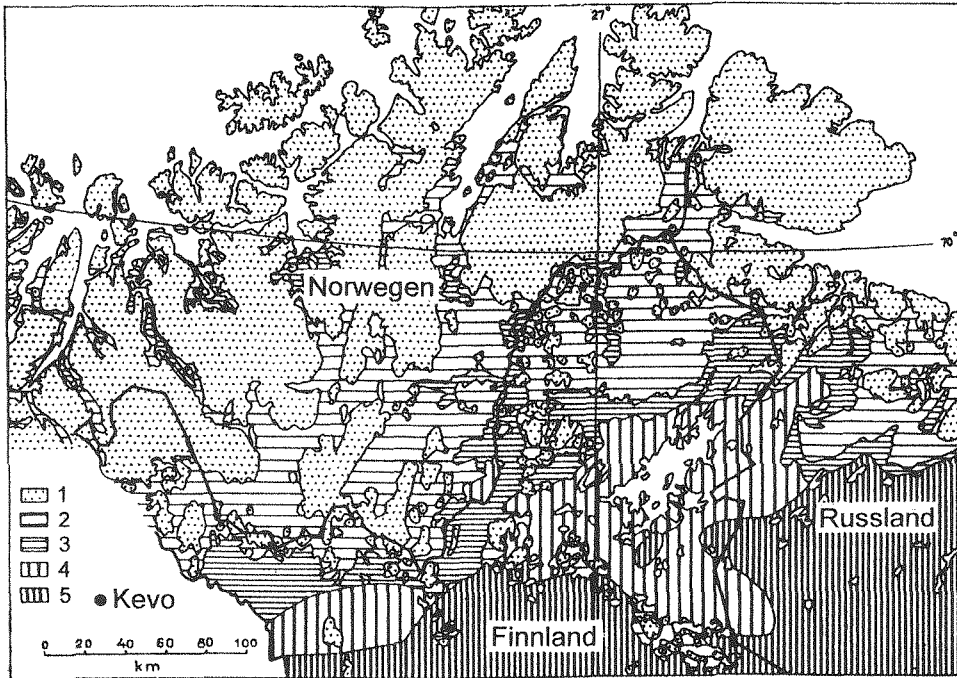


Fig. 3. Vegetationszonen im nördlichen Fennoskandien. 1: Ödland, 2: Birkenbusch und Birkenwald, 3: Birkenwald und kleine Kieferngehölze, 4: Kiefernwald, 5: Nadelwald (Kiefer und Fichte). Nach KALLIO et al. 1969.

4 Biologie der Arten

4.1 Material und Methoden

Die Untersuchungen begannen im Sommer 1989 mit dem Sammeln der Larven an ihren Wirtspflanzen. Dabei wurde darauf geachtet, die Larven nach Wirtspflanzenarten getrennt zu sammeln. Das Abstreifen der Weiden mit einem Kescher war allerdings nur in Gebieten mit monospezifischen Weidenbeständen möglich. In gemischten Beständen mit mehreren Arten wurden Handaufsammlungen durchgeführt. Der Transport der Larven erfolgte in lichtdichten Behältern mit Papierstreifen. Das Papier dient dazu, überschüssige Feuchtigkeit aufzunehmen, denn es ist wichtig, daß die Larven während des Transports nicht zu feucht aufbewahrt werden. Sie sollten nicht fressen und sich ruhig verhalten, denn durch gegenseitigen Kontakt können mögliche Infektionen einzelner Larven auf gesunde Individuen übertragen werden.

Im Labor wurden die Larven einzeln in kleine Plastikbehälter überführt (60 mm hoch, 35 mm Durchmesser), nachdem sie, soweit möglich, nach Arten getrennt und beschrieben wurden. Eine Beschreibung enthält die Merkmale Grundfärbung, Pigmentfärbung, Oberflächenstruktur, Behaarung (jeweils getrennt von Kopf und Rumpf) und die Nahrungspflanze. Jede vermeintliche Art erhielt eine Beschreibungsnummer. Wurden gleichaussehende Larven auf verschiedenen Weidenarten gesammelt, so erhielten sie verschiedene Nummern, weil es sich dann um wirtspflanzen-spezifische Zwillingsarten handeln könnte. Die einzelnen Beschreibungen wurden aufgrund der morphologischen Merkmale in Gruppen zusammengefaßt. Für jede der so entstandenen 10 Gruppen wurde ein Bestimmungsschlüssel entworfen, in den neu hinzukommende Arten eingegliedert werden konnten. Die ausgewachsenen Larven wurden auf ihrer Wirtspflanze fotografiert und bei ausreichender Anzahl eine kleine Menge in 70%igen Ethanol überführt.

Die Haltung der Larven erfolgte im Kellerbereich der Station bei einer relativ konstanten Temperatur von etwa 20° C. Das Futter wurde mindestens jeden zweiten Tag erneuert. Dabei wurde das Zuchtgefäß gereinigt oder gegen ein anderes ausgetauscht. Zweige der Futterpflanzen wurden jeweils kurz vorher im Freiland geschnitten und eingebracht. Nach Beendigung ihrer Entwicklung kamen die Larven wieder einzeln in Plastikgefäße der gleichen Größe wie die Zuchtgefäße, die etwa bis zur Hälfte locker mit Torfmoos gefüllt waren. Jede Larve erhielt eine individuellen Nummer und es wurden Funddatum, Fundort, Datum des Abschlusses der Larvalperiode, Beschreibungsnummer und gegebenenfalls Bemerkungen zum Verhalten oder Aussehen notiert.

Am Ende der Untersuchungsperiode gegen Anfang September kamen die Larven bzw. Eonymphen in einen speziellen unterirdischen Raum. Die Temperatur ist hier nur geringen Schwankungen unterworfen und lag, abhängig von der Außentemperatur, bei - 3-5° C. Die Bedingungen in diesem Raum dürften etwa denjenigen entsprechen, wie sie während der Überwinterung im Freiland unter einer geschlossenen Schneedecke herrschen.

Im folgenden Jahr wurden die Insekten zu Beginn des Frühjahrs aus dem unterirdischen Raum geholt und im Freien auf einem speziellen, regengeschützten Gestell aufbewahrt, um sie der natürlichen frühjährlichen Erwärmung auszusetzen. Alle Behälter wurden täglich auf geschlüpfte Imagines kontrolliert. Individuen, die für spätere Versuche bestimmt waren, wurden mit einer Honig/Wasser-Lösung gefüttert und im Kühlraum bei etwa 10° C aufbewahrt.

Für einen Teil der Experimente war es sehr wichtig, eine genaue Synchronisierung der Schlüpfperiode der Imagines mit dem Entwicklungszustand der Weiden zu erreichen. Aus diesem Grund wurden die überwinternden Larven im zweiten Untersuchungsjahr nicht in den unterirdischen Raum, sondern in eine etwa 50 cm tiefe Erdgrube gebracht. Diese Grube wurde etwa 8 km entfernt von der Station in unmittelbarer Nähe eines Weidenstandortes mit verschiedenen *Salix*-Arten ausgehoben. Dadurch erfolgte das Schlüpfen der Imagines zum richtigen Zeitpunkt hinsichtlich des Entwicklungszustandes der Weiden an dieser Stelle.

Bei den Präferenzversuchen mit eierlegenden Weibchen wurden Weidenzweige, auf denen Eier abgelegt wurden, in mit Sand gefüllten Gläschen belassen, mit Wasser besprüht und mit einer kleinen Plastikhaube abgedeckt. Dies diente dazu, die Pflanzen bis zum Schlüpfen der Eilarven möglichst frisch zu halten. Die geschlüpften Larven wurden dann auf andere Zweige der Nahrungspflanze übersetzt.

4.2 Das Habitat

Das Habitat einer phytophagen Insektenart läßt sich in mehrere Subhabitate unterteilen, zum Beispiel solche zur Nahrungsaufnahme, Paarung oder zur Eiablage (WIKLUND 1981). Diese

Subhabitats können räumlich getrennt voneinander liegen oder im selben Gebiet. Bei den meisten *Amauronematus*-Arten liegen diese Subhabitats räumlich dicht beieinander: neben der Eiablage findet meist auch die Nahrungsaufnahme und wahrscheinlich auch die Paarung auf der Wirtspflanze statt (siehe Kap. 4.5). Neben dem Vorhandensein der Wirtspflanze muß das Habitat noch weiteren Ansprüchen genügen. Blattwespen reagieren sehr empfindlich auf Umweltbedingungen wie Temperatur, Feuchtigkeit und Wind. Eine hohe Luftfeuchtigkeit scheint ein wichtiger Faktor zu sein (BENSON 1950). Bei vielen Arten liegt der optimale Wert für die Entwicklung der Eier, Larven, Eonymphen und auch für die Imagines bei nahezu 100% relativer Luftfeuchte (BENSON l.c.). Durch die starke Bindung der *Amauronematus*-Arten an ihre Wirtspflanze und die oben genannten lokalklimatischen Ansprüche der Blattwespen und insbesondere der Nematinen sind die Imagines in der Regel dort zu finden, wo auch ihre Wirtspflanzen vorkommen. Die meisten Weidenarten sind ebenfalls an feuchtere Standorte gebunden, wie z. B. Flußtäler, Moore und Seeufer (LAUTENSCHLÄGER 1989, KALLIO & MÄKINEN 1975). Zu den bevorzugten Vegetationstypen der *Amauronematus*-Arten im Untersuchungsgebiet gehören *Salix-Betula nana*-Moore. Ihr Vorkommen erstreckt sich meist auf die Randbereiche großer Sumpfbereiche, und sie sind charakterisiert durch eine bis zu 1 m tiefe Schicht aus Torfmoos mit 40-100 cm hohen Hügeln und buschartigen Weidendickichten, bestehend aus *Salix glauca*, *S. lapponum* und *Betula nana* (HEIKKINEN & KALLIOLA 1989). Bäume fehlen hier meist. Derartige Gebiete sind oft sehr artenreich an Nematinen. Ein anderer bevorzugter Vegetationstyp sind Grauweidensümpfe, bestehend aus einem in der Regel 15-20 m breiten Streifen entlang von Fluß- oder Bachufern, der regelmäßig überflutet wird (HEIKKINEN & KALLIOLA l.c.). Das Weidendickicht wird hier oft 1-1.5 m hoch bei einer Deckung von 40-100%. Neben den Arten *S. glauca* und *S. lapponum* sind hier die Arten *S. lanata*, *S. phylicifolia* und *S. hastata* häufig, z. B. entlang des Teno-Flusses. Eingestreut finden sich oft einzelne *S. borealis*-Bäume.

Bei den Wirtspflanzen sind auf kleinem Raum oft große phänologische Unterschiede zu beobachten. Während an einzelnen Standorten die Weiden schon blühen, sind sie an anderen, nahegelegenen Stellen in ihrer Entwicklung viel weiter zurück. Dies ist zumeist auf kleinräumige Temperaturunterschiede zurückzuführen. Eine andere Ursache für unterschiedliche Entwicklungsstadien ist die teilweise Überflutung flußnaher Weidenstandorte in der Hochwasserperiode während der Schneeschmelze. Erst wenn die Uferbereiche nicht mehr unter Wasser stehen, beginnen die hier wachsenden Pflanzen mit ihrer Entwicklung. Individuelle Unterschiede zwischen einzelnen Weidenklonen einer Art schließlich können ebenfalls für Entwicklungsunterschiede verantwortlich sein. Diese kleinräumigen phänologischen Unterschiede führen dazu, daß sich die Blattwespen-Imagines an Stellen konzentrieren, an denen die Weiden das geeignete Entwicklungsstadium zur Nahrungsaufnahme oder zur Eiablage besitzen. Die genannten Ursachen geben eine Erklärung für die Beobachtung, daß mit niedrigen Weiden oder Zwergbirken bestandene Bereiche an den Rändern der abtauenden Schneedecke, die erst kurz vorher frei wurden, bei entsprechenden günstigen Wetterbedingungen oft sehr arten- und individuenreich an Blattwespen, vor allem Nematinen, sind (e. g. SCHEDL 1976, VIKBERG mündl. Mitt. und eigene Beobachtungen).

4.3 Die Phänologie

Die Arten der Gattung *Amauronematus* erscheinen sehr früh im Jahr und gehören zu den ersten Insekten, die im Frühling anzutreffen sind (BENSON 1950). Die meisten Arten erscheinen zu Beginn der Blütezeit der Weiden, an deren Nektarien die Imagines Nahrung aufnehmen. Nach Angaben der Meteorologischen Station liegt im Kevo-Gebiet im Schnitt bis zum 20. Mai

Schnee, und die Vegetationsperiode dauert nur etwa 110 Tage. Der Frühlingsbeginn schwankt von Jahr zu Jahr, und der Beginn der Weidenblüte ist abhängig von den lokalklimatischen Bedingungen. Die im Frühling ansteigenden Temperaturen veranlassen die Eonymphen nach der Überwinterung in das Pronymphen- und schließlich das Puppenstadium überzugehen. Beide Stadien dauern jeweils nur wenige Tage (LORENZ & KRAUS 1957). Bei günstigen Wetterbedingungen geht das Schlüpfen sehr schnell vor sich, so daß die Arten stellenweise in großen Individuenzahlen anzutreffen sind. Nach wenigen Tagen nehmen die Zahlen dann wieder deutlich ab. Auch die Weidenblüte währt nur kurze Zeit. In der Regel erscheinen im nördlichen Fennoskandien die ersten Nematinen zwischen dem 1. und 10. Juni (M. VIITASAARI, mündl. Mitt. und eigene Beobachtungen). In drei aufeinanderfolgenden Jahren wurden auf dem Skalluvaara in der Nähe der Kevo-Station die ersten *Amauronematus*-Arten an den folgenden Tagen beobachtet: 4. Juni 1989, 6. Juni 1990 und 9. Juni 1991.

Nachdem die Weiden verblüht sind lassen sich nur an spätblühenden Individuen noch Blattwespen in nennenswerter Anzahl finden. Hier spielen kleinräumige Unterschiede oft eine große Rolle, indem z. B. an flußnahen Standorten und nordexponierten Hängen die Vegetationsperiode deutlich später beginnt.

Bei frühblühenden Weiden beginnt der Blattaustrieb nach Reife der Blüten (CHMELAR & MEUSEL 1979). Bei den meisten im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten handelt es sich um Frühblüher, bei denen die Blüte kurz vor dem Blattaustrieb stattfindet (*Salix lanata*, *S. glauca*, *S. hastata*, *S. lapponum*, *S. phylicifolia*) oder mit ihm (kommt bei *S. glauca* vor, CHMELAR & MEUSEL l.c.). Die Blütezeit dauert bei frühblühenden Arten 3-5 Tage. Hiermit hängt sicherlich auch die Beobachtung zusammen, daß die Imagines der meisten *Amauronematus*-Arten in lokalen Populationen unter ähnlichen Umweltbedingungen nur für kurze Zeit, d. h. oft nur wenige Tage, in hohen Abundanzen anzutreffen sind.

In Gefangenschaft bei Zimmertemperatur und regelmäßiger Fütterung lebten die Imagines 5-8 Tage. Im Kühlraum bei etwa 10° C kann die Lebensdauer bis zu zwei Wochen betragen. Im Freiland können die Tagestemperaturen im Untersuchungsgebiet während der Flugzeit im Juni auch darunter liegen (vgl. Kap. 3). Es ist daher anzunehmen, daß die Lebensdauer unter natürlichen Bedingungen sehr variabel ist, vermutlich aber bei 5-10 Tagen liegt. LINDQVIST (1940) gibt für *Amauronematus*-Weibchen bis fünf, für Männchen bis drei Tage an. Die gesamte Flugzeit einer Art setzt sich aus den Flugzeiten der einzelnen Populationen unter den jeweiligen lokalklimatischen Bedingungen zusammen und ist entsprechend länger.

Die ersten Larven sind im Freiland etwa 8-10 Tage nach dem Erscheinen der Imagines zu finden. *Amauronematus*-Arten sind obligatorisch univoltin, wie die meisten in nördlichen Breiten vorkommenden Blattwespen (BENSON 1950). Die Phänologie der Wirtspflanze ist regional sehr verschieden, und die Entwicklung im nördlichsten Fennoskandien verläuft deutlich später als in den südlichen Bereichen des Untersuchungsgebietes. In einem Sammelgebiet auf der Varanger-Halbinsel im nördlichen Norwegen begann die Weidenblüte erst 3-4 Wochen später als bei der Kevo-Station, d. h. Ende Juni oder sogar Anfang Juli. Hier können *Amauronematus*-Larven noch bis weit in den August hinein gefunden werden.

4.4 Die Wirtspflanzen

Die drei Gattungen *Salix*, *Populus* und *Chosenia* bilden zusammen die Familie der Salicaceae und zugleich die Ordnung Salicales. Während die Gattung *Chosenia* mit nur einer Art, *Chosenia bracteosa* TRAUTV., in Ostasien vorkommt, sind Weiden (*Salix* spp.) und Pappeln (*Populus*

spp.) sehr artenreich und weit verbreitet. Die Gattung *Salix* umfaßt je nach Artauffassung 300-500 Arten, die vor allem in den kälteren Breiten der nördlichen und südlichen Hemisphäre heimisch sind (CHMELAR & MEUSEL 1979). Etwa die Hälfte der ca. 60 in Europa vorkommenden Arten zeigt eine mehr oder weniger stark ausgeprägt arкто-alpine Verbreitung (JALAS & SOUMINEN 1976). Die vornehmlich nordische Verbreitung drückt sich auch in dem weiten Vordringen in polare Regionen aus. So sind in Spitzbergen noch drei Weidenarten zu finden (CHMELAR & MEUSEL 1979). In ihren Wuchsformen sind die Weiden sehr vielgestaltig: Das Spektrum reicht vom nur wenige Zentimeter großen Zwergstrauch bis zum 35 m hohen Baum (SKVORTSOV 1968). Im nördlichen Fennoskandien herrschen niedrige Sträucher oder kleine Bäume vor (LID 1974).

Außerdem ist für Weiden ihre hohe Regenerationsfähigkeit charakteristisch. Die meisten Arten gehören zu den Pioniergewächsen und sind kennzeichnend für die ersten Sukzessionsstadien. Durch ihre Anspruchslosigkeit bezüglich Bodenbeschaffenheit und Wasserversorgung können sie auch auf armen und sauren Böden wachsen (CHMELAR & MEUSEL 1979). All diese Eigenschaften ermöglichen es ihnen auch dort zu existieren, wo andere Holzgewächse nicht lebensfähig sind. Man findet sie, oft in gemischten Artengemeinschaften, in sehr verschiedenen Habitaten: in Mooren und Sümpfen, an Uferbänken und Seeufern, Auwäldern, auf Dünen bis hin zu den klimatisch harten Regionen der Gebirge und der Arktis. Geeignete Wachstumsbedingungen herrschen auf spärlich bewachsenen Böden mit guten Lichtverhältnissen (LAUTENSCHLÄGER 1989). Weiden sind zweihäusig und werden durch Insekten bestäubt. Durch den einfachen Aufbau der Blüten sind sie unspezialisierten Insekten leicht zugänglich. Viele Arten sind Frühblüher, deren Blätter erst nach der Blüte erscheinen (CHMELAR & MEUSEL 1979). Die Blütezeit beträgt bei den frühblühenden Arten nur 3-5, bei spätblühenden 8-15 Tage. Alle Arten besitzen Nektardrüsen, deren Anordnung und Zahl sehr variabel ist (CHMELAR & MEUSEL 1979). Polyploidie ist bei Weiden eine häufige Erscheinung.

Die Schwierigkeiten in der Systematik haben in der Erforschung der Weiden immer einen breiten Raum eingenommen. Die Artauffassungen variierten sehr stark und reichen von LINNAEUS im Jahre 1753, der 29 Weidenarten beschrieb, bis hin zu GANGOGER (1890) mit über 1600 Arten (SKVORTSOV 1968). Es bereitet oft große Probleme, die Grenzen zwischen den Arten, Unterarten, Varietäten, Formen, Populationen und Klonen zu erkennen. Unlängst unternommene Versuche, die Verwandtschaftsbeziehungen auf chemischer Basis darzustellen, führten zu Ergebnissen, die mit der klassisch-phylogenetischen Einteilung nicht in Einklang zu bringen sind (JULKUNEN-TIITTO 1989). Konvergente Evolution ist bei Weiden anscheinend häufig und verdeckt die phylogenetischen Beziehungen (SKVORTSOV 1968).

Bereits SCOPOLI postulierte die Existenz von Hybriden unter den Weiden, d. h. Kreuzungen verschiedener Arten (SKVORTSOV 1968). Sie wurden später mehrfach bestätigt. SWISS BUSS erkannte als erster, daß Hybridisierungen nicht so sehr zwischen nahe verwandten Arten vorkommen, sondern viel häufiger zwischen Arten verschiedener Sektionen (SKVORTSOV l.c.). Moderne Autoren haben die Häufigkeit von Hybriden stark relativiert und betonen die starke intraspezifische Variabilität der Weiden, die oft größer ist als die interspezifischen Unterschiede (SKVORTSOV l.c.). Nur in Ausnahmefällen ist die Tendenz zur Hybridisierung so groß, daß sie häufiger sind als die Elternarten. Das vielleicht einzige Beispiel dafür ist *Salix fragilis* L. $\times$ *Salix alba* L. (= *Salix* $\times$ *rubens* SCHRANK): bei der die Hybride in Mitteleuropa häufiger als reine *S. fragilis* sind. Oft hybridisiert eine bestimmte Weidenart mit einer anderen Art in einem begrenzten Gebiet, während sie in anderen Regionen mit anderen Arten Hybride bildet. Die Gründe hierfür sind nicht bekannt (SKVORTSOV, mündl. Mitt.). In den Kulturlandschaften Mittel-

europas und in polaren Regionen, z. B. im nördlichen Fennoskandien sowie in den Alpen, treten Hybride vermehrt auf (CHMELAR & MEUSEL 1979). Die Hybridisierung wird neben der Polyploidie als eine der Ursachen der Artbildung angesehen, denn sie ist viel häufiger in den phylogenetisch jüngeren und artenreichen Weidengruppen (PRICE & ROININEN 1993).

Der Gehalt an phenolischen Glykosiden mit geringen Molekulargewichten ist charakteristisch für Salicaceen (PALO 1984, JULKUNEN-TIITTO 1989). Während die meisten dieser über den Shikimat-Weg hergestellten Metabolite kontinuierlich produziert und weiter metabolisiert werden, sind die auch nachgewiesenen, jedoch nur in moderaten Mengen vorkommenden Tannine, einmal gebildet, anscheinend weitaus beständiger (JULKUNEN-TIITTO l.c.).

Die Gattung *Salix* gliedert sich in die drei Untergattungen *Salix*, *Vetrix* und *Chamaetia*:

- Die Untergattung *Salix* umfaßt Arten, die als Bäume bis zu 35 m hoch werden. Sie weisen Ähnlichkeiten mit den Arten der Gattung *Populus* auf und werden als die phylogenetisch ältesten Weiden betrachtet (SKVORTSOV 1968). Die chemische Zusammensetzung, vor allem an phenolischen Glykosiden, ist sehr verschieden von den übrigen Weidenarten (JULKUNEN-TIITTO 1989). Sie sind vor allem in niederen Lagen wärmerer Klimate zu finden.
- Die Arten der Untergattung *Caprisalix* (= *Vetrix*) werden zwei bis 10 m hoch. Die Untergattung ist die mit Abstand artenreichste von allen dreien. Die Arten besitzen eine große ökologische Valenz gegenüber klimatischen und edaphischen Faktoren.
- Zur Untergattung *Chamaetia* gehören die Zwergweiden mit arktisch oder arktisch-alpiner Verbreitung in Europa. Sie ist die phylogenetisch jüngste Untergattung (SKVORTSOV 1968).

Die Familie der Salicaceen ist eine der ursprünglichsten unter den Dikotyledonen. Es sind fossile Überreste von *Populus* und *Salix*-Arten aus der Kreide bekannt. Die Gattung *Salix* entstand wahrscheinlich in den Subtropen des zentralen und östlichen Asien, die Hauptentwicklung fand dagegen in den gemäßigten und kalten Regionen statt (SKVORTSOV 1968). Die beiden Untergattungen *Vetrix* und *Chamaetia* erschienen vermutlich erstmals im frühen Tertiär. Die Evolution der Untergattung *Vetrix* begann anscheinend während der Vereisung und setzt sich heute noch fort (SKVORTSOV l.c., JULKUNEN-TIITTO 1989).

Die Gattung *Betula* bildet zusammen mit der Gattung *Alnus* die Familie der Betulaceae. In Europa kommen fünf *Betula*-Arten vor (SCHMEIL & FITSCHEN 1996). Davon sind im nördlichen Fennoskandien zwei Arten zu finden, die Moorbirke, *Betula pubescens* EHRH., und die Zwergbirke, *B. nana* L. (KALLIO & MÄKINEN 1978). Die nördlichen Populationen von *B. pubescens* sind oft von niedrigem Wuchs mit vielen Zweigen und guter Sproßfähigkeit sowie mit dunkler Borke und relativ dicken Blättern. Sie werden als Unterart *B. pubescens* ssp. *tortuosa* (LEDEB.) NYMAN aufgefaßt und entstehen anscheinend durch introgressive Hybridisierung von *B. nana* zu *B. pubescens* (KALLIO & MÄKINEN 1978, KALLIO et al. 1983). Beide Arten sind im Untersuchungsgebiet sehr häufig. Die Zwergbirke, *B. nana*, ist vor allem in Mooregebieten verbreitet und zeigt besondere Anpassungen an die nordischen Licht- und Temperaturbedingungen (KALLIO & MÄKINEN 1978). Die Moorbirke, *B. pubescens*, ist die häufigste Baumart nördlich der Kiefernwaldgrenze und meidet, im Gegensatz zu *B. nana*, sumpfige Bereiche.

4.5 Paarung und Geschlechtsverhältnis

Die haplo-diploide Geschlechtsbestimmung ist ein charakteristisches Merkmal der Hymenopteren (GAULD & BOLTON 1988). Die Männchen sind haploid und die Weibchen diploid, so daß sich unter normalen Bedingungen aus unbefruchteten Eiern nur Männchen entwickeln, während aus

befruchteten Eiern Weibchen entstehen (fakultative oder arrhenotoke Parthenogenese). Bei manchen Symphytenarten sind die Männchen sehr selten oder gänzlich unbekannt, zumindest im nördlichen Teil ihres Verbreitungsgebietes. Hier ist die obligatorische oder thelytoke Parthenogenese der Normalfall (BENSON 1950). Die Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes sind alle arrhenotok. Nach Untersuchungen von ZIRNGIEBL (1959) haben die Weibchen anscheinend die Möglichkeit, die Befruchtung des Eies zu steuern und somit zu entscheiden, ob sich Männchen oder Weibchen entwickeln. Diese Erscheinung ist auch von anderen Hymenopteren bekannt (GAULD & BOLTON 1988). Eine Folge der Haploidie der Männchen ist, daß diese einem stärkeren Selektionsdruck ausgesetzt sind als die Weibchen, weil alle Gene im homo- bzw. hemizygoten Zustand vorliegen.

Über den Ort der Paarung gibt es keine gesicherten Angaben. In der Regel schlüpfen die Männchen kurze Zeit vor den Weibchen, und häufig paaren sich die Weibchen mit verschiedenen Männchen (BENSON 1950). Die Beobachtung, daß Weibchen oft schon mit der Eiablage beginnen, ohne auf Männchen zu warten, deutet darauf hin, daß die Paarung auf oder in der Nähe der Wirtspflanze stattfindet. Entsprechende Beobachtungen wurden auch bei den gallbildenden Arten der Gattung *Pontania* gemacht (A.G. ZINOVJEV, mündl. Mitt.). Die in den Laborversuchen mit Arten des *A. fallax*-Komplexes festgestellte geringe Paarungsbereitschaft der Weibchen stimmt mit den Beobachtungen bei vielen Blattwespenarten überein, wonach sich die Weibchen der Paarung oft widersetzen (BENSON 1950). So ist auch BENSONs Angabe zu erklären, daß die Paarung bei blütenbesuchenden Arten gewöhnlich auf der Blüte stattfindet, wenn das Weibchen mit der Nahrungsaufnahme beschäftigt ist (BENSON l.c.).

Bei den untersuchten Arten des *A. fallax*-Komplexes dauerte die Paarung nur wenige Minuten. Bei den meisten Tenthrediniden scheinen 1-2 Minuten die Regel zu sein (BENSON l.c.). Ein spezifisches, von Signalen begleitetes und die Paarung einleitendes Verhalten, wie bei manchen *Pontania*-Arten (A. G. ZINOVJEV, mündl. Mitt.), konnte nicht beobachtet werden. Eine erhöhte Fühlerschlagfrequenz der Männchen beim Hinzusetzen des Weibchens deutet darauf hin, daß die chemosensorische Erkennung eine wichtige Rolle spielt.

Bei der Blattwespenfamilie Tenthredinidae, zu der auch die Gattung *Amauronematus* gehört, ist das männliche Genitalorgan in Längsrichtung um 180° gedreht (BENSON 1950). Das Männchen nähert sich in umgekehrter Position von hinten dem Weibchen und versucht es mit den Hinterbeinen zu halten. Die Paarung konnte im Labor nur selten beobachtet werden. Oft waren die Tiere zu unruhig. Bei den untersuchten Arten des *A. fallax*-Komplexes ist die Paarung in Gefangenschaft anscheinend schwerer zu erreichen als bei anderen Blattwespen. Im Vergleich dazu paarten sich Individuen der Nematinenart *Dineura pullior* SCHMIDT & WALTER unter Laborbedingungen meist ohne Probleme (G. H. WALTER, mündl. Mitt.).

Die Geschlechtsverhältnisse der im Freiland gesammelten und gezogenen Insekten waren in der Regel nicht 1:1. Es schlüpfen meistens mehr Weibchen als Männchen. Bei ebenfalls in Nordfinnland durchgeführten Untersuchungen an *D. pullior* zeigte sich im Freiland ein sehr variables Geschlechtsverhältnis, wobei im allgemeinen die Weibchen überwiegen (WALTER et al. 1992).

4.6 Die Eiablage

Die meisten *Amauronematus*-Arten legen ihre Eier in die ausgewachsenen Blätter der Wirtspflanze. Bei den Arten des *A. fallax*-Komplexes erfolgt die Plazierung in die jungen Triebspitzen oder, wie bei *A. nigrinus* sp. n., in die Spindel des Weidenkätzchens. Die Weibchen zeigten in Laborversuchen nur eine sehr geringe Toleranz gegenüber verschiedenen Entwicklungsstadien

der Wirtspflanze. Von den Arten, die ihre Eier in die Triebspitzen ablegen, wurden nur sehr junge Triebe angenommen. Waren die angebotenen Zweige nur ein wenig zu alt, kam es zu ungewöhnlichen Verhaltensweisen, indem die Weibchen junge Blätter und Knospen zwar anstachen, aber keine Eier ablegten. Auch von anderen phytophagen Insektenarten ist bekannt, daß das Entwicklungsstadium der Wirtspflanze bei der Eiablage von großer Bedeutung ist. So bevorzugen einige Tephritidenarten bestimmte Größenklassen ungeöffneter Blütenköpfe (STRAW 1989). Bei *Pontania*-Arten legen die Weibchen die meisten Eier in die jüngsten Blätter (CLANCY & PRICE 1986), wobei viele gallbildende Blattwespen längere Triebe bevorzugten (CRAIG et al. 1986, ROININEN et al. 1988, PRICE 1989). Vor der Ablage wird das Substrat einer eingehenden Prüfung unterzogen, indem die Weibchen es mit den Fühlern und mit der Spitze der Sägescheide betasten. Oft werden bestimmte Teile mit den Mundteilen abgeleckt. Dies sind oft keine Stellen, die zur Eiablage geeignet sind, sondern z. B. Knospen und die Ränder von sich gerade entfaltenden Blättern. Ähnliche Beobachtungen konnten auch bei den gallbildenden Arten der Gattung *Pontania* gemacht werden (KOPELKE 1985).

Hat das Weibchen eine geeignete Stelle gefunden, setzt es mit nach unten gekrümmtem Abdomen den Ovipositor an und beginnt damit, durch alternierende Bewegungen der zwei Sägeblätter eine Tasche in das Pflanzensubstrat zu schneiden. Ab einer gewissen Tiefe streckt sich der Hinterleib wieder etwas, wobei die Sägescheide die aus Valvulae 1 und 2 bestehende Säge freigibt. Durch nach vorn gerichtete Sägebewegungen wird die entstehende Tasche vergrößert und schließlich das Ei darin plaziert. Manchmal bricht das Weibchen ohne erkennbaren Grund inmitten dieses Vorganges ab und sucht nach einer anderen Stelle, wo der Vorgang von neuem beginnt.

Die Zeiten erhöhter Eiablageaktivität sind vor allem die Vormittags- und Spätnachmittagsstunden. Im Labor ruhten die Tiere abends und nachts, oft mit dem Kopf nach unten, an einem Zweig sitzend. Im Freiland sind die Tiere nur bei geeigneten Wetterbedingungen aktiv. Ungünstig sind niedrige Temperaturen, Regen und starker Wind.

Die Anzahl abgelegter Eier schwankt sehr stark und hängt von mehreren Faktoren ab. Für Blattwespen werden Zahlen von 40 bis 250 Eier pro Weibchen angegeben (ENSLIN 1912-18). Die in den Versuchen verwendeten Weibchen legten während ihrer gesamten Lebensdauer bei Zimmertemperatur und regelmäßiger Fütterung bis zu 65 Eier. Bei Weibchen, die im Freiland in Gazebeuteln an der Wirtspflanze ausgebundene wurden, ergaben sich ähnliche Werte. Dabei könnte es eine Rolle spielen, ob sich das Weibchen mit einem Männchen gepaart hat oder nicht. In einer Untersuchung mit *Dineura pullior* SCHMIDT & WALTER z. B. legten begattete Weibchen mehr Eier ab als ungepaarte (WALTER et al. 1992). Demgegenüber ergaben sich in einem Versuch mit *Amauronematus amacula* SAAR. keine signifikanten Unterschiede in der Zahl abgelegter Eier bei gepaarten und ungepaarten Weibchen ($p > 0.05$, ANOVA, NEUVONEN & SCHMIDT, unveröff. Beob.). Es ist nicht bekannt, wieviele Eier ein Weibchen im Freiland im Durchschnitt ablegt. Einerseits ist hier die Auswahl an geeigneten Stellen zur Eiablage wesentlich größer als im Laborversuch, andererseits sind hier nachteilige Umwelteinflüsse, z. B. ungünstige Witterungsbedingungen, Feinde usw., größer.

4.7 Larven

Unter Laborbedingungen bei Zimmertemperatur schlüpften die ersten Larven schon nach vier Tagen aus ihren Eiern, im Durchschnitt nach 5.8 ± 0.9 Tagen (Mittelwert $\pm$ SD, $n=28$). Nach der Ablage vergrößern sich die Eier durch osmotische Aufnahme von Wasser (ZIRNGIEBL 1939)

und der Inhalt wird transparenter. Nach dem Schlüpfen müssen die jungen Larven zunächst auf ein Blatt der Wirtspflanze gelangen. Die nur wenige Millimeter großen Eilarven sind gelblich gefärbt und erlangen ihre typische Färbung erst später. Die erste Häutung erfolgt nach etwa fünf Tagen.

Die Fraßzeit der Larven hängt stark von Temperatur und Feuchtigkeit ab (LORENZ & KRAUS 1957). Bei den unter Laborbedingungen und Zimmertemperatur gehaltenen Larven betrug die Fraßperiode 12-21 Tage. Im Freiland sind die mittleren Temperaturen niedriger (vgl. Kap. 3), und die Entwicklung dauert länger. Für England gibt BENSON 10-30 Tage an, wobei die Werte jedoch selbst bei Individuen einer Art stark schwanken können (BENSON 1950).

Am Ende ihrer Fraßperiode häuten sich die Larven ein letztes Mal und nehmen danach keine Nahrung mehr zu sich. Dieser Larventypus wurde von KONTUNIELMI (1965) als Typ A bezeichnet. Zu ihm gehören, bis auf wenige Ausnahmen (*A. miltonotus*, *A. sagmarius*) alle *Amauronematus*-Arten. Nach dieser letzten Häutung sind die sogenannten Einspinnlarven (PSCHORN-WALCHER 1987) stark glänzend und dorsal dunkler als vorher. Auch ihr Verhalten ändert sich drastisch, indem sie nun sehr aktiv sind und ständig umherkriechen, um nach einem geeigneten Überwinterungsplatz zu suchen. Im Gegensatz zu anderen *Amauronematus*-Arten sind die Arten des *A. fallax*-Komplexes in der Lage, sich in weiches Holz, Rinde, Kork und dergleichen einzubohren. Ähnliches ist auch von manche Arten nahe verwandter Gattungen bekannt, z. B. *Pontania*, *Euura* und *Decanematus* (ZINOVJEV 1991).

Nach der letzten Häutung beginnen die Larven an einem geeigneten Ort einen einwandigen Kokon zu spinnen. Dieser ist bei den Arten des *A. fallax*-Komplexes größer als bei anderen *Amauronematus*-Arten und relativ dünnwandig. Die Überwinterung erfolgt als Eonymphe (Vor-puppe). Bis auf eine Verkürzung der Larve sind die Larvalmerkmale hier noch weitgehend erhalten. Wenige Tage vor dem Schlüpfen der Imago geht die Eonymphe in die Pronymphe über, bei der bereits die Puppenaugen zu erkennen sind. In der Puppe schließlich erfolgt die Entwicklung zur Imago. Die Entfaltung der Flügel und die Aushärtung des Chitins geschieht noch im Kokon. Außerdem wurde bei mehreren *Amauronematus*-Arten beobachtet, daß die voll entwickelten Imagines noch Zeit im Kokon verbleiben. Es ist anzunehmen, daß die Tiere bei ungünstigen Bedingungen eine gewisse Zeit in ihrem Kokon verharren können. Dieses Verhalten ermöglicht es den Tieren, bei günstigen klimatischen Bedingungen voll entwickelt zu schlüpfen. Von den 1989 im Freiland gesammelten und gezogenen 239 Larven des *A. fallax*-Komplexes schlüpften im darauffolgenden Jahr 118 Individuen (= 49%). Ein Jahr später schlüpften sechs und nach einem weiteren Jahr acht Individuen. Im Jahr 1990 wurden 243 Larven im Freiland gesammelt, von denen 1991 98 Imagines schlüpften (= 40%) und 1992 sieben. Von den 85 im Jahr 1991 gesammelten Larven schlüpften 1992 37 Individuen (= 44%). Ein kleiner Teil ist somit erst nach zwei bzw. drei Jahren geschlüpft. Überliegen ist bei Blattwespen eine häufige Erscheinung, deren Ursache noch weitgehend ungeklärt ist (LORENZ & KRAUS 1957). Der Anteil der in Natur überliegenden Individuen ist nicht sicher bekannt.

Die oben angegebenen Schlüpferrfolge liegen etwa bei den Werten für die übrigen, nicht zum *A. fallax*-Komplex gehörenden Nematinenarten: von den 795 im Jahr 1989 gesammelten Larven schlüpften ein Jahr später 427 (= 53%). 1991 waren es 126 von 282 im Jahr 1990 gesammelten Larven (= 45%). Schlupfraten von 40 - 60% sind für Blattwespenzuchten normal und liegen bei ungünstigen Zuchtbedingungen noch darunter. Verpilzung ist eine häufige Ursache für Ausfälle bei der Überwinterung. Im Gegensatz zu Schmetterlingen, die meist als Puppe überwintern und von einer dicken Chitinhülle umgeben sind, sind die Eonymphen der Blattwespen mit ihrer dünnen Kutikula viel weniger gegen nachteilige Umwelteinflüsse geschützt.

Die Larven der Arten des *A. fallax*-Komplexes haben alle ein charakteristisches Aussehen, das sie von den anderen *Amauronematus*-Artengruppen unterscheidet. Innerhalb des *A. fallax*-Komplexes sind sich die Larven jedoch sehr ähnlich und nicht sicher zu unterscheiden. Der Kopf ist grünweiß mit undeutlichen grauen Punkten auf den Scheitelplatten und schwach glänzend oder matt. Der Rumpf ist grün bis weißgrün und matt. Dorsal sind oft zwei weiße Fettkörperbänder und seitlich dazu manchmal einzelne Fettkörperchen zu erkennen. Cerci fehlen. Die Analplatte ist in der Endhälfte etwas stärker glänzend als im Basalteil. Die Beborstung des Rumpfes ist sehr kurz, und die Borsten stehen oft auf kleinen, dunklen Ansatzstellen. Von den zu erkennenden 6 Querfalten sind vier beborstet, wobei die erste Querfalte 1, die zweite 5-6, die dritte 1 und die vierte Querfalte 4-6 Borsten trägt. Der Suprapedallappen besitzt 5-8 Borsten und 1-4 Warzen. Auf dem Substigmallappen befinden sich 3-6 Borsten und 0-3 Warzen. Der 1. Poststigmallappen ist mit 1-2 Borsten und einer Warze, der 2. Poststigmallappen mit 2-3 Borsten und 0-1 Warze besetzt. Das Gewicht erwachsener Larven liegt bei 90 ± 8.7 mg für Weibchen ($n=47$) und 44 ± 13.7 mg für Männchen ($n=112$).

4.8 Feinde

Als Parasitoide wurden nur Arten aus der Familie der Echten Schlupfwespen (Ichneumonidae) und eine Raupenfliege (Tachinidae) erhalten. Die Parasitierungsrate betrug für die im Jahr 1989 gesammelten Larven 4.6 %, 1990 4.1 % und 1991 3.5 %. Die Wirtslarven wurden oft schon im zweiten oder dritten Larvenstadium gesammelt. Da die Parasitierungsrate im allgemeinen mit zunehmendem Alter der Larven stark ansteigt (ZINNERT 1969), liegen die Werte im Freiland wahrscheinlich darüber.

Eine Schwierigkeit bezüglich des Wirtsnachweises besteht darin, daß es nicht möglich ist, die Larven der Arten des *A. fallax*-Komplexes sicher zu unterscheiden. Auch die Pflanze, auf der eine Larve gefunden wurde, ist wegen der großen Nahrungsbreite der Larven (siehe Kap. 5.2 und 5.3) kein sicheres Kriterium zur Artbestimmung.

Die folgenden Ichneumoniden konnten als Parasitoide der Arten des *A. fallax*-Komplexes nachgewiesen werden, wobei eine Angabe der jeweiligen Wirtsarten nicht möglich ist. Alle der bis zur Art bestimmten Ichneumoniden wurden auch aus anderen *Amauronematus*-Arten erhalten.

Folgende Ichneumoniden, die bestimmt werden konnten, waren vertreten:

Unterfamilie Tryphoninae: *Eridolius* sp., *Eridolius flavomaculatus* GR., *Erromenus punctulatus* HOLMGR., *Polyblastus subalpinus* HOLMGR., *Smicropectus heinrichi* KERR.

Unterfamilie Scolobatinae (= Ctenopelmatinae): *Olesicampe* sp.

Es wurden noch weitere Ichneumoniden aus der Unterfamilie Scolobatinae nachgewiesen, die nicht bis zur Art bestimmt werden konnten.

Einzelne Individuen der Unterfamilie Scolobatinae schlüpften erst im zweiten Jahr nachdem sie in Diapause gegangen waren. Von den insgesamt 35 geschlüpften Parasitoiden aus der Familie Ichneumonidae der im Jahr 1989 gesammelten Nematinenlarven an Weiden schlüpften im darauffolgenden Jahr 22 Individuen. Von den restlichen Parasitoiden schlüpften im Jahr 1991 neun Individuen und vier sogar erst ein weiteres Jahr später nach dreijähriger Diapause. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Entwicklung des Parasitoiden von der Entwicklung des Wirtes gesteuert wird, so daß erst die Beendigung der Diapause des Wirtes und die damit verbundene Aktivierung seines Hormonsystems die Entwicklung des Parasitoiden bewirkt. Ähnliche Beobachtungen wurden auch von ZINNERT (1968) bei anderen Blattwespenparasitoiden gemacht. Ein großer Teil der Eonymphen verpülzte während der Überwinterung (vgl. Kap. 4.7). Die

Larven nehmen vermutlich Pilzsporen während des Fressens auf. Es konnte beobachtet werden, daß die Verpilzung im Innern der Eonymphe beginnt. Aus diesem Grunde ist gegen den Pilz kaum etwas auszurichten, z. B. durch Aufbewahren in sterilen Gefäßen oder durch äußere Desinfektion der Larven. Die Pilzsporen scheinen gegen äußere Einflüsse außerdem sehr resistent zu sein. Über die durch Pilze verursachte Mortalität im Freiland ist bei den untersuchten Arten nichts bekannt.

Neben den oft wirtsspezifischen Parasitoiden sind Blattwespen auch durch unspezialisierte Räuber gefährdet. Beim Sammeln von Imagines und Larven wurde oft beobachtet, daß von Ameisen besuchte Weiden frei von Blattwespen waren. Das Vorkommen der Ameisen war meist sehr lokal und auf einzelne Pflanzen oder eine Gruppe von Weiden beschränkt. Andererseits waren Weiden, an denen sich Blattwespen aufhielten, immer ohne Ameisen. Ein Zusammenhang zwischen Ameisen und Blattwespenvorkommen ist mehrfach festgestellt worden (BENSON 1950, VIKBERG mündl. Mitt.). MALAISE (1945) führt das Fehlen von Blattwespen in den Tropen Indiens und Burmas unter einer Höhe von 1800-2000 m ü.N.N. auf Ameisen zurück, denn die maximale Höhe, bis zu der Ameisen anzutreffen waren, stimmte überein mit der Untergrenze, ab der Blattwespen an Häufigkeit zunahmen. WOODMAN & PRICE (1992) fanden einen starken Zusammenhang zwischen dem Vorkommen gallbildender Blattwespen, die ihre Galle im Spätsommer verlassen, und der Häufigkeit von Ameisen auf den Wirtspflanzen.

Auch Wirbeltiere kommen als potentielle Feinde in Frage, z. B. Vögel (BENSON 1950). Im Untersuchungsgebiet konnte jedoch nicht beobachtet werden, daß dort Vögel gezielt nach Blattwespenlarven suchten, obwohl einige insektivore Arten dort häufig waren wie z. B. das Rotsterniges Blaukehlchen (*Luscinia s. svecica*) oder die Lapplandmeise (*Parus cinctus*).

4.9 Verbreitung

Die Arten der Gattung *Amauronematus* besitzen, wie die meisten Nematinen, ihren Verbreitungsschwerpunkt in nördlichen Breiten. Während in Finnland rund 60 Arten vorkommen, sind es in Mitteleuropa etwa 25 und in Südeuropa nur zwei Arten (MUCHE 1975, VIITASAARI & VIKBERG 1985). In Südfinnland lag der Anteil der Nematinen an fünf verschiedenen Lokalitäten zwischen 41 und 45 % (VIKBERG 1988, nach Angaben in KANGAS 1985). In Kilpisjärvi dagegen, der am stärksten arktisch geprägten Region Finnlands, sind es 153 von 194 Arten (= 79 %, VIKBERG 1988, nach Angaben in KONTUNIEMI 1972). Die meisten *Amauronematus*-Arten sind daher dem arktisch oder arktisch-alpinen Faunenelement zuzurechnen.

Die Verbreitung der *Amauronematus*-Arten kann soweit nördlich oder in montane Regionen reichen wie das Vorkommen ihrer Wirtspflanzen (BENSON 1958). Dabei stimmt jedoch keinesfalls das Verbreitungsareal einer Blattwespenart immer mit dem der Wirtspflanze genau überein. Vielmehr haben die Wirtspflanzen normalerweise eine weitere Verbreitung (BENSON 1950), und einzelne Wirtspflanzen können lokal durch andere ersetzt sein. Durch regionalen Futterpflanzenwechsel kann eine phytophage Insektenart lokal auf einer anderen Wirtspflanze vorkommen als in ihrem restlichen Verbreitungsgebiet (ZWÖLFER 1970). Bei den gallbildenden *Pontania*-Arten ist anzunehmen, daß geographisch getrennte Populationen an unterschiedlichen Wirtspflanzen leben (ZINOVJEV 1993). Ein anderes Beispiel ist die Cimbicide *Zaraea fasciata* (L.), die an *Lonicera xylosteum*, *Symphoricarpus*, *Leycesteria* und anderen kultivierten Geißblattgewächsen (Caprifoliaceae) lebt (LORENZ & KRAUS 1957). Die Art kommt auch im nördlichsten Finnland vor (VIITASAARI 1990), obwohl hier die genannten Wirtspflanzen fehlen (LID 1974). Bei einer gezielten Nachsuche an der einzigen dort vorkommenden Caprifoliacee *Linnaea borealis* wurden 1992 Larven von *Z. fasciata* gefunden.

Bei *Amauronematus*-Arten wurden Unterschiede zwischen lokalen Populationen einer Art bisher nicht nachgewiesen, sind aber denkbar: *A. hartigi* z. B. wurde aus Mitteleuropa beschrieben und an *Salix aurita* gezogen (A. G. ZINOVJEV, St. Petersburg). Die Art ist morphologisch nicht zu trennen von *A. arvii* VIKB., die im nördlichen Fennoskandien verbreitet ist. *S. aurita* kommt hier jedoch nicht vor, und gesammelte Larven dieser Art wurden mit *S. glauca* gefüttert. Die sehr große morphologische Ähnlichkeit der Imagines legt die Vermutung nahe, daß die beiden Arten konspezifisch sind (siehe auch die Anmerkungen zu beiden Arten in Kap. 7).

Die finnische Nematinenfauna ist relativ jung und entstand nach der letzten Eiszeit in etwa 10 000 Jahren, wobei anscheinend sehr viele Arten aus Sibirien eingewandert sind: 182 von insgesamt 371 Nematinenarten (= 49%) sind auch in Sibirien gefunden worden (VIKBERG 1988). In Anbetracht der nur lückenhaft bekannten sibirischen Fauna dürfte dieser Anteil noch höher sein.

Über die Verbreitung der untersuchten Arten des *A. fallax*-Komplexes ist bisher nur sehr wenig bekannt. Durch die Seltenheit einzelner Arten, die teilweise nach Einzelexemplaren beschrieben wurden (siehe Kap. 7), ist das zur Verfügung stehende Sammlungsmaterial bei einigen Arten sehr gering. Die nördlichsten Punkte, an denen Arten des *A. fallax*-Komplexes bisher gefunden wurden, liegen etwa bei 68° n. Br. (Coppermine, arktisches Kanada, MACGILLIVRAY, 1919), 71° n. Br. (Varanger, Norwegen, S. SCHMIDT, 1989-1992, vgl. Kap. 3) und 72° n. Br. im südlichen Teil der Taimyr-Halbinsel in Sibirien (S. und O. SCHMIDT, 1994).

5 Beziehungen zur Wirtspflanze

5.1 Wirtspflanzenspezifität der Weibchen von sechs *Amauronematus*-Arten

5.1.1 Einleitung

Das Präferenzverhalten phytophager Insekten bei der Eiablage wird als Schlüssel zum Verständnis der Evolution der Insekt-Pflanze-Beziehungen angesehen (THOMPSON & PELLMYR 1991). Bei gallbildenden Blattwespenarten der Gattungen *Pontania* und *Euura* ist strenge Monophagie die Regel (KOPELKE 1990, ROININEN 1991a, ZINOVJEV 1993a, b). In Präferenzversuchen mit *Pontania*-Arten akzeptierten die Weibchen meist nur eine einzelne Weidenart (KOPELKE 1990), und Eiablagen auf weniger geeigneten Wirtspflanzen führten zu ungewöhnlich geformten Gallen (ZINOVJEV 1994). Über die Wirtspflanzenspezifität der meisten *Amauronematus*-Arten war bisher nur sehr wenig bekannt, obwohl die Untersuchung dieser Frage schon seit langem als wichtiger Beitrag zur Klärung des taxonomischen Status der vielen in dieser Gattung beschriebenen Arten und Variationen angesehen wurde (LINDQVIST 1942). Von V. VIKBERG durchgeführte Eiablage-Präferenzversuche mit verschiedenen *Amauronematus*-Arten deuteten bereits darauf hin, daß diese hochgradig wirtsspezifisch sind (VIKBERG, mündl. Mitt.). So wurden der finnischen Blattwespenfauna einige früher synonymisierte Arten (BENSON 1962, HELLÉN 1970) später wieder angegliedert (VIITASAARI & VIKBERG 1985). Über den tatsächlichen Artstatus vieler *Amauronematus*-Arten herrscht jedoch weiterhin Unklarheit.

Mit Hilfe von Eiablage-Präferenzversuchen soll in der vorliegenden Arbeit ermittelt werden, wie groß die Wirtsspezifität der Weibchen von sechs *Amauronematus*-Arten bei der Eiablage ist. Zum Vergleich wurden neben drei Arten aus dem *Amauronematus fallax*-Komplex auch drei Arten aus zwei anderen *Amauronematus*-Artengruppen getestet. Präferenz ist nach SINGER (1986) so definiert, daß das Verhalten eines Insekts gegenüber verschiedenen verfügbaren Pflanzen nicht zufällig ist. Zufällig bedeutet hier, daß die Unterschiede des Verhaltens eines Insekts (Eiablage auf einigen Pflanzen, aber nicht auf anderen) unabhängig ist von der Variation zwischen den verfügbaren Pflanzen.

Die Versuche wurden mit Weibchen von *Amauronematus amicula* SAAR., *A. septentrionalis* SAAR. und *A. tenuis* sp. n. durchgeführt. Alle drei Arten gehören zum *A. fallax*-Komplex. Von den drei anderen untersuchten *Amauronematus*-Arten gehören zwei zur Artengruppe des *A. tae-niatus* (SERV.). Sie werden hier vorläufig als *A. spec. (h)* und *A. spec. (i)* bezeichnet, da für genaue Artbezeichnungen eine taxonomische Revision des gesamten Artkomplexes und ein damit verbundenes Studium der Typen notwendig wäre, das im Rahmen dieser Untersuchung nicht unternommen werden konnte. Die letzte Art schließlich gehört zum *A. variator*-Komplex und wird hier als *A. spec. (j)* bezeichnet. Für sie gilt taxonomisch gesehen das gleiche wie für die beiden vorher genannten Arten.

5.1.2 Material und Methoden

Die in den Eiablage-Präferenzversuchen verwendeten Weibchen wurden als Larven im Freiland gesammelt und mit der Wirtspflanze bis zum Ende der Larvalperiode gefüttert. Zuchtmethodik und Überwinterung sind im Material- und Methodenteil über die Biologie der Arten (Kap. 4.1) beschrieben. Nach dem Schlüpfen wurden die Imagines mit Honig gefüttert.

Für die Versuche wurden 10-15 cm lange Triebe einer Weidenart in ein mit feuchtem Sand gefülltes kleines Gläschen gesteckt. Mehrere dieser Gläschen mit verschiedenen Weiden wurden kreisförmig in zufälliger Reihenfolge so angeordnet, daß sie sich nicht gegenseitig berührten und mit einer zylindrischen Plastikhaube von 25 cm Höhe und 19 cm Durchmesser abgedeckt. Es erwies sich als vorteilhaft, die Anordnung von Weidenzweigen vor dem Abdecken mit etwas Wasser zu besprühen. Die Triebe hielten sich so besser frisch. Außerdem hatten die Tiere dadurch die Möglichkeit, bei Bedarf Feuchtigkeit aufzunehmen. Dies ist besonders wichtig für Insekten, die gegenüber Trockenheit empfindlich sind (vgl. Kap. 4.2).

In Eiablage-Präferenzversuchen sollten die Weibchen einzeln getestet werden (THOMPSON & PELLMYR 1991). Daher wurde immer nur ein Weibchen in den Behälter mit einer Auswahl verschiedener Weidenarten gegeben. Die Versuche wurden im Labor bei Zimmertemperatur (20-22° C) durchgeführt. Jeder Versuch dauerte 5 bis 7 Tage. Nach zwei bis drei Tagen wurden die alten Zweige durch frische ersetzt und die entnommenen auf abgelegte Eier untersucht. Jeden Morgen erfolgte ein Besprühen der Pflanzen mit Wasser.

Für die Auswertung wurde nur die Zahl tatsächlich abgelegter Eier verwendet. Eiablageversuche, zu erkennen an dem Vorhandensein von Einstichstellen und Narben im Pflanzengewebe, wurden zwar vermerkt, jedoch nicht in die statistische Analyse einbezogen. Außerdem wurden nur solche Versuche berücksichtigt, in denen die Weibchen mehr als fünf Eier ablegten. Wenn ein Weibchen selbst dann nur sehr wenige oder gar keine Eier ablegt, wenn sich auch die Wirtspflanze unter den angebotenen Pflanzen befindet, so kann dies ein Hinweis darauf sein, daß die Versuchsbedingungen nicht optimal waren. In diesem Fall wurde davon ausgegangen, daß das Präferenzverhalten im Versuch wahrscheinlich nicht mit dem natürlichen Verhalten im Freiland übereinstimmt.

Die Auswahl der angebotenen Weidenarten ergab sich aus Vorversuchen. Den auf die glattblättrige Weide *S. phylicifolia* spezialisierten Arten wurde eine weitere unbehaarte Weide, *S. hastata*, angeboten. In den anderen Versuchen mit *Amauronematus*-Arten, die eher Weiden mit behaarten Blättern zu bevorzugen schienen, wurde anstelle von *S. hastata* die rauhblättrige Art *S. lanata* verwendet.

Aufgrund der nichtnormalen Verteilung der Daten erfolgte die Auswertung mit dem Friedman-Test für abhängige Stichproben (SIEGEL 1956).

5.1.3 Ergebnisse

Bis auf *A. spec. (j)* zeigten alle untersuchten Arten in den Ovipositions-Versuchen eine signifikante Präferenz für eine oder wenige der angebotenen Weidenarten (Tab. 1, Fig. 4 und 5). Die Stärke des Präferenzverhalten war artlich verschieden: *A. amicola* legte fast ausschließlich auf *S. phylicifolia* Eier ab (Fig. 4).

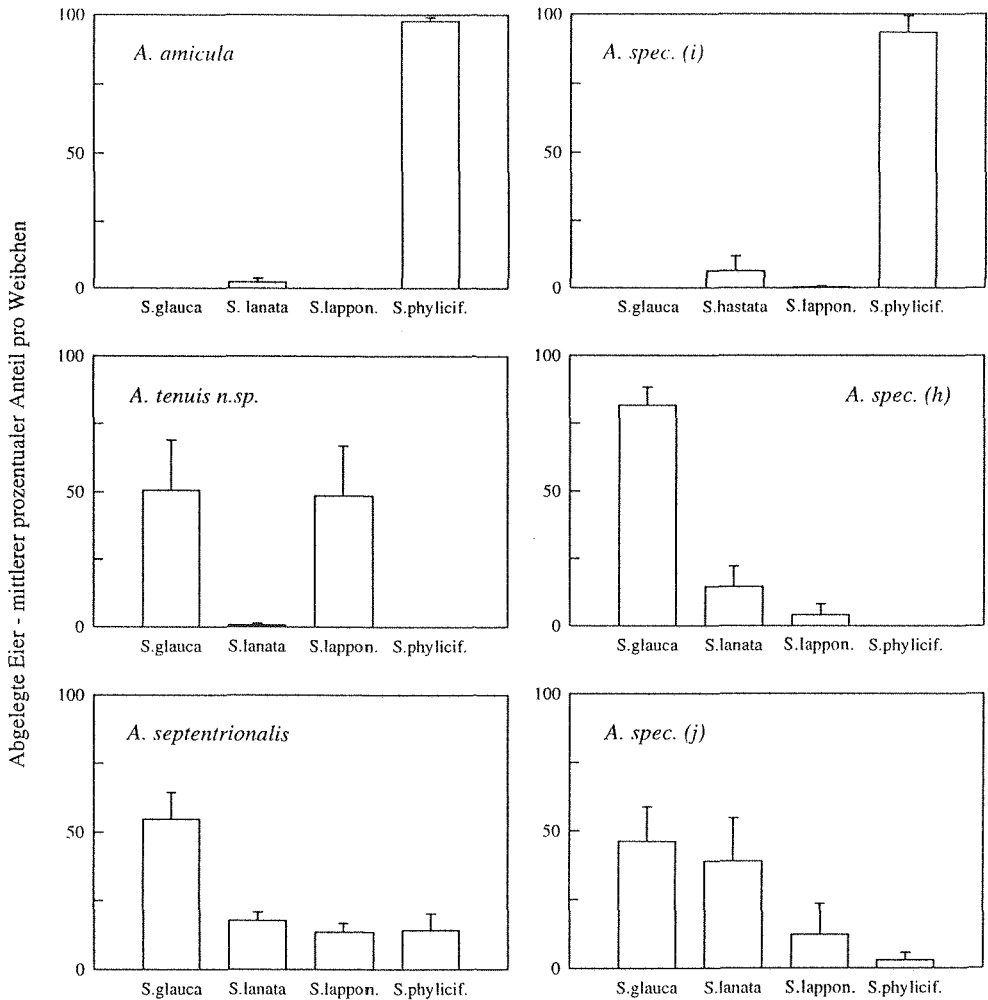


Fig. 4-5 Prozentuale Anteile der in den Ovipositions-Präferenzversuchen auf verschiedenen Weiden (*Salix* spp.) abgelegten Eier (+1 SE) bei: **4.** drei Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes, **5.** drei *Amauronematus*-Arten.

Auf *S. hastata* wurde nur ein sehr kleiner Teil, auf die anderen beiden angebotenen Weiden, *S. glauca* und *S. lapponum*, keine Eier abgelegt. Die Weibchen von *A. tenuis* n. sp. legten die meisten Eier auf *S. glauca* und *S. lapponum* (Fig. 4). Daneben wurde, in viel geringerem Maße,

auch *S. lanata* angenommen. *S. phylicifolia* wurde völlig gemieden. Die Weibchen von *A. septentrionalis* schließlich bevorzugten *S. glauca*, legten jedoch auch Eier auf die anderen angebotenen Weiden *S. lanata*, *S. lapponum* und *S. phylicifolia* (Fig. 4). Die Anzahl abgelegter Eier war artlich und individuell sehr verschieden (Tab. 2). Die mittlere Anzahl der in den Präferenz-Versuchen von einem Weibchen abgelegten Eier reichte von 18.0 ± 2.7 (Mittelwert ± 1 SD, $n=10$) für *A. septentrionalis* bis maximal 35.5 ± 6.9 ($n=8$) für *A. spec. (i)*. Die Werte für die restlichen Arten liegen dazwischen (vgl. Tab. 2). In fünf Versuchen legten die Weibchen weniger als fünf Eier.

Tabelle 1: Ergebnisse der Ovipositions-Präferenzversuche (Friedman-Test). *A. amacula* SAAR., *A. tenuis* sp. n. und *A. septentrionalis* SAAR. gehören zum *A. fallax*-Komplex. *A. spec. (h)* und *A. spec. (i)* gehören zum *A. taeniatus* (SERV.)-Komplex und *A. spec. (j)* zur Artengruppe des *A. variator* (RUTHE).

Art	n	χ^2	P
<i>A. amacula</i>	4	8.10	0.044
<i>A. tenuis</i> n. sp.	4	9.68	0.022
<i>A. septentrionalis</i>	8	13.35	0.004
<i>A. spec. (i)</i>	6	11.45	0.010
<i>A. spec. (h)</i>	5	8.78	0.032
<i>A. spec. (j)</i>	5	6.66	0.084 n.s.

Von den anderen drei, nicht zum *A. fallax*-Komplex gehörenden Arten, zeigten *A. spec. (i)* und *A. spec. (h)*, die beide zum *A. taeniatus*-Komplex gehören, eine signifikante Präferenz für bestimmte Weidenarten (Fig. 5 und Tab. 1). *A. spec. (i)* legte die meisten Eier auf *S. phylicifolia*, während auf *S. hastata* und *S. lapponum* nur ein sehr kleiner Teil plazierte wurde (Fig. 5). *S. glauca* wurde ganz gemieden. Die zweite untersuchte Art des *A. taeniatus*-Komplexes, *A. spec. (h)*, legte auf *S. glauca* den größten Anteil der abgelegten Eier. Daneben wurden auch *S. lanata* und *S. lapponum* akzeptiert, wohingegen auf *S. phylicifolia* keine Eier abgelegt wurden (Fig. 5). Die dritte, zur Gruppe des *A. variator* gehörende Art legte etwa gleichviele Eier auf *S. glauca* und *S. lanata* (Fig. 5). Mit Abstand folgen die anderen Weidenarten *S. lapponum* und *S. phylicifolia*, auf die jeweils ein kleiner Anteil abgelegt wurde.

Tabelle 2: In den Ovipositions-Präferenzversuchen abgelegte Eier. Die ersten drei Arten, *A. amacula* SAAR., *A. tenuis* sp. n. und *A. septentrionalis* SAAR., gehören zum *A. fallax*-Komplex. *A. spec. (h)* und *A. spec. (i)* sind Arten des *A. taeniatus* (SERV.)-Komplexes und *A. spec. (j)* gehört zum *A. variator* (RUTHE)-Komplex. M = Mittelwert, SD = Standardabweichung, Min = Minimum, Max = Maximum, n = Anzahl Versuche.

Art	M	SD	Min	Max	n
<i>A. amacula</i>	23.5	6.7	9	41	4
<i>A. tenuis</i> n. sp.	20.5	6.8	7	38	4
<i>A. septentrionalis</i>	18.0	2.7	7	37	10
<i>A. spec. (i)</i>	35.5	6.9	14	65	8
<i>A. spec. (h)</i>	33.4	5.9	10	55	7
<i>A. spec. (j)</i>	19.9	3.3	7	30	8

In zusätzlichen Präferenzversuchen mit Weibchen von zwei weiteren *Amauronematus*-Arten ergaben sich ebenfalls hohe Wirtsspezifitäten: in zwei Versuchen legten Weibchen von *A. nuorbinjargi* SAAR. ausschließlich Eier auf ihre Wirtspflanze *S. hastata* ab. Die in den Wahlversuchen außerdem angebotenen Weiden waren *S. glauca*, *S. lapponum* und *S. phylicifolia*. V. VIKBERG kam bei Eiablageversuchen mit *A. nuorbinjargi* zu den gleichen Ergebnissen (VIKBERG, mündl. Mitt.). Eine weitere, noch nicht beschriebene Art des *A. taeniatus*-Komplexes, hier vorläufig als *A. spec. (k)* bezeichnet, akzeptierte nur die Wirtspflanze *S. myrsinites*. Zwei getestete Weibchen legten keine Eier auf die anderen angebotenen Weiden (*S. lanata*, *S. lapponum* und *S. phylicifolia*). Wegen des zu geringen Stichprobenumfangs wurden diese Versuche nicht in der statistischen Analyse berücksichtigt.

5.1.4 Diskussion

Die Ergebnisse der Eiablageversuche belegen, daß die untersuchten Arten des *A. fallax*-, *A. taeniatus*- und des *A. variator*-Komplexes sehr wirtsspezifisch sind und die Arten der ersten beiden Artengruppen eine signifikante Präferenz für bestimmte Weidenarten zeigen. Die Versuche verdeutlichen das große Diskriminierungsvermögen der eierlegenden Weibchen. Bei diesem sehr komplexen Vorgang prüft das Weibchen eine Pflanze auf ihre Eignung als Wirtspflanze und selektiert damit die spätere Futterpflanze der Larve. Besonders bei spezialisierten Insekten ist die Variationsbreite der Bedingungen, die zur Eiablage notwendig sind, sehr gering. Dabei handelt es sich z. B. um morphologische und chemische Eigenschaften der Wirtspflanze. Unter suboptimalen Bedingungen kann es zu ungewöhnlichen Verhaltensweisen kommen, wie im Kapitel über die Eiablage beschrieben (vgl. Kap. 4.6).

Unterscheiden sich die Individuen einer Art in ihren Präferenzen für bestimmte Wirtspflanzen, so kann trotzdem bei allen das gleiche Verhaltensmuster zugrunde liegen (SINGER 1986). Die individuellen Unterschiede können z. B. durch frühere Erfahrungen der Weibchen mit der Wirtspflanze beeinflusst werden (RAUSHER 1983), wie dies bei im Freiland gefangenen Weibchen der Fall sein kann. In den Versuchen handelte es sich um gezüchtete Tiere, so daß die Imagines vor den Versuchen keinerlei Kontakt mit der Wirtspflanze hatten. Das Präferenzverhalten der getesteten Weibchen konnte daher nicht durch vorherige Erfahrungen der Weibchen mit der Wirtspflanze beeinflusst worden sein.

Chemische Eigenschaften der Wirtspflanze spielen oft eine wichtige Rolle. Die Weibchen von *Pieris brassicae* zum Beispiel unterschieden zwischen *Cannabis sativa*-Pflanzen verschiedener Herkunft, obwohl *Cannabis* nicht zum Wirtsspektrum der Art gehört (ROTHSCHILD & FAIRBAIRN 1980). *Polygonum c-album*-Weibchen orientieren sich anscheinend an chemischen Signalen bei der Auswahl der Wirtspflanze (NYLIN & JANZ 1993). Die Weibchen unterschieden sehr deutlich zwischen *Betula pendula*, auf der sich die Larven nicht entwickeln, und *B. pubescens*, auf der die Larven normal aufwachsen. Interessant ist dabei, daß *Betula*-Arten nur sehr selten als Wirtspflanze genutzt werden (NYLIN und JANZ l.c.). Oft haben nur Kombinationen verschiedener chemischer Pflanzeninhaltsstoffe, teilweise in einem bestimmten Verhältnis zueinander (LEATHER 1987), eine Wirkung, während einzelne Komponenten keinen oder nur einen schwachen Effekt haben (THOMPSON & PELLMYR 1991, FEENY 1992). Es wird allgemein angenommen, daß sowohl Nährstoffe als auch sekundäre Inhaltsstoffe der Pflanze, die oft synergistisch interagieren, das Wirtswahlverhalten beeinflussen.

Bei den Arten der Unterfamilie Tenthredininae, die zum Großteil an krautigen Pflanzen leben (LORENZ & KRAUS 1957), ist die Wirtspflanzenspezifität bei der Eiablage in der Regel nicht so

stark ausgeprägt wie bei Nematinen. Die Weibchen plazieren ihre Eier nicht nur auf die Wirtspflanze, sondern auch auf andere, im Habitat verfügbare Pflanzen (VIKBERG mündl. Mitt. und eigene Beob.). So konnten z. B. in den glykosidreichen Blättern des Gelben Enzians, *Gentiana lutea* L., in einem Gebiet in Süddeutschland mehrfach Eigelege von *Tenthredo balteata* KLUG gefunden werden (eigene Beob.). Die Wirtspflanzen dieser polyphagen Art sind z. B. *Geranium* spp., *Sorbus aucuparia*, *Betula pubescens*, *Hypericum* spp. und *Filipendula ulmaria* (KONTUNIEMI 1960, KANGAS 1985) und die Larven fraßen nicht an den Blättern des Gelben Enzians. Sie müssen daher nach dem Schlüpfen selbst ihre Wirtspflanze aufsuchen. Die Larven der meisten Nematinenarten leben jedoch an strauch- oder baumartigen Pflanzen (LORENZ & KRAUS 1957). Die frisch geschlüpften Larven sind deshalb kaum in der Lage, auf eine andere Pflanze überzuwechseln und sind daher auf die richtige Wirtswahl des Weibchens bei der Eiablage angewiesen. Ähnliches gilt auch für viele Tagfalter (WIKLUND 1981).

Hinsichtlich des Grades der in den Versuchen gezeigten Präferenz für bestimmte Weidenarten zeigen sich deutliche Unterschiede. Die stärkste Präferenz zeigten die beiden auf *S. phylicifolia* spezialisierten Arten *A. amicula* und *A. spec. (i)*, indem beide über 90% der Eier auf ihre Wirtspflanze ablegten (vgl. Fig. 4 und 5). Beide Arten gehören zu unterschiedlichen, verwandtschaftlich nicht sehr nahe stehenden Artengruppen innerhalb der Gattung *Amauronematus*. Die Lebensweise beider Arten ist sehr verschieden: *A. amicula* erscheint, wie alle anderen Arten des *A. fallax*-Komplexes, sehr früh im Jahr und plaziert die Eier in die jungen Triebe. *A. spec. (i)* erscheint dagegen erst später und legt Eier in den Rand ausgewachsener Blätter (eigene Beob.). Bei einer Clusteranalyse (Fig. 6, Euklidische Distanzen der ln-transformierten Daten, UPGMA-Clustering), basierend auf der Zusammensetzung und dem Gehalt an phenolischen Glykosiden der Blätter und jungen Triebe, bilden *S. hastata* und *S. lapponum* ein gemeinsames Cluster, daß sich bei einem Distanzmaß von 3.2 mit *S. phylicifolia* vereint. *S. glauca*, die vierte der getesteten Weidenarten, ist von allen drei Arten sehr verschieden (Fig. 6). Die Ergebnisse der Ovipositions-Präferenzversuche sind bei *A. spec. (i)* in Übereinstimmung mit der chemischen Ähnlichkeit hinsichtlich des Spektrums an phenolischen Glykosiden, indem die Weibchen dieser Art neben der Wirtspflanze *S. phylicifolia* auch *S. hastata* akzeptierten und in sehr geringem Maße auch auf *S. lapponum* Eier ablegten (vgl. Fig. 4 und 5). Auch die Weibchen von *A. amicula* legten einen kleinen Anteil der abgelegten Eier auf *S. hastata*, nicht jedoch auf *S. lapponum* (vgl. Fig. 4). Bei den anderen Arten ist kein eindeutiger Zusammenhang zwischen dem Phenolglykosidspektrum der Wirtspflanzen und dem Präferenzverhalten der Weibchen bei der Eiablage festzustellen. Es ist somit davon auszugehen, daß neben diesen noch andere chemische und möglicherweise auch morphologische Faktoren bei der Wirtswahl eine Rolle spielen.

Tabelle 3: Morphologische Merkmale der Blätter und jungen Triebe der in den Präferenzversuchen verwendeten Weiden (*Salix* spp.). Nach Angaben in CHMELAR & MEUSEL 1979.

	<i>S. hastata</i>	<i>S. phylicifolia</i>	<i>S. glauca</i>	<i>S. lanata</i>	<i>S. lapponum</i>
Blattbehaarung	kahl	kahl	behaart (v.a. Unterseite)	behaart	behaart (v.a. Unterseite)
Blattform	eiförmig	eiförmig	länglich elliptisch	breit elliptisch	länglich elliptisch
Blattrand	gesägt	gesägt	fast ganzrandig	fast ganzrandig	fast ganzrandig
Knospen	kahl	kahl	behaart	behaart	?
Triebe	kahl	kahl	behaart	behaart	behaart

Vor der Eiablage überprüft das Weibchen die Wirtspflanze sehr genau mit Fühlern, Mundteilen und der Spitze des Ovipositors. Es liegt die Vermutung nahe, daß hierbei auch morphologische Merkmale der Wirtspflanze, wie z. B. Oberflächenstruktur und Behaarung, eine Rolle spielen. Betrachtet man morphologische Merkmale der Blätter, Knospen und Triebe der in den Versuchen verwendeten Weidenarten (Tab. 3), so zeigt sich eine deutliche Aufteilung in zwei Gruppen: *S. hastata* und *S. phylicifolia* sind sich hinsichtlich Behaarung und Form der Blätter und Triebe sehr ähnlich, während die anderen drei Weiden durch mehr oder weniger stark behaarte Blätter und Triebe sowie eine andere Blattform charakterisiert sind. Die morphologische Ähnlichkeit liefert eine mögliche Erklärung dafür, warum die auf *S. phylicifolia* spezialisierten Arten *A. amicula* und *A. spec. (i)* auf der glattblättrigen Weide *S. hastata* mehr Eier ablegten als auf der behaarten *S. lapponum*, obwohl sich diese beiden Arten chemisch in ihren Phenolglykosidspektren sehr ähnlich sind (vgl. Fig. 6). Es ist daher anzunehmen, daß bei hochgradig wirtspflanzenspezifischen Phytophagenarten morphologische Eigenschaften der Wirtspflanze das Präferenzverhalten der Weibchen bei der Eiablage beeinflussen, wenn sich die Wirtspflanzen chemisch sehr ähnlich sind.

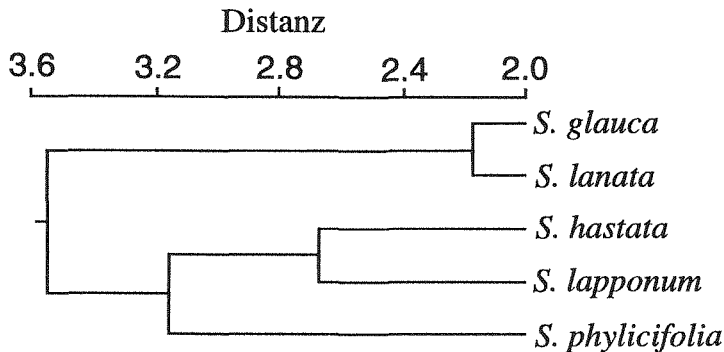


Fig. 6. Clusteranalyse fünf verschiedener Weidenarten aufgrund von 6 Phenylglykosiden in Blättern und Zweigen (Daten aus JULKUNEN-TIITTO 1989).

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Wirtspflanzen könnten in diesem Zusammenhang ebenfalls von Bedeutung sein. Die wenigen, nicht strikt monophagen Blattwespenarten der Gattung *Pontania* sind fast immer mit nahe verwandten Weidenarten assoziiert (ZINOVJEV 1993a). Es ist daher möglich, daß nahe verwandte Weiden in den Präferenzversuchen bevorzugt wurden. Die in den Experimenten verwendeten Weidenarten gehören alle zu verschiedenen Sektionen innerhalb der Untergattung *Caprisalix*. Die aufgrund morphologischer Kriterien ermittelten phylogenetischen Beziehungen zwischen den Sektionen, zu denen die fünf Weiden gehören, sind in Fig. 7 dargestellt (nach SKVORTSOV 1968). Der Mangel an Übereinstimmung zwischen dem Verwandtschaftsgrad der in den Versuchen verwendeten Weidenarten und dem Präferenzverhalten der Weibchen deutet darauf hin, daß verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Wirtspflanzen das Selektionsverhalten nicht entscheidend beeinflussen haben.

Die anderen, nicht auf *S. phylicifolia* spezialisierten *Amauronematus*-Arten (*A. septentrionalis*, *A. tenuis* n. sp., *A. spec. (h)* und *A. spec. (j)*) zeigten eine nicht so stark ausgeprägte Präferenz für eine einzelne Weidenart (vgl. Fig. 4 und 5). Der Anteil der auf einer bestimmten Weide abgelegten Eier war oft viel geringer als 90% und lag meist um 50% (*A. septentrionalis*, *A.*

tenuis n. sp., *A. spec. (j)*), und es wurden teilweise zwei der angebotenen Weiden etwa gleich stark akzeptiert (*A. tenuis* n. sp. und *A. spec. (j)*). Es fällt auf, daß diejenigen *Amauronematus*-Arten, die streng monophag an der glattblättrigen Weide *S. phylicifolia* leben, ein viel stärkeres Präferenzverhalten zeigten als die anderen Arten, deren Wirtspflanzen behaart sind (vgl. Tab. 3 sowie Fig. 4 und 5). Die Beobachtung, daß an glattblättrigen Weiden lebende *Amauronematus*-Arten eine höhere Wirtsspezifität haben, wird zusätzlich gestützt durch die Ergebnisse der Präferenzversuche mit Weibchen der Arten *A. nuorbinjargi* SAAR. und *A. spec. (k)*, die in den Versuchen nur auf ihre Wirtspflanzen *S. hastata* bzw. *S. myrsinites* Eier ablegten und alle anderen angebotenen Weiden ablehnten.

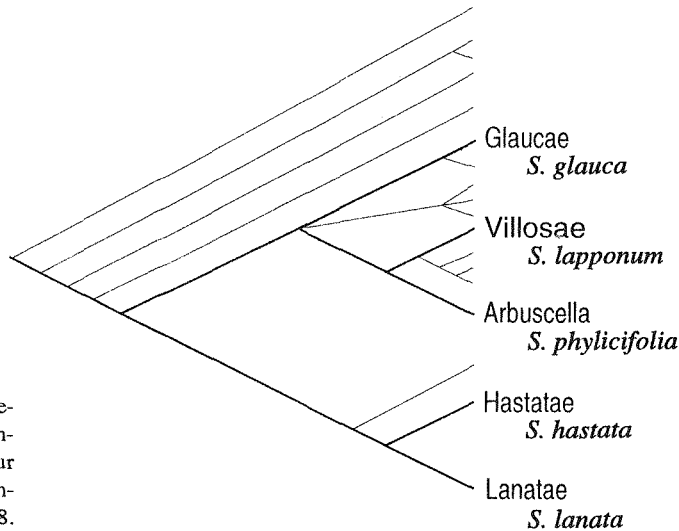


Fig. 7. Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Untergattung *Caprisalix*. Nur relevante Sektionen bezeichnet. Nach SKVORTSOV 1968.

Hinsichtlich der Zahl abgelegter Eier gab es deutliche interspezifische Unterschiede (vgl. Tab. 2). Ein Grund dafür ist sicherlich das unterschiedliche Eiablagepotential der Weibchen. Andererseits kann die Ursache auch bei der Wirtspflanze liegen. Weiden sind bekannt für ihre große intraspezifische Variabilität morphologischer und chemischer Merkmale (siehe Kap. 4.4). FRITZ (1990) fand Unterschiede in der Resistenz verschiedener Weidenklone gegenüber drei von vier untersuchten Blattwespenarten. Jedem Weibchen stand in den oben beschriebenen Versuchen eine viel kleinere Auswahl an Weidenklonen zur Verfügung als es im Freiland unter natürlichen Bedingungen der Fall wäre. Es ist denkbar, daß einzelne Klone inhibitorische Effekte auf die Eiablage der Weibchen haben. Dies würde bei stark spezialisierten Insekten dann die Anzahl abgelegter Eier verringern.

Beobachtungen von Weibchen bei der Eiablage geben den Eindruck, daß es sich um einen diffizilen und empfindlichen Prozeß handelt. Bei der Auswahl der Wirtspflanze können viele Faktoren eine Rolle spielen und das Verhalten beeinflussen. Nach dem Schlüpfen reagieren die Imagines auf eine Kette von Signalen aus ihrer Umwelt mit einer Aufeinanderfolge von festgelegten Verhaltensmustern, die über Partnerfindung und Paarung schließlich zur Eiablage auf der Wirtspflanze führt. Bei den im Labor gezogenen Tieren ist dieser natürliche Ablauf mehr oder weniger stark modifiziert. Eine grundsätzliche Schwierigkeit von experimentell ermittelten Präferenzen liegt somit in den unnatürlichen Bedingungen, denen die Tiere bei den Versuchen ausgesetzt sind. Da gefangene Insekten jedoch oft weniger wählerisch sind (SINGER 1986),

würde die Stärke der Präferenz für einzelne Pflanzenarten jedoch eher abgeschwächt. Die Ergebnisse spiegeln daher eher eine zu geringe als eine zu hohe Präferenz im Vergleich zum Verhalten unter Freilandbedingungen wider.

5.2 Wirtspflanzenspezifität der Larven von drei *Amauronematus*-Arten

5.2.1 Einleitung

Die starke Wirtsspezifität der Weibchen bei der Eiablage (siehe Kap. 5.1.) wirft die Frage auf, ob es bei den Larven ebenfalls eine derartige Spezialisierung gibt. In verschiedenen Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß eierlegende Weibchen oft stärker spezialisiert sind als die Larven (SMILEY 1978, RAUSHER 1983, ROININEN et al. 1989). Es kommt jedoch manchmal vor, daß die Weibchen ihre Eier auf Pflanzen ablegen, die für die Larvalentwicklung ungeeignet sind (e. g. WIKLUND 1975, CHEW 1975, BERENBAUM 1981). Im Gegensatz zu den Imagines ist es für die Larven holometaboler Insekten in der Regel nicht ohne weiteres möglich, auf eine andere Wirtspflanze überzuwechseln. Dies gilt vor allem für die Arten der Nematinae, die, im Unterschied zu den anderen Unterfamilien der Tenthredinidae, zum Großteil an holzartigen Pflanzen leben (LORENZ & KRAUS 1957).

In Untersuchungen zum Wirtspflanzenspektrum der Larven ist zwischen der ethologischen und der physiologischen Ebene zu unterscheiden: bevorzugen die Larven bestimmte Weidenarten, bedeutet das nicht, daß sich die Larven nicht auf allen angebotenen Wirtspflanzen gleich gut entwickeln könnten. In den folgenden Experimenten soll untersucht werden, ob die Larven von drei *Amauronematus*-Arten bei einer Auswahl verschiedener Weiden Präferenzen im Fraßverhalten zeigen. Im nächsten Kapitel wird der physiologische Aspekt behandelt, wobei die Larven einer Art des *A. fallax*-Komplexes mit verschiedenen Weiden gefüttert werden (siehe Kap. 5.3.).

Die in den Weidenblättern enthaltenen phenolischen Glykoside können das Fraßverhalten von phytophagen Insekten merklich beeinflussen (e. g. ROWELL-RAHIER 1984a, b, LINDROTH et al. 1988). Die in den Versuchen verwendeten Weidenarten unterscheiden sich hinsichtlich ihres Gehalts an phenolischen Glykosiden sowohl qualitativ als auch quantitativ (JULKUNEN-TITTO 1989).

5.2.2 Material und Methoden

Die in den Experimenten im Jahr 1990 untersuchten Blattwespenlarven der Arten *A. septentrionalis* und *A. spec. (j)* stammten aus Eizuchten, die im Freiland durchgeführt wurden. *A. septentrionalis* lebt an *S. glauca* (vgl. Kap. 5.1.) und gehört zum *A. fallax*-Komplex, *A. spec. (j)* ist eine Art des *A. variator*-Komplexes und lebt an *S. glauca* und *S. lanata* (vgl. Kap. 5.1.). Larven beider Arten wurden 1989 gesammelt, gezogen und überwintert (vgl. Kap. 4.1.). Die im nächsten Frühjahr geschlüpften Imagines wurden im Freiland in Gazebeuteln an der Wirtspflanze ausgebunden. Je ein Weibchen und ein Männchen blieben für 9 Tage in den Beuteln, währenddessen die Weibchen Eier ablegten. Die Larven wurden im zweiten oder dritten Stadium ins Labor gebracht und nach einer Eingewöhnungszeit von drei Tagen in den Versuchen verwendet. Im Jahr 1991 wurden zwei Versuche mit den Larven von *A. amacula* und wiederum mit *A. septentrionalis* durchgeführt. Larven der ersten Art wurden im Freiland gesammelt. *A. amacula* gehört zum *A. fallax*-Komplex und lebt streng monophag an *S. phylicifolia*. Um sicherzugehen, daß es sich nur um Individuen einer Art handelt, wurden die Larven nur an solchen Standorten

gesammelt, an denen die Wirtspflanze *S. phylicifolia* bestandsbildend war und andere Weidenarten erst in einiger Entfernung vorkamen. Die Larven von *A. septentrionalis* stammten aus Eizuchten, die im Labor durchgeführt wurden. Alle Larven befanden sich während der Versuche im dritten oder vierten Stadium.

In den 1990 durchgeführten Präferenzversuchen kamen je 7 Larven mit 7 Blättern, eines von jeder Weidenart, in eine Petrischale von 14 cm Durchmesser. Um ein Austrocknen der Blätter zu verhindern und die relative Luftfeuchte hoch zu halten, waren die Petrischalen mit feuchtem Fließpapier ausgelegt. Die Blätter wurden kreisförmig in zufälliger Reihenfolge angeordnet. Um möglichst gleichaltrige Blätter zu erhalten, wurden nur vollständig entfaltete Blätter bis zum fünften Blatt von der Triebspitze genommen. Die Versuche dauerten einige Stunden, wurden jedoch spätestens dann beendet, wenn einzelne Blätter ganz aufgeessen waren und die Larven begannen, auf eine andere Wirtspflanze überzuwechseln.

Zur Auswertung wurde die konsumierte Blattmasse und Blattfläche mit zwei unterschiedlichen Methoden bestimmt:

- a) Die Blätter wurden vor den Versuchen gewogen und nach Versuchsende wieder gewogen und die Gewichts Differenz bestimmt.
- b) Nach den Versuchen wurden die Blätter photokopiert. Es wurde davon abgesehen, sie vorher zu kopieren, um zu vermeiden, daß sich die Blätter durch die starke Lichteinwirkung möglicherweise chemisch veränderten und das Verhalten der Larven beeinflussten. Der Umriss der Blätter wurde auf den Kopien zeichnerisch vervollständigt. Durch die nachfolgende Gewichtsbestimmung der ausgeschnittenen Bilder bzw. Papieräquivalente konnten dann die gefressenen Blattflächen ermittelt werden. Durch den Vergleich der auf zwei verschiedenen Wegen erhaltenen Ergebnisse sollte festgestellt werden, ob die artlich unterschiedliche Blattdicke der Weiden einen Einfluß auf die Ergebnisse hat. Falls dies der Fall wäre, ergäben sich unterschiedliche Verteilungsmuster des von jeder Weide konsumierten Anteils: bei dünnen Blättern ist bei einer bestimmten Blattfläche die Masse geringer als bei dicken Blättern.

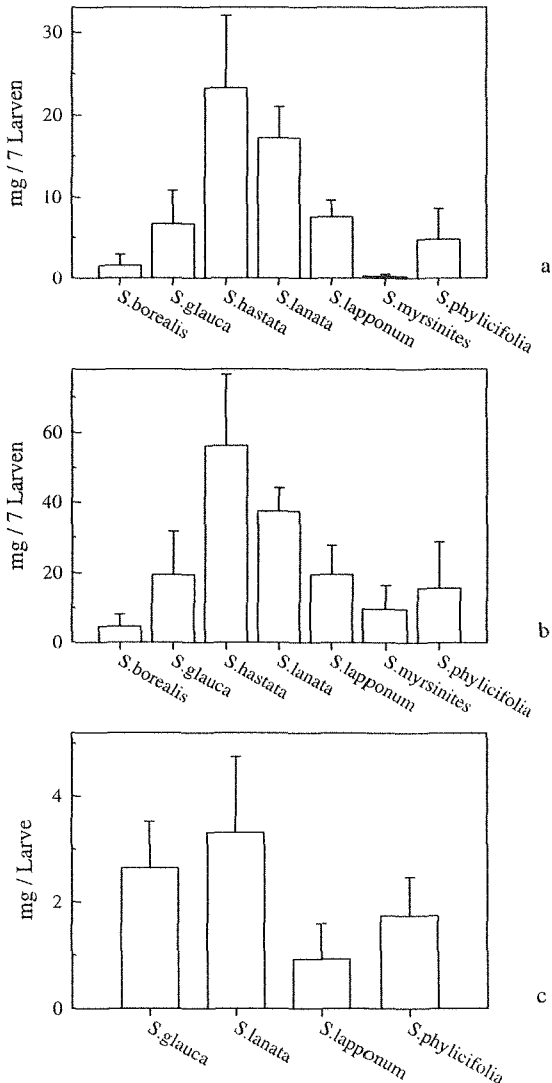
In den Versuchen von 1991 wurde in jede Petrischale jeweils nur eine einzelne Larve mit mehreren Blättern, eines von jeder Weidenart, gegeben. Versuchsablauf und Auswertung waren ansonsten wie bei dem vorherigen Versuch. Bei der schon 1990 untersuchten Art *A. septentrionalis* wurde der Versuch 1991 wiederholt, um zu überprüfen, ob die Larven ein anderes Präferenzverhalten zeigen, wenn sie einzeln und nicht in Gruppen getestet werden. Außerdem wurde der Versuch dahingehend modifiziert, daß im Vergleich zum Vorjahr nur vier anstatt 7 Weidenarten angeboten wurden. Weiterhin befand sich die 1990 am meisten gefressene Weide nicht unter den vier Testweiden. Es sollte überprüft werden, ob sich durch diese Veränderungen ein prinzipiell anderes Ergebnis der Wahlversuche ergibt.

Aufgrund der nicht-normalen Verteilung der Daten erfolgte die statistische Auswertung mit dem Friedman-Test für abhängige Stichproben (SIEGEL 1956).

5.2.3 Ergebnisse

Die Larven von *A. septentrionalis* fraßen am meisten *Salix hastata*, gefolgt von *S. lanata* (Fig. 8). Mit Abstand folgen *S. glauca*, *S. lapponum* und *S. phylicifolia*. *S. borealis* und *S. myrsinites* wurden kaum gefressen. Beim Vergleich der beiden Auswertungsmethoden ergeben sich keine wesentlichen Unterschiede (Fig. 8 a und b). Die absoluten Werte sind bei der Gewichtsmessung der Blätter etwa doppelt so hoch, da sie dicker und somit schwerer sind als gleichgroße Kopien

aus Papier. Bei der Messung der gefressenen Blattfläche ergibt sich nur bei *S. myrsinites* ein im Vergleich zu den anderen Weiden etwas größerer Anteil. Die ansonsten sehr ähnliche Verteilung deutet darauf hin, daß die Blattdicke keinen entscheidenden Einfluß auf die Ergebnisse der beiden Auswertungsmethoden hat. In beiden Fällen sind die Unterschiede in der Bevorzugung für bestimmte Weiden nicht signifikant ($p > 0.05$). Die Auswertungen für die übrigen Versuche erfolgte daher mit der ersten Methode, d. h. durch Auswiegen der Papieräquivalente.



In den im Folgejahr 1991 durchgeführten Versuchen wurde von den vier getesteten Weidenarten *S. lanata* am meisten gefressen (Fig. 8 c). *S. glauca* wurde etwas weniger gefressen, während von den restlichen Weiden *S. phylicifolia* und *S. lapponum* deutlich weniger konsumiert wurde (Fig. 8 c). *S. hastata* war 1991 nicht unter den getesteten Weiden. Die Präferenzen der Larven von *A. septentrionalis* für bestimmte Weiden entsprechen trotz der veränderten Versuchsbedingungen weitgehend den Ergebnissen von 1990. Die Blätter von *S. phylicifolia* wurden 1991 im Vergleich zum Vorjahr etwas stärker befallen (vgl. Fig. 8 a bis c). Insgesamt sind die Unterschiede zwischen den Weiden jedoch nicht signifikant ($p > 0.05$).

Die Larven von *A. amacula* präferierten sehr stark ihre Wirtspflanze *S. phylicifolia* (Fig. 9, $p < 0.01$). *S. lanata* und *S. lapponum* wurden in geringem Maße gefressen, *S. glauca* und *S. hastata* dagegen ganz abgelehnt (Fig. 9).

Die Larven der Art *A. spec. (j)* schließlich fraßen hauptsächlich *S. lanata* (Fig. 9). Daneben, in absteigender Reihenfolge, *S. glauca*, *S. lapponum* und *S. borealis*. *S. myrsinites* wurde nur sehr wenig gefressen und die beiden Weidenarten *S. hastata* und *S. phylicifolia* wurden völlig gemieden (Fig. 9). Die Unterschiede im Präferenzverhalten der Larven für einzelne Weidenarten waren signifikant ($p < 0.05$).

Fig. 8. Konsumierte Blattmasse (+1SE) der Larven von *A. septentrionalis* in den Fraßwahlversuchen von 1990 (a: Blätter, b: Papieräquivalente) und 1991 (c: Papieräquivalente).

Tabelle 4: Phenolglykosidgehalte ausgewachsener Blätter der in den Versuchen verwendeten Weidenarten (mg/g Blattrockenmasse). Daten aus JULKUNEN-TIITTO 1989.

<i>S. borealis</i>	<i>S. glauca</i>	<i>S. lanata</i>	<i>S. hastata</i>	<i>S. lapponum</i>	<i>S. myrsinites</i>	<i>S. phylicifolia</i>
63.8	4.9	0.5	0.5	0.5	110.0	0.7

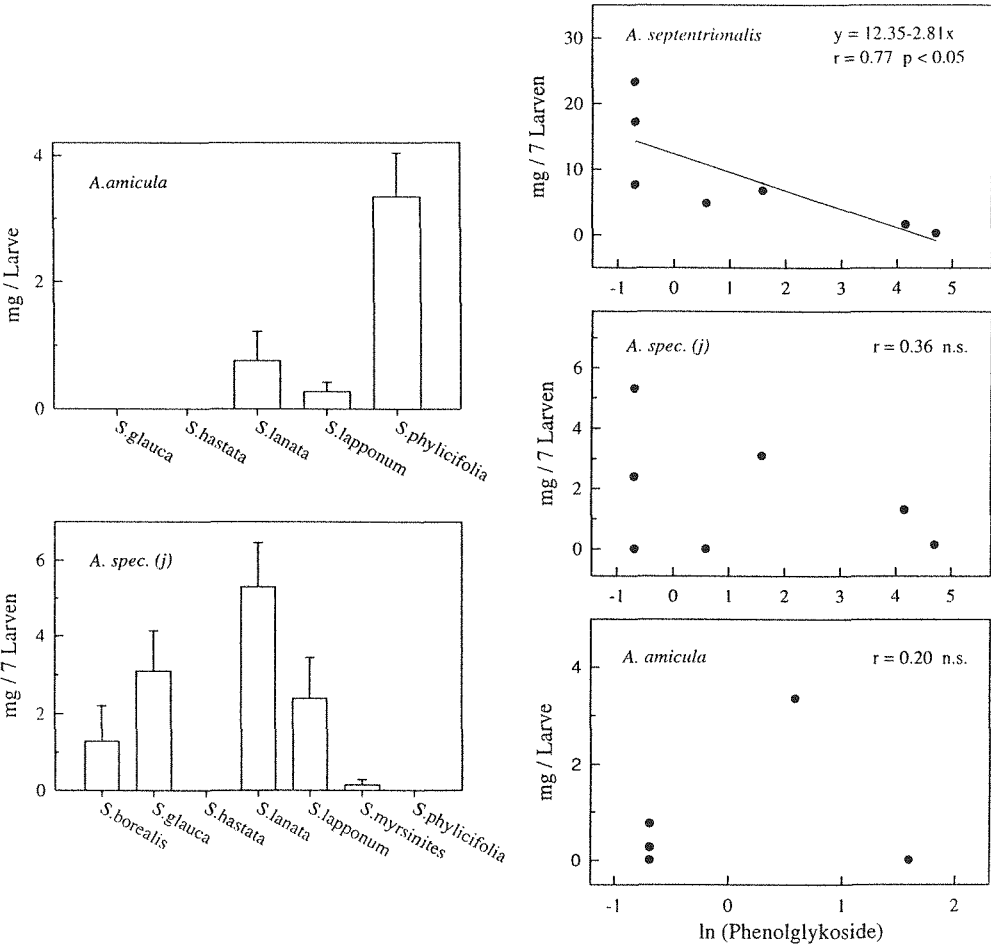


Fig. 9. In den Fraßwahlversuchen konsumierte Blattmasse (+1SE) der Larven von *A. amacula* und *A. spec. (j)*. - **Fig. 10.** Zusammenhang zwischen den in den Fraßwahlversuchen konsumierten Blattmassen und dem Gehalt der Blätter an phenolischen Glykosiden.

Betrachtet man die von den Larven gefressene Blattmasse in Abhängigkeit vom Gehalt der Blätter an phenolischen Glykosiden (Tab. 4), so zeigt sich bei *A. septentrionalis* ein signifikanter Zusammenhang, indem Weiden mit geringen Konzentrationen dieser sekundären Pflanzeninhalts-

stoffe stärker gefressen wurden (Fig. 9, $p < 0.05$). Bei den anderen beiden Arten, *A. spec. (j)* und *A. amicula*, war hingegen kein Zusammenhang zwischen den Gehalten an phenolischen Glykosiden und der den von den Larven konsumierten Blattmenge festzustellen ($p > 0.05$).

5.2.4 Diskussion

Die Larven von zwei der drei untersuchten *Amauronematus*-Arten zeigten eine signifikante Präferenz für ihre Wirtspflanzen. Nur die Larven von *A. septentrionalis* waren in ihrem Wahlverhalten wenig spezialisiert und akzeptierten alle angebotenen Weidenarten, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß, als Futterpflanze (vgl. Fig. 8). Bei der auf *S. phylicifolia* spezialisierten Art *A. amicula* präferierten die Larven, wie auch die Weibchen in den Eiablageversuchen, sehr stark ihre Wirtspflanze (vgl. Kap. 5.1 und Fig. 4, sowie Fig. 9). Bei *A. septentrionalis* spiegelt sich das im Vergleich zu *A. amicula* breitere Wirtsspektrum der Imagines in den Ovipositions-Präferenzversuchen auch im Wahlverhalten der Larven wider, indem sie keine signifikanten Präferenzen zeigten (vgl. Fig. 4 und Fig. 8). Diese Ähnlichkeit zwischen dem Präferenzverhalten der Imagines und Larven ist auch bei *A. spec. (j)* festzustellen: die Weibchen legten die meisten Eier auf *S. glauca* und *S. lanata*, daneben auch auf *S. lapponum* und *S. phylicifolia* (Fig. 5). Die Larven fraßen am meisten von *S. glauca*, *S. lanata* und *S. lapponum* (vgl. Fig. 8).

Bei zwei Arten aus der Gattung *Nematus*, von denen die eine stärker spezialisiert ist als die andere, fanden ROININEN et al. (1989) ein ähnliches Präferenzmuster, indem sowohl die Weibchen als auch die Larven der spezialisierten Art *N. salicis* in Wahlversuchen ihre Wirtspflanze stärker präferierten als die Imagines und Larven der mehr polyphagen Art *N. pavidus*.

Die Übereinstimmung dieser Beobachtungen bei mehreren Arten aus zwei verschiedenen Gattungen innerhalb der Unterfamilie Nematinae zeigen, daß bei stark wirtsspezifischen Nematinenarten im Vergleich zu den Imagines auch die Larven ein zwar geringeres, aber deutlich ausgeprägtes Präferenzverhalten zeigen können.

Die im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten weniger spezialisierten Larven von *A. septentrionalis* bevorzugten in den Versuchen Weiden mit niedrigen Gehalten an phenolischen Glykosiden, wie z. B. *S. hastata* und *S. lanata*, während *S. borealis* und *S. myrsinites* mit sehr hohen Gehalten kaum gefressen wurden (vgl. Tab. 4 und Fig. 8). Diese Ergebnisse zeigen, daß phenolische Glykoside einen Einfluß auf das Fraßwahlverhalten der Larven der im Vergleich zu den anderen Arten weniger spezialisierten Art *A. septentrionalis* zu haben scheinen. Der nachteilige Effekt dieser sekundären Pflanzeninhaltsstoffe auf die Entwicklung polyphager Insekten ist verschiedentlich nachgewiesen worden (e. g. LINDROTH et al. 1987, 1988, REICHARDT et al. 1989, ROININEN et al. 1989). Schon vor mehr als hundert Jahren vertrat Stahl die Ansicht, daß Pflanzen chemische Abwehrstoffe gegen Phytophage und Pathogene entwickelt haben. Diese Hypothese konnte mittlerweile durch zahlreiche Untersuchungen untermauert werden (e. g. FUTUYMA 1983, FEENY 1991, 1992).

Im Fall von *A. amicula*, bei der sowohl Imagines als auch Larven ihre Wirtspflanze stark gegenüber anderen Weiden bevorzugten, konnte kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Gehalt an phenolischen Glykosiden und dem Fraßverhalten der Larven gefunden werden ($p > 0.05$, vgl. Fig. 10). Es ist davon auszugehen, daß sich die Art im Lauf der Evolution stark an ihre Wirtspflanze angepaßt hat. Das Fraßwahlverhalten der Larven stellt sich daher nicht als einfache Vermeidungsreaktion auf den Gehalt an phenolischen Glykosiden dar.

Bei den Larven von *A. spec. (j)*, die ebenfalls einzelne Weiden deutlich bevorzugten, konnte

ebenfalls kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Gehalt an phenolischen Glykosiden und dem Fraßverhalten gefunden werden ($p > 0.05$, vgl. Fig. 10). Es fällt auf, daß die Larven glattblättrige Weiden ganz mieden (*S. hastata* und *S. phylicifolia*) oder nur sehr wenig konsumierten (*S. myrsinites*, vgl. Fig. 8). Auf der anderen Seite wurden alle behaarten Weidenarten angenommen, selbst *S. borealis* mit sehr hohen Gehalten an phenolischen Glykosiden (vgl. Tab. 4 und Fig. 8). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei den Larven dieser Art morphologische Merkmale der Wirtspflanze das Präferenzverhalten stärker beeinflussen als chemische Komponenten.

5.3 Einfluß der Wirtspflanze auf die Entwicklung der Larven von *Amauronematus septentrionalis* SAAR.

5.3.1 Einleitung

In den Wahlversuchen konsumierten die Larven die angebotenen Weiden in unterschiedlichem Ausmaß und zeigten z. T. deutliche Präferenzen (siehe Kap. 5.2). Es erhebt sich die Frage, ob sich die Larven auf verschiedenen Wirtspflanzen unterschiedlich entwickeln, d. h. ob sie sich auch physiologisch spezialisiert haben. Oft entwickeln sich die Larven spezialisierter Arten ganz normal, wenn sie mit Pflanzen gefüttert werden, die von der Wirtspflanze sehr verschieden sind (SMILEY 1978). Um dies zu testen, wurden Larven von *A. septentrionalis* mit vier verschiedenen Weidenarten gefüttert, um dann die relative Wachstumsrate zu bestimmen. Die in dem Versuch verwendeten Weidenarten zeigen deutliche Unterschiede sowohl in ihrem Gehalt an phenolischen Glykosiden als auch in ihrer Blattstruktur (vgl. Tab. 4).

5.3.2 Material und Methoden

Im Jahr 1990 gesammelte Larven von *A. septentrionalis* wurden überwintert (vgl. Kap. 4.1) und die im Folgejahr geschlüpften Imagines dienten als Grundlage für Eizuchten. Dazu wurden 9 einzelne Weibchen und 9 Weibchen mit je einem Männchen nach Fütterung mit verdünntem Honig an *Salix glauca* im Freiland in Gazebeuteln ausgebunden. Die Imagines wurden in den Beuteln belassen bis sie starben und dann entnommen. Wegen der Empfindlichkeit von Jung- und besonders Eilarven wurden sie erst nach Erreichen des zweiten Larvenstadiums aus dem Freiland ins Labor geholt und nach einer Eingewöhnungszeit von drei Tagen in den Versuchen verwendet.

Für den Versuch wurden die Nachkommen jedes Weibchens zufällig auf vier gleichgroße Gruppen verteilt. Jede dieser Gruppen wurde mit einer anderen Weidenart gefüttert (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum* und *S. phylicifolia*). Die Verteilung der Larven auf die Futterpflanzen innerhalb jeder Gruppe erfolgte rein zufällig (randomized block design, SOKAL & ROHLF 1981). Wegen der großen, für Weiden typischen intraspezifischen Variation morphologischer und chemischer Merkmale (SKVORTSOV 1968, JULKUNEN-TIITTO 1989) wurden die Larven mit Blättern von verschiedenen Weidenklonen gefüttert. Dadurch sollte der tatsächliche Effekt verschiedener Weidenarten auf die Entwicklung der Larven ermittelt und nicht Klone miteinander verglichen werden.

Jeden zweiten Tag wurden die Blätter durch frische ersetzt. Am Ende der Larvalperiode häuten sich die Tiere ein letztes Mal und nehmen keine Nahrung mehr auf. Sie wurden dann gewogen und die relative Wachstumsrate (RWR) wurde für jede Larve nach der folgenden Formel bestimmt:

$$RWR = \frac{\ln W_t - \ln W_o}{T}$$

mit W_0 als Larvengewicht am Anfang des Versuchs und W_t als Endgewicht. T ist die zwischen diesen beiden Messungen verstrichene Zeit. Die RWR-Werte geben das relative Wachstum in 24 Stunden an ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$). Die Auswertung der normalverteilten, untransformierten Daten erfolgte mit Hilfe einer Varianzanalyse (ANOVA, GLM Procedure, SAS 1985). Die Daten stellen eine Modell I ANOVA mit Wirtspflanze und Paarungsstatus (gepaart oder ungepaart) als fixierten und Weibchen als zufälligen Faktoren (SOKAL und ROHLF 1981) dar. Zwischen dem Anfangsgewicht und der relativen Wachstumsrate besteht bei einigen Blattwespen eine negative Beziehung (HANHIMÄKI 1989). Die Einbeziehung von W_0 hatte jedoch keinen Einfluß auf die Ergebnisse und wurde in der ANOVA-Tabelle der Übersichtlichkeit wegen nicht aufgeführt.

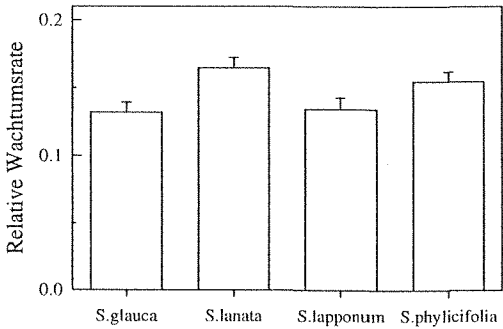


Fig. 11. Mittlere relative Wachstumsrate (RWR + 1 SD) der mit vier verschiedenen Weiden gefütterten Larven von *A. septentrionalis*.

5.3.3 Ergebnisse

Die relative Wachstumsrate war am höchsten bei den mit *S. lanata* gefütterten Larven und am niedrigsten bei denen, die *S. glauca* fraßen (Fig. 11). Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Unterschiede zwischen den vier untersuchten Weidenarten jedoch nicht signifikant ($p > 0.05$, Tab. 5). Sieben Larven auf verschiedenen Weiden starben während des Versuchs und wurden nicht in der Auswertung berücksichtigt. Der Paarungsstatus der Weibchen hatte ebenfalls keinen signifikanten Einfluß auf die relative Wachstumsrate ($p > 0.05$, Tab. 5).

Tabelle 5: ANOVA-Ergebnisse des Einflusses der Wirtspflanze auf die relative Wachstumsrate von *Amauronematus septentrionalis*-Larven. RWR-Werte siehe Fig. 11.

Variationsquelle	df	SS-III*	F-Wert	p
Weibchen (Paarungsstatus)	11	0.01512	106	0.4033
Wirtspflanze	3	0.00854	220	0.0959
Wirtspflanze $\times$ Weibchen (Paarungsstatus)	32	0.04195	102	0.4668
Fehler	65	0.0834		
Gesamt	112	0.2090		

*Typ III Summenquadrat (GLM, SAS 1985)

5.3.4 Diskussion

Im Vergleich zu den Imagines besitzen die Larven von *A. septentrionalis* ein breiteres Wirtsspektrum (vgl. Kap. 5.1). Ähnliche Beobachtungen wurden auch bei anderen phytophagen

Insekten gemacht (e. g. SMILEY 1985, ROININEN et al. 1989). Es wurde mehrfach festgestellt, daß sich spezialisierte phytophage Insektenarten auch auf Pflanzenarten entwickeln können, die nicht zu ihren Wirtspflanzen gehören (e. g. SMILEY 1978, 1985). Dieses gilt anscheinend auch für viele der oft stark spezialisierten Nematinenarten. Von LINDQVIST in Nordfinnland an *S. lapponum* gesammelte Larven mehrerer Nematinenarten fraßen später in Südfinnland auch *S. cinerea* (LINDQVIST 1953). An anderer Stelle berichtet er, daß *S. phyllicifolia* bei *Amauronematus*-Arten die am meisten bevorzugte *Salix*-Art ist (LINDQVIST 1973a).

Es zeigt sich, daß die Larven in den Präferenzversuchen stärker zwischen verschiedenen Weidenarten unterschieden, als es der Entwicklung auf verschiedenen Weiden, gemessen als relative Wachstumsrate, entspricht (vgl. Kap. 5.2). Demnach wird das Wirtspflanzenspektrum von *A. septentrionalis* vor allem durch das Fraßwahlverhalten der Larven und nicht durch die Physiologie der Verdauung bestimmt. Dies ist auch bei den spezialisierten Schmetterlingen der *Papilio troilus*-Gruppe der Fall (SCRIBER et al. 1991). Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch eine Untersuchung an zwei Nematinenarten, der monophagen Art *Nematus salicis* und dem oligophagen *N. pavidus* (ROININEN et al. 1989).

Wegen ihrer geringen Mobilität ist die große Nahrungsbreite der Larven von Vorteil, denn sie ermöglicht ihnen die Entwicklung auch auf solchen Wirtspflanzen, die weniger gut geeignet sind. Der Kontakt mit solchen sekundären Futterpflanzen kommt z. B. durch Fehlbelegungen der Weibchen bei der Eiablage zustande (e. g. WIKLUND 1974, CHEW 1975) oder dadurch, daß die Larven durch äußere Einwirkungen von ihrer Wirtspflanze fallen. Es kommt nicht selten vor, daß Larven auf Pflanzen gefunden werden, die nicht zu ihren Wirtspflanzen gehören (A. G. ZINOVJEV, mündl. Mitt. und eigene Beob.). Daher ist nur mit großer Vorsicht von der Futterpflanze der Larve auf die Wirtspflanze der Art zu schließen. Sicherlich sind viele ungewöhnlich erscheinende Wirtsangaben in der Literatur so zu erklären.

Das Fehlen signifikanter Unterschiede in der Entwicklung der mit verschiedenen Weidenarten gefütterten Larven bedeutet nicht, daß es überhaupt keine Unterschiede gegeben hat und die untersuchten Weiden gleich gute Futterpflanzen sind. Die in den Wirtspflanzen enthaltenen chemischen Komponenten müssen nicht unbedingt toxisch sein, um einen Einfluß auf die Entwicklung der Insekt-Pflanze-Beziehungen zu haben (FEENY 1991). Zum Beispiel kann eine nur wenig verlängerte Larvalperiode den Verlust durch Räuber erhöhen (FEENY et al. 1985). Die Bedeutung der Ergebnisse des Versuches liegt vielmehr in der Beobachtung, daß sich die Larven auf den vier Weidenarten besser entwickelten, als es aufgrund ihres Fraßwahlverhaltens zu erwarten war.

Die große Nahrungsbreite der Larven und die Tatsache, daß phytophage Insekten sehr schnell die physiologischen Mechanismen evolvieren können, um mit chemischen Abwehrstoffen der Pflanze fertigzuwerden (FUTUYMA 1983), sind wichtige Beobachtungen hinsichtlich des Wirtspflanzenwechsels und der Evolution der Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes. Die hohe Flexibilität der Larven erhöht nicht nur die Entwicklungschancen auf möglichst vielen verschiedenen Wirten, sondern erleichtert auch den Wechsel der Art auf eine andere Wirtspflanze, an dessen Anfang aufgrund einer gut begründeten Annahme eine Verhaltensänderung des Weibchens bei der Eiablage steht (e. g. DETHIER 1941, SMILEY 1978, FUTUYMA 1983, ROININEN et al. 1989, 1991, FEENY 1991).

6 Morphometrische Analyse von drei Arten

6.1 Einleitung

Bei der taxonomischen Bearbeitung der Arten des *A. fallax*-Komplexes stellte sich heraus, daß die meisten Arten nicht aufgrund einzelner quantitativer morphologischer Merkmale zu bestimmen waren, weil sich die Merkmale überschneiden. Es bot sich hier die Anwendung einer multivariaten Methode an, bei der die Merkmale simultan analysiert werden. Die Diskriminanzanalyse ist eine solche Methode, deren Gebrauch in der Taxonomie in den letzten Jahren zwar zugenommen hat (MAYR & ASHLOCK 1991, DIETRICH et al. 1991), die sich bisher jedoch in der Symphytentaxonomie noch nicht etablierte. Bei dieser statistischen Methode werden Diskriminanzfunktionen gebildet, mit denen zwei oder mehr Taxa anhand von geeigneten Merkmalen so gut wie möglich in verschiedene Gruppen getrennt werden (SOKAL & ROHLF 1981). Die Diskriminanzfunktionen eignen sich besonders zur Determination zweifelhafter Individuen, bei denen eine Bestimmung aufgrund der üblichen Merkmale zu keinem gesicherten Resultat führt. Im Vergleich zu anderen Methoden, die Sektionen bestimmter Körperteile oder Allozymuntersuchungen voraussetzen, hat sie den Vorteil, daß sie an getrockneten und genadelten Insekten ohne spezielle Präparationen durchgeführt werden kann. Im folgenden soll an drei Arten des *A. fallax*-Komplexes untersucht werden, ob sie sich anhand von quantitativen morphometrischen Merkmalen unterscheiden lassen und welche Merkmale sich am besten eignen.

6.2 Material und Methoden

Für die Analyse wurden drei Arten ausgewählt, deren Biologie bekannt ist und die auch in den Versuchen zur Wirtsspezifität der Imagines und Larven untersucht wurden (vgl. Kap. 5.1 und 5.2): Die erste Art, *A. amacula*, ist stark spezialisiert und lebt streng monophag an *Salix phylicifolia* (vgl. Kap. 5.1, Fig. 4). Die Wirtspflanze der zweiten, weniger spezialisierten Art, *A. septentrionalis*, ist *S. glauca*, wobei in den Eiablageversuchen in geringem Maße auch *S. lapponum*, *S. lanata* und *S. phylicifolia* akzeptiert wurden (vgl. Kap. 5.1, Fig. 4). Bei *A. tenuis* sp. n. schließlich handelt es sich um eine bisher unbeschriebene Art an *S. lapponum*. Sie ist, wie *A. septentrionalis*, nicht so stark spezialisiert wie *A. amacula*. In den Präferenzversuchen legten Weibchen dieser Art auch auf *S. glauca* und *S. lanata* Eier ab (vgl. Kap. 5.1, Fig. 4). Für die statistische Analyse wurden 17 Merkmale an insgesamt 92 Weibchen der drei Arten gemessen (*A. amacula*: n=26, *A. septentrionalis*: n=54, *A. tenuis* sp. n.: n=12). Die Merkmale wurden nach folgenden Kriterien ausgewählt: 1. Sie sollten an genadelten Insekten leicht zu erkennen und eindeutig meßbar sein, 2. sollten es Merkmale sein, die bei der Bestimmung von Arten der Unterfamilie Nematinae von taxonomischer Bedeutung sind, und 3. sollten sie in Richtung verschiedener Körperachsen verlaufen (BOOKSTEIN et al. 1985).

Ziel der Untersuchung war es, einen Weg zu finden, um einzelne Individuen anhand von solchen Merkmalen identifizieren zu können, die an genadelten Insekten ohne spezielle Präparation zu erkennen und zu messen sind. Deshalb wurden bewußt keine genitalmorphologischen Strukturen in die Diskriminanzanalyse einbezogen, obwohl sie bei einigen Arten des *A. fallax*-Komplexes sehr gute Bestimmungsmerkmale bilden (vgl. Kap. 7).

In Tabelle 6 sind alle verwendeten Merkmale und ihre Abkürzungen aufgelistet. Um die individuelle Größenabhängigkeit zu eliminieren, wurden alle Werte durch die Gesamtlänge (TOL) geteilt (außer der Gesamtlänge selbst). Die Vermessungen erfolgten mit einem Zeiss-Binokular bei 16-, 25- und 40facher Vergrößerung mit Hilfe eines Okularmikrometers. Die Skala des Mikrometers bestand aus

100 Teilstrichen, wobei der Abstand zwischen zwei Strichen 0.616 mm bei 16-facher, 0.398 mm bei 25-facher und 0.250 mm bei 40-facher Vergrößerung betrug. Neben den aus den Zuchten erhaltenen Insekten wurden auch Imagines einbezogen, die im Freiland gesammelt wurden. Weil die Möglichkeit besteht, daß die Haltungs- und Überwinterungsbedingungen die Ausprägung der untersuchten Merkmale beeinflussen, wurde bei *A. amacula* überprüft, ob es bei den gemessenen Merkmalen Unterschiede zwischen gefangenen und gezogenen Tieren gibt.

Bei den Merkmalen wurde immer die größte sichtbare Länge bzw. Breite in seitlicher Ansicht gemessen. Die Gesamtlänge eines Insekts wurde in zwei, die Fühlerlänge in zwei oder drei Teilmessungen ermittelt. Die Kopfhöhe reicht in Frontalansicht von der Unterkante des Klypeus bis zum Rand des Oberkopfes. Der minimale bzw. maximale Augendurchmesser bezeichnet die in Aufsicht gemessene Länge bzw. Breite eines Komplexauges. Die Länge der Costa versteht sich vom Außenrand eines Tegulums bis zum Beginn des Flügelstigmas. Das (Meso-)Scutellum wurde einmal mit und einmal ohne Schildchenanhang (Posttergit) gemessen. Bei der Messung der Hinterschenkellänge wurde der Trochantellus einbezogen. Die Länge der Sägescheide schließt die Basalplatte (Valvifer 2) mit ein und wurde von der Spitze der Sägescheide bis zur Basis nahe des Hypopygiums gemessen.

Bei der Diskriminanzanalyse werden mit mehreren Merkmalen bzw. Variablen Linearkombinationen erstellt, mit denen sich jedes Individuen zu einer von mehreren, in diesem Fall drei, Gruppen zuordnen läßt. Im Laufe der Berechnung werden die Diskriminanzfunktionen optimiert, um die Wahrscheinlichkeit von Fehlzugeordnungen zu minimieren. Im Falle von drei Gruppen ergeben sich zwei Diskriminanzfunktionen, mit denen neue, unbestimmte Individuen zu einer der drei Gruppen zugeordnet werden können. Im vorliegenden Fall werden zu diesem Zweck außerdem Klassifikationskoeffizienten (Fishers Lineare Funktionskoeffizienten) berechnet (NORUŠIS 1986).

Tabelle 6: In der schrittweisen Diskriminanzanalyse verwendete Merkmale und die verwendeten Kodierungen. Wegen der individuellen Größenabhängigkeit wurden alle Merkmale durch die Gesamtlänge (TOL) geteilt (außer der Gesamtlänge selbst) und mit ' gekennzeichnet.

Nr.	Merkmalsbezeichnung	Kodierung
1	Gesamtlänge	TOL
2	Länge der Costa / TOL	CSL'
3	Länge der Antennen / TOL	ANL'
4	Länge des 3. Fühlergliedes / TOL	AN3'
5	Länge des 4. Fühlergliedes / TOL	AN4'
6	Kopfhöhe / TOL	HDH'
7	Kopfbreite / TOL	HDW'
8	Kleinsten Durchmesser eines Komplexauges / TOL	EMI'
9	Größter Durchmesser eines Komplexauges / TOL	EMA'
10	Länge des Scutellums / TOL	SCL'
11	Länge des Scutellums einschließlich Posttergit / TOL	SCP'
12	Breite des Scutellums / TOL	SCW'
13	Länge des Hinterschenkels (Femur III) / TOL	F3L'
14	Länge der Hinterschiene (Tibia III) / TOL	TI3'
15	Länge des Basitarsus der Hintertarse / TOL	B3L'
16	Länge des Sporns der Hinterschiene / TOL	S3L'
17	Länge der Sägescheide (Valvifer 2 + Valvula 3) / TOL	STL'

Eine weitere Möglichkeit bei der Diskriminanzanalyse besteht darin, wichtige Merkmale von weniger wichtigen zu trennen. Oft ist es wünschenswert, die Anzahl der Variablen zu reduzieren, um den Aufwand für die Vermessungen zu verringern. Dafür gibt es verschiedene Methoden, wobei im vorliegenden Fall das schrittweise Verfahren angewendet wurde (NORUŠIS 1986). In jedem Schritt wird eine Variable dem Modell hinzugefügt, wobei aus der Anzahl der Variablen diejenige ausgewählt wird, die den größten Wert eines bestimmten Selektionskriteriums liefert. Nach jedem Schritt werden alle Variablen überprüft, ob sie das Selektionskriterium noch erfüllen und gegebenenfalls aus dem Modell entfernt. Als nächstes wird für alle Variablen, die noch nicht im Modell sind, das Selektionskriterium erneut berechnet und der Vorgang beginnt von neuem. Der Prozeß wird beendet, wenn keine der Variablen das Kriterium zum Zufügen in oder Entfernen aus dem Modell erfüllen.

Im Anschluß an die schrittweise Analyse soll versucht werden, die Bedeutung der einzelnen Variablen für die Diskriminanzfunktionen zu ermitteln. Eine Möglichkeit, den Beitrag abzuschätzen, den eine einzelne Variable zu den Diskriminanzfunktionen beisteuert, besteht in der Berechnung der standardisierten Koeffizienten der Diskriminanzfunktionen. Ein weiteres Verfahren ist die Untersuchung der Korrelationen zwischen Werten der Diskriminanzfunktionen und den Variablenwerten. In beiden Fällen ist bei der Interpretation der Koeffizienten jedoch Vorsicht geboten, denn wenn die Variablen miteinander korreliert sind, teilen sich die Variablen ihren Beitrag zu den Diskriminanzfunktionen und die Koeffizienten haben für sich allein betrachtet keine Bedeutung (NORUŠIS 1986). Es wurden deshalb die Korrelationen zwischen allen Variablen berechnet. Anhand dieser Daten wurden manuell einzelne Variablen in das Modell aufgenommen bzw. entfernt, wobei die Qualität des Modells jeweils neu überprüft werden mußte.

6.3 Ergebnisse

Tabelle 7: Mittelwerte, Standardabweichungen, Minima, Maxima und Stichprobengrößen 22 morphometrischer Variablen von *Amauronematus amacula*, *A. septentrionalis* und *A. tenuis* sp. n. Erklärung der Variablen siehe Tab. 6.

Variable	<i>A. amacula</i>				<i>A. septentrionalis</i>				<i>A. tenuis</i> sp. n.			
	Mittel ± SD	Min. - Max.	n		Mittel ± SD	Min. - Max.	n		Mittel ± SD	Min. - Max.	n	
TOL	7,39 ± 0,58	6,28 - 8,50	30		8,36 ± 0,60	7,08 - 9,73	53		7,36 ± 0,72	6,34 - 8,81	12	
CSL	4,33 ± 0,34	3,82 - 5,17	30		4,93 ± 0,35	4,31 - 5,91	53		4,20 ± 0,33	3,70 - 4,80	12	
ANL	3,51 ± 0,20	3,20 - 3,88	26		4,04 ± 0,26	3,45 - 4,56	53		3,58 ± 0,34	2,96 - 4,19	12	
AN3	0,51 ± 0,05	0,45 - 0,63	30		0,61 ± 0,05	0,50 - 0,70	53		0,51 ± 0,06	0,40 - 0,63	12	
AN4	0,62 ± 0,05	0,53 - 0,73	30		0,73 ± 0,05	0,60 - 0,85	53		0,65 ± 0,07	0,50 - 0,78	12	
HDH	1,38 ± 0,11	1,18 - 1,58	30		1,56 ± 0,07	1,40 - 1,73	53		1,44 ± 0,07	1,33 - 1,55	12	
HDW	1,70 ± 0,13	1,45 - 1,98	30		1,91 ± 0,10	1,73 - 2,15	53		1,75 ± 0,10	1,60 - 1,95	12	
EMI	0,49 ± 0,03	0,45 - 0,58	30		0,54 ± 0,03	0,48 - 0,65	53		0,51 ± 0,04	0,48 - 0,60	12	
EMA	0,77 ± 0,06	0,65 - 0,88	30		0,87 ± 0,05	0,73 - 1,00	53		0,79 ± 0,05	0,73 - 0,90	12	
SCL	0,70 ± 0,07	0,58 - 0,83	30		0,81 ± 0,06	0,65 - 0,93	53		0,71 ± 0,06	0,60 - 0,80	12	
SCP	0,94 ± 0,09	0,75 - 1,10	30		1,10 ± 0,09	0,88 - 1,28	53		0,94 ± 0,08	0,80 - 1,05	12	
SCW	0,80 ± 0,07	0,68 - 0,93	30		0,94 ± 0,08	0,75 - 1,10	53		0,79 ± 0,05	0,70 - 0,93	12	
F3L	1,85 ± 0,16	1,60 - 2,18	30		2,16 ± 0,15	1,80 - 2,50	53		1,77 ± 0,14	1,55 - 2,03	12	
TI3	2,31 ± 0,22	2,05 - 2,80	30		2,75 ± 0,19	2,33 - 3,15	53		2,26 ± 0,19	2,00 - 2,53	12	
B3L	0,74 ± 0,07	0,65 - 0,88	30		0,81 ± 0,05	0,70 - 0,95	53		0,70 ± 0,04	0,65 - 0,78	12	
S3L	0,31 ± 0,03	0,23 - 0,35	30		0,32 ± 0,03	0,25 - 0,38	53		0,28 ± 0,02	0,25 - 0,33	12	
STL	1,81 ± 0,09	1,65 - 2,00	30		2,23 ± 0,13	1,93 - 2,50	53		1,92 ± 0,12	1,70 - 2,10	12	

In Tabelle 7 und Figur 12 sind alle Variablen und ihre Mittelwerte mit Standardabweichungen (SD) sowie Minima und Maxima dargestellt. Wie erwartet überschneiden sich die Merkmale bei den einzelnen Arten teilweise und gestatten keine eindeutige Bestimmung einzelner Individuen aufgrund eines einzigen Merkmals.

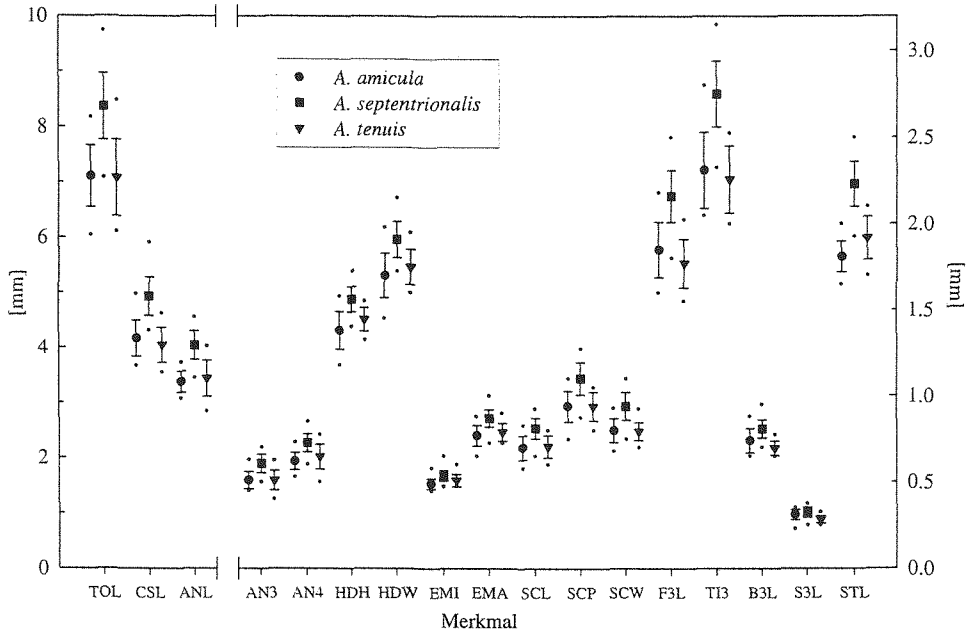


Fig. 12. Mittelwerte mit positiven und negativen Standardabweichungen sowie Minima und Maxima (Punkte) der in der Diskriminanzanalyse verwendeten Merkmale (vgl. Tab. 6).

Bei der Überprüfung der durch die Gesamtlänge geteilten Variablenwerte von gezogenen und als Imagines gefangenen Tieren ergab sich nur bei TI3' (Hintertibie/Gesamtlänge) ein signifikanter Unterschied zwischen beiden Gruppen (Wilcoxon-Test, $p < 0.05$). Bei den Originalwerten der Variablen zeigten sich bei den Merkmalen Hintertibienlänge (TI3), Länge des Basitarsus der Hinterbeine (B3L) und Länge der Sägescheide (STL) ein signifikanter Unterschied zwischen gezogenen und gefangenen Tieren (Wilcoxon-Test, $p < 0.05$, Fig. 14).

Die Ergebnisse der schrittweise Diskriminanzanalyse sind in Tab. 8 dargestellt. In 14 Schritten wurden insgesamt 14 Variablen in das Modell aufgenommen und keine wieder entfernt. Die Variablen SCL', SCP' und B3L' blieben dabei übrig. Von den 92 Individuen ließen sich anhand der Diskriminanzfunktionen fast 97% richtig zuordnen (Tab. 9), wobei von *A. amica* 100%, von *A. septentrionalis* 96% und von *A. tenuis* n. sp. fast 92% richtig zugeordnet wurden. Mit den ersten fünf in das Modell aufgenommenen Variablen lassen sich bereits nahezu 97% der Individuen aller drei Arten richtig zuordnen (Tab. 8). Ihnen kommt bei der Trennung der Gruppen offensichtlich eine große Bedeutung zu. Die übrigen Merkmale sind mehr oder weniger redundant und verbessern die Diskriminanzfunktionen nur wenig. Die Funktionen können sich sogar wieder verschlechtern, wenn Variablen mit geringem Vorhersagewert in das Modell auf-

genommen werden, wie es z. B. beim Augendurchmesser (EMI' und EMA') der Fall ist (vgl. Tab. 8). Auch die Variablen SCW' (Scutellumbreite/Gesamtlänge) und AN3' (Länge des dritten Fühlergliedes/Gesamtlänge) scheinen nur einen geringen Vorhersagewert zu haben.

Tabelle 8: Reihenfolge der in den einzelnen Schritten der schrittweisen Diskriminanzanalyse aufgenommenen oder entfernten Variablen. Kriterium für die Entscheidung über Aufnahme oder Entfernen ist Wilks Lambda (λ).

Schritt	Variable zugefügt	Vari- ble entfernt	Anzahl Variablen im Modell	λ	Signifikanz $\leq$	Gesamtanteil richtig zugeordneter Individu- en (in Prozent)
1	TOL	-	1	0,614	0,000	58,33
2	STL'	-	2	0,246	0,000	82,29
3	S3L'	-	3	0,191	0,000	85,42
4	HDH'	-	4	0,148	0,000	87,50
5	F3L'	-	5	0,115	0,000	95,83
6	AN4'	-	6	0,093	0,000	95,83
7	HDW'	-	7	0,084	0,000	95,83
8	EMA'	-	8	0,075	0,000	94,79
9	SCW'	-	9	0,073	0,000	93,75
10	CSL'	-	10	0,070	0,000	94,79
11	EMI'	-	11	0,067	0,000	93,75
12	TI3'	-	12	0,065	0,000	95,83
13	AN3'	-	13	0,063	0,000	94,79
14	ANL'	-	14	0,060	0,000	96,74

Tabelle 9: Klassifizierungsergebnisse der schrittweisen Diskriminanzanalyse mit 17 morphometrischen Merkmalen von 92 Weibchen der drei Arten *Amauronematus amicula*, *A. septentrionalis* und *A. tenuis* sp. n.

Tatsächliche Gruppe	Anzahl Fälle (n)	Vorausgesagte Gruppenzugehörigkeit		
		1	2	3
1	26	26 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
2	54	0 (0%)	52 (96.3%)	2 (3.7%)
3	12	0 (0%)	1 (8.3%)	11 (91.7%)
Gesamtanteil richtig klassifizierter Fälle: 96.74%				

Als nächster Schritt soll nun versucht werden, die Anzahl der Variablen zu reduzieren, ohne das Ergebnis der Diskriminanzanalyse zu verschlechtern. Bei Betrachtung von Tab. 8 fällt auf, daß sich das Modell bei Aufnahme der Variablen AN4', HDW', EMA', SCW', EMI' und AN3' nicht verbessert oder sogar verschlechtert, d. h. der Anteil richtig zugeordneter Individuen bleibt gleich oder nimmt sogar wieder ab. In einer weiteren Diskriminanzanalyse wurden die genannten Variablen wieder aus dem Modell entfernt. Wie aus Tab. 11 nach dem zweiten Schritt zu entnehmen ist, hat sich trotz Reduktion auf 8 Variablen das Ergebnis nicht verändert, indem fast 97% aller Individuen richtig klassifiziert werden.

Ein Blick in die Tabelle der Korrelationen zwischen Funktions- und Variablenwerten (Tab. 10) zeigt, daß die Variablenwerte von SCL', AN3' und SCW' stark zur ersten Diskriminanzfunktion beitragen.

Tabelle 10: "Pooled within-groups" Korrelationen (Pearson-Korrelationskoeffizient) zwischen den Werten der Diskrimanzvariablen und den Werten der Diskriminanzfunktionen, geordnet nach Größe innerhalb jeder Funktion. Variablen mit großen Koeffizienten für eine der beiden Funktionen sind mit * gekennzeichnet.

Variable	Funktion 1	Funktion 2
STL'	* 0.272	0.066
SCL'	* 0.166	-0.052
AN3'	* 0.148	-0.100
S3L'	*-0.142	-0.135
SCW'	* 0.124	-0.086
TOL	0.280	*-0.318
HDH'	0.022	* 0.302
EMI'	-0.082	* 0.292
F3L'	0.119	*-0.283
HDW'	0.004	* 0.257
TI3'	0.176	*-0.231
EMA'	0.005	* 0.172
SCP'	0.134	*-0.165
B3L'	-0.017	*-0.161
CSL'	0.053	*-0.136
AN4'	0.076	* 0.088
ANL'	0.046	* 0.059

Tabelle 11: Verlauf der zweiten Diskriminanzanalyse, wobei manuell Variablen zugefügt oder aus dem Modell entfernt wurden. Die von einem zum nächsten Schritt aufgenommenen Variablen sind unterstrichen, die entfernten kursiv dargestellt.

Schritt	Variablen im Modell	Anzahl Variablen im Modell	λ	Signifikanz $\leq$	Gesamtanteil richtig zugeordneter Individuen (in Prozent)
1	TOL, STL', S3L', HDH', F3L', AN4', HDW', EMA', SCW', CSL', EMI', TI3', AN3', ANL'	14	0,060	0,000	96,74%
2	TOL, STL', S3L', HDH', F3L', CSL', TI3', ANL'	8	0,103	0,000	96,74%
3	TOL', STL', S3L', HDH', F3L', CSL', TI3', ANL', <u>SCL'</u> , <u>AN3'</u> , <u>SCW'</u>	11	0,085	0,000	96,74%
4	TOL, STL', S3L', HDH', F3L', CSL', TI3', ANL', SCL', AN3', SCW', <u>AN4'</u> , <u>HDW'</u> , <u>EMA'</u>	14	0,062	0,000	97,83%
5	TOL, STL', S3L', HDH', F3L', TI3', ANL', SCL', AN3', HDW', EMA'	11	0,075	0,000	97,83%

Sie wurden im nächsten, dem dritten Schritt in das Modell aufgenommen, wobei sich der Anteil richtig zugeordneter Individuen nicht erhöhte und weiterhin bei etwa 97% lag. Die Variable SCL' war bisher überhaupt noch nicht im Modell vertreten (vgl. Tab. 8). Im Vergleich zu der schrittweisen Diskriminanzanalyse sind nun noch vier Variablen übrig: AN4', HDW', EMA' und EMI'. Von diesen wurden die ersten drei in der vorherigen Analyse bereits in den Schritten 6 bis 8 in das Modell aufgenommen (vgl. Tab. 8).

Nach Aufnahme dieser drei Variablen erhöht sich der Gesamtanteil richtig klassifizierter Insekten auf fast 98%, wobei nur zwei Individuen von Gruppe drei fälschlicherweise der zweiten Gruppe zugeordnet wurden (vierter Schritt in Tab. 11). In der Tabelle der Korrelationen zwischen Funktions- und Variablenwerten (Tab. 10) liegen die Variablen CSL' und AN4' fast ganz am Ende der Liste. Sie können entfernt werden, ohne daß sich das Ergebnis änderte. Außerdem konnte noch die Variable SCW' ohne nachteilige Auswirkungen aus dem Modell entfernt werden (fünfter Schritt in Tab. 11).

6.4 Diskussion

Die Diskriminanzanalyse hat gegenüber univariaten Methoden den Vorteil, daß mehrere Variablen simultan berücksichtigt werden und daher auch Informationen über die Beziehungen zwischen den Merkmalen einbezogen sind. Mit Hilfe der in Tabelle 12 dargestellten Klassifikationskoeffizienten lassen sich bisher unbestimmte Individuen mit großer Sicherheit artlich zuordnen. Dazu müssen zunächst die 11 angegebenen Merkmale vermessen werden. Die Werte werden dann für jedes der drei Sets von Koeffizienten in die Diskriminanzfunktionen eingesetzt und die Diskriminanzwerte werden berechnet. Das Individuum gehört dann zu der Gruppe, für die sich der höchste Wert ergibt:

1. $D_1 = -1435.8 + 146.9 \times TOL + 3555.7 \times STL' - 3030.4 \times S3L' \dots$ usw.
2. $D_2 = -1634.4 + 157.5 \times TOL + 4009.2 \times STL' - 4267.6 \times S3L' \dots$ usw.
3. $D_3 = -1611.2 + 155.9 \times TOL + 3875.8 \times STL' - 3931.1 \times S3L' \dots$ usw.

Tabelle 12: Funktionskoeffizienten (Fishers Lineare Diskriminanz-Funktionskoeffizienten) zur Klassifizierung einzelner Individuen.

Merkmal	Klassifikations-Funktionskoeffizienten		
	<i>A. amacula</i>	<i>A. septentrionalis</i>	<i>A. tenuis sp. n.</i>
TOL	146.891	157.503	1550195
STL'	3555.666	4009.160	3875769
S3L'	-3030.936	-4267.620	-3931079
HDH'	3648.452	4048.939	407623
F3L'	-959.059	-1138.738	-1362181
TI3'	-1934.174	-1861.913	-199891
ANL'	810.833	790.606	847571
SCL'	-1536.996	-1615.487	-1518899
AN3'	-244.233	366.201	93541
HDW'	5041.461	4924.910	5435638
EMA'	-1738.681	-1765.799	-2061893
Konstante	-1435.840	-1634.294	-1611233

Mit nur 8 der ursprünglich 17 Variablen lassen sich 89 der 92 Individuen (= 96.74 %, Tab. 13) richtig zuordnen. Durch Zufügen einzelner Variablen verbessert sich das Modell zunächst nicht. Erst durch Aufnahme einer Gruppe von weiteren Variablen erhöht sich der Anteil richtig klassifizierter Individuen auf fast 98 % und ist nicht mehr weiter zu verbessern. Keines der automatischen Verfahren zur Variablenselektion führte zu dem Modell mit nur 11 Variablen. Anhand zusätzlicher Informationen über einzelne Variablen ließ sich das Modell jedoch manuell verbessern. Dabei wurde der Gesamtanteil richtig klassifizierter Individuen zwar nur wenig erhöht, es konnte jedoch die Anzahl der Variablen reduziert werden. Dadurch wird der Aufwand für die Vermessung noch unbestimmter Individuen entsprechend verringert.

Tabelle 13: Klassifizierungsergebnisse der zweiten Diskriminanzanalyse mit manueller Bestimmung der Variablen.

Tatsächliche Gruppe	Anzahl Fälle (n)	Vorausgesagte Gruppenzugehörigkeit		
		1	2	3
1	26	26 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
2	54	0 (0%)	52 (96.3%)	2 (3.7%)
3	12	0 (0%)	0 (0%)	12 (100%)
Gesamtanteil richtig klassifizierter Fälle: 97.83 %				

Die geringe Fehlerrate bei der Klassifizierung kann höher liegen, wenn Individuen zugeordnet werden, die nicht in die Diskriminanzanalyse einbezogen wurden. Das Modell paßt gewöhnlich besser auf die Auswahl von Individuen, für die es erstellt wurde, als auf eine andere Stichprobe der gleichen (statistischen) Population. Eine Möglichkeit, die Effektivität der Funktionen zu überprüfen besteht darin, die zu untersuchende Stichprobe nach dem Zufallsprinzip in zwei Gruppen zu teilen, um dann mit der einen Gruppe die Diskriminanzanalyse zu ermitteln und diese mit der anderen Gruppe zu testen. Dazu ist jedoch ein sehr großer Stichprobenumfang nötig. Ein weiterer Nachteil besteht darin, daß die verfügbaren Informationen nicht in vollem Umfang genutzt werden können. Dies trifft auch auf andere dieser Techniken zu (z. B. "jackknife", NORUŠIS 1986).

Nur bei einem von insgesamt 17 Variablen war ein signifikanter Unterschied zwischen den aus Larven gezogenen und im Freiland gesammelten Imagines nachzuweisen. In der Diskriminanzanalyse wirkt sich eine größere Streuung der Werte in einer Gruppe nachteilig auf die Trennung der Gruppen aus, so daß die Optimierung der Diskriminanzfunktionen eher in negativer als in positiver Richtung beeinflußt wird.

Der Grund dafür, daß nur Gruppen von Variablen, nicht aber einzelne von ihnen das Modell verbessern, liegt in der Korrelation der Merkmale untereinander. Der Beitrag einer einzelnen Variablen läßt sich daher nur schwer abschätzen, viele der Variablen sind nur in Verbindung mit anderen Variablen von Bedeutung. Die ersten fünf in das Modell aufgenommenen Variablen sind sicherlich sehr wichtig für die Diskriminanzfunktionen. Aussagen über die Bedeutung einer einzelnen von ihnen lassen sich nur mit Vorsicht machen. So korrelieren z. B. Hinterschenkel-länge (F3L') und Hintertibienlänge (TI3') sehr stark miteinander (Korrelationskoeffizient 0.92), und die Costalänge (CSL') wiederum korreliert mit beiden Merkmalen sehr stark (0.82 bzw. 0.79). Weiterhin sind Kopfhöhe (HDH') und Kopfbreite (HDW') deutlich miteinander korreliert (0.86). Beide Merkmale tragen nur gemeinsam zu dem Modell bei, während die Bedeutung jedes einzelnen viel geringer ist.

Korrelieren zwei Merkmale stark miteinander und ist nur eines dieser Merkmale als Variable in den Diskriminanzfunktionen vertreten, so können beide Merkmale austauschbar sein. So läßt sich z. B. das Merkmal SCL' durch SCP' in den Diskriminanzfunktionen ersetzen, ohne daß sich das Modell verschlechtert. Der Korrelationskoeffizient zwischen ihnen beträgt 0.85. Gleiches gilt für EMI' und EMA' mit einem Koeffizienten von 0.69. Dies ist jedoch nicht immer der Fall. So ist das Merkmal AN3' z. B. ist nicht durch AN4' zu ersetzen, obwohl beide miteinander stark korrelieren (Korrelationskoeffizient 0.73).

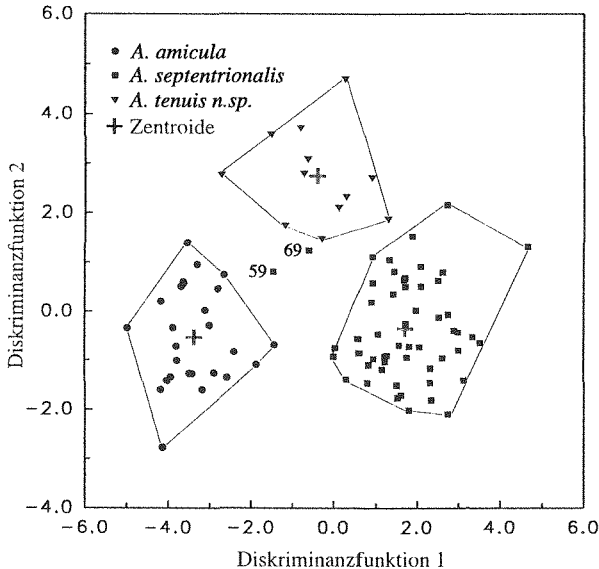


Fig. 13. Lage der einzelnen Individuen von Weibchen der Arten *Amauronematus amacula*, *A. septentrionalis* und *A. tenuis* sp. n. im Koordinatensystem der ersten und zweiten Diskriminanzfunktion aufgrund von 11 signifikanten quantitativen Merkmalen. Die Nummern 59 und 69 bezeichnen die beiden Individuen, die falsch zugeordnet wurden.

Mit 11 der ursprünglich 17 Merkmale lassen sich fast 98% der Individuen aller drei Arten richtig klassifizieren (vgl. Tab. 11 und 13). Von *A. amacula* und *A. tenuis* sp. n. wurden sogar alle Weibchen richtig zugeordnet. *A. amacula* unterscheidet sich in der Biologie deutlich von den anderen beiden Arten, indem die Art stärker wirtsspezifisch ist und die Weibchen in den Präferenzversuchen fast ausschließlich auf *S. phyllicifolia* ihre Eier ablegten (vgl. Kap. 5.1, Fig. 4). Die beiden anderen Arten zeigten zwar ebenfalls eine deutliche Präferenz für ihre Wirtspflanze, doch wurden auch andere Weidenarten mit Eiern belegt und die Wirtspflanzenspektren beider Arten überschneiden sich teilweise (vgl. Kap. 5.1, Fig. 4). Die biologischen Unterschiede bestätigen sich in der Diskriminanzanalyse quantitativer morphologischer Merkmale, indem *A. amacula* von den anderen beiden Arten deutlich separiert ist, während *A. septentrionalis* und *A. tenuis* sp. n. schwieriger zu trennen sind und zwei der 52 Individuen von Gruppe drei (*A. septentrionalis*) der Gruppe zwei (*A. tenuis* sp. n.) zugeordnet wurden (vgl. Tab. 13). Die durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildeten Punktwolken der zuletzt genannten beiden Arten liegen etwas dichter beieinander als jede von ihnen zu der von *A. amacula* (vgl. Fig. 13). Auch in anderen morphologischen und Farbmerkmalen sind sich *A. septentrionalis* und *A. tenuis* sp. n. sehr ähnlich (siehe Kap. 7). Anhand der Säge lassen sich beide Arten nur schwer trennen, wohingegen zu *A. amacula* deutliche Unterschiede bestehen. Diese Ergebnisse deuten, zusammen mit den biologischen Merkmalen der untersuchten Arten, darauf hin, daß sich *A. septentrionalis* und *A. tenuis* sp. n. verwandtschaftlich näher stehen als jede von ihnen zu *A. amacula*.

Bei der Überprüfung der beiden falsch zugeordneten Individuen ergab für den Fall Nr. 59, daß es sich nicht um *A. septentrionalis*, sondern um *A. subnitens* SAAR. handelt. Diese Art ist, wie *A. amacula*, streng an *S. phycifolia* gebunden. Das Individuum Nr. 69 ist ein sehr kleines *A. septentrionalis*-Weibchen mit unterdurchschnittlichen Variablenwerten, das sich auch bei anderen Merkmalen von typischen Weibchen dieser Art unterscheidet.

Zusammenfassend betrachtet zeigen die Ergebnisse, daß die Diskriminanzanalyse prinzipiell eine hilfreiche statistische Methode darstellt, mit deren Hilfe Arten aufgrund einfach zu messender morphologischer Merkmale zu trennen sind. Für eine praktische Anwendung wäre es notwendig, die Diskriminanzanalyse mit größerem Stichprobenumfang durchzuführen und die Effektivität der erhaltenen Funktionen mit unbekannten Individuen zu testen.

7 Taxonomie der nordeuropäischen Arten

7.1 Einleitung

Mit Hilfe der durch die systematischen Zuchten und experimentellen Untersuchungen erhaltenen Kenntnisse war es möglich, die nordeuropäischen Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes aufgrund ihrer Biologie zu charakterisieren (vgl. Kap. 4 und 5). Dies war die Grundlage für die nun folgende taxonomische Bearbeitung der bisher bekannten nordeuropäischen Arten.

Ein wichtiges Kriterium zur Bewertung eines taxonomischen Merkmals ist dessen intraspezifische Variabilität. Es ist schon seit langem bekannt, daß viele Merkmale bei den untersuchten Arten sehr variabel sind (e. g. LINDQVIST 1940, 1948). Darüber hinaus wurde die taxonomische Bedeutung bestimmter Merkmale, z. B. der Säge der Weibchen, von verschiedenen Autoren oft sehr unterschiedlich bewertet (e. g. ZIRNGIEBL 1938, HELLÉN 1970, LINDQVIST 1940, 1973a). Deshalb sollen zunächst die bisher in der Bestimmungsliteratur verwendeten Merkmale (HELLÉN 1970, ZHELOCHOVTSEV 1988) hinsichtlich ihrer Eignung zur Unterscheidung der Arten überprüft werden. Den aus den Zuchten gewonnenen Imagines kam wegen der zusätzlichen biologischen Informationen (z. B. Wirtspflanze, Schlupfphänologie) eine große Bedeutung zu. Außerdem wurden mit einigen aus Larven gezogenen Imagines und auch im Freiland gefangenen Weibchen Ovipositions-Präferenzversuche durchgeführt, so daß von diesen Individuen auch die Wirtspflanze bekannt war. In diesem Zusammenhang soll auch getestet werden, ob die Zuchtbedingungen einen Einfluß auf die Ausprägung einzelner Merkmale hatten.

Die großen Schwierigkeiten bei der Abgrenzung der *Amauronematus*-Arten gegeneinander (e. g. LINDQVIST 1973b, HELLÉN 1970) verdeutlichen das Fehlen geeigneter Bestimmungsmerkmale. Trotz dieses Mangels, der allen Bearbeitern der Gattung große Probleme bereitete, wurden bisher keine Versuche unternommen, neue Merkmale zu finden, die eine sichere Bestimmung der Arten erlauben. Dies zeigt sich auch in der Tatsache, daß bis jetzt kein Bestimmungsschlüssel für die Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes existiert. Deshalb soll als weiterer Schritt in der folgenden Bearbeitung gezielt nach neuen taxonomischen Merkmalen gesucht werden und ein Schlüssel zur Artbestimmung entworfen werden.

Die Untersuchung ist vor allem auf qualitative Merkmale der externen Morphologie und der Genitalstrukturen ausgerichtet, weil sie für die Bestimmung den größten praktischen Wert haben. Andere Merkmale, z. B. physiologische und molekulare, wurden wegen des damit verbundenen hohen technischen und zeitlichen Aufwandes außer Betracht gelassen. Wie weiter oben gezeigt (vgl. Kap. 6), können quantitative Merkmale eine relativ sichere Bestimmung ermöglichen. Jedoch ist auch bei ihnen der Aufwand für das Vermessen und Berechnen relativ hoch und nicht effizient durchführbar, wenn große Serien bestimmt werden sollen.

Eine zusätzliche Schwierigkeit einiger Arten ist ihre Seltenheit, so daß von einem Teil der Arten nur Einzelindividuen bekannt sind. Von anderen sind die vorhandenen Serien so klein, daß eine statistische Untersuchung wegen des zu geringen Stichprobenumfanges nicht möglich war. Von diesen Arten sind in der Regel nur die Weibchen bekannt.

Wegen der Möglichkeit, daß es sich zum Teil um circumpolare Arten handelt, müssen in die Bearbeitung auch die nordamerikanischen Arten einbezogen werden. Wegen des großen zusätzlichen Zeitaufwandes wurde die Bearbeitung der nordamerikanischen Typen jedoch nicht in die vorliegende Untersuchung einbezogen und soll in einer späteren Revision der Artengruppe vorgenommen werden.

7.2 Material und Methoden

Neben den gezüchteten Insekten wurde Material aus zoologischen Sammlungen bearbeitet. Im Rahmen eines einjährigen Forschungsaufenthaltes in Helsinki konnte das umfangreiche Sammlungsmaterial des Zoologischen Museums der Universität Helsinki und des Instituts für angewandte Zoologie der Universität Helsinki untersucht werden. In diesen Museen befinden sich auch die Typenexemplare der von finnischen Autoren beschriebenen *Amauronematus*-Arten, die sich zum großen Teil noch in ausgezeichnetem Zustand befinden. Daneben wurden auch Typen und zusätzliches Material aus den Zoologischen Museen in Turku (Finnland), München und London untersucht.

Die Vermessungen der Merkmale erfolgte wie im Material- und Methodenteil von Kapitel 6 beschrieben.

Zur Präparation der weiblichen Genitalien wurden die Sägen an der äußersten Basis abgetrennt und in 10%iger Kalilauge (KOH) und danach in destilliertem Wasser kurz erhitzt. Für die Vermessungen wurden die Präparate auf einen Objektträger in einen kleinen Wassertropfen gebracht und mit einem Deckgläschen abgedeckt. Zur Aufbewahrung sind die Sägen auf einem kleinen Etikett mit wasserlöslichem Leim befestigt. Das Etikett befindet sich auf der gleichen Nadel wie das Insekt, zu dem das Präparat gehört.

Die in Helsinki durchgeführten fotografischen Aufnahmen und Messungen der Genitalstrukturen wurden mit einem Leitz Diaplan, an dem ein Wild Photoautomat MPS 46 angeschlossen war, bei 63- und 156-facher Vergrößerung angefertigt. Bei der Einteilung des Okularmikrometers entsprach eine Einheit 25 μm (63-fache Vergrößerung) bzw. 4 μm (156-fache Vergrößerung). Zusätzliche Vermessungen und Fotos wurden am Zoologischen Institut der Universität Hamburg mit einem Zeiss Photomikroskop Ultraphot bei 78.8- und 200-facher Vergrößerung vorgenommen. Bei dem Okularmikrometer entsprach eine Einheit 11 μm (78.8-fache Vergrößerung) bzw. 4.4 μm (200-fache Vergrößerung). Weiterhin wurde ein Mikroskop Wild M11 benutzt, bei dem eine Einheit des Okularmikrometers bei 40-facher Vergrößerung 15 μm und bei 100-facher Vergrößerung 6 μm entsprach.

Alle Zeichnungen mikroskopischer Präparate wurden mit einem Umlenkspiegel angefertigt. Die Terminologie richtet sich nach RICHARDS (1977) und WONG (1963) für die Imagines, ROSS (1945) und SMITH (1968) für Genitalien sowie LORENZ & KRAUS (1957) für Larven.

In der Blattwespentaxonomie werden eine Reihe von spezifischen Fachbegriffen benutzt. Im folgenden sind die in dieser Bearbeitung verwendeten Begriffe durch die entsprechenden Bezeichnungen für homologe Merkmale erläutert, wie sie bei anderen Insektenordnungen gebräuchlich sind. Außerdem werden einige nicht häufig gebrauchte Bezeichnungen für morphologische Strukturen kurz beschrieben:

Anepimeron – Kleinerer Teil des Epimerons der Metapleuren.

Annulus – Rand eines "Segmentes" des Lamniums (Fig. 22: AN).

Aulax – Dorsal gelegene Rinne, mit der die Valvula 1 mit der Valvula 2 verbunden ist

Ctenidium – Entlang einer Segmentnaht des Lamniums angeordnete kammähnliche Reihe von mehr oder weniger gleichartig gestalteten Zähnen bzw. Spornen (Fig. 22: CT).

Epicnemium – Durch eine feine Naht (Epicnemiumfurchung) abgegrenzter schmaler Abschnitt am Vorderrand des Mesopleurums (= Präpectus bei WONG 1963).

Katepimeron – Größerer, durch eine Naht vom Anepimeron getrennter Teil des Epimerons der Metapleuren.

Lamnium – Distaler, sklerotierter Teil der Säge, der sich aus einzelnen "Segmenten" zusammensetzt, die durch Nähte getrennt sind (Fig. 22).

Pectus – Ventraler Bereich des Mesepisternums, der sich oft durch eine andere Färbung oder Skulpturierung abgegrenzt ist.

Radix – Proximaler, membranöser Teil der Säge (Fig. 22)

Säge – Setzt sich zusammen aus einem dorsalen Teil, der Valvula 2 (Stachelrinne bei ENSLIN 1912-18), und der ventralen, zerteiligen Valvula 1 (Sägeblätter bei ENSLIN l.c.), die einer Säge ähnelt und mit der während der Eiablage kleine Taschen in das Pflanzengewebe geschnitten werden (Fig. 22).

Sägescheide – Setzt sich zusammen aus dem basalen Valvifer 2 und einem distalen Teil, der Valvula 3. Beide umschließen Valvula 1 und Valvula 2. An der Basis der Sägescheide sitzt als kleines Sklerit der Valvifer 1.

Serrula – Ventraler, mit kleinen Zähnchen versehener Rand eines Segmentes des Lamniums (Fig. 23: SR).

Tractium – Sklerotierter ventraler Rand der Radix zwischen Lamnium und der erweiterten Basis, dem Tangium (Fig. 22: TR).

Valviceps – Vergrößerter Teil der Penisvalve.

Valvura – Verschmälerter Teil der Penisvalve.

Wangenanhang – Kleinster Abstand zwischen einem Komplexauge und der Mandibelbasis.

7.3 Ergebnisse und Diskussion

7.3.1 Vergleich zwischen aus Larven gezogenen und im Freiland gefangenen Imagines

Insgesamt scheinen die gezogenen Tiere etwas kleiner zu sein als die im Freiland gefangenen Imagines (Fig. 14). Bei der Auswertung von 17 quantitativen Merkmalen ergaben jedoch nur bei den drei Merkmalen Hintertibienlänge (TI3), Länge des Basitarsus der Hinterbeine (B3L) und Länge der Sägescheide (STL) ein signifikanter Unterschied zwischen gezogenen und gefangenen Imagines (Wilcoxon-Test, $p < 0.05$, $n=30$). Bei den restlichen 14 Merkmalen sind die Unterschiede nicht signifikant (Wilcoxon-Test, $p > 0.05$, $n=30$). Anscheinend wirken sich die Zucht- und Überwinterungsbedingungen am stärksten auf die Länge der Hinterbeine und der Sägescheide aus. Das würde erklären, warum einzelne Individuen aus den Sammlungen der zoologischen Museen ungewöhnlich kleine Hinterbeine besitzen, denn bei ihnen handelte es sich meist um Individuen, die aus Larven gezogen wurden. Vermutlich waren die Zuchtbedingungen hier nicht optimal.

Bei den untersuchten qualitativen Merkmalen wurden keine Unterschiede zwischen gezogenen und gefangenen Imagines festgestellt. LINDQVIST (1961) deutete die stark punktierten, matten Mesopleuren bei einem Männchen von *Amauronematus sollemnis* KNW. (= *A. tunicatus* ZADDACH & BRISCHKE) als Folge der Zucht, weil er gleichzeitig ein anderes Männchen mit glatten Mesopleuren zog, wie es für diese Art typisch ist. Leider konnte das betreffende Individuum im Zoologischen Museum in Helsinki nicht aufgefunden werden, so daß keine Überprüfung stattfinden konnte. LINDQVIST hält es außerdem für möglich, daß die Fühler der Männchen der genannten Art durch die Zucht verkürzt werden können, führt dafür aber keine Belege an.

In einer Arbeit über die Zucht von 17 Nematinenarten, davon 12 aus der Gattung *Amauronematus*, erwähnt er keine Besonderheiten bei den gezogenen Imagines im Vergleich zu im Freiland gefangenen Individuen (LINDQVIST 1953).

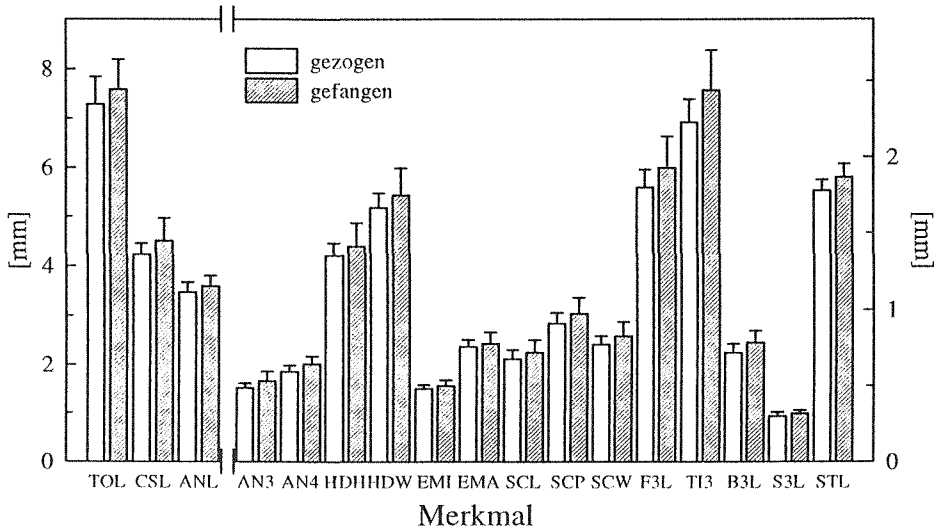


Fig. 14. Vergleich von 17 quantitativen Merkmalen von im Freiland gefangenen und als Larven gesammelten und gezogenen Imagines von *A. amacula* SAAR.

7.3.2 Auflistung und Bewertung taxonomischer Merkmale

Farbmerkmale: Obwohl Farbmerkmale bei vielen *Amauronematus*-Arten außerordentlich stark variieren können (LINDQVIST 1940, HELLÉN 1970), spielen sie doch bei der Bestimmung der Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes eine sehr wichtige Rolle. Die Bedeutung von Farbmerkmalen in dieser Artengruppe hängt auch damit zusammen, daß die Mehrzahl der übrigen *Amauronematus*-Arten überwiegend schwarz gefärbt ist und somit kaum Spielraum für große Variation gegeben ist, während die Arten des *A. fallax*-Komplexes zumeist bräunlich oder rötlich gefärbt sind.

Es besteht die Möglichkeit, daß exogene Faktoren einen Einfluß auf die Färbung haben, indem niedrige Temperaturen eine langsamere Melanisierung bestimmter Strukturen bewirken können (BENSON 1955). LINDQVIST (1953) fand, daß zweimal überwinterte Individuen von *A. taeniatus* (SERV.) viel dunkler waren als solche, die schon nach einer Überwinterung schlüpften.

Fühler: An den Fühlern wurden die Gesamtlänge und die Längen des dritten und vierten Fühlergliedes gemessen. Die Verhältnisse von Fühler- zu Costallänge und von drittem zu viertem Fühlerglied stellen bei vielen *Amauronematus*-Arten wichtige Merkmale dar, sind aber innerhalb des *A. fallax*-Komplexes nur von geringer Bedeutung.

Hinterbeine: Bei den Hinterbeinen sind vor allem die Längen von Femur und Tibia von Bedeutung. Beide Merkmale sind einfach zu vermessen. Wegen der deutlichen Grenze zwischen Trochanter und Coxa wurde der Trochanter bei der Vermessung des Femurs einbezogen (vgl. VIKBERG 1965). Auch die Länge des inneren Sporns der Tibia ist ein wichtiges Merkmal, aber oft

nicht einfach zu messen. Auch kann der Sporn durch Abnutzung verkürzt sein. Bei gezogenen Tieren kann es außerdem vorkommen, daß die Zuchtbedingungen die Länge der Hinterbeine beeinflussen (siehe Kap. 7.3.1).

Kopf: Beim Kopf wurde das Verhältnis von Höhe (gemessen vom Unterrand des Klypeus zur Oberkante des Kopfes) zu Breite (maximale sichtbare Breite von der Außenkante eines Komplexauges zur Außenkante des anderen Komplexauges) und das Verhältnis von Länge zu Breite eines Komplexauges gemessen. Beide Merkmale sind leicht und relativ genau zu messen, unterliegen jedoch nur geringer interspezifischer Variation.

Mesopleurum: Die Oberflächenstruktur der Mesopleuren ist eines der wichtigsten Bestimmungsmerkmale bei den Arten des *A. fallax*-Komplexes. Obwohl die Skulpturierung intraspezifischer Variation unterliegt, ist sie, vor allem in Verbindung mit der Färbung der Mesopleuren, von großer Bedeutung.

Katepimeron: Die Anzahl der Borsten des Katepimerons schien zu Beginn der Untersuchung ein vielversprechendes Merkmal zu sein (V. VIKBERG, mündl. Mitt.). Tatsächlich handelt es sich bei einem Teil der Arten um ein gutes zusätzliches Kriterium zur Artbestimmung, obwohl die Anzahl der Borsten großer intraspezifischer Variation unterliegt. Bei nahe verwandten Arten ist dieses Merkmal aufgrund der großen intraspezifischen Variation nur von geringer Bedeutung.

Sägescheide: Die Form der Sägescheide (Valvula 3) in dorsaler und lateraler Ansicht ist bei den meisten der untersuchten Arten des *A. fallax*-Komplexes artspezifisch, vor allem in Verbindung mit der Färbung. Es ist allerdings darauf zu achten, daß sich während der Trocknungsvorganges die Form verändern kann (SAARINEN 1948). Außerdem kann das Herauspräparieren der Säge die Form der Sägescheide, besonders in dorsaler Ansicht, stark verändern. Wie bei den Hinterbeinen, so gibt es auch hier Hinweise darauf, daß bei aus Larven gezogenen Imagines die Länge der Sägescheide durch die Zuchtbedingungen beeinflußt werden kann, indem sie bei im Freiland gefangenen Insekten länger ist (siehe Kap. 7.3.1).

Säge: Der als Säge bezeichnete ventrale und zweiteilige Teil des Ovipositors (Valvula 1) stellt das wichtigste Bestimmungsmerkmal der Artengruppe dar. Dies ist auch bei den meisten anderen *Amauronematus*-Arten der Fall (LINDQVIST 1940, 1973a), doch wurde meist nicht die gesamte Säge, sondern nur ein mehr oder weniger großer Teil der Spitze betrachtet, während die Radix außer Acht gelassen wurde (e. g. SAARINEN 1949, 1950a, b). Gerade hier jedoch befinden sich artspezifisch ausgebildete Strukturen, wie z. B. die Länge des Tractiums.

Im Bereich des Lamniums sind die Form der ventralen Zähne im mittleren und apikalen Bereich von Bedeutung. Die Form, Anordnung und Anzahl der Sensillen ist im Gegensatz zu einigen anderen Nematinen (SMITH 1968) nicht artspezifisch. Sehr wichtig hingegen ist die Form der Säge in lateraler Ansicht. Die Form der lateralen Zähne (Ctenidia) ist bei der Abgrenzung der Artengruppe ein wichtiges Kriterium und spielt auch teilweise auf dem Artniveau eine Rolle.

Die Form der ventralen Zähne kann sich durch Abnutzung während des Eiablagevorganges verändern (BENSON 1963), obwohl gesicherte Erkenntnisse über den Zusammenhang zwischen Gebrauch der Säge und Abnutzung immer noch fehlen. Die bei einzelnen Weibchen der Nematinenart *Dineura pullior* SCHMIDT & WALTER festgestellten stark abweichenden Sägezählungen konnten noch nicht eindeutig geklärt werden (LINDQVIST 1956, SCHMIDT & WALTER 1995).

Scutellum: Das Scutellum einschließlich des Posttergits ist innerhalb der Gattung *Amauronematus* ein wichtiges Bestimmungsmerkmal (LINDQVIST 1940). Die Scutellumlänge wurde jeweils mit und ohne Posttergit gemessen. Bei der Ermittlung des Verhältnisses von Scutellumlänge zu -breite wiesen die Werte, bei denen das Posttergit einbezogen wurde, bei den meisten Arten einen etwas kleineren Variationskoeffizienten auf. Der folgende Bestimmungsschlüssel dient zur Determination weiblicher Imagines der nordeuropäischen Arten des *A. fallax*-Komplexes. Die Männchen sind erst von wenigen Arten bekannt.

7.3.3 Beschreibung der Arten

Die Arten des *A. fallax*-Komplexes weisen zumeist ein ähnliches Muster an strukturellen und farblichen Merkmalen auf, das hier zusammenfassend aufgeführt wird, um häufige Wiederholungen in den Artbeschreibungen zu vermeiden:

Kopf meist gelb- bis rotbraun und nur zuweilen schwarz. Bei Arten mit heller Grundfärbung sind meist schwarz: ein Ocellarleck, die Fühlergruben, die Interantennalgrube und manchmal auch der Hinterkopf. Untergesicht immer heller gefärbt. Oberkopf meistens schwach runzlig skulpturiert und leicht glänzend. Klypeus auf etwa ein Viertel bis ein Drittel seiner Länge rundlich ausgeschnitten. Fühler schwarz und zur Spitze manchmal leicht aufgehell. Propleurum oft größtenteils geschwärzt. Pronotum meist heller gefärbt als der restliche Thorax, am Vorderrand oft schwarz liniert mit dunkel gefleckten Hinterecken. Bei hell gefärbten Arten Parapterum und Tegula zumeist ebenfalls hell und Mittellappen und Seitenlappen des Mesonotums mit schwarzem Streif, fein skulpturiert und fast matt, Seitenlappen weniger skulpturiert und etwas stärker glänzend. Scutellum meist leicht skulpturiert und glänzend. Posttergit lateral grob, aber nicht tief runzlig punktiert. Pectus schwarz oder gelbbraun, zuweilen mit hellem Längsstreifen oder Fleck vor den Mittelcoxen und entlang der Mittellaht, meist sehr schwach skulpturiert und glänzend. Epicnemialfurchen meist als schmale dunkle Linie markiert. Wenn Beine gelbbraun, dann Coxen an der Basis und Trochanteren oft partiell geschwärzt und Schenkel dunkelbraun liniert. Hintertibien außen und an der Spitze wie auch die Tarsen oft mehr oder weniger geschwärzt.

Männchen immer dunkler gefärbt als die Weibchen. Kopf oft größtenteils schwarz, fein skulpturiert und nur leicht glänzend. Klypeus, Oberlippe, Wangen und Basis der Mandibeln heller. Fühler zumeist schwarz. Thorax meist größtenteils schwarz. Mesonotum in der Regel fein skulpturiert und wenig glänzend, meist seitlich etwas weniger skulpturiert und stärker glänzend. Scutellum meist schwach skulpturiert und glänzend. Posttergit grob, aber nicht sehr stark runzlig punktiert. Flügelgeäder meist braunschwarz, Costa und Stigma oft heller. Wenn Beine hell, dann Schenkel oben, unten und an der Basis mehr oder weniger geschwärzt. Tibien außen und meist Tarsen geschwärzt. Abdomen oft größtenteils schwarz, Spitze heller.

Amauronematus amacula SAARINEN, 1950

Amauronematus amacula SAARINEN 1950: 47. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki, Outakoski.

Etikettierung: "Suomi, InL: Outakoski, 19.6.1947, leg. A. Saarinen", "Prep. 519", "Typus" [rot], "Typus *Amauronematus amacula* Saar., A. Saarinen det. 1950". Erhaltungszustand: gut. Der Holotypus befindet sich "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki.

Diagnose: Sägescheide einfarbig gelbbraun, selten die äußerste Spitze dunkler. Form der ventralen Zähne des Lamniums im apikalen Bereich verschieden von denen im mittleren Bereich. Hinterkopf größtenteils gelbbraun. Mesopleurum fein skulpturiert und leicht glänzend.

Beschreibung: ♀: Kopf gelbbraun, schwarz sind ein Fleck im Bereich der Ocellen, der nicht weit über die Ocellen hinausreicht, die Fühlergruben, meist die Interantennalgrube und der Hinterkopf um das Hinterhauptsloch herum. Kopf hinter den Augen parallel oder leicht verengt. Thorax gelb- oder rotbraun bis auf die folgenden Bereiche: Pectus lateral mit breitem, mehr oder weniger vollständigem dunkelbraunem Band, das selten auch ganz fehlen kann. Mittellappen und Seitenlappen des Mesonotums mit schwarzen Längsstreifen. Axilla meist größtenteils

schwarz. Mesopleurum fein skulpturiert und wenig glänzend. Katepimeron am Vorder- und Unterrand mehr oder weniger breit geschwärzt, mit etwa 5 bis 30 Borsten. Scutellum hinten und an der vorderen Spitze schwarz. Posttergit größtenteils schwarz. Postscutellum meist größtenteils schwarz. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und manchmal etwas die Trochanteren geschwärzt. Schenkel oben und unten an der Basis meist schwarz liniert, manchmal jedoch vollständig gelbbraun. Schienen außen und zur Spitze hin geschwärzt. Tarsen geschwärzt. Flügelgeäder überwiegend braunschwarz, Costa und Stigma hellbraun. Abdomen dorsal überwiegend schwarz, Hinterränder der Tergite mehr oder weniger gelbbraun gerandet. Bei hellen Formen der Hinterleib gelbbraun bis auf einen dunklen Quersfleck in der Mitte der Tergite. Sägescheide gelbbraun, Spitze etwas geschwärzt, in Aufsicht die Seiten leicht konkav (Fig. 53). Oberrand der Säge konvex, Unterrand gerade oder sehr leicht konkav (Fig. 23). Form der ventralen Zähne des Lamniums im apikalen Bereich verschieden von denen im mittleren Bereich (Fig. 38).

♂: Kopf schwarz, hinter den Augen verengt. Schläfen, Kopf seitlich hinter den Komplexaugen braunschwarz. Klypeus, Oberlippe, Wangen und Basis der Mandibeln weißlich. Thorax schwarz bis auf folgende Bereiche: Hinterecken des Pronotums schmal braun. Tegula und Parapterum schwarzbraun. Flügelgeäder braunschwarz, Costa und Stigma dunkelbraun, manchmal etwas aufgeheilt. Beine gelbbraun, Coxen an der Spitze weißlich. Vorderschenkel oben, unten und an der Basis geschwärzt, Mittelschenkel größtenteils und Hinterschenkel fast ganz schwarz. Tibien außen und Tarsen geschwärzt. Abdomen schwarz, Spitze gelbbraun.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=30, wenn nicht anders angegeben).

Länge: 7.8 mm (6.3 - 8.5 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.83 (0.75 - 0.88, n=26), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.84 (0.66 - 0.96), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.82 (0.76 - 0.85), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.63 (0.58 - 0.70), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.90 (0.75 - 0.97), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.95 (0.89 - 1.14), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.41 (0.33 - 0.50). Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.28 (0.27 - 0.33, n=19), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 0.79 (0.70 - 1.00, n=18). ♂: (Median (Minimum, Maximum), n=5). Länge: 5.1 mm (4.6 - 5.7 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 1.22 (1.17 - 1.51), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.77 (0.72 - 0.86), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.80 (0.79 - 0.85), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.67 (0.62 - 0.67), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.94 (0.90 - 1.00), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.41 (0.39 - 0.48).

Untersuchtes Material: 12♂, 54♀.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus dem nördlichen Fennoskandien bekannt. Südlichster Fundort in Finnland ist Kuopio.

Wirtspflanze: Monophag an *Salix phylicifolia* (vgl. Kap. 5.1 und 5.2).

Anmerkungen: Häufige Art des nördlichen Fennoskandiens.

Amauronematus arvii VIKBERG, 1982

Amauronematus glacialis SAARINEN 1950: 45. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki, Outakoski.

Etikettierung: "Suomi, InL: Outakoski, 9.6.1947, leg. A. Saarinen", "Prep. 518.", "Typus" [rot], "Typus *Amauronematus glacialis* Saar. ♀, A. Saarinen det. 1950". Erhaltungszustand: rechte Fühlergeißel nur mit zwei Gliedern. Der Holotypus befindet sich im "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki. Primäres Homonym von *Amauronematus glacialis* JAKOVLEV, 1891: 26.

Amauronematus arvii VIKBERG 1982: 63 (nom. nov. pro *Amauronematus glacialis* SAAR.).

Diagnose: Lamnium ventral stark konvex, ventrale Zähne im mittleren Bereich des Lamniums sehr steil (Fig. 24), Ctenidium mit relativ kleinen Zähnen (Fig. 39), Tractium etwa 1.84x so lang wie die Lamniumbreite. Abdomen dorsal bis auf den Hinterrand des 8. sowie 9. und 10. Tergit schwarz. Katapimeron meist ohne Borsten.

Beschreibung: ♀: Kopf gelbbraun, Klypeus, Wangen, Oberlippe und Basis der Mandibeln gelbweiß. Schwarz sind ein Ocellarleck, die Fühlergruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf. Scheitel oft mit schwarzem schmalem Längsstreifen, Scheitelfurchen meist schwarz. Propleurum größtenteils geschwärzt. Pronotum gelbweiß, am Vorderrand schwarz liniert, Hinterecken manchmal mit dunklem Fleck. Parapterum und Tegula gelbweiß, bei manchen Individuen mehr gelblich. Grundfärbung des Mesonotums rotbraun, Mittellappen und Seitenlappen mit schwarzem Streif. Bei manchen Individuen Seitenlappen schwarz bis auf einen braunen Fleck am Übergang zur Axilla, die schwarz, im oberen Teil jedoch manchmal gelbbraun sind. Scutellum schwarz mit braunem Fleck oder nur hinten schwarz. Pectus schwarz, oft mit hellem Längsstreifen oder Fleck vor den Mittelcoxen und entlang der Mittellaht, sehr schwach skulpturiert und glänzend. Mesopleurum gelbbraun, sehr wenig skulpturiert und glänzend, manchmal jedoch stärker skulpturiert. Katapimeron im vorderen Teil schwarz, hinten gelbbraun, meist ohne Borsten. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und Trochanteren oft partiell geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel oben dunkelbraun liniert, unten oft nur im proximalen Bereich, Hinterschenkel meist nur oben dunkelbraun liniert. Hintertibien außen und an der Spitze wie auch die Tarsen mehr oder weniger geschwärzt. Flügelgeäder dunkelbraun bis schwarz, Costa und Stigma heller, letzteres mit dunkelbraunem Rand und aufgehellter Scheibe. Abdomen dorsal schwarz bis auf den Hinterrand des 8. Tergites sowie das 9. und 10. Tergit, die gelbbraun sind. Abdomen ventral und lateral gelbbraun. Sägescheide gelbbraun oder dunkelbraun, an der Spitze sowie am Oberrand geschwärzt (Fig. 54), von oben betrachtet relativ lang und spitz zulaufend. Oberrand der Säge leicht konvex, Unterrand der Säge im mittleren Teil konvex, im Bereich des Lamniums stark konvex (Fig. 24), ventrale Zähne im mittleren Bereich deutlich steiler als die übrigen. Radix sehr lang, so daß das Tractium 1.5 - 1.9x so lang ist wie die maximale Breite des Lamniums.

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=5, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.7 mm (7.0 - 7.9 mm), Fühlerlänge/Costallänge: 0.82 (0.80 - 0.86), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.81 (0.80 - 0.83), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.81 (0.81 - 0.83), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.67 (0.64 - 0.68), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.93 (0.93 - 0.97), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.10 (1.09 - 1.18, n=4), Länge des inneren Sporns der Hintertibie/Länge des Basitarsus der Hinterbeine: 0.39 (0.34 - 0.42), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.21 (0.21 - 0.22, n=6), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.84 (1.54 - 1.92, n=6).

Untersuchtes Material: 9♀.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus dem nördlichen Fennoskandien bekannt.

Wirtspflanze: Nicht sicher bekannt, wahrscheinlich *S. lanata*, *S. glauca* oder *S. lapponum*.

Anmerkungen: Zwischen der aus Deutschland von A. SAARINEN beschriebenen Art *A. hartigi* und der nordeuropäischen Art *A. arvii* VIKB (= *A. glacialis* SAAR.) konnten keine strukturellen Unterschiede festgestellt werden. Beide sind durch die charakteristische Form der Säge und Sägescheide gekennzeichnet, die sie von allen anderen Arten des Artkomplexes unterscheidet. *A. hartigi* wurde im südlichen Nordeuropa (St. Petersburg, Rußland) aus *S. aurita* gezogen (A. ZINOVJEV). Diese Weide kommt im Verbreitungsgebiet von *A. arvii* jedoch nicht vor (CHMELAR

& MEUSEL 1979). Es ist zu diesem Zeitpunkt nicht zu entscheiden, ob es sich tatsächlich um verschiedene Arten handelt oder um eine einzige Art, die im nördlichsten Teil des Verbreitungsareals an einer anderen Wirtspflanze lebt. Aufgrund der unterschiedlichen Wirtspflanzen werden sie vorläufig als zwei Arten behandelt.

Amauronematus betulae sp. n.

Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Kuusamo.

Etikettierung: "Suomi, Ks: Kuusamo, 735:60, Juuma, 16.6.1985, Matti Ahola leg.", "Am. fallax coll., coll. JKS ♀", "fallax coll. ♀", "S126", "coll. Jaakko K. Kangas" [rot], Etikett mit der linken Valvula 1, "Holotype *Amauronematus betulae* n.sp. ♀, S. Schmidt" [rot]. Erhaltungszustand: gut. 11 ♀ aus Finnland und Rußland (Magadan) wurden als Paratypen festgelegt. Der Holotypus befindet sich im Institut für angewandte Zoologie der Universität Helsinki.

Diagnose: Erstes bis siebtes Tergit des Abdomens dorsal ganz, umgeschlagene Seitenecken größtenteils schwarz. Sägescheide schwarz, nur an der Basis schwarzbraun. Mesonotum und Mesopleurum schwarz.

Beschreibung: ♀: Kopf schwarz, hinter den Augen leicht verengt. Schläfen, Kopf hinter den Augen, Wangen und ein Fleck oberhalb des Klypeus mehr oder weniger braun. Klypeus, Oberlippe und Basis der Mandibeln gelblich. Thorax schwarz bis auf die gelbbraune Pronotummecke. Parapterum gelb- bis schwarzbraun. Tegula schwarzbraun. Mesonotum fein skulpturiert und fast matt, wie der Mittellappen mit relativ gleichmäßig verteilten flachen Punkten. Scutellum schwarz, in der Mitte braun, größtenteils skulpturiert und mit flachen, verstreuten Punkten, wenig glänzend. Posttergit lateral runzlig skulpturiert, mit deutlichen groben Punkten. Mesopleurum selten leicht aufgehellte, fein skulpturiert und wenig glänzend. Katepimeron mit etwa 5-30 Borsten. Pectus glänzend, zerstreut punktiert. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und Trochanteren oft partiell geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel meist oben und unten schwarz liniert, Hinterschenkel größtenteils bis ganz braunschwarz. Flügelgeäder schwarzbraun, Costa und Stigma heller, Rand des Stigmas dunkelbraun, Scheibe aufgehellte. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze ganz schwarz. Hinterrand des 8. Tergites schmal sowie 9. und 10. Tergit gelbbraun, manchmal schwarz gefleckt. Abdomen ventral meist größtenteils schwarzbraun, umgeschlagene Seitenecken der Tergite ebenfalls größtenteils schwarzbraun, oft nur Hinterrand und Umgebung des Stigmas gelbweiß. Sägescheide schwarz, nur an der Basis manchmal etwas heller werdend, von oben betrachtet gleichmäßig spitz zulaufend, in Seitenansicht Oberrand gerade oder leicht eingebuchtet (Fig. 55). Oberrand der Säge konvex, Unterrand leicht konkav (Fig. 25).

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=7, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.7 mm (7.2 - 9.4 mm), Fühlerlänge/Costalänge (n=5): 0.83 (0.80 - 0.99), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.83 (0.77 - 0.89), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.80 (0.76 - 0.84), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.60 (0.54 - 0.63), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.85 (0.77 - 0.88), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.03 (0.94 - 1.16), Länge des inneren Sporns der Hintertibie/Länge des Basitarsus der Hinterbeine: 0.44 (0.38 - 0.50), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.23 (0.20 - 0.25, n=9), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.29 (1.05 - 1.69, n=9).

Untersuchtes Material: 12 ♀.

Verbreitung: Finnland und Magadan.

Wirtspflanzen: *Betula nana* und *B. pubescens*.

Anmerkungen: In Eiablage-Präferenzversuchen wurden Eier auf beide *Betula*-Arten abgelegt, während ebenfalls angebotene Weiden abgelehnt wurden. Die drei Weibchen aus Magadan (Ost-sibirien) stammen aus der heterogenen Typenserie von *Nematus* (*Amauronematus*) *taiganus* ZHELOCHOVTSSEV, 1988 und wurden wegen der großen Entfernung vom locus typicus nicht als Paratypen von *A. betulae* ausgezeichnet. Siehe auch unter *A. septentrionalis*.

Amauronematus fallax (SERVILLE, 1823)

Nematus fallax SERVILLE, 1823: 66. Neotypus ♀, hiermit designiert.

Locus typicus: Deutschland, Umgebung von Berlin.

Etikettiert: "Schirmer, Berlin 24/4, Sammlung Dr. Enslin, *Amauronematus fallax* Lep. ♀ v stenogaster Htg., Dr. Enslin det.", Etikett mit der linken Valvula 1, "NEOTYPE *Amauronematus fallax* (Serv.) ♀, S. Schmidt" [rot]. Erhaltungszustand: gut. Der Neotypus befindet sich in der Zoologischen Staatssammlung München.

Nematus stenogaster FÖRSTER, 1854: 339, syn. nov.

Locus typicus: Deutschland, Umgebung von Aachen.

Typus nicht auffindbar.

? *Amauronematus analis* KONOW, 1897: 178. Lectotypus ♂ hiermit designiert.

Locus typicus: Rußland, Irkutsk.

Etikettiert: Etikett mit den Genitalien, "Irkutsk, Sibir.", "Coll. Konow", "Amaur. fallax Lep. O. Conde", "Type" [rot], "Dtsch. Ent. Inst. Eberswalde", "Amauronematus analis Knw., Sibir. Irkutsk", "Amaur. stenogaster Htg., Lindqvist det. 1969", "Coll. DEI Eberswalde", "Pr. 237 (A.Z.)", "Amauronematus analis Knw. ♂, det. S. Schmidt 1996" [rot]. Zustand des Typus: Antennengeißeln fehlen, rechter Vorderflügel an der Basis beschädigt. Der Typus befindet sich im Deutschen Entomologischen Institut, Eberswalde.

Synonymisiert von Lindqvist 1972: 70.

Amauronematus festivus SAARINEN, 1950: 58, syn. nov. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, EH, Loppi.

Etikettierung: "Fennia, EH, Loppi, 22.V.1943, leg. A. Saarinen", "Typus *Amauronematus festivus* Saar., A. Saarinen det. 1950". Erhaltungszustand: gut. Der Holotypus befindet sich im Institut für angewandte Zoologie der Universität Helsinki.

Diagnose: Mesonotum und meist Mesopleurum schwarz. Abdomen schwarz, umgeschlagene Seitenecken der Tergite größtenteils gelbweiß. Sägescheide ganz schwarz (Fig. 63). Tractium 1.3 - 1.7x so lang wie die maximale Breite des Lamniums (Fig. 33).

Beschreibung: ♀: Kopf schwarz, hinter den Augen parallel. Schläfen, Kopf hinter den Augen und meist die inneren Orbiten schmal braun. Untergesicht bis auf die dunklen Klypeusgruben, Mandibelspitzen und Mundwerkzeuge gelbweiß. Thorax schwarz bis auf folgende Bereiche: Pronotumckecke breit gelbweiß. Parapterum gelbbraun oder ganz schwarz. Tegula gelbweiß, innen manchmal leicht geschwärzt. Scutellum leicht runzlig skulpturiert, im apikalen die Skulpturierung schwächer, leicht glänzend. Mesopleurum fein und leicht glänzend, selten bräunlich aufgehellt. Epicnemium oft bräunlich. Katepimeron bis auf einen kleinen kahlen Bereich am Vorderende fast vollständig beborstet mit mehr als 50 Borsten. Beine gelbbraun, Coxen an der Spitze mehr oder weniger gelbbraun. Trochanteren meist ausgedehnt geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel oben und unten schwarz liniert, Hinterschenkel braunschwarz. Flügelgeäder

braunschwarz, Costa und Stigma hellbraun. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze schwarz, Hinterränder der Tergite vom 2. bis 9. Tergit gelbweiß, 10. Tergit gelbbraun, und mehr oder weniger ausgedehnt geschwärzt. Abdomen ventral meist größtenteils braunschwarz, Hinterränder der Sternite mehr oder weniger breit gelbbraun. Umgeschlagene Seitenecken der Tergite gelbweiß, meist mit dunklen Flecken. Sägescheide schwarz (Fig. 63), in Aufsicht gleichmäßig spitz zulaufend. Oberrand der Säge leicht konvex, Unterrand im mittleren Teil konkav, im Bereich des Lamniums deutlich konvex (Fig. 33). Tractium 1.3 - 1.7x so lang wie die maximale Breite des Lamniums.

♂: Ganz schwarz bis auf folgende Bereiche weißlich bis gelblich: am Kopf die ventrale Hälfte des Klypeus, die Oberlippe, Basis der Mandibeln, und manchmal ein Fleck auf den Wangen und teilweise die Schläfen, am Thorax manchmal die Pronotumecke, an den Beinen die äußersten Spitzen der Coxen und Trochanteren, Vorder- und Mittelschenkel im apikalen Bereich mehr oder weniger, die Tibien und Tarsen, wobei die Tibien außen und an der Spitze sowie die Tarsen geschwärzt sein können, am Abdomen der Hinterrand des 8. Tergites, das Hypopygium und der Genitalapparat. Manchmal auch die Hinterränder der umgeschlagenen Seitenecken der Tergite und die Sternite mit schmalem hellem Rand.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=10, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.6 mm (7.4 - 8.9 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.84 (0.81 - 0.89), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.81 (0.75 - 0.85), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.83 (0.80 - 0.85), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.63 (0.61 - 0.67), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.92 (0.82 - 0.96), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.88 (0.84 - 0.92, n=9), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.44 (0.40 - 0.50), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.25 (0.23 - 0.26, n=11), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.65 (1.31 - 1.72, n=11).

♂: (Median (Minimum, Maximum), n=5, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.6 mm (6.9 - 7.8 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 1.30 (1.24 - 1.37), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.76 (0.74 - 0.81), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.79 (0.78 - 0.83), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.66 (0.62 - 0.66), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 1.00 (0.89 - 1.03), Länge des Hypopygiums/Hinterschenkellänge: 0.94 (0.92 - 0.95, n=4), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.44 (0.38 - 0.47).

Untersuchtes Material: 24 ♂, 52 ♀.

Verbreitung: Mitteleuropa und südliches Nordeuropa. Mir lagen Tiere aus Dänemark, Deutschland und Finnland vor.

Wirtspflanze: *Salix repens*.

Anmerkungen: Die meisten bisher LEPELETIER (August 1823) zugeschriebenen Blattwespen wurden bereits wenige Monate früher in der Faune Française durch SERVILE (Mai 1823) beschrieben (TAEGER & BLANK, in Vorbereitung). Der Typus von *Amauronematus fallax* (SERV.) konnte trotz intensiven Bemühens nicht aufgefunden werden. LEPELETIER (1823) gibt den Verbleib des Materials mit "Mus. dom. Serville" an. Die Hymenoptera-Sammlung von SERVILE befindet sich (via SPINOLA) nach HORN et al. (1990) im Museo Regionale de Scienze Naturali in Turin. Die Suche in SPINOLAS Sammlung in Turin blieb ohne Erfolg (SCARAMOZZINO, briefl. Mitt., TAEGER, mündl. Mitt.). Die Hauptsammlung von LEPELETIER in Paris befindet sich in so schlechtem Zustand, daß es fast unmöglich ist, bestimmte Arten zu finden (LACOURT, briefl. Mitt.). Es konnten dort nur ein Männchen und ein Weibchen von *A. histrio* aufgefunden werden. Weiteres Material der *fallax*-Gruppe war aus der Umgebung von Paris nicht auffindbar (LACOURT, briefl. Mitt.). Mögliche Wirtspflanzen in der Pariser Umgebung,

die auch zu SERVILLES Zeiten dort vorkamen, waren *Salix aurita* und *S. repens*. In der "Flore des Environs de Paris" von E. COSSOM & E. GERMAIN (Paris, 1845) findet sich dazu folgendes:

Salix aurita: Commun. Lieux humides des bois, bord des eaux.

Salix repens: Rare. Prairies herbeuses: S^t. Léger-en-Yvelines, Mortefontaine, Sacy-le-Grand, Marais de S^t. Germer, Malesherbes, Nemours.

Alle genannten Vorkommen liegen mindestens 50 km von Paris entfernt. Ca. 70 km südlich von Paris bei Nemours konnte *S. repens* 1982 noch angetroffen werden (LACOURT, briefl. Mitt.). Sowohl von *S. aurita* als auch von *S. repens* sind Arten des *A. fallax*-Komplexes bekannt. Die Originalbeschreibung von SERVILLE stimmt mit der Beschreibung von *A. stenogaster* gut überein, dessen Typus nicht auffindbar war. Da die Beschreibung SERVILLES, die sich vor allem auf farbliche Merkmale gründet, auf mehrere *Amauronematus*-Arten deutbar ist, wird hier im Interesse der taxonomischen Stabilität eines Neotypus für *A. fallax* festgelegt.

Die Beschreibung des Männchens von ENSLIN (1912-18) bezieht sich auf mehrere Arten des *A. fallax*-Komplexes, wobei *A. stenogaster* als Varietät von *A. fallax* angeführt wird. Darauf deutet auch der folgende Satz bei ENSLIN hin (1912-18: 378): "Das ♂ ist stets dunkler gefärbt als das ♀ und entspricht meist der var. *stenogaster* FÖRST. oder ist überhaupt ganz schwarz gefärbt." Das Männchen von *A. analis* KONOW wurde von LINDQVIST (1972) mit *stenogaster* synonymisiert. Das Weibchen, das nach der Beschreibung offensichtlich eine andere Art repräsentiert, ist in der Sammlung des DEI nicht auffindbar. Ob *analis* tatsächlich zur vorliegenden Art gehört, kann im Moment nicht sicher entschieden werden.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen wurden von den nordamerikanischen Arten des *A. fallax*-Komplexes die Typen von *Amauronematus similis* MARLATT, 1896: 255 und *Pontania quadrifasciata* MACGILLIVRAY, 1919: 10G, bei denen es sich um valide Arten handelt. Eine Untersuchung der anderen, zumeist nordamerikanischen und mit *A. fallax* synonymisierten Arten (KROMBEIN et al. 1979) steht noch aus. Die Zugehörigkeit zu *fallax* ist unwahrscheinlich. Dazu gehören: *Nematus trifurcatus* Kirby 1882: 148 (= *trifurcus* BENSON, 1962: 399, falsche Schreibweise), *Amauronematus vesus* MACGILLIVRAY, 1921: 30, *Amauronematus venificus* MACGILLIVRAY, 1923: 169.

Amauronematus hartigi SAARINEN, 1950

Amauronematus hartigi SAARINEN 1950: 20. Holotypus ♀.

Locus typicus: Deutschland, Lautenthal im Harz.

Etikettierung: "Cotype" [rot], "Fl. Salic., Lautent., 29.5.37", "Nematus striatus Th. Hartig det.", "Sammlung Th. Hartig", "Am. fallax var. striatus Htg., E. Clément det.", "Typus" [rot], "Typus Amauronematus hartigi Saar., A. Saارين det. 1949", Etikett mit der linken Valvula 1. Erhaltungszustand: rechter Vorderflügel fehlt, Abdomen nicht vollständig am Thorax fixiert. Der Typus befindet sich in der Zoologischen Staatssammlung München.

Diagnose: Lamnium ventral stark konvex, ventrale Zähne im mittleren Bereich des Lamniums sehr steil (Fig. 24), Ctenidium mit relativ kleinen Zähnen, Tractium etwa 1.7x so lang wie die Lamniumbreite.

Beschreibung: ♀: Kopf gelbbraun, Untergesicht gelbweiß. Schwarz sind ein Ocellarleck, die Fühlergruben, die Interantennalgrube und mehr oder weniger der Hinterkopf. Scheitel mit schwarzem schmalem Längsstreifen, Scheitelfurchen schwarz. Propleurum gelbbraun, am Rand geschwärzt. Pronotum gelbweiß, am Vorderrand schmal schwarz liniert. Parapterum und Tegula gelblich. Grundfärbung des Mesonotums rot- bis gelbbraun, Mittellappen und Seitenlappen mit

schwarzem Streif. Vordere Hälfte des Scutellums gelbbraun, hinten schwarz. Postscutellum schwarz mit zwei lateralen gelbbraunen Flecken. Posttergit glänzend schwarz mit zwei kleinen braunen Punkten im vorderen Bereich. Pectus schwarz mit zwei hellen Wischen im hinteren Bereich. Mesopleurum gelbbraun, sehr wenig skulpturiert und glänzend. Katepimeron im vorderen Teil schwarz, hinten gelbbraun, mit wenigen oder ohne Borsten. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis geschwärzt. Schenkel oben dunkelbraun liniert. Flügelgeäder dunkelbraun bis schwarz, Costa und Stigma heller, letzteres mit dunkelbraunem Rand und aufgehellter Scheibe. Abdomen dorsal schwarz, Hinterränder der Tergite schmal aufgeellt, oder größtenteils gelbbraun mit einer Reihe brauner Quersflecke, lateral und ventral gelbbraun. Sägescheide gelbbraun, an der Spitze sowie am Oberrand geschwärzt (Fig. 54), von oben betrachtet relativ lang und spitz zulaufend. Oberrand der Säge leicht konvex, Unterrand im mittleren Teil deutlich konkav, im Bereich des Lamniums konvex (Fig. 24), ventrale Zähne im mittleren Bereich deutlich steiler als die übrigen, Radix sehr lang, so daß das Tractium etwa 1.7x so lang ist wie die maximale Breite des Lamniums.

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Minimum, Maximum, Median, n=3). Länge: 7.8 mm (7.8 - 8.25 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.84 (0.83 - 0.85), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.80 (0.80 - 0.92), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.79 (0.78 - 0.82), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.65 (0.64 - 0.66), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.83 (0.76 - 1.03), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.13 (1.01 - 1.15), Länge des inneren Sporns der Hintertibia/Länge des Basitarsus der Hinterbeine: 0.36 (0.34 - 0.38), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.20 (0.19 - 0.21), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.66 (1.65 - 2.06).

Untersuchtes Material: 3 ♀ aus Rußland und Deutschland.

Verbreitung: Mitteleuropa.

Wirtspflanze: Larven gesammelt und gezogen an *Salix aurita* (A.G. ZINOVJEV, St. Petersburg, Rußland).

Anmerkungen: Der Typus wurde von SAXESEN im Lautenthal (westlicher Harz) an blühenden Weiden gesammelt (SAXESEN, 1842). Für die Bearbeitung waren nur drei Individuen verfügbar, so daß kaum Angaben zur Variabilität gemacht werden können. Siehe auch die Anmerkungen zu *A. arvii*.

Amauronematus histrio (SERVILLE, 1823)

Nematus histrio SERVILLE, 1823: 65.

Locus typicus: Frankreich, Umgebung von Paris.

Nematus rufescens HARTIG 1837: 191. Lectotypus ♀, hiermit festgelegt.

Locus typicus: Deutschland, Umgebung von Berlin.

Etikettiert: "Lectotypus" [rot], "Cotype" [rot], "Nematus rufescens Htg., Th. Hartig det.", "69" [blau], "Sammlung Th. Hartig", "Am. histrio var. rufescens Htg. ♀, E. Clément det.", "Amauronematus rufescens Htg. ♀, A. Saarinen det. 1949", "Amauronematus histrio Lep. ♀, S. Schmidt det. 1996", Etikett mit der linken Valvula 1. Erhaltungszustand: gut. Der Typus befindet sich in der Zoologischen Staatssammlung München.

Nematus glenelgensis CAMERON 1882: 535.

Locus typicus: England, Glenelg, Inverness-shire.

Typus nicht gesehen.

Amauronematus histrio var. *nigrescens* ENSLIN 1912-18: 375. Infrasubspezifischer Name.

Amauronematus histrio var. *rubens* ENSLIN 1912-18: 375. Infrasubspezifischer Name.

Amauronematus histrio var. *fallaciosus* ENSLIN 1912-18: 735. Infrasubspezifischer Name.

Diagnose: Abdomen rotbraun, dorsal an Basis und Spitze geschwärzt, zumindest 8. und/oder 9.-10. Tergit schwarz gefleckt. Sägescheide zumindest an der Spitze geschwärzt.

Beschreibung: ♀: Kopf gelb- bis rotbraun. Bei hellen Individuen sind schwarz ein Ocellarleck, die Fühlergruben, Klypeusgruben, die Interantennalgrube und ausgedehnt der Hinterkopf um das Hinterhauptsloch herum. Untergesicht gelbweiß. Bei dunklen Individuen Kopf schwarz bis auf die Schläfen, die äußeren und inneren Orbiten und daß gelbweiße Untergesicht. Thorax gelb- bis rotbraun oder größtenteils schwarzbraun, Pronotumhinterecken gelbweiß. Mesonotum mit drei schwarzen Längsstreifen bis ganz schwarz, fein skulpturiert und sehr wenig glänzend. Scutellum ganz schwarz oder in der apikalen Hälfte mehr oder weniger gelbbraun. Posttergit und Postscutellum schwarz. Mesopleurum nur oberflächlich skulpturiert, leicht glänzend, gelbbraun oder größtenteils schwarzbraun. Pectus schwarz oder gelbbraun und gegen das Mesopleurum durch ein breites dunkelbraunes Band abgegrenzt. Katepimeron mit variabler Borstenzahl, meist weniger als 20. Beine gelbbraun, bei dunklen Individuen ausgedehnt geschwärzt. Flügelgeäder überwiegend dunkelbraun, Costa und Stigma hellbraun oder gelblich. Abdomen dorsal meist überwiegend gelb- bis rotbraun, erstes Tergit zumindest in der Mitte schwarz gefleckt, meist ganz schwarz. Zweites Tergit an der Basis oft schmal schwarz. Abdomenspitze dorsal geschwärzt, auch bei hellen Individuen zumindest (7.-) 8. (-10) Tergit schwarz gefleckt. Abdomen ventral rot- bis gelbbraun, manchmal ausgedehnt geschwärzt. Sägescheide meist schwarz, bei hellen Individuen an der Basis gelbbraun, in seitlicher Ansicht stumpf abgerundet (Fig. 67). Säge Fig. 37.

♂: Kopf schwarz, Schläfen und Kopf seitlich hinter den Komplexaugen mehr oder weniger gelbbraun. Untergesicht gelbweiß. Thorax schwarz bis auf die gelblichen Pronotumhinterecken. Tegula gelbweiß, nach innen oft bräunlich. Mesonotum fein skulpturiert und matt. Scutellum wenig skulpturiert und glänzend. Mesopleurum fein skulpturiert und leicht glänzend. Beine gelbbraun, Coxen, Schenkel meist größtenteils sowie die Tibien und Tarsen der Hinterbeine braunschwarz. Vorder- und Mittelüben gelblich. Abdomen rotbraun, erstes Tergit und meist die Basis des zweiten Tergites schwarz, an der Hinterleibsspitze zumindest das 8. Tergit teilweise verdunkelt, oft jedoch ausgedehnter geschwärzt, selten der Hinterleib größtenteils schwarz. Hypopygium braunschwarz.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=11, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.7 mm ((5.9-) 8.2 - 9.3 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.97 (0.90 - 1.04, n=9), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.74 (0.67 - 0.79), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.80 (0.76 - 0.84), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.60 - 0.69), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.93 (0.88 - 1.06, n=10), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.40 (0.36 - 0.46), Länge der Sägescheide/Hinterschenkelänge: 1.01 (0.95 - 1.10, n=9), Lamniumbreite/ Lamniumlänge: 0.25 (0.24 - 0.27, n=9), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.69 (1.54 - 1.78, n=9).

♂: (Median (Minimum, Maximum), n=5, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.1 mm (6.8 - 8.0 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 1.42 (1.32 - 1.54), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.75 (0.74 - 0.79), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.77 (0.76 - 0.80), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.68 (0.65 - 0.69), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 1.00 (0.92 - 1.06), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.39 (0.36 - 0.44), Länge des Hypopygiums/Hinterschenkelänge: 0.90 (0.78 - 1.00).

Untersuchtes Material: 42 ♂ 117 ♀ aus Finnland, Frankreich, Deutschland, Norwegen, Rußland.

Verbreitung: Holarktisch verbreitet.

Wirtspflanze: *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*.

Anmerkungen: Wegen der Autorenschaft vgl. unter *A. fallax*.

A. histrio ist eine sehr farbvariable Art, bei der jedoch die Färbung und Ausbildung von Sägescheide und Säge bei den meisten Individuen recht gleichartig ist. Bei den im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen durchgeführten Zuchten konnten keine konsistenten Unterschiede zwischen Individuen verschiedener Wirtspflanzen gefunden werden, die auf mehrere Arten hindeuten ließen. Dennoch läßt sich das Vorkommen von Geschwisterarten nicht ganz ausschließen, für deren Nachweis jedoch weitergehende Untersuchungen mit anderen, z. B. genetischen Methoden angebracht wäre.

Die Typen folgender nordamerikanischer Arten bedürfen noch der Untersuchung: *Nematus luteotergum* Norton, 1861: 161, ♀, *Nematus fur* Walsh, 1866: 263, ♂, *Nematus concolor* Norton, 1867: 196, ♂, *Nematus violaceipennis* Norton, 1867: 201, ♂, *Nematus discolor* Cresson, 1880: 8, ♀, *Amauronematus viscendus* MacGillivray, 1921: 28, ♂, ♀.

Amauronematus mimus sp. n.

Amauronematus mimus sp. n. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Pälkäne.

Etikettierung: "Suomi, EH: Pälkäne, ex larva 22.5.1965, 98/40 leg. J. Kangas, (*Salix aurita*)", "coll. Jaakko K. Kangas" [rot], "S134", Etikett mit der linken Valvula 1, "Holotype *Amauronematus mimus* n.sp. ♀, S. Schmidt" [rot]. Erhaltungszustand: gut. Sechs weitere Weibchen wurden als Paratypen festgelegt. Der Typus befindet sich im "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki.

Diagnose: Sägescheide gelbbraun, Spitzendrittel sowie meist Ober- und Unterrand dunkelbraun geschwärzt (Fig. 56). Mesopleurum fein skulpturiert und leicht glänzend. Untergesicht weißlich.

Beschreibung: ♀: Kopf gelbbraun. Klypeus, Wangen, Oberlippe und Basis der Mandibeln weißlich. Schwarz sind ein Ocellarleck, die Scheitelfurchen und ein Längsstreif in der Scheitelmittle, die Fühlergruben, die Klypeusgruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf. Bei dunklen Individuen die schwarze Färbung ausgedehnter, so daß Ocellarleck und Färbung der Fühlergruben nicht getrennt sind und der Scheitel fast ganz schwarz ist. Propleurum größtenteils gelbbraun oder schwarz und nur teilweise gelbbraun. Pronotum am Vorderrand schwarz liniert, Hinterecken weißlich, oft mit dunklem Fleck oder Streif. Parapterum und Tegula gelbweiß, letztere manchmal geschwärzt. Grundfärbung des Mesonotums rotbraun, Mittellappen mit schwarzem, Seitenlappen fast ganz schwarz. Scutellum ganz schwarz oder schwarz mit braunem Quersleck, der durch einen schwarzen Längsstrich in zwei Flecke unterteilt sein kann. Pectus schwarz. Mesopleurum gelbbraun, manchmal verdunkelt, fein skulpturiert und leicht glänzend. Katepimeron gelbbraun, im vorderen und unteren Bereich mehr oder weniger ausgedehnt geschwärzt, mit etwa 5 bis 25 Borsten. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und lateral sowie die Trochanteren oft geschwärzt. Flügelgeäder dunkelbraun bis schwarz, Costa und Stigma meist hellbraun, letzteres am Rand meist dunkelbraun gesäumt. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze ganz schwarz oder die Hinterränder der Tergite schmal braun. Hinterrand des 8. sowie 9. und 10. Tergit gelbbraun. Abdomen ventral und lateral gelbbraun, manchmal dunkelbraun gefleckt. Sägescheide gelbbraun, Spitzendrittel sowie meist Ober- und Unterrand geschwärzt (Fig. 56), von oben betrachtet gleichmäßig spitz zulaufend. Oberrand der Säge deutlich konvex, Unterrand konkav, manchmal fast gerade (Fig. 26). Zähne des Ctenidiums sehr dicht stehend, die längsten Zähne relativ gleichförmig.

♂: Kopf schwarz, Schläfen bräunlich. Wangen, Klypeus, Oberlippe und Basis der Mandibeln weißlich. Thorax schwarz bis auf die folgenden Bereiche: Pronotumhinterecke weißlich gerandet. Parapterum und Tegula dunkelbraun bis schwarz. Mesopleurum fein skulpturiert und leicht glänzend. Scutellum fein skulpturiert und zerstreut punktiert, leicht glänzend. Coxen schwarz, nur an der Spitze schmal braun. Vorder- und Mittelschenkel größtenteils, Hinterschenkel ganz schwarz. Vorder- und Mitteltibien und -tarsen gelbbraun, außen mehr oder weniger geschwärzt. Hintertibien braunschwarz, von der Basis zur Spitze hin dunkler werdend. Hintertarsen braunschwarz. Abdomen dorsal ganz schwarz, Abdomenspitze einschließlich Hypopygium braunschwarz. Sternite und umgeschlagene Seitenecken der Tergite schwarzbraun, Hinterränder manchmal aufgehell.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=6, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.4 mm (8.0 - 8.8 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.92 (0.90 - 1.03), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.84 (0.79 - 0.89), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.79 (0.76 - 0.80), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.67 (0.66 - 0.69), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.86 (0.83 - 0.91), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.90 (0.87 - 0.93), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.45 (0.40 - 0.50), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.28 (0.27 - 0.30, n=4), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.08 (0.96 - 1.18, n=5).

♂: Minimum, Maximum (n=2). Länge: 6.8 - 7.2 mm, Fühlerlänge/Costalänge: 1.15 - 1.34, Länge 3./4. Fühlerglied: 0.75 - 0.77, Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.77 - 0.78, minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.68 - 0.69, Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.89 - 0.93, Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.42 - 0.44.

Untersuchtes Material: 3 ♂, 7 ♀ aus Finnland und Rußland.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus Süd- und Mittelfinnland sowie der Umgebung von St. Petersburg (Rußland) bekannt.

Wirtspflanze: *Salix aurita*.

Anmerkungen: Die Art ist sehr ähnlich zu *A. tenuis* und ist nur anhand von Merkmalen der Säge sicher zu unterscheiden. Aufgrund des geringen Materials, die alle aus Zuchten stammen, lassen sich Angaben zur Variabilität nur begrenzt machen.

Amauronematus nigrinus sp. n.

Amauronematus nigrinus sp. n. Holotypus ♀.

Locus typicus: Norwegen, Tana Bru.

Etikettierung: "6.6.91, Tana Bru, Norway", "Laying eggs in ♂ catkins of *Salix lanata*", "W91/9", Etikett mit der linken Valvula 1, "Holotype *Amauronematus nigrinus* n.sp. ♀, S. Schmidt" [rot]. Erhaltungszustand: gut. Vier weitere Weibchen wurden als Paratypen festgelegt. Der Holotypus befindet sich in Coll. S. Schmidt.

Diagnose: Oberrand der Säge gerade, an der Spitze sehr leicht konvex, Unterrand konvex (Fig. 27), Ctenidium mit relativ kleinen Zähnen. Sägescheide rotbraun, höchstens an der äußersten Spitze und am Oberrand schmal geschwärzt (Fig. 57). Mesonotum und Mesopleurum schwarz.

Beschreibung: ♀: Kopf schwarz, hinter den Augen deutlich verengt. Schläfen, obere, äußere, und manchmal auch schmal die inneren Orbiten mehr oder weniger braun. Untergesicht weißlich. Thorax schwarz bis auf die weißliche Pronotumcke. Parapterum und Tegula am Rand gelbweiß, oft stark geschwärzt. Scutellum schwarz. Mesopleurum manchmal im unteren Bereich leicht aufgehell und stellenweise schwarzbraun, fein skulpturiert und leicht glänzend. Katepime-

ron mit etwa 20-30 Borsten. Beine gelbbraun, Vorder- und Mittelcoxen größtenteils schwarz, an der Spitze weißlich. Hintercoxen schwarz, vorne und an der Spitze weißlich. Trochanteren oft geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel zumindest an der Basis schwarz liniert, Hinterschenkel oben schwarz liniert, schwarze Färbung meist nicht bis zur Spitze reichend. Hintertibien außen und an der Spitze oft geschwärzt. Tarsen gelbbraun, mehr oder weniger geschwärzt. Hintertarsen stärker geschwärzt als die Vorder- und Mitteltarsen. Flügelgeäder schwarzbraun, Costa heller, Rand des Stigmas dunkelbraun. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze ganz schwarz. Hinterrand des 8. Tergites schmal sowie 9. und 10. Tergit gelbbraun, manchmal schwarz gefleckt. Abdomen ventral und lateral gelbweiß, Umgeschlagene Seitenecken der Tergite und Sternite oft stellenweise geschwärzt. Sägescheide rotbraun, nur die äußerste Spitze und der Oberrand sehr schmal geschwärzt (Fig. 57), von oben betrachtet gleichmäßig spitz zulaufend, in Seitenansicht Oberrand gerade oder leicht eingebuchtet. Oberrand der Säge gerade, an der Spitze etwas konkav, Unterrand konvex (Fig. 27). Ctenidium mit relativ kleinen Zähnen. ♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=5, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.8 mm (7.5 - 8.3 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.85 (0.84 - 0.90, n=4), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.85 (0.80 - 0.88), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.80 (0.79 - 0.82), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.63 - 0.67), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.88 (0.81 - 0.99), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.26 (1.20 - 1.31), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.30 (0.29 - 0.34), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.23 (0.20 - 0.26), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.73 (1.60 - 1.84).

Untersuchtes Material: 5 ♀ aus dem nördlichen Fennoskandien.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus dem nördlichen Fennoskandien (Finnland, Norwegen) bekannt.

Wirtspflanze: *Salix lanata*. Die Eier werden in die Kätzchen abgelegt. Die Larven fressen später die Blätter der Wirtspflanze.

Amauronematus nuorbinjargi SAARINEN, 1949

Amauronematus nuorbinjargi SAARINEN, 1949: 57. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki, Outakoski, Nuorbinjarg.

Etikettiert: "Suomi, InL, Utsjoki, Outakoski, Nuorbinjarg, 23.VI.1947, leg. A. Saarinen", "Holotypus" [rot], "Typus *Amauronematus nuorbinjargi* Saar. ♀, A. Saarinen det. 1949". Erhaltungszustand: achttes Glied des rechten Fühlers fehlt. Der Holotypus befindet sich im "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki.

Diagnose: Abdomen überwiegend rötlich-braun, selten Tergite mit schwarzen Querflecken. Mesopleurum fein skulpturiert, wenig glänzend.

Beschreibung: ♀: Kopf rotbraun, fein runzlig skulpturiert und etwas glänzend. Klypeus, Wangen, Oberlippe und Basis der Mandibeln gelbweiß. Schwarz sind ein Ocellarleck, der mit den schwarzen Fühlergruben verbunden sein kann, die Klypeusgruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf. Scheitel meist geschwärzt bis auf zwei rotbraune Flecke, manchmal ganz rotbraun. Pronotum am Vorderrand schwarz liniert, am äußersten Vorderrand meist dorsolateral schmal weiß gerandet, Hinterecken weißlich, oft mit dunklem Fleck oder Streif. Parapterum und Tegula gelblich. Mesonotum meist größtenteils schwarz, fein skulpturiert und fast matt, Mittellappen lateral und apikal rotbraun, Seitenlappen in der Mitte, am Hinterrand und am Übergang zur Axilla mehr oder weniger ausgedehnt rotbraun. Axilla ganz oder größtenteils schwarz. Scutellum rotbraun, an der Vorderspitze und am Hinterrand schwarz, fein skulpturiert und leicht

glänzend, am Hinterrand die Skulpturierung schwächer und hier glänzend. Posttergit meist schwarz. Pectus meist schwarz, glänzend, manchmal gelbbraun, am Außenrand mit breiter dunkelbrauner Längsbinde. Mesopleurum gelb- oder rotbraun, fein skulpturiert und wenig glänzend. Katepimeron größtenteils schwarz, mit etwa 5 bis 30 Borsten. Beine gelb- oder rotbraun, Coxen an der Basis und außen sowie Trochanteren geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel oben braunschwarz liniert, oft nur im proximalen Bereich. Tibien und Tarsen braunschwarz. Hinterschenkel oben und manchmal auch unten schwarz liniert. Flügelgeäder braunschwarz, Costa und Stigma meist gelbbraun. Abdomen dorsal meist größtenteils rötlich-braun, 1. Tergit überwiegend schwarz, die folgenden manchmal mit braunschwarzem oder schwarzem Quersfleck, 9. und 10. Tergit rötlich-braun. Abdomen ventral und lateral rötlich-braun, manchmal bräunlich gefleckt. Sägescheide rötlich-braun, Spitze geschwärzt (Fig. 58), von oben betrachtet gleichmäßig spitz zulaufend, in Seitenansicht dorsal leicht eingebuchtet. Oberrand der Säge konvex, Unterrand konkav (Fig. 28).

♂: Kopf schwarz, Schläfen und Kopf seitlich hinter den Komplexaugen mehr oder weniger rotbraun. Untergesicht gelblich. Thorax schwarz bis auf folgende Bereiche: Pronotumhinterecke gelblich oder weißlich. Tegula weiß, innen oft geschwärzt oder fast ganz braunschwarz. Mesonotum fein skulpturiert und fast matt. Scutellum nur wenig skulpturiert und glänzend. Mesopleurum fein skulpturiert und wenig glänzend. Beine gelbbraun, Coxen größtenteils schwarz. Trochanteren teilweise geschwärzt. Schenkel an der Basis sowie oben und unten mehr oder weniger geschwärzt, Hinterschenkel manchmal fast ganz braunschwarz. Vorder- und Mitteltibien gelblich. Abdomen rötlich-braun, 1. Tergit ganz, 2. Tergit meist überwiegend schwarz. Die folgenden Tergite meist mit braunschwarzem oder schwarzem Quersfleck, selten nur der Hinterrand rötlich-braun.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=6, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.2 mm (6.8 - 8.8 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.91 (0.88 - 0.99), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.81 (0.79 - 0.82), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.81 (0.79 - 0.82), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.65 (0.60 - 0.66), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.92 (0.87 - 1.07), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.40 (0.38 - 0.42), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.90 (0.87 - 0.96), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.28 (0.25 - 0.28, n=5), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.50 (1.28 - 1.69, n=5).

♂: Minimum, Maximum (n=3). Länge: 6.6 - 7.0 mm, Fühlerlänge/Costalänge: 1.21 - 1.34, Länge 3./4. Fühlerglied: 0.76 - 0.81, Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.77 - 0.79, minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.61 - 0.64, Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.92 - 1.04, Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.41 - 0.47.

Untersuchtes Material: 11 ♂, 25 ♀ aus dem nördlichen Fennoskandien.

Verbreitung: Nördliches Fennoskandien (Finnland, Norwegen).

Wirtspflanze: In Präferenzversuchen legten Weibchen nur auf *Salix hastata* Eier ab.

Amauronematus propinquus SAARINEN, 1950

Amauronematus propinquus SAARINEN, 1950: 60. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Loppi.

Etikettierung: "Fennia, Loppi, 1.6.1941, A. Saarinen", "Prep. 524", "Typus" [rot], "Typus *Amauronematus propinquus* Saar., A. Saarinen det. 1950". Erhaltungszustand: linke Fühlergeißel fehlt. Der Typus befindet sich im "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki.

Diagnose: Oberrand der Säge stark konvex, Unterrand konkav oder fast gerade (Fig. 29). Mesonotum und meist Mesopleurum schwarz. Abdomen schwarz, umgeschlagene Seitenecken der Tergite größtenteils gelbweiß. Sägescheide zumindest an der Basis gelbbraun (Fig. 59).

Beschreibung: ♀: Kopf schwarz, hinter den Augen erweitert oder leicht verengt. Schläfen, Kopf hinter den Augen, Wangen und ein Fleck oberhalb des Klypeus braun. Klypeus, Oberlippe und Basis der Mandibeln gelbweiß. Thorax schwarz bis auf folgende Bereiche: Pronotum meckelbreit gelbweiß, manchmal mit dunklem Fleck. Parapterum und Tegula gelbbraun oder gelbweiß. Mesonotum fein skulpturiert und fast matt. Scutellum manchmal mit kleinem braunem Fleck, schwach runzlig skulpturiert, leicht glänzend. Mesopleurum gelbbraun, oft ausgedehnt geschwärzt bis ganz schwarz, fein und manchmal leicht runzlig skulpturiert, wenig glänzend. Epicnemium oft bräunlich aufgehellt. Katapimeron schwarz und nur an der hinteren Spitze manchmal etwas heller, Zahl der Borsten mit 0 bis etwa 40 sehr variabel. Pectus glänzend, zerstreut fein punktiert. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis mehr oder weniger ausgedehnt und Trochanteren meist geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel meist oben und unten schwarz liniert, Hinterschenkel braunschwarz. Tarsen gelbbraun, mehr oder weniger geschwärzt. Flügelgeäder schwarzbraun, Costa und Stigma gelblich oder bräunlich. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze schwarz, Hinterränder der Tergite manchmal schmal gelbbraun. Hinterrand des 8. Tergites sowie 9. und 10. Tergit gelbbraun, manchmal schwarz gefleckt. Abdomen ventral meist größtenteils gelbbraun, umgeschlagene Seitenecken der Tergite größtenteils gelbbraun, oft schwarz gefleckt. Sägescheide gelbbraun, Spitze sowie manchmal schmal Ober- und Unterrand geschwärzt (Fig. 59), in Aufsicht leicht bauchig. Oberrand der Säge stark konvex, Unterrand konkav oder fast gerade (Fig. 29).

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=10, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.5 mm (8.4 - 9.3 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.86 (0.80 - 1.03), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.84 (0.80 - 0.90), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.80 (0.77 - 0.82), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.58-0.76), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.85 (0.79 - 0.92), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.41 (0.38 - 0.47), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.84 (0.79 - 0.92), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.31 (0.27 - 0.36, n=9), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.20 (1.13 - 1.30, n=9).

Untersuchtes Material: 34 ♀ aus Finnland.

Verbreitung: Bisher nur aus dem südlichen Finnland bekannt.

Wirtspflanze: *Salix rosmarinifolia*.

Anmerkungen: Die Art steht *A. fallax* sehr nahe, die an der sehr nahe verwandten Weide *S. repens* lebt.

Amauronematus rufus KONOW, 1896

Amauronematus rufus KONOW, 1896: 161. Lectotypus ♀ (designiert von MUCHE 1975: 6).

Locus typicus: Rußland, Sibirien, Irkutsk.

Etikettiert: "Irkutsk, Sibirien", "Coll. Konow", "Am. rufus ♀, Lectotypus, Muche" [rot], "Coll. DEI Eberswalde". Erhaltungszustand: der ganze rechte und der halbe linke Vorderflügel fehlen, linke Valvula 1 fehlt. Der Typus befindet sich im Deutschen Entomologischen Institut, Eberswalde.

Diagnose: Fast vollständig gelbbraun. Säge sehr kurz (Fig. 30). Tractium kurz, 0.6-0.8x so lang wie die maximale Breite des Lamniums.

Beschreibung: ♀: Kopf ganz gelb- oder rotbraun, Untergesicht weißlich, hinter den Augen parallel oder leicht verengt. Manchmal mit kleinem schwarzem Fleck zwischen den Ocellen und hinter dem Scheitel. Bereich um des Hinterhauptsloch herum sehr schmal schwarz. Fühler schwarz oder schwarzbraun, die letzten Glieder etwas heller. Scapus und Pedicellus unten oft ausgedehnt gelbbraun. Thorax ganz gelb- bis rotbraun bis auf die folgenden Bereiche: Propleurum an der dorsalen Spitze schwarz und oft am Vorder- und Hinterrand mehr oder weniger schwarz gerandet. Mesonotum mit drei schwarzbraunen Längsstreifen, die aber ganz fehlen können, fein skulpturiert und fast matt. Mesopleurum fein skulpturiert und wenig glänzend. Die Naht zwischen Anepimeron und Katepimeron oft schmal geschwärzt. Katepimeron mit etwa 0 bis 20 Borsten. Scutellum fein skulpturiert und wenig glänzend. Scutellum und Posttergit am Hinterrand manchmal etwas geschwärzt. Postscutellum gelbbraun oder größtenteils schwarz mit gelbbraunem Fleck in der Mitte. Axilla manchmal mit schwarzem Fleck. Beine gelbbraun, Coxen an der äußersten Basis oft schmal schwarz gerandet. Schienen außen und Hinterschienen an der Spitze meist etwas geschwärzt. Tarsen außen leicht geschwärzt. Flügelgeäder überwiegend dunkelbraun, Costa und Stigma hellbraun oder gelblich. Abdomen gelbbraun bis auf einen dunklen, oft median geteilten dunkelbraunen Fleck in der Mitte der Tergite. Bei hellen Formen der ganze Hinterleib gelbbraun bis auf den dunklen Rand des ersten Tergites um die Blöße herum. Sägescheide gelbbraun, äußerste Spitze meist geschwärzt (Fig. 60), in Aufsicht gleichmäßig spitz zulaufend. Säge sehr kurz, Tractium 0.6-0.8x so lang sie die maximale Breite des Lamniums (Fig. 30). Ctenidium mit relativ kleinen und gleichgestalteten Borsten.

♂: Kopf schwarz, fein runzlig skulpturiert und nur wenig glänzend, hinter den Augen verengt. Schläfen, Kopf seitlich hinter den Komplexaugen und schmal die inneren Orbiten gelbbraun. Untergesicht weißlich. Fühler schwarz. Propleurum größtenteils gelbbraun. Pronotum am Vorderrand schwarz, Hinterecken sowie die Tegula und Parapterum gelbbraun. Mesonotum schwarz, fein skulpturiert und nur sehr wenig glänzend. Mesopleurum gelbbraun, meist im unteren und vorderen Teil ausgedehnt geschwärzt, fein skulpturiert und wenig glänzend. Pectus schwarz, in der Mitte manchmal aufgeheilt. Katepimeron meist größtenteils schwarz. Metepisternum und Metepimeron größtenteils gelbbraun. Scutellum schwarz, nur wenig skulpturiert und glänzend. Posttergit ebenfalls schwarz. Flügelgeäder braunschwarz, Costa und Stigma etwas heller. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und Trochanteren partiell geschwärzt. Schenkel oben an der Basis und unten schwarz liniert. Hinterschenkel oben manchmal durchgehend schwarz liniert. Vorder- und Mitteltibien und -tarsen gelbbraun, Hintertibien außen und an der Spitze sowie die Hintertarsen geschwärzt. Abdomen dorsal schwarzbraun, Hinterränder der Tergite manchmal hinten gelbbraun gerandet. Abdomen an der Spitze sowie lateral und ventral gelbbraun.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=8, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.8 mm (7.8 - 9.6 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.98 (0.92 - 1.02, n=7), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.80 (0.77 - 0.88), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.80 (0.76 - 0.85), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.59 - 0.72), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.86 (0.80 - 0.89), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.41 (0.37 - 0.49), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.80 (0.77 - 0.84, n=7), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.34 (0.28 - 0.36, n=6), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 0.64 (0.55 - 0.84, n=6).

♂: Minimum, Maximum (n=3). Länge: 6.8 - 7.4 mm, Fühlerlänge/Costalänge: 1.32 - 1.44, Länge 3./4. Fühlerglied: 0.78 - 0.85, Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.79 - 0.81, minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.63 - 0.67, Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.92 - 0.96, Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.35 - 0.45.

Untersuchtes Material: 16 ♂ 34 ♀ Individuen aus Finnland und Ostsibirien.

Verbreitung: Finnland, Ostsibirien (Irkutsk), Magadan, Kamtschatka.

Wirtspflanze: *Salix pentandra*, im östlichen Teil des Verbreitungsgebietes möglicherweise *S. pseudopentandra*.

Anmerkungen: Die Imagines aus Finnland, bei denen es sich zum Teil um gezogenes Material handelt, stimmen morphologisch sehr gut mit dem Typus und anderen Individuen aus Sibirien überein. Daher wurden sie als konspezifisch betrachtet, obgleich sich das Verbreitungsgebiet der Wirtspflanze *S. pentandra* östlich nur bis etwa zum Jennisei ausdehnt und nicht bis nach Irkutsk reicht (SKVORTSOV 1969). Allerdings kommt hier die nahe verwandte Art *S. pseudopentandra* vor, die hier möglicherweise die Wirtspflanze darstellt.

Amauronematus schlueteri ENSLIN, 1915

Amauronematus schlueteri ENSLIN, 1915: 405. Lectotypus ♀, hiermit festgelegt.

Locus typicus: Schweden, Lappland, Njunjes, Sarek Nationalpark.

Etikettiert: "Type" [rot], "Njunjes, Lappland, Dr. Schlüter, Halle a.S.", "Amauronematus schlueteri Enslin ♀, Dr. Enslin det.", Etikett mit der linken Valvula 1, "Lectotypus, Amauronematus schlueteri Enslin ♀, det. S. Schmidt 1996" [rot]. Erhaltungszustand: 6.-9. Glied des rechten Fühlers fehlen. Der Typus befindet sich in der Zoologischen Staatssammlung München.

Amauronematus lundbohmi MALAISE, 1920: 119.

Locus typicus: Schweden, Torne Träsk. (Syntypen 4♂, 12♀, nicht untersucht). Synonymisiert durch LINDQVIST 1940: 60.

Amauronematus uliginosae MALAISE, 1920: 122.

Locus typicus: Schweden, Blidö, Resarö Rönninge (Syntypen 9♂, 48♀, nicht untersucht). Synonymisiert durch LINDQVIST 1940: 60.

Amauronematus squamosus LINDQVIST, 1959: 14. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki.

Typus nicht untersucht.

Diagnose: Sägescheide von oben gesehen kurz, nur wenig länger als breit, relativ stumpf, in Seitenansicht kürzer als die Breite an der Basis (Fig. 61). Katepimeron in der Regel ohne, selten mit 1-3 Borsten. Mesopleurum gelbbraun, fein skulpturiert und wenig glänzend.

Beschreibung: ♀: Kopf braun, Klypeus, Wangen, Oberlippe und Basis der Mandibeln weißlich. Schwarz sind ein Ocellarleck, der sich bis zu den schwarzen Fühlergruben ausdehnt, der Scheitel ganz oder größtenteils, die Klypeusgruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf. Propleurum größtenteils schwarz. Pronotum am Vorderrand schwarz liniert, Hinterecken weißlich, oft mit dunklem Fleck oder Streif. Parapterum und Tegula gelbweiß. Mesonotum meist größtenteils schwarz, fein skulpturiert und leicht glänzend, Mittellappen des Mesonotums lateral und apikal gelbbraun, Seitenlappen in der Mitte, am Hinterrand und am Übergang zur Axilla mehr oder weniger ausgedehnt gelbbraun. Axilla ganz oder größtenteils schwarz. Scutellum meist schwarz mit zwei braunen Flecken in der vorderen Hälfte, manchmal im vorderen Teil gelbbraun, fein skulpturiert und leicht glänzend, in der hinteren Hälfte Skulpturierung deutlich schwächer und hier glänzend. Posttergit. Pectus schwarz, glänzend, in der Mitte oft aufgeheilt. Mesopleurum gelbbraun, fein skulpturiert und wenig glänzend. Katepimeron größtenteils schwarz, in der Regel ohne, manchmal mit je bis ca. 5 Borsten. Metepisternum und Metepimeron größtenteils schwarzbraun. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und außen sowie Trochanteren außen geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel oben braunschwarz liniert, unten oft

nur im proximalen Bereich. Hintertibien außen und an der Spitze geschwärzt. Tarsen außen und zur Spitze etwas geschwärzt. Flügelgeäder dunkelbraun bis schwarz, Costa und Stigma meist dunkelbraun, letzteres mit aufgehellter Scheibe. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze ganz schwarz oder die Hinterränder der Tergite braun, 9. und 10. Tergit gelbbraun. Abdomen ventral und lateral gelbbraun, manchmal bräunlich gefleckt. Sägescheide dunkelbraun, Spitze geschwärzt, von oben betrachtet kurz und relativ stumpf, kaum länger als an der Basis breit, in Seitenansicht kürzer als die Basisbreite, Oberrand gerade oder sehr leicht konkav (Fig. 61). Oberrand der Säge stark konvex, Unterrand gerade oder leicht konkav (Fig. 31).

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=7, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.2 mm (6.8 - 7.9 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.97 (0.90 - 1.04), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.82 (0.78 - 0.85), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.82 (0.78 - 0.83), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.61 - 0.67), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.96 (0.85 - 1.03), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.40 (0.37 - 0.43), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.84 (0.77 - 0.88), Lammiumbreite/Lammiumlänge: 0.29 (0.27 - 0.30, n=6), Tractiumlänge/Lammiumbreite: 1.02 (0.92 - 1.07, n=6).

Untersuchtes Material: 23 ♀ aus Finnland und Norwegen.

Verbreitung: Nordeuropa, Sibirien.

Wirtspflanze: *Vaccinium uliginosum* und *V. myrtillus*.

Anmerkungen: Die Beschreibungen von *A. lundbohmi* MALAISE, *A. uliginosae* MALAISE und *A. squamosus* LINDQVIST lassen keine Zweifel an ihrer Zugehörigkeit zu *schlueteri*.

Amauronematus septentrionalis SAARINEN, 1950

Amauronematus septentrionalis SAARINEN, 1950: 54. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki, Outakoski.

Etikettierung: "Suomi, InL., Utsjoki, Outakoski, 10.6.1947, A. Saarinen.", "Prep. 521", "Typus" [rot], "Typus *Amauronematus septentrionalis* Saar., A. Saarinen det. 1950". Erhaltungszustand: gut. Der Typus befindet sich im "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki.

Nematus (Amauronematus) taiganus ZHELOCHOVTSEV, 1988: 98. Holotypus ♀, *syn nov.*

Locus typicus: Rußland, Ostsibirien, Magadan.

Etikettierung: "Магадан, 16.VI.1963, Желочовцев, "Nematus (*Amauronematus*) taiganus sp.n. ♀, A. Zhelochovtsev det.", "Holotypus *Nematus (Amauronematus) taiganus* ♀, Zhelochovtsev 1988" [rot]. Erhaltungszustand: gut. Der Typus befindet sich im "Zoological Museum Moscow State University".

Diagnose: Mesopleurum rotbraun, fein runzlig skulpturiert, wenig glänzend bis matt. Hinterkopf in der Regel schwarz. Abdomen dorsal schwarz, 8. Tergit im apikalen Teil, 9. und 10. Tergit gelbbraun.

Beschreibung: ♀: Kopf braun, schwarz sind ein Ocellarleck, der Scheitel, die Fühlergruben und die Klypeusgruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf. Klypeus, Oberlippe und Basis der Mandibeln gelbweiß. Das Ausmaß der schwarzen Färbung variiert, so daß Hinterkopf und Scheitel manchmal heller sein können oder bei dunklen Individuen der ganze Kopf bis auf die mehr oder weniger braunen Schläfen und das gelbweiße Untergesicht ausgedehnt geschwärzt ist. Pronotum gelbweiß, am Vorderrand schwarz, seitlich meist mit kleinem dunklem Fleck oder Streif. Tegula und Parapterum gelbbraun. Propleurum geschwärzt. Mesonotum rotbraun, fein

skulpturiert und matt. Ein Streifen auf dem Mittellappen des Mesonotums, die und die Seitenlappen größtenteils schwarz, bei dunklen Formen Mesonotum fast vollständig schwarz. Scutellum schwarz mit breiter brauner Querbinde oder braunem Fleck, der manchmal durch eine dunkle Längslinie unterteilt ist, vor allem in der apikalen Hälfte meist wenig skulpturiert und glänzend. Mesopleurum rotbraun, in der oberen Ecke manchmal verdunkelt, fein runzlig skulpturiert und schwach glänzend bis matt. Epicnemium meist etwas dunkler als das Mesopleurum und glänzend. Pectus meist schwarz, glänzend. Katepimeron schwarz, im dorsalen und apikalen Bereich oft aufgehellte, meist mit weniger als fünf Borsten. Metepisternum braun, am Vorder- und Oberrand geschwärzt. Metepimeron meist größtenteils schwarz. Coxen hellbraun, an der Basis und außen mehr oder weniger geschwärzt. Trochanteren hellbraun, an der Basis, innen und außen meist etwas geschwärzt. Beine hellbraun, Schenkel meist oben und unten schwarz liniert oder ganz dunkelbraun und nur die äußersten Enden hellbraun. Schienen an der Spitze geschwärzt und vor allem die Hinterschienen außen schwärzlich liniert. Flügelgeäder dunkelbraun, Costa heller, Stigma nur am Rand dunkelbraun, Scheibe aufgehellte. Abdomen dorsal schwarz, sehr fein skulpturiert und fast matt. Hinterränder manchmal schmal weißlich, Hinterrand des 8. Tergites und 9. -10. Tergit gelbbraun. Umgeschlagene Seitenecken der Tergite braun oder ausgedehnt geschwärzt. Sternite gelbbraun. Sägescheide in der Regel dunkelbraun, apikal und dorsal geschwärzt (Fig. 62), in Aufsicht gleichmäßig zugespitzt. Oberrand der Säge leicht konvex, Unterrand leicht konkav (Fig. 32).

♂: Ganz schwarz bis auf folgende Bereiche braun: ventrale Hälfte des Klypeus, Oberlippe, Basis der Mandibeln, manchmal ein Fleck auf den Wangen und teilweise die Schläfen, manchmal die Pronotumcke, äußerste Spitzen der Coxen und Trochanteren, Vorder- und Mittelschenkel im apikalen Bereich mehr oder weniger, Tibien und Tarsen, wobei die Tibien außen und an der Spitze sowie die Tarsen geschwärzt sein können, Hinterrand des 8. Tergites, Hypopygium und Genitalapparat. Manchmal auch die Hinterränder der umgeschlagenen Seitenecken der Tergite und der Sternite mit schmalen hellem Rand. Färbung des Flügels mit Geäder wie beim Weibchen. Skulpturierung ebenfalls wie beim Weibchen.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=53, wenn nicht anders angegeben) Länge: 8.4 mm (7.1 - 9.7 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.82 (0.73 - 0.96), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.84 (0.69 - 0.93), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.82 (0.76 - 0.88), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.62 (0.57 - 0.73), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.88 (0.73 - 0.97), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.03 (0.91 - 1.17, Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.40 (0.32 - 0.45), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.25 (0.20 - 0.29, n=36), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.29 (1.04 - 1.93, n=37).

♂: (Median (Minimum, Maximum), n=6, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.2 mm (6.4 - 7.7 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 1.20 (1.11 - 1.30, n=5), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.79 (0.76 - 0.88), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.82 (0.78 - 0.86), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.61 (0.59 - 0.64), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.93 (0.83 - 1.08), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.39 (0.34 - 0.46).

Untersuchtes Material: 48 ♂, 108 ♀ Individuen dem nördlichen Fennoskandien und Ostsibirien.

Verbreitung: Finnland, Magadan.

Wirtspflanze: In Europa an *S. glauca*, daneben wurden auch Larven an *S. lapponum*, *S. lanata*, und *S. phylicifolia* gefunden. In Eiablageversuchen bevorzugten die Weibchen *S. glauca* (siehe Kap. 5.1). Wirtspflanze im östlichen Teil des Verbreitungsgebietes nicht bekannt.

Anmerkungen: Im nördlichen Fennoskandien häufig, möglicherweise circumboreal. Eine der variabelsten Arten des *A. fallax*-Komplexes, bei der auch die Form der Säge einer deutlichen Variation unterliegt.

Amauronematus subfuscus sp. n.

Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Toivakka.

Etikettierung: "FENNIA Tb Toivakka 688:45, 6.6.1973 Eila Tiihonen", "coll. V.J. Karvonen" [grün], "S124", "Holotype *Amauronematus subfuscus* n.sp. ♀ S. Schmidt" [rot], Etikett mit der linken Valvula 1. Erhaltungszustand: gut. Der Typus befindet sich in Coll. S. Schmidt. 32 Weibchen wurden als Paratypen designiert.

Amauronematus pallicercus auct.

Diagnose: Überwiegend gelbbraun. Unterrand der Säge konvex (Fig. 34). Mesopleurum fein skulpturiert, wenig glänzend.

Beschreibung: ♀: Kopf gelbbraun, hinter den Augen parallel oder leicht verengt. Schwarz sind ein Ocellarleck, der nicht weit über die Ocellen hinausreicht, die Fühlergruben, Klypeusgruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf um das Hinterhauptsloch herum. Scheitel oft schwarz gefleckt. Untergesicht weißlich. Fühler schwarz, Scapus größtenteils und Pedicellus teilweise hellbraun. Thorax gelb- oder rotbraun bis auf die folgenden Bereiche: Propleurum meist geschwärzt. Mesonotum mit drei schwarzen Längsstreifen, von denen der mittlere auch fehlen kann, fein skulpturiert und leicht glänzend, seitlich etwas weniger skulpturiert und stärker glänzend. Scutellum fein skulpturiert und leicht glänzend, im hinteren Teil schwarz. Posttergit gelbbraun oder schwarz, Postscutellum meist größtenteils schwarz. Mesopleurum fein skulpturiert und nur sehr wenig glänzend, Außenrand des Pectus mit einem dunkelbraunen Band abgegrenzt, das oft nur schwach teilweise ausgebildet ist und auch fehlen kann. Axilla gelbbraun oder schwarz. Katepimeron gelbbraun, am Vorderrand geschwärzt, mit etwa 5 bis 30 Borsten. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis manchmal schmal und manchmal partiell die Trochanteren geschwärzt. Schenkel meist oben und unten schwarz liniert, manchmal vollständig gelbbraun. Flügelgeäder überwiegend dunkelbraun, Costa und Stigma hellbraun oder gelblich. Abdomen dorsal meist überwiegend schwarz, Hinterränder der Tergite oft gelbbraun gerandet. Bei hellen Formen der ganze Hinterleib gelbbraun bis auf den dunklen Vorder- und Hinterrand im mittleren Bereich des 1. Tergites. Sägescheide gelbbraun, Spitze meist geschwärzt und manchmal auch schmal der Oberrand (Fig. 64), in Aufsicht leicht bauchig. Säge Fig. 34.

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=16, wenn nicht anders angegeben). Länge: 8.2 mm (7.6 - 9.6 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.88 (0.79 - 0.93), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.80 (0.77 - 0.86), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.79 (0.77 - 0.83), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.66 (0.63 - 0.72), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.86 (0.83 - 0.97), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.41 (0.36 - 0.50), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 0.93 (0.88 - 1.00, n=15), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.27 (0.24 - 0.37), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.17 (1.02 - 1.33).

Untersuchtes Material: 33 ♀ aus Finnland.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus dem südlichen Finnland bekannt.

Wirtspflanze: *Salix phylicifolia*.

Anmerkungen: Sehr ähnlich zu *A. amacula*, die ebenfalls an *S. phylicifolia* lebt.

Amauronematus subnitens SAARINEN, 1950

Amauronematus subnitens SAARINEN, 1950: 49. Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki, Outakoski.

Etikettierung: "Suomi, InL., Utsjoki, Outakoski, A. Saarinen", "Prep. 520", "Typus" [rot], "Typus Amauronematus subnitens Saar., A. Saarinen det. 1950", Etikett mit beiden Valvula 1. Erhaltungszustand: gut. Der Typus befindet sich im "Department of Applied Zoology" der Universität Helsinki.

Diagnose: Ventraler Rand der Säge gerade (Fig. 35). Sägescheide von oben betrachtet schmal, spitz zulaufend mit leicht konkaven Seiten, in lateraler Ansicht dorsal meist leicht eingebuchtet (Fig. 65). Mesopleurum gelbbraun, wenig skulpturiert und glänzend.

Beschreibung: ♀: Kopf braun, leicht runzlig skulpturiert, Oberkopf weniger skulpturiert und glänzend. Schwarz sind ein Ocellarfleck, der Scheitel mehr oder weniger, die Fühlergruben, Klypeusgruben und die Interantennalgrube sowie meist der Hinterkopf. Untergesicht etwas heller. Fühler schwarz, Scapus unten manchmal aufgehellte. Propleurum größtenteils schwarz. Pronotum am Vorder- und Hinterrand schwarz liniert, Ecken gelbbraun mit dunklem Fleck. Parapterum und Tegula gelbbraun, letztere vorne geschwärzt. Mesonotum schwarz, Mittellappen fein skulpturiert, Seitenlappen weniger skulpturiert und glänzend. Rotbraun sind der Mittellappen lateral und apikal sowie die Seitenlappen innen und am Übergang zur schwarzen Axilla. Scutellum bis auf einen braunen Fleck in der Mitte schwarz, wenig skulpturiert und glänzend. Pectus schwarz, glänzend. Mesopleurum gelb- bis rotbraun, nur sehr wenig skulpturiert und glänzend. Katepimeron größtenteils schwarz, Borstenzahl sehr variabel von 0 bis etwa 20. Metepisternum und Metepimeron größtenteils gelbbraun. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und Trochanteren teilweise geschwärzt. Schenkel oben und unten schwarz liniert. Spitze der Hintertibien dunkelbraun bis schwarz, Tarsen geschwärzt. Flügelgeäder dunkelbraun bis schwarz, Costa und Stigma hellbraun bis gelblich. Abdomen dorsal braunschwarz, Hinterränder der Tergite braun, 9. und 10. Tergit gelbbraun. Zehntes Tergit manchmal mit schwarzen Flecken. Abdomen ventral und lateral gelbbraun. Sägescheide braun, Spitze geschwärzt, von oben betrachtet schmal, spitz zulaufend mit leicht konkaven Seiten, in lateraler Ansicht dorsal mit leichter Einbuchtung (Fig. 65). Spitze dunkler, apikal dicht behaart. Oberrand der Säge konvex, Unterrand gerade oder schwach konkav (Fig. 35).

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=8, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.7 mm (6.6 - 9.1 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.89 (0.80 - 0.92, n=7), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.82 (0.76 - 0.84), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.81 (0.77 - 0.84), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.61 - 0.69), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.89 (0.85 - 0.94), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.04 (0.88 - 1.13), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.40 (0.35 - 0.47), Lamniumbreite/Lamniumlänge: 0.27 (0.26 - 0.30), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.02 (0.79 - 1.23).

Untersuchtes Material: 10 ♀ Finnland und Norwegen.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus dem nördlichen Fennoskandien (Finnland, Norwegen) bekannt.

Wirtspflanze: *Salix phylicifolia*.

Amauronematus tenuis sp. n.

Holotypus ♀.

Locus typicus: Finnland, Utsjoki, Kevo.

Etikettierung: "L. 7.VI.1989 Li: Utsjoki, Kevo, 68°45' N 27° E FINLAND, leg. St. Schmidt", "E89/445, B67lp, V91/103", "Holotype Amauronematus tenuis n.sp. ♀, S. Schmidt" [rot], Etikett mit der linken Valvula 1. Erhaltungszustand: gut. 15 weitere Weibchen wurden als Paratypen festgelegt. Der Holotypus befindet sich in coll. S. Schmidt.

Diagnose: Mesopleurum gelbbraun, meist wenig skulpturiert und glänzend. Untergesicht weißlich. Metatarsus der Hintertarsen braunschwarz bis schwarz.

Beschreibung: ♀: Kopf braun, hinter den Augen wenig verengt oder parallel. Klypeus, Wangen, Oberlippe und Basis der Mandibeln weißlich. Schwarz sind ein Ocellarleck, der Scheitel ganz oder größtenteils, die Fühlergruben, die Klypeusgruben, die Interantennalgrube und der Hinterkopf. Bei manchen Individuen ist die gelbweiße Färbung mehr gelblich. Propleurum größtenteils schwarz. Pronotumhinterecken weißlich, oft mit dunklem Fleck oder Streif. Parapterum und Tegula gelbweiß, bei manchen Individuen mehr gelblich. Grundfärbung des Mesonotums rotbraun, Mittellappen mit schwarzem Streif, fein skulpturiert und fast matt, Seitenlappen fast ganz schwarz. Axilla schwarz, nur im oberen Bereich mehr oder weniger braun. Scutellum schwarz mit braunem Querfleck in der Mitte, der durch einen schwarzen Längsstrich in zwei Flecke unterteilt sein kann, Oberfläche leicht skulpturiert und glänzend, manchmal jedoch stärker skulpturiert und fast matt. Pectus schwarz, glänzend. Mesopleurum gelbbraun, nur sehr wenig skulpturiert und glänzend, manchmal leicht skulpturiert, aber deutlich glänzend. Katepimeron größtenteils schwarz, Borstenzahl sehr variabel von 0 bis etwa 30. Metepisternum und Metepimeron gelblich, letzteres geschwärzt. Beine gelbbraun, Coxen an der Basis und Trochanteren oft geschwärzt. Vorder- und Mittelschenkel oben schwarz liniert, unten oft nur im proximalen Bereich, Hinterschenkel in der Regel nur oben schwarz liniert. Hintertibien oft schwarz liniert, Spitzen dunkelbraun bis schwarz. Flügelgeäder dunkelbraun bis schwarz, Costa und Stigma meist dunkelbraun, letzteres in am Rand kaum dunkler als in der Mitte. Abdomen dorsal bis auf die Abdomenspitze ganz schwarz oder die Hinterränder der Tergite braun. Hinterrand des 8. sowie 9. und 10. Tergit gelbbraun, manchmal schwarz gefleckt. Abdomen ventral und lateral gelbbraun, manchmal schwärzlich gefleckt. Sägescheide dunkelbraun, Spitze sowie Oberrand und manchmal auch Unterrand geschwärzt (Fig. 66), von oben betrachtet gleichmäßig spitz zulaufend. Oberrand der Säge konvex, Unterrand im Bereich des Lamniums konvex (Fig. 36). Zähne des Ctenidiums nicht sehr dicht stehend, Lücken freilassend, relativ ungleichförmig in ihrer Länge (Fig. 51).

♂: Unbekannt.

Vermessungen: ♀: (Median (Minimum, Maximum), n=12, wenn nicht anders angegeben). Länge: 7.3 mm (6.3 - 8.8 mm), Fühlerlänge/Costalänge: 0.84 (0.77 - 0.92), Länge 3./4. Fühlerglied: 0.80 (0.74 - 0.82), Kopfhöhe/Kopfbreite: 0.82 (0.79 - 0.87), minimaler/maximaler Durchmesser eines Komplexauges: 0.64 (0.61 - 0.69), Scutellumlänge/Scutellumbreite: 0.89 (0.77 - 1.00), Länge der Sägescheide/Hinterschenkellänge: 1.08 (1.01 - 1.18), Länge des inneren Sporns der Hinterschiene/Länge des Basitarsus: 0.40 (0.37 - 0.46), Lamniumbreite/ Lamniumlänge: 0.26 (0.24 - 0.32, n=14), Tractiumlänge/Lamniumbreite: 1.20 (1.00 - 1.36, n=15).

Untersuchtes Material: 16 ♀ aus Finnland und Norwegen.

Verbreitung: Bis jetzt nur aus dem nördlichen Fennoskandien (Finnland, Norwegen) bekannt.

Wirtspflanze: *Salix glauca* und *S. lapponum*. In Präferenzversuchen legten die Weibchen auch in geringem Maße auf *S. lanata* ab (vgl. Kap. 5.1, Fig. 4). *S. phylicifolia* wurde nicht angenommen.

7.3.4 Bestimmungsschlüssel für die Weibchen

Innerhalb der Nematinae, die durch die konvergierenden Venen M und 1m-cu und die gestielte oder zusammengezogene Anazelle im Vorderflügel sowie zwei geschlossene Mittelzellen im Hinterflügel gut charakterisiert sind, läßt sich die Gattung *Amauronematus* durch die folgenden Merkmale abgrenzen: Stirn im Bereich der Fühleransätze in seitlicher Ansicht nicht, oder, bei

kleinen Arten (< 6 mm), leicht vorgezogen; innere Orbiten in dorsaler Ansicht meist deutlich konkav; Kopf langgestreckt und flach; Labrum oft verlängert; Mesonotum und Mesopleurum oft skulpturiert und matt.

- 1 Ctenidium der Säge besteht meist aus kleinen und borstenförmigen Zähnen. Sägescheide in dorsaler Ansicht meist parallel oder zur Spitze verbreitert. Ovipositor länger oder kürzer als der Hinterschenkel. übrige *Amauronematus*
- Ctenidium besteht aus spornartig vergrößerten Zähnen. Sägescheide in dorsaler Ansicht spitz zulaufend, an der Basis 3-4x so breit wie ein Cercus. Ovipositor nur wenig kürzer oder etwa so lang wie der Hinterschenkel (0.77-1.18). Größere Arten um 8 mm (6.3-9.7 mm) 2
- 2 Mittlere Tergite des Abdomens rotbraun oder Abdomen größtenteils rotbraun, dann aber erstes Tergit und mindestens ein Tergit (meistens das 8.) an der Hinterleibsspitze schwarz gefleckt. Sägescheide meist überwiegend schwarz (Fig. 67), Säge Fig. 37 und 52 *histrion* (SERV.)
- Mittlere Tergite des Abdomens geschwärzt. Abdomen zumindest an der Basis deutlich geschwärzt, wenn überwiegend gelbbraun, dann apikale Tergite nicht geschwärzt. Sägescheide braun bis schwarz 3¹
- 3 (2) Mesepisternum schwarz, selten leicht aufgehell. Thorax und Abdomen überwiegend dunkelbraun bis schwarz 13
- Mesepisternum gelb bis rotbraun. Thorax und Abdomen überwiegend gelbbraun . . 4
- 4 (3) Pectus gelbbraun, manchmal verdunkelt. Selten Pectus mit schwarzbraunem Längsstreifen. Hinterkopf weitgehend gelbbraun. Sägescheide von oben betrachtet bauchig. Ventraler Rand der Säge konvex (vgl. Fig. 30 und 40) 5
- Pectus entweder schwarz oder gelbbraun mit schwarzbraunem Längsstreifen, dieser manchmal unvollständig. Wenn Pectus und Mesepisternum ganz gelbbraun, dann ventraler Rand der Säge gerade (vgl. Fig. 23) und Sägescheide von oben betrachtet nicht bauchig oder Hinterkopf größtenteils schwarzbraun 6
- 5 (4) Sägescheide weniger als 0.84x so lang wie die Hinterschenkellänge. Hinterkopf gelbbraun, nur um des Hinterhauptsloch herum schmal geschwärzt. Körper fast vollständig gelbbraun. Mesepisternum fein skulpturiert, matt. Sägescheide Fig. 60, Säge Fig. 30 und 45 *rufus* KNW.
- Sägescheide mehr als 0.88x so lang wie die Hinterschenkellänge. Hinterkopf um das Hinterhauptsloch herum deutlich geschwärzt. Thorax und Abdomen ausgedehnter geschwärzt. Mesepisternum fein skulpturiert und wenig glänzend. Sägescheide Fig. 64, Säge Fig. 34 und 49 *subfuscus* sp. n.

¹ Hierher führt auch der mitteleuropäische *A. striatus* (HARTIG, 1837), der sich von den folgenden Arten durch den hinter den Augen deutlich erweiterten Kopf unterscheidet. Aus Mitteleuropa sind neben einigen unbeschriebenen Arten bisher nur *fallax*, *histrion* und *striatus* bekannt. Die mitteleuropäischen Arten werden in einer späteren Bearbeitung behandelt.

- 6 (4) Abdomen überwiegend rötlich-braun, selten Tergite mit schwarzen Querflecken. Kopf und Thorax rotbraun mit schwarzer Zeichnung. Pectus, Coxen, Mesepimeron, Schenkel, Tibienspitzen und Tarsen mehr oder weniger geschwärzt. Sägescheide Fig. 58, Säge Fig. 28 und 43 *nuorbinjargi* SAAR.
 – Abdomen dorsal dunkler, Tergite 1-6 größtenteils schwarz 7
- 7 (6) Sägescheide meist weniger als 0.88x so lang wie die Hinterschenkellänge, Oberrand in Seitenansicht oft vor der Spitze mit leichter Einbuchtung (Fig. 61), in Aufsicht kurz, nur wenig länger als breit, relativ stumpf. Lamnium am Unterrand meist konkav (Fig. 31). Katepimeron in der Regel ohne, selten mit 1-3 Borsten. *schlueteri* ENSL.
 – Sägescheide meist deutlich mehr als 0.88x so lang wie die Hinterschenkellänge, Oberrand in Seitenansicht zur Spitze hin abgerundet und dorsal meist ohne Einbuchtung (vgl. Fig. 53), in Aufsicht in der Regel länger als breit und zugespitzt. Lamnium am Unterrand gerade oder konvex (vgl. Fig. 23 und 33). Katepimeron mit mehr Borsten. 8
- 8 (7) Sägescheide einfarbig gelbbraun (Fig. 53), selten die äußerste Spitze dunkler. Form der ventralen Zähne im apikalen Teil des Lamniums verschieden von denen im mittleren Bereich (Fig. 23 und 38). Hinterkopf gelbbraun, um das Hinterhauptsloch geschwärzt. Mesepisternum in der Regel gelb- oder rotbraun, meist durch ein schwarzes Band gegen den Pectus abgegrenzt. Mesopleuren fein skulpturiert, leicht glänzend.
 *amicula* SAAR.
 – Sägescheide zumindest apikal deutlich geschwärzt (vgl. Fig. 62). Form der ventralen Zähne im apikalen Teil des Lamniums nicht verschieden von denen im mittleren Bereich. Hinterkopf meist ganz braunschwarz 9
- 9 (8) Mesepisternum rotbraun, fein runzlig skulpturiert und wenig glänzend bis matt. Seitenlappen des Mesonotums gelbbraun mit schwarzem Streifen. Abdomen dorsal schwarz, nur Hinterrand des 8. sowie 9. und 10. Tergit schwarz. Sägescheide Fig. 62, Säge Fig. 32 und 47 *septentrionalis* SAAR.
 – Mesepisternum gelbbraun, schwach skulpturiert und glänzend. Seitenlappen des Mesonotums in der Regel fast ganz schwarz, nur im hinteren Bereich mehr oder weniger aufgehellte 10
- 10 (9) Lamnium weniger als 0.22x so breit wie lang. Tractium mehr als 1.54x so lang wie die Lamniumbreite. Katepimeron meist ohne Borsten. Sägescheide gelbbraun, dorsal und an der Spitze geschwärzt (vgl. Fig. 54). Lamnium ventral stark konvex, die ventralen Zähne im mittleren Bereich deutlich abstechend (vgl. Fig. 24) 11
 – Lamnium mehr als 0.24x so breit wie lang (vgl. Fig. 26 und 41). Tractium weniger als 1.36x so lang wie die Lamniumbreite. Katepimeron meist mit Borsten. Sägescheide in der Regel ausgedehnter geschwärzt (vgl. Fig. 65). Säge ventral weniger konvex und ventrale Zähne nicht deutlich abstechend (vgl. Fig. 35) 12
- 11 (10) Abdomen dorsal gelbbraun, nur das erste Tergit überwiegend schwarz, die übrigen mit zur Spitze hin kleiner werdenden, dunkelbraunen Querflecken. Sägescheide Fig. 54, Säge Fig. 24 und 39 *hartigi* SAAR.
 – Abdomen dorsal schwarz bis auf den Hinterrand des 8. Tergites sowie das 9. und 10. Tergit, die gelbbraun sind. Sägescheide Fig. 54, Säge Fig. 24 und 39 . . *arvii* VIKB.

- 12 (10) Ventraler Rand der Säge gerade im mittleren Bereich (Fig. 35). Sägescheide in seitlicher Ansicht dorsal meist leicht eingebuchtet, in Aufsicht schmal, spitz zulaufend mit leicht konkaven Seiten, gelbbraun, Spitze geschwärzt (Fig. 65). Untergesicht hellbraun. Mesepisternum wenig skulpturiert und glänzend *subnitens* SAAR.
- Ventraler Rand der Säge im mittleren Bereich konkav (vgl. Fig. 26 und 42). Untergesicht, vor allem der Klypeus, meist weißlich. Sägescheide in seitlicher Ansicht dorsal nicht eingebuchtet (vgl. Fig. 56 und 66), in Aufsicht gleichmäßig spitz zulaufend, braun, apikal meist ausgedehnt geschwärzt 12
- 12 (11) Sägescheide weniger als 0.93x so lang wie die Hinterschenkellänge. Katepimeron gelbbraun, im vorderen Teil mehr oder weniger geschwärzt. Mesepisternum fein skulpturiert und leicht glänzend. Sägescheide Fig. 56, Säge Fig. 26 und 41
- Sägescheide mehr als 1.01x so lang wie die Länge eines Hinterschenkels. Katepimeron fast vollständig schwarz. Mesepisternum meist wenig skulpturiert und glänzend. Sägescheide Fig. 66, Säge Fig. 36 und 51 *mimus* sp. n.
- Sägescheide mehr als 1.2x so lang wie die Hinterschenkellänge. Oberrand der Säge gerade (Fig. 27 und 42). Thorax und Abdomen dorsal schwarz bis auf den Hinterrand des 8. sowie 9. und 10. Tergit. Sägescheide Fig. 57 *nigrinus* sp. n.
- Sägescheide weniger als 1.2x so lang wie die Hinterschenkellänge. Oberrand der Säge konvex (vgl. Fig. 25). Abdominaltergite oft mit hellem Hinterrand 14
- 14 (13) Lamnium weniger als 0.25x so breit wie lang. Abdomen dorsal schwarz. Umgeschlagene Seitenecken der Tergite größtenteils schwarz, Hinterrand des 8. sowie das 9. und 10. Tergit hellbraun. Sägescheide schwarz, nur an der Basis schwarzbraun (Fig. 55), Säge Fig. 25 und 40 *betulae* sp. n.
- Lamnium mehr als 0.25x so lang wie breit. Abdomen schwarz, Hinterränder der Tergite oft aufgehellt, umgeschlagene Seitenecken der Tergite größtenteils gelbbraun bis gelbweiß 15
- 15 (14) Sägescheide gelbbraun, apikal schwarz (Fig. 59), in Aufsicht bauchig. Ventraler Rand des Lamniums im mittleren Bereich nur sehr schwach konvex, fast gerade erscheinend (Fig. 29). Lamnium größer oder gleich 0.27x so breit wie lang. Mesepisternum gelbbraun, oft ausgedehnt geschwärzt bis ganz schwarz. *propinquus* SAAR.
- Sägescheide ganz schwarz (Fig. 63), in Aufsicht gleichmäßig spitz zulaufend. Ventraler Rand des Lamniums im mittleren Bereich deutlich konvex (Fig. 33). Lamnium kleiner oder gleich 0.77x so breit wie lang. Mesepisternum schwarz *fallax* (SERV.)

8 Wirtspflanzenspezifität

8.1 Die morphologischen und ethologischen Anpassungen der Arten an ihr Habitat

Der Verbreitungsschwerpunkt der meisten *Amauronematus*-Arten liegt in nördlichen Breiten (BENSON 1950). Dies trifft auf die untersuchten Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes im Besonderen zu. Aufgrund der nach Norden hin abnehmenden Intensität der Sonneneinstrahlung sind die Temperaturen relativ niedrig (HEIKKINEN & KALLIOLA 1989). Die Vegetationsperiode

ist dementsprechend kurz und der Nährstoffgehalt im Boden sehr gering (KALLIO 1984). Aus diesen Gründen vollziehen sich Veränderungen wegen der verlangsamten Wachstumsprozesse in borealen und besonders arktischen Gebieten nur in vergleichsweise großen Zeiträumen, wodurch eine relativ hohe Vorhersehbarkeit hinsichtlich der Verfügbarkeit der Wirtspflanzen gegeben ist. Demgegenüber sind klimatische Fluktuationen hier viel größer als in gemäßigten Breiten. Die Meteorologische Station Kevo z. B. registrierte Abweichungen von der mittleren Temperatursumme von über 50% (KALLIO 1984). Die Imagines von *Amauronematus*-Arten erscheinen sehr früh im Jahr (BENSON 1958). Bei den Arten des *A. fallax*-Komplexes ist der Schlüpftermin noch weiter vorverlegt (vgl. Kap. 4.3). Dadurch wird die kurze Vegetationsperiode zwar besser ausgenutzt, weil den Larven eine längere Entwicklungszeit zur Verfügung steht. Andererseits setzt der frühe Schlüpftermin jedoch spezielle Anpassungen voraus, um die zu diesem frühen Zeitpunkt noch nicht voll entwickelten Wirtspflanzen nutzen zu können.

Zu diesen Anpassungen gehört die Wahl des Eiablageortes. Während die meisten *Amauronematus*-Arten ihre Eier in die Blätter plazieren, ergaben die Untersuchungen über die Biologie der Arten des *A. fallax*-Komplexes, daß sie die Eier in die jungen Triebe oder in einem Fall in die Weidenkätzchen ablegen (vgl. Kap. 4.6). Die zu Zähnen vergrößerten lateralen Borsten der Säge (vgl. Fig. 23-52 im Anhang) erlauben die Eiablage in die Weidentriebe, die im Vergleich zu den Blättern deutlich härter sind. Die Eiablage kann daher erfolgen, wenn sich die Blätter der Wirtspflanze noch nicht entwickelt haben.

Die Imagines können nur dann sehr früh erscheinen und Eier ablegen, wenn gleichzeitig die Möglichkeit zur Aufnahme von Nahrung besteht. In diesem Zusammenhang ist von Bedeutung, daß die meisten im Untersuchungsgebiet vorkommenden Weiden Frühblüher sind, die in der Regel kurz vor dem Blattaustrieb blühen (CHMELAR & MEUSEL 1979). Dazu gehören die im Gebiet häufigen Arten *Salix glauca*, *S. hastata*, *S. lanata*, *S. lapponum* und *S. phylicifolia*, die zudem Wirtspflanzen der untersuchten Arten sind. Wie alle anderen *Amauronematus*-Arten besitzen auch die Arten des *A. fallax*-Komplexes verlängerte Mundwerkzeuge zur Aufnahme von Nahrung an Kätzchen der Weiden (Fig. 15). Nach dem Schlüpfen und der Nahrungsaufnahme beginnen sie, wie die meisten Blattwespen, sofort mit der Eiablage, ohne auf Männchen zu warten (BENSON 1950, vgl. Kap. 4.3).

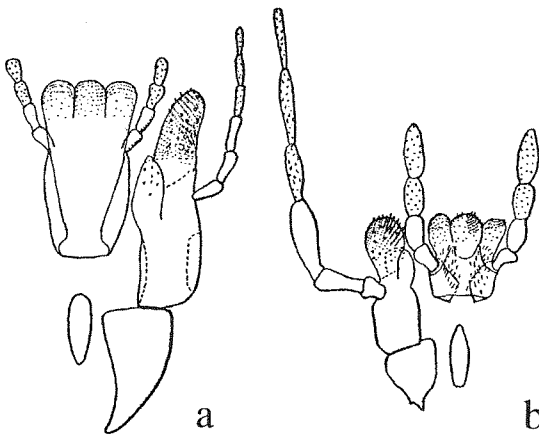


Fig. 15. Mundteile (Labium und Maxille) bei *Amauronematus* (a) und *Nematus* (b) (aus BENSON 1958).

Die Arten des *A. fallax*-Komplexes gehören mit durchschnittlich 8.1 mm Körperlänge zu den größten *Amauronematus*-Arten. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß die Imagines durch ihr frühes Erscheinen die kurze Vegetationsperiode besser ausnutzen als andere *Amauronematus*-Arten. Während der Fraßperiode der Larven ist nicht nur die alleinige Verfügbarkeit von Blättern der Wirtspflanze von Bedeutung, sondern vor allem auch deren Qualität. Wie bei anderen höheren Pflanzen nimmt auch bei Weiden der Stickstoffgehalt der Blätter mit zunehmendem Alter deutlich ab (JULKUNEN-TIITTO 1989, STAMP & BOWERS 1990). In verschiedenen Untersuchungen an phytophagen Insekten konnte gezeigt werden, daß der in alten Blättern verringerte Wasser- und Nährstoffgehalt einen nachteiligen Einfluß auf das Wachstum der Larven hat (e. g. FEENY 1976, STAMP & BOWERS 1990). Die larvale Fraßperiode beginnt bei den Arten des *A. fallax*-Komplexes deutlich früher als bei anderen *Amauronematus*-Arten. Dadurch nehmen die Larven qualitativ höherwertige Nahrung auf als die Larven später erscheinender Arten. Sie haben dadurch die Möglichkeit, während ihrer drei bis vier Wochen dauernden Entwicklung ein höheres Körpergewicht zu erreichen.

Aus den in Kapitel 4 dargestellten Untersuchungsergebnissen über die Biologie der Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes ergibt sich, daß bei ihnen in der Regel Überwinterung, Nahrungsaufnahme und höchstwahrscheinlich auch die Paarung in unmittelbarer Nähe der Wirtspflanze stattfinden. Diese Resultate über die Lebensweise stimmen überein mit theoretischen Überlegungen über die Faktoren, die für das Überleben einer phytophagen Insektenart wichtig sind: 1. Männchen und Weibchen müssen sich finden, 2. die Weibchen müssen ihre Eier in der Weise ablegen können, daß die Larven ihre Wirtspflanze finden, und 3. die Imagines müssen Nahrung aufnehmen können (WIKLUND 1981).

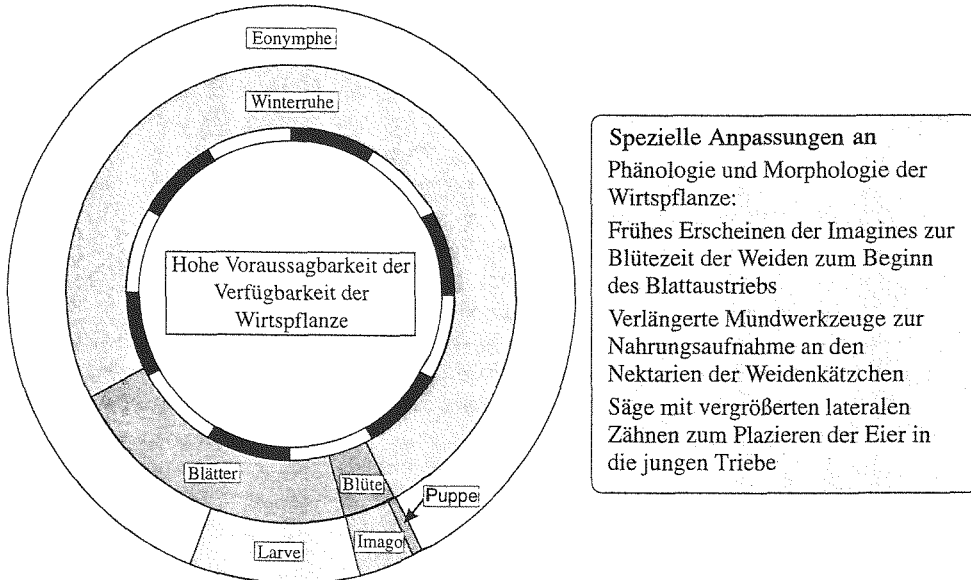


Fig. 16. Lebenszyklen der Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes (äußerer Kreis) und ihrer Wirtspflanzen (innerer Kreis).

Vor allem unter ungünstigen klimatischen Bedingungen, wie sie im Verbreitungsgebiet der meisten Arten vorherrschen ist es vorteilhaft, wenn die Teilabschnitte des gesamten Lebenszyklus räumlich nicht weit voneinander entfernt stattfinden (vgl. Fig. 16). Dies gilt insbesondere für wenig mobile Insekten, zu denen auch die Blattwespen gehören (BENSON 1950).

Die Ergebnisse der Präferenzversuche mit Imagines und Larven belegen für die meisten der untersuchten *Amauronematus*-Arten eine starke Bindung an Weiden, verbunden mit einer sehr geringen Nahrungsbreite. Eine Spezialisierung ist nur dann von Vorteil, wenn die Wirtspflanzendichte hoch ist, denn sonst würden die Weibchen zuviel Zeit für die Suche benötigen. Spezialisierte Insekten leben oft an häufigen, leicht auffindbaren Pflanzen, während polyphage Arten eher an seltenen, schwer zu findenden oder solchen Pflanzen vorkommen, deren Vorhandensein nicht vorhersehbar ist (STRONG et al. 1984). Diese Beobachtungen entsprechen den Erwartungen verschiedener Optimierungsmodelle (JAENIKE 1992 und Literaturangaben darin). In Nordamerika leben 66 % der meist stark spezialisierten Pflanzenwespen an Wirtspflanzen mit Eigenschaften von Pionierbaumarten (HAACK & MATTSON 1993). Charakteristisch für diese Baumarten, zu denen auch Weiden gehören, ist, daß sie schnellwachsend sind und dichte, gewöhnlich monospezifische und gleichaltrige Bestände bilden (HAACK & MATTSON l.c.). Die gewonnenen Ergebnisse sind daher in Übereinstimmung mit den Untersuchungen anderer phytophager Insektenarten.

8.2 Zur Definition des Wirtspflanzenspektrums

Die Einteilung des Wirtspflanzenspektrums einer phytophagen Insektenart erfolgt meistens aufgrund der Anzahl der Wirtspflanzenarten unter Berücksichtigung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen (BERNAYS & CHAPMAN 1994). Monophag im strengen Sinne bedeutet das Vorkommen an nur einer einzigen Pflanzenart. In der Regel wird der Begriff allerdings erweitert und bezeichnet das Vorkommen an mehreren Pflanzenarten innerhalb einer Gattung. Phytophage Insekten werden als oligophag bezeichnet, wenn sie an mehreren Wirtspflanzen vorkommen, die gewöhnlich zu verschiedenen Gattungen innerhalb einer Pflanzenfamilie gehören (BERNAYS & CHAPMAN l.c.). Polyphage Arten schließlich leben an Pflanzenarten verschiedener Familien. Eine genauere Spezifizierung der Nahrungsbreite ist vorteilhaft und läßt sich dadurch erreichen, daß die Begriffe weiter abgestuft werden (z. B. Monophagie ersten, zweiten und dritten Grades, SCHAEFER & TISCHLER 1983). Am eindeutigsten jedoch ist die Auflistung der Wirtspflanzenarten für jede Art. In der vorliegenden Arbeit wird zwischen monophag und streng monophag im oben definierten Sinne unterschieden.

Für die Bestimmung der Nahrungsbreite einer phytophagen Insektenart ist die Pflanzensystematik von großer Bedeutung. Klassifizierung, d. h. die Einteilung der Taxa in Gattungen, Tribus, Familien usw. erfolgt weitgehend nach subjektiven, meist morphologischen Kriterien. Die Familie Apiaceae (Umbelliferae) zum Beispiel wird, je nach Auffassung, in 10 bis 31 Tribus eingeteilt (BERENBAUM 1990). Die Wirtspflanzenspektren der Apiaceen-Phytophagen spiegeln eher die chemische Ähnlichkeit wider als die taxonomischen Beziehungen (BERENBAUM l.c.). Innerhalb der Gattung *Salix* wird dieses Problem selbst auf dem Artniveau, der einzigen objektiven taxonomischen Kategorie, deutlich, denn die Artenzahlen variieren je nach Autor zwischen 300 und 500 Arten (SKVORTSOV 1968, CHMELAR & MEUSEL 1979, LAUTENSCHLÄGER 1989). Die Angabe der Nahrungsbreite phytophager Insekten beruht somit zum Teil auch auf der Klassifizierung des jeweiligen Pflanzentaxons.

Die Charakterisierung einer Art als monophag sagt nur relativ wenig über die physiologischen Fähigkeiten zur Metabolisierung chemischer Pflanzeninhaltsstoffe aus, denn die Wirtsarten können chemisch viel diverser sein als die einer anderen Phytophagenart mit der gleichen Anzahl an Wirtspflanzenarten. Innerhalb der Gattung *Salix* beispielsweise können die intraspezifischen Unterschiede hinsichtlich des Gehaltes an phenolischen Glykosiden quantitativ als auch qualitativ größer sein als die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten. So betrugen die von JULKUNEN-TIITTO (1989) ermittelten Gehalte an Salicortin in den ausgewachsenen Blättern von *Salix hastata* an drei Standorten (in mg pro g Trockenmasse): nur Spuren nachweisbar (Kuusamo, Ostfinnland), 0.5 (Oulu, Mittelfinnland) und 101.5 (Kew Gardens, England). Fragilin war nur bei den Exemplaren aus England nachweisbar (0.6 mg pro g Trockenmasse). Im Vergleich dazu war die interspezifische Variabilität bei weiteren untersuchten Weidenarten deutlich geringer und lag zwischen 0 (*S. glauca*, *S. borealis*) und 49.8 (*S. myrsinifolia*, Angaben in mg pro g Blatttrockenmasse, JULKUNEN-TIITTO 1986). Die alleinige Angabe des Wirtspflanzenspektrums, d. h. die Bezeichnung mono-, oligo- oder polyphag, kann daher ungenau sein und gibt nicht die tatsächliche Breite an chemischer und morphologischer Wirtspflanzenvariation wieder, die eine Phytophagenart nutzen kann. Gerade diese Fähigkeiten sind es jedoch, die beim Überwechseln auf eine andere Wirtspflanze oder bei der Erweiterung des Wirtspflanzenspektrums einer phytophagen Insektenart von Bedeutung sind.

8.3 Die Wirtspflanzen der untersuchten Arten

Die Untersuchungen zur Biologie der einzelnen Arten des *A. fallax*-Komplexes ergaben, daß die meisten von ihnen, wie fast alle übrigen Arten der Gattung *Amauronematus*, an Weiden leben. Zwei Arten des *A. fallax*-Komplexes hingegen bilden eine Ausnahme: *A. betulae* sp. n. lebt an *Betula nana* und *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, und *A. schlueteri* ENSL. kommt an *Vaccinium uliginosum* vor. *Betula pubescens* s. l. ist in Nordeuropa und Sibirien verbreitet und im nördlichen Fennoskandien die häufigste Baumart nördlich des borealen Nadelwaldes (KALLIO et al. 1978). *V. uliginosum* ist typisch für Mooregebiete und bewaldete Sumpfgebiete (HEIKKINEN & KALLIOLA 1989). *B. nana* und *V. uliginosum* haben eine boreal-circumpolare Verbreitung. Die beiden *Betula*-Arten, *V. uliginosum* und die Wirtspflanzen der an Weiden lebenden Arten des *A. fallax*-Komplexes sind typisch für Mooregebiete (KALLIO & MÄKINEN 1975, 1978, HEIKKINEN & KALLIOLA 1989). Alle drei Wirtspflanzengattungen, *Betula*, *Salix* und *Vaccinium*, gehören zu verschiedenen Familien und sogar Unterklassen (Hamamelididae, Dilleniidae bzw. Cornidae, FROHNE & JENSEN 1985). Die Salicales sind mit den übrigen Kätzchenblütlern (Hamamelididae) nicht näher verwandt (FROHNE & JENSEN l.c.). Bei den Inhaltsstoffen bestehen ebenfalls große Unterschiede. Während in der Gattung *Salix* phenolische Glykoside mit geringem Molekulargewicht vorherrschen, sind *Betula*-Arten reich an Flavonoiden (vgl. Kap. 4.4). In der Ordnung Ericales, zu der auch *Vaccinium* gehört, sind iroidartige Verbindungen gefunden worden (FROHNE & JENSEN 1985). Daneben wurden bei den Ericales allerdings auch Phenolglykoside nachgewiesen, und sie sind typische Polyphenolpflanzen, d. h. sie akkumulieren phenolische Stoffe als phenolische Glykoside, Flavonoide sowie Gerbstoffe. Interessant in diesem Zusammenhang ist ihr Gehalt an phenolischen Glykosiden, die sonst nur von den Salicales bekannt sind. Die Gattungen *Salix* und *Vaccinium* sind sich daher chemisch ähnlicher als verwandtschaftlich. Auch bei andere Insekten als *Amauronematus* scheinen phenolische Glykoside hinsichtlich des Wirtspflanzenspektrums eine Rolle zu spielen. In der Käfergattung *Trichloma* (Chrysomelidae) z. B. leben Arten an *Salix*, *Vaccinium* und *Spiraea* (WILCOX 1965).

Die Gattung *Spiraea* gehört zur Unterklasse Rosidae, die der Unterklasse Hamamelididae verwandtschaftlich sehr nahe steht (FROHNE & JENSEN 1985). Die beiden an *Betula* bzw. *Vaccinium* lebenden *Amauronematus*-Arten stammen mit großer Wahrscheinlichkeit von an Weiden lebenden Formen ab. Die Faktoren, die beim Wechsel eine Rolle gespielt haben, sind offensichtlich von Art zu Art verschieden. Während für *A. betulae* sp. n. die Häufigkeit der Wirtspflanze Birke wichtig gewesen zu sein scheint, ist der Wirtspflanzenwechsel bei *A. schlueteri* auf *Vaccinium* vermutlich neben der Verfügbarkeit auch durch die chemische Ähnlichkeit zu den Weiden begünstigt worden.

8.4 Die Wirtspflanzenspezifität bei Blattwespen

Für die untersuchten Arten des *A. fallax*-Komplexes mit freilebenden Larven konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, daß sie eine fast ebenso hohe Wirtsspezifität besitzen wie sie bei gallbildenden Nematinen die Regel ist (e. g. KOPELKE 1986a, b, 1990, ZINOVJEV 1985, 1993a, vgl. Kap. 5.1 - 5.2). Ein großes Diskriminierungsvermögen der Weiblichen bei der Auswahl einer geeigneten Wirtspflanze zur Eiablage ist für Gallbildner existentiell, denn die Larven haben keine Möglichkeit, auf eine andere Wirtspflanze überzuwechseln. Bei Larven, die an Holzgewächsen vorkommen, ist diese Möglichkeit deutlich erschwert. Etwa 53% aller europäischen Blattwespenarten leben auf holzigen Pflanzen (SMITH 1993, nach Daten in LORENZ & KRAUS 1953), 68% der nordamerikanischen Arten sind an baumartige Pflanzen gebunden (HAACK & MATTSON 1993). Dies ist wahrscheinlich einer der Gründe für den hohen Anteil stark wirtsspezifischer Arten unter den Blattwespen, der bei fast 72% aller nord- und mitteleuropäischen Tenthredinoidea liegt (HEITLAND & PSCHORN-WALCHER 1993).

Neben dieser möglichen Erklärung stellt sich jedoch prinzipiell die Frage nach den Vorteilen eines eingeschränkten Wirtspflanzenspektrums. Im allgemeinen scheint die hohe Wirtsspezifität phytophager Insekten, die auch für die untersuchten Arten des *A. fallax*-Komplexes zutrifft, DETHIERS Annahme zu bestätigen, daß der evolutionäre Trend in Richtung Spezialisierung verläuft (DETHIER 1954). Betrachtet man eine Population phytophager Insekten als Bestandteil der lokalen Biozönose, so können ökologische, chemische, morphologische und genetische Faktoren die Nutzung der vorhandenen Ressourcen einschränken (FOX & MORROW 1988). Wegen der vielen, in detaillierten Untersuchungen nachgewiesenen Mechanismen, die zu lokaler Spezialisierung führen können, kommen FOX & MORROW (1988 und Literaturangaben darin) zu dem Schluß, daß kein a priori Grund zu der Vorhersage besteht, daß Spezialisten eine höhere Effizienz oder Konkurrenzüberlegenheit haben als Generalisten. Untersuchungen belegen, daß spezialisierte phytophage Insekten ihre Nahrungspflanze nicht mit höherer Effizienz als Generalisten zu nutzen vermögen (FUTUYMA & WASSERMAN 1981, HANHIMÄKI et al. 1995). Sie haben keine sichereren Nischen oder eine geringere Nischenüberlappung mit anderen Arten (FOX & MORROW 1988). Die meisten Untersuchungen an freilebenden und gallbildenden Phytophagen, die die gleichen Pflanzenteile nutzen, ergaben keine oder nur schwache Hinweise auf interspezifische Konkurrenz (STRONG et al. 1984, FRITZ et al. 1986, 1987a, b, FRITZ & PRICE 1990).

Bei den untersuchten *Amauronematus*-Arten zeigten die eierlegenden Weibchen ein starkes Selektionsverhalten bei der Eiablage, obwohl bei den Larven keine Unterschiede in der Entwicklung auf verschiedenen Wirtspflanzen festgestellt werden konnten (vgl. Kap. 5.1 und 5.3). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch ROININEN & TAHVANAINEN (1989) bei Untersuchungen an zwei Nematinenarten mit freilebenden Larven. Ähnliche Beobachtungen wurden

auch bei anderen phytophagen Insekten gemacht: Nach Untersuchungen von WIKLUND (1975) können sich die Larven des Schwalbenschwanzes (*Papilio machaon*) auch auf solchen Pflanzen ganz normal entwickeln, die vom Weibchen bei der Eiablage gemieden werden. Er erklärt dies damit, daß die Weibchen aufgrund eines starken Selektionsdruckes nur auf Pflanzen Eier ablegen, auf denen sich die Larven am besten entwickeln. Die Larven hingegen sollten wegen der begrenzten Möglichkeiten zur Wahl ihrer Futterpflanze eine möglichst große Nahrungsbreite besitzen.

8.5 Die Entstehung der Wirtspflanzenspezifität

Die Versuche mit Imagines und Larven einiger Arten des *A. fallax*-Komplexes und die Beobachtungen zur Biologie des Artkomplexes ergaben wichtige Hinweise zur Entstehung der Wirtspflanzenspezifität der untersuchten Arten (vgl. Kap. 4 und 5). Unter Berücksichtigung der Ergebnisse anderer Untersuchungen an phytophagen Insekten und unter Einbeziehung theoretischer Überlegungen war es nun auch für die Arten des *A. fallax*-Komplexes möglich, eine Hypothese zur Entstehung der Wirtsspezifität zu entwickeln.

Nach FUTUYMA (1983) ist davon auszugehen, daß Insektenpopulationen eine Präferenz für eine lokal häufige Wirtspflanze entwickeln sollten. Dies ist selbst innerhalb einer Art möglich: Lokale Populationen des Tagfalters *Euphydryas editha* zeigten unterschiedliche Präferenzverhalten (SINGER 1971). In Laborversuchen mit Populationen des Samenkäfers *Callosobruchus maculatus* entwickelten diejenigen Populationen, die für 11 Generationen nur auf Taubenerbsen gezogen wurden, eine fast genauso starke Präferenz für diesen Wirt wie andere Populationen des Samenkäfers, die speziell ausgewählt wurden, weil sie Taubenerbsen gegenüber Azukibohnen bevorzugten (FUTUYMA & WASSERMAN 1981). In einer Insektenpopulation mit einer lokal häufigen Wirtspflanze wird durch Selektion die Akzeptanz dieses Wirtes begünstigt, obwohl sich die Larven nicht so gut entwickeln wie auf dem alten Wirt (FUTUYMA 1983).

Als Erklärung für die Erscheinung, warum eine Population in der Regel die Reaktion auf die alte Wirtspflanze verliert, anstatt sie im Nahrungsspektrum zu behalten und dieses zu erweitern, führt FUTUYMA (1983) zwei Gründe an: 1. Es fehlen die neurologischen Kapazitäten, um genießbare von ungenießbaren Pflanzen zu unterscheiden, d. h. wenn chemisch identifizierbare Pflanzen verfügbar sind, sollte das Weibchen nur hier Eier ablegen, und 2. Das Vorhandensein von Such-Schemata für die häufigste Wirtspflanze erhöht den Erfolg bei der Eiablage. Die Fähigkeit des Zentralnervensystems phytophager Insekten zur Verarbeitung aufgenommener Informationen ist in der Weise eingeschränkt, daß eine Spezialisierung Vorteile hat. Es konnte mehrfach gezeigt werden, daß die Häufigkeit der Wirtspflanze Auswirkungen auf das Präferenzverhalten haben kann. So waren in Gebieten mit hoher Abundanz der bevorzugten Wirtspflanze die Präferenzen des Blattkäfers *Phratora vitellinae* stärker ausgeprägt als in Gebieten, in denen die Wirtspflanze selten ist (ROWELL-RAHIER 1984a). RAUSHER (1983) wies bei dem Schildkäfer *Deloyala guttata* nach, daß Erfahrungen der Imagines mit einer bestimmten Wirtspflanze das Präferenzverhalten beeinflussen können. Für die Annahme, daß Erfahrungen der Larve das Wirtswahlverhalten der Imago beeinflussen (bekannt als "Hopkins Host Selection Principle"), gibt es keine gesicherten Beweise (JAENIKE 1992). Nach RAUSHER (1983) könnten jedoch auch frühe Erfahrungen des Weibchens mit einer bestimmten Wirtspflanze einen ähnlichen Effekt auf das Präferenzverhalten haben, indem die Weibchen Wirtsarten bevorzugen, mit denen sie sehr früh in Kontakt kamen. Dies ist besonders dann begünstigt, wenn die Wirtspflanze, auf der die Entwicklung als Larve stattgefunden hat, in monospezifischen Beständen vorkommt, und wenn

die Verwandlung von der Larve zur Imago in der Nähe der Wirtspflanze stattfindet (RAUSHER l.c.). Bei den untersuchten *Amauronematus*-Arten treffen beide Faktoren zu (vgl. Kap. 4.2 - 4.7). Es ist daher denkbar, daß frühe Erfahrungen der Weibchen einen Effekt auf Wirtspflanzenwahl und Wirtspflanzenpezifität in Richtung stärkerer Spezialisierung haben.

Für die untersuchten *Amauronematus*-Arten wird die Hypothese favorisiert, die hohe Wirtspflanzenpezifität als einen Effekt zu verstehen, d. h. als eine Folge der lokalen Häufigkeit einer potentiellen Wirtspflanze im Lebensraum einer Population. Unter Berücksichtigung der im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse über Biologie und Ökologie der Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes (vgl. Kap. 4 und 5) kommt dieser Hypothese ein hoher Erklärungswert für die Entstehung der Wirtspflanzenpezifität zu.

9 Die Entstehung der Artendiversität bei an Weiden (*Salix* spp.) lebenden Blattwespen

Aufgrund der in den Kapiteln 4 und 5 dargestellten Ergebnisse war es möglich, die untersuchten Arten auf der Grundlage ihrer Biologie zu charakterisieren und ein Evolutionsmodell für die Arten des *A. fallax*-Komplexes zu entwerfen, welches als Ausgangspunkt für eine phylogenetische Analyse der Artengruppe dienen könnte (Fig. 17, linker Teil).

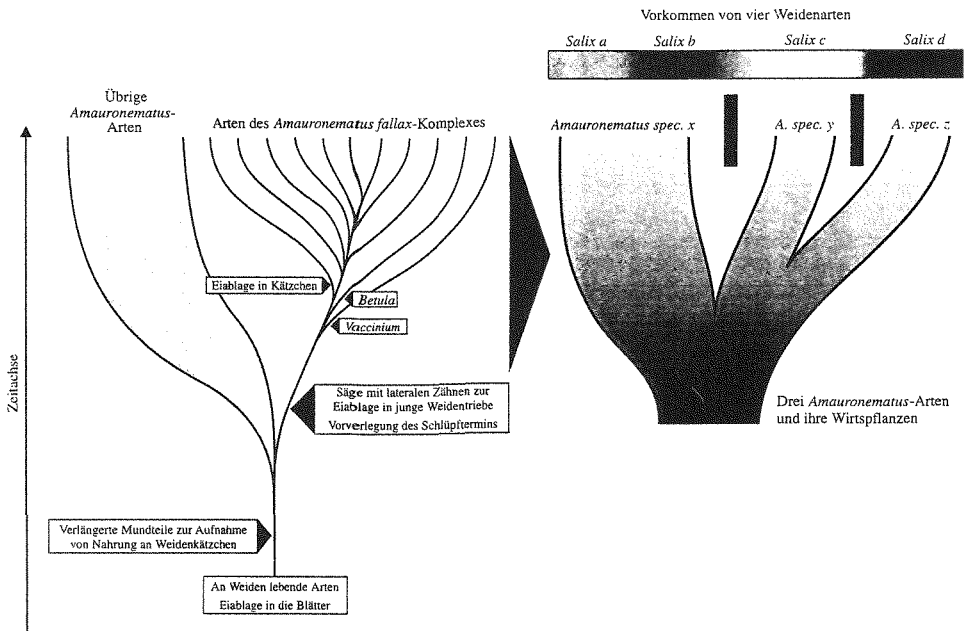


Fig. 17. Links: Hypothetischer Verlauf der Evolution der Arten des *Amauronematus fallax*-Komplexes. Rechts: Modell zur allopatrischen Speziation als Folge der Separation von Teilpopulationen einer Art und Spezialisierung auf neuen Wirtspflanzen aufgrund von Veränderungen der Häufigkeiten lokal vorkommender potentieller Wirtspflanzen (*Salix a* bis *Salix d*). *Amauronematus spec. x* kommt an zwei Wirtspflanzen vor, *A. spec. y* und *A. spec. z* sind streng monophag und leben an einer einzigen Wirtspflanzenart. Die schwarzen Balken stellen geographische Barrieren dar.

Auf die Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Arten folgte eine taxonomische Bearbeitung, bei der neben den schon beschriebenen, teilweise mit *A. fallax* synonymisierten Arten, auch die Existenz fünf neuer Arten belegt wurde (vgl. Kap. 7.). Diese von klassisch-morphologisch arbeitenden Taxonomen oft bezweifelte, hohe Artenzahl innerhalb des *Amauronematus fallax*-Komplexes wirft die Frage nach den Ursachen dieses Artenreichtums auf. Die Beantwortung dieser Frage hinsichtlich der untersuchten Arten würde zudem einen wichtigen Beitrag zur Erklärung der allgemein bei phytophagen Insekten zu beobachtenden Artenvielfalt liefern.

Die in Kapitel 8.1 angeführten Unterschiede zwischen verschiedenen Wirtspflanzenpopulationen sind in ähnlicher Weise auch bei Phytophagen möglich, so daß eine lokal monophage Art in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet oligophag sein kann (ZWÖLFER 1970, FOX & MORROW 1981). Es gibt eine Reihe von Belegen für den regionalen Futterpflanzenwechsel bei Insekten, d. h. für die Besiedlung neuer Wirtspflanzen in einem Teilbereich des Verbreitungsgebietes einer Art (ZWÖLFER 1973, vgl. Kap. 4.9). Bei der gallbildenden Blattwespe *Euura atra* haben sich lokale Populationen auch genetisch differenziert und zur Bildung von Wirtspflanzenrassen und Zwillingarten geführt (ROININEN et al. 1993). Genetische Unterschiede zwischen geographisch getrennten Populationen können allerdings auch durch einen unterschiedlichen Selektionsdruck entstehen und aufrechterhalten werden, ohne daß die Populationen ein unterschiedliches Präferenzverhalten zeigen (RAUSHER 1983). Dabei ist anzumerken, daß die Selektion, die die Wirtspflanzenpezifität aufrechterhält, eine andere ist als die, die zu der Spezialisierung geführt hat (FUTUYMA 1983).

Populationen einer Art können sich nur differenzieren, wenn zwischen ihnen der Genfluß unterbrochen ist (e. g. MAYR 1967). Besonders bei wenig mobilen Insekten kann es zu einer Verminderung des Genflusses zwischen verschiedenen Populationen über relativ kurze Distanzen kommen (STRONG et al. 1984). Die untersuchten *Amauronematus*-Arten sind, wie die meisten Blattwespen, relativ schlechte Flieger, die nur bei guten Wetterbedingungen im Flug anzutreffen sind. Die kurze Lebensdauer der Imagines und die im Lebensraum vorherrschenden, oft ungünstigen klimatischen Bedingungen sind sicherlich Faktoren, die die Mobilität und damit den Genfluß noch zusätzlich einschränken. Somit kommt der stabilisierenden Selektion eine wichtige Rolle zu. Nach EHRLICH & RAVEN (1969) ist der Genfluß in der Natur viel stärker eingeschränkt als gemeinhin angenommen (siehe aber MAYR 1967). Bei obligatorisch-parthenogenetischen Arten, wie sie auch bei den Blattwespen vorkommen (BENSON 1950), wird der Einfluß der stabilisierenden Selektion sehr deutlich. Komplexe von morphologisch verschiedenen Formen, die bei obligatorischer Parthenogenese wegen der fehlenden sexuellen Fortpflanzung zu erwarten wären, sind bei Blattwespen offensichtlich nicht vorherrschend (BENSON l.c.).

Allopatrische Speziation durch Gründerpopulationen ist wahrscheinlich der bei weitem wichtigste Ausgangspunkt für neue spezialisierte Phytophagenarten (STRONG et al. 1984, Fig. 17, rechter Teil). Aufgrund empirischer Daten und theoretischer Überlegungen wird davon ausgegangen, daß die Artbildung eher in kleinen als in großen Populationen stattfindet (e. g. PATERSON 1984, 1985). Auch nach FEENY (1976) scheint ein Wirtspflanzenwechsel eher bei kleinen Populationen möglich zu sein. Der sogenannte Gründereffekt, d. h. die Reduktion genetischer Variabilität im Vergleich zur Ursprungspopulation, ist dabei anscheinend nur von geringer Bedeutung (LEVIN-TON 1988).

Aufgrund theoretischer Überlegungen sollte eine wirtsspezifische Phytophagenart eher aus einer anderen wirtsspezifischen Art evolvieren als aus einer polyphagen Stammart (FUTUYMA 1983). Die hohe Wirtsspezifität der meisten Blattwespenarten (HEITLAND & PSCHORN-WALCHER 1993)

und der bisher untersuchten *Amauronematus*-Arten sowie die Ergebnisse bei den Arten des *A. fallax*-Komplexes legen die Vermutung nahe, daß diese Hypothese auch hier zutrifft. Es besteht die mehrfach gut begründete Annahme, daß der erste Schritt zu einem Wirtswechsel auf der Verhaltensebene beim Eiablageverhalten der Weibchen liegt (e. g. DETHIER 1941, SMILEY 1978, FUTUYMA 1983, ROININEN et al. 1989, 1991, FEENY 1991), denn Verhaltensänderungen scheinen genetisch einfacher zu sein als physiologische Veränderungen (WASSERMAN & FUTUYMA 1983). Ist dieser erste Schritt erst einmal vollzogen, werden physiologische Anpassungen von den meisten phytophagen Insektenarten anscheinend schnell evolviert (FUTUYMA 1983). Demonstriert wird dies z. B. durch die vielen Schädlinge, die sich in kurzer Zeit an Insektizide anpassen konnten.

Eine auffällige und wichtige Beobachtung bei den untersuchten *Amauronematus*-Arten war die Tatsache, daß selbst bei starker Präferenz für einzelne Wirtspflanzen in geringem Maße auch andere Pflanzen angenommen wurden. Ähnliches konnte selbst bei den noch stärker spezialisierten gallbildenden Blattwespen festgestellt werden. Bei der streng monophagen, auf *Salix purpurea* lebenden Art *Pontania viminalis* legten einzelne Weibchen bereitwillig auf *S. babylonica* ab, jedoch bildeten sich keine oder nur verkümmerte Gallen, in denen sich z. T. Larven entwickelten, die aber abnormale Imagines ergaben (ZINOVJEV 1994). Selbst bei den stark spezialisierten Gallbildnern der Gattung *Pontania* scheint eine gewisse Variabilität im Präferenzverhalten notwendig zu sein, um sich Veränderungen der Wirtspflanze anpassen zu können ("Minimalflexibilität", KOPELKE 1990). Daneben sind mehrfach individuelle Unterschiede im Präferenzverhalten eierlegender Weibchen bei Schmetterlingen nachgewiesen worden (e. g. WIKLUND 1981, FEENY et al. 1983, SINGER et al. 1988). Selbst wenn diese intraspezifische Variation sehr gering ist, kann sie dennoch zum Wechsel der Wirtspflanze entscheidend beitragen, weil immer die Möglichkeit besteht, daß einzelne Individuen unter veränderten Umweltbedingungen einen Selektionsvorteil besitzen.

In Kapitel 8.3 konnte zumindest für eine Art des *A. fallax*-Komplexes plausibel dargelegt werden, daß chemische Ähnlichkeiten zwischen potentiellen Wirtspflanzen ein wichtiger Faktor beim Wirtspflanzenwechsel waren. Auch bei anderen phytophagen Insekten wurde wiederholt festgestellt, daß chemische Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen potentiellen Wirtspflanzen einen Wechsel offensichtlich erleichtern (DETHIER 1941, FEENY et al. 1983, FUTUYMA 1991). SMILEY (1978) hingegen nimmt an, daß chemische Barrieren nicht immer an erster Stelle bei der Evolution von Insekten und Pflanzen stehen, sondern daß andere Faktoren wichtiger sein können, z. B. Häufigkeit und Nahrungsqualität der Wirtspflanze, Konkurrenz oder Räuberdruck. Für die Entwicklung der Insekt-Pflanze-Beziehungen der *Amauronematus*-Arten sind sicherlich abiotische, v. a. klimatische Faktoren von Bedeutung. Sie spielen in borealen und arktischen Regionen vermutlich eine viel größere Rolle als die biotischen Faktoren (KALLIO 1984). Dies dürfte auch für die untersuchten *Amauronematus*-Arten zutreffen, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in nördlichen Breiten haben.

In Anbetracht der geschilderten Überlegungen und der in den Versuchen gemachten Beobachtungen wird für die Evolution der Arten des *A. fallax*-Komplexes ein Modell des schrittweisen Überwechsels auf eine neue Wirtspflanze angenommen. Am Anfang steht dabei die Verhaltensänderung des Weibchens bei der Eiablage. Im weiteren Verlauf kommt es zur Akzeptanz der Wirtspflanze durch die Larven und schließlich zur physiologischen Anpassung der Larven an die neue Wirtspflanze. Die auf diesem Modell basierenden Hypothesen hinsichtlich der Artentstehung werden auch bei anderen Gruppen phytophager Insekten als relevant angesehen (e. g. ROININEN et al. 1989, FEENY 1992). Das Modell beruht auf Annahmen, für die in den voran-

gegangenen Kapiteln versucht wurde dargzulegen, daß sie mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Arten des *A. fallax*-Komplexes zutreffen (Fig. 17, rechter Teil):

- In einer Insektenpopulation wird eine lokal häufige Wirtspflanze bevorzugt, wobei die Reaktion auf die ursprüngliche Wirtspflanze abnimmt oder sogar ganz verlorengeht,
- die Weibchen sind einem starken Selektionsdruck unterworfen, der Spezialisierung fördert und zur optimalen Anpassung an die Wirtspflanze führt,
- die Weibchen besitzen Präadaptationen in ihrer Reaktion auf bestimmte Stimuli der Wirtspflanze, d. h. potentielle neue Wirtspflanzen, die der ursprünglichen Wirtspflanze ähnlich sind, werden eher angenommen als ganz verschiedene,
- die Selektion begünstigt Larven mit einer breiten Nahrungsbasis, die es ihnen gestattet, sich auf möglichst vielen verschiedenen Pflanzen zu entwickeln, und
- die Larven besitzen die Fähigkeit, physiologische Adaptationen relativ schnell zu entwickeln. Dies geschieht um so einfacher, je ähnlicher die neue Wirtspflanze der ursprünglichen chemisch ist.

Die Wirtspflanzenspezifität der Imagines hat somit für die Art unter den gegebenen Umweltbedingungen einen hohen Anpassungswert. Bedingung dafür ist jedoch die Voraussagbarkeit der Verfügbarkeit der Wirtspflanze. Im Verlauf der Ausbreitung kann eine Insektenpopulation in ein Gebiet gelangen, in dem eine andere potentielle Wirtspflanze häufiger ist als die ursprüngliche (siehe Fig. 17, rechter Teil). Für die Akzeptanz dieser neuen Wirtspflanze ist die chemische Ähnlichkeit von Bedeutung, weil ein Wechsel umso leichter möglich ist, je ähnlicher die neue Wirtspflanze der ursprünglichen ist. Es sollte dann ein hoher Selektionsdruck darauf gerichtet sein, sich diesem lokalen Wirt schnell anzupassen (FUTUYMA 1983). Unter der Voraussetzung eines eingeschränkten oder sogar unterbrochenen Genflusses kommt es in der Teilpopulation zur Anpassung an die lokal veränderten Umweltbedingungen. Verläuft dieser Prozeß erfolgreich, besteht die Möglichkeit, daß eine neue Art durch Wirtspflanzenwechsel entsteht.

Der geschilderte Verlauf einer Artentstehung ist auch für andere Blattwespen wahrscheinlich: Wirtspflanzenspezialisierung lokaler Populationen der an Weiden gallbildenden Blattwespe *Euura atra* scheint der Ausgangspunkt für die Entstehung von Wirtsrassen und Geschwisterarten zu sein (ROININEN et al. 1993). Auf die Änderung des Verhaltens der Weibchen bei der Eiablage folgt die Akzeptanz durch die Larven und deren Entwicklung auf der neuen Wirtspflanze. Hierbei spielt die geringe physiologische Spezialisierung der Larven eine wichtige Rolle, denn je größer die Nahrungsbreite der Larven ist, desto leichter ist der Wechsel auf eine andere Wirtspflanze. Er hängt dann primär vom Präferenzverhalten der weiblichen Imagines ab. In Erweiterung zu Wiklunds Hypothese (WIKLUND 1975) könnte dies eine weitere Erklärung für die Tatsache sein, daß sich die Larven auf Pflanzen entwickeln können, die vom Weibchen bei der Eiablage kaum akzeptiert oder sogar ganz gemieden werden.

Danksagung

Den folgenden Personen möchte ich für ihre Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit herzlich danken: Prof. Dr. R. ABRAHAM (Hamburg), E. DILLER (München), Dr. H. GOULET (Ottawa), Prof. Dr. E. HAUKIOJA (Turku), Dr. R. HINZ (), Dr. D. KASPARYAN (St. Petersburg), Dr. J. LACOURT (Ig ), Dr. S. NEUVONEN (Turku), Prof. Dr. H. PSCHORN-WALCHER (Neulengbach), Dr. D. SMITH (Washington), Dr. A. TAEGER (Eberswalde), Dr. V. VIKBERG (Turenki), M. VIITASAARI (Helsinki), Dr. G. WALTER (Brisbane), Dr. A.G. ZINOVJEV (St. Petersburg).

10 Literatur

- ANDERBRANT, O. 1993: Pheromone Biology of Sawflies. In: WAGNER, M. R. & RAFFA, K. F. (Eds.): Sawfly Life History. Adaptations to Woody Plants. - Acad. Press, Inc., San Diego, S. 119-154.
- BENSON, R. B. 1935: The high mountain sawflies of Britain. - Trans. R. ent. Soc. Lond. **83**: 23-39.
- BENSON, R. B. 1948: Some further British species of *Amauronematus* KONOW (Hym., Tenthredinidae). - Ent. mon. Mag. **84**: 28-32.
- BENSON, R. B. 1950: An Introduction to the natural history of British sawflies. (Hymenoptera Symphyta). - Trans. Soc. Br. Ent. **10**: 45-142.
- BENSON, R. B. 1958: Hymenoptera Symphyta, Tenthredinidae (Nematinae). - R. Ent. Soc. Lond., London. S. 139-252.
- BENSON, R. B. 1962: Holarctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent. **12**: 379-409.
- BENSON, R. B. 1965: Hostplant relationship as a taxonomic character in sawflies (Hymenoptera, Symphyta). - Proc. XII. Int. Congr. Ent. London **1964**: 100-101.
- BERENBAUM, M. R. 1981: An oviposition 'mistake' by *Papilio glaucus*. - J. Lepid. Soc. **35**: 75.
- BERENBAUM, M. R. 1990: Evolution of specialization in insect-umbellifer associations. - Ann. Rev. Ent. **35**: 319-343.
- BERNAYS, E. A. 1981: Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. - Ecol. Ent. **6**: 353-360.
- BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. 1994: Host-plant selection by phytophagous insects. - Chapman & Hall, New York. 312 S.
- BOOKSTEIN, F.; CHERNOFF, B.; ELDER, R.; HUMPHRIES, J.; SMITH, G. & STRAUSS, R. 1985: Morphometrics in evolutionary biology. - Acad. Nat. Sci. of Philad. Special Publ. **15**: 1-277.
- BRISCHKE, C. G. A. 1885: Nachtrag zu den Beobachtungen über die Blatt- und Holzwespen. - Schr. naturf. Ges. Danzig **6**(2): 243-250.
- CAMERON, P. 1882: Descriptions of ten new species of *Nematus* from Britain. - Trans. Ent. Soc. **1882**(4): 531-540.
- CHEW, F. S. 1975: Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. - Evolution **31**: 568-579.
- CHMELAR, J. & MEUSEL, W. 1979: Die Weiden Europas. - A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 143 S.
- CLANCY, K. M. & PRICE, P. W. 1986: Temporal variation on three-trophic-level interactions among willows, sawflies and parasites. - Ecology **67**: 1601-1607.
- CLANCY, K. M.; PRICE, P. W. & CRAIG, T. P. 1986: Life history and natural enemies of an undescribed sawfly near *Pontania pacifica* (Hym.: Tenthredinidae) that forms leaf galls on arroyo willow, *Salix lasiolepis*. - Ann. Ent. Soc. Amer. **79**: 884-892.
- CONDE, O. 1935: Oryssinoidea et Tenthredinoidea collecta in Ussuri et Sachalin ab N. Delle. - Not. Ent. **15**: 67-87.
- CONDE, O. 1938: Ostbaltische Tenthredinoidea IV. - Not. Ent. **18**: 10-20.
- COURTNEY, S. P. 1981: Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous hostplants III. *Anthocharis cardaminis* (L.) survival, development and oviposition on different hostplants. - Oecologia (Berlin) **51**: 91-96.
- COURTNEY, S. P. 1982: Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. IV. Crucifer apparency and *Anthocharis cardaminis* L. oviposition. - Oecologia **52**: 258-265.
- CRAIG, A. J. F. K.; ITAMI, J. K. & PRICE, P. W. 1990: The window of vulnerability of a shootgalling sawfly to attack by a parasitoid. - Ecology **71**: 1471-1482.
- CRAIG, T. P.; ITAMI, J. K. & PRICE, P. W. 1989: A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. - Ecology **70**: 1691-1699.
- CRAIG, T. P.; PRICE, P. W. & ITAMI, J. K. 1986: Resource regulation by a stem-galling sawfly on the arroyo willow. - Ecology **67**: 419-425.
- DETHIER, V. G. 1954: Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. - Evolution **8**: 33-54.

- DETHIER, V. G. 1970: Chemical interactions between plants and insects. In: SONDHEIMER, E. & SIMEONE, G. B. (Eds.): - Chemical Ecology. Acad. Press, New York, S. 83-102.
- DIETRICH, C. H.; EMIGH, T. H. & DEITZ, L. L. 1991: Morphometric discrimination among females of sibling species of Aconophorini (Homoptera: Membracidae). - Syst. Ent. 16: 311-318.
- EHRlich, P. R. & MURPHY, D. D. 1988: Plant chemistry and host range in insect herbivores. - Ecology 69: 908-909.
- ENSLIN, E. 1912-18: Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. - Dtsch. ent. Z. Berlin, Beiheft 1-7, S. 1-790.
- FEENY, P. 1976: Plant apparency and chemical defence. - Rec. Adv. Phytochem. 10: 1-40.
- FEENY, P. 1991: Chemical constraints on the evolution of Swallowtail butterflies. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W. (Eds.): Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. - Wiley & Sons, Inc., New York, S. 315-340.
- FEENY, P.; ROSENBERRY, L. & CARTER, M. 1983: Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies. In: AHMAD, S. (Ed.): Herbivorous Insects: Host-seeking behavior and mechanisms. - Acad. Press, New York, S. 27-76.
- FÖRSTER, A. 1854: Neue Blattwespen. - Verh. naturh. Ver. Preuss. Rheinl. Westph. 11: 265-436.
- FOX, L. R. & MORROW, P. A. 1981: Specialization: species property or local phenomenon? - Science 211: 887-893.
- FRITZ, R. S. 1990: Effects of genetic and environmental variation on resistance of willow to sawflies. - Oecologia 82: 325-332.
- FRITZ, R. S.; GAUD, W. S.; SACCHI, C. F. & PRICE, P. W. 1987a: Patterns of intra- and interspecific association of gall-forming sawflies in relation to shoot size on their willow host plant. - Oecologia 73: 159-169.
- FRITZ, R. S.; GAUD, W. S.; SACCHI, C. F. & PRICE, P. W. 1987b: Variation in herbivore density among host plants and its consequences for community structure field studies on willow sawflies. - Oecologia 72: 577-588.
- FRITZ, R. S. & PRICE, P. W. 1988: Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies. - Ecology 69: 845-856.
- FRITZ, R. S. & PRICE, P. W. 1990: A field test of interspecific competition on oviposition of gall-forming sawflies on willows. - Ecology 71: 99-106.
- FRITZ, R. S. & SACCHI, C. F. 1986: Competition versus host plant phenotype in species composition: willow-sawflies. - Ecology 67: 1608-1618.
- FROHNE, D. & JENSEN, U. 1985: Systematik des Pflanzenreichs. - 3. Aufl., Fischer Verlag, Stuttgart. - 355 S.
- FUTUYMA, D. J. 1983: Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: AHMAD, S. (Ed.): Herbivorous insects. Host-seeking behavior and mechanisms. - Acad. Press, New York, S. 227-244.
- FUTUYMA, D. J. 1991: Evolution of host specificity in herbivorous insects: genetic, ecological, and phylogenetic aspects. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, W. G. & BENSON, W. W. (Eds.): Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. - Wiley & Sons, Inc., New York etc., S. 431-454.
- FUTUYMA, D. J. & MORENO, G. 1988: The evolution of ecological specialization. Ann. Rev. - Ecol. Syst. 19: 207-233.
- FUTUYMA, D. J. & WASSERMAN, S. S. 1981: Food plant specialization and feeding efficiency in the tent caterpillars *Malacosoma dissitria* and *M. americana*. - Ent. Exp. Appl. 30: 106-110.
- GAULD, I. D. & BOLTON, B. 1988: The Hymenoptera. - Oxford Univ. Press, Oxford, xi + 332 S.
- GJAEREVOLL, O. 1963: Survival of plants in nunataks in Norway during the pleistocene glaciation. In: LÖVE, A. & LÖVE, D. (Eds.): North Atlantic Biota and their History. - Oxford, S. 261-283.
- HAACK, R. A. & MATTSO, W. J. 1993: Life History Patterns of North American Tree-Feeding Sawflies. In: WAGNER, M. R. & RAFFA, K. F. (Eds.): Sawfly Life History. Adaptations to Woody Plants. - Acad. Press, Inc., San Diego, S. 504-545.

- HÄMET-AHTI, L. 1963: Zonation of the mountain birch forest in northernmost Fennoscandia. - Ann. Bot. Soc. 'Vanamo' **34**(4): 1-127.
- HANHIMÄKI, S. 1989: Induced resistance in mountain birch: defence against leaf-chewing insect guild and herbivore competition. - Oecologia **81**: 242-248.
- HANHIMÄKI, S.; SENN, J. & HAUKIOJA, E. 1995: The convergence in growth of foliage-chewing insect species on individual mountain birch trees. - J. Anim. Ecol. **64**(5): 543-552.
- HARTIG, T. 1837: Die Aderflügler Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung ihres Larvenzustandes und ihres Wirkens in Wäldern und Gärten für Entomologen, Wald- und Gartenbesitzer. Die Familien der Blattwespen und Holzwespen nebst einer allgemeinen Einleitung zur Naturgeschichte. - Haude und Spenersche Buchhandlung. Berlin, 416 S.
- HEIKKINEN, R. K. & KALLIOLA, R. J. 1989: Vegetation types and map of the Kevo nature reserve, northernmost Finland. - Kevo Notes **8**: 1-39.
- HEITLAND, W. & PSCHORN-WALCHER, H. 1993: Feeding Strategies of Sawflies. In: WAGNER, M. R. & RAFFA, K. F. (Eds.): Sawfly Life History. Adaptations to Woody Plants. - Acad. Press, San Diego, S. 94-118.
- HELLÉN, W. 1951: Neue paläarktische Nematinen (Hym., Tenth.) II. - Not. Ent. **31**: 106-109.
- HELLÉN, W. (1970). Die Nematinen Finnlands II (Hymenoptera, Tenthredinidae). Tribus Nematini: Gattung *Amauronematus* KONOW. - Not. Ent. **50**: 1-37.
- HORN, W.; KAHLE, I.; FRIESE, G. & GAEDIKE, R. 1990: Collectiones entomologicae. Berlin, Akad. Landwirtschaftswiss. der DDR. 573 S.
- HUSTICH, I. 1960: Plant geographical regions. In: SÖMME, A. (Ed.): A Geography of Norden. - Oslo, S. 54-62.
- HUSTICH, I. 1966: On the forest-tundra and the northern tree-lines. - Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. **3**: 1-47.
- HUSTICH, I. 1979: Ecological concepts and biogeographical zonation in the North: the need for a generally accepted terminology. - Holarctic Ecol. **2**: 208-217.
- JAENIKE, J. 1981: Criteria for ascertaining the existence of host races. - Amer. Nat. **117**: 830-834.
- JAENIKE, J. 1992: Host specialization in phytophagous insects. - Ann. Rev. Ecol. Syst. **21**: 243-273.
- JALAS, J. & SOUMINEN, J. 1976: Atlas Florae Europaeae. 3. Salicaceae to Balanophoraceae. - The Committee for Mapping the Flora of Europa and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki. 128 S.
- JULKUNEN-TIITTO, R. 1986: A chemotaxonomic survey of phenolics in leaves of northern salicaceae species. - Phytochemistry **25**: 663-667.
- JULKUNEN-TIITTO, R. 1989: Distribution of certain phenolics in *Salix* species (Salicaceae). - Univ. Joensuu Publ. Sci. **15**: 1-29.
- KALLIO, P.; LAINE, U. & MÄKINEN, Y. 1969: Vascular flora of Inari Lapland. 1. Introduction and Lycopodiaceae - Polypodiaceae. - Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. **5**: 1-108.
- KALLIO, P. & MÄKINEN, Y. 1975: Vascular flora of Inari Lapland. 3. Salicaceae. - Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. **12**: 66-105.
- KALLIO, P. & MÄKINEN, Y. 1978: Vascular flora of Inari Lapland. 4. Betulaceae. - Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. **14**: 38-63.
- KALLIO, P.; NIEMI, S. & SULKINOJA, M. 1983: The Fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone. - Nordica **47**: 101-110.
- KANGAS, J. 1985: Pälkäneen sahapistiäisfauna 1953-1983. - Pälkäne-Seuran julkaisura **5**: 1-113.
- KONOW, F. W. 1895: Analytische und kritische Bearbeitung der Gattung *Amauronematus* KNW. - Term. Füz. **18**: 166-187.
- KONTUNEMI, T. 1960: Suomen sahapistiäistoukkien ravintokasvit. Die Futterpflanzen der Sägewespenlarven (Hymenoptera, Symphyta) Finnlands. - Anim. Fenn. **9**: 1-104.
- KONTUNEMI, T. 1965: Die letzte larvale Häutung bei Sägewespen (Hym., Symphyta) als taxonomisches Kriterium. - Ann. Ent. Fenn. **31**: 115-117.
- KONTUNEMI, T. 1972: Die Evertrebratenfauna des Kilpisjärvigebietes, Finnisches Lapland. 17. Hymenoptera Symphyta. - Acta Soc. Fauna Flora Fenn. **80**: 239-245.

- KOPELKE, J.-P. 1985: Über die Biologie und Parasiten der gallbildenden Blattwespenart *Pontania dolichura* (THOMS. 1871), *P. vesicator* (BREMI 1849) und *P. viminalis* (L. 1758) (Hymenoptera: Tenthredinidae). - Faun.-ökol. Mitt. 5: 331-344.
- KOPELKE, J.-P. 1986: Zur Biologie und Taxonomie neuer *Pontania*-Arten der *dolichura*-Gruppe (Insecta: Hymenoptera: Tenthredinidae). - Senckenberg. biol. 67: 51-71.
- KOPELKE, J.-P. 1990: Wirtsspezifität als Differenzierungskriterium bei gallenbildenden Blattwespenarten der Gattung *Pontania* O. COSTA (Hymenoptera, Tenthredinidae: Nematinae). - Mitt. dtsh. Ges. allg. ang. Ent. 7: 527-534.
- KOPELKE, J.-P. 1991: Die Arten der *viminalis*-Gruppe, Gattung *Pontania* O. COSTA 1859, Mittel- und Nordeuropas (Insecta: Hymenoptera: Tenthredinidae). - Senckenberg. biol. 71: 65-128.
- KOPONEN, S. 1984: Invertebrates of Inari Lapland. - Kevo Notes 7: 1-120.
- KRAMER, P. J. & KOZLOWSKI, T. T. 1979: Physiology of Woody Plants. - Acad. Press, New York.
- KROMBEIN, K. V.; HURD, P. D.; SMITH, D. R. & BURKS, B. D. (Eds.): (1979). Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Vol. 1., Symphyta and Apocrita (Parasitica). - Smith. Inst. Press, Washington, D.C., 16 + 1198 S.
- LAUTENSCHLÄGER, E. 1989: Wie Weiden der Schweiz und angrenzender Gebiete. - Birkhäuser Verlag, Basel. 136 S.
- LEATHER, S. R. 1985: Oviposition preference in relation to larval growth rates and survival in the pine beauty moth, *Panolis flammea*. - Ecol. Ent. 10: 213-217.
- LEPELETIER DE SAINT FARGEAU, A. 1823: Monographia Tenthredinetarum synonymia extricata. - Paris, 176 S.
- LEVINTON, J. 1988: Genetics, Paleontology, and Macroevolution. - Cambr. Univ. Press, Cambridge. 637 S.
- LID, J. 1974: Norsk og Svensk Flora. 3. Aufl. hrsg. von O. GIAEREVOLL. - Det Norske Samlaget, Oslo. 808 S.
- LINDQVIST, E. 1940: Zur Kenntnis einiger *Amauronematus*-Arten. - Not. Ent. 20: 56-71.
- LINDQVIST, E. 1941: Einige neue Nematinen-Arten und -Aberrationen. (Hym. Tenth.). - Not. Ent. 21: 64-70.
- LINDQVIST, E. 1942: Zur Kenntnis einiger finnischen Nematinen (Hym. Tenth.). - Not. Ent. 22: 99-108.
- LINDQVIST, E. 1953: Eine ergiebige Zucht von Blattwespenlarven aus Lappland. - Not. Ent. 33: 20-23.
- LINDQVIST, E. 1959: Drei neue *Amauronematus*-Arten. - Not. Ent. 39: 127-130.
- LINDQVIST, E. 1960: Neue Nematinen aus Finnland (Hym., Tenth.). - Not. Ent. 40: 33-38.
- LINDQVIST, E. 1961a: Über *Amauronematus tunicatus* ZADD. und nahe verwandte Arten (Hym., Tenth.). - Not. Ent. 41: 5-8.
- LINDQVIST, E. 1961b: Zur Kenntnis einiger Blattwespen (Hym., Tenth.). - Not. Ent. 41: 8-15.
- LINDQVIST, E. 1962: Über *Amauronematus arcticola* ENSL. und nahe verwandte Arten (Hym., Tenth.). - Not. Ent. 42: 9-13.
- LINDQVIST, E. 1972: Zur Nomenklatur und Taxonomie einiger Blattwespen (Hymenoptera, Symphyta). - Not. Ent. 52: 65-77.
- LINDQVIST, E. 1973a: Taxonomische Bemerkungen über einige Blattwespen I (Hymenoptera, Symphyta). - Not. Ent. 53: 33-39.
- LINDQVIST, E. 1973b: Taxonomische Kommentare zu mehreren *Amauronematus*-Arten aus Finnland. - Not. Ent. 53: 41-58.
- LINDQVIST, E. 1974: Taxonomische Bemerkungen über einige Blattwespen II (Hymenoptera, Symphyta). - Not. Ent. 44: 17-22.
- LINDQVIST, E. 1977: Einige neue Blattwespen (Hymenoptera, Tenthredinidae). - Ann. Ent. Fenn. 43: 92-95.
- LINDROTH, R. L. & PAJUTEE, M. S. 1987: Chemical analysis of phenolic glucosides: art, fact, and artifacts. - Oecologia 74: 144-148.
- LINDROTH, R. L.; SCRIBER, J. M. & HSIA, M. T. 1988: Chemical ecology of the tiger swallowtail: mediation of host use by phenolic glycosides. - Ecology 69: 814-822.

- LORENZ, H. & KRAUS, M. 1957: Die Larvalsystematik der Blattwespen (Tenthredinoidea und Megalodon-toidea). - Abh. Larvalsyst. Insekten 1: 1-339.
- MACGILLIVRAY, A. D. 1919: Sawflies (Tenthredinoidea). - Rep. Can. Arctic Exped. 1913-1918, 1G-19G. Nicht im Original gesehen.
- MALAISE, R. 1920: Beiträge zur Kenntnis schwedischer Blattwespen. - Ent. Tidskr. 40: 97-128.
- MALAISE, R. 1931: Über einige wenig bekannte Tenthrediniden. - Ent. Tidskr. 52: 88-90.
- MALAISE, R. 1945: Tenthredinoidea of South-Eastern Asia with a general zoogeographical review. - Opusc. Ent. Suppl. IV: 288.
- MARLATT, C. L. 1896: Some new Nematids. - Can. Ent. 28: 251-258. Nicht im Original gesehen.
- MAYR, E. 1967: Artbegriff und Evolution. - Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin. 617 S.
- MAYR, E. & ASHLOCK, P. D. 1991: Principles of Systematic Zoology. - McGraw-Hill, New York. xx + 475 S.
- MEIER, B.; JULKUNEN-TIITTO, R.; TAHVANAINEN, J. & STICHER, O. 1988: Comparative highperformance liquid and gas-liquid chromatographic determination of phenolic glucosides in salicaceae species. - J. Chromatography 442: 175-186.
- MUCHE, W. H. 1975: Die Blattwespen Mitteleuropas. Die Gattung *Amauronematus* KONOW (Hymenoptera, Nematinae). - Ent. Abh. Staatl. Mus. für Tierk. Dresden 40: 1-53.
- NEUMANN, A. 1981: Die mitteleuropäischen *Salix*-Arten. - Mitt. forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien 134: 1-152.
- NEUVONEN, S. & NIEMELÄ, P. 1983: Species richness and faunal similarity of arboreal insect herbivores. - Oikos 40: 452-459.
- NORUSIS, M. J. 1986: SPSS/PC+: SPSS for the IBM PC/XT/AT. - SPSS Inc., Chicago.
- NYLIN, S. & JANZ, N. 1993: Oviposition preference and larval performance in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): the choice between bad and worse. - Ecol. Ent. 18: 394-398.
- PALO, R. T. 1984: Distribution of birch *Betula* spp., willow *Salix* spp. and poplar *Popula* spp. secondary metabolites and their potential role as a chemical defense against herbivores. - J. Chem. Ecol. 10: 499-520.
- PAPAJ, D. R. 1986: An oviposition 'mistake'. - J. Lepid. Soc. 40: 348-349.
- PASTEELS, J. M.; ROWELL-RAHIER, M.; BRAEKMANN, J. C. & DUPONT, A. 1983: Salicin from host plant as precursor of salicylaldehyde defensive secretion of Chrysomelid larvae. - Phy. Ent. 8: 307-314.
- PATERSON, H. E. H. 1984: The recognition concept of species. - South African J. Sci. 80: 312-318.
- PATERSON, H. E. H. 1985: The recognition concept of species. In: VRBA, E. S. (Ed.): Species and speciation. - Transvaal Mus. Monogr. No. 4, Transvaal Mus. Pretoria, S. 21-29.
- POHJONEN, V. 1991: Selection of species and clones for biomass willow forestry in Finland. - Acta Forest. Fenn. 221: 3-43.
- PRICE, P. W. 1989: Clonal development of coyote willow, *Salix exigua* (Salicaceae), and attack by the shoot-galling sawfly, *Euura exigua* (Hymenoptera: Tenthredinidae). - Ann. Ent. Soc. Amer. 18: 61-68.
- PRICE, P. W. & ROININEN, H. 1993: Adaptive Radiation in Gall Induction. In: WAGNER, M. R. & RAFFA, K. F. (Eds.): Sawfly Life History. Adaptations to Woody Plants. - Acad. Press, San Diego, S. 229-257.
- PSCHORN-WALCHER, H. 1987: Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae). - Bonn. zool. Beitr. 38(2): 73-86.
- RAUPP, M. J. & DENNO, R. F. 1983: Leaf age as predictor of herbivore distribution and abundance. In: DENNO, R. F. & MCCLURE, M. S. (Eds.): Variable plants and herbivores in natural and managed systems. - Acad. Press, New York, S. 91-119.
- RAUSHER, M. D. 1979: Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. - Ecology 60: 503-511.
- RAUSHER, M. D. 1983: Conditioning and genetic variation as causes of individual variation in the oviposition behaviour of the tortoise beetle, *Deloyala guttata*. - Anim. Behav. 31: 743-747.

- REICHARDT, P. B.; CLAUSEN, T. P. & BRYANT, J. P. 1989: A critical look at the role of phenolic glycosides in plant defence against herbivores. - J. Chem. Ecol.
- RHOADES, D. F. 1979: Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: ROSENTHAL, G. A. & JANZEN, D. H. (Eds.): Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. - Acad. Press, New York, S. 3-54.
- RICHARDS, O. W. 1977: Hymenoptera. Introduction and key to families. In: WATSON, A. (Ed.): Handbooks for the Identification of British Insects. - R. Entom. Soc. Lond., London, iv + 100 S.
- ROININEN, H. 1991a: The ecology and evolution of the host plant relationships among willow-feeding sawflies. - Univ. Joensuu Public. Sci.: 1-21.
- ROININEN, H. 1991b: Temporal change in the location of egg-laying by a bud-galling sawfly, *Euura mucronata*, on growing shoots of *Salix cinerea*. - Oecologia 87: 265-269.
- ROININEN, H.; PRICE, P. W. & TAHVANAINEN, J. 1988: Field test of resource regulation by the bud-galling sawfly *Euura mucronata* on *Salix cinerea*. - Holarctic Ecol. 11: 136-139.
- ROININEN, H. & TAHVANAINEN, J. 1989: Host selection and larval performance of two willowfeeding sawflies. - Ecology 70: 129-136.
- ROININEN, H.; VUORINEN, J.; TAHVANAINEN, J. & JULKUNEN-TIITTO, R. 1993: Host preference and allozyme differentiation on the shoot galling sawfly, *Euura atra*. - Evolution 47: 300-308.
- ROSS, H. H. 1945: Sawfly genitalia. Terminology and study techniques. - Ent. News 56: 261-268.
- ROTHSCHILD, M. & FAIRBAIRN, J. W. 1980: Ovipositing butterfly (*Pieris brassicae* L.) distinguishes between aqueous extracts of two strains of *Cannabis sativa* L. and THC and CBD. - Nature 286: 56-59.
- ROWELL-RAHIER, M. 1984a: The food plant preferences of *Phratora vitellinae* (Coleoptera: Chrysomelinae). B. A laboratory comparison of geographically isolated populations and experiments on conditioning. - Oecologia 64: 375-380.
- ROWELL-RAHIER, M. 1984b: The food plant preferences of *Phratora vitellinae* (Coleoptera: Chrysomelidae). A. Field observations. - Oecologia 64: 369-374.
- ROWELL-RAHIER, M. 1984c: The presence or absence of phenolglycosides on *Salix* (Salicaceae) leaves and the level of dietary specialisation of some of their herbivorous insects. - Oecologia 62: 26-30.
- ROWELL-RAHIER, M. & PASTEELS, J. M. 1982: The significance of salicin for a *Salix*-feeder *Phratora* (*Phyllodecta*) *vitellinae*. - Proc. 5th. Int. Symp. Insect-Plant-Relationships, Wageningen: 73-79.
- SAARINEN, A. 1949a: Eine neue hochnordische Blattwespe, *Amauronematus nourbinjargi* n. sp. (Hym., Symphyta) aus Finnisch-Lappland. - Ann. Ent. Fenn. 15: 55-62.
- SAARINEN, A. 1949b: Tenthredinologische Mitteilungen. 3. über die Blattwespenfauna in der Gegend von Nurmes in Nordkarelien vornehmlich auf Grund meiner Einsammlungen im Jahre 1939 nebst Beobachtungen über einige Arten des Materials. - Ann. Ent. Fenn. 15: 160-168.
- SAARINEN, A. 1950b: *Amauronematus totus* (LQV.) SAAR. - Ann. Ent. Fenn. 16: 136.
- SAARINEN, A. 1950c: *Amauronematus hartigi* n. sp., eine neue Blattwespenart (Hym., Symphyta) aus der Sammlung TH. HARTIGS in München. - Ann. Ent. Fenn. 16: 18-24.
- SAARINEN, A. 1950d: Sechs neue Arten aus der Artengruppe *Amauronematus fallax* LEP. (Hym., Symphyta). - Ann. Ent. Fenn. 16: 44-63.
- SAS 1985: SAS user's guide: Statistics. - SAS Institute, Cary, North Carolina.
- SAXESEN, W. 1842: Verzeichnis der bis dahin am Harze gefundenen Blatt- und Holzwespen. - R. G. H. Schmidt, Nordhausen. 14 S.
- SCHAEFER, M. & TISCHLER, W. 1983: Ökologie. - 2. Aufl., Fischer Verlag, Stuttgart. 354 S.
- SCHEDL, W. 1976: Untersuchungen an Pflanzenwespen in der subalpinen bis alpinen Stufe der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol, Österreich). - Veröff. Univ. Innsbruck 103: 88.
- SCHMEIL, O. & FITSCHEN, J. 1996: Flora von Deutschland und angrenzender Länder. - 90. Aufl., Quelle & Meyer, Wiesbaden, 806 S.
- SCHMIDT, S. & WALTER, G. H. 1995: Description *Dineura pullior* n.sp. (Hymenoptera, Tenthredinidae), with quantified observations on saw wear. - Ent. Scand. 26: 385-392.

- SCRIBER, J. M.; LEDERHOUSE, R. C. & HAGEN, R. H. 1991: Foodplants and evolution within *Papilio glaucus* and *Papilio troilus* species groups (Lepidoptera: Papilionidae). In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W. (Eds.): Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. - Wiley & Sons, New York, S. 341-373.
- SERVILLE, A. 1823: Faune Française. Hyménoptères. - Paris. 96 S.
- SIEGEL, S. 1956: Nonparametric statistics. - McGraw-Hill, Tokyo. 312 S.
- SINGER, M. C. 1971: Evolution of food-plant preferences in the butterfly *Euphydryas editha*. - Evolution 25: 383-389.
- SINGER, M. C. 1986: The definition and measurement of oviposition preference in plant feeding insects. In: MILLER, J. R. & MILLER, T. A. (Eds.): Insect-plant Interactions. - Springer-Verlag, New York, S. 65-94.
- SINGER, M. C.; NG, D. & THOMAS, C. D. 1988: Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. - Evolution 42: 977-985.
- SKVORTSOV, A. K. 1968: Willows of the USSR. - Publishing Office "Nauka", Moscow. 263 S.
- SMILEY, J. T. 1978: Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. - Science 201: 745-747.
- SMILEY, J. T. 1985: Are chemical barriers necessary for evolution of butterfly-plant associations? - Oecologia 65: 580-583.
- SMILEY, J. T.; HORN, J. M. & RANK, N. E. 1985: Ecological effects of salicin at three trophic levels: new problems from old adaptations. - Science 229: 649-651.
- SMITH, E. L. 1968: Biosystematics and morphology of symphyta. I. Stem-galling *Euura* of the California region, and an new female genitalic nomenclature. - Ann. Ent. Soc. Amer. 61: 1389-1407.
- SMITH, E. L. 1970: Evolutionary morphology of the external insect genitalia. 2. Hymenoptera. - Ann. Ent. Soc. Amer. 63: 1-27.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981: Biometry. - Freeman, New York. 859 S.
- STAMP, N. E. & BOWERS, M. D. 1990: Phenology of nutritional differences between new and mature leaves and its effect on caterpillar growth. - Ecol. Ent. 15: 447-454.
- STRAW, N. A. 1989: The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. - Ecol. Ent. 14: 443-454.
- STRONG, D. R.; LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R. 1984: Insects on plants. - Blackwell Sci. Publ., Oxford. 313 S.
- TAHVANAINEN, J.; JULKUNEN-TITTO, R. & KETTUNEN, J. 1985: Phenolic glycosides govern the food selection pattern of willow feeding leaf beetles. - Oecologia 67: 52-56.
- THOMPSON, J. N. & PELLMYR, O. 1991: Evolution of oviposition behaviour and host preference in Lepidoptera. - Ann. Rev. Ent. 36: 65-89.
- VIA, S. 1986: Genetic covariation between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. - Evolution 40: 778-785.
- VIITASAARI, M. 1982: Sahapistiäiset 1. Yleinen osa. - University of Helsinki. Dep. Agric. Forest Zool. Rep. 3: 85.
- VIITASAARI, M. & VIKBERG, V. 1985: A checklist of the sawflies (Hymenoptera, Symphyta) of Finland. - Not. Ent. 65: 1-17.
- VIKBERG, V. 1965: *Pontania nudipectus* sp. n. (Hym., Tenthredinidae), a new leaf-roller from Eastern Fennoscandia. - Ann. Ent. Fenn. 31: 53-60.
- VIKBERG, V. 1982: Notes on the taxonomy and the nomenclature of some mainly Fennoscandian sawflies (Hymenoptera, Symphyta). - Not. Ent. 62: 61-65.
- VIKBERG, V. 1988: On the eastern component of the Finnish sawfly fauna (Hymenoptera, Symphyta), with a special emphasis on the subfamily Nematinae. In: ZLOBIN, V. V. (Ed.): The connections between entomofauna of the North Europe and Siberia. - USSR Acad. Sci., Zool. Inst., Leningrad, S. 20-30.
- WAGNER, M. R. & RAFFA, K. F. (Ed.) 1993: Sawfly Life History. Adaptations to Woody Plants. - Acad. Press, Inc., San Diego.

- WALTER, G. H.; RUOHOMÄKI, K.; HAUKIOJA, E. & VAINO, E. 1994: Reproductive behaviour of mated and virgin females of a solitary sawfly, *Dineura virididorsata* (Hymenoptera, Tenthredinidae). - Ent. Exp. Appl. 70: 83-90.
- WASSERMAN, S. S. & FUTUYMA, D. J. 1981: Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* FABRICIUS (Coleoptera: Bruchidae). - Evolution 35: 605-617.
- WIKLUND, C. 1974: Oviposition preference on *Papilio machaon* in relation to the host plant of the larvae. - Ent. Exp. Appl. 17: 189-198.
- WIKLUND, C. 1975: The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. - Oecologia 18: 186-197.
- WIKLUND, C. 1981: Generalist vs. specialist oviposition behaviour on *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. - Oikos 36: 163-170.
- WIKLUND, C. & FAGERSTRÖM, T. 1977: Why do males emerge before females. - Oecologia 31: 153-158.
- WILCOX, J. A. 1965: A synopsis of the North American Galerucinae (Coleoptera: Chrysomelidae). - Albany, New York.
- WONG, H. R. 1963: The external morphology of the adults and ultimate larval instar of the Larch Sawfly *Pristiphora erichsonii* (HTG.) (Hymenoptera: Tenthredinidae). - Can. Ent. 95: 897-921.
- WOODMAN, R. L. & PRICE, P. W. 1992: Differential larval predation by ants can influence willow sawfly community structure. - Ecology 73: 1028-1037.
- ZAR, J. H. 1974: Biostatistical Analysis. - Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, S. 1-268.
- ZHELOCHOVTSEV, A. N. 1988: Symphyta. In: ZHELOKHOVTSEV, A. N.; TOBIAS, V. J. & KOZLOV, M. A. (Eds.): Keys to the insects of the European part of the USSR. III. Hymenoptera. 6. - Leningrad, S. 268.
- ZINNERT, K. D. 1968: Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Larvenparasiten (Hymenoptera: Ichneumonidae und Braconidae) mitteleuropäischer Blattwespen aus der Subfamilie Nematinae (Hymenoptera: Tenthredinidae). - Inaug.-Dissert., Freiburg i. Br., 155. S.
- ZINOVJEV, A. G. 1991: On the significance of the biological characters for classification of the sawfly subfamily Nematinae (Hymenoptera, Tenthredinidae). - Votr. XII. Int. Symp. Entomofaun. Mitteleur.: 333-335.
- ZINOVJEV, A. G. 1993a: Host-plant specificity of the gall-making sawflies of the genus *Pontania* O. COSTA (Hymenoptera, Tenthredinidae). In: REZNIK, S. Ya. (Ed.): Пищевая специализация насекомых (Nahrungsspezialisierung bei Insekten). - St. Petersburg, S. 108-139.
- ZINOVJEV, A. G. 1993b: Subgenera and Palaearctic species groups of the genus *Pontania*, with notes on the taxonomy of some European species of the *viminalis*-group (Hymenoptera: Tenthredinidae). - Zoosyst. Rossica 2: 145-154.
- ZINOVJEV, A. G. 1994: Taxonomy and biology of two related species of gall-making sawflies from the *Pontania viminalis*-group (Hymenoptera: Tenthredinidae). - Ent. Scand. 25: 231-240.
- ZIRNGIEBL, L. 1938: Die Legewerkzeuge der Blattwespen (Tenthredinoidea) II. Teil. - Beitr. naturkundl. Forsch. SW-Deutschl. 3: 39-65, Taf. V.
- ZIRNGIEBL, L. 1939: Beiträge über die Entwicklung der Blattwespen (Hym. Tenthred.). - Dtsch. ent. Z. 1940: 181-189.
- ZIRNGIEBL, L. 1940: Beobachtungen zur Eiablage der Blattwespen (Hym. Tenthred.). - Mitt. dtsch. ent. Ges. 9: 87-88.
- ZIRNGIEBL, L. 1959: Studien und Gedanken zu den Befruchtungsvorgängen bei Blattwespen. - Pfälzer Heimat, Heft 4: 1-3.
- ZWÖLFER, H. 1970: Der "Regionale Futterpflanzenwechsel" bei phytophagen Insekten als evolutionäres Problem. - Z. ang. Ent. 65(3): 233-239.

Anschrift des Verfassers:

Dr. STEFAN SCHMIDT
Zoologisches Institut und Zoologisches Museum
Universität Hamburg

Martin-Luther-King-Platz 3
D-20146 Hamburg
Deutschland

schlueteri	227, 228, 291, 292, 298, 303, 321, 323, 325	taiganus	280, 292
septentrionalis	227-229, 247, 249, 252, 254-262, 264-266, 268, 270, 271, 280, 292, 298, 321, 324, 325	tenuis	227, 228, 247-249, 252, 253, 262, 264-266, 268, 270, 286, 295, 299, 322, 324, 326
similis	282	tortuosa	240, 303
Sorbus	251	trifurcatus	282
squamosus	291, 292	trifurcus	282
stenogaster	227, 228, 280, 282	uliginosae	291, 292
striatus	282	uliginosum	292, 303
subalpinus	244	Vaccinium	292, 303, 304
subfuscus	227, 228, 294, 297, 322, 324, 325	variator	247, 249, 250, 254
subnitens	227, 228, 271, 294, 295, 299, 322, 324, 326	venificus	282
sylvestris	233, 234	vescus	282
Symphoricarpus	245	Vetrix	240
taeniatus	247, 249, 250, 274	violaceipennis	285
		viscendus	285
		xylosteum	245
		Zaraca	245

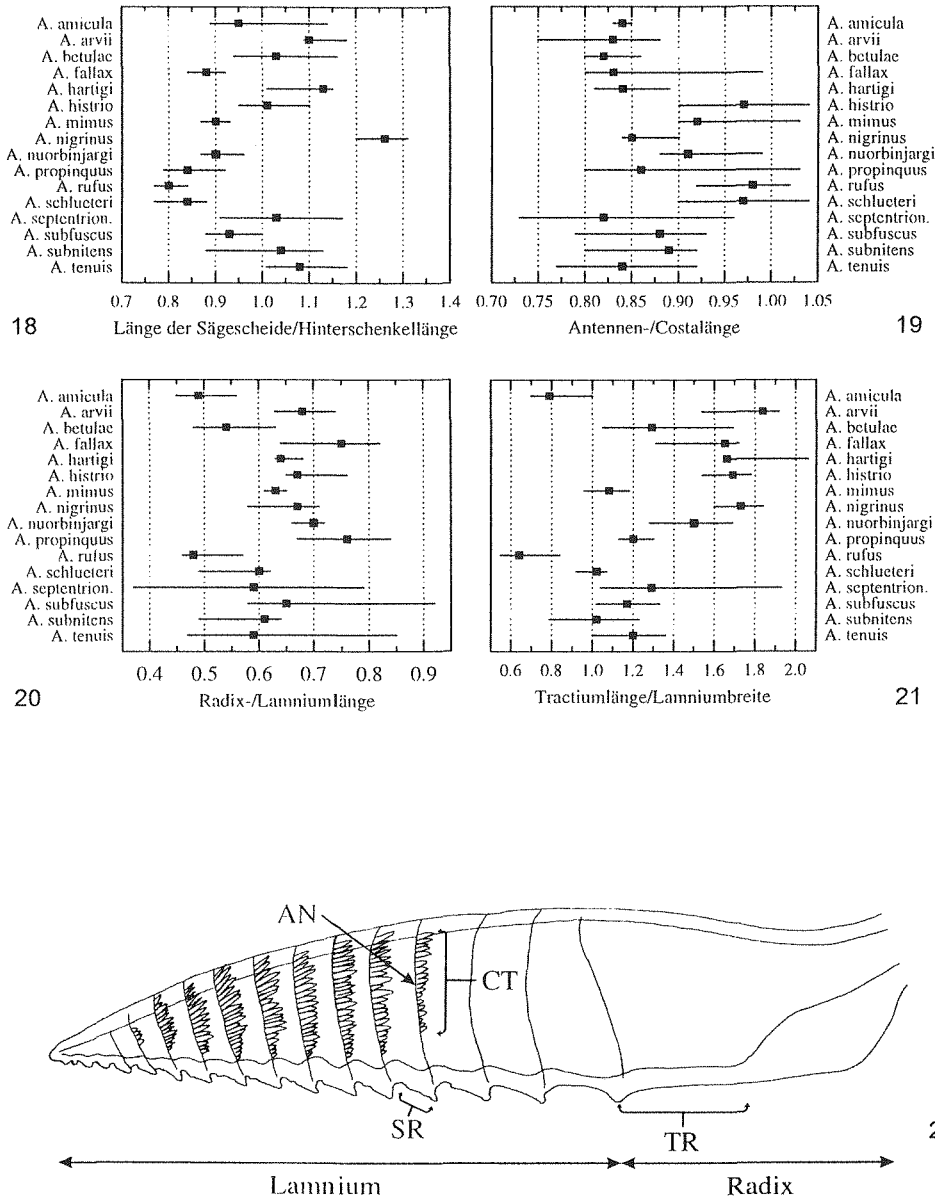


Fig. 18-22. 18-21: Graphische Darstellung von Median, Minimum und Maximum einiger taxonomisch wichtiger morphologischer Merkmale. 22: Bezeichnungen der im systematischen Teil verwendeten morphologischen Strukturen der Säge (Valvula 1). AN = Annulus, CT = Ctenidium, LA = Lamium, RA = Radix, SR = Serrula TR = Tractium.

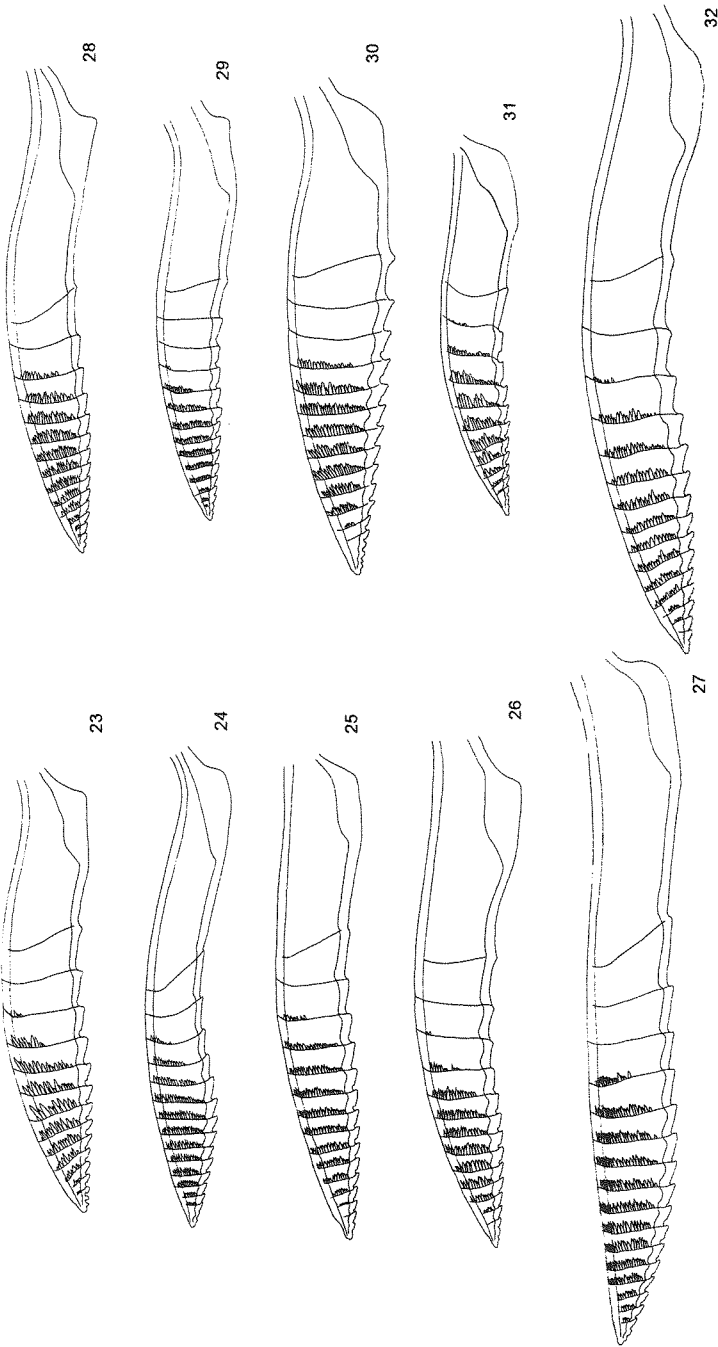


Fig. 23-27. Sägen in seitlicher Ansicht. 23: *A. amacula* (SAAR.), 24: *A. arvii* (VKB.) und *A. harigi* (SAAR.), 25: *A. betulae* sp. n., 26: *A. minus* sp. n., 27: *A. nigrinus* sp. n. - Fig. 28-32. Sägen in seitlicher Ansicht. 28: *A. nuorbinjargi* SAAR., 29: *A. propinquus* SAAR., 30: *A. rufus* KNW., 31: *A. schlueteri* ENSL., 32: *A. septentrionalis* SAAR.

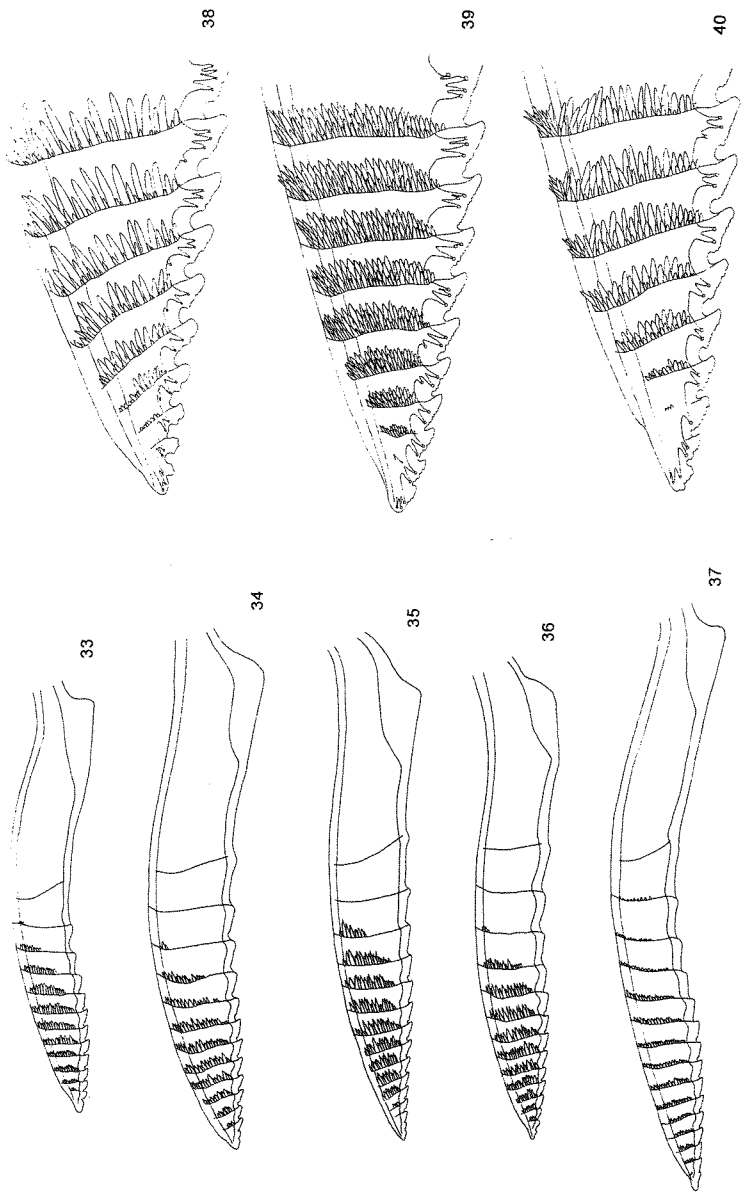


Fig. 33-37. Sägen in seitlicher Ansicht. 33: *A. fallax* (SERV.), 34: *A. subfuscus* sp. n., 35: *A. subnitens* SAAR., 36: *A. tenuis* sp. n., 37: *A. histrio* (SERV.). - Fig. 38-40. Apikaler Teil der Sägen in seitlicher Ansicht. 38: *A. amacula* SAAR., 39: *A. arvii* VIKB. und *A. hartigi* SAAR., 40: *A. betulae* sp. n.

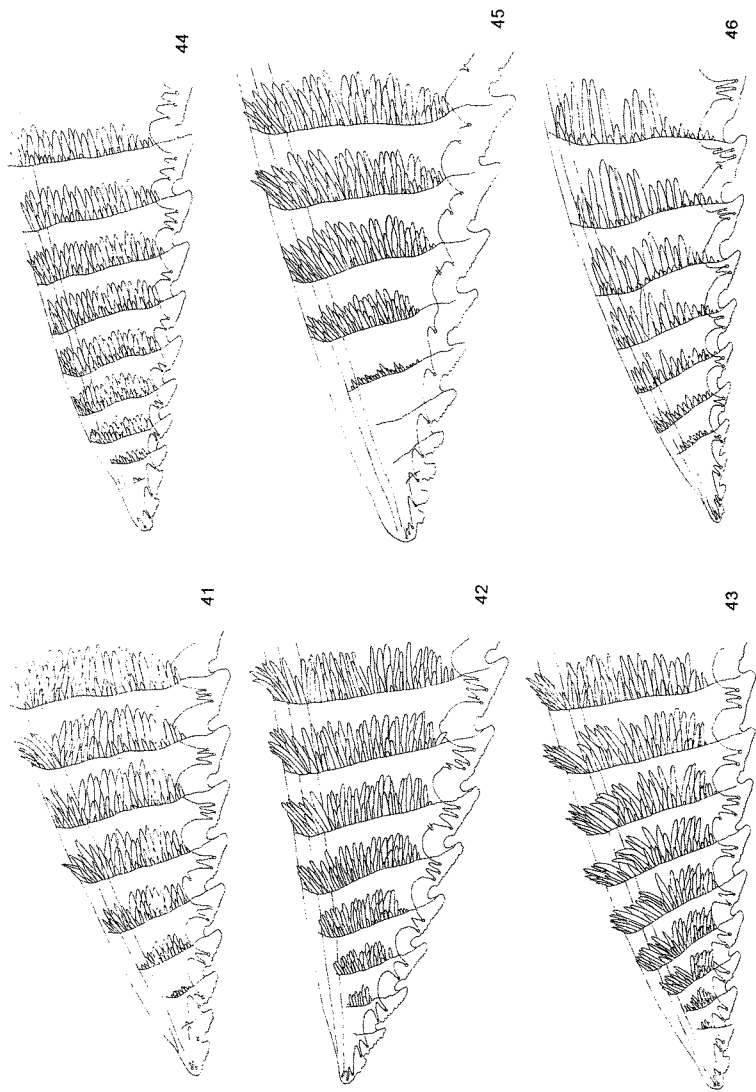


Fig. 41-46. Apikaler Teil der Sägen in seitlicher Ansicht. 41: *A. minus* sp. n., 42: *A. nigrinus* sp. n., 43: *A. nuorbinjargi* SAAR., 44: *A. propinquus* SAAR., 45: *A. rufus* KNW, 46: *A. schlueteri* ENSL.

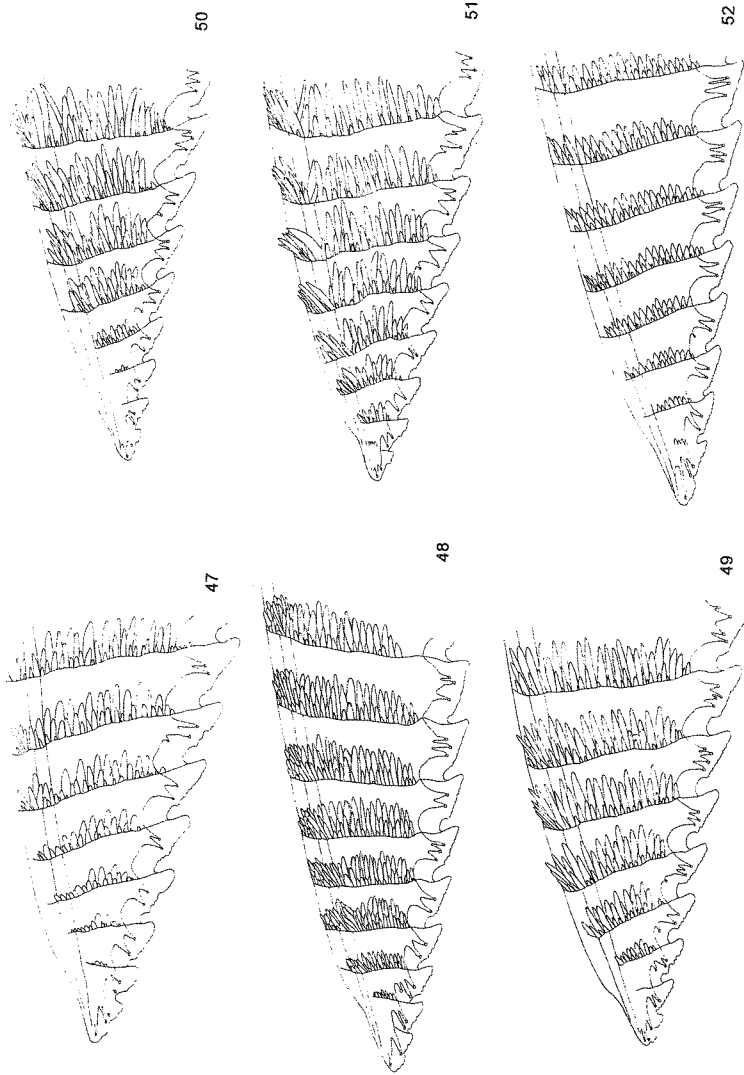


Fig. 47-52. Apikaler Teil der Sägen in seitlicher Ansicht. 47: *A. septentrionalis* SAAR., 48: *A. fallax* (SERV.), 49: *A. subfuscus* sp. n., 50: *A. subnitens* SAAR., 51: *A. tenuis* sp. n., 52: *A. histrio* (SERV.).

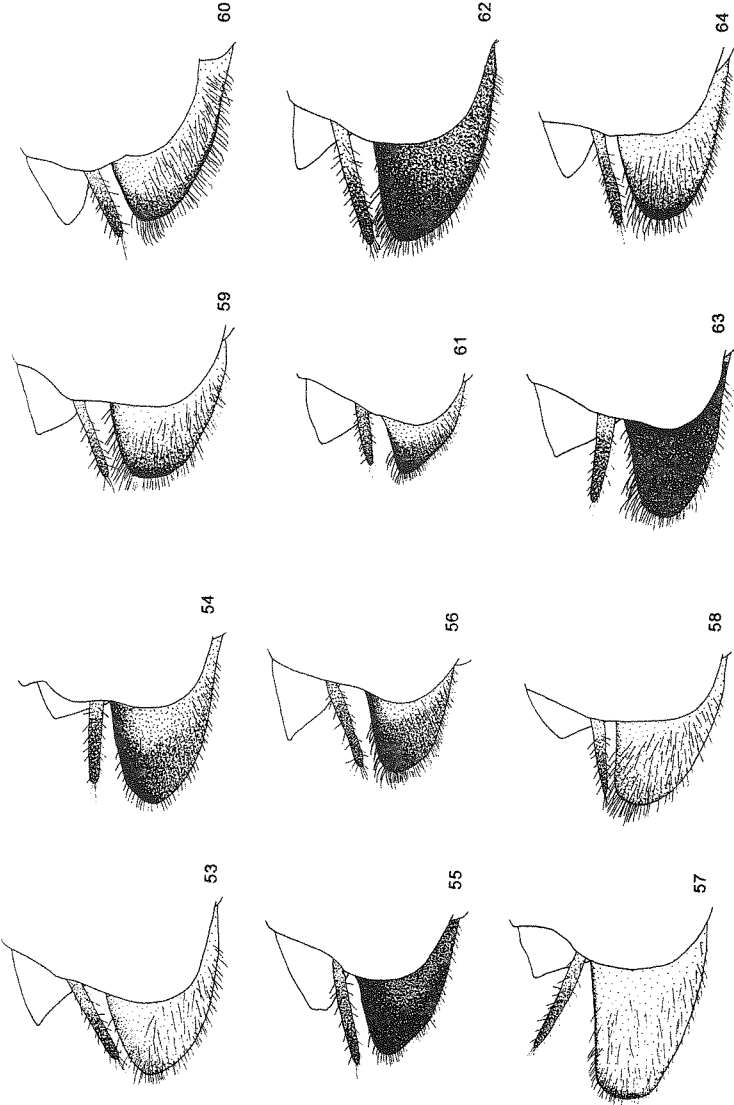


Fig. 53-64. Sägescheide in seitlicher Ansicht. 53: *A. amacula* SAAR., 54: *A. arvii* VIKB. und *A. hartigi* SAAR., 55: *A. betulae* sp. n., 56: *A. minus* sp. n., 57: *A. nigrinus* sp. n., 58: *A. nuorbinjargi* Saar., 59: *A. propinquus* SAAR., 60: *A. rufus* KNW., 61: *A. schlueteri* ENSL., 62: *A. septentrionalis* SAAR., 63: *A. fallax* (SERV.), 64: *A. subfuscus* sp. n.

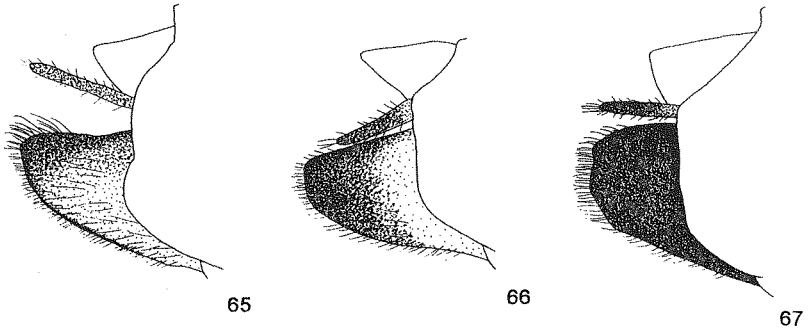


Fig. 65-67. Sägescheide in seitlicher Ansicht. **65:** *A. subnitens* SAAR., **66:** *A. tenuis* sp. n., **67:** *A. histrio* (SERV.).