

# 14 Biodiversität und Pflanze-Insekt-Interaktionen in Kulturlandschaften

TEJA TSCHARNTKE, ALEXANDRA-MARIA KLEIN, ANDREAS KRUESS,  
INGOLF STEFFAN-DEWENTER & CARSTEN THIES

## Zusammenfassung

Biodiversität wird meist in Ökosystemen untersucht, die nicht oder nur wenig durch menschliche Aktivitäten geprägt sind. In den gemäßigten Breiten wie in den Tropen sind mehr als neunzig Prozent der Fläche als Kulturlandschaft anzusprechen, die Bedeutung von Landnutzungssystemen für den Artenschutz ist aber kaum untersucht. Die hier ausgewählten Fallbeispiele verdeutlichen, dass mit dem weltweiten Rückgang an Biodiversität auch ein Verlust wichtiger ökologischer Funktionen verbunden ist. Dazu gehören die Kontrolle von pflanzenfressenden Insekten und die Bestäubung von Pflanzen. Dies hat nicht nur Auswirkungen auf Nahrungsnetze in naturnahen Ökosystemen, sondern auch auf ökonomisch wichtige Interaktionen, z.B. die biologische Kontrolle von Schädlingen wie dem Rapsglanzkäfer und den Fruchtansatz von Nutzpflanzen wie dem Kaffee. Die Struktur von Lebensgemeinschaften und Nahrungsnetzen ist durch lokale wie regionale Einflüsse geprägt, so dass verschiedene räumliche Skalen in ihrer relativen Bedeutung zu untersuchen sind. Die hier vorgestellten Vergleiche von traditioneller mit intensivierter Landnutzung und von strukturreichen und strukturarmer Kulturlandschaften bieten Ansatzpunkte für ein verbessertes Management zur Förderung von Artenreichtum und wichtigen Pflanze-Insekt-Interaktionen.

## Biodiversität und Pflanze-Insekt-Interaktionen in Kulturlandschaften – eine Einführung

Schutz und Erforschung der Biodiversität beziehen sich fast immer auf Ökosysteme, die nicht oder kaum durch menschliche Aktivitäten geprägt sind. Dazu zählen in Mitteleuropa einige alpine Regionen, wenige Überschwemmungsbereiche unbegradigter Fließgewässer und alte, ungenutzte Naturwälder. In den Tropen werden vor allem die Primärwälder bzw. die wenig gestörten „Naturwälder“ dazugerechnet. Diese Orientierung kontrastiert mit der Tatsache, dass es weltweit nur wenige Flecken Natur ohne Merkmale anthropogener Eingriffe gibt und in den Tropen wie in den gemäßigten Breiten mehr als 90% der Fläche als Kulturlandschaft anzusprechen sind. So stellt sich die Frage, welchen Stellenwert unsere Kulturlandschaften für Naturschutz und Biodiversitätsforschung haben. Traditionell sind Ökologen wenig interessiert, wenn es um Ökosysteme in einer durch annuelle Feldfrüchte (z.B. Getreide oder Körnerleguminosen) oder perennierende Kulturen (z.B. Grünland, Agroforstsysteme oder Wirtschaftswälder) geprägten Landschaft geht.

Ist eine solche Abwertung gerechtfertigt, sind wirklich nur die kleinen Reste von Wildnis wichtig? Erst in jüngerer Zeit wird im internationalen Rahmen die Bedeutung von Landnutzungssystemen für die Biodiversität als wichtiges Forschungsgebiet erkannt (PIMENTEL et al. 1992) – auch wenn Deutschland mit WOLFGANG TISCHLER (1965, 1980) einen Pionier agrarökologischer Forschung besitzt. In Mitteleuropa ist der Naturschutzkonflikt „Natur versus Kultur“ offenkundig. In Deutschland sind nur zwei Prozent der Landesfläche als Naturschutzgebiet ausgewiesen. Diese können nicht die Biodiversität in Deutschland konservieren, sondern maximal ein Viertel der gefährdeten Arten (vgl. KAULE 1991). Land- und Forstwirtschaft bestimmen dagegen den Charakter von mehr als achtzig Prozent der Landesfläche, so dass Naturschutz-Anstrengungen in diesem Bereich für die Masse der schützenswerten, gefährdeten Arten von zentraler Bedeutung sind. Zudem erfordern die meisten Naturschutzflächen ein integrales Landnutzungskonzept mit Pflegeplänen, die der Erhaltung von Offenlandbiotopen wie z.B. Magerrasen und Heiden dienen. Die wichtige Kulturaufgabe, ein Stück Natur in seiner historischen Besonderheit zu erhalten, bedarf professionellen Managements, bei dem der Land- und Forstwirtschaft eine besondere Rolle zukommt. Damit ist in den Industriestaaten die Bedeutung der traditionellen Landnutzung für den Naturschutz viel stärker akzeptiert als in den Tropen, wo agrarische oder forstliche Nutzung mit Zerstörung gleichgesetzt wird. Die meisten Regenwaldgebiete liegen bereits fleckenhaft in einer großräumig genutzten tropischen Landschaft und die Organismen solcher Restgebiete interagieren mit der umliegenden Kulturlandschaft (SCHELHAS & GREENBERG 1996, LAURANCE & BIERREGAARD 1997). Insbesondere der Beitrag von tropischen Agroforstsystemen für den Artenschutz wird meist übersehen (PIMENTEL et al. 1992, PERFECTO et al. 1996, WATT et al. 1997, HUGHES et al. 2002) und Vorhersagen über die Folgen der Zerstörung von Primärwäldern leiden unter

dem geringen Wissen über den Habitat-Wert der danach entstehenden Ökosysteme (PERFECTO et al. 1997, WATT et al. 1997, LAWTON et al. 1998). Zum Beispiel beherbergen die über hundert verschiedenen Arten von Schattenbäumen in traditionellen Kaffeeplantagen in Costa Rica ähnlich viele Insektenarten in ihrem Kronenraum wie Primärwälder (PERFECTO et al. 1997), so dass nicht die Landnutzung per se, sondern der Übergang von traditionellen Polykulturen mit Schattenbäumen zu unbeschatteten Kaffeemonokulturen die größten Biodiversitätsverluste mit sich bringt. HUGHES et al. (2002) schätzen, dass 46% der Vögel im Süden Costa Ricas den ländlichen Raum in irgendeiner Weise nutzen und folglich alle Landnutzungsänderungen für die Persistenz dieser Arten von Bedeutung sein sollten.

Der Artenrückgang geht meist mit dem Verlust von Vertretern wichtiger funktioneller Gruppen einher. Wenn Prädatoren, Parasitoide, Zersetzer oder Bestäuber ausfallen, dann können darunter auch wichtige ökologische Funktionen in einem Ökosystem leiden, namentlich die Kontrolle von Pflanzenfressern, der Streuabbau und die Mineralisierung oder der Fruchtansatz von Kultur- und Wildpflanzen (KRUESS & TSCHARNTKE 1994, DIDHAM et al. 1996, DAILY et al. 1997, STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999, TILMAN 1999, TSCHARNTKE & KRUESS 1999, THIES & TSCHARNTKE 1999). Allerdings ist die Bedeutung der Artenvielfalt für die Stabilität und das Funktionieren von Ökosystemen umstritten (z.B. HUSTON 1997, NAEEM 2000, WARDLE et al. 2000, AARSSSEN 2001). Die Diskussion um die Mechanismen für diesen Zusammenhang gründet sich fast ausschließlich auf Untersuchungen zur Artenvielfalt von Pflanzen (im Grünland) für Ökosystemfunktionen wie die Primärproduktion (z.B. HECTOR et al. 1999). Im Hinblick auf die Tiere, insbesondere die Insekten mit ihrem großen Artenreichtum, ist fast nichts bekannt (RODRIGUEZ & HAWKINS 2000). In Agrarökosystemen sind die strukturelle Komplexität der Vegetation, der Artenreichtum von Pflanzen und Insekten und die Effektivität biologischer Schädlingsbekämpfung oft eng korreliert (RUSSELL 1989, TSCHARNTKE 2000). Allerdings ist unklar, welche Mechanismen dafür verantwortlich zu machen sind. Zum einen nimmt mit der Artenzahl auch die Wahrscheinlichkeit zu, dass sich unter den vielen Arten eine besonders effektive Art findet (z.B. eine besonders produktive Pflanzenart oder ein besonders erfolgreicher Räu-

ber). Diese Hypothese eines Sammeleffekts („sampling effect“) wird abgegrenzt von Hypothesen, die eine Ergänzung der Arten in ihrer Wirkung unterstellen („complementary effect“). Beispielsweise zeigen koexistierende Pflanzenarten oft eine spezialisierte Ressourcennutzung, die sich in ergänzender (additiver) oder sogar synergistischer Funktionsausprägung niederschlägt (LOREAU & HECTOR 2001, LYONS & SCHWARTZ 2001). Bei artenreichen Parasitoidenkomplexen eines phytophagen Insekts können die Arten durch die spezifische Ressourcennutzung einer Subpopulation ihres Wirtes koexistieren (TSCHARNTKE 1992, vgl. aber auch RODRIGUEZ & HAWKINS 2000). In den meisten Fällen ist der für eine Korrelation von Artenreichtum und Funktion verantwortliche Mechanismus jedoch nicht bekannt. Zum Beispiel ist bei den oft generalisierten Bestäubungssystemen (WASER et al. 1996) nicht klar, ob der Rückgang der Häufigkeit der Bestäuber oder der des Artenreichtums für den Rückgang von Bestäubungsleistungen und Fruchtansätzen verantwortlich zu machen ist (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999). Die weltweite Abnahme von Bestäuberpopulationen gefährdet viele Wildpflanzenpopulationen, aber auch die stabile und nachhaltige Nutzung wichtiger Kulturpflanzen (FREE 1993, ALLEN-WARDELL et al. 1998).

Die Lebensraum-Zerstörung durch landwirtschaftliche und forstliche Aktivitäten ist fraglos die wichtigste Ursache für den Artenrückgang von Pflanzen und Tieren. Diese deterministischen Ursachen des Aussterbens werden durch stochastische Effekte ergänzt. Sind die deterministischen Effekte für den Rückgang der verfügbaren Fläche verantwortlich, die als Lebensraum dienen könnte, so beeinflussen die stochastischen Effekte die Überlebenswahrscheinlichkeit lokaler Populationen in den Habitatfragmenten. Die Zufallseffekte verursachen bei kleinen Populationen ein größeres Extinktionsrisiko als bei großen Populationen (SHAFFER 1981). Die Vernetzung von Lebensräumen ist nicht nur ein klassisches Naturschutz-Thema, sondern auch für die agrarökologischen Grundlagen einer nachhaltigen Landnutzung von großer Bedeutung. Es geht um ein Management von Nützlings-Populationen, damit sie größere Abundanzen erreichen, schneller die Kulturfelder besiedeln und dort biologisch wichtige Funktionen verrichten. Die Vernetzung von Lebensräumen ist eng verknüpft mit dem Erfolg eines biologischen Pflanzenschutzes. Denn zum

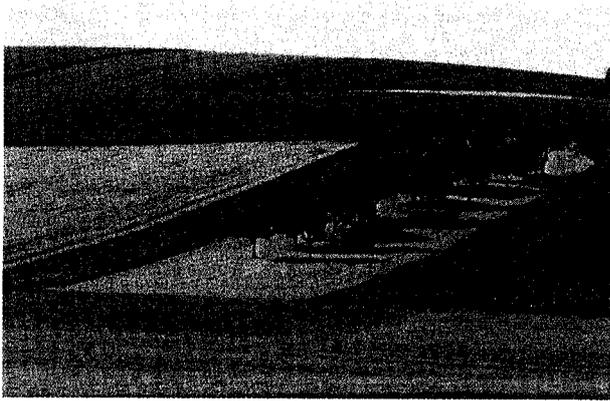


Abb. 1: Eine Streuobstwiese als Lebensraumsinsel, die von bewirtschafteten Ackerflächen umgeben ist (Kraichgau, nördlich Karlsruhe).

einen ist die Förderung von natürlichen Gegenspielern als Teil einer allgemeinen Naturschutz-Strategie zu sehen, die den Erhalt der Artenvielfalt durch Schutz und Vernetzung von Lebensräumen zum Ziel hat (vgl. GLIESSMAN 1990, VAN DRIESCHE & BELLOWES 1996). Zum anderen können Kulturfelder auch als Inseln betrachtet werden, da die jährliche Ernte zu einer jährlichen Unterbrechung der Pflanze-Insekt-Beziehungen führt, d.h. zu einer stetigen Neubesiedlung und Verjüngung bzw. Restrukturierung der Lebensgemeinschaften. Strategien zur Nützlingsförderung können somit auch als Versuch gefasst werden, den Insel-Status von Kulturfeldern zu neutralisieren (TSCHARNTKE & KRUESS 1999).

Da Kulturlandschaften ein Mosaik von Lebensraumfragmenten beherbergen (Abb. 1), können die Diversitätsmuster anhand klassischer Art-Areal-Modelle beschrieben werden. Die positive Beziehung zwischen der Arealgröße und dem Artenreichtum lässt sich am besten mit einer log-log-Regression beschreiben (ROSENZWEIG 1995). In der Regressionsgleichung  $S = cA^z$  ist  $S$  die Anzahl Arten,  $A$  die Arealgröße,  $c$  der Schnittpunkt mit der y-Achse und  $z$  die Steigung der Regressionsgeraden. Der Plot mit untransformierten Werten erscheint wie eine Sättigungskurve: Geringe Veränderungen bringen nur bei kleinen Arealwerten große Effekte in der Artenzahl. Prinzipiell gibt es zwei Erklärungen für diese Beziehung:

(1) Die Areal-per-se-Hypothese besagt, dass mit der Arealgröße die Immigrationsrate zunimmt und die Extinktionsrate geringer wird. Kleine Populationen sind durch vier Arten von Zufallsprozessen

besonders gefährdet: a) demographische Zufälle (zufällige Verschiebungen im Geschlechterverhältnis, im Überleben oder in der Reproduktion), b) genetische Erosion (genetische Drift, Inzucht), c) Umwelteinflüsse (zufällige Schwankungen bei Wetter, Nahrung, Krankheiten etc.) und d) natürliche Katastrophen (Feuer, Trockenheit etc.) (SHAFER 1981, ROSENZWEIG 1995).

(2) Die Habitat-Heterogenität-Hypothese besagt, dass große Areale eine größere Vielfalt an Lebensräumen beherbergen und unterschiedliche Lebensräume sich in ihren Lebensgemeinschaften unterscheiden. Areal und Lebensraum-Heterogenität sind meist so eng korreliert, dass sinnvollerweise nur eine der beiden Variablen für die Vorhersage des Artenreichtums genutzt werden sollte (ROSENZWEIG 1995). Die Arten einer Lebensgemeinschaft sind in ganz unterschiedlichem Ausmaß von der Verinselung betroffen, mit entsprechenden Konsequenzen für die biotischen Interaktionen (z.B. STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 2002). Die Unterschiede in der Anfälligkeit lassen sich gut anhand der Steigung der Art-Areal-Regression, der so genannten  $z$ -Werte, charakterisieren. Monophage Herbivore haben höhere  $z$ -Werte als polyphage Arten (ZABEL & TSCHARNTKE 1998), spezialisierte Herbivore höhere als Pflanzen (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 2000) und (spezialisierte) Parasitoide höhere als Herbivore (KRUESS & TSCHARNTKE 2000a, b).

Art-Areal-Beziehungen haben ihren Ursprung in der Analyse ozeanischer Inseln, nicht von Habitatsinseln in der Kulturlandschaft (vgl. WHITTAKER 1998). Bei „echten“ Inseln ist die marine Umgebung eine klare Isolationsbarriere, bei terrestrischen Habitaten trägt die umgebende Landschaft zur Reproduktion und zum Überleben der Organismen bei – auch wenn das Ausmaß dieses Beitrags meist unbekannt ist (z.B. GUSTAFSON & GARDNER 1996). Die Struktur der umgebenden Landschaft ist besonders wichtig, wenn die Arten zwar einen Habitattyp vorziehen, aber andere Teile der Landschaft auch nutzen können („habitat compensation“, NORTON et al. 2000). So ist auf kleinen Kalkmagerrasen die Abundanz von wenig spezialisierten (aber nicht von spezialisierten) Tagsschmetterlingen höher als auf großen Kalkmagerrasen (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 2000). Dies wird auf die anziehende Wirkung des Blütenreichtums der Kalkmagerrasen zurückgeführt. In anderen Fällen bietet die umlie-

gende Landschaft zusätzliche Ressourcen und verursacht so die inverse Abundanz-Areal-Beziehung (DEBINSKY & HOLT 2000, NORTON et al. 2000, ZSCHOKKE et al. 2000). Solche Muster zeigen deutlich, dass die Organismen nicht nur von der Qualität und Quantität des lokalen Lebensraums beeinflusst werden, sondern auch von der Struktur der umgebenden Landschaft (Abb. 2). Die Lebensgemeinschaften sind dabei aus Arten zusammengesetzt, die in unterschiedlicher Weise dem regionalen Einfluss unterliegen. Die Arten erfahren die Landschaft auf unterschiedlichen räumlichen Skalen (HOLT 1996, DEBINSKY & HOLT 2000). Beispielsweise zeigen die Untersuchungen von ROLAND & TAYLOR (1995, 1997), dass die Fragmentierung von Wäldern die Parasitierung von Forstschädlingen (Spinner der Art *Malacosoma disstria*) beeinträchtigt und damit Massenvermehrungen begünstigt. Die räumliche Skala, bei der die Waldstruktur ihren größten Effekt hatte, war je nach Parasitoidenart unterschiedlich. Die Parasitierung der größten Art war mit der Waldstruktur auf einer großen Skala korreliert, und je kleiner die Art, umso kleiner war auch die Skala, die mit der Parasitierung am besten korrelierte.

Pflanze-Insekt-Lebensgemeinschaften eignen sich für die Charakterisierung der Dynamik in Agrarlandschaften und die Wechselwirkungen zwischen Lebensraum-Inseln besonders gut. Da Insekten mehr als die Hälfte aller Organismen-Arten stellen, sind sie als qualitative und quantitative Indikatoren der Biodiversität bedeutsamer als z.B. Wirbeltiere mit nur 4% aller Arten (STRONG et al. 1984). Zudem erlauben Pflanze-Insekt-Systeme die Analyse von Kaskaden zwischen mehreren trophischen Ebenen – so zwischen Pflanzen, Herbivoren und ihren Parasitoiden und Prädatoren oder auch zwischen Pflanzen und ihren Bestäubern. Experimente an solchen Nahrungsnetzen erlauben es, die Folgen eines Artenverlusts für die Aufrechterhaltung wichtiger Interaktionen bzw. Ökosystem-Funktionen zu analysieren. Ebenso ist eine Bioindikation mit Parametern wie Artenvielfalt, Lebensgemeinschaftsstruktur und Ausprägung biotischer Interaktionen möglich. Die einfache Handhabung und Zugänglichkeit für gezielte Manipulationen ist eine wichtige Voraussetzung für den Einsatz von artreichen Pflanze-Insekt-Lebensgemeinschaften als „Klein-Ökosysteme“ (TSCHARNTKE et al. 1998, TSCHARNTKE 1999). Im Folgenden werden wir an einigen Fallbeispielen aus unserer Arbeitsgruppe

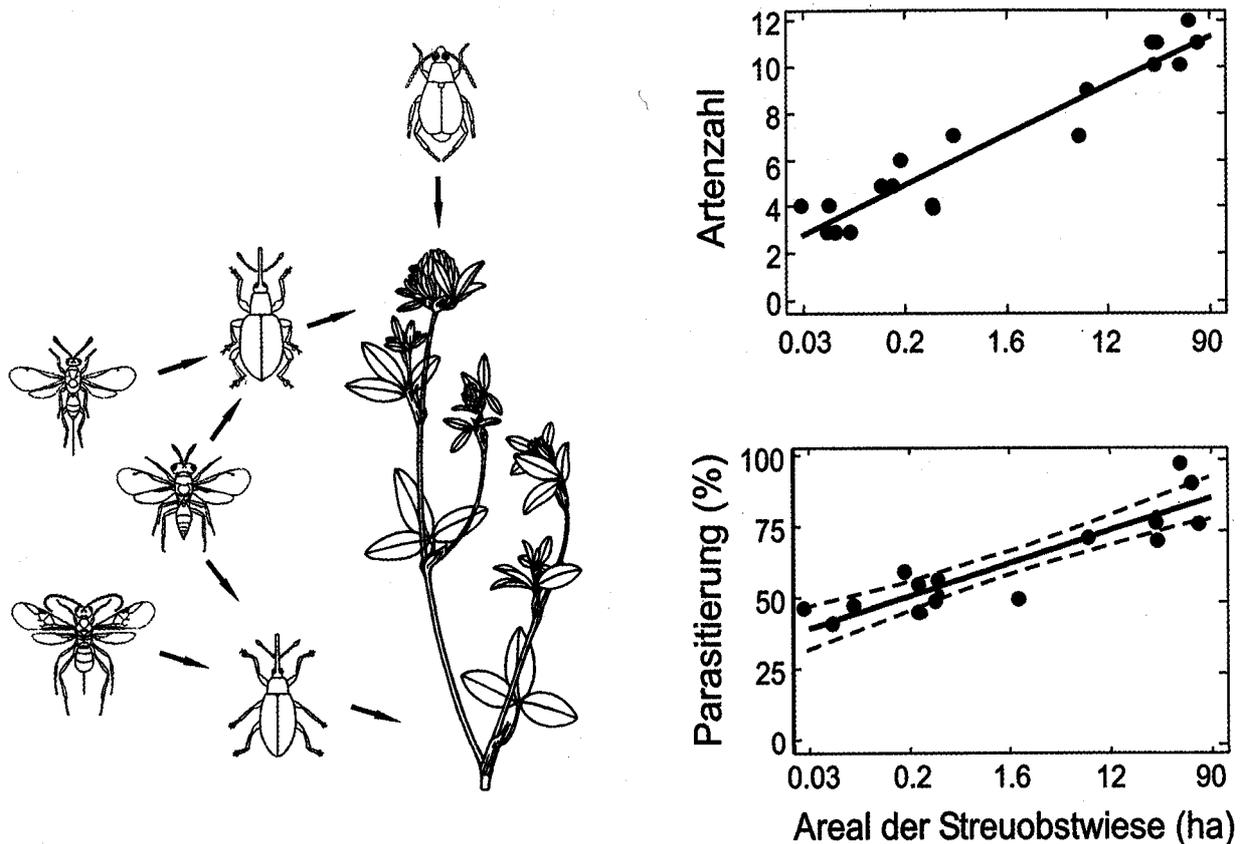


Abb. 2: Eine strukturarme und eine strukturreiche Agrarlandschaft in der Umgebung von Göttingen (oben: Goldene Mark im Eichsfeld, unten: Bratental bei Rorigen).

die Bedeutung anthropogener Landnutzung für den Artenreichtum von Pflanze-Insekt-Lebensgemeinschaften und für biotische Interaktionen (bzw. ökologische Funktionen) thematisieren. Dabei geht es zum einen um die Diversität von Prädatoren wie Parasitoiden und ihre Bedeutung für die Kontrolle von pflanzenfressenden Insekten, zum anderen um die Bestäubung von Blütenpflanzen durch soziale und solitäre Bienen. Wir geben Beispiele von unseren Arbeiten aus Kulturlandschaften Mitteleuropas und der Tropen.

#### **Fallbeispiele: Die Kontrolle pflanzenfressender Insekten und der Artenreichtum von Prädatoren und Parasitoiden**

Die Folgen der Habitatfragmentierung für tritrophische Interaktionen wurden in der Agrarlandschaft bei Karlsruhe untersucht, indem Inseln aus eingetopftem Rotklee und Inseln aus eingetopfter Zaunwicke in 100–500 m von den nächsten, natürlicher-



**Abb. 3:** Pflanzenfressende Käfer und ihre Gegenspieler (Schlupfwespen) am Rotklee. A) Schematische Darstellung des Nahrungsnetzes mit Herbivoren (zwei „Spitzmäuschen“, Col. Apionidae, ein Samenkäfer, Col. Bruchidae) und drei Parasitoiden (von oben nach unten: Hym. Torymidae, Pteromalidae, Braconidae). B) Artenzahl der Parasitoide und Parasitierungsrate (der stengelfressenden Apionidae) in Abhängigkeit von der Größe der Streuobstwiese (KRUSS & TSCHARNTKE 2000b, Abb. 1b und 2b). Je kleiner die Rotklee-Population, umso stärker sind die natürlichen Gegenspieler (im Vergleich zu ihrer Beute) benachteiligt, so dass die pflanzenfressenden Insekten von einer möglichen Kontrolle freigesetzt werden.

weise vorkommenden Rotklee- bzw. Zaunwicken-Populationen (auf Streuobstwiesen) angelegt wurden (KRUSS & TSCHARNTKE 1994, 2000a, b, Abb. 3). Die Besiedlung dieser Inseln durch herbivore Insekten, vor allem Rüsselkäfer („Spitzmäuschen“, Coleoptera: Apionidae), war erfolgreicher als die von ihren natürlichen Gegenspielern, den Schlupfwespen (Parasitoiden). Vergleichbare Effekte konnten durch einen systematischen Vergleich natürlich vorkommender, großer und kleiner Streuobstwiesen untermauert werden (siehe Abb. 1). Auf den kleinen oder isolierten Lebensraum-Inseln war zum einen die Artenzahl der Parasitoide stärker reduziert als die der Herbivoren, zum anderen sank auch die Parasitierungsrate (Abb. 3). Bei Rüsselkäfern in Rotkleestengeln, die 500 m von der nächsten Population isoliert waren, sank die Parasitierung von 85% auf 25%, in einer ähnlich angelegten Studie mit Rüsselkäfern in Zaunwickenhülsen von 80% auf 0%, sobald sie mehr als 100 m isoliert waren

(KRUSS & TSCHARNTKE 2000a). Der Verlust an Arten war mit dem Verlust einer wichtigen ökologischen Funktion, der Parasitierungsrate, verbunden. Pflanzenfressende Insekten werden also durch die Verinselung oder Fragmentierung ihrer Lebensräume von einer möglichen biologischen Kontrolle freigesetzt, so dass Katastrophen mit größerer Wahrscheinlichkeit auftreten sollten (KAREIVA 1990). Die hohe Aussterberate der Parasitoide auf den Lebensrauminselfen war nicht allein mit der höheren trophischen Position in Verbindung zu bringen, sondern auch mit anderen Merkmalen, die vom Aussterben bedrohte Arten kennzeichnen. Denn die Parasitoide hatten im Mittel eine geringere Abundanz (waren seltener) und zeigten eine höhere Variabilität ihrer Populationen als die pflanzenfressenden Wirte (vgl. GASTON 1994, FAGAN et al. 2001, TSCHARNTKE et al. 2002b). Die Ergebnisse zeigen, dass die Isolation (dieser experimentell angelegten Rotklee- und Zaunwicken-Inseln) wie auch die Ver-

kleinerung der Arealgröße (der Streuobstwiesen) zu ganz ähnlichen Effekten führten. In beiden Fällen kam es nicht nur zu einer Verringerung der Biodiversität, sondern auch zu einer so stark verringerten Mortalität der Pflanzenfresser, dass eine biologische Kontrolle unwahrscheinlich wird. Allerdings gibt es auch Beispiele dafür, dass Artenreichtum der Gegenspieler und mögliche biologische Kontrolle nicht co-variiert (RODRIGUEZ & HAWKINS 2000, TSCHARNTKE et al. 2001, DENYS & TSCHARNTKE 2002).

Ähnliche Muster zeigten sich bei Untersuchungen an 28 Schilfkläranlagen, die sich in Alter (2–11 Jahre) und Größe (10–2.500 m<sup>2</sup>) stark unterschieden (ATHEN & TSCHARNTKE 1999). Solche Pflanzenkläranlagen werden für die Abwasserklärung bei geringen „Einwohnergleichwerten“ (EWG) zunehmend häufiger genutzt und oft – in Anlehnung an das Verfahren zur Wurzelraum-Entsorgung – mit Schilf (*Phragmites australis*) bepflanzt. Die Schilfhalme sind Lebensraum für viele spezialisierte Insekten (z.B. TSCHARNTKE 1999). Auch bei den Schilfflächen zeigte sich, dass (i) die Artenzahl mit der Flächengröße zunahm, (ii) die Anzahl der Parasitoidenarten in kleinen Arealen stärker zurückging als die ihrer Wirte und (iii) die Parasitierungsraten in kleinen Anlagen drastisch verringert waren. Die Parasitoide wurden allerdings stärker durch das geringe Alter als durch die geringe Größe der Schilfkläranlagen beeinflusst. Waren die Flächen nur zwei statt zehn Jahre alt, so verringerten sich die Parasitierungsraten von 25% auf 0% (bei der Halmfliege *Lipara pullitarsis*, Diptera, Chloropidae) und von 50% auf 15% (bei der Reiskorn gallmücke *Giraudiella inclusa*, Diptera, Cecidomyiidae).

Bei einer Untersuchung von Schlafäpfeln an Rosen (an *Rosa canina* verursachte Gallen der Gallwespe *Diplolepis rosae*, Hymenoptera, Cynipidae) in der Umgebung Göttingens litten die Gallwespen an isolierten Rosen unter signifikant geringeren Parasitierungsraten als die an großen, zusammenhängenden Rosenbüschen (FERRARI et al. 1997). Waren die Rosen 400 m entfernt von der nächsten Rose, so nahm die *D. rosae*-Parasitierung von ca. 70% auf 40% ab.

Ein ähnliches Bild ergab sich auch bei der Parasitierung räuberischer Insekten wie der Ameisenlöwen. Die Erzwespe *Hybothorax graffi* parasitierte nur die Populationen von *Euroleon nostras* (Planipennia, Myrmeleontidae), die weniger als 800 m

von der nächsten Population entfernt waren (SCHEERER & TSCHARNTKE 1995).

Da annuelle Ackerflächen auch als Inseln betrachtet werden können, sind nur dann viele Arten und ausgeprägte Interaktionen auf dem Acker zu erwarten, wenn es eine enge Vernetzung von einjährigen Kulturen und mehrjährigen Lebensräumen (Saumbiotopen oder Ackerbrachen) gibt (TSCHARNTKE & KRUESS 1999, TSCHARNTKE 2000, vgl. die Zusammenstellungen bei EKBOM et al. 2000, NENTWIG 2000). In der Umgebung Göttingens untersuchten wir, ob Ackerrandstreifen und Ackerbrachen entlang von Rapsfeldern zur Förderung der natürlichen Gegenspieler des Rapsglanzkäfers beitragen. Der Rapsglanzkäfer (*Meligethes aeneus*, Coleoptera, Nitidulidae) verhindert durch seinen Knospenfraß den Schotenansatz und verursacht damit ökonomisch bedeutende Schäden. Er wird durch spezialisierte Schlupfwespen (vor allem *Tersilochus heterocerus* und *Phradis interstitialis*, Hymenoptera, Ichneumonidae) attackiert (Abb. 4). In einem Vergleich verschiedener Randstreifentypen fanden wir, dass die Parasitierung durch alte, aber nicht durch junge Randstreifen gefördert wird. Dabei ist die Parasitierung unmittelbar am Feldrand unverändert, bei alten Randstreifen strahlen die Schlupfwespen aber in das Feld hinein, so dass auch weiter im Feldinnern ähnliche Parasitierungsraten wie am Rand erreicht werden. Durch die großen Gegenspieler-Populationen in den Saumbiotopen konnte das 2–3-fache der Mortalitätsrate erreicht werden. Aber alte Randstreifen sind noch nicht das non-plus-ultra der Nützlingsförderung. Grenzen nicht alte Randstreifen, sondern alte Brachen an das Winterrapsfeld, so liegt die Parasitierung noch höher (THIES & TSCHARNTKE 1999). Entsprechend steigt mit dem Alter und der Flächengröße der angrenzenden perennierenden Lebensräume die Bedeutung natürlicher Gegenspieler an. Das entspricht Erwartungen aufgrund von Sukzessionsmodellen (SOUTHWOOD 1988), der Inseltheorie (TSCHARNTKE & KRUESS 1999) und der Biologie der Schlupfwespen, die im Boden überwintern und für den Aufbau großer Populationen auf eine langjährige Bodenruhe angewiesen sind. Die Ergebnisse machen deutlich, dass die Mortalität dieses wichtigen Schädling durch Lebensraum-Manipulierung stark erhöht werden kann. Die Schlupfwespen, die den Rapsglanzkäfer so erfolgreich attackieren, spielen in strukturreichen Landschaften eine weit grö-

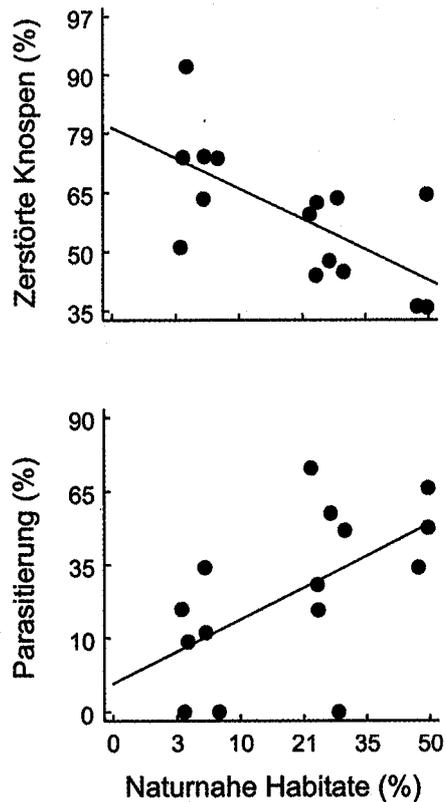
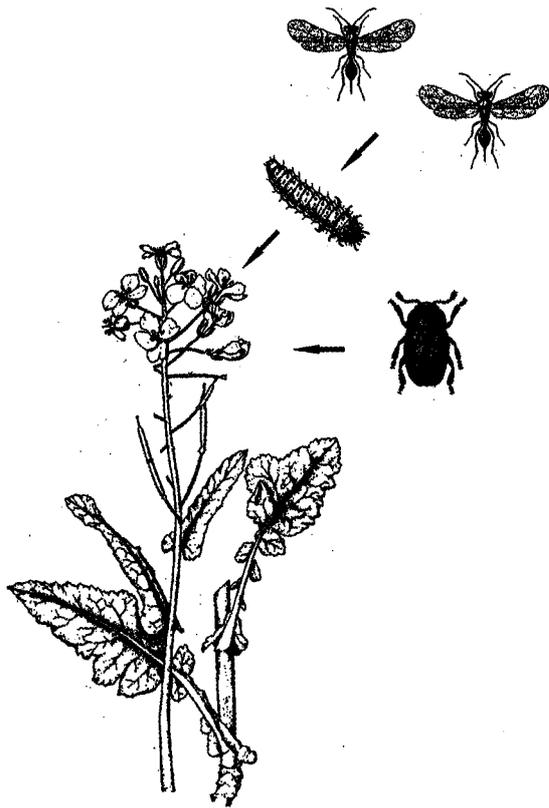


Abb. 4: Rapsglanzkäfer und ihre Parasitoiden am Raps. A) Schematische Darstellung des Nahrungsnetzes mit dem Rapsglanzkäfer (eine Larve und ein adulter Käfer von *Meligethes aeneus*, Col. Nitidulidae) und seinen wichtigsten Parasitoiden (Hym. Ichneumonidae: Tersilochinae). B) Mit zunehmendem Anteil perennierender Habitats in der Landschaft nimmt der Schaden am Raps ab und die Mortalität durch Parasitoide zu (THIES & TSCHARNTKE 1999).

Bere Rolle als in strukturarmen, leergeräumten Landschaften (Abb. 4, vgl. Abb. 2). Nur in Agrarlandschaften, in denen > 20% der Fläche nicht regelmäßig für ackerbauliche Nutzung umgebrochen werden, werden Parasitierungsraten erreicht, die oberhalb des für eine biologische Schädlingsbekämpfung interessanten Grenzwerts von 32–36% liegen (HAWKINS & CORNELL 1994). Eine Habitatverfügbarkeit von 20% erwies sich sowohl in Modellen wie auch bei Landschaftsexperimenten als Grenzwert für die erfolgreiche Ausbreitung von Prädatoren und die biologische Bekämpfung (WITH et al. 2002).

Die Förderung der Parasitierung des Rapsglanzkäfers durch alte Ackerrandstreifen, d.h. der Randeffect in der Parasitierung, zeigte sich nur in strukturarmen Landschaften mit einem geringen Anteil an perennierenden Habitats (< 20%). Entsprechend war die lokale Habitat-Konfiguration (perennierende Randstreifen neben annuellem Acker) nur in strukturell einfachen Landschaften von Bedeutung (THIES & TSCHARNTKE 1999). Dieses Ergebnis

kann mit der aktuellen Debatte in Verbindung gebracht werden, ob die räumliche Anordnung von Habitats das Extinktionsrisiko vermindern kann, wie es KAREIVA & WENNERGREN (1995) erwarten, oder den Habitatverlust nicht zu kompensieren vermag (HARRISON & BRUNA 1999). Die Rapsergebnisse legen nahe, dass die räumliche Anordnung nur dann von Bedeutung ist, wenn die Habitatmenge in einer Landschaft gering ist. Diese Annahme stimmt auch mit mathematischen Modellen überein, bei denen die Bedeutung von Größe und Isolation von Habitats zunimmt, sobald die Habitatverfügbarkeit gering wird (ANDRÉN 1996). Diese Analysen zeigen, dass Untersuchungen der Habitatfragmentierung auch das Landschaftsmosaik berücksichtigen sollten – insbesondere wenn der Habitatanteil gering ist (TSCHARNTKE et al. 2002a).

Die genannten Beispiele thematisierten die Bedeutung der Landschaftsstruktur für den biologischen Pflanzenschutz, da hierzu sehr wenig bekannt ist (ÖSTMAN et al. 2001). Der traditionelle Blick auf die Verbesserung der lokalen Bedingungen für die

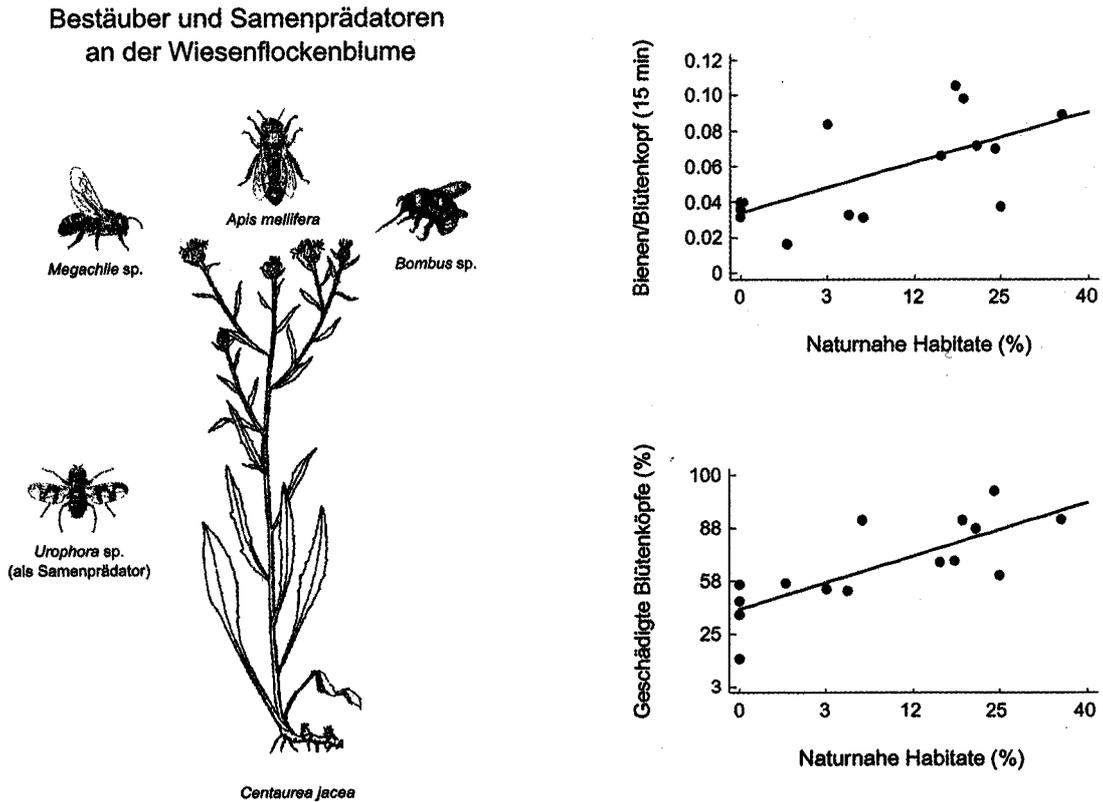
natürlichen Gegenspieler auf dem Acker ist gleichermaßen wichtig (VAN DRIESCHE & BELLOWS 1996, TSCHARNTKE 2000). So konnten bei Untersuchungen in indonesischen Agroforstsystemen große Unterschiede in der relativen Bedeutung der natürlichen Gegenspieler von pflanzenfressenden Insekten am Kakao festgestellt werden (KLEIN et al. 2002), die mit dem lokalen Management der Kulturfleichen in Verbindung zu bringen waren. Mit zunehmender Intensität der Landnutzung (verringerte Diversität der Schattenbäume und reduzierte Beschattung) nahm das Räuber-Beute-Verhältnis bei den Insekten im Kakao-Kronenraum ab. Entsprechend sollten bei traditioneller, diversifizierter Landnutzung mit einer Vielfalt von Schattenbäumen geringere Schädlingsprobleme zu erwarten sein (vgl. PERFECTO et al. 1996, 1997, POWER & FLECKER 1996).

#### **Fallbeispiele: Bestäubung und Fruchtansatz von Pflanzen und der Artenreichtum von Bienen**

In der Agrarlandschaft werden Wildbienen immer seltener und die Imkerei als ehemals wichtiger Erwerbszweig der Landwirtschaft geht zurück, da sie ökonomisch uninteressant geworden ist. In der Folge ist die Bestäubung von Wildpflanzen und Kulturpflanzen nicht mehr selbstverständlich, da es bei den meisten Pflanzenarten zur Bestäuberlimitierung kommen kann. Um diese Hypothese zu testen, wurden Inseln aus eingetopften Pflanzen in der Agrarlandschaft um Göttingen angelegt, die bis zu 1.000 m vom nächsten Kalkmagerrasen entfernt waren (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999). Als Zielpflanzen fungierten Ackersenf und Ölrettich, zwei allogame (auf Fremdbestäubung durch Insekten angewiesene) und annuelle (auf die jährliche Reproduktion durch Samen angewiesene) Arten. Wie erwartet, nahmen mit der Isolation der Pflanzen-Populationen der Blütenbesuch durch Bienen wie auch der Samenansatz ab. Der Verlust an Bienenarten ging also mit einem signifikanten Reproduktionsverlust einher. So reduzierte sich bei einer Distanz von nur 250 m zum nächsten Magerasen die Samenzahl beim Ölrettich um die Hälfte. Alternative Hypothesen zu den Ursachen dieser Fitness-Reduktion (genetische Erosion, Nährstoffmangel im Boden, Populationsgröße) waren durch die Versuchsanlage mit eingetopften Pflanzen ausgeschlossen, denn alle Inseln kennzeichneten genetisch identische Pflanzen, dieselbe Nährstoffversor-

gung und die gleiche Anzahl von Pflanzen. Ähnlich wie bei den Insekten-Lebensgemeinschaften am Rotklee zeigte sich bei diesem blütenökologischen Experiment, dass der Ausfall von Arten mit dem Verlust einer wichtigen ökologischen Funktion verbunden sein kann. Da über 80% aller Kulturpflanzen und über 90% aller Wildpflanzen auf Fremdbestäubung angewiesen sind, stellt der zunehmende Verlust von Wildbienen und anderen Bestäubern eine große Gefahr für die Zukunft der Ökosysteme dar.

In einem weiteren Versuch wurden Bestäubung, Samenansatz und Samenprädation auf Landschaftsebene untersucht (STEFFAN-DEWENTER et al. 2001). Topfgruppen mit *Centaurea jacea* wurden in 15 Landschaften um Göttingen ausgebracht, die sich stark in ihrer Komplexität unterschieden (wie oben bei den Versuchen zum Rapsglanzkäfer beschrieben, vgl. Abb. 2). Die Anzahl blütenbesuchender Bienen und der Anteil der durch Samenfraß geschädigten Blütenköpfe nahm mit der Landschaftskomplexität zu (Abb. 5). Die Samenzahl pro Pflanze zeigte dagegen keine Veränderung, offenbar wegen der gegenläufigen Effekte von Bestäubung und Prädation. Weiterhin war die Blütenstetigkeit der Bienen in den strukturarmen Landschaften (mit nur wenigen alternativen Blütenangeboten) größer als in den strukturreichen Landschaften, was den Bestäubungserfolg pro Biene erhöhte. Die Zunahme von biotischen Interaktionen in komplexen Landschaften kann also mit positiven wie negativen Folgen für den Zielorganismus verbunden sein. Eine nähere Landschaftsanalyse offenbarte zudem eine je nach räumlicher Skala unterschiedliche Reaktion der drei Bestäubergilden, den Solitärbiene, Hummeln und Honigbienen. Die Häufigkeit der Honigbienen konnte am besten durch eine große räumliche Skala erklärt werden (Landschaftssektoren mit einem Radius von 3.000 m), die der Solitärbiene dagegen am besten durch die unmittelbare Umgebung (Radius von 250 m), und die Hummeln zeigten eine (nicht signifikante) intermediäre Antwort (STEFFAN-DEWENTER et al. 2002). Dies lässt sich gut mit den Unterschieden im Ausbreitungsverhalten erklären, da die Honigbienen für ihren großen Sammelradius bekannt sind und die Solitärbiene in einem viel kleineren Landschaftsausschnitt zu foragieren pflegen. Die Ergebnisse zeigen auch, dass für die Vorhersage von mutualistischen Pflanze-Bestäuber-Interaktionen wie auch möglichen antagonistischen



**Abb. 5:** Bestäubung und Samenprädatoren bei der Wiesenflockenblume. A) Schematische Darstellung von Honigbiene (*Apis mellifera*), Hummel (*Bombus* sp.) und solitären Bienen, hier eine Blattschneiderbiene (*Megachile* sp.), als Vertreter der drei Bestäubergilden und von *Urophora* sp. (Dipt. Tephritidae) als Blütenkopf-bewohnender Samenprädatoren. B) Mit zunehmendem Anteil naturnaher Habitats in der Landschaft nehmen der Blütenbesuch, aber auch der Anteil der durch Samenprädatoren geschädigten Blütenköpfe zu.

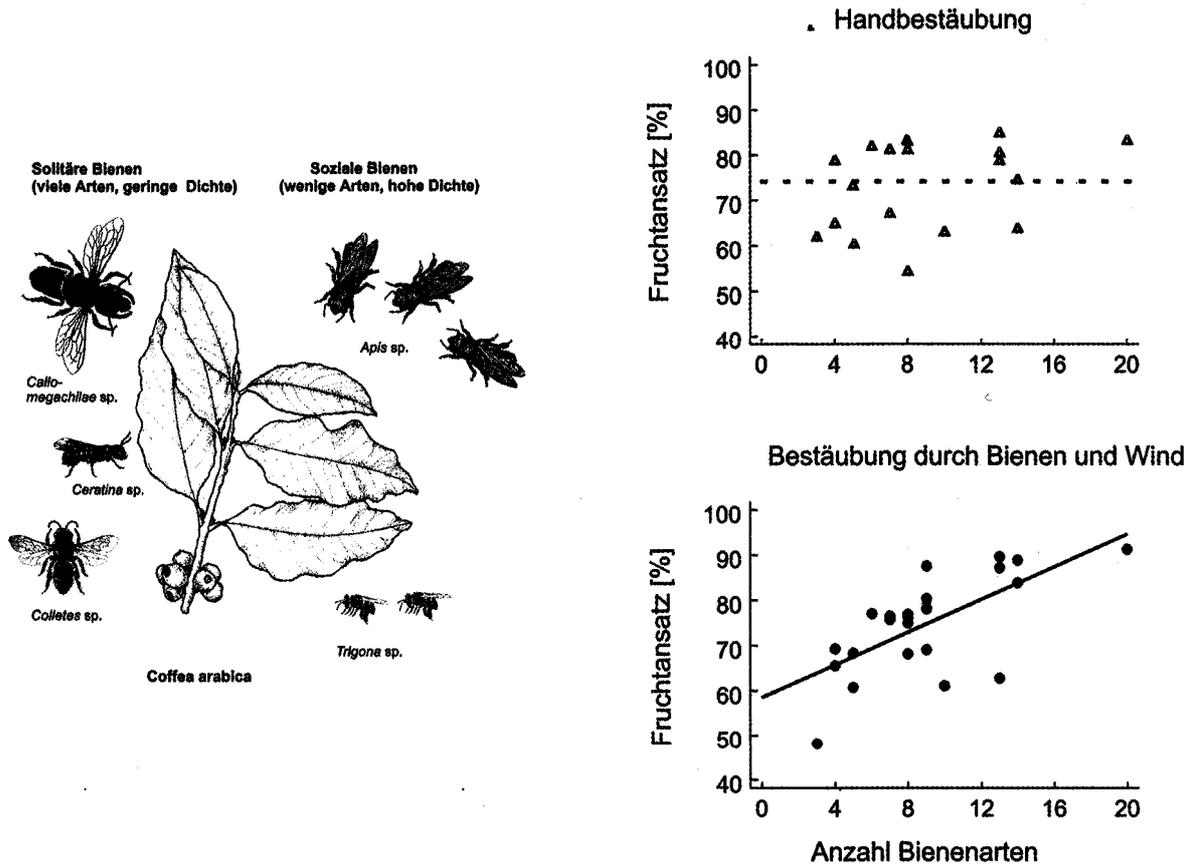
schen Wildbienen-Honigbienen-Interaktionen verschiedene regionale Skalen von Bedeutung sind.

Die Bedeutung der Artenvielfalt von Bienen für den Fruchtansatz bedeutender Kulturpflanzen konnten Untersuchungen in indonesischen Kaffee-Anbaugebieten belegen (KLEIN et al. 2003a, b). Zum einen konnte experimentell nachgewiesen werden, dass nicht nur der Fruchtansatz des selbststerilen Tieflandkaffees (*Coffea canephora*, syn. *robusta*), sondern auch der Fruchtansatz des als selbst-fertil geltenden Hochlandkaffees (*Coffea arabica*) Bestäuber-limitiert ist. Zudem konnten KLEIN et al. (2003b) zeigen, dass die Diversität der Bienen, nicht aber ihre Häufigkeit, in Agroforstsystemen eng mit dem Fruchtansatz des Hochlandkaffees korreliert (Abb. 6). Eine mögliche Erklärung hierfür sind die in Ausschlussversuchen nachgewiesenen Unterschiede in der Bestäubungseffizienz: Die sozialen Honigbienen und stachellosen Bienen waren zwar sehr häufig in den Agroforstsystemen, die selteneren Solitärbiene erwiesen sich aber als

die viel besseren Bestäuber, so dass nur der Artenreichtum mit dem Bestäubungserfolg in Verbindung zu bringen war. Da die Häufigkeit und Artenzahl der Bienen mit der Distanz zum Naturwaldrand abnahm und mit der Lichtintensität zunahm, gibt es gute Ansatzpunkte für ein Management der Bestäuber an Kaffee, einer in den Tropen wichtigen „cashcrop“.

**Schlussfolgerungen und Ausblick**

Die hier vorgestellten Ergebnisse machen deutlich, dass mit dem weltweiten Rückgang an Biodiversität auch ein Verlust wichtiger ökologischer Funktionen verbunden ist. Dazu gehören die Kontrolle von pflanzenfressenden Insekten und die Bestäubung von Pflanzen. Dies hat Auswirkungen auf die Struktur von Nahrungsnetzen in naturnahen Ökosystemen und auf ökonomisch wichtige Interaktionen, z.B. die natürliche Kontrolle wichtiger Schädlinge wie dem Rapsglanzkäfer und den Fruchtansatz bedeutender Nutzpflanzen wie dem Kaffee. Eine Herausforderung für die Zukunft ist es, nicht nur die



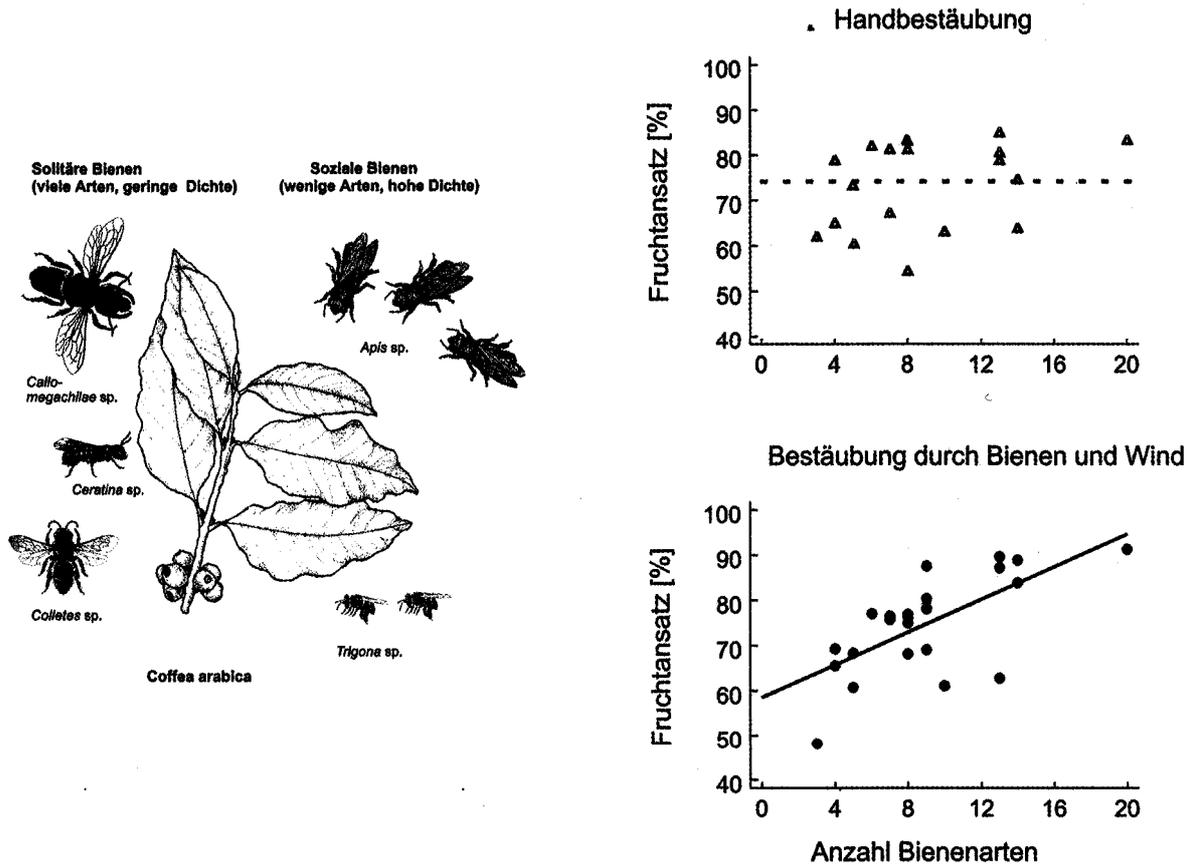
**Abb. 6:** Bestäubung und Fruchtansatz beim Kaffee. A) Schematische Darstellung von Honigbiene (*Apis* sp.), stachelloser Bienen (*Trigona* sp.) und solitären Bienen (hier *Callomegachile* sp., *Colletes* sp. und *Megachile* sp.) als drei Bestäubergilden am Kaffee. B) Mit zunehmender Artenvielfalt der Bienen in Agroforstsystemen erhöht sich der Fruchtansatz beim Hochlandkaffee. Handbestäubte Pflanzen in denselben Agroforstsystemen lassen diesen Gradienten nicht erkennen, so dass Unterschiede im Pflanzenwachstum, wie sie z.B. Nährstofflimitierung verursachen kann, die Unterschiede im Fruchtansatz nicht erklären.

lokalen Ursachen für die Struktur von Lebensgemeinschaften und Nahrungsnetzen zu analysieren, sondern auch die umliegende Landschaft für die Erklärung der Nahrungsnetz-Interaktionen heranzuziehen. Bei Analysen der relativen Bedeutung von lokalen und regionalen Effekten ist davon auszugehen, dass die Arten ihre Umwelt auf ganz unterschiedlichen räumlichen Skalen wahrnehmen. Arten mit großem Ausbreitungsradius und Vertreter höherer trophischer Ebenen werden möglicherweise von besonders großen Landschaftsausschnitten beeinflusst – eine Hypothese, die noch empirisch zu testen ist (vgl. STEFFAN-DEWENTER et al. 2002, THIES et al. 2003).

**Abstract**

**Biodiversity and plant-insect-interactions in man-made landscapes**

Analyses of biodiversity are restricted to natural ecosystems in most cases. In temperate regions as well as in the tropics, more than ninety percent of the area belong to man-made landscapes, but the importance of land-use systems for the conservation of species is little known. The here introduced case studies show that the world-wide decline in biodiversity is related to a loss of important ecological functions, including the biological control of insects and the pollination of plants. This affects not only food webs in natural ecosystems, but also economically important interactions such as the biological control of pest insects like the rape pollen beetle and the fruit set of crop plants like coffee. The structure of communities and food webs depends on local as well as regional effects, so the relative importance of different spatial scales should be analysed. The here shown comparisons of traditional with intensified land use and complex with simple man-made landscapes give starting points for an improved management to enhance species richness and important plant-insect interactions.



**Abb. 6:** Bestäubung und Fruchtansatz beim Kaffee. A) Schematische Darstellung von Honigbiene (*Apis* sp.), stachelloser Bienen (*Trigona* sp.) und solitären Bienen (hier *Callomegachile* sp., *Colletes* sp. und *Megachile* sp.) als drei Bestäubergilden am Kaffee. B) Mit zunehmender Artenvielfalt der Bienen in Agroforstsystemen erhöht sich der Fruchtansatz beim Hochlandkaffee. Handbestäubte Pflanzen in denselben Agroforstsystemen lassen diesen Gradienten nicht erkennen, so dass Unterschiede im Pflanzenwachstum, wie sie z.B. Nährstofflimitierung verursachen kann, die Unterschiede im Fruchtansatz nicht erklären.

lokalen Ursachen für die Struktur von Lebensgemeinschaften und Nahrungsnetzen zu analysieren, sondern auch die umliegende Landschaft für die Erklärung der Nahrungsnetz-Interaktionen heranzuziehen. Bei Analysen der relativen Bedeutung von lokalen und regionalen Effekten ist davon auszugehen, dass die Arten ihre Umwelt auf ganz unterschiedlichen räumlichen Skalen wahrnehmen. Arten mit großem Ausbreitungsradius und Vertreter höherer trophischer Ebenen werden möglicherweise von besonders großen Landschaftsausschnitten beeinflusst – eine Hypothese, die noch empirisch zu testen ist (vgl. STEFFAN-DEWENTER et al. 2002, THIES et al. 2003).

**Abstract**

**Biodiversity and plant-insect-interactions in man-made landscapes**

Analyses of biodiversity are restricted to natural ecosystems in most cases. In temperate regions as well as in the tropics, more than ninety percent of the area belong to man-made landscapes, but the importance of land-use systems for the conservation of species is little known. The here introduced case studies show that the world-wide decline in biodiversity is related to a loss of important ecological functions, including the biological control of insects and the pollination of plants. This affects not only food webs in natural ecosystems, but also economically important interactions such as the biological control of pest insects like the rape pollen beetle and the fruit set of crop plants like coffee. The structure of communities and food webs depends on local as well as regional effects, so the relative importance of different spatial scales should be analysed. The here shown comparisons of traditional with intensified land use and complex with simple man-made landscapes give starting points for an improved management to enhance species richness and important plant-insect interactions.

**Danksagung**

Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, mehrere Sachbeihilfen), den DFG-SFB 552 „STORMA“ (Stability of Tropical Rainforest Margins) und das Bundesministerium für Bildung und Forschung (Projekt BIOPLEX im Rahmen des BIOLOG-Verbunds) gefördert. Wir danken SUSANNE JAHN und SUSANNE SCHIELE für ihre Hilfe.

**Literatur**

AARSSSEN, L.W. (2001): On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. – *Basic Appl. Ecol.*, **2**: 105–114.

ALLEN-WARDELL, G., BERNHARDT, P., BITNER, R., BURQUEZ, A., BUCHMANN, S., CANE, J., COX, P.A., DALTON, V., FEINSINGER, P., INGRAM, M., INOUE, D., JONES, C.E., KENNEDY, K., KEVAN, P., KOPOWITZ, H., MEDELLIN, R., MEDELLIN-MORALES, S., NABHAN, G.P., PAVLIK, B., TEPEDINO, V., TORCHIO, PH. & WALKER, S. (1998): The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. – *Conservation Biol.*, **12**: 8–17.

ANDRÉN, H. (1996): Population responses to habitat fragmentation: statistical power on the random sample hypothesis. – *Oikos*, **76**: 235–242.

ATHEN, O. & TSCHARNTKE, T. (1999): Insect communities of *Phragmites* habitats used for sewage purification: effects of age and size on species richness and herbivore-parasitoid interactions. – *Limnologia*, **29**: 71–74.

DAILY, G.C., ALEXANDER, S., EHRLICH, P.R., GOULDER, L., LUBCHENKO, J., MATSON, P.A., MOONEY, H.A., POSTEL, S., SCHNEIDER, S.H., TILMAN, D. & WOODWELL, G.M. (1997): Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. – *Issues Ecol.*, **2**: 2–16.

DEBINSKY, D.M. & HOLT, R.D. (2000): A survey and overview of habitat fragmentation experiments. – *Conservation Biol.*, **14**: 342–355.

DENYS, C. & TSCHARNTKE, T. (2002): Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. – *Oecologia*, **130**: 315–324.

DIDHAM, R.K., GHAZOUL, J., STORK, N.E. & DAVIS, A.J. (1996): Insects in fragmented forests: a functional approach. – *Trends Ecol. Evol.*, **11**: 255–60.

EKBOM, B., IRWIN, M. & ROBERT, Y. (Hrsg.) (2000): Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes. – 239 S.; Dordrecht (Kluwer Academic).

FAGAN, W.F., MEIR, E., PRENDERGAST, J., FOLARIN, A. & KAREIVA, P. (2001): Characterizing population vulnerability for 758 species. – *Ecol. Letters*, **4**: 132–138.

FERRARI, J., KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. (1997): Auswirkungen der Fragmentierung von Rosenbüschen auf deren Insektenlebensgemeinschaften. – *Mitt. Deutsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.*, **11**: 87–90.

FREE, J.B. (1993): *Insect Pollination of Crops*. – 684 S.; London (Academic Press).

GASTON, K.J. (1994): *Rarity*. – 205 S.; London (Chapman and Hall).

GLIESSMAN, S.R. (1990): *Agroecology: researching the ecological basis for sustainable agriculture*. – 380 S.; New York (Springer-Verlag).

GUSTAFSON, E.J. & GARDNER, R.H. (1996): The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. – *Ecology*, **77**: 94–107.

HARRISON, S. & BRUNA, E. (1999): Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? – *Ecography*, **22**: 225–232.

HAWKINS, B.A. & CORNELL, H.V. (1994): Maximum parasitism rates and successful biological control. – *Science*, **266**: 1886.

HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNEIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, I. & DIMITRAKOP, P.G. (1999): Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. – *Nature*, **286**: 1123–1127.

HOLT, R.D. (1996): Food webs in space: an island biogeographic perspective. – In: POLIS, G.A. & WINEMILLER, K.O. (Hrsg.): *Food webs*: 313–323; New York (Chapman & Hall).

HUGHES, J.B., DAILY, G.C. & EHRLICH P.R. (2002): Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. – *Ecol. Letters*, **5**: 121–129.

HUSTON, M.A. (1997): Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. – *Oecologia*, **110**: 449–460.

KAREIVA, P. (1990): Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. – *Philos. Trans., Ser. B*, **330**: 175–190.

KAREIVA, P. & WENNERGREN, U. (1995): Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. – *Nature*, **373**: 299–302.

KAULE, G. (1991): *Artenschutz in intensiv genutzter Landschaft*. – *Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg*, **6**: 386–397.

KLEIN, A., STEFFAN-DEWENTER, I., BUCHORI, D. & TSCHARNTKE, T. (2002): Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. – *Conservation Biol.*, **16** (4): 1003–1014.

KLEIN, A., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2002): Predator-prey ratios on cocoa along a land-use gradient in Indonesia. – *Biodiversity & Conservation*, **11**: 683–693.

KLEIN, A., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2003a): Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora*. – *Amer. J. Bot.*, **90**: 153–157.

KLEIN, A., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2003b): Fruit set of *Coffea arabica* increases with bee diversity of agroforestry systems. – *Proc. Roy. Soc. London*, **270**: 955–961.

KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. (1994): Habitat fragmentation, species loss, and biological control. – *Science*, **264**: 1581–1584.

KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. (2000a): Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. – *Oecologia*, **122**: 129–137.

KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. (2000b): Effects of habitat fragmentation on plant-insect communities. – In: EKBOM, B., IRWIN, M. & ROBERT, Y. (Hrsg.): *Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes*: 53–70; Dordrecht (Kluwer Academic).

LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. Jr. (1997): *Tropical forest remnants*. – 616 S.; Chicago (University of Chicago Press).

LAWTON, J.H., BIGNELL, D.E., BOLTON, B., BLOEMERS, G.F., EGGLETON, P., HAMMOND, P.M., HODDA, M., HOLT, R.D., LARSEN, T.B., MAWSLEY, N.A., STORK, N.E., SRIVASTAVA, D.S. & WATT, A.D. (1998): Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. – *Nature*, **391**: 72–76.

- LOREAU, M. & HECTOR, A. (2001): Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. – *Nature*, **412**: 72–76.
- LYONS, K.G. & SCHWARTZ, M.W. (2001): Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. – *Ecol. Letters*, **4**: 258–265.
- NAEEM, S. (2000): Reply to WARDLE et al. – *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, **7/2000**: 241–246.
- NENTWIG, W. (Hrsg.) (2000): Streifenförmige ökologische Ausgleichsflächen in der Kulturlandschaft – Ackerkrautstreifen, Buntbrache, Feldränder. – 293 S.; Bern (Verlag Agrarökologie).
- NORTON, M.R., HANNON, S.J. & SCHMIEGELOW, F.K.A. (2000): Fragments are not islands: patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. – *Ecography*, **23**: 209–223.
- ÖSTMAN, Ö., EKBOM, B. & BENGSSON, J. (2001): Farming practice and landscape heterogeneity influence biological control. – *Basic Appl. Ecol.*, **2**: 365–371.
- PERFECTO, I., RICE, R.A., GREENBERG, R. & VAN DER VOORT, M.E. (1996): Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. Shade coffee plantations can contain as much biodiversity as forest habitats. – *BioScience*, **46**: 598–608.
- PERFECTO, I., VANDERMEER, J., HANSON, P. & CARTIN, V. (1997): Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. – *Biodiversity & Conservation*, **6**: 935–945.
- PIMENTEL, D., STACHOW, U., TAKACS, D.A., BRUBAKER, H.W., DUMAS, A.R., MEANEY, J.J., O'NEIL, J.A.S., ONSI, D.E. & CORZILIU, D.B. (1992): Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. – *BioScience*, **42**: 354–362.
- POWER, A.G. & FLECKER, A.S. (1996): The role of biodiversity in tropical managed ecosystems. – In: ORIAN, G.L.H., DIRZO, R. & CUSHMAN, J.H. (Hrsg.): Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. – *Ecol. Stud.*, **122**: 173–194.
- RODRIGUEZ, M. A. & HAWKINS, B. A. (2000): Diversity, function and stability in parasitoid communities. – *Ecol. Letters*, **3**: 35–40.
- ROLAND, J. & TAYLOR, P.D. (1995): Herbivore-natural enemy interactions in fragmented and continuous forests. – In: CAPPUCINO, N. & PRICE, P.W. (Hrsg.): Population dynamics: New Approaches and Synthesis: 195–208; San Diego (Academic Press).
- ROLAND, J. & TAYLOR, P.D. (1997): Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. – *Nature*, **386**: 710–713.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995): Species diversity in space and time. – 436 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- RUSSELL, E.P. (1989): Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. – *Environm. Entomol.*, **18**: 590–9.
- SCHELHAS, J. & GREENBERG, R. (1996): Forest patches in tropical landscapes. – 375 S.; Washington (Island Press).
- SCHERER, M. & TSCHARNTKE, T. (1995): Habitatwahl und Ausbreitungsverhalten des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* (Planipennia, Myrmeleionidae). – *Mitt. Deutsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.*, **10**: 313–318.
- SHAFFER, M.L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. – *BioScience*, **31**: 131–134.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1988): Tactics, strategies and templets. – *Oikos*, **52**: 3–18.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. – *Oecologia*, **121**: 432–440.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2000): Butterfly community structure in fragmented habitats. – *Ecol. Letters*, **3**: 449–456.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2002): Insect communities and biotic interactions on calcareous grasslands – a mini review. – *Biol. Conservation*, **104**: 275–284.
- STEFFAN-DEWENTER, I., MÜNZENBERG, U. & TSCHARNTKE, T. (2001): Pollination, seed set, and seed predation on different landscape scales. – *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, **268**: 1685–1690.
- STEFFAN-DEWENTER, I., MÜNZENBERG, U., BÜRGER, C., THIES, C. & TSCHARNTKE, T. (2002): Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. – *Ecology*, **83**: 1421–1432.
- STRONG, D.R., LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. (1984): Insects on plants. – 313 S.; London (Blackwell).
- THIES, C. & TSCHARNTKE, T. (1999): Landscape structure and biological control in agroecosystems. – *Science*, **285**: 893–895.
- THIES, C., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2003): Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. – *Oikos*, **101**: 18–25.
- TILMAN, D. (1999): The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. – *Ecology*, **80**: 1455–1474.
- TISCHLER, W. (1965): Agrarökologie. – 499 S.; Jena (G. Fischer).
- TISCHLER, W. (1980): Biologie der Kulturlandschaft. – 252 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- TSCHARNTKE, T. (1992): Coexistence, tritrophic interactions and density dependence in a species-rich parasitoid community. – *J. Animal Ecol.*, **61**: 59–67.
- TSCHARNTKE, T. (1998): Populationsdynamik in der Agrarlandschaft: Wechselwirkungen zwischen Lebensraum-Inseln. – In: FINCK, P. KLEIN, M. RIECKEN, U. & SCHRÖDER, E. (Hrsg.): Schutz und Förderung dynamischer Prozesse in der Landschaft. – Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, **56**: 121–146.
- TSCHARNTKE, T. (1999): Insects on common reed (*Phragmites australis*): Community structure and the impact of herbivory on shoot growth. – *Aquatic Botany*, **64**: 399–410.
- TSCHARNTKE, T. (2000): Parasitoid populations in the agricultural landscape. – In: HOCHBERG, M.E. & IVES, A.R. (Hrsg.): Parasitoid population biology: 235–253; Princeton (Princeton University Press).
- TSCHARNTKE, T., GATHMANN, A. & STEFFAN-DEWENTER, I. (1998): Bioindication using trap-nesting bees, wasps, and parasitoids: community structure and interactions. – *J. Appl. Ecol.*, **35**: 708–719.
- TSCHARNTKE, T. & KRUESS, A. (1999): Habitat fragmentation and biological control. – In: HAWKINS, B.A. & CORNELL, H.V. (Hrsg.): Theoretical approaches to biological control: 190–205; Cambridge (Cambridge University Press).
- TSCHARNTKE, T., STEFFAN-DEWENTER, I., KRUESS, A. & THIES, C. (2002a): Contribution of small habitats to conservation of insect communities of grassland-crop-land landscapes. – *Ecol. Applic.*, **12**: 354–363.
- TSCHARNTKE, T., STEFFAN-DEWENTER, I., KRUESS, A. & THIES, C. (2002b): Characteristics of insect populations on habitat fragments – a mini review. – *Ecol. Res.*, **17**: 229–239.
- TSCHARNTKE, T., VIDAL, S. & HAWKINS, B.A. (2001): Parasitoids of grass-feeding chalcid wasps – a comparison of

### Pflanze-Insekt-Interaktionen in Kulturlandschaften

- German and British communities. – *Oecologia*, **129**: 445–451.
- VAN DRIESCHE, R.G. & BELLOWS, T.S. Jr. (1996): *Biological Control*. – 539 S.; New York (Chapman & Hall).
- WARDLE, D.A., HUSTON, M.A., GRIME, J.P., BERENDSE, F., GARNIER, F., LAUENROTH, W.K., SETÄLÄ, H. & WILSON, S.D. (2000): Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. – *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, **7/2000**: 235–239.
- WASER, N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. (1996): Generalization in pollination systems and why it matters. – *Ecology*, **77**: 1043–1060.
- WATT, A.D., STORK, N.E., EGGLETON, P., SRIVASTAVA, D., BOLTON, B., LAREN, T.B., BRENDLELL, M.J.D. & BIGNELL, D.E. (1997): Impact of forest loss and regeneration on insect abundance and diversity. – In: WATT, S.D., STORK, N.E. & HUNTER, M.D. (Hrsg.): *Forests and insects*: 273–286; London (Chapman & Hall).
- WHITTAKER, R.J. (1998): *Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation*. – 285 S.; Oxford (Oxford University Press).
- WITH, K.A., PAVUK, D.M., WORCHUK, J.L., OATES, R.K. & FISHER, J.L. (2002): Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. – *Ecol. Applic.*, **12**: 52–65.
- ZABEL, J. & TSCHARNTKE, T. (1998): Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? – *Oecologia*, **116**: 419–425.
- ZSCHOKKE, S., DOLT, C., RUSTERHOLZ, H.P., OGGIER, P., BRASCHLER, B., THOMMEN, G.H., LÜDIN, E., ERHARDT, A. & BAUR, B. (2000): Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. – *Oecologia*, **125**: 559–572.