

**Interaktionen zwischen Wirten und Parasitoiden:
Nahrungsnetzstruktur, Wirtsspektren und Wirtsfindung
am Beispiel der Arten aus Vogelnestern**

(Insecta: Diptera: Cyclorrhapha und
Hymenoptera: Chalcidoidea)

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
des Departments Biologie
der Fakultät für Mathematik, Informatik
und Naturwissenschaften
an der Universität Hamburg

vorgelegt von
Ralph Peters
aus Hamburg

Dezember 2006

Genehmigt vom Department Biologie
der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften
an der Universität Hamburg
auf Antrag von Professor Dr. R. ABRAHAM
Weiterer Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. T. HOFFMEISTER
Tag der Disputation: 09. Februar 2007

Hamburg, den 26. Januar 2007



Professor Dr. Reinhard Lieberei
Leiter des Departments Biologie

Interaktionen zwischen Wirten und Parasitoiden: Nahrungsnetzstruktur, Wirtsspektren und Wirtsfindung am Beispiel der Arten aus Vogelnestern (Insecta: Diptera: Cyclorrhapha und Hymenoptera: Chalcidoidea)

Inhalt:

1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	4
2.1 Datenerhebung für das Nahrungsnetz / „parasitoid web“	4
2.1.1 Materialsammlung und -weiterbehandlung	4
2.1.2 Weitere Datenerhebung für das „parasitoid web“	5
2.2 Material und Methoden der Untersuchungen zur Parasitoidenbiologie	6
2.2.1 Morphologische Untersuchungen in der Gattung <i>Dibrachys</i>	6
2.2.2 Labornachzuchten zur Erstellung der Wirtsspektren	10
2.2.3 Laborzuchten der Versuchstiere	10
2.2.4 Durchführung der Olfaktometerversuche	11
2.2.5 Durchführung der Aktivitätsversuche	13
2.2.6 Durchführung der Versuche zur Suchaktivität und Tag-Nacht-Aktivität	13
2.3 Statistische Methoden	15
3. Ergebnisse	16
3.1 Ergebnisse zum Nahrungsnetz / „parasitoid web“	16
3.1.1 Vogelarten	16
3.1.2 Wirte und Parasitoide	16
3.1.2.1 Die nachgewiesenen cyclorrhaphen Dipteren	16
3.1.2.2 Die nachgewiesenen Parasitoide (Hymenoptera) und Wirts-Parasitoid-Beziehungen	18
3.1.2.3 Die Parasitierungsraten	19
3.1.2.4 Weitere Daten	19
3.1.2.5 Darstellung des „parasitoid web“	20
3.1.3 Weitere Ergebnisse zu im „parasitoid web“ beteiligten Arten	23
3.1.3.1 <i>Protocalliphora</i> spp.	23
3.1.3.2 Freilanddaten zur Parasitierung durch <i>Nasonia vitripennis</i>	24
3.1.3.3 Ohrwurmparasitoide: Parasitierungen und Phänologie	26
3.1.3.4 <i>Dibrachys lignicola</i>	30
3.2 Ergebnisse zur Parasitoidenbiologie	31
3.2.1 Wirtsspektren und Taxonomie	31
3.2.1.1 Synonymisierungen und Trennungen	31
3.2.1.2 Wirtsspektren und Verbreitungen	36
3.2.2 Ergebnisse der Versuche zur Wirtsfindung	38
3.2.2.1 Versuche mit olfaktorischem Reiz (Olfaktometerversuche)	38
3.2.2.2 Versuche ohne olfaktorischen Reiz I (Aktivitätsversuche)	47
3.2.2.3 Versuche ohne olfaktorischen Reiz II (Suchaktivität und Tag-Nacht-Aktivität)	49

4. Diskussion	52
4.1 Überblick	52
4.2 Das Nahrungsnetz / „parasitoid web“	53
4.2.1 Einführende Diskussion zum „parasitoid web“	53
4.2.2 Die Wirte (Diptera: Cyclorrhapha)	57
4.2.3 Die Parasitoide (Hymenoptera: Apocrita) und die Wirts-Parasitoid-Beziehungen	67
4.2.4 Zwischenbetrachtung der Wirte, Parasitoide und Wirts-Parasitoid-Beziehungen	79
4.2.5 Strategien zur Reduktion von Parasitierungen	81
4.2.6 Schlussfolgerungen	85
4.2.7 Vergleich mit anderen „parasitoid webs“	86
4.2.8 Zusammenfassende Betrachtung des „parasitoid web“ / Fazit 1	95
4.2.9 Überleitung zum Kapitel „Parasitoidenbiologie“	95
4.3 Parasitoidenbiologie	96
4.3.1 Einführende Diskussion zur Parasitoidenbiologie	96
4.3.2 Wirtsspektren und Taxonomie	96
4.3.3 Wirtsfindung	103
4.3.3.1 Einführende Diskussion zur Wirtsfindung	103
4.3.3.2 Wirtssuche mit olfaktorischem Reiz	106
4.3.3.3 Wirtssuche ohne olfaktorischen Reiz I / lokomotorische Aktivität	118
4.3.3.4 Wirtssuche ohne olfaktorischen Reiz II / Suchaktivität und Tag-Nacht-Aktivität	122
4.3.4 Zusammenfassende Betrachtung der Parasitoidenbiologie (Wirtsspektren und Wirtsfindung) / Fazit 2	125
4.4 Abschließende Diskussion der kombinierten Komplexe „parasitoid web“ und Parasitoidenbiologie / Fazit 3	133
5. Zusammenfassung	135
6. Danksagung	139
7. Literatur	140
8. Anhang	154
Curriculum vitae	159

1. Einleitung

Parasitoide sind innerhalb der Insekten eine ausgesprochen artenreiche Gruppe. In mehreren Ordnungen konnte sich die parasitoide Lebensweise zu großer Diversität entfalten. Die größte Artenzahl liefern dabei die Hymenoptera mit etwa 50000 beschriebenen Arten (LaSalle & Gauld 1991; Godfray 1994). Mehrere Überfamilien beinhalten ausschließlich oder überwiegend und primär Parasitoide (LaSalle & Gauld 1993). Eine der Überfamilien sind die Erzwespen (Chalcidoidea). Aufgrund geringer Größe und Artenreichtum sind Phylogenie, Taxonomie und Ökologie der Chalcidoidea nicht ausreichend untersucht. Untersuchungen sind in der Regel nur durchzuführen, wenn eine Beschränkung auf bestimmte Taxa oder ökologische Einheiten gegeben ist.

Durch die stets vorhandenen direkten Interaktionen der Parasitoide mit ihren Wirten, bei Hymenopteren meistens Insekten, und die herausragende Diversität der Gruppe wird eine besondere Rolle im Verständnis ökologischer Systeme angenommen (Godfray 1994). Neben diesen grundlegenden Aspekten trägt die Vermehrung von Daten der Parasitoidenbiologie zur Steigerung der Effizienz des Einsatzes in der biologischen Kontrolle von Pflanzen- und Vorratsschädlingen oder Vektoren bei (LaSalle 1993).

Beispielhaft für Wirts-Parasitoid-Assoziationen im Freiland und die Lebensweise von Parasitoidenarten sollen in dieser Arbeit folgende Bearbeitungskomplexe dargestellt werden: Das „**parasitoid web**“ der Vogelnester und die **Parasitoidenbiologie** von zwei Pteromalidenarten (Hymenoptera: Chalcidoidea). Zum letzteren Punkt gehören die Erstellung verlässlicher Wirtsspektren und die Darstellung von Unterschieden in der Wirtsfindungsbiologie.

In der Freilandökologie sind „**parasitoid webs**“ ein wertvolles Mittel, um Artengemeinschaften unter Beteiligung von Parasitoiden darzustellen (Memmott & Godfray 1993; Lewis *et al.* 2002). In diese Nahrungsnetze sind auch die Wirte einzubeziehen. Deren Lebensweisen sind für das Verständnis der Parasitoidenbiologie mitentscheidend. Arbeiten zu Parasitoiden sollten daher auch immer Arbeiten zu den Wirten sein, die in der Regel aus ganz anderen Taxa stammen. Bei der Erstellung von „parasitoid webs“ unterscheidet man „connectance webs“, die eine einfache Abbildung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen sind, und, über „semi-quantitative webs“, die „quantitative webs“. Diese beinhalten nach Memmott & Godfray (1993) Daten zu Häufigkeiten der beteiligten Arten und der Interaktionen zwischen diesen.

Bisher bekannte „parasitoid webs“ gehen von phytophagen Wirten aus. Die Parasitoidenkomplexe von Gallbildnern, Minierern, Blattläusen und weiteren phytophagen Gruppen wie z.B. Fruchtliegen (Tephritidae) und phytophagen Chalcidoidea wurden dabei untersucht (z.B. Askew 1961; Hoffmeister & Vidal 1994; Müller *et al.* 1999; Rott & Godfray 2000; Tschardt *et al.* 2001; Lewis *et al.* 2002).

In dieser Untersuchung werden Freilanddaten aus den Nestern höhlenbrütender Singvögel ausgewertet. Frühere Untersuchungen zeigten, dass Wirte und Parasitoide vorkommen und sich in ihrer Zahl in einem bearbeitbaren Rahmen vermuten ließen (Abraham 1984; Schlein 2002). Die Wirte sind hier cyclorrhaphe Dipteren. Diese zeigen spezifische Lebensweisen, verschiedene Häufigkeiten im System und Anpassungen an Lebensraum und Parasitierung. Auch die Parasitoide haben verschiedene Lebensweisen, Spezialisierungen und

Häufigkeiten. Diese Charakteristiken der beteiligten Arten sollen herausgearbeitet und bewertet werden, um die Nahrungsnetzstruktur quantitativ und qualitativ darzustellen.

In bisherigen Bearbeitungen nekro- und koprophager Dipterenarten als Beispiele nicht phytophager Wirte werden Parasitoid- und Wirtsarten genannt, ohne diese im Sinne eines „parasitoid webs“ darzustellen (z.B. Floate *et al.* 1999; Marchiori *et al.* 2003; Gibson & Floate 2004; Grassberger & Frank 2004). Die Parasitoide anderer nicht-phytophager Wirtsarten, inklusive selbst parasitischer Dipterenarten, sind nur in Einzeluntersuchungen nachgewiesen (z.B. O’Neil *et al.* 2005; Hardwick 2006).

Dieser Teil der Arbeit stellt somit den ersten Versuch zur Erstellung eines komplexen quantitativen „parasitoid web“ unter Beteiligung nicht-phytophager Wirtsarten dar.

Die Aufgabenstellungen des ersten Komplexes der Arbeit ergaben sich folglich als:

- Erstellung eines quantifizierten „parasitoid web“ für die Nester höhlenbrütender Singvögel
- Nachweis und Bewertung der Diversität von Wirten, Parasitoiden und Wirts-Parasitoid-Beziehungen inklusive Hyperparasitismus; dazu: Erhebung von Daten zur Biologie einiger zentraler, bisher wenig untersuchter Wirte und Parasitoide
- Vergleich mit anderen „parasitoid webs“ aus Phytophagen- und Nicht-Phytophagensystemen

Das bearbeitete Nahrungsnetz leitet über in die **Parasitoidenbiologie**:

Zwei Arten aus dem Nahrungsnetz werden herangezogen, um Aussagen zum Wirtsspektrum und zur Wirtsfindung von Parasitoiden zu machen. Es handelt sich um *Nasonia vitripennis* (Walker, 1836) und *Dibrachys cavus* (Walker, 1835) (beide: Chalcidoidea: Pteromalidae: Pteromalinae).

Die Wirtsspektren sollen vor den Wirtsfindungsversuchen aufgestellt werden. Um die Verlässlichkeit der Wirtsspektren sicherzustellen, ist die Taxonomie der Arten zu klären, im vorliegenden Fall von *D. cavus*, die als polyphagste Chalcidoidea bzw. als möglicher Artkomplex beschrieben ist (Graham 1969; Krombein *et al.* 1979; Noyes 2003). Die Taxonomie der Art soll morphologisch durch eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) überprüft werden, einer Methode, die zur Unterscheidung nahe verwandter, ähnlicher Arten geeignet ist (Quicke 1996; Baur 2002; Wang & Lester 2004). Das Wirtsspektrum der Art soll dann anhand der daraufhin überprüften Nachweise aufgestellt werden. Das Wirtsspektrum von *N. vitripennis* ergibt sich aus den Freilanduntersuchungen und ergänzenden Literaturnachweisen.

In Kenntnis der Wirtsspektren und der Struktur des „parasitoid web“ soll die Wirtsfindung der Pteromalidenarten bearbeitet werden. Der generelle Fokus dieser Bearbeitung liegt auf der Abbildung von Unterschieden in der Biologie der Parasitoidenarten anhand der Wirtsfindung zur Verdeutlichung der Diversität parasitoider Lebensweisen. Gleichzeitig können die Ergebnisse auch zur Rekonstruktion der tatsächlichen Schritte der Wirtsfindung herangezogen werden. Aus beiden Sichtweisen können sowohl spezifische Aussagen über die bearbeiteten Arten im untersuchten Nahrungsnetz als auch generalisierte Aussagen zum Wesen der Vielfalt der Parasitoide und zu Wirtsfindungsmechanismen und Parasitoidentypen gemacht werden.

Die Wirtsfindung soll durch Laborversuche zur olfaktorischen Orientierung in einem Olfaktometer sowie durch Versuche ohne olfaktorischen Reiz untersucht werden. Am Ende der Wirtssuche stehen Wirtserkennung und Wirtsakzeptanz. Im Olfaktometer wird die Reaktion auf habitat- und wirtsassoziierte Reize getestet. Die Wirtsfindung anhand direkter und indirekter olfaktorischer Reize ist bei Parasitoiden aus verschiedenen Überfamilien bekannt (Sereno & Neves 1994; Hedlund *et al.* 1996; Geervliet *et al.* 2000; Sullivan *et al.* 2000; Schlein 2002; Steidle *et al.* 2003).

Die Versuche ohne olfaktorischen Reiz beinhalten die lokomotorische Aktivität, die Suchaktivität nach simulierten Wirtshabitaten und die Tag-Nacht-Aktivität. In der nicht olfaktorisch vermittelten Wirtssuche von Parasitoiden werden insbesondere optische und taktile Reize genutzt (Pfannenstiel *et al.* 1992; Wäckers & Lewis 1999; Jang *et al.* 2000; Oliai & King 2000; Fischer *et al.* 2001). Zur lokomotorischen Aktivität wirtssuchender Weibchen und zu Unterschieden in der Tag-Nacht-Aktivität ist bei Parasitoiden bisher wenig bekannt. Bei Parasitoidenarten mit unterschiedlichen Wirtsspektren (Generalisten und Spezialisten) sollten sich Unterschiede in allen Stufen der Wirtsfindung sowie in der relativen Nutzung der olfaktorischen und nicht-olfaktorischen Reize zeigen (Geervliet *et al.* 2000, Steidle *et al.* 2003). Diese Unterschiede werden für die hier untersuchten Arten abgebildet.

Die Olfaktometerversuche sowie die Versuche zur Tag-Nacht-Aktivität werden nur mit *N. vitripennis* und *D. cavus* durchgeführt. In den weiteren Versuchen wird als dritte Art *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Chalcidoidea: Pteromalidae: Pteromalinae) verwendet.

Die Aufgabenstellungen zur Parasitoidenbiologie bauen aufeinander auf. Die Überprüfung der Taxonomie und die daraufhin aufgestellten Wirtsspektren liefern die Voraussetzungen für die Diskussion der Ergebnisse der Wirtsfindungsbiologie. Die Aufgabenstellungen lauten:

- Klärung der Taxonomie von *Dibrachys cavus*: Bestätigung einer polyphagen Art oder Aufspaltung eines Artkomplexes in weniger polyphage Arten
- Erstellung von Wirtsspektren für *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus*
- Darstellung der Unterschiede der Parasitoidenarten in der Wirtssuche mit olfaktorischen Reizen sowie unter Ausschluss olfaktorischer Reize
- Rekonstruktion der Schritte der Wirtssuche der Parasitoide aus den Ergebnissen der olfaktorisch und der nicht-olfaktorisch vermittelten Reaktion
- Einpassung der Wirtsspektren in die Ergebnisse der Wirtsfindungsbiologie
- Generalisierung der Ergebnisse der Wirtsfindung auf Grundmechanismen parasitoider Lebensweise

Die Kombination von Freilanddaten mit Laborversuchen wird als vielversprechendster Ansatz zur Darstellung der tatsächlichen Verhältnisse angesehen (Casas 2000; Geervliet *et al.* 2000), insbesondere bei verlässlicher taxonomischer Kenntnis. Unter Verwendung der Ergebnisse der Parasitoidenbiologie und der Freilanddaten aus dem Vogelneist soll abschließend folgende Frage Beantwortung finden:

Wie entsteht die Diversität der Wirte, der Parasitoide und der Wirts-Parasitoid-Beziehungen in einem „parasitoid web“ im Freiland?

2. Material und Methoden

2.1 Datenerhebung für das Nahrungsnetz / „parasitoid web“

2.1.1 Materialsammlung und -weiterbehandlung

Es wurden in den Jahren 2004 und 2005 Nester höhlenbrütender Singvögel gesammelt. Hinzu kamen Nester der Nistsaison 2002.

Die Nester stammten ausschließlich aus Nistkästen. Bis auf wenige Ausnahmen aus Holz handelte es sich um Holzbetonkästen. Die Proben wurden zum Teil zum Ende oder kurz nach dem Ende der Brutperiode und zum Teil erst im Verlauf des weiteren Jahres gesammelt. Die Nester wurden vollständig entnommen und in Plastikbeutel verpackt.

Wenn Nester vor Ende der Brutzeit entnommen wurden, wurde der Brut ein Ersatznest aus trockenem Moos zur Verfügung gestellt. Die Jungvögel wurden dazu aus dem Nistkasten entnommen und nach dem Nestaustausch wieder eingesetzt. Insgesamt wurden 28 Nester in dieser Weise gesammelt. Anhand der Neststruktur, Nestmaterialien und -aufbau wurde die zum Nest gehörige Vogelart bestimmt. Bei den Meisen wurden einzelne Arten nicht unterschieden. Es wurde notiert, ob sich tote Vögel in den Nestern befanden.

Die Fundorte der Nester liegen größtenteils in Hamburg und Umgebung. Zwei Fundorte liegen in Baden-Württemberg, einer in Hessen.

Überblick über die Fundorte:

Nistsaison 2002 (169 Nester):

Hamburg: 7 Fundorte; gesammelt 19.07.2002 bis 25.09.2002 (85 Nester)

Niedersachsen: 3 Fundorte; gesammelt 19.08.2002 bis 10.09.2002 (20 Nester)

Schleswig-Holstein: 9 Fundorte; gesammelt 29.07.2002 bis 01.12.2002 (64 Nester)

Nistsaison 2004 (185 Nester, z.T. Nestaustausch (markiert mit *):

Hamburg: 6 Fundorte; gesammelt 21.05.2004 bis 22.09.2004 (42 Nester*)

Schleswig-Holstein: 3 Fundorte; gesammelt 24.05.2004 bis 12.07.2004 (42 Nester*)

Hessen: 1 Fundort (Bad Arolsen); gesammelt 16.03.2005 bis 21.03.2005 (42 Nester)

Baden-Württemberg: 2 Fundorte (Bad Mergentheim, Eberdingen); gesammelt 24.05.2004 bis 15.02.2005 (59 Nester*)

Nistsaison 2005 (136 Nester):

Hamburg: 7 Fundorte; gesammelt 08.06.2005 bis 07.07.2005 (47 Nester)

Schleswig-Holstein: 3 Fundorte; gesammelt 15.06.2005 bis 24.06.2005 (32 Nester)

Baden-Württemberg: 1 Fundort (Bad Mergentheim); gesammelt 18.06.2005 bis 25.10.2005 (57 Nester)

Im Labor wurden die Nester untersucht und die vorhandenen Puparien herausgesammelt. Waren die Puparien einer Art sehr zahlreich und bereits geschlüpft oder zum Teil nur im larvalen Stadium vorhanden, wurde nur der Großteil entnommen (qualitative Untersuchung). Bei ausgewählten Arten und zu späten Sammelzeitpunkten wurden stets alle vorhandenen Puparien entnommen. Auch offensichtlich geschlossene Puparien wurden stets entnommen (quantitative Untersuchungen zu Puparienvorkommen und Parasitierungsraten).

Zur Erstellung von Parasitierungsraten wurden nur deutlich nach der Brutzeit gesammelte Puparien einbezogen.

Es wurde die Anzahl Nester bestimmt, in denen eine bestimmte Fliegenart vorkam, wenn auch nicht sämtliche Puparien herausgesammelt wurden.

Die Puparien wurden bei 20-24°C einzeln oder bei größeren Einheiten gepoolt in Petrischalen verwahrt, bis Fliegen oder Parasitoide schlüpfen.

Geschlüpfte Fliegen wurden genadelt und determiniert. Bei geschlüpfen Parasitoiden wurde die Wirtsart determiniert. Die Tiere wurden in 70% EtOH verwahrt und später determiniert und ausgezählt. Die Wirtspuparien wurden mit den jeweiligen Parasitoiden zusammen verwahrt. Es wurde die Anzahl Weibchen, die Anzahl Männchen und die Gesamtzahl Parasitoide gezählt.

Geschlossene Puparien, aus denen nach Monaten weder Fliegen noch Parasitoide geschlüpft waren, wurden geöffnet und abgestorbene Wirtspuppen oder Parasitoide registriert. Für jedes unversehrt gesammelte Puparium lag also am Ende der Untersuchung vor, ob Parasitoide vorkamen, Imagines schlüpfen oder tote Wirte oder Parasitoide vorlagen.

Die Bestimmung der parasitischen Hymenopteren und der Fliegen wurde mit folgender Literatur durchgeführt:

Hymenopteren: Graham (1969), Bouček (1963)

Dipteren: Czerny (1927), Hennig (1937), Peus (1960), Hennig (1964), Mesnil (1965), Hutson (1984), Rognes (1991), Rozkosny *et al.* (1997)

Zur Unterscheidung der Puparien von *Protocalliphora azurea* und *Protocalliphora falcozi* konnten bislang unbeschriebene Merkmale gefunden werden. Diese werden gesondert publiziert. Wenn bei Arten keine Imagines vorlagen, wurde die Unterscheidung auf die Benennung von Morphospezies anhand der Puparien beschränkt. Die Morphospezies wurden mit indet. bezeichnet und durchnummeriert (z.B. Muscidae indet. 1 bis 7).

2.1.2 Weitere Datenerhebung für das „parasitoid web“

Bei der Art *Protocalliphora falcozi* Séguy, 1928 (Calliphoridae) wurde zusätzlich zur Parasitierungsrate aufgenommen, ob die Puparien in Nistmaterial verpackt waren oder freilagen. Nicht vollständig verpackte Puparien wurden im Zweifel als nicht verpackte Puparien gewertet. In der Frage, ob die Puparien verpackt waren oder nicht, wurden nur Nester der Saison 2005 berücksichtigt.

Es wurden in der Saison 2004 und 2005 **Ohrwürmer** (Gemeiner Ohrwurm *Forficula auricularia* Linnaeus, 1758 (Dermaptera: Forficulidae)) gesammelt. Dieses geschah einerseits zur Erstellung von Parasitierungsraten der Ohrwürmer durch die Parasitoide (Diptera: Tachinidae) im Untersuchungsgebiet und zur Erstellung der Phänologie der Parasitoide sowie andererseits um ausreichend frische Puparien der Tachiniden für Labornachzuchten (siehe 2.2.2) und für die Versuche im Olfaktometer (siehe 2.2.4) zu erhalten.

Die Ohrwürmer wurden aus Nistkästen entnommen, die sich zum Teil mit denen der Nestbeprobungen überschneiden. Die Tiere wurden aus den leeren Nistkästen in Eimer umgeschüttet.

In der Saison 2004 wurden an fünf Funddaten zwischen dem 21.09. und dem 11.10. an drei Fundorten in Hamburg Ohrwürmer gesammelt.

In der Saison 2005 wurden an zwei Fundorten Ohrwürmer gesammelt. Der erste Fundort war der Sternschanzenpark in Hamburg-Rotherbaum. Der Park liegt in der Innenstadt von Hamburg und hat eine Fläche von ca. 12 ha. 10 Vogelnistkästen standen für die Probennahmen zur Verfügung. An diesem Fundort wurde am 09.06., 11.07., 18.07., 11.08., 12.08., 22.08. und 06.09. des Jahres gesammelt. Der zweite Fundort für eine einmalige Entnahme am 10.08. war ein Garten in Hamburg-Eissendorf.

Haltung der Ohrwürmer:

Die Ohrwürmer wurden gezählt und in Eimer (5 bis 10 Liter) gesetzt. Die oberen Ränder wurden mit Glycerin beschmiert, was eine Flucht der Tiere verhindern kann. In jedem Eimer gab es Rollen aus Pappe als Unterschlupf für die nachtaktiven Ohrwürmer.

Die Ohrwürmer wurden gefüttert mit einer Diät aus Karotten und zerstoßenem Hundetrockenfutter.

Jeden Tag wurden die Puparien bzw. verpuppungsreifen Larven der Tachiniden mit einer Federstahlpinzette aus den Ohrwurmhaltungsseimern entfernt, determiniert, gezählt und für die weitere Verwendung verwahrt.

Es wurden 2004, 2005 und 2006 zu mehreren Zeiten in Sommer, Herbst und Winter **Puparien der Tachiniden** *Triarthria setipennis* (Fallén, 1810) und *Ocytata pallipes* gesammelt (Fallén, 1820) (Fundort Hamburg-Rotherbaum). Diese wurden bis zum Schlupf von Parasitoiden (Hymenoptera: Pteromalidae) verwahrt. Die schlüpfenden Parasitoide wurden in 70% EtOH abgetötet und pro Wirtspuparium in Gesamtzahl und Geschlechterverhältnis ausgezählt.

Für die Parasitoide (Pteromalidae) wurden taxonomische Bearbeitungen durchgeführt (siehe 2.2.1).

2.2 Material und Methoden der Untersuchungen zur Parasitoidenbiologie

2.2.1 Morphologische Untersuchungen in der Gattung *Dibrachys*

Für die taxonomische Bearbeitung in der Gattung *Dibrachys* Förster, 1856 wurden morphologische Untersuchungen durchgeführt. Im Wesentlichen handelte es sich dabei um morphometrische Analysen. Es wurde Material verschiedener Arten aus verschiedenen Sammlungen herangezogen (Museumsmaterial) sowie Material aus eigenen Nachzuchten.

Die morphologischen Untersuchungen wurden an einem Leitz Stereomikroskop durchgeführt. Es wurde ein 16-fach Okular und 4-fach bzw. 10-fach Objektive verwandt. Für die Morphometrie befand sich im Okular eine Skala. Ein Skalenteil entsprach 50 µm. Bei Verwendung des 4-fach Objektivs entsprach 1 Skalenteil 12,5 µm, bei dem 10-fach Objektiv 5 µm.

Untersucht wurden weibliche Tiere. Für die morphometrischen Analysen wurden 21 Merkmale vermessen (Tab. 1). Die Vergrößerung betrug bei allen Merkmalen 160x; einzige Ausnahme: Merkmal 21 (Gasterlänge 64x).

Es wurde bei den Messungen darauf geachtet, dass die beiden Endpunkte einer Messung sich in einer Schärfeebene befanden. Die Merkmalsklärung sowie die Ausrichtung sind aus Tab. 1 und den Abb. 1 bis 7 zu ersehen.

Tab. 1: Die für die morphometrischen Analysen verwendeten Merkmale mit kurzer Erklärung und Verweis auf die jeweilige Abbildung (Abb. 1 bis 7)

Merkm. Nr.	Merkm.	Erklärung	Siehe Abb.
1	EL	Augenabstand auf der Höhe des mittleren Ocellus	1
2	OOL	Minimaler Abstand zwischen dem lateralen Ocellus und dem Auge	1
3	POL	Abstand zwischen den lateralen Ocelli	1
4	Oral fossa	Breite der Mundöffnung	2
5	Malar space	Länge der Strecke vom äußeren Mundrand bis zum unteren Augenrand	2
6	Augenlänge	Maximale Länge des Auges in lateraler Ansicht	3
7	Augenbreite	Maximale Breite des Auges in lateraler Ansicht	3
8	Kopfbreite	Maximale Breite des Kopfes in dorsaler Ansicht	1
9	ET	Abstand zwischen Torulirand und Augenrand auf der Höhe der Toruli	2
10	TC	Abstand zwischen Torulirand und Clypeusrand	2
11	Scapus	Länge des Scapus	4
12	Pedicellus	Länge des Pedicellus	4
13	Flagellum	Länge des Flagellums (Anelli, Funiculus + Clava)	4
14	Mesoscutum	Länge des Mesoscutums in dorsaler Ansicht	5
15	Mscutellbr	Vorderbreite des Mesoscutellums	5
16	Mscutelll	Länge des Mesoscutellums	5
17	Mesosomabr	Maximale Breite des Mesosoma (entspricht der maximalen Breite des Mesoscutums)	5
18	Marginalader	Länge der Marginalader des Vorderflügels	6
19	Stigmalader	Länge der Stigmalader des Vorderflügels	6
20	Costalzelle	Länge der Costalzelle des Vorderflügels	6
21	Gasterlänge	Länge des Gasters exkl. Ovipositorscheide	7

In einigen Fällen konnten die Merkmale bei dem Museumsmaterial z.T. nicht vermessen werden, z.B. wenn die Unterseite des Kopfes nicht einsehbar war, um die „oral fossa“ zu vermessen oder Flagellum oder Flügel nicht gerade gestreckt waren. Tiere, bei denen von den 21 Merkmalen 4 oder mehr nicht messbar waren, wurden nicht mit ausgewertet. Bei dem Museumsmaterial unterschiedlich guten Zustandes wurden die Merkmale auf der Seite vermessen, die besser erhalten und/oder zugänglich war. Auf dieser Basis wurde auf eine stringente Seitenpräferenz auch bei den Nachzuchtieren verzichtet.

Bei der morphometrischen Analyse wurde als multivariate statistische Methode eine Hauptkomponentenanalyse (principal components analysis, PCA) durchgeführt. Die PCA wurde mit der Korrelationsmatrix durchgeführt. Bei der Analyse wurden fehlende Werte durch die Mittelwerte ersetzt. Es wurden zwei Komponenten dargestellt. Zur Berechnung wurde SPSS 13.0 für Windows verwendet (Nurosis 2005).

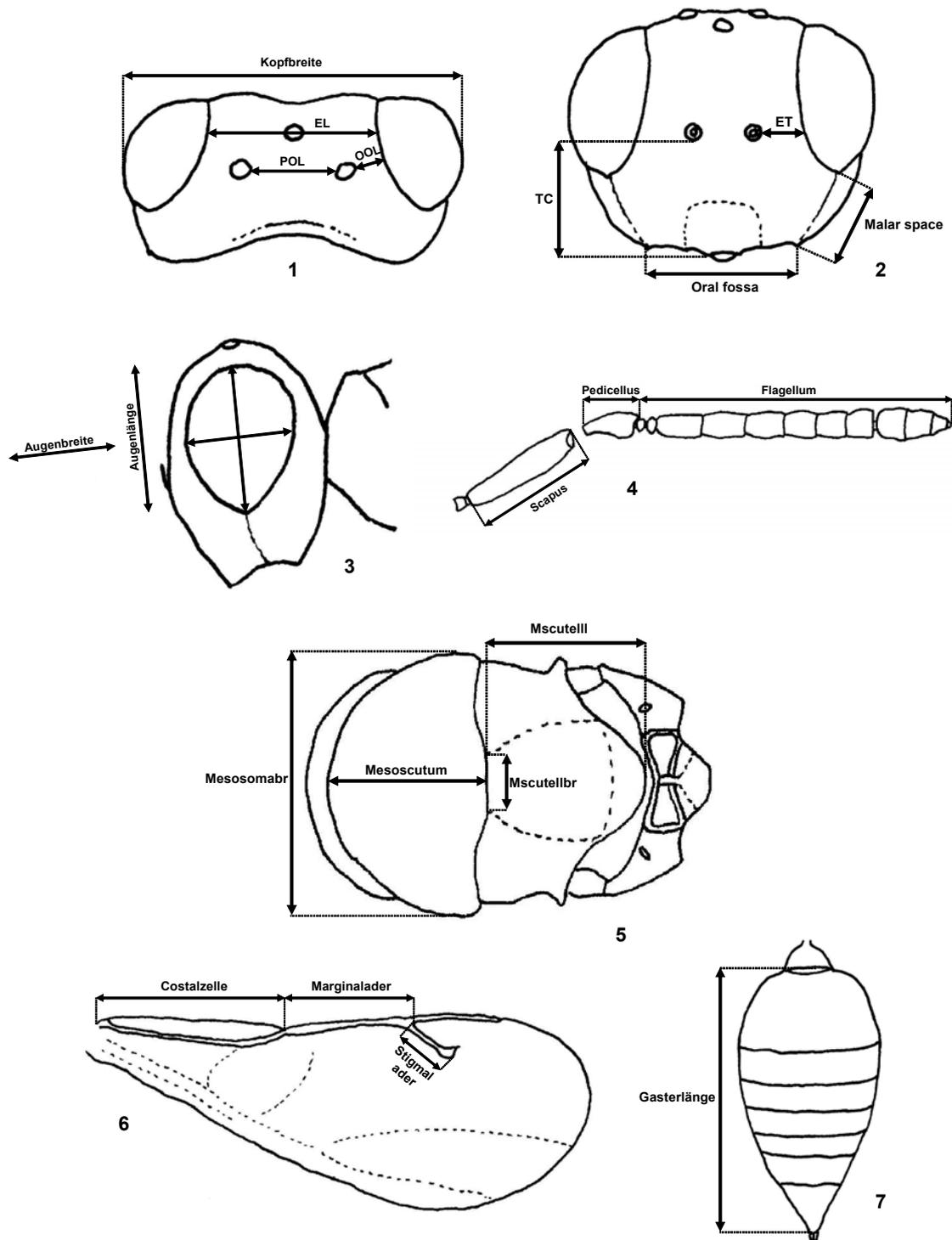


Abb. 1-7: Merkmale der morphometrischen Analysen an den Teilen des Körpers einer Pteromalidae; 1 Kopf dorsal (verändert nach Janzon 1986); **2 Kopf frontal** (verändert nach Graham 1969); **3 Kopf lateral** (verändert nach Bouček 1988); **4 Antenne** (verändert nach Graham 1969); **5 Mesosoma dorsal** (verändert nach Janzon 1986); **6 Vorderflügel** (verändert nach Graham 1969); **7 Gaster** (verändert nach Graham 1969); Merkmalsklärungen in Tab. 1

Zusätzlich wurden nicht-morphometrische Merkmale aufgenommen:

1. Auge eingebuchtet oder nicht: Es wurden zwei Kategorien aufgestellt: Auge deutlich eingebuchtet oder nicht deutlich. Das Merkmal bezieht sich auf den Hinterrand des Auges.
2. Gastralleck deutlich oder nicht (Männchen): Wenn zum vermessenen Weibchen ein zugehöriges Männchen vorhanden war, wurde dieses Merkmal aufgenommen. Es wurden zwei Kategorien gebildet: Gastralleck deutlich oder nicht.

Bei dem Museumsmaterial wurden auch die Angaben zum Fundort sowie zum Wirt aufgenommen. Tiere, die keine Wirtsangabe enthielten, wurden nur bei bemerkenswerten Fundorten genutzt. Aus den Wirtsnachweisen wurden bei dem taxonomisch bearbeiteten Material die Wirtsspektren der Arten erstellt. Auch zur Darstellung der geographischen Verbreitung wurden die Tiere genutzt.

Es wurden 149 Weibchen untersucht. Die 149 Individuen setzten sich wie folgt zusammen (Zuordnung aufgrund der bisherigen Bestimmung):

Dibrachys cavus (Walker, 1835): 82 Tiere (davon 26 eigene Nachzucht), inkl. Paralectotypus

Dibrachys boarmiae (Walker, 1863): 11 Tiere

Dibrachys clisiocampae (Fitch, 1856): 8 Tiere

Dibrachys goettingenus Doganlar, 1987: 2 Tiere, inkl. Paratypus

Dibrachys lignicola Graham, 1969: 35 Tiere (davon 25 eigene Nachzucht), inkl. Paratypus

Dibrachys indet.: 11 Tiere

Als *D. lignicola* determinierte Tiere aus dem bisher undeterminierten Material sowie undeterminierbare Tiere aus dem weiteren Material wurden dieser Art zugeordnet.

Es wurden von 40 Männchen mit zugehörigen Weibchen (aus demselben Wirt) Daten zum Gastralleck aufgenommen; hinzu kommen die Daten für die Tiere aus den Nachzuchten, bei denen ebenfalls Männchen vorhanden waren.

Das Material für die Analysen stammte aus folgenden Sammlungen:

Natural History Museum, London (NHM)

Zoologische Staatssammlung München (ZSM)

Naturhistorisches Museum Bern (NMBE)

Sammlung Doganlar (privat)

Nachzucht *D. cavus* Hamburg

Nachzucht *D. lignicola* Hamburg

Zusätzlich wurden eingesehen:

Dibrachys cavus (Lectotypus *Pteromalus cavus* Walker, 1835 nach Graham (1969)), NHM

Dibrachys boarmiae (Lectotypus *Pteromalus boarmiae* Walker, 1863 nach Graham (1969)), NHM

Dibrachys lignicola Graham, 1969: Holotypus ♀ (Hope Entomological Collections, Oxford University Museum of Natural History (OUMNH)); Paratypen ♀ und ♂ (Graham collection, Natural History Museum, London)

Dibrachys goettingenus Doganlar, 1987: Holotypus ♀ (Institut für Forstzoologie der Universität Göttingen, Göttingen); Paratypen ♀ (Natural History Museum, London) und ♂ (Institut für Forstzoologie der Universität Göttingen, Göttingen)

Bei den Ergebnissen und in der Diskussion werden die taxonomische Bearbeitung und die Biologie von *D. lignicola* jeweils unter dem Punkt „Nahrungsnetz / „parasitoid web““ geführt.

2.2.2 Labornachzuchten zur Erstellung der Wirtsspektren

In Labornachzuchten wurde geprüft, ob sich die untersuchten Arten auf verschiedenen Wirten erfolgreich entwickeln konnten. Dazu wurden Wirte in Petrischalen mit Weibchen der jeweiligen Parasitoidenart besetzt. Wenn eine nachfolgende Generation schlüpfte, wurde die Zucht als erfolgreich bewertet, schlüpften keine Nachkommen, wurde die Zucht nicht erfolgreich genannt.

Folgende Versuche wurden angesetzt:

Nasonia vitripennis auf *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae), *Triarthria setipennis* (Diptera: Tachinidae) und *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae)

Dibrachys cavus auf *Triarthria setipennis* (Diptera: Tachinidae), *Calliphora vomitoria*, *Protophormia terranovae* (beide Diptera: Calliphoridae) und *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae)

Pachycrepoideus vindemmiae auf *Calliphora vomitoria* und *Lucilia sericata* (beide Diptera: Calliphoridae)

Dibrachys lignicola auf *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae)

Dibrachys pelos auf *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae)

Die Wirtsarten entstammten dem Freiland, Laborzuchten oder dem Handel. Die Parasitoide entstammten den Laborzuchten aus eigenen Freilandfunden (siehe 2.2.3) oder fremden Ansätzen (*Dibrachys pelos* aus Texas, USA).

2.2.3 Laborzuchten der Versuchstiere

Die Versuche zur Parasitoidenbiologie wurden im Wesentlichen mit zwei und ergänzend mit einer dritten Art durchgeführt. Es handelt sich um *Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae* (alle: Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). Von allen drei Arten wurden Laborzuchten etabliert.

Um ausreichend Tiere für die Versuche zu erhalten, wurden Laborzuchten eingerichtet. Die Zuchten der drei Arten wurden auf Puparien von *Calliphora vomitoria* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Calliphoridae) durchgeführt. Die Wirte wurden als Larven im Anglerbedarf gekauft und zur Verpuppung gebracht.

Die Zuchten wurden großteils auf abgetöteten („freeze-killed“) Puparien durchgeführt. Die Puparien wurden dazu im Alter von ca. 4-6 Tagen (Kontrolle des Reifungszustandes durch Stichproben-Öffnungen) bei -28°C tiefgefroren. Vor dem Ansetzen einer neuen Zucht wurden die Puparien vollständig aufgetaut.

Die Zuchten wurden in Petrischalen durchgeführt.

Der Zuchtstamm von *N. vitripennis* wurde in Hamburg-Rotherbaum entnommen.

Der Zuchtstamm von *D. cavus* wurde in Hamburg-Bramfeld entnommen.

Der Zuchtstamm von *P. vindemmiae* wurde in Norderstedt (Schleswig-Holstein) entnommen.

Für die taxonomischen Untersuchungen (siehe 2.2.1) wurde in vergleichbarer Weise eine Nachzucht der Art *Dibrachys lignicola* etabliert. Der Zuchtstamm wurde aus Hamburg-Rotherbaum entnommen.

2.2.4 Durchführung der Olfaktometerversuche

Für die Versuche mit olfaktorischem Reiz wurde ein nach Schlein (2002) konstruiertes Olfaktometer in abgewandelter Form verwendet.

Es handelte sich um eine große Plexiglasröhre (Durchmesser 20cm). In dieser befand sich ein drehbarer Revolver mit drei kleineren Kunststoffröhren, den Substratröhren (Länge 35cm, Innendurchmesser 1,95cm). Die Substratröhren lagen mit einem offenen Ende einer horizontalen Gazewand an, die den Substratraum von dem Versuchsraum mit den Parasitoiden trennte. So entstanden drei Sektoren. Die Gaze war über einen Styroporring gezogen, der dem Inneren der großen Röhre exakt anlag, so dass die Versuchstiere nicht entkommen konnten. Der Versuchsraum war auf der einen Seite durch die erwähnte Gazewand abgeschlossen, auf der anderen Seite durch einen Gazedeckel, der leicht entfernt werden konnte, um Versuchstiere zu entfernen und zu säubern. In der Hülle des Versuchsraums befand sich ein Loch, durch das die Versuchstiere mit Hilfe eines Exhaustors eingesetzt werden konnten. Nach dem Einfüllen wurde das Loch durch einen Gummistopfen verschlossen. Der Versuchsraum war auf seiner gesamten Länge durch schwarze Pappe abgedunkelt. Hinter dem Ende der großen Röhre befand sich ein Ventilator (Durchmesser 10cm), der den Luftstrom durch die Substratröhren über das Substrat erzeugte und ihn in den Versuchsraum führte. Für die Versuche wurde der Revolver jeweils so ausgerichtet, dass sich die obere Substratröhre mit ihrer Aufhängung genau senkrecht zur Auflage befand.

Weitere Abmessungen des Olfaktometers:

Versuchsraumlänge: 29cm

Abstand Gazewand zu Ventilator: 108cm

Für eine Abbildung des generellen Versuchsaufbaus siehe Schlein (2002, Abb. 1).

Bei allen Versuchen wurde durch eine Thermostatheizung eine Temperatur von 22-24°C gewährleistet.

Die Lichtverhältnisse während der Versuche stellten sich wie folgt dar: Neben dem Deckenlicht und dem Tageslicht durch die Fenster (direkte Sonneneinstrahlung wurde verhindert) wurde eine Lichtquelle (15 Watt) direkt am Ende der großen Röhre platziert und eine weitere unterhalb des Olfaktometers auf der Höhe kurz hinter der horizontalen Gazewand. Die Versuchstiere sollten sich aufgrund der positiven Phototaxis an der Gazewand sammeln und ein tagaktives Verhalten aufweisen.

Es wurden jeweils 15 Weibchen der gerade untersuchten Art in den Versuchsraum eingesetzt. Diese waren stets verpaart und gefüttert. Zur Fütterung wurden angefeuchtete Rosinen verwendet. Das Alter der Tiere betrug 3-6 Tage. Die Tiere sollten etwa die gleiche Größe haben, unter Vermeidung der Extreme nach oben und unten, und körperlich unversehrt sein; ein besonderes Augenmerk galt hier den Antennen.

Vor Beginn der Messungen wurden die eingesetzten Tiere für fünf Minuten eingewöhnt.

Im Revolver des Olfaktometers befanden sich jeweils das zu untersuchende Substrat, lebende Puparien von *Calliphora vomitoria* und eine leere Kontrolle.

Die Untersuchungen wurden in folgender Reihenfolge durchgeführt:

1. Klinotaxis 1: Für 3 mal 20 Minuten (entspricht 1 Stunde Versuchsdauer) wurden die Klinotaxisereignisse in den drei Sektoren mit einem Handzähler gezählt; nach jeweils 20 Minuten wurde das Olfaktometer um eine Stellung weiter gedreht
2. Verweildauer 1: Für jedes Substrat wurden 3x20 Zeitmessungen (entspricht 60 Messungen pro Substrat) mit einer Stoppuhr durchgeführt; die Sekunden wurden auf- oder abgerundet (bis 49 Hundertstel); dann wurde das Olfaktometer um eine Stellung weiter gedreht
3. Verweildauer 2: siehe 2.; zuvor Austausch der Substrate und Einsatz von 15 frischen Weibchen
4. Klinotaxis 2: siehe 1.

Zusammenfassend wurden die Klinotaxisereignisse pro Substrat innerhalb 120 Minuten gezählt und 120 Messungen der Verweildauer pro Substrat durchgeführt.

Definition der Klinotaxiszählung:

Es wurde gezählt, wenn ein Weibchen einen Sektor verließ und innerhalb von maximal sieben Sekunden in den Sektor zurückkehrte. Das Weibchen musste den Sektor dabei mit der vollen Kopflänge verlassen haben. Es wurden in dem Versuchszeitraum sämtliche Klinotaxisereignisse in den drei Sektoren gezählt.

Definition der Verweildauermessung:

Die Verweildauer wurde als Zeitraum des Aufenthalts im Kreissektor gemessen. Dabei wurde jeweils ein Weibchen vor Eintritt in einen Sektor zufällig ausgewählt. Mit dem nächsten Betreten einer der Sektoren wurde die Messung gestartet. Verließ das Weibchen den Sektor, wurde die Zeit gestoppt. Wenn das Tier jedoch innerhalb von sieben Sekunden in den Sektor zurückfand, wurde die Messung fortgesetzt.

Flog ein Weibchen während einer Messung ab aus dem Sektor, wurde die Messung nicht gewertet und wiederholt.

Die eingesetzten Substrate waren:

1. Nestmaterial Meise: aus der vorangegangenen Nistsaison, luftdicht verwahrt
2. Ohrwurm Kot: frischer Ohrwurm Kot (max. 3 Tage alt)
3. *Forficula auricularia*: 20 Weibchen und 20 Männchen des Gemeinen Ohrwurms wurden lebendig eingesetzt; die Öffnungen der Substratröhre wurden hierbei auf beiden Seiten durch Gaze verschlossen
4. *C. vomitoria*-Puparien: 30 lebende Puparien von *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae); 4-6 Tage alt
5. *T. setipennis*-Puparien: 30 Puparien von *Triarthria setipennis* (Diptera: Tachinidae); 4-6 Tage alt
6. abgetötete Puparien: 30 durch Tiefgefrieren abgetötete Puparien von *C. vomitoria* (bei Abtötung 4-6 Tage alt), komplett aufgetaut
7. *G. mellonella*-Puppen: 20 Puppen ohne Kokons von *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) (Wachsmotte; Lepidoptera: Pyralidae)
8. Kontrolle: Die Substratröhre blieb komplett leer; eine Röhre wurde in allen Versuchen konstant als leere Kontrollröhre eingesetzt

Nach jeder Untersuchung wurde das Olfaktometer, insbesondere die Substratröhren, gründlich gereinigt.

2.2.5 Durchführung der Aktivitätsversuche

Die Aktivitätsversuche wurden in einem Vollglasbehälter durchgeführt, der jederzeit den Blick auf das Versuchstier zuließ. Das Versuchsgefäß war ein 5-Liter-Aquarium, das umgedreht wurde. Unter das Gefäß wurde eine schwarze Pappe gelegt.

Verwendet wurden Weibchen der Arten *Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*. Die Tiere wurden behandelt und ausgewählt wie in den Olfaktometerversuchen (siehe 2.2.4). Es wurde jeweils ein Versuchstier eingesetzt.

Um die Laufwege des Versuchstieres möglichst gleichmäßig an den Glaswänden zu verteilen, wurde das Versuchsgefäß von allen Seiten beleuchtet (außer von unten; jeweils 15 Watt). Durch die schwarze Pappe und die fehlende Beleuchtung sollte der Aufenthalt der Versuchstiere auf die Glasflächen beschränkt bleiben.

Die Temperatur lag bei 22-24°C.

Vor dem Beginn der ersten Messung wurden die Tiere für fünf Minuten eingewöhnt. Alle drei Aktivitätsversuche wurden mit jeder Art jeweils 40 Mal durchgeführt. Vor jedem Versuch wurde ein frisches Weibchen eingesetzt. Mit jedem Weibchen wurden dann hintereinander alle drei Aktivitätsversuche durchgeführt.

Laufaktivität

Es wurde die Laufstrecke eines Tieres in der Versuchszeit 10 Minuten gemessen. Dazu wurde die Laufstrecke des Tieres mit einem farbigen Stift auf der Außenseite des Vollglasgefäßes nachgezeichnet. Verließ das Tier die Glaswände (außer für einen Flug, der im Versuchsgefäß nur Sekundenbruchteile dauert), wurde die Messung unterbrochen, bis sich das Tier zurück auf einer Glasfläche befand.

Zur besseren Übersichtlichkeit wurden die 10 Minuten in 4 mal 150 Sekunden aufgeteilt, in denen jeweils eine andere Farbe verwendet wurde. Die farbige Laufstrecke wurde mit einem Kartenentfernungsmesser (K&R Kartenmesser Kunststoff) nachgemessen und in Zentimeter umgerechnet.

Abflugaktivität

Es wurde mit einem Handzähler die Zahl der Abflüge innerhalb von 10 Minuten gezählt.

Anteil Bewegung

Es wurde die Zeit gemessen, die das Versuchstier anteilig an der Versuchsdauer von 10 Minuten in Bewegung war. Die Bewegung konnte Lauf oder Flug sein, bei Stillstand wurde die Zeitmessung gestoppt.

2.2.6 Durchführung der Versuche zur Suchaktivität und Tag-Nacht-Aktivität

In diesen Versuchen ohne olfaktorischen Reiz wurde die Anzahl Tiere ermittelt, die sich nach 12 bzw. 24 Stunden in Fanggefäßen befanden, die in einem großen Versuchsraum angebracht waren. Drei Parasitoidenarten wurden getestet: *Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*.

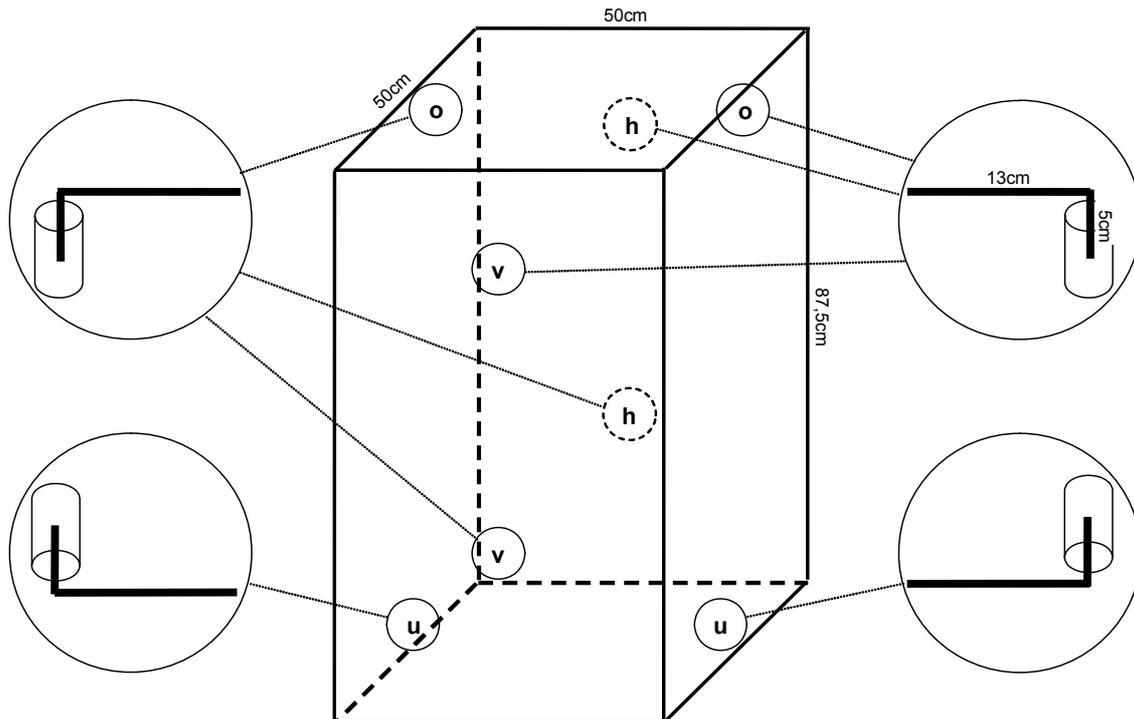


Abb. 8: Versuchsaufbau für die Versuche ohne olfaktorischen Reiz II; v = vorn, h = hinten, o = oben, u = unten

Der Versuchsraum zeigte die Maße 87,5cm x 50cm x 50cm und damit eine Gesamtfläche von 2,25m² (entspricht 2250000mm²) und einen Inhalt von 0,219m³. In dem Versuchsraum wurden 8 Fangflaschen angebracht. Die Flaschen hatten einen Inhalt von 125ml. In die Flaschen, die mit Laborfilm (Parafilm M) verschlossen waren, führte ein Eingang, gebildet durch einen schwarzen Strohhalm. Dieser Eingang hatte die Maße 13cm bis zum Abknicken und 5cm bis zum Ausgang im Fanggefäß. Die Öffnung des Eingangs hatte einen Durchmesser von 5mm und damit eine Fläche von 19,63mm². Die Eingänge lagen in der Ebene der Versuchsraumflächen. Die Öffnung des Eingangs in das Fanggefäß war mittig angebracht, so dass eine Reuse entstand und die Tiere nicht aus den Fanggefäßen entkommen konnten. Die Fläche aller 8 Eingänge in die Fanggefäße betrug insgesamt 157,08mm².

Die Fanggefäße wurden jeweils gegenübergesetzt an vier der sechs Versuchsraumflächen angeklebt, der jeweilige Eingang wurde ebenfalls an der Versuchsraumfläche befestigt. Dazu wurde doppelseitiges Klebeband verwendet. Den Versuchsaufbau zeigt Abb. 8.

Der Versuchsraum wurde während der Versuche von allen Seiten gleichmäßig beleuchtet. Der Abstand zwischen Lampe und Versuchsraumaußenfläche betrug 45cm, um eine Erwärmung der Luft an bestimmten Stellen des Versuchsraumes zu vermeiden. Der Versuchsraum wurde auf spiegelnde Aluminiumfolie gestellt, so dass auch von unten Licht strahlen konnte. Alle Flächen, an denen Fanggefäße angebracht waren, wurden mit 40 Watt beleuchtet, die zwei übrigen (durch eine Stahlgaze verschlossen und weniger lichtdurchlässig) mit 60 Watt.

Die Versuchstemperatur betrug 22 bis 24°C. Die Temperaturkontrolle erfolgte durch eine Thermostatheizung.

Die Versuchsdauer betrug 24 Stunden. 12 Stunden waren hell bei vollständiger Beleuchtung, 12 Stunden waren dunkel durch vollständiges Abdunkeln des Versuchsraumes. Bei den Versuchen mit den Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* wurden die gefangenen Tiere nach jeweils 12 Stunden im durchsichtigen Fanggefäß gezählt und nach 24 Stunden noch einmal. So erhielt man einen Wert für die hellen 12 Stunden („Tag“) und einen für die dunklen 12 Stunden („Nacht“). Die erste Zählung der lebenden Tiere wurde bis zu einem reproduzierbaren Ergebnis wiederholt, zur zweiten Zählung wurden die Tiere am Ende des Versuches in den Fangflaschen durch Tiefgefrieren abgetötet.

Bei den Versuchen mit *P. vindemmiae* wurde nur am Ende der 24 Stunden gezählt.

Es wurden pro Versuch 250 Weibchen (*N. vitripennis* und *D. cavus*) bzw. 125 Weibchen (*P. vindemmiae*) eingesetzt. Die Tiere waren 3-6 Tage alt, verpaart und gefüttert.

Die Tiere wurden bereits vor dem Schlupf und bis zum Einsatz auf den Tag-Nacht-Rhythmus des Versuches konditioniert, indem sie in einem vollkommen abgedunkelten Raum mit Hilfe einer Zeitschaltuhr 12 Stunden in Helligkeit und 12 Stunden in Dunkelheit gehalten wurden. Dieses geschah über mindestens 4 Tage vor Versuchsbeginn.

Die Versuche begannen zwischen 7 und 8 Uhr bzw. 19 und 20 Uhr, um den natürlichen Tag-Nacht-Rhythmus ungefähr einzuhalten. Diese Tag-Nacht-Rhythmik wurde auch bei der Konditionierung der Versuchstiere eingestellt.

Die Versuche mit *N. vitripennis* und *D. cavus* wurden jeweils 6 Mal durchgeführt, wobei jeweils 3 Mal mit der Nacht und mit dem Tag gestartet wurde; die Versuche mit *P. vindemmiae* wurden 3 Mal durchgeführt. Die Zahl der insgesamt gefangenen Tiere gibt die „Suchaktivität“ wieder, die Zahl der am Tag bzw. bei Nacht gefangenen Tiere liefert entsprechend Angaben zur Tag-Nacht-Aktivität.

Nach jedem Versuch wurden der Versuchsraum, die Fanggefäße und die Eingänge sorgfältig gesäubert; beim Wechsel der Art wurde mit Alkohol gesäubert.

2.3 Statistische Methoden

Es wurden Häufigkeiten und Mittelwerte sowie weitere Größen der deskriptiven Statistik berechnet. Als Tests auf Normalverteilung wurden Kolmogorov-Smirnov-Tests durchgeführt. Mittelwertvergleiche erfolgten bei mehreren, nicht normalverteilten Stichproben mit Kruskal-Wallis-Tests, bei zwei nicht normalverteilten Stichproben mit U-Tests nach Mann-Whitney. Mittelwertvergleiche normalverteilter Daten wurden mit t-Tests durchgeführt. Häufigkeitsunterschiede waren mit dem Chi-Quadrat-Verfahren zu überprüfen.

Weitere statistische Methoden wurden bereits in dem entsprechenden Methodenteil genannt (siehe 2.2.1).

Die Datenanalysen wurden mit SPSS 13.0 für Windows durchgeführt (Nurosis 2005).

3. Ergebnisse

3.1 Ergebnisse zum Nahrungsnetz / „parasitoid web“

3.1.1 Vogelarten

Von den insgesamt 490 Nestern entfielen auf folgende Vogelarten:

Meisen (Paridae: Kohlmeise *Parus major* Linnaeus, 1758; Blaumeise *Parus caeruleus* Linnaeus, 1758; Tannenmeise *Parus ater* (Linnaeus, 1758) und Sumpfmehle *Poecile palustris* (Linnaeus, 1758)): 421 Nester

Kleiber *Sitta europaea* Linnaeus, 1758: 19 Nester

Feldsperling *Passer montanus* (Linnaeus, 1758): 19 Nester

Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764): 18 Nester

Star *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758: 9 Nester

Sonstige: Rotkehlchen *Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758): 2 Nester; Zaunkönig

Troglodytes troglodytes (Linnaeus, 1758): 1 Nest; Gartenbaumläufer *Certhia brachydactyla*

Brehm, 1820: 1 Nest

3.1.2 Wirte und Parasitoide

3.1.2.1 Die nachgewiesenen cyclorrhaphen Dipteren

Es wurden 32 Arten cyclorrhapher Dipteren aus 10 Familien in den 490 Nestern nachgewiesen. Es wurden insgesamt 7602 Individuen nachgewiesen und ausgezählt.

Tab. 2 zeigt die gefundenen Arten mit der Anzahl der Nester mit Vorkommen und den Individuenzahlen. Des Weiteren werden Angaben zur Nahrungsgilde der Art gemacht. Ebenfalls angegeben sind jene Ausnahmefälle, bei denen Arten nur bei bestimmten Vogelarten - die Meisen aufgrund ihrer deutlichen Überzahl ausgenommen - oder nur an bestimmten Fundorten nachgewiesen wurden. Morphospezies werden durchnummeriert mit Familienname indet. (z.B. Muscidae indet. 1) angegeben.

Tab. 3 zeigt die Arten- und Individuenzahlen und die Zahl der Nester mit Vorkommen für die Familien sowie für die Gattung *Protocalliphora* (zwei Arten). Bei den Fanniiden wurden nicht alle Individuen einer Art zugeordnet (21 nicht), weshalb die Gesamtindividuenzahl der Familie die Summe der Individuenzahlen der einzelnen Arten aus Tab. 2 um genau diese Anzahl übersteigt. Bei einigen Taxa wurden nicht alle Individuen ausgezählt, die Gesamtzahl lag tatsächlich noch höher. Diese Taxa sind in Tab. 2 und Tab. 3 entsprechend gekennzeichnet.

Tab. 2: Die nachgewiesenen Arten der Cyclorrhapha mit den Zahlen der Nester mit Vorkommen, den Gesamtindividuenzahlen sowie der Nahrungsgilde und dem Hinweis auf Fundorte und Vogelart; * = nicht vollständig ausgezählt; # = nur aus Fundorten in Baden-Württemberg; † = nur bei Trauerschnäpper oder nur bei Feldsperling; N = 490

Nr.	Familie	Art	Nahrungsgilde	Nester	Individuen
1	Calliphoridae	<i>Calliphora vicina</i>	nekrophag	50	1991*
2		<i>Protocalliphora azurea</i>	ornithoparasitisch	92	835
3		<i>Protocalliphora falcozi</i> #	ornithoparasitisch	30	584
4	Sarcophagidae	<i>Sarcophaga</i> sp.	nekrophag	8	67
5		Sarcophagidae indet. 1 †	?	1	1
6		Sarcophagidae indet. 2	?	1	1
7	Muscidae	<i>Potamia littoralis</i>	i.w.S. saprophag; räuberisch/ kannibalistisch	121	2548*
8		<i>Muscina prolapsa</i>	i.w.S. saprophag	1	19
9		Muscidae indet. 1	?	1	4
10		Muscidae indet. 2	?	1	4
11		Muscidae indet. 3 †	?	1	2
12		Muscidae indet. 4	?	3	7
13		Muscidae indet. 5 #	?	1	1
14		Muscidae indet. 6	?	1	1
15		Muscidae indet. 7	?	1	1
16	Fanniidae	<i>Fannia canicularis</i>	sapro-/koprophag	32*	136*
17		<i>Fannia lineata</i>	sapro-/koprophag	6*	43*
18		<i>Fannia clara</i>	sapro-/koprophag	12*	27*
19		<i>Fannia</i> sp. 1	sapro-/koprophag	1	2
20		<i>Fannia</i> sp. 2	sapro-/koprophag	1*	1*
21		<i>Fannia</i> sp. 3	sapro-/koprophag	1*	17*
22	Heleomyzidae	<i>Tephroclamys tarsalis</i>	saprophag	68	985*
23	Carnidae	<i>Meoneura lamellata</i> #	saprophag	3	40*
24	Phoridae	<i>Megaselia</i> sp.	?	3	12
25		Phoridae indet.	?	2	4
26	Syrphidae	Syrphidae indet. 1 †	?	1	3
27		Syrphidae indet. 2 †	?	1	1
28	Hippoboscidae	<i>Ornithomya avicularia</i>	ornithoparasitisch	21	45
29	Tachinidae	<i>Triarthria setipennis</i>	Parasitoid	34	194
30		<i>Ocytata pallipes</i>	Parasitoid	3	3
31		Tachinidae indet. 1	Parasitoid	1	1
32		Tachinidae indet. 2	Parasitoid	1	1

Tab. 3: Quantitative Daten der Cyclorrhapha auf Familienniveau; * = nicht vollständig ausgezählt; ** = davon 21 keiner Spezies zugeordnet; * = Gattung; N = 490**

Familie	Artenzahl	Individuenzahl	Nester mit Vorkommen
Calliphoridae	3	3410*	154
Calliphoridae: <i>Protocalliphora</i> ***	2	1419	118
Sarcophagidae	3	69	10
Muscidae	9	2587*	129
Fanniidae	6	247* **	65
Heleomyzidae	1	985*	68
Carnidae	1	40*	3
Phoridae	2	16	5
Syrphidae	2	4	2
Hippoboscidae	1	45	21
Tachinidae	4	199	37

3.1.2.2 Die nachgewiesenen Parasitoide (Hymenoptera) und Wirts-Parasitoid-Beziehungen

Es wurden 10 Parasitoidenarten (Ordnung Hymenoptera) aus 3 Überfamilien und 5 Familien nachgewiesen. Die Parasitoidenarten waren:

Nasonia vitripennis (Chalcidoidea: Pteromalidae)

Dibrachys cavus (Chalcidoidea: Pteromalidae) (die taxonomische Situation dieser Art wird in 3.2.1.1 dargestellt)

Dibrachys lignicola (Chalcidoidea: Pteromalidae) (die taxonomische Situation dieser Art wird in 3.1.3.4 und 3.2.1.1 dargestellt)

Pachycrepoideus vindemmiae (Chalcidoidea: Pteromalidae)

Spalangia sp. (Chalcidoidea: Pteromalidae), z.T. als *Spalangia nigripes* determiniert

Eurytoma sp. (Chalcidoidea: Eurytomidae)

Alysia manducator (Ichneumonoidea: Braconidae)

Alysiinae indet. (Ichneumonoidea: Braconidae)

Phygadeuon sp. (Ichneumonoidea: Ichneumonidae)

Eucoilidae indet. (Cynipoidea)

Es wurden 20 Wirts-Parasitoid-Beziehungen unter Beteiligung der parasitischen Hymenopteren nachgewiesen. Eine dieser Beziehungen stellt eine Hyperparasitierung zwischen zwei Hymenopterenarten dar. Eine Multiparasitierung zwischen zwei Arten kommt hinzu. Einige Nachweise konnten nur über den Totfund einer Parasitoiden-Imago innerhalb eines geöffneten Pupariums erbracht werden. Tab. 4 zeigt die Wirts-Parasitoid-Beziehungen im Überblick.

Tab. 4: Die nachgewiesenen Wirts-Parasitoid-Beziehungen; * = Multiparasitierung (zwischen *N. vitripennis* und *P. vindemmiae*); ** = Hyperparasitierung innerhalb der Hymenopteren; *** = Nachweis als Totfund; **** = Artbestimmung als *Spalangia nigripes*

Parasitoid	Wirt	Parasitoid	Wirt
<i>Nasonia vitripennis</i>	<i>Calliphora vicina</i>	<i>Pachycrepoideus vindemmiae</i>	<i>Potamia littoralis</i>
	<i>Protocalliphora azurea</i>		<i>Potamia littoralis</i> *
	<i>Protocalliphora falcozi</i>	<i>Spalangia</i> sp.	<i>Fannia canicularis</i> ****
	<i>Potamia littoralis</i>		<i>Potamia littoralis</i> ***
	<i>Potamia littoralis</i> *		<i>Ornithomya avicularia</i> ***
	<i>Sarcophaga</i> sp.	<i>Eurytoma</i> sp.	<i>Triarthria setipennis</i>
	<i>Alysia manducator</i> **	<i>Alysia manducator</i>	<i>Calliphora vicina</i>
<i>Dibrachys cavus</i>	<i>Triarthria setipennis</i>	Alysiinae indet.	<i>Megaselia</i> sp.
	<i>Ocytata pallipes</i>	<i>Phygadeuon</i> sp.	<i>Calliphora vicina</i>
<i>Dibrachys lignicola</i>	<i>Triarthria setipennis</i>	Eucoilidae indet.	<i>Fannia clara</i>
	<i>Ocytata pallipes</i>		
	<i>Ornithomya avicularia</i> ***		

3.1.2.3 Die Parasitierungsraten

Für die Parasitierungsraten wurden Daten aus der Saison 2002 übernommen und teilweise neu ausgewertet. Für die Art *Protocalliphora azurea* wurden Daten aus den Saisons 2004 und 2005 hinzugenommen, ebenso für die Art *Tephroclamys tarsalis*. Bei der Art *Protocalliphora falcozi* wurden nur Daten aus den Jahren 2004 und 2005 zur Erstellung der Parasitierungsrate verwendet. Hierbei wurden für die Parasitierungsratenermittlung nur Nester herangezogen, die nach dem 20.09. des Jahres gesammelt wurden. Die Parasitierung innerhalb der Gattung *Protocalliphora* findet genauer auch in 3.1.3.1 Beachtung. Bei den Puparien von *T. tarsalis* konnte keine Parasitierung festgestellt werden. Zu jedem Funddatum belief sich die Parasitierungsrate folglich auf 0%. Es werden daher hier alle ausgewerteten Puparien unabhängig von ihrem Funddatum gelistet.

Tab. 5: Die Parasitierungsraten und die Zahl der bei der Ermittlung berücksichtigten Puparien bei den häufigeren Wirtsarten; * = Daten aus den Saisons 2002, 2004 und 2005; ** = Daten nur aus Saison 2004 und 2005; restliche Daten nur aus 2002; * = alle Arten der Gattung gemeinsam verrechnet**

Wirtsart	Berücksichtigte Gesamtindividuenzahl	Parasitierungsrate
<i>Calliphora vicina</i>	327	71,8%
<i>Protocalliphora azurea</i> *	584	42,1%
<i>Protocalliphora falcozi</i> **	425	15,8%
<i>Sarcophaga</i> sp.	41	26,8%
<i>Potamia littoralis</i>	1013	15,8%
<i>Fannia</i> spp.***	109	10,1%
<i>Tephroclamys tarsalis</i> *	985	0%
<i>Ornithomya avicularia</i>	28	0%
<i>Triarthria setipennis</i>	120	49,2%

3.1.2.4 Weitere Daten

Für alle folgenden Vergleiche von Häufigkeiten und Mittelwerten mit statistischen Methoden gelten folgende Erklärungen und Signifikanzniveaus:

$p < 0,001$ = höchst signifikant (+++)

$p < 0,01$ = hoch signifikant (++)

$p < 0,05$ = signifikant (+)

alle weiteren Werte = nicht signifikant (-)

Nester mit Puparienvorkommen:

188 der 321 Nester der Saisons 2004 und 2005 enthielten Puparien von *Cyclorrhapha*. Das entspricht 58,6%. Insgesamt waren in 300 der 490 Nester *Cyclorrhapha* vorhanden (61,2%). Der Anteil der Nester mit Puparien ist damit höchst signifikant höher als der ohne ($p < 0,001$).

Nester mit Aas:

In den Saisons 2004 und 2005 wurden die Zahlen der Nester mit dem Vorkommen von Aas dokumentiert.

Saison 2004:

185 Nester gesammelt, davon 26 mit mindestens einem toten Tier. Es wurden mehrfach Nester ausgetauscht, so dass dort das Brutgeschäft noch nicht beendet war.

Saison 2005:

136 Nester gesammelt, davon 34 mit mindestens einem toten Tier.

Insgesamt 60 von 321 Nestern (18,7%) mit Toten.

In den innerstädtischen und unweit voneinander gelegenen Fundorten in Hamburg-Rotherbaum waren in den Saisons 2004 und 2005 in 29 von 43 Nestern tote Vögel zu finden (67,4%).

Nester mit Wirten für *Nasonia vitripennis*:

In den Saisons 2004 und 2005 konnten in 146 der 321 Nester Wirte von *N. vitripennis* gefunden werden. Das entspricht 45,5%. In der Saison 2002 waren es 91 von 169 (53,3%), insgesamt 237 von 490 Nestern (48,4%). Die Wirte sind dabei die nachgewiesenen Wirtsarten *P. azurea*, *P. falcozi*, *C. vicina* (Calliphoridae), *P. littoralis* (Muscidae) und *Sarcophaga* sp. (Sarcophagidae) (Tab. 4). Der Anteil Nester mit Wirten und der ohne Wirte ist insgesamt nicht signifikant verschieden ($p > 0,4$).

3.1.2.5 Darstellung des „parasitoid web“

Es wurden zwei Darstellungsweisen für die in 3.1.2.1 bis 3.1.2.3 aufgeführten Daten als „parasitoid web“ gewählt.

In beiden Darstellungen sind alle gefundenen Wirts- und Parasitoidenarten einbezogen, ebenso alle Wirts-Parasitoid-Beziehungen. Die Nahrungsgilde der Wirte kommt hinzu.

Das Netz in Abb. 9 ist darüber hinaus quantifiziert („quantitative web“) und gibt Angaben über Parasitierungsrate, Zahl der Nester mit Vorkommen der Art und Gesamtindividuenzahl. Spezialfälle im Nachweis der Region und der Vogelarten sind der Legende zu entnehmen. Die sechs Arten der Gattung *Fannia* (Fanniidae) werden zusammengefasst dargestellt. Parasitierungsraten sind nur für Wirtsarten angegeben, die mit mehr als zehn Individuen vorkamen. Bei nicht angegebener Parasitierungsrate häufigerer Arten betrug die Parasitierungsrate 0%.

Die Größen der angegebenen Boxen zur Zahl der Nester mit Vorkommen, der Gesamtindividuenzahl und der Parasitierungsrate stehen in Relation zu den tatsächlichen Daten. Die Proportionen sind in der Abbildung unter dem eigentlichen Netz zu finden. Die genauen Zahlen sind in Tab. 2 und 5 aufgeführt.

Abb. 10 zeigt ein „connectance web“ ohne Quantifizierungen.

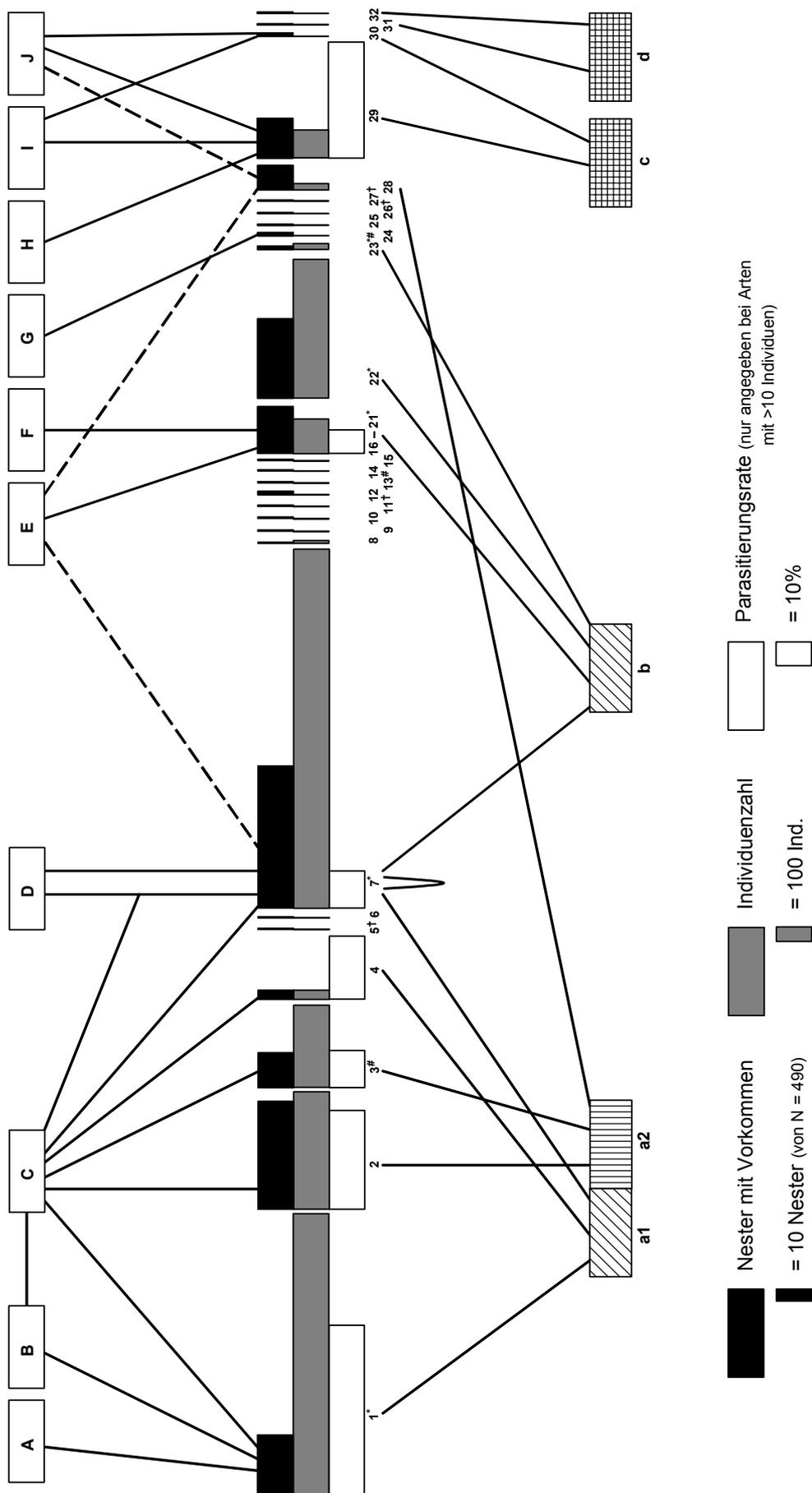
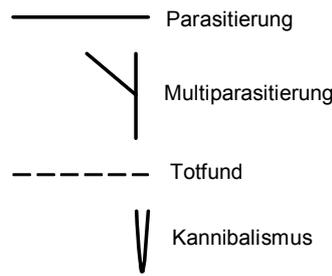


Abb. 9: Das quantifizierte „parasitoid web“ der Vogelnester; Darstellung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen und der Nahrungsgleiche der cyclorrhaphen Dipteren; Parasitoide (oben), Wirte (Mitte), Nahrung der Wirte (unten); Quantifizierungen zur Zahl der Nester mit Vorkommen einer Art, zur Individuenzahl und zur Parasitierungsrate; Legende siehe S. 22

Parasitoide (Hymenoptera):

- A: *Phygadeuon* sp.
- B: *Alysia manducator*
- C: *Nasonia vitripennis*
- D: *Pachycrepoideus vindemmiae*
- E: *Spalangia* sp. inkl. *Spalangia nigripes*
- F: Eucoliidae indet.
- G: Alysiniinae indet.
- H: *Eurytoma* sp.
- I: *Dibrachys cavus*
- J: *Dibrachys lignicola*



Wirte (Diptera: Cyclorrhapha):

- 1: *Calliphora vicina*
- 2: *Protocalliphora azurea*
- 3: *Protocalliphora falcozi*
- 4: *Sarcophaga* sp.
- 5: Sarcophagidae indet. 1
- 6: Sarcophagidae indet. 2
- 7: *Potamia littoralis*
- 8: *Muscina prolapsa*
- 9: Muscidae indet. 1
- 10: Muscidae indet. 2
- 11: Muscidae indet. 3
- 12: Muscidae indet. 4
- 13: Muscidae indet. 5
- 14: Muscidae indet. 6
- 15: Muscidae indet. 7
- 16-21: *Fannia* spp.
- 22: *Tephroclamys tarsalis*
- 23: *Meoneura lamellata*
- 24: *Megaselia* sp.
- 25: Phoridae indet. 1
- 26: Syrphidae indet. 1
- 27: Syrphidae indet. 2
- 28: *Ornithomya avicularia*
- 29: *Triarthria setipennis*
- 30: *Ocytata pallipes*
- 31: Tachinidae indet. 1
- 32: Tachinidae indet. 2

- * : Individuenzahl nicht vollständig ausgezählt
- # : nur aus Fundorten in Baden-Württemberg
- † : nur bei Trauerschnäpper oder Feldsperling gefunden
- Nester mit Vorkommen
- Individuenzahl
- Parasitierungsrate (nur angegeben bei Arten mit >10 Individuen)

Nahrung der Wirte:

- a1: Vogelaas
- a2: Vogelblut
- b: sonstiges organisches Material
- c: *Forficula auricularia*/Forficulidae
- d: andere Wirte

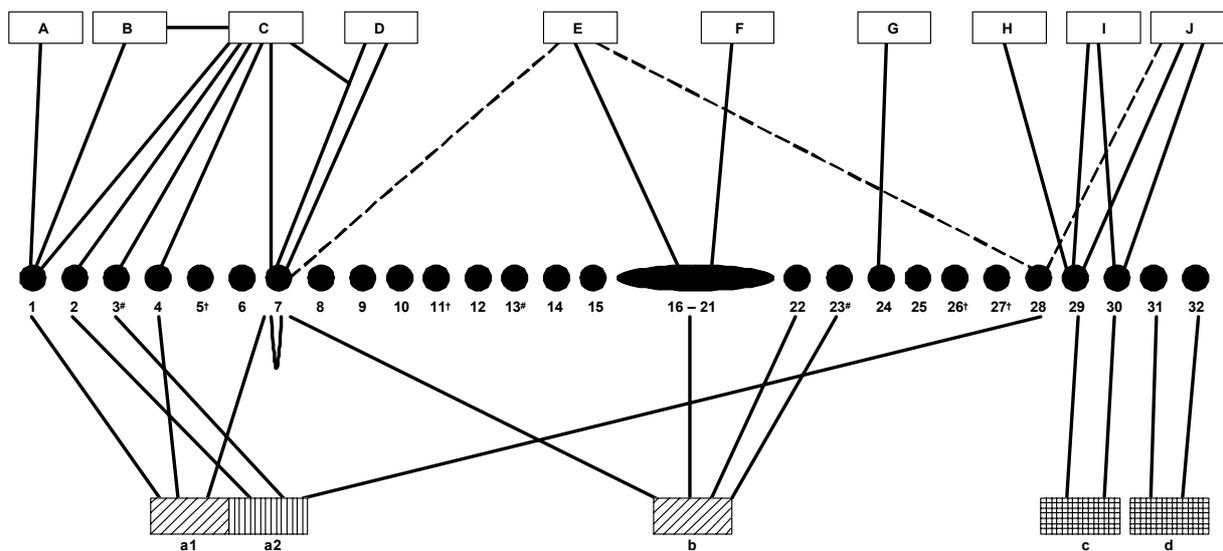
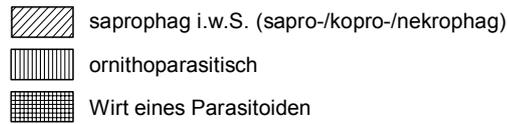


Abb. 10: Das „parasitoid web“ der Vogelnester ohne Quantifizierungen („connectance web“); Darstellung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen und der Nahrungsgilde der cyclorrhaphen Dipteren; Parasitoide (oben), Wirte (Mitte), Nahrung der Wirte (unten); Legende siehe oben

3.1.3 Weitere Ergebnisse zu im „parasitoid web“ beteiligten Arten

3.1.3.1 *Protocalliphora* spp.

Verpackung der Puparien

Bei der Gattung *Protocalliphora* mit den beiden Arten *Protocalliphora azurea* und *Protocalliphora falcozi* wurden weitere Daten aufgenommen. Die Puparien der zweiten Art sind zum Teil in Nistmaterial verpackt, andere liegen frei. Es wurde der Anteil der verpackten Puparien bestimmt. Die Stichprobengröße N betrug 246 Puparien in 6 Nestern. Die Verpackungsrate betrug 87,4%, der Anteil nicht verpackter Puparien lag damit bei 12,6%.

Der Anteil verpackter Puparien ist höchst signifikant höher als der Anteil nicht verpackter Puparien ($p < 0,001$).

Parasitierungsraten der *Protocalliphora* spp.:

Es wurden die Parasitierungsraten der Puparien von *P. azurea* und *P. falcozi* bestimmt. Bei *P. falcozi* wurde die Parasitierungsrate zudem in die verpackten und die unverpackten Puparien aufgeschlüsselt. Bei ersterer Aufstellung wurden Daten der Jahre 2004 und 2005 berücksichtigt, bei *P. azurea* zudem die Daten aus dem Jahr 2002. Bei der erweiterten Darstellung innerhalb der Art *P. falcozi* konnte nur Material aus dem Jahr 2005 berücksichtigt werden. Die verschiedenen Parasitierungsraten zeigt Abb. 11.

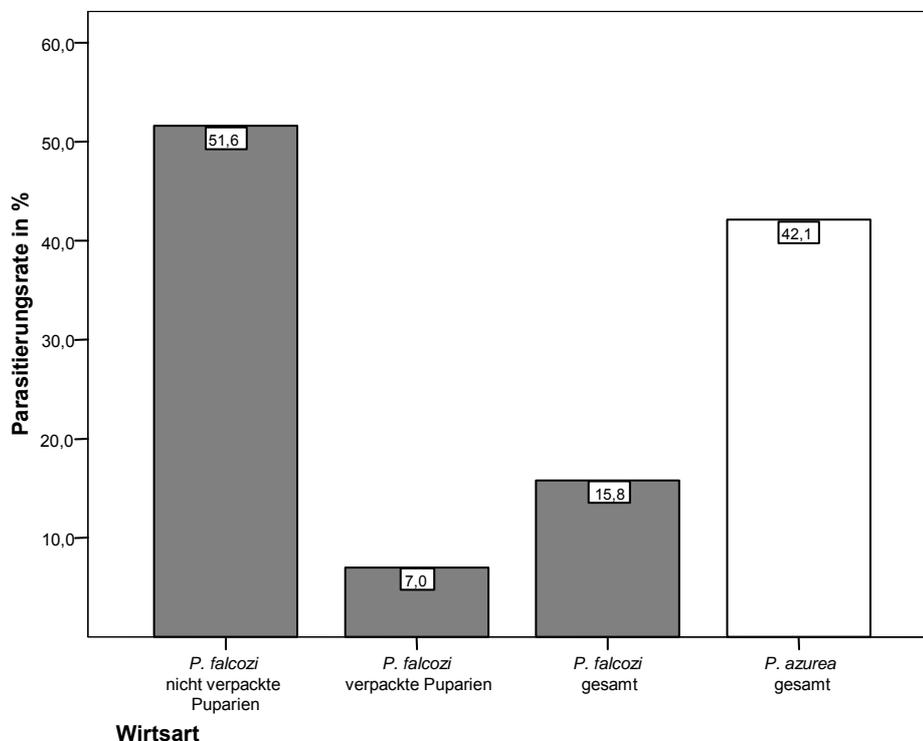


Abb. 11: Parasitierungsraten (in %) bei *Protocalliphora falcozi* (Calliphoridae) und *Protocalliphora azurea* (Calliphoridae); für *P. falcozi* sind die Raten der verpackten und unverpackten Puparien sowie die Gesamtparasitierungsrate angegeben, bei *P. azurea* die Gesamtparasitierungsrate

Als Ergebnisse stehen fest:

1. Die Parasitierungsrate von *P. azurea* (42,1%; N = 584) ist höchst signifikant höher als die Gesamtparasitierungsrate von *P. falcozi* (15,8%; N = 425) ($p < 0,001$).
2. Die Parasitierungsrate der verpackten Puparien von *P. falcozi* (7,0%; N = 215) ist höchst signifikant niedriger als die Parasitierungsrate der nicht verpackten Puparien von *P. falcozi* (51,6%; N = 31) ($p < 0,001$).
3. Die Parasitierungsraten von *P. azurea* und den nicht verpackten Puparien von *P. falcozi* sind nicht signifikant verschieden ($p > 0,5$).
4. Die Parasitierungsraten von *P. azurea* aus der Saison 2002 (42,4%; N = 514) und den Saisons 2004 + 2005 (40,0%; N = 70) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0,8$); sie wurden in den weiteren Auswertungen kombiniert.

Individuenzahlen und Nester mit Vorkommen:

Bei den *Protocalliphora*-Arten wurden zudem die Individuenzahlen pro Nest bestimmt aus Nestern, in denen die jeweilige Art vorlag.

Es ergab sich:

P. azurea: Mittelwert 9,2; Median 5,50; Minimum 1, Maximum 47 (N = 92 Nester)

P. falcozi: Mittelwert 19,5; Median 8,50; Minimum 1, Maximum 94 (N = 30 Nester)

Der Unterschied zwischen den beiden Arten ist nach einem Mittelwertvergleich der nicht-normalverteilten Daten nicht signifikant ($p > 0,08$).

Weiterhin wurden diese Individuenzahlen pro Nest sowie die Zahl der Nester mit Vorkommen der jeweiligen Art im gemeinsamen Verbreitungsgebiet bestimmt. Das gemeinsame Verbreitungsgebiet sind die Fundorte Bad Mergentheim (Saison 2004 und 2005) und Eberdingen (Saison 2004). Die Stichprobe umfasst hierbei 116 Nester.

Nester mit Vorkommen im gemeinsamen Verbreitungsgebiet:

P. azurea: 9 Nester von 116: 7,8%

P. falcozi: 30 Nester von 116: 25,9%

Der Unterschied ist hoch signifikant ($p < 0,01$). *P. falcozi* kommt im gemeinsamen Verbreitungsgebiet in einer höheren Zahl Nester vor.

Individuenzahlen pro Nest im gemeinsamen Verbreitungsgebiet:

P. azurea: Mittelwert 5,8; Median 4,0; Minimum 1, Maximum 17 (N = 9 Nester)

P. falcozi: siehe oben

Der Mittelwertvergleich zeigt keine Signifikanz für den Unterschied ($p > 0,2$).

Zwischen den Werten von *P. azurea* gesamt und *P. azurea* im gemeinsamen Verbreitungsgebiet mit *P. falcozi* besteht ebenfalls kein signifikanter Unterschied ($p > 0,6$).

3.1.3.2 Freilanddaten zur Parasitierung durch *Nasonia vitripennis*

Aus den gefundenen Puparien der Arten *Calliphora vicina*, *Protocalliphora azurea*, *Protocalliphora falcozi* und *Potamia littoralis* schlüpfen Individuen der Parasitoidenart *Nasonia vitripennis*. Die Individuenzahl pro Puparium sowie die Anzahl von Männchen und Weibchen zum Errechnen eines Geschlechterverhältnisses wurden bestimmt. Insgesamt wurden 5333 Individuen von *N. vitripennis* aus 490 Puparien ausgewertet.

Einige der Puparien wurden nicht einzeln ausgewertet, sondern in unterschiedlichen Mengen gepoolt. In den Mittelwertvergleich wurden nur die einzeln auszuzählenden Puparien einbezogen.

Die Mittelwertvergleiche der nicht normalverteilten Daten ergaben:

1. Die Individuenzahlen von *N. vitripennis* pro Puparium liegen bei beiden *Protocalliphora*-Arten höchst signifikant höher als bei den Wirtsarten *C. vicina* und *P. littoralis* ($p < 0,001$).
2. Zwischen den *Protocalliphora*-Arten besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,7$).
3. Zwischen *C. vicina* und *P. littoralis* besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,1$).

Abb. 12 zeigt die mittleren Individuenzahlen pro Puparium. Die Stichprobengrößen für die Auswertung in Abb. 12 sowie für die Mittelwertvergleiche betragen:

C. vicina: N = 389; Mittelwertvergleich: N = 72 (Mittelwert 10,89)

P. azurea: N = 47; Mittelwertvergleich: N = 16 (Mittelwert: 24,63)

P. falcozi: N = 17; Mittelwertvergleich: N = 15 (Mittelwert: 24,67)

P. littoralis: N = 37; Mittelwertvergleich: N = 37 (Mittelwert: 9,57)

Unterschiede in den Geschlechterverhältnissen wurden berechnet anhand der Zahlen aus den gesamten Puparien, nicht aus den Mittelwerten aus Tab. 6.

Das Geschlechterverhältnis ist bezogen auf die Zahl weiblicher Individuen pro männlichem Individuum bei *P. falcozi* höchst signifikant höher als bei allen weiteren Arten exklusive *Potamia littoralis*. Den höchst signifikant niedrigsten Wert zeigen die *C. vicina*-Puparien. Die Berechnung ohne Puparien, aus denen nur Männchen schlüpften, zeigt dazu keinen signifikanten Unterschied.

Als Reihung der Geschlechterverhältnisse von niedrig nach hoch ergibt sich also:

1. *Calliphora vicina*
2. *Protocalliphora azurea*
3. *Protocalliphora falcozi* und *Potamia littoralis*

Die Signifikanzwerte befinden sich im Anhang (Tab. A1).

Tab. 6: Die Mittelwerte der Individuen pro Puparium nach Geschlechtern getrennt und die Geschlechterverhältnisse der Individuen von *Nasonia vitripennis* aus den Puparien der Wirtsarten (Freilandwerte); Mw = Mittelwert; * = ohne Puparien, aus denen nur Männchen schlüpften (N = 378 Puparien, Mw gesamt = 9,3)

	<i>Calliphora vicina</i>	<i>Calliphora vicina</i> *	<i>Protocalliphora azurea</i>	<i>Protocalliphora falcozi</i>	<i>Potamia littoralis</i>
Mw ♀	6,0	6,2	14,9	22,3	8,2
Mw ♂	3,3	3,2	4,9	3,4	1,4
♂:♀	1:1,82	1:1,94	1:3,0	1:6,6	1:5,9

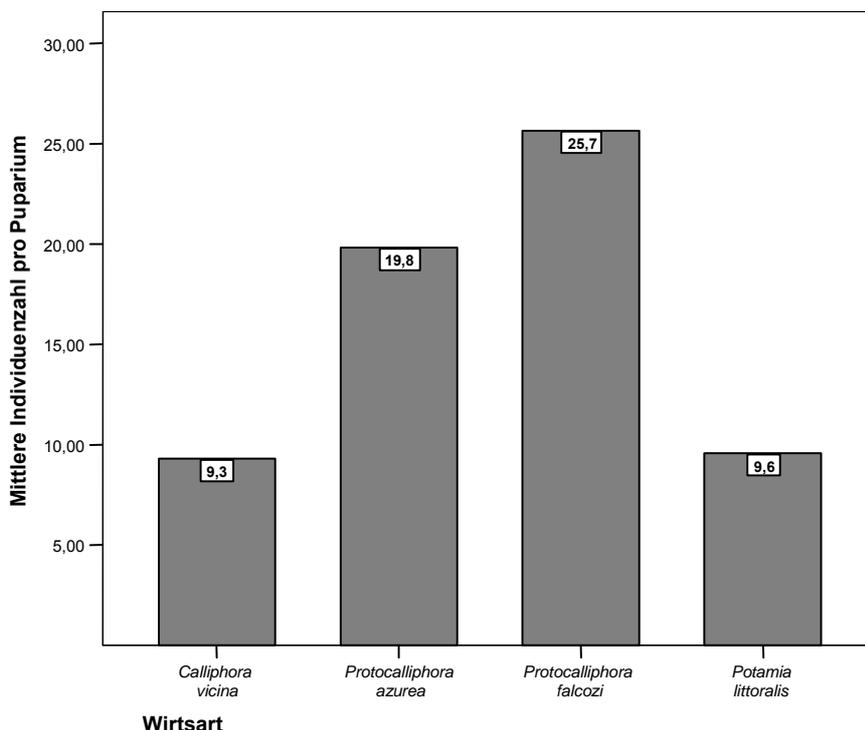


Abb. 12: Die mittleren Individuenzahlen pro Puparium von *Nasonia vitripennis* aus vier Wirtsarten im Freiland

3.1.3.3 Ohrwurmparasitoide: Parasitierungen und Phänologie

In der Saison 2004 wurden nach dem 21.09. des Jahres 1112 Ohrwürmer (*Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae)) gesammelt. In der Saison 2005 wurden insgesamt 6985 Ohrwürmer der Art *F. auricularia* gesammelt. Insgesamt wurden also 8097 Ohrwürmer der Art *F. auricularia* gesammelt.

Es wurden Parasitierungen nachgewiesen durch Arten der Familie Tachinidae (Diptera). Außerdem konnten über das Auftreten von Verpuppungen und Imagines Aussagen über die Phänologie der Art *Triarthria setipennis* getroffen werden. Aufgrund der geringeren Zahl sind diese Aussagen für die zweite Parasitoidenart *Ocytata pallipes* nur lückenhaft.

Parasitierungsraten:

Die in der Saison 2004 in der Zeit zwischen dem 21.09. und dem 11.10. des Jahres gesammelten *F. auricularia* waren von *T. setipennis* unparasitiert. Die Parasitierungsrate betrug zu allen fünf Sammelzeitpunkten folglich 0%. Im darauf folgenden Frühjahr schlüpfen einige Individuen der Art *O. pallipes* aus zur Überwinterung angesetzten Tieren.

Bei den Tieren von den verschiedenen Sammelzeitpunkten der Saison 2005 wurden die Parasitierungsraten in Prozent bestimmt.

Parasitierung durch *Triarthria setipennis*

Am 09. Juni betrug die Parasitierungsrate noch 0%. Bei den vier folgenden Aufsammlungen unterschieden sich die Parasitierungsraten nicht signifikant (Minimum: $p > 0,8$). Die Tiere der Sammelzeitpunkte 11.08. und 12.08. wurden gemeinsam ausgewertet.

Zum spätesten Sammelzeitpunkt der Saison 2005 am 06.09. betrug die Parasitierungsrate nur noch 1,7% und lag damit signifikant unter den Raten aller Juli- und August-Sammlungen ($p < 0,001$).

Nach dem 21.09. wurden wie bereits erwähnt keine Parasitierungen der Art *T. setipennis* mehr nachgewiesen. Die einzelnen Parasitierungsraten sind auch in Abb. 13 zu finden.

Die für die Abb. 13 nicht berücksichtigte Beprobung des zweiten Fundorts in der Saison 2005 am 10.08. zeigte keinen signifikanten Unterschied zu der Parasitierungsrate des ersten Fundortes an den Tagen 11.08. und 12.08. ($p > 0,7$).

Übersicht über die Ohrwurmindividuen und Parasitierungsraten:

Versch. Fundorte Saison 2004 leg. 21.09. bis 11.10.: 0 Parasitoide / 1112 Ind.: 0%

Saison 2005 (Fundort Hamburg-Rotherbaum bis auf eine Ausnahme):

leg. 09.06.: 0 Parasitoide / 235 Ind.: 0%

leg. 11.07.: 72 Parasitoide / 909 Ind.: 7,9%

leg. 18.07.: 60 Parasitoide / 555 Ind.: 10,8%

leg. 11.08.+12.08.: 252 Parasitoide / 3088 Ind.: 8,2%

leg. 22.08.: 108 Parasitoide / 1308 Ind.: 8,3%

leg. 06.09.: 10 Parasitoide / 585 Ind.: 1,7%

Hamburg-Eissendorf leg. 10.08.: 23 Parasitoide / 305 Ind.: 7,5%

Parasitierung durch *Ocytata pallipes*

Auch für die zweite Parasitoidenart im Untersuchungsgebiet wurden wie oben die Parasitierungsraten an den einzelnen Sammelzeitpunkten bestimmt.

Übersicht über die Ohrwurmindividuen und Parasitierungen:

Versch. Fundorte Saison 2004 leg. 21.09. bis 11.10.: Parasitierung vorhanden; Rate nicht bestimmt.

Saison 2005 (Fundort Hamburg-Rotherbaum bis auf eine Ausnahme):

leg. 09.06.: 0 Parasitoide / 235 Ind.: 0%

leg. 11.07.: 7 Parasitoide / 909 Ind.: 0,8%

leg. 18.07.: 7 Parasitoide / 555 Ind.: 1,3%

leg. 11.08.+12.08.: 20 Parasitoide / 3088 Ind.: 0,7%

leg. 22.08.: 7 Parasitoide / 1308 Ind.: 0,5%

leg. 06.09.: 3 Parasitoide / 585 Ind.: 0,5%

Hamburg-Eissendorf leg. 10.08.: 0 Parasitoide / 305 Ind.: 0%

Die Parasitierungsrate durch diese Art lag zu jedem Sammelzeitpunkt höchst signifikant unter der entsprechenden Rate der Art *T. setipennis* ($p < 0,001$).

Parasitierungsraten gesamt

Berücksichtigt man beide Parasitoidenarten, ergeben sich insgesamt folgende Parasitierungsraten (Angabe nur für Saison 2005):

leg. 09.06.: 0 Parasitoide / 235 Ind.: 0%
 leg. 11.07.: 79 Parasitoide / 909 Ind.: 8,7%
 leg. 18.07.: 67 Parasitoide / 555 Ind.: 12,1%
 leg. 11.+12.08.: 272 Parasitoide / 3088 Ind.: 8,8%
 leg. 22.08.: 115 Parasitoide / 1308 Ind.: 8,8%
 leg. 06.09.: 13 Parasitoide / 585 Ind.: 2,2%
 Hamburg-Eissendorf leg. 10.08.: 23 Parasitoide / 305 Ind.: 7,5%

Phänologie:

Phänologie von *Triarthria setipennis*

Aufgrund der gefundenen Parasitierungen, den Verpuppungsdaten der Larven und Schlupfdaten der Imagines kann die Phänologie der Art *Triarthria setipennis* im Untersuchungsgebiet aufgestellt werden. Es handelt sich um eine innerstädtische Population (Sternschanzenpark, Hamburg-Rotherbaum), die Daten des Fundortes Hamburg-Eissendorf werden hier nicht genutzt.

Für *T. setipennis* wurden zwei Generationen nachgewiesen, eine mit überwinterten Puparien und eine zweite im Hochsommer. Die Generationen überlappen sich dabei und die zweite Generation ist nicht vollständig. Einige Puparien überliegen und bilden somit eine einzige Generation. Die zweite Generation muss daher als Teilgeneration bezeichnet werden, wengleich sie beinahe vollständig ist.

Es konnten die Daten der Phänologie ermittelt werden. Diese Daten ergeben sich direkt aus den beobachteten Vorgängen oder können anhand von Literaturdaten aus Kuhlmann (1995) berechnet werden. Letztere Daten sind bei Verwendung mit (*) gekennzeichnet. Die Phänologie sowie die Parasitierungsraten an den einzelnen Sammeldaten sind in Abb. 13 dargestellt.

Die einzelnen Daten in Abb. 13 ergeben sich folgendermaßen:

<09.06.: Überwinternde Imagines schlüpfen: am 09.06. waren keine Parasitierungen zu verzeichnen, gefundene Puparien waren bereits leer/geschlüpft
 09.06. bis 21.06.: erste Parasitierungen möglich: zurückgerechnet aus dem ersten Schlupf einer Fliege am 17.07.; die minimale Puppenruhe (eigene Daten) plus minimale Larvalzeit (*) beträgt 26 Tage; am 09.06. waren keine Parasitierungen nachzuweisen
 05.07.: erste Verpuppungen angenommen (17.07. minus 12 Tage Puppenruhe)
 12.07.: erste Verpuppungen aus eigener Probe
 17.07.: erster Schlupf einer Fliege
 24.07.: erster Schlupf einer Fliege aus eigener Probe
 05.07. bis 04.08: Verpuppungen der zweiten Generation: bis auf wenige Ausnahmen schlüpfen alle Fliegen aus Verpuppungen dieser Zeit (eigene Proben plus Berechnung siehe oben)
 17.07. bis 15.08: Schlupf der zweiten Generation
 19.08.: früheste Verpuppung einer neuen Generation, die dann überliegt (erste Generation der nächsten Saison): berechnet als 17.07. plus 19 Tage präovipositionaler Zeit (*) plus 14 Tage minimale Larvenzeit (*)
 21.09. bis 19.10.: in der Regel keine Verpuppungen mehr (aus den Daten der Saison 2004)
 19.10.: späteste beobachtete Verpuppung

Die längste beobachtete Larvenzeit betrug 65 Tage, die Verpuppung fand am 14.10. statt. Dieses Individuum ist ein Beispiel für nur eine Generation pro Jahr. Insgesamt wurden in der Zeit vom 05.07. bis zum 19.10. Verpuppungen beobachtet. Während dieser Zeit liegen also frische Puparien der Art für Hyperparasitierungen vor.

Parasitierungsraten der Ohrwürmer:

09.06.: 0%	aus Saison 2005
11.07.: 7,9%	aus Saison 2005
18.07.: 10,8%	aus Saison 2005
11.08.+12.08.: 8,2%/7,8%; gesamt: 8,2%	aus Saison 2005
22.08.: 8,3%	aus Saison 2005
06.09.: 1,7%	aus Saison 2005
21.09.-11.10.: 0%	aus Saison 2004

Stationen der Phänologie:

Pfeile ohne Umrandung: erste Generation

- : Imagines der überwinternden Generation (1. Generation) (A)
- : Verpuppungen der überwinternden Generation (1. Generation) (E, F, G, J)*

Pfeile mit Umrandung: zweite Generation

- : Verpuppungen der zweiten Generation (C)
- : Imagines der zweiten Generation (D) Beginn durch Berechnungen anhand von Literaturdaten festgelegt

B (09.06.-21.06.): Zeitraum der ersten Parasitierungen

*E: Verpuppungen der Überlieger aus 1. Generation

*F: Verpuppungen der Überlieger aus 2. Generation

Beginn durch Berechnungen anhand von Literaturdaten festgelegt

*G: höchstens noch vereinzelte Verpuppungen

H (19.10.): späteste beobachtete Verpuppung

I: Zeitraum, in dem *T. setipennis* Puparien als Wirt vorliegen

*J: Überliegen der Puparien der überwinternden Generation

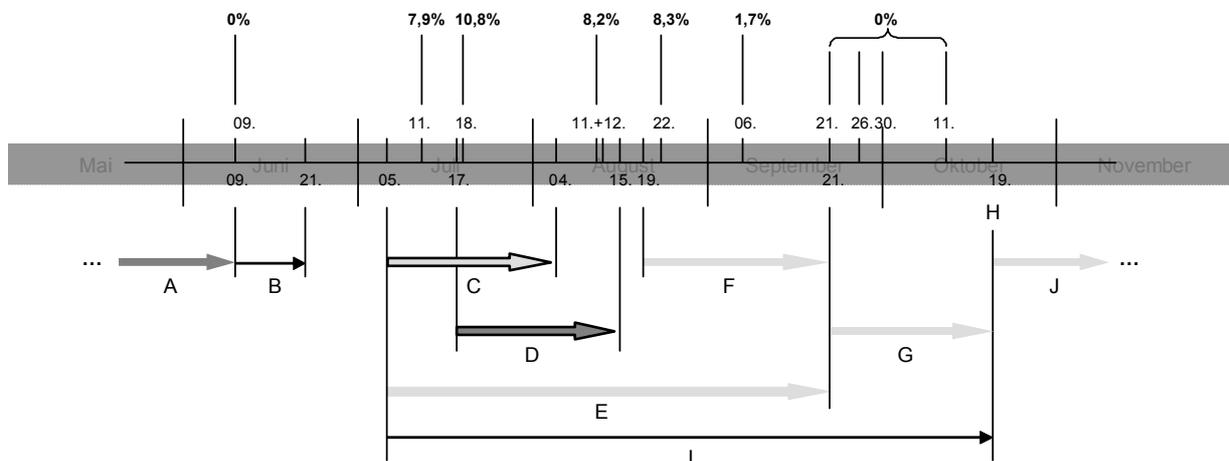


Abb. 13: Phänologie von *Triarthria setipennis* (Tachinidae) im Untersuchungsgebiet und die Parasitierungsraten ihrer Wirte (Gemeiner Ohrwurm *Forficula auricularia* (Forficulidae))

Phänologie von *Ocytata pallipes*

Für die Art *Ocytata pallipes* sind die Daten zur Phänologie lückenhaft.

Am 09.06. gab es ebenfalls keine nachzuweisende Parasitierung. Am 30.07. wurde die erste Verpuppung beobachtet, der erste Schlupf am 14.08.. Am 30.09. erfolgte die letzte Verpuppung. Alle im Sommer verpuppten Individuen schlüpften bis in den Oktober. Im Frühjahr konnten erneut schlüpfende Tiere aus spät gesammelten Wirten der Saison 2004

nachgewiesen werden. Alle Fliegen, die im August bis Oktober schlüpfen, stammen aus einer zweiten Generation. Die erste Generation überwintert als Larve und verpuppt sich und schlüpft im nächsten Jahr.

Die Phänologie ist also von der der ersten Art verschieden (siehe Abb. 13). Puparien dieser deutlich selteneren Art (siehe oben) liegen zwischen dem 30.07. und Mitte Oktober vor.

3.1.3.4 *Dibrachys lignicola*

Synonymisierung von *Dibrachys lignicola* und *Dibrachys goettingenus*

Die Arten *Dibrachys lignicola* Graham, 1969 und *Dibrachys goettingenus* Doganlar, 1987 werden nach Einsicht der Holotypen und des vorhandenen Materials synonymisiert. Der gültige Name ist *Dibrachys lignicola* Graham, 1969. Nach den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur der Internationalen Kommission für Zoologische Nomenklatur (2000) werden die Angaben zur Taxonomie und die Namen nach Artikel 8.3 als „nicht verfügbar“ bezeichnet.

Es konnten keine relevanten Merkmale zur morphologischen Unterscheidung der Arten festgestellt werden.

Die folgenden Merkmale zur Unterscheidung der Weibchen, von Doganlar (1987) anhand weniger Tiere aufgestellt, werden als nicht entscheidend bewertet:

Augenlänge:Augenbreite: *D. lignicola* 1,35-1,4; *D. goettingenus* 1,54-1,66

POL:OOL: *D. lignicola* 1,50; *D. goettingenus* 1,72-1,77

Die Größenbereiche in beiden Merkmalen werden als Variation innerhalb einer Art angesehen. Die Unterschiede in der Größe der „temples“ (Doganlar 1987) werden als unbrauchbares Merkmal angesehen, da ein entscheidender Messfehler zu befürchten ist.

Bei den Männchen gibt Doganlar (1987) bei *D. goettingenus* an, dass sie an Scapus und Pedicellus einen terminal-lateralen Lobus besitzen, während dieses nach der Beschreibung von Graham (1969) bei *D. lignicola* nur am Scapus der Fall ist. Nach Einsicht der Paratypen ♂ von *D. lignicola* wurden auch hier an beiden Antennengliedern Loben festgestellt.

In der PCA konnten die Paratypen der beiden Arten von den weiteren Tieren, die als *D. lignicola* bzw. *D. goettingenus* bestimmt wurden, nicht getrennt werden (Abb. 14).

Die Tiere wurden auch in 3.2.1.1 verwendet, um die Art von den weiteren fraglichen *Dibrachys*-Arten abzugrenzen.

Freilanddaten zur Parasitierung der Ohrwurmparasitoide (Diptera: Tachinidae) durch *Dibrachys lignicola*

Ausreichend Daten für eine Aussage zu den Individuenzahlen pro Wirtspuparium sowie zum Geschlechterverhältnis finden sich nur in der Parasitierung der Puparien von *Triarthria setipennis* durch die Art:

Die Stichprobe beträgt 29 Puparien (N = 29), aus denen 270 Individuen von *D. lignicola* nachgewiesen wurden. Der Mittelwert der Individuen pro Wirtspuparium beträgt 9,3. Davon waren im Mittel 7,4 Weibchen und 1,9 Männchen.

Das Geschlechterverhältnis beträgt also ♂:♀ = 1:3,9.

Wirtsnachweise und geographische Verbreitung

Aus den eigenen Untersuchungen sowie aus dem Museumsmaterial, das auch in 3.2.1.1 Verwendung findet, lassen sich nach der Synonymisierung für *Dibrachys lignicola* eine Reihe von Wirten und geographischen Verbreitungen nachweisen.

Die nachgewiesenen Wirte stammen aus den Ordnungen Diptera, Lepidoptera und Hymenoptera (Tab. 7). Als geographische Verbreitung wurden Kontinentaleuropa, Britische Inseln und Nordamerika nachgewiesen (Tab. 7).

Tab. 7: Fundorte und Wirtsnachweise für *Dibrachys lignicola*; Nachweise aus Museumsmaterial außer * = eigener Nachweis; ** = Nachweis durch Totfund; *** = alte Angabe auf Sammlungsetikett

Fundort	Wirt	Wirtsfamilie
Deutschland	<i>Triarthria setipennis</i> *	Diptera: Tachinidae
	<i>Ocytata pallipes</i> *	Diptera: Tachinidae
	<i>Ornithomya avicularia</i> * **	Diptera: Hippoboscidae
	<i>Gilpinia hercyniae</i>	Hymenoptera: Diprionidae
Frankreich	<i>Cydia pomonella</i>	Lepidoptera: Tortricidae
Italien	<i>Phryxe caudata</i>	Diptera: Tachinidae
Schweiz		
Jugoslawien***		
England	<i>Crataerina pallida</i>	Diptera: Hippoboscidae
Irland		
USA (Kalifornien)	Tachinidae sp.	Diptera: Tachinidae

3.2 Ergebnisse zur Parasitoidenbiologie

3.2.1 Wirtsspektren und Taxonomie

3.2.1.1 Synonymisierungen und Trennungen

Aus der Hauptkomponentenanalyse (PCA) mit zwei Komponenten unter Verwendung von 21 Merkmalen ergibt sich die Trennung der Arten *Dibrachys cavus* (Walker, 1835), *Dibrachys boarmiae* (Walker, 1863) und *Dibrachys clisiocampae* (Fitch, 1856) von den (bereits synonymisierten) Arten *Dibrachys lignicola* und *Dibrachys goettingenus* (= *D. lignicola* (syn. nov.)). Diese Komplexe können also morphologisch getrennt werden. Unter den Vertretern der Art *D. lignicola* befinden sich auch bisher undeterminierte Tiere sowie bislang als *D. cavus* oder *D. boarmiae* determinierte Tiere. Eine Darstellung nach der bisherigen Determinierung gibt Abb. 14.

Für die PCA sind die erklärte Gesamtvarianz und die Komponentenmatrix im Anhang angegeben (Tab. A2 und A3). Die Varianz der zweiten Komponente liegt bei 0,832, was 3,96% der Gesamtvarianz entspricht. Insgesamt umfassen die beiden ersten Komponenten 84,67% der Gesamtvarianz.

Die Tiere der Arten *D. cavus*, *D. boarmiae* und *D. clisiocampae* können anhand der PCA morphologisch nicht unterschieden werden. Es lassen sich keine Gruppen aus den Darstellungen im Streudiagramm (Abb. 14 bis 17) voneinander trennen.

Die bisher zur Unterscheidung der Arten verwendeten Merkmale werden als nicht verwertbar angesehen. Die Unterscheidung zwischen den Arten *D. cavus* und *D. clisiocampae* wurde von Doganlar (1987) anhand von morphometrischen Merkmalen des Hypopygiums gemacht.

Tiere der eigenen Nachzucht konnten nach diesem Merkmal entweder der nearktischen *D. clisiocampae* zugeordnet werden oder lagen außerhalb des angegebenen Bereichs. Das Merkmal ist also nicht brauchbar.

Zur Unterscheidung von *D. cavus* und *D. boarmiae*: Die Unterscheidung von *D. cavus* und *D. boarmiae* anhand eines weiteren Merkmals des Hypopygiums nach Doganlar (1987) brachte kein verwertbares Ergebnis. Bei dem Merkmal „Kopflänge zu Kopfbreite“ (Graham 1969; Doganlar 1987) lagen viele Tiere außerhalb der angegebenen Bereiche; zudem gibt es Überschneidungen in den angegebenen Bereichen.

Drei weitere Merkmale zur Unterscheidung der beiden Arten von Graham (1969) wurden untersucht. In allen Fällen konnten die Tiere, die nach Graham (1969) der einen oder anderen Art zugeordnet werden mussten, morphologisch nicht getrennt werden. Sie verteilten sich in der Darstellung der Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse über einen großen Bereich. Die Merkmale „Augenlänge zu Augenbreite“, „Augenhinterrand deutlich eingebuchtet oder nicht“ und die Ausprägung des Gastralflecks bei den zugehörigen Männchen sind demnach zur Unterscheidung von Arten nicht geeignet.

Weitere Merkmale wie eine mögliche Trübung des Vorderflügels bei *D. boarmiae*, eine unterschiedliche Stigmaform sowie Unterschiede in der Färbung (alle Graham 1969) werden als zu variabel bewertet.

Abb. 15 und 16 zeigen die Ergebnisse der PCA nach Wirtsassoziationen getrennt. Es lassen sich anhand der Wirtstaxa keine Gruppen abgrenzen oder Tendenzen aufzeigen (Abb. 15). Auch die Tiere, die aus Wirten stammen, die mit Ohrwürmern assoziiert sind, lassen sich nicht als distinkte Gruppe erkennen (Abb. 16).

Ebenso lassen sich keine morphologischen Trennungen oder Tendenzen bei Tieren aus verschiedenen geographischen Fundorten ablesen (Abb. 17). *D. cavus* galt nach dem bisherigen Stand als Kosmopolit, während *D. clisiocampae* auf die Nearktis und *D. boarmiae* auf die Paläarktis beschränkt sein sollten.

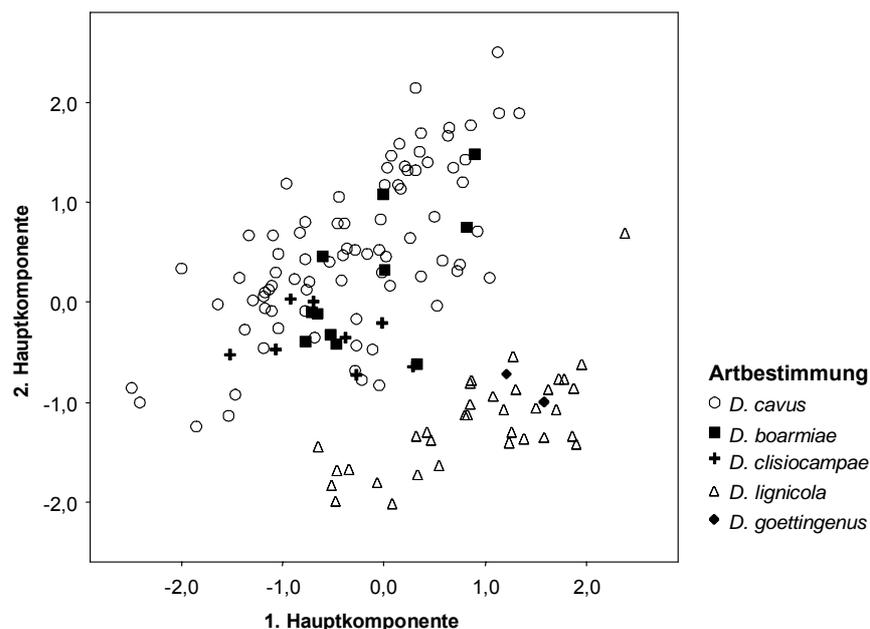


Abb. 14: Streudiagramm der ersten und zweiten Hauptkomponente aus der Analyse der Daten von Individuen von *Dibrachys* spp., dargestellt nach ihrer bisherigen Bestimmung; *Dibrachys* indet. ausgeschlossen; bisher anders determinierte Individuen von *D. lignicola* korrigiert

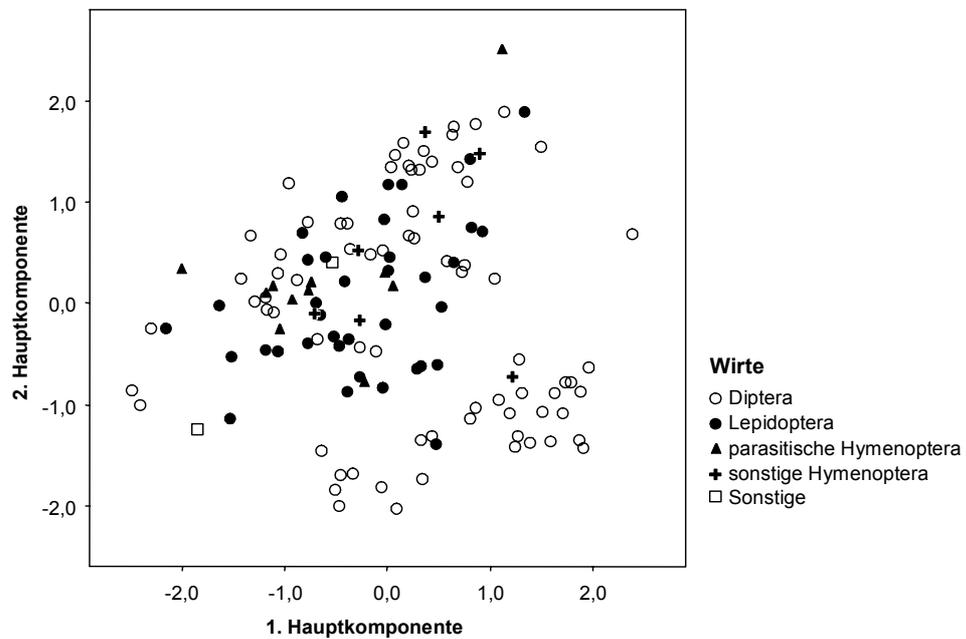


Abb. 15: Streudiagramm der ersten und zweiten Hauptkomponente aus der Analyse der Daten von Individuen von *Dibrachys* spp., dargestellt nach den Wirtstaxa; Sonstige = Neuroptera und Coleoptera

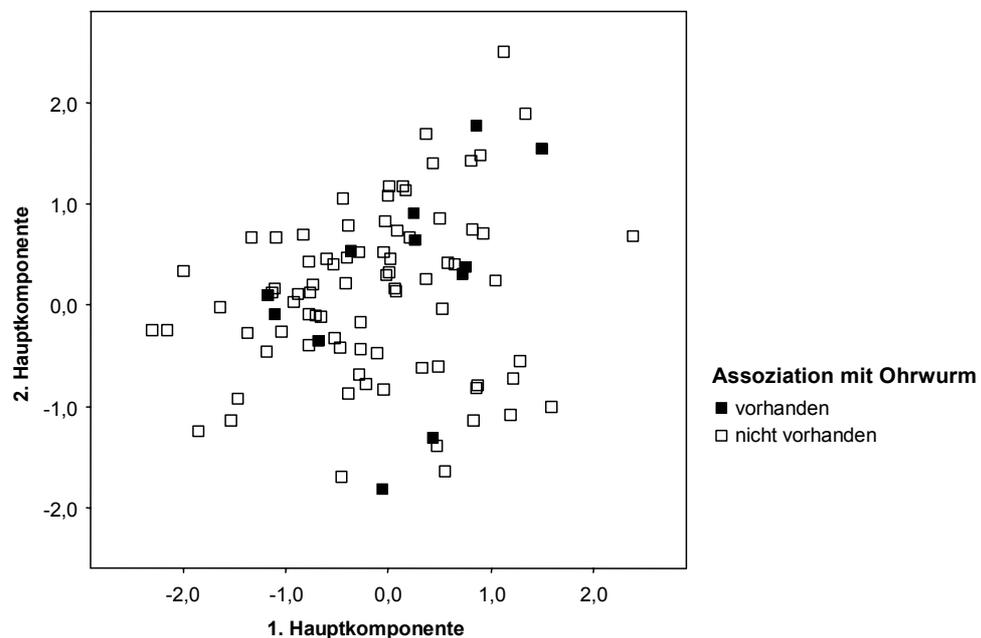


Abb. 16: Streudiagramm der ersten und zweiten Hauptkomponente aus der Analyse der Daten von Individuen von *Dibrachys* spp., dargestellt nach ihrer Wirtsassoziation; Assoziation mit Ohrwürmern als Nachweis aus Ohrwurmparasitoiden (Tachinidae) oder Hyperparasitoiden (Ichneumonidae)

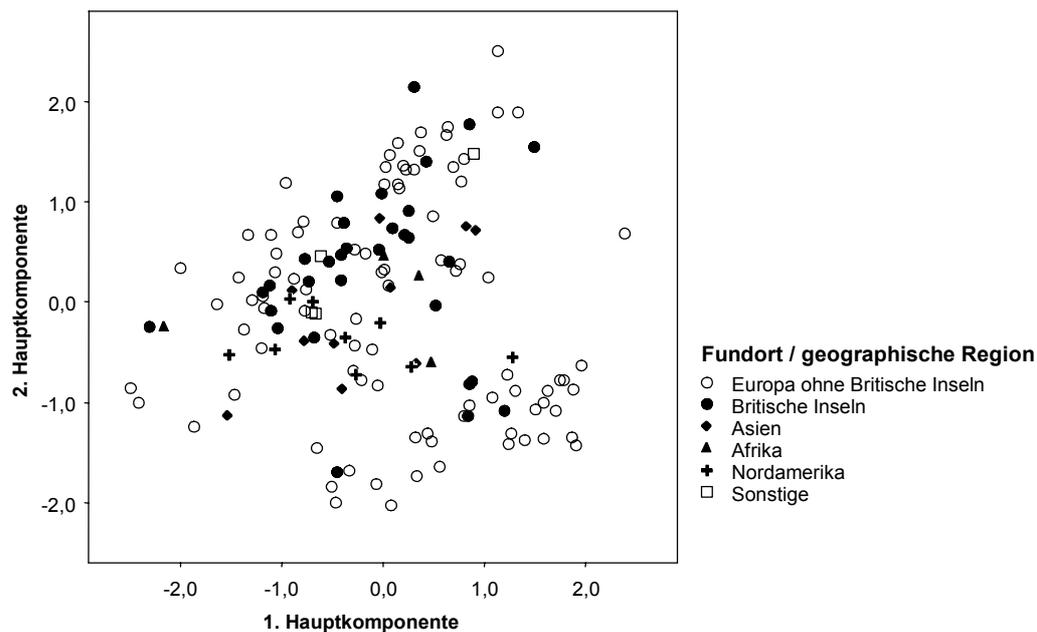


Abb. 17: Streudiagramm der ersten und zweiten Hauptkomponente aus der Analyse der Daten von Individuen von *Dibrachys* spp., dargestellt nach der geographischen Region des Fundortes; Sonstige = Australien und Neuseeland

Es wird angenommen, dass alle gezeigten Unterschiede Variabilitäten innerhalb einer Art darstellen. Die Beschreibungen von Walker (1835), Walker (1863, in Newman 1863) und Fitch (1856) geben keine relevanten Unterschiede an. Nach den durchgeführten Analysen und der Einsicht der Lectotypen von *D. cavus* und *D. boarmiae* (aufgestellt von Graham 1969) werden die Arten *D. cavus*, *D. boarmiae* und *D. clisiocampae* synonymisiert. Der gültige Name lautet *Dibrachys cavus* (Walker, 1835). Nach den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur der Internationalen Kommission für Zoologische Nomenklatur (2000) werden die Angaben zur Taxonomie und die Namen nach Artikel 8.3 als „nicht verfügbar“ bezeichnet.

Abb. 18 zeigt die Ergebnisse der Analysen nach der Bereinigung durch die erfolgten Synonymisierungen. Abb. 19 zeigt die in die Analyse integrierten Tiere unter Ausweisung der eigenen Nachzuchten der Arten *D. cavus* und *D. lignicola*. Die Tiere der Nachzuchten, die bei *D. cavus* den in den Versuchen der Wirtsfindung eingesetzten entsprechen, lassen sich nicht von anderen Tieren der Art trennen.

Die Weibchen der Arten *D. cavus* und *D. lignicola* können anhand der PCA unterschieden werden. Weiterer Unterschied zwischen den Arten: Die Männchen von *D. lignicola* besitzen laterale Loben an Scapus und Pedicellus, die *D. cavus* fehlen.

Das von Graham (1969) und Doganlar (1987) vorgeschlagene Merkmal zum Größenverhältnis von „oral fossa zu malar space“ kann die Arten nicht zuverlässig trennen.

Die Zahl der in den Streudiagrammen enthaltenen Tiere kann je nach Auswertung variieren, da nicht in jedem Fall jede Information zur Verfügung stand.

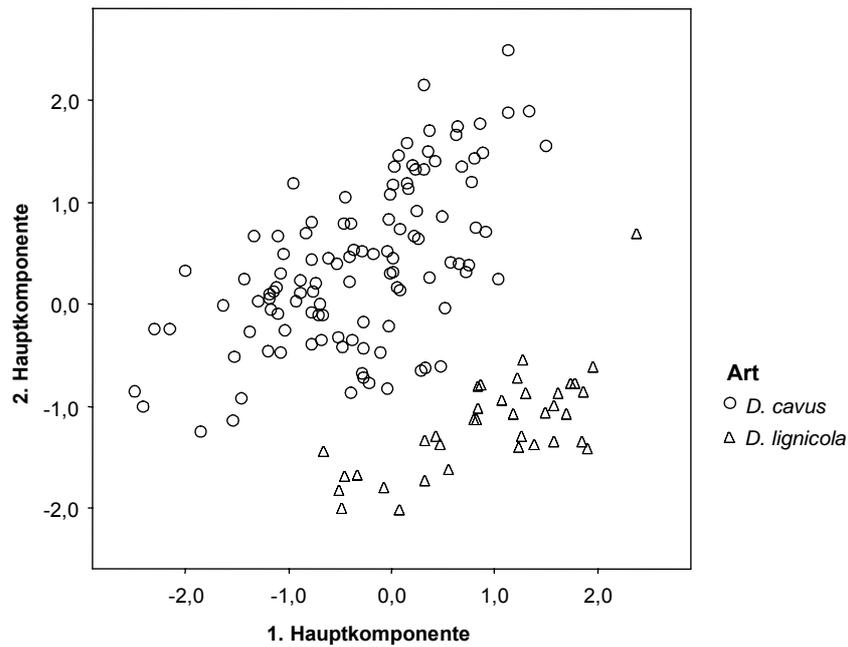


Abb. 18: Streudiagramm der ersten und zweiten Hauptkomponente aus der Analyse der Daten von Individuen von *Dibrachys* spp. nach der Zuordnung zu den zwei gültigen Arten; alle Individuen eingeschlossen

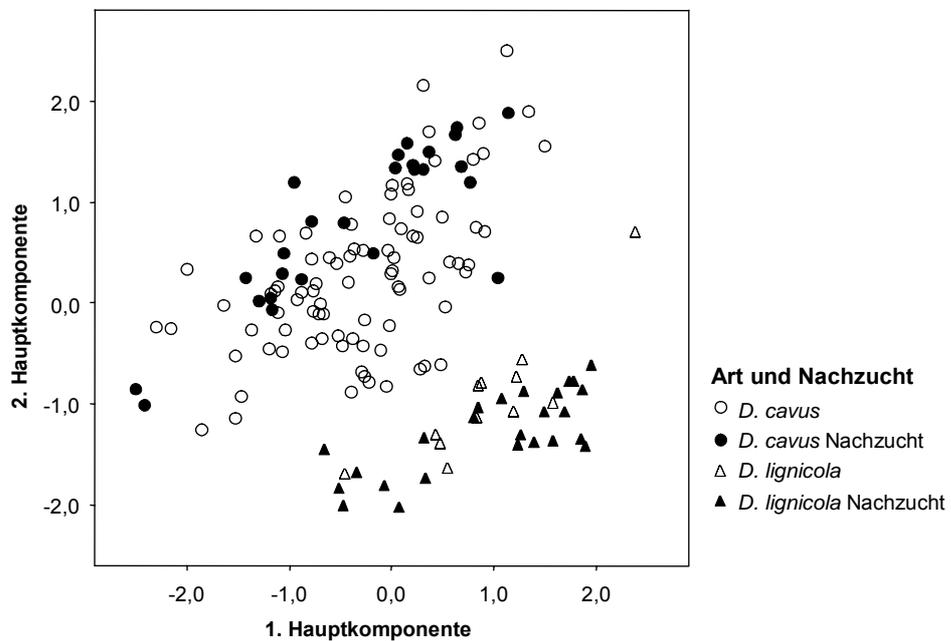


Abb. 19: Streudiagramm der ersten und zweiten Hauptkomponente aus der Analyse der Daten von Individuen von *Dibrachys cavus* und *Dibrachys lignicola* nach Zuordnung, dargestellt nach der Unterscheidung in Tiere aus eigenen Nachzuchten und anderem Material

3.2.1.2 Wirtsspektren und Verbreitungen

Wirtsspektrum und Verbreitung von *Dibrachys cavus* (Freiland- und Museumsnachweise)

Nach der erfolgten Synonymisierung kann anhand der Wirtsnachweise aus dem Museumsmaterial sowie der eigenen Nachweise ein Wirtsspektrum für *Dibrachys cavus* aufgestellt werden. Hierbei wurden nur Wirte berücksichtigt, bei denen die Wirtsart direkt determiniert wurde oder als definitive Art feststehen kann (z.B. die genannten Tachiniden). Weitere Wirtsnachweise beinhalten nur die übergeordneten Wirtstaxa. Diese werden hier nicht aufgeführt, fanden jedoch Eingang in die Auswertung in Abb. 15.

Die Wirte sind Arten aus den Ordnungen Diptera (verschiedene Familien der Cyclorrhapha inklusive Tachinidae), Lepidoptera (aus insgesamt 11 Familien) und Hymenoptera („Symphyta“ und Apocrita („Terebrantes“ und Aculeata)). Hinzu kommen Nachweise einer Neuropterenart sowie einer Coleopterenart als Wirtsarten.

Tab. 8 zeigt die nachgewiesenen Wirte von *D. cavus* im Überblick. Die Namen der Arten und Gattungen werden nach der aktuell gültigen Taxonomie verwendet und können sich daher von den Etiketten des Museumsmaterials unterscheiden.

Tab. 8: Die nachgewiesenen Wirtsarten von *D. cavus* nach überarbeiteter Taxonomie

Nr.	Wirtsart	Deutscher Name/ weitere Angaben	Ordnung: Familie
1	<i>Triarthria setipennis</i>	Parasitoid von Forficulidae	Diptera: Tachinidae
2	<i>Ocytata pallipes</i>	Parasitoid von Forficulidae	Diptera: Tachinidae
3	Tachinidae aus <i>Archips rosana</i>	aus Heckenwickler	Diptera: Tachinidae
4	Tachinidae aus <i>Acronicta psi</i>	aus Pfeifleule	Diptera: Tachinidae
5	Tachinidae aus <i>Cydia pomonella</i>	aus Apfelwickler	Diptera: Tachinidae
6	<i>Calliphora</i> sp.	Schmeißfliege	Diptera: Calliphoridae
7	<i>Protocalliphora</i> sp.	Vogelblutfliege	Diptera: Calliphoridae
8	<i>Stenopteryx hirundinis</i>	Schwalbenlausfliege	Diptera: Hippoboscidae
9	<i>Hofmannophila pseudospretella</i>	Braune Hausmotte	Lepidoptera: Oecophoridae
10	<i>Kermania pistaciella</i>	Pistachio twig borer	Lepidoptera: Tineidae
11	<i>Lobesia botrana</i>	Bekreuzter Traubenwickler	Lepidoptera: Tortricidae
12	<i>Grapholita molesta</i>	Pfirsichwickler	Lepidoptera: Tortricidae
13	<i>Cydia pomonella</i>	Apfelwickler	Lepidoptera: Tortricidae
14	<i>Cacoecia</i> sp.		Lepidoptera: Tortricidae
15	<i>Galleria mellonella</i>	Wachsmotte	Lepidoptera: Pyralidae
16	<i>Pempelia genistella</i>		Lepidoptera: Pyralidae
17	<i>Eutromula pariana</i>	Apfelblattmotte	Lepidoptera: Choreutidae
18	<i>Pectinophora gossypiella</i>	Baumwollmotte	Lepidoptera: Gelechiidae
19	<i>Coleophora</i> sp.	Sackträgermotte	Lepidoptera: Coleophoridae
20	<i>Acronicta aceris</i>	Ahorneule	Lepidoptera: Noctuidae
21	<i>Orgyia antiqua</i>	Schlehenspinner	Lepidoptera: Lymantriidae
22	<i>Ocinara</i> sp.		Lepidoptera: Bombycidae
23	<i>Pieris</i> sp.	Weißling	Lepidoptera: Pieridae
24	<i>Gilpinia hercyniae</i>	Fichtenblattwespe	Hymenoptera: Diprionidae
25	<i>Cephus</i> sp.	Halbblattwespe	Hymenoptera: Cephidae
26	<i>Cotesia glomerata</i>	Kohlweißlingsbrackwespe	Hymenoptera: Braconidae
27	<i>Apanteles solitarius</i>		Hymenoptera: Braconidae
28	<i>Apanteles longicauda</i>		Hymenoptera: Braconidae
29	<i>Glyptapanteles liparidis</i>		Hymenoptera: Braconidae
30	<i>Phytodietus griseanae</i>		Hymenoptera: Ichneumonidae
31	<i>Phygadeuon</i> sp.		Hymenoptera: Ichneumonidae
32	<i>Vespula germanica</i>	Deutsche Wespe	Hymenoptera: Vespidae
33	<i>Wesmaelius subnebulosus</i>	Blattlauslöwe	Neuroptera: Hemerobiidae
34	<i>Tenebroides mauritanicus</i>	Getreidenager	Coleoptera: Trogossitidae

Aus den untersuchten Tieren lassen sich auch Fundorte nachweisen, die die geographische Verbreitung umreißen. Hierbei kann es sich um Tiere mit Wirtsnachweisen oder zusätzlich um Tiere ohne Wirtsnachweis, aber mit Fundort handeln. Die Art *D. cavus* ist in Europa inklusive der Britischen Inseln, über Südeuropa bis Afrika und über Südosteuropa und Vorderasien bis nach Indien sowie in Nordamerika, Australien und Neuseeland verbreitet (Tab. 9).

Tab. 9: Die nachgewiesene Verbreitung von *D. cavus* nach überarbeiteter Taxonomie

Geographische Region	Land
Europa	Deutschland
Europa	Schweiz
Europa	Frankreich
Europa	Tschechische Republik
Europa	Serbien
Europa	Italien
Europa	Bulgarien
Europa	Portugal
Europa: Brit. Inseln	England
Europa/Asien	Türkei
Asien	Zypern
Asien	Usbekistan
Asien	Pakistan
Asien	Iran
Asien	Indien
Asien	Syrien
Afrika	Algerien
Afrika	Ägypten
Afrika	Tunesien
Afrika	Eritrea
Nordamerika	Kanada
Australien	Australien
Neuseeland	Neuseeland

Wirtsspektrum und Verbreitung von *Nasonia vitripennis* (Freilandnachweise)

Die Freilandnachweise aus Tab. 4 sind mit Literaturnachweisen zu verbinden. Diese werden in 4.3.2 diskutiert.

Wirtsspektren (Labornachweise):

Zu den Freilandnachweisen aus Tab. 4 und den Nachweisen aus Material wissenschaftlicher Sammlungen nach der morphologischen Analyse in Tab. 8 kommen weitere Wirtsnachweise aus der Durchführung von Laborzuchten:

Labornachweise für *Dibrachys cavus*

Gelungene Nachzucht von *D. cavus* unter Laborbedingungen auf folgenden Wirtsarten (jeweils Puparium bzw. Puppe):

Calliphora vomitoria (Diptera: Calliphoridae)

Triarthria setipennis (Diptera: Tachinidae)

Protophormia terranova (Diptera: Calliphoridae)

Galleria mellonella (Lepidoptera: Pyralidae)

Labornachweise für *Nasonia vitripennis*

Gelungene Nachzucht auf:

Calliphora vomitoria (Diptera: Calliphoridae)

Triarthria setipennis (Diptera: Tachinidae)

Nicht-gelungene Nachzucht auf:

Galleria mellonella (Lepidoptera: Pyralidae)

Weitere Labornachweise

Gelungene Nachzuchten:

Pachycrepoideus vindemmiae auf *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae)

Pachycrepoideus vindemmiae auf *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae)

Dibrachys lignicola auf *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae)

Dibrachys pelos auf *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae)

3.2.2 Ergebnisse der Versuche zur Wirtsfindung

3.2.2.1 Versuche mit olfaktorischem Reiz (Olfaktometerversuche)

In den Olfaktometerversuchen wurden zwei Größen bestimmt: Die Verweildauer und die Klinotaxiszahl auf dem Sektor des jeweiligen Substrats im Olfaktometer. Die Ergebnisse werden im Folgenden jeweils nach den beiden Größen und den eingesetzten Parasitoidenarten *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus* getrennt aufgeführt.

Verweildauern:

Verweildauern *Nasonia vitripennis* / intraspezifischer Vergleich

Laut Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung sind alle beteiligten Werte nicht normalverteilt. In Abb. 20 sind die Mittelwerte der Verweildauern dargestellt, Abb. 21 zeigt die Werte als Boxplots.

Ein Kruskal-Wallis-Test zeigt an, dass höchst signifikante Unterschiede zwischen den Verweildauerwerten von *N. vitripennis* auf den einzelnen Substraten bestehen ($p < 0,001$). Die Werte der Verweildauern der Versuchstiere *N. vitripennis* auf dem Substrat „Nestmaterial Meise“ sind im Mittelwertvergleich gegenüber denen auf allen anderen Substraten höchst signifikant höher. Die Werte auf dem Sektor der lebenden *C. vomitoria*-Puparien sind höchst signifikant erhöht gegenüber allen weiteren mit Ausnahme natürlich des Nestmaterials und mit Ausnahme der abgetöteten Puparien. Der Unterschied zu den *T. setipennis*-Puparien ist hoch signifikant. Zwischen den Werten bei den abgetöteten Puparien und den *T. setipennis*-Puparien zeigt sich kein signifikanter Unterschied. Der Mittelwert ist bei dem Substrat „*T. setipennis*-Puparien“ höher, der Median bei den abgetöteten Puparien.

In dem Komplex aus den Substraten „*T. setipennis*-Puparien“, „*Forficula auricularia*“ und „Ohrwurm Kot“ gibt es nur teilweise Signifikanzen. Sie bestehen nur zwischen den Werten bei den *T. setipennis*-Puparien und dem Ohrwurm Kot mit dem höheren Wert für ersteres. Gegenüber der Kontrolle liegen alle drei Substrate in den Verweildauern von *N. vitripennis* höchst signifikant höher.

Gegenüber dem Wert der Puppen von *Galleria mellonella* sind aus diesem Komplex wiederum nur die Verweildauern bei den *T. setipennis*-Puparien signifikant erhöht.

Die Reaktion auf *G. mellonella*-Puppen ist bei der Art *N. vitripennis* durch eine gegenüber der Kontrolle höchst signifikant höhere Verweildauer nachgewiesen.

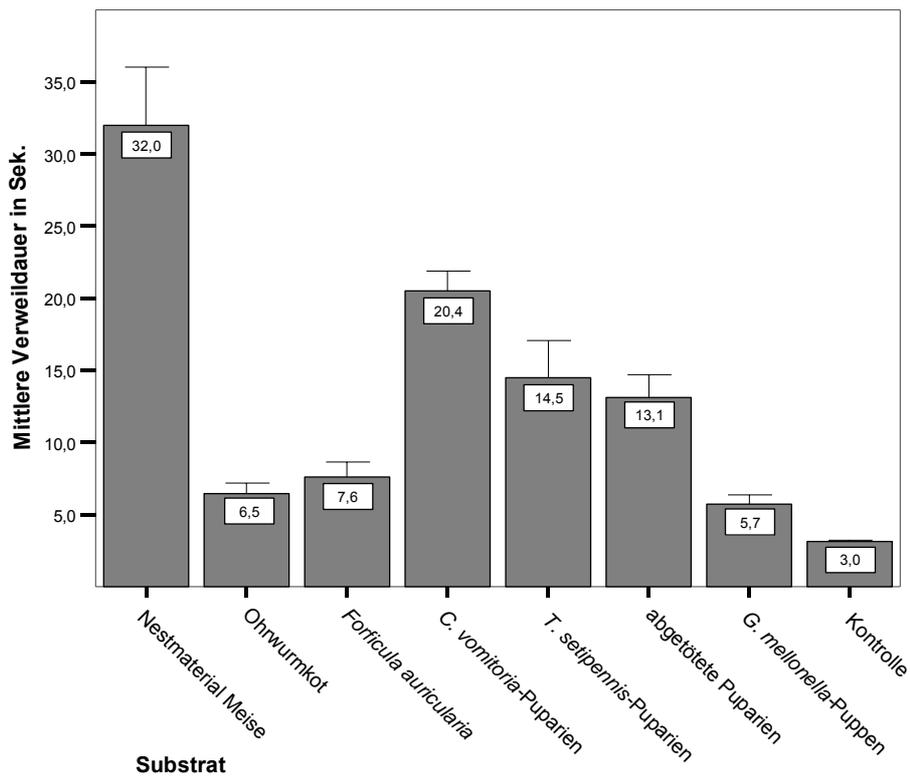


Abb. 20: Mittelwerte der Verweildauern von *Nasonia vitripennis* auf den Testsubstraten im Olfaktometer; Fehlerbalken zeigen den Standardfehler des Mittelwertes

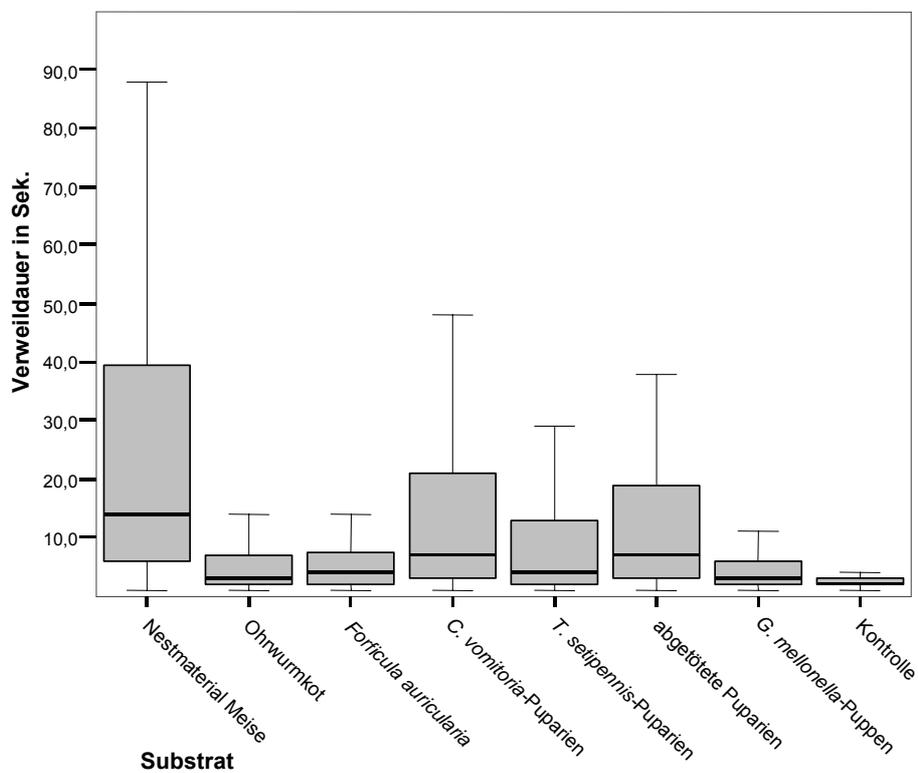


Abb. 21: Boxplots der Verweildauern von *Nasonia vitripennis* auf den Testsubstraten im Olfaktometer; Boxen zeigen unteres und oberes Quartil und Median; Whiskers zeigen Ausbreitung bis max. 1,5 Interquartilabstände; Ausreißer und Extremwerte ausgeblendet

Es lassen sich daraus folgende Ergebnisse zusammenfassen:

1. Bezogen auf die Verweildauer der Versuchstiere *N. vitripennis* zeigt das Substrat „Nestmaterial Meise“ gegenüber allen weiteren getesteten signifikant die höchsten Werte.
2. Die Werte der *C. vomitoria*-Puparien, der abgetöteten Puparien und der *T. setipennis*-Puparien folgen mit Teilsignifikanzen in der hier aufgestellten Reihung.
3. Die Substrate „*Forficula auricularia*“ und „Ohrwurm Kot“ lassen keine signifikant verlängerte Verweildauer gegenüber den *G. mellonella*-Puppen erkennen.
4. Die Werte der letzten drei Substrate sind, ebenso wie die davor genannten, signifikant von den Werten der Kontrolle verschieden.

Die genauen Werte befinden sich im Anhang (deskriptive Statistik, Signifikanzen; Tab. A4 und A6).

Verweildauern *Dibrachys cavus* / intraspezifischer Vergleich

Ein Kruskal-Wallis-Test zeigt auch bei dieser Art Signifikanzen in den Unterschieden zwischen den Mittelwerten der Verweildauern der Versuchstiere auf den einzelnen Substraten ($p < 0,001$). Eine Darstellung der Mittelwerte zeigt Abb. 22.

In dem Komplex aus den drei höchsten Mittelwerten bei den Substraten „*Forficula auricularia*“, „*T. setipennis*-Puparien“ und „Ohrwurm Kot“ ist lediglich ein signifikanter Unterschied zwischen dem Wert bei den *T. setipennis*-Puparien und dem bei den Ohrwürmern *Forficula auricularia* festzustellen.

Alle drei Werte sind gegenüber den Werten auf den Substraten „abgetötete Puparien“ und „*C. vomitoria*-Puparien“ signifikant erhöht. Der Unterschied zwischen dem Wert der *T. setipennis*-Puparien (dem Substrat mit dem höchsten Mittelwert) und dem der *C. vomitoria*-Puparien ist dabei weniger signifikant als die Unterschiede bei den anderen beiden Substraten (hohe zu höchster Signifikanz). Der Median der Werte bei den *T. setipennis*-Puparien liegt unter dem bei *Forficula auricularia* und Ohrwurm Kot (Darstellung als Boxplots in Abb. 23).

Die Werte der Verweildauer bei den *C. vomitoria*-Puparien sind dabei signifikant höher als die Werte bei dem Nestmaterial der Meise, den *G. mellonella*-Puppen und der Kontrolle. Zu den Werten auf dem Substrat „abgetötete Puparien“ besteht kein signifikanter Unterschied. Dieser ist auch nicht nachweisbar für das Nestmaterial, die *G. mellonella*-Puppen und die abgetöteten Puparien gegenüber der Kontrolle.

Als Ergebnisse sind folglich festzuhalten:

1. Zwischen den Werten der Substrate mit den drei höchsten Mittelwerten (*T. setipennis*-Puparien, Ohrwurm Kot und *Forficula auricularia*) gibt es keine generellen signifikanten Unterschiede, wohl aber zu den restlichen getesteten Substraten.
2. Die *C. vomitoria*-Puparien sind das einzige weitere Substrat, das gegenüber der Kontrolle signifikant erhöhte Werte aufweist.
3. Bei den übrigen Substraten ist eine Erhöhung gegenüber der Kontrolle folglich nicht feststellbar.

Die genauen Signifikanzen sowie Angaben der deskriptiven Statistik befinden sich im Anhang (Tab. A5 und A7).

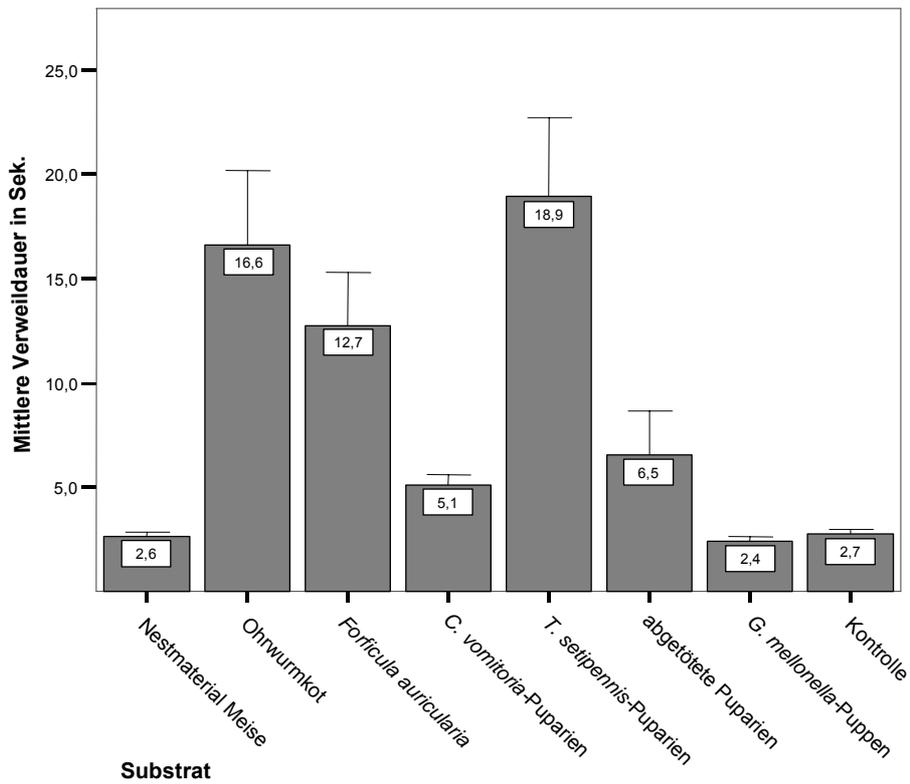


Abb. 22: Mittelwerte der Verweildauern von *Dibrachys cavus* auf den Testsubstraten im Olfaktometer; Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes

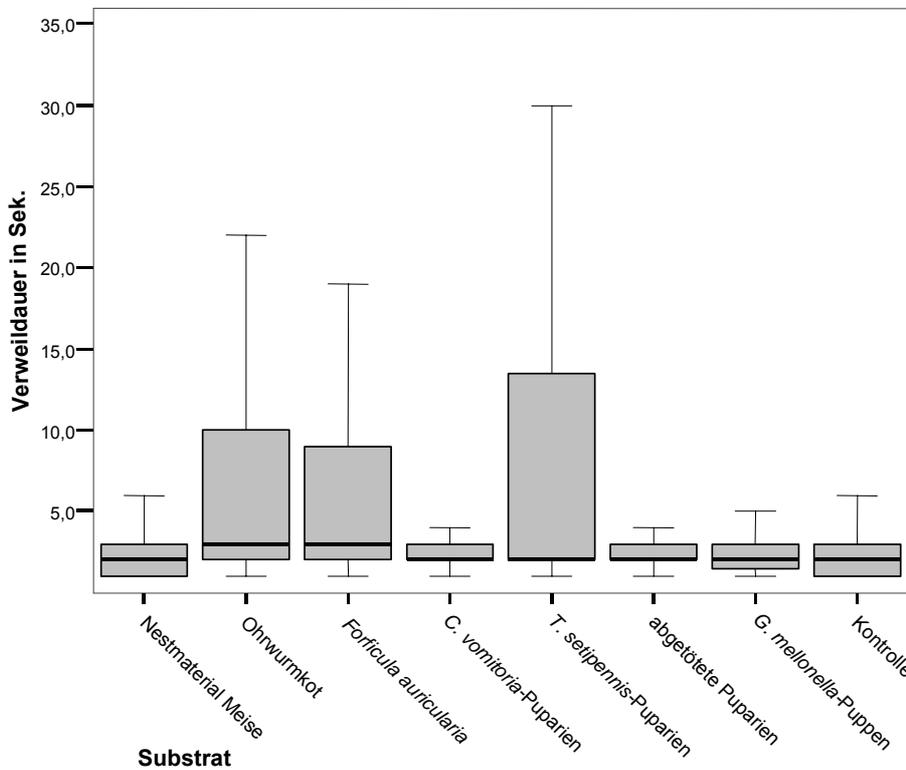


Abb. 23: Boxplots der Verweildauern von *Dibrachys cavus* auf den Testsubstraten im Olfaktometer; Boxen zeigen unteres und oberes Quartil und Median; Whiskers zeigen Ausbreitung bis max. 1,5 Interquartilabstände; Ausreißer und Extremwerte ausgeblendet

Für beide Parasitoidenarten wurden die **Verweildauern auf dem Substrat „C. vomitoria-Puparien“** getrennt nach den einzelnen Versuchen mit den weiteren Testsubstraten ausgewertet. Dieses Substrat wurde in jedem Versuchsdurchgang mitgetestet (Stichprobe: 6x120 Messungen).

Bei *N. vitripennis* zeigt der Vergleich mit mehreren Stichproben bei den Mittelwerten der Verweildauern auf dem Sektor des Substrats signifikante Unterschiede ($p < 0,001$). Die Unterschiede liegen in den Werten der Verweildauern in den Versuchen mit dem Ohrwurm Kot als Testsubstrat. Dieser Mittelwert (26,34 Sek.; Median 15) ist gegenüber allen anderen Werten (Mittelwerte zwischen 16,56 und 22,18 Sek.; Mediane zwischen 5 und 8) signifikant erhöht. Ansonsten gibt es nur zwei Signifikanzen:

Die Werte aus dem Versuch mit den *G. mellonella*-Puppen als Testsubstrat sind höher als die aus dem Versuch mit *Forficula auricularia* ($p < 0,05$) sowie auch höher als die Werte aus dem Versuch mit dem Nestmaterial der Meise ($p < 0,05$).

Alle weiteren Mittelwerte sind untereinander nicht signifikant verschieden.

Der Mittelwertvergleich der Verweildauern auf dem Substrat „C. vomitoria-Puparien“ analog zu dem bei *N. vitripennis* zeigt bei der Art *D. cavus* unter Einbeziehung aller Stichproben signifikante Unterschiede ($p < 0,01$).

Diese liegen im Wesentlichen in der Erhöhung des Wertes aus den Versuchen mit dem Testsubstrat „Nestmaterial Meise“ gegenüber den Werten aus den Versuchen mit den Substraten „*Forficula auricularia*“ ($p < 0,001$), „*T. setipennis*-Puparien“ ($p < 0,05$) und „*G. mellonella*-Puppen“ ($p < 0,001$) begründet. Als letzter signifikanter Unterschied zeigt sich der Mittelwert der Verweildauer auf dem jeweils mitgetesteten Substrat aus den Versuchen mit Ohrwurm Kot gegenüber dem aus den Versuchen mit den Ohrwürmern *F. auricularia* als Substrat erhöht ($p < 0,05$). Insgesamt liegen die Mittelwerte zwischen 2,78 und 8,73, die Mediane zwischen 2 und 3.

Interspezifischer Vergleich der Verweildauern zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus*

Der interspezifische Vergleich zeigt, dass die Mittelwerte der Verweildauern von *N. vitripennis* bei mehreren Substraten signifikant höher sind als Werte der zweiten Art *D. cavus* (Signifikanzwerte Tab. A8). Die entsprechenden Darstellungen der Werte finden sich in Abb. 20 bis 23.

Folgende Ergebnisse liegen vor:

1. Die mittlere Verweildauer von *N. vitripennis* ist bei den Substraten „Nestmaterial Meise“, „C. vomitoria-Puparien“, „abgetötete Puparien“ und „*G. mellonella*-Puppen“ höchst signifikant höher als die von *D. cavus*.
2. In den Reaktionen auf die Substrate „*Forficula auricularia*“ und „Ohrwurm Kot“ besteht kein signifikanter Unterschied.
3. Bei den „*T. setipennis*-Puparien“ ist ein signifikanter Unterschied zu verzeichnen, der gesondert zu betrachten ist; trotz des höheren Mittelwertes bei *D. cavus* ist hierbei im Mittelwertvergleich die Verweildauer von *N. vitripennis* als hoch signifikant höher zu bewerten; der Median ist bei *N. vitripennis* höher.
4. Die Kontrollwerte sind bei *N. vitripennis* höchst signifikant höher als bei *D. cavus*.

Verteilung der Verweildauern

Bei der Darstellung der Verteilung der Häufigkeiten der Verweildauern werden diese in drei Klassen aufgeteilt, (1) 1-5 Sekunden, (2) 6-30 Sekunden und (3) >30 Sekunden. Die prozentualen Anteile der Verweildauerklassen in den Versuchen mit *N. vitripennis* und *D. cavus* sind in Abb. 24 und 25 dargestellt.

Innerhalb von *N. vitripennis* (Abb. 24) ist besonders auf Substrate zu achten, bei denen der Mittelwertvergleich keine signifikanten Unterschiede aufzeigte. Dieses ist bei den Substraten „*C. vomitoria*-Puparien“, „abgetötete Puparien“ und „*T. setipennis*-Puparien“ der Fall (Abb. 20). Der Häufigkeitsvergleich zeigt, dass die Häufigkeiten der nun eingeteilten Verweildauern nur zwischen den *T. setipennis*-Puparien und den abgetöteten Puparien signifikant unterschiedlich sind ($p < 0,05$).

Im Vergleich der Häufigkeiten der gewählten Klassen zwischen *Forficula auricularia*, Ohrwurm Kot und *G. mellonella*-Puppen zeigt sich kein signifikanter Unterschied.

Bei dem Häufigkeitsvergleich der Ergebnisse der Versuche mit *D. cavus* (Abb. 25) sind drei Substrate näher zu betrachten. Bei den im Mittelwertvergleich nicht durchgehend signifikant verschiedenen Substraten „*Forficula auricularia*“, „*T. setipennis*-Puparien“ und „Ohrwurm Kot“ zeigte der Häufigkeitsvergleich keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung der drei eingeführten Klassen.

Besonders hervorzuheben sind die Häufigkeitsverteilungen der Verweildauerklassen im Vergleich zwischen *D. cavus* und *N. vitripennis*. Bei *Forficula auricularia* (1) und Ohrwurm Kot (2) zeigt der Mittelwertvergleich der Verweildauern keine Signifikanz (siehe oben); der Häufigkeitsvergleich zeigt in beiden Fällen gerade nicht mehr signifikante Unterschiede in der Verteilung der Verweildauern (1: $p < 0,07$; 2: $p < 0,06$).

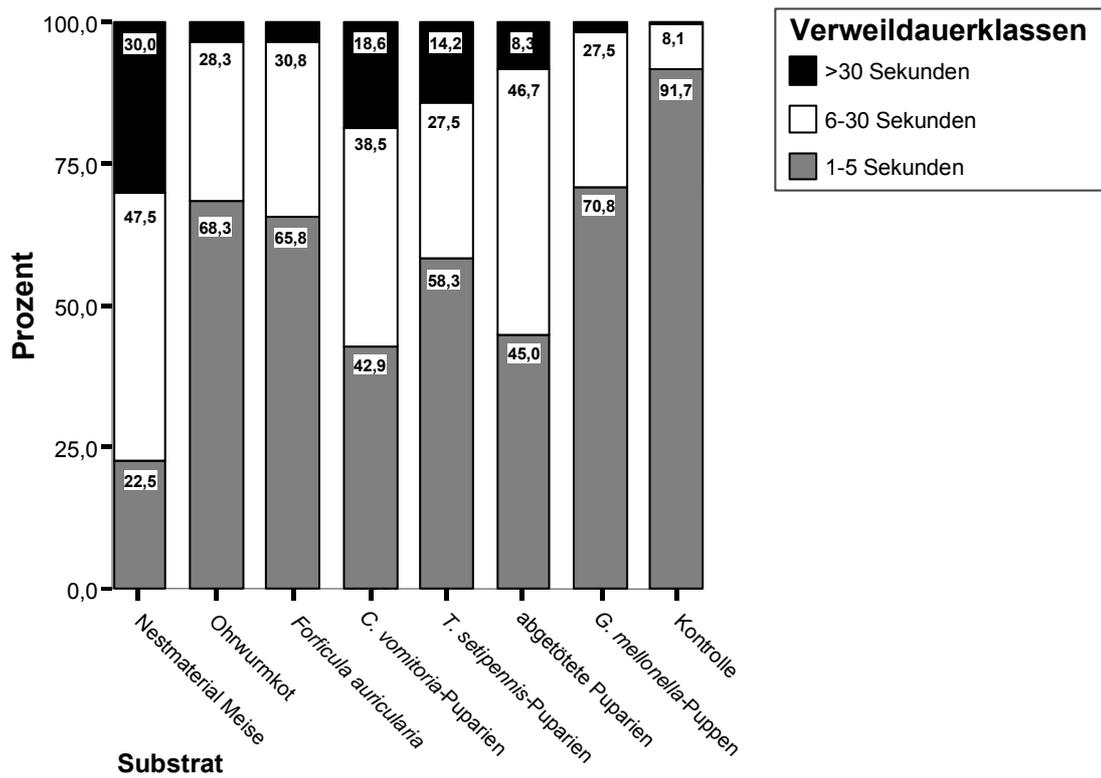


Abb. 24: Prozentuale Verteilung der Verweildauern auf den Testsubstraten im Olfaktometer bei *Nasonia vitripennis*, eingeteilt in drei Verweildauerklassen

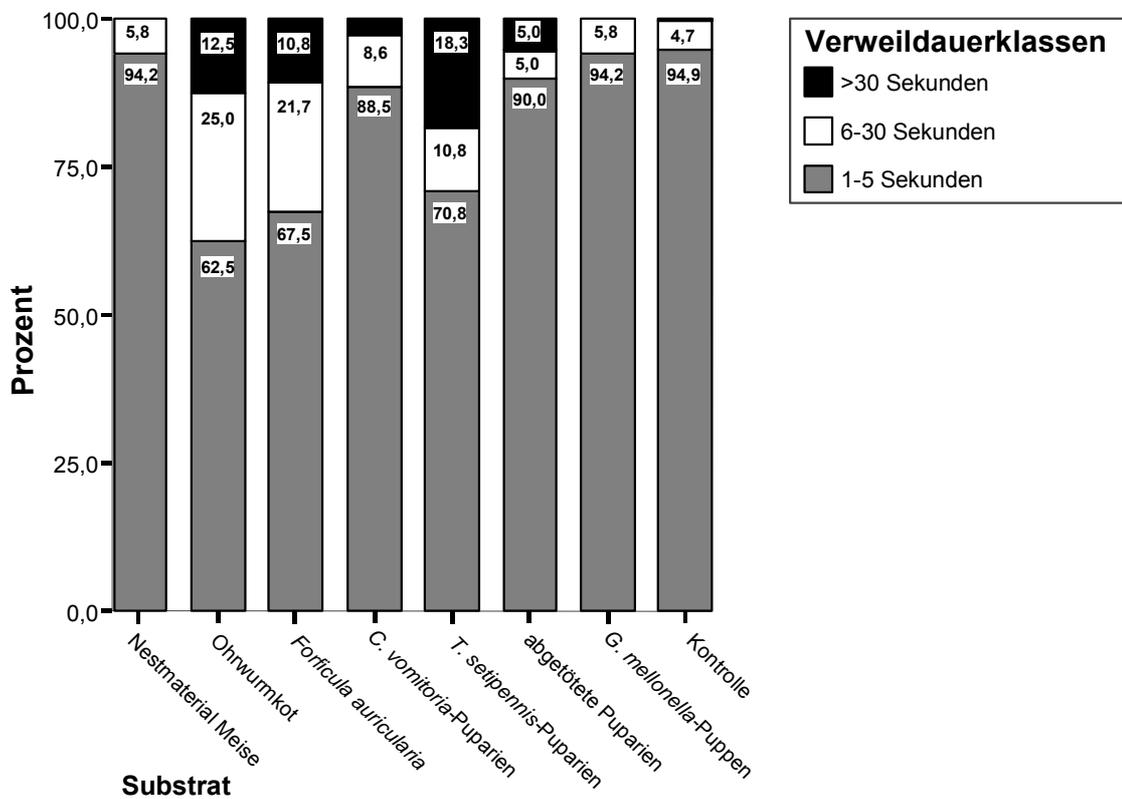


Abb. 25: Prozentuale Verteilung der Verweildauern auf den Testsubstraten im Olfaktometer bei *Dibrachys cavus*, eingeteilt in drei Verweildauerklassen

Klinotaxis:**Intra- und interspezifische Vergleiche *N. vitripennis* und *D. cavus***

Die Zahlen der Klinotaxis pro 120 Minuten bei *N. vitripennis* zeigt Abb. 26.

Für die Häufigkeiten von Klinotaxisereignissen ergibt sich für *N. vitripennis* folgende Reihung der Testsubstrate:

Auf dem Nestmaterial der Meise zeigten sich die mit Abstand meisten Klinotaxisereignisse. Der Wert ist gegenüber allen anderen höchst signifikant höher.

Es folgen mit untereinander nicht signifikant unterschiedlicher Zahl die Substrate „*T. setipennis*-Puparien“, „abgetötete Puparien“ und „*C. vomitoria*-Puparien“. Letzterer ist ein Mittelwert aus den sechs Versuchen mit diesem Substrat.

Die Klinotaxiszahl im Test auf den Ohrwurm Kot ist gegenüber der Zahl auf den Substraten „*Forficula auricularia*“ und „*G. mellonella*-Puppen“ höchst signifikant höher; zwischen den anderen beiden besteht im Vergleich kein signifikanter Unterschied. Alle diese Werte sind gegenüber der Kontrolle höchst signifikant erhöht.

Ein Vergleich der Häufigkeitsverteilung insgesamt zeigt in den Klinotaxisereignissen einen signifikanten Unterschied zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus*. Die Zahlen der Klinotaxisereignisse im Versuchszeitraum bei *D. cavus* sind in Abb. 27 aufgeführt.

Bei der Art *D. cavus* sind die Klinotaxisereignisse insgesamt deutlich weniger zahlreich. Ein Spitzenwert wie bei *N. vitripennis* ist nicht zu verzeichnen.

Im interspezifischen Vergleich ist bei allen Substraten der Wert von *N. vitripennis* höchst signifikant höher. Als Ausnahme davon können nur die Substrate „*Forficula auricularia*“ und „Ohrwurm Kot“ gelten, die in der Klinotaxiszahl keine signifikanten Unterschiede aufweisen.

Auf dem Substrat „Ohrwurm Kot“ zeigten die Versuchstiere der Art *D. cavus* die meiste Klinotaxis. Der Unterschied gegenüber allen weiteren Substraten ist höchst signifikant. Zwischen den Werten auf den *T. setipennis*-Puparien und den *C. vomitoria*-Puparien (dem Mittelwert aus 6 Messungen) besteht kein signifikanter Unterschied, wohl aber bei beiden Substraten zur Kontrolle (Mittelwert) und zu den übrigen Substraten.

Unterschiede zwischen der Klinotaxis bei dem Nestmaterial, den abgetöteten Puparien, den *G. mellonella*-Puppen und der Kontrolle sind nicht festzustellen. Einzige Ausnahmen: Als höchster Wert der vier Substrate zeigt sich eine hohe bzw. einfache Signifikanz bei dem Substrat „*G. mellonella*-Puppen“ gegenüber dem Nestmaterial und den abgetöteten Puparien. Da sich jedoch kein signifikanter Unterschied zur leeren Kontrolle feststellen lässt, sind diese Werte ohne Diskussion nicht aussagekräftig.

Die Signifikanzwerte für den intra- und interspezifischen Vergleich sind in Tab. A9, A10 und A11 aufgeführt.

Die **Klinotaxiszahlen der Leerkontrolle** bei den Versuchen mit den einzelnen Testsubstraten (6x120 Minuten) waren folgende: Bei *N. vitripennis* wurden im Maximum 20 Ereignisse innerhalb 120 Minuten ohne Reiz festgestellt. Bei *D. cavus* liegt der maximale Wert bei der leeren Kontrolle bei 10 Klinotaxisereignissen. Es kam auch vor, dass innerhalb von 120 Minuten kein einziges Klinotaxisereignis beobachtet werden konnte.

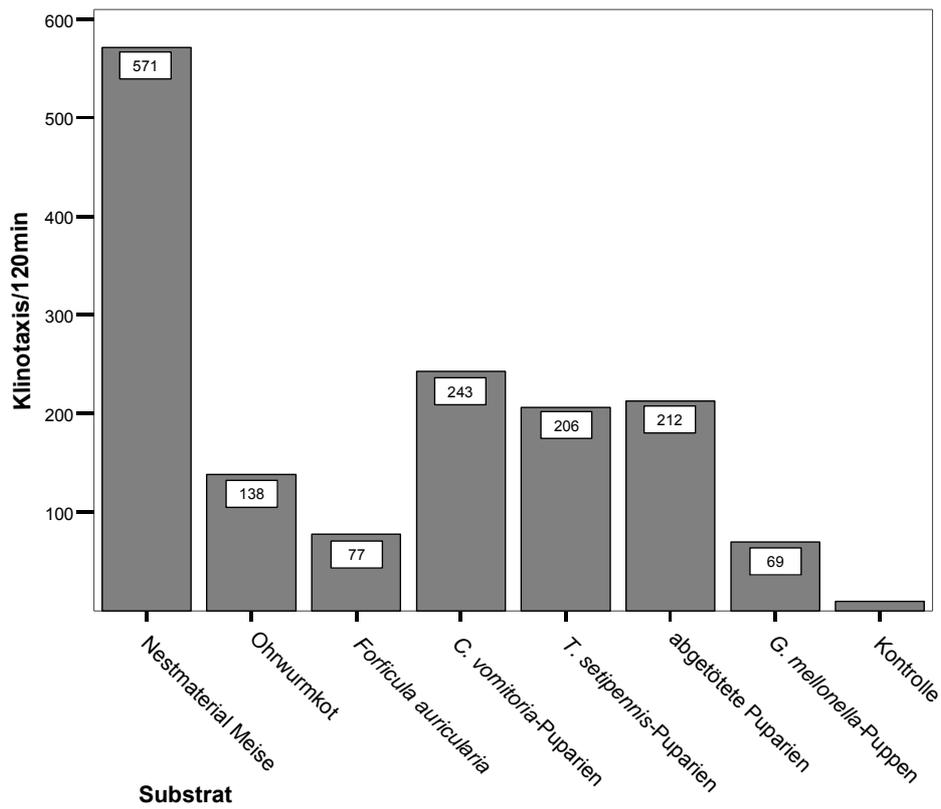


Abb. 26: Zahl der Klinotaxisereignisse in 120 Minuten von *Nasonia vitripennis* bei den Testsubstraten im Olfaktometer

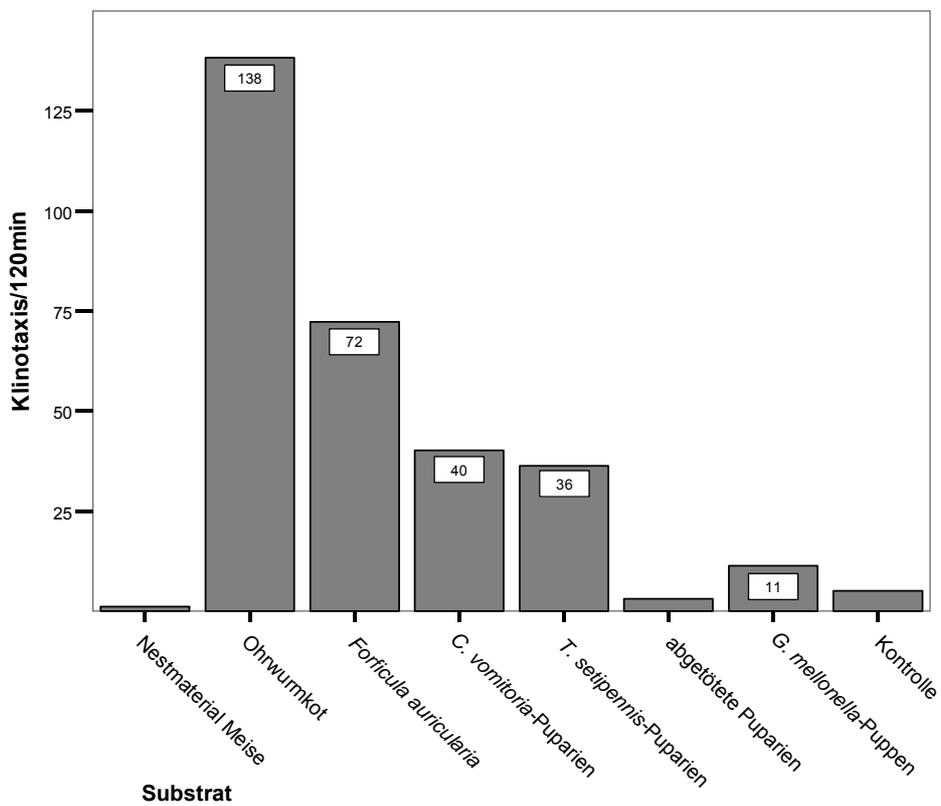


Abb. 27: Zahl der Klinotaxisereignisse in 120 Minuten von *Dibrachys cavus* bei den Testsubstraten im Olfaktometer

3.2.2.2 Versuche ohne olfaktorischen Reiz I (Aktivitätsversuche)

Die Versuche zur lokomotorischen Aktivität setzen sich zusammen aus Vergleichen der Laufstrecke pro 10 Minuten, der Abflüge in Zahl pro 10 Minuten und den Anteilen von Bewegung an 10 Minuten in Prozent. In den Versuchen wurden drei Parasitoidenarten getestet (*Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*). Die Signifikanzen sowie Angaben der deskriptiven Statistik dieses Versuchskomplexes sind in Tab. A12 und A13 gelistet.

Laufstrecke

Die Werte der Laufstrecke sind normalverteilt.

Die Mittelwerte der Laufstrecke werden in Abb. 28 dargestellt. Nach den Mittelwertvergleichen bleiben folgende Ergebnisse festzuhalten:

1. Die Werte der Laufstrecke von *D. cavus* sind höchst signifikant höher als die Werte von *N. vitripennis* und *P. vindemmiae*.
2. Die Werte von *N. vitripennis* und von *P. vindemmiae* sind nicht signifikant voneinander verschieden.

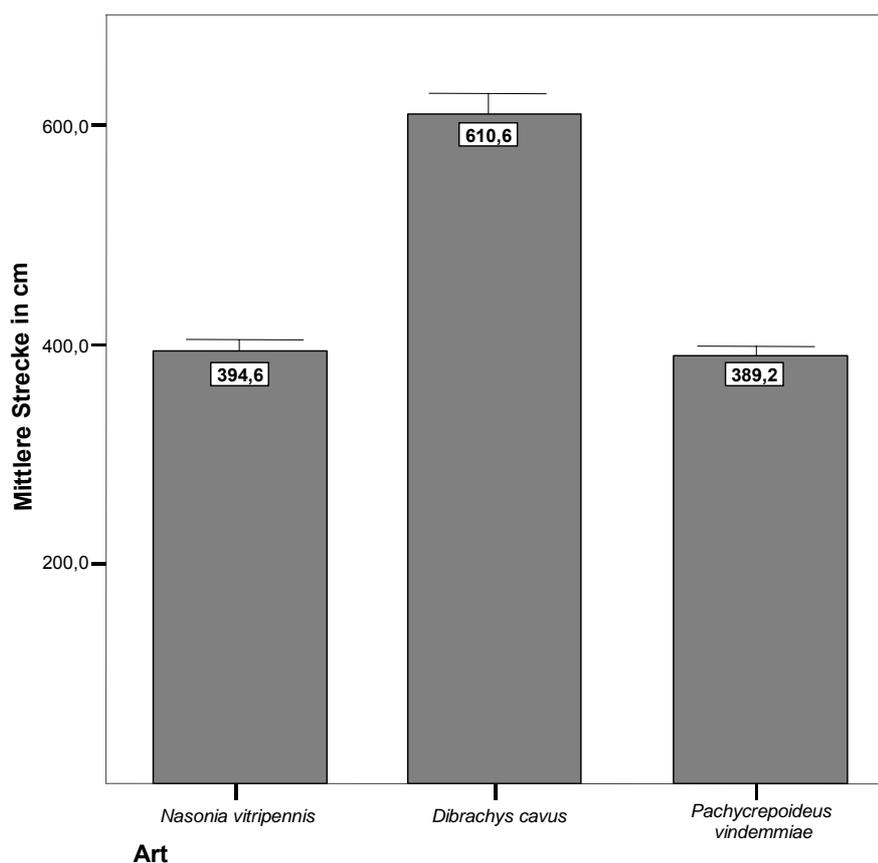


Abb. 28: Mittelwerte der Laufstrecke in 10 Minuten bei den drei untersuchten Pteromalidenarten (*Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*); Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes

Abflüge

Die Werte für die Zahl der Abflüge innerhalb des Versuchszeitraumes von 10 Minuten sind nur bei *N. vitripennis* normalverteilt. Die Mittelwerte der Abflugzahlen der drei Arten sind Abb. 29 zu entnehmen.

Aus den Mittelwertvergleichen (U-Tests) ergeben sich folgende Aussagen:

1. Die Zahl der Abflüge ist bei *N. vitripennis* höchst signifikant höher als bei *D. cavus* und *P. vindemmiae*.
2. Die Zahl der Abflüge bei *D. cavus* ist dabei höchst signifikant höher als die Zahl bei *P. vindemmiae*.

Anteil Bewegung

Die prozentualen Anteile der Bewegung der Versuchstiere an dem Versuchszeitraum von 10 Minuten sind bei allen Arten normalverteilt. Die Mittelwerte in Prozent zeigt Abb. 30.

Folgende Ergebnisse sind festzuhalten:

1. *N. vitripennis* zeigt einen höchst signifikant geringeren Anteil Bewegung als die Arten *D. cavus* und *P. vindemmiae*.
2. Der Unterschied zwischen *D. cavus* und *P. vindemmiae* ist dabei nicht signifikant.

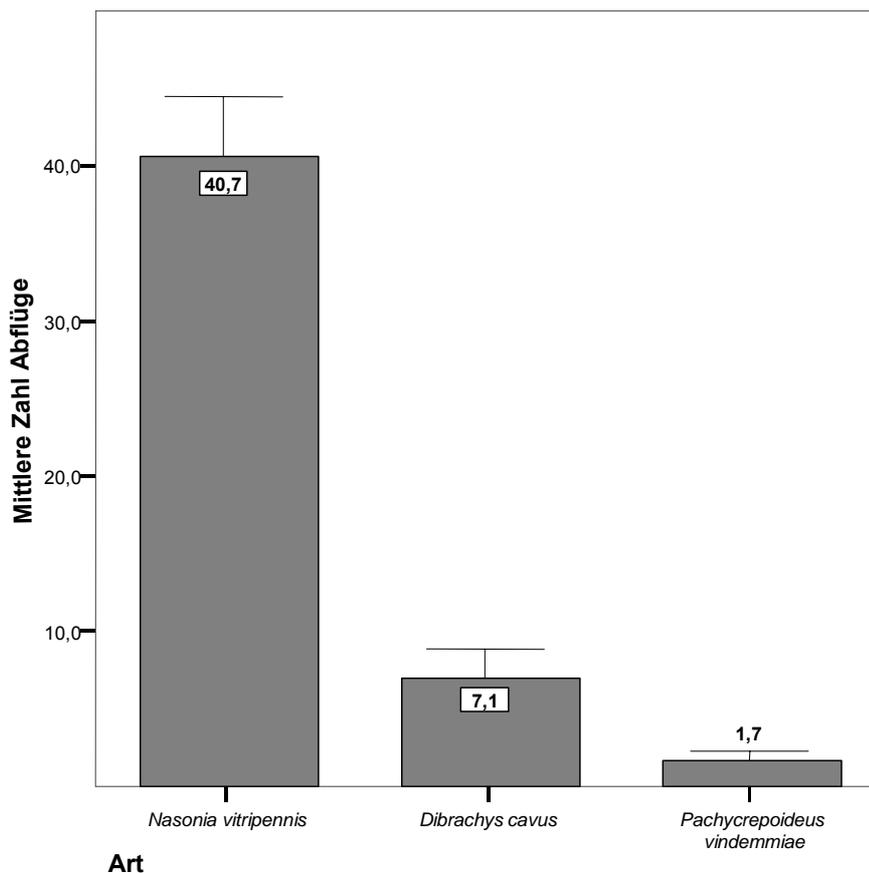


Abb. 29: Mittelwerte der Abflüge in 10 Minuten bei den drei untersuchten Pteromalidenarten (*Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*); Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes

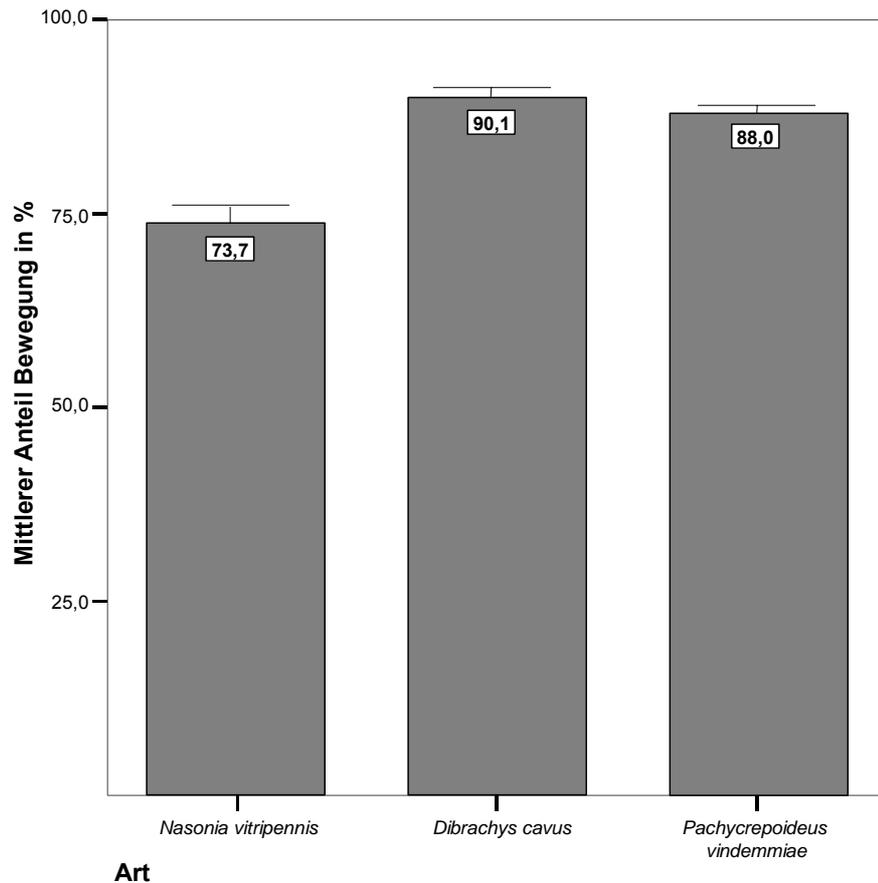


Abb. 30: Mittelwerte der Anteile Bewegung an 10 Minuten bei den drei untersuchten Pteromalidenarten (*Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*); Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes

3.2.2.3 Versuche ohne olfaktorischen Reiz II (Suchaktivität und Tag-Nacht-Aktivität)

In den Versuchen wurden die Suchaktivitäten für drei Arten (*Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*) untersucht. Sie werden als gefangene Tiere nach 24 Stunden angegeben. Die Unterschiede im Verhalten bei Tag und bei Nacht wurden nur für *N. vitripennis* und *D. cavus* untersucht. Werte der deskriptiven Statistik liefert Tab. A14.

Suchaktivität

Die Mittelwerte der gefangenen Tiere nach dem gesamten Versuchszeitraum von 24 Stunden zeigt Abb. 31.

Der Mittelwertvergleich der normalverteilten Werte zeigt keinen signifikanten Unterschied zwischen den Arten *D. cavus* und *N. vitripennis* ($p > 0,07$). Der Wert letzterer Art ist dabei der höhere. Der Wert für *P. vindemmiae* liegt nahe Null.

Es wurden 250 Tiere der Arten *D. cavus* und *N. vitripennis* eingesetzt und 125 der Art *P. vindemmiae*. Die Stichprobengrößen betragen bei *N. vitripennis* und *D. cavus* $N = 6$, bei *P. vindemmiae* $N = 3$.

Im Mittel befanden sich bei *N. vitripennis* 25,6% der eingesetzten Tiere nach 24 Stunden im Fallengefäß, bei *D. cavus* waren es umgerechnet 16,7%. Bei *P. vindemmiae* entsprechen die Zahlen 0,53%.

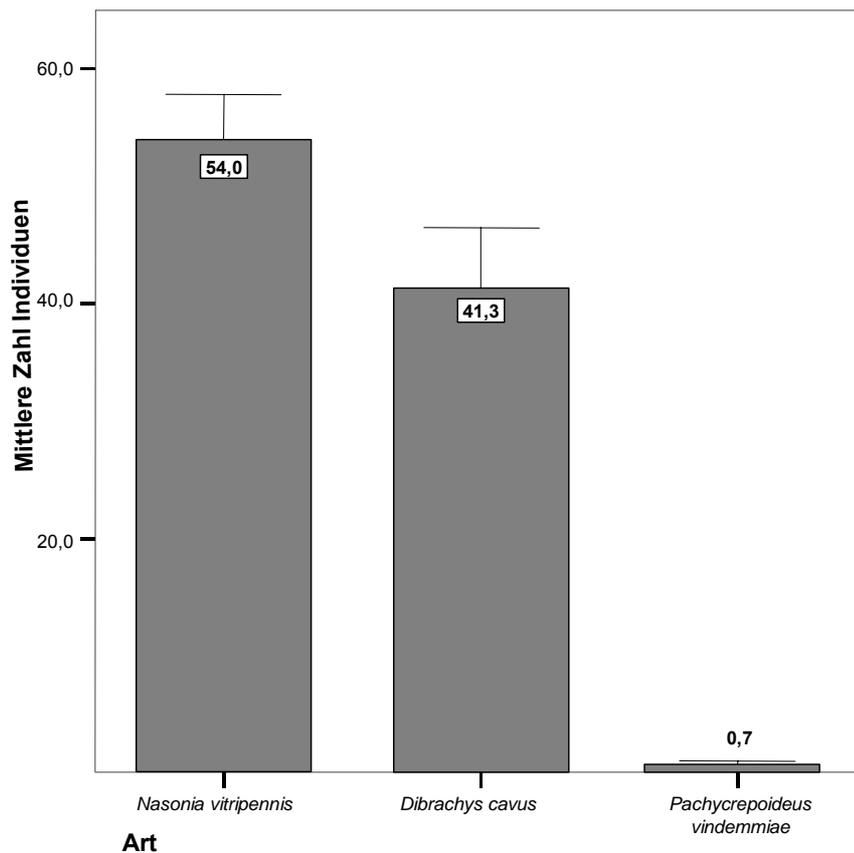


Abb. 31: Mittelwerte der Zahl der gefangenen Individuen nach 24 Stunden (Gesamtversuchsdauer) bei den drei untersuchten Pteromalidenarten (*Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*); Werte geben die Suchaktivität ohne olfaktorischen Reiz an; Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes

Tag-Nacht-Aktivität

Die Zahl der gefangenen Tiere wurde nach 12 Stunden Tag bzw. 12 Stunden Nacht bestimmt. Daraus ergeben sich Unterschiede in der Tag-Nacht-Aktivität. Die Mittelwerte der gefangenen Tiere nach Tag und Nacht getrennt werden in Abb. 32 dargestellt.

Der Vergleich der normalverteilten Werte der beiden Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* führt zu folgenden Ergebnissen:

1. Die Zahl der am Tag gefangenen Individuen ist bei den beiden Arten nicht signifikant verschieden ($p > 0,9$).
2. Die Zahl der in der Nacht gefangenen Tiere der Art *N. vitripennis* ist hoch signifikant höher als die Zahl Tiere der Art *D. cavus* ($p < 0,01$).
3. Bei beiden Arten wurden im intraspezifischen Vergleich in den hellen Stunden des Tages höchst signifikant mehr Tiere gefangen als in der Nacht ($p < 0,001$).

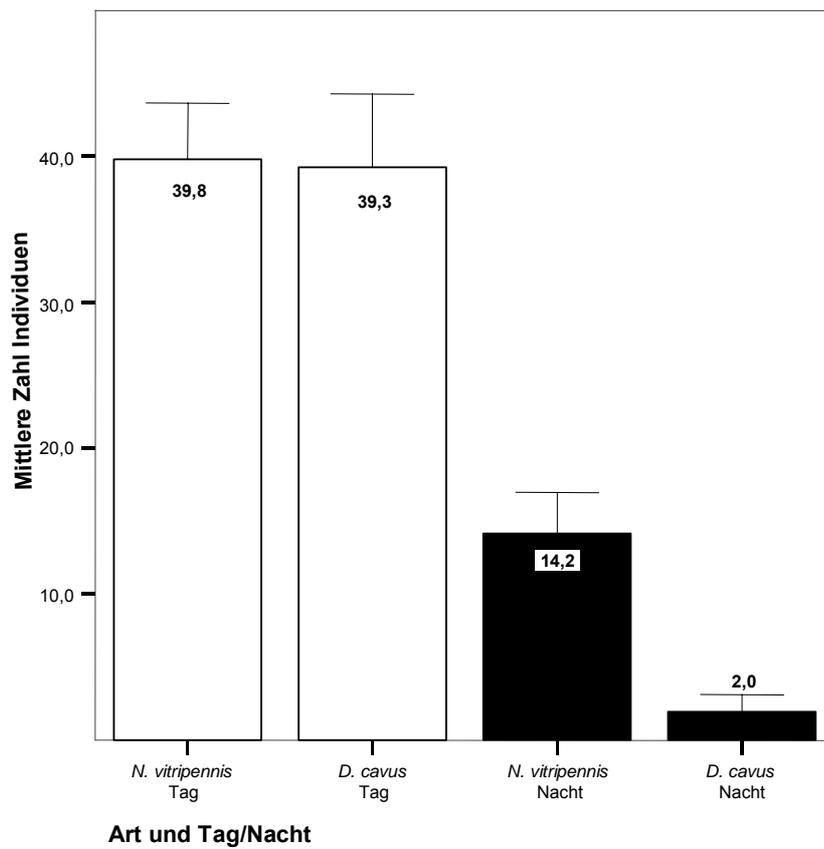


Abb. 32: Mittelwerte der Zahl der gefangenen Individuen nach 12 Stunden Tag und 12 Stunden Nacht bei *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus*; Werte geben Tag-Nacht-Aktivität an; Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes

4. Diskussion

4.1 Überblick

Insekten mit parasitischer Lebensweise, Parasiten und Parasitoide genannt, sind ausgesprochen artenreich. In verschiedenen Insektentaxa haben sich parasitische Lebensweisen entwickelt. Der Begriff „Parasitoid“ bezeichnet dabei Formen, die ihren Wirt im Unterschied zum echten Parasiten abtöten. Weitere Merkmale eines Parasitoiden: Es sind die Präimaginalstadien, die eine parasitische Lebensweise besitzen. Die Adulti ernähren sich anders, z.B. als Blütenbesucher. Der Unterschied zu einem Räuber besteht darin, dass pro Parasitoidenindividuum nur maximal ein Wirtsindividuum genutzt wird (Godfray 1994). Die Übergänge zwischen Parasit, Parasitoid und Räuber sind allerdings fließend.

Für die Beschreibung der Lebensweise von Parasitoiden wird in dieser Arbeit auch der Ausdruck „parasitoid Lebensweise“ verwendet. Ansonsten werden die gebräuchlicheren Formulierungen eingesetzt (z.B. „parasitische Hymenopteren“ und „ektoparasitische Arten“).

Parasitoide gibt es in folgenden Gruppen:

Die höchste Diversität zeigen die parasitischen Hymenopteren. Es sind etwa 50000 Arten beschrieben, geschätzt wird eine noch weitaus höhere Gesamtzahl (LaSalle & Gauld 1991; Godfray 1994). Artenreiche Überfamilien innerhalb der Hymenoptera mit Parasitoiden sind z.B. Cynipoidea, Proctotrupeoidea, Ichneumonoidea und Chalcidoidea. Auch unter den Aculeata kommen Parasitoide vor (Godfray 1994). Die Wirte der Hymenopteren sind bis auf wenige Ausnahmen andere Insekten.

Innerhalb der Dipteren (bzw. den Brachycera) ist der Parasitismus weit verbreitet. In einigen Familien lebt ein Teil der Arten als Parasitoid oder als fakultativer Parasitoid (z.B. Sarcophagidae, Calliphoridae, Phoridae), in anderen sind alle Arten obligate Parasitoide (z.B. Tachinidae, Conopidae, Acroceridae) (Godfray 1994). Die Wirte sind in aller Regel andere Insekten, doch auch z.B. Annelida (z.B. Sarcophagidae und Calliphoridae), Gastropoda (z.B. Sarcophagidae), Isopoda (Rhinophoridae) oder Araneae (Acroceridae) werden genutzt. In seltenen Fällen können auch Wirbeltiere Opfer eines Parasitoiden werden (z.B. *Lucilia bufonivora* (Calliphoridae), die Anuren befällt) (Ziegler 2005). Einen Überblick über die Lebensweisen parasitischer Dipteren geben Feener & Brown (1997).

Einige Coleoptera sind Parasitoide, wenige Neuroptera und andere.

Die Parasitoide sind aufgrund ihrer Lebensweisen in weitere Kategorien zu unterteilen.

Nach Askew & Shaw (1986) unterscheidet man Koinobionten und Idiobionten. Koinobionten töten den Wirt nicht sofort, der Wirt bleibt mobil. Idiobionten töten den Wirt sofort ab. Der Wirt wird damit in dem Stadium und an dem Ort genutzt, an dem die Parasitierung stattfindet. Je nach Lage der parasitierenden Larven gibt es Ekto- und Endoparasitoide. Ektoparasitoide sind meist Idiobionten. Die meisten Koinobionten sind Endoparasitoide. Je nachdem, welches Stadium parasitiert wird, unterscheidet man Ei-, Larval-, Pupal- und Adultparasitoide. Bei Koinobionten können Zwischenformen wie z.B. Larval-Pupal-Parasitoide vorkommen. Für einen detaillierten Überblick über die Lebensformen von Parasitoiden siehe z.B. Godfray (1994).

Arbeiten zu Parasitoidengemeinschaften und zu den Unterschieden in der parasitoiden Lebensweise wie die vorliegende können daher auf zweierlei Weise diskutiert werden: 1. als Angaben der Biologie der näher untersuchten Taxa und 2. in generellen Aussagen zu Parasitoiden insgesamt oder Parasitoiden einzelner Kategorien über die Taxagrenzen

hinaus. Ob und in welchem Maße sich Generalisierungen anbieten, muss in der folgenden Diskussion in jedem Fall neu abgewägt werden.

In dieser Arbeit besteht vorläufig eine grundsätzliche Beschränkung in der Bearbeitung von parasitischen Hymenopteren in dem „parasitoid web“ unter besonderer Berücksichtigung der Chalcidoidea und in der Bearbeitung der ektoparasitischen, idiobionten Pupalparasitoide bei der Parasitoidenbiologie.

4.2 Das Nahrungsnetz / „parasitoid web“

4.2.1 Einführende Diskussion zum „parasitoid web“

Bei der Darstellung der trophischen Beziehungen von Arten innerhalb eines Systems spricht man allgemein von Nahrungsnetzen. Besonders zu bewerten sind dabei Nahrungsnetze, die die Beziehungen zwischen Parasitoiden und Wirten darstellen. Diese werden allgemein als „parasitoid webs“ bezeichnet (Memmott & Godfray 1993).

Durch die Diversität der Parasitoide ist ihre Bedeutung für die mit ihnen assoziierten Arten unstrittig. Dieses kann eine direkte Assoziation über ein Wirt-Parasitoid-Verhältnis sein oder eine indirekte beispielsweise über die Parasitierung einer phytophagen Art auf einer Wirtspflanze. Daher sind Nahrungsnetze mit Parasitoidenbeteiligung für das Verständnis von Biozönosen oder Ökosystemen und für die Fragen nach der Entstehung der Diversität besonders aussagekräftig.

Artenlisten bestimmter Habitats sind der einfachste Schritt hin zu ökologischen Aussagen in einem System. Die Untersuchung des Nahrungsnetzes ausgehend von einer Wirtsart ist ein nächster Schritt („source webs“). Werden mehrere Arten einer Gemeinschaft berücksichtigt, entsteht ein „community web“. Allein die qualitative Darstellung der Vernetzungen von Wirten und Parasitoiden bietet sehr wertvolle Daten („connectance webs“). Idealerweise gibt es sowohl zu den Wirten als auch zu den Parasitoiden und Wirts-Parasitoid-Beziehungen quantitative Daten, die das Nahrungsnetz ergänzen („quantitative webs“). In diesen Fällen kann eine bessere Bewertung der Bedeutung der einzelnen gefundenen Arten für ein Nahrungsnetz vorgenommen werden und letztlich auch für ein Ökosystem (Memmott & Godfray 1993). Wenn möglich sollten die Quantifizierungen aller Daten in den gleichen Einheiten dargestellt werden (Lewis *et al.* 2002). Da die Erstellung eines quantitativen Nahrungsnetzes großen Aufwand in der Aufsammlung von Material und Daten erfordert, ist es unbedingt sinnvoll, sich sowohl auf ein Habitat als auch auf bestimmte Gruppen von Wirten und/oder Parasitoiden zu beschränken. Außerdem kann nur ein beschränkter geographischer Bearbeitungsraum integriert werden. In dem vorliegenden Fall war es angedacht, ein „parasitoid web“ mit möglichst umfangreichen quantitativen Daten für die Artengemeinschaft der Nester höhlenbrütender Singvögel in Mitteleuropa zu erarbeiten. Es wurde die Beschränkung auf die Cyclorrhapha (Diptera) als Wirte gewählt.

Holyoak (2000) nennt als größte Probleme bei der Erstellung vieler Nahrungsnetze inklusive der „parasitoid webs“ die unzureichende taxonomische Genauigkeit, die geringe Verlässlichkeit der Nachweise der trophischen Interaktionen und den unterschiedlichen Umfang der verwerteten Proben. In dieser Arbeit soll taxonomisch stets auf Artniveau diskutiert und nur auf die eigenen, eindeutigen Nachweise der mehrsaisonalen Beprobungen mit hoher Stichprobe zurückgegriffen werden.

Das Vorkommen von höhlenbrütenden Singvögeln war für die Auswahl der Untersuchungsgebiete entscheidend. Arten aus nur einem Fundort oder einer Vogelart wurden entsprechend gekennzeichnet.

Die Nester der Vögel bieten sich aus mehreren Gründen für die Untersuchung eines „parasitoid web“ an:

1. Aus vorangegangenen Untersuchungen konnten die Artenzahlen von Cyclorrhapha und Parasitoiden abgeschätzt werden; dieses gilt für das Vorkommen von Wirts-Parasitoid-Beziehungen (Abraham 1985; Schlein 2002) und das Vorkommen von Arten aus Faunenlisten (z.B. Nordberg 1936; Woodroffe 1954); die entscheidenden Gruppen (Wirte und Parasitoide) sind vertreten, es konnte also ein vorhandenes „parasitoid web“ angenommen werden.
2. Die vorhandenen Wirts-Parasitoid-Beziehungen wurden bislang weitgehend über ausgelegte Ersatzwirte nachgewiesen; über die Ausprägung der Beziehungen unter natürlichen Bedingungen war wenig bekannt.
3. Basis des Nahrungsnetzes ist weder eine bestimmte Pflanzenart noch sind es phytophage Wirte; die vorkommenden Wirte gehören zu verschiedenen nicht-phytophagen Gilden.
4. Die Vogelnester sind effektiv zu beproben; aus Nistkästen lassen sich leicht viele Proben zusammenstellen.
5. Es handelt sich um ein relativ konstantes, jedes Jahr ähnlich wiederkehrendes System.

Der Beschränkung auf die Cyclorrhapha als Wirte in der Untersuchung liegen folgende Überlegungen zugrunde:

1. Die Cyclorrhapha sind in Vogelnestern artenreich und haben generell viele Assoziationen mit Parasitoiden; im Gegensatz dazu sind z.B. Flöhe (Siphonaptera) in den Nestern individuenreich, aber arten- und parasitoidenarm (Noyes 2003), bei den Lepidopteren wurden in den Nestern bislang nur wenige Assoziationen mit Chalcidoidea nachgewiesen; der Ausgang von umfangreichen Untersuchungen an anderen Wirten wäre also sehr unsicher gewesen.
2. Für die aus früheren Untersuchungen als in den Nestern vorkommend bekannten Parasitoide waren in der Mehrzahl cyclorrhaphe Dipteren als Wirte nachgewiesen.
3. Es lassen sich auch nach der Nistperiode bzw. nach der Lebenszeit der Wirte im Nest über die Rückstände (stabile Puparien) durch Schlupflöcher und Überreste von Parasitoiden innerhalb der Puparien noch brauchbare Daten erheben; diese bestehende Möglichkeit zum Nachweis der Diversität der Wirte, von Mortalitäten und Parasitierungen erleichtert die Probennahme entscheidend im Vergleich zu vielen anderen Gruppen (z.B. Lepidoptera).
4. Die Cyclorrhapha sind in ihrer Lebensweise divers; es kommen verschiedene Gilden vor, die sich auch in den Größen und der Phänologie unterscheiden; im Gegensatz dazu gibt es z.B. bei den vorkommenden Lepidopteren keine Parasiten und allgemein keine direkten trophischen Beziehungen zu den Vögeln.

Die Erhebung von Parasitierungsraten und weiteren quantitativen Daten erfordert eine andere Beprobung als die Erhebung qualitativer Daten. Nur wenn deutlich nach der Brutperiode beprobt wird, können genaue Zahlen zu den Parasitierungen ermittelt werden.

Nur dann sind alle Parasitierungsereignisse abgeschlossen. Um qualitative Daten zu erheben, im Wesentlichen die Sammlung bestimmbarer Individuen, muss während oder kurz nach der Brutperiode beprobt werden, da nur dann die bestimmbareren Imagines in Gänze erhalten werden können. Zu diesem Zwecke diente auch die zeitlich frühe Beprobung durch den Austausch von Nestern. Die Artbestimmung von leeren Puparien oder Rückständen von Parasitoiden (Exuvien, Schlupflöcher und Mekonien) kann auf Familienniveau funktionieren, liefert auf dem für die Fragestellungen wichtigen Artniveau allerdings nur sehr lückenhafte Daten. Die Beprobung zu dieser frühen Zeit verändert die Parasitierungsraten. Die Zeit, die den Parasitoiden zur Parasitierung zur Verfügung steht, wird verkürzt; darüber hinaus werden auch Larvenstadien entnommen, da selbstverständlich nicht alle Individuen einer Cyclorrhaphaart und erst recht nicht verschiedener Arten sich exakt synchron entwickeln. Dieses Problem zur Parasitierungsrate taucht bei der Erstellung aller „parasitoid webs“ auf. Um die Ergebnisse zu optimieren, wurde daher die erste Probensaison 2002 in das quantitative Nahrungsnetz dieser Arbeit integriert. Teile der Ergebnisse wurden bereits in Peters & Abraham (2004) und Abraham *et al.* (2005) veröffentlicht. Dementsprechend setzen sich die Ergebnisse aus drei Probensaisons (2002, 2004 und 2005) zusammen. Verbreitet werden Parasitierungsraten angegeben, die allerdings nur eine Momentaufnahme bieten, nämlich die Parasitierungsrate zu einem Sammelzeitpunkt. Diese Angaben sind sehr vorsichtig zu diskutieren. Eine solche Auswertung wurde hier nicht gewählt, wenngleich das die Stichprobengrößen für Parasitierungsratenbestimmungen herabsetzt. Durch die Angabe solcher Parasitierungsraten werden exakte Werte geliefert, die durch eine quantitative Beeinflussung erhoben wurden. Eine Zusammenfassung der Problematiken bei der Erstellung von Parasitierungsraten gibt van Driesche (1983). Statt durch eine Quantifizierung werden Parasitoide und Wirts-Parasitoid-Beziehungen in dieser Arbeit im Wesentlichen über ihre Rolle im Netz bewertet (siehe 4.2.3).

Das Problem der exakten Quantifizierung besteht eingeschränkt auch für die Individuenzahlen der Wirte sowie die Zahl der Nester mit Vorkommen. Daher wurde auf genaue Auszählungen weitgehend verzichtet (Ausnahme bei den häufigeren Arten: die Ornithoparasiten). Bei Arten mit potenziell mehreren Generationen (siehe 4.2.2) könnten die Zahlen der Nester mit Vorkommen im Zweifel etwas höher liegen als angegeben. Bei Arten, die direkt an die Vögel gebunden sind, können die Zahlen als tatsächlich exakt angenommen werden. Dieser Gegensatz zwischen den Ergebnissen zu einem bestimmten Sammelzeitpunkt und der tatsächlichen Gesamtzahl ist ein grundsätzliches Problem von „parasitoid webs“. Durch die Nutzung der Cyclorrhapha und ihrer Puparien (siehe oben) besteht das Problem in der vorliegenden Arbeit in entscheidend abgeschwächter Form.

Zu der Diskussion der Ergebnisse gibt es hier einige grundsätzliche Annahmen:

1. Die Ergebnisse der Nester der verschiedenen Vogelarten (siehe 3.1.1) werden gemeinsam diskutiert, da sie nicht entscheidend voneinander abweichen; in ihrer Zusammensetzung können sich die Verhältnisse leicht verschieben, doch das Artenspektrum ist so ähnlich, dass die gemeinsame Diskussion gerechtfertigt ist.
2. Es wird angenommen, dass die vorliegenden Arten der Nester aus Nisthilfen denen aus Naturhöhlen entsprechen; eine vergleichbare Beprobung von Naturhöhlen ist nicht möglich.
3. Es wird angenommen, dass alle Cyclorrhaphaarten aus Vogelnestern im Untersuchungsgebiet tatsächlich gefunden wurden; mögliche Einzelfunde unspezialisierter Arten ausgenommen.

4. Es wird angenommen, dass alle Parasitoidenarten (zumindest Larval-Pupal- und Pupalparasitoide) der vorkommenden *Cyclorrhapha* gefunden wurden; mögliche Einzelfunde unspezialisierter Arten ausgenommen.

Die wesentlichen Bereiche, in denen die Diversität aufgestellt werden sollte, um dann anhand der qualitativen und vor allem auch der quantitativen Daten bewertet zu werden, sind (1) die Diversität der Wirte, (2) die Diversität der Parasitoide und (3) die Diversität der Wirts-Parasitoid-Beziehungen.

Das herausgearbeitete „parasitoid web“ ist in seiner Gänze zu sehen, da es räumlich zusammengefasst ist; es lässt sich allerdings auch eine Kompartimentierung vermuten. Dieses ist in komplexeren Netzen regelmäßig zu beobachten. Ein Kompartiment bilden Arten, die hauptsächlich oder ausschließlich mit anderen Arten eines Teilsystems interagieren (Pimm & Lawton 1980). In genauere Weise wird im weiteren Diskussionsverlauf darauf eingegangen.

Auf ein Kompartiment soll bereits an dieser Stelle hingewiesen werden:

Der in dem „community web“ des Vogelnestes stehende Komplex mit dem Gemeinen Ohrwurm *Forficula auricularia* als Ausgangspunkt („source“) (Abb. 9 und 10) bietet auch für sich einige wertvolle Informationen: In diesem Fall ist der Ausgangspunkt eine sowohl phytophage als auch räuberische, hemimetabole Art, an deren Beispiel der Parasitoidenkomplex einer Art mit einer solchen Lebensweise dargestellt werden kann. Diese Daten können mit anderen vielleicht ähnlichen Komplexen abgeglichen werden.

Das „parasitoid web“ ist natürlich immer nur ein Ausschnitt aus dem vollständigen Nahrungsnetz. Nicht nur Parasitoide nutzen andere Arten, auch Parasiten und Räuber. Aus Vogelnestern sind viele räuberische Arten beschrieben und/oder selbst beobachtet worden. Hierzu gehören insbesondere Coleopteren (z.B. Staphylinidae) und Webspinnen (Araneae, z.B. Clubionidae). Diese Arten könnten ebenfalls die Präimaginalstadien der *Cyclorrhapha* oder auch die Parasitoide nutzen. Daneben kann bei den *Cyclorrhapha* Kannibalismus vorkommen. Die Vögel haben Ektoparasiten aus verschiedenen Gruppen, neben den Vogelblutfliegen (siehe 4.2.2) im Wesentlichen Flöhe (Siphonaptera) und Milben (Acari) (Möller *et al.* 1990).

Das abgebildete „parasitoid web“ aus *Cyclorrhapha* und ihren Parasitoiden ist wiederum nur ein Teil des gesamten „parasitoid web“ der Vogelnester. Es ist möglich und wahrscheinlich, dass in dem vollständigen „parasitoid web“ auch noch weitere Parasitoidenarten vorkommen können, die andere Wirtstaxa nutzen. Es ist auch denkbar, dass auch die enthaltenen Parasitoidenarten neben den *Cyclorrhapha* noch weitere Taxa nutzen können (z.B. Lepidoptera) (siehe Wirtsspektren in Tab. 8 und 4.3.2).

Bei den Untersuchungen wurden Puparien und eingeschränkt auch Larven gesammelt. Dabei wurden Pupal- sowie Larval-Pupal-Parasitoide aufgenommen. Es besteht die Möglichkeit, dass auch die Larven oder die Eier durch Larval- bzw. Eiparasitoide parasitiert werden, was direkt in das „parasitoid web“ des Vogelnestes gehörte. Es gibt Berichte über Parasitierungen der Eier von endophytisch lebenden Musciden durch *Trichogramma* spp. (Singh & Sharma 2002). Die Möglichkeit wird hier aufgrund der fehlenden Nachweise bei den untersuchten Arten und Nahrungsgilden als gering eingeschätzt. Insbesondere ein spezialisierter Parasitoid dieser Stadien ist in den Vogelnestern nicht zu erwarten.

4.2.2 Die Wirte (Diptera: Cyclorrhapha)

Die vorkommenden Dipterenarten werden im Folgenden nach Familien geordnet diskutiert. Die Reihenfolge richtet sich dabei zur besseren Übersichtlichkeit nach der Reihenfolge, mit der die Arten auch in den Darstellungen des „parasitoid web“ (Abb. 9 und 10) auftauchen. Die Übersicht über die Lebensweisen der vorkommenden Wirtsarten ist die Grundlage zur Betrachtung der gesamten Nahrungsnetzstruktur.

Die **Calliphoridae** (Schmeißfliegen) waren in den Untersuchungen die individuenstärkste Familie der vorkommenden Cyclorrhapha. Auch waren sie die Familie, die in der größten Anzahl Nester vertreten war (Tab. 3). Die Artenzahl war dabei eher gering, nur drei Arten konnten gefunden werden, eine davon sogar nur lokal begrenzt. Die drei Arten befanden sich unter den fünf häufigsten.

***Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830** ist die zweitindividuenstärkste Art der Untersuchung. Die Art ist nekrophag, und entwickelt sich in Aas aller Art (van Emden 1954). Aufgrund der oft schwindenden Ressource und der hohen Individuenzahlen schwankt die Größe der Puparien bei dieser Art sehr stark. Auch in den Nestern wurde die Art nur an Aas gefunden. Es ist ein durchaus regelmäßiges Phänomen, dass Jungvögel absterben. Betroffen sind einzelne Tiere während des Brutgeschäfts, die gesamte Brut oder auch Teile der Brut kurz vor dem Ausfliegen.

In 50 der untersuchten 490 Nester konnte die Art gefunden werden (Tab. 2). Dieses ist eine recht hohe Zahl, wenngleich sie die Zahlen der Habitatspezialisten der Gattung *Protocalliphora*, insbesondere von *P. azurea*, nicht erreicht. Die Individuenzahlen insgesamt und pro Nest liegen allerdings deutlich höher als die der Vogelparasiten (siehe unten und Tab. 2). Man kann die Art daher durchaus als sehr regelmäßigen Bestandteil der Vogelneftauna bezeichnen.

Calliphora vicina kann das Aas nur nutzen, wenn es feucht verwest. Oft findet man in den Nestern verstorbene Einzeltiere, die und unter der weiter genutzten Nistmulde geradezu mumifizieren. Verwesende Jungvögel treten besonders dann auf, wenn gesamte Bruten absterben oder Teile der Brut sterben und nicht mit ausfliegen und zurückbleiben. Die Zahl der Nester mit toten Jungtieren ist also noch höher als die Rate 50 von 490, in denen *C. vicina* gefunden wurde. Bei den daraufhin dokumentierten Nestern betrug der Anteil der Nester mit toten Tieren 18,7%. Lokal wurde ein auf 67,4% erhöhter Anteil nachgewiesen (siehe 3.1.2.4).

Ganz entscheidenden Einfluss auf das Vorkommen und die Häufigkeiten dieser Art hat also die Mortalität der Vögel. Gründe für eine Mortalität sind neben dem Sterben der Altvögel v.a. Nahrungsknappheit und Kälte in Schlechtwetterperioden mit viel Niederschlag. Gerade in den innerstädtischen Fundorten dieser Untersuchung war eine sehr hohe Jungvogel-Sterblichkeitsrate zu beobachten (siehe oben); entsprechend kam diese nekrophage Art dort vermehrt vor. Das Wetter kann demnach einen Einfluss auf die Häufigkeiten der Cyclorrhaphaarten haben.

Fazit: Die auf Aas spezialisierte Lebensweise lässt also das Vorkommen nur in bestimmten Nestern zu, eine Spezialisierung auf Vogelnefta besteht nicht. Im Vergleich zu den Vogelblutfliegen der Gattung *Protocalliphora* (siehe unten) sind die Individuenzahlen höher und die Vorkommen seltener, aber regelmäßig.

Vogelblutfliegen der **Gattung *Protocalliphora* (Hough, 1899)** kommen mit vier Arten im Untersuchungsgebiet vor. Alle *Protocalliphora* spp. sind obligate Parasiten in den Nestern von Vögeln, wo die Jungvögel parasitiert werden. Die Larven ernähren sich also von Blut. Die Vogelblutfliegenlarven verpuppen sich im Nest. Die geschlüpften Imagines überwintern und suchen dann zu Beginn des Jahres wieder Nester mit beginnendem Brutgeschäft auf. Die Orientierung zu den Nestern läuft olfaktorisch (zur Biologie von *Protocalliphora* spp. siehe z.B. Gold & Dahlsten 1989 und Bennett & Whitworth 1991).

Neben den in dieser Untersuchung gefundenen Arten kommen *P. peusi*, spezialisiert auf Elster, Nebel- und Rabenkrähe (Corvidae), und *P. rognesi*, spezialisiert auf Uferschwalben (*Riparia riparia* (Hirundinidae)) (Peus 1960; Walter 1990; Rognes 1991) vor.

***Protocalliphora azurea* (Fallén, 1816)** ist eine im gesamten Untersuchungsgebiet verbreitete Vogelblutfliegenart. Diese Art ist polyphag und kommt bei vielen Singvogelarten vor (z.B. *Parus* spp., *Passer montanus*, *Sitta europaea*, *Sturnus vulgaris*, *Ficedula hypoleuca*, *Delichon urbica* (alle auch eigene Beobachtung), *Lanius collurio*, *Turdus merula* (Peus 1960; Tryjanowski *et al.* 2001)).

Die Art ist aufgrund der Lebensweise ein echter Vogelneestspezialist und sehr regelmäßig zu finden. Über den Untersuchungszeitraum wurde die Art mit über 800 Individuen in 92 der 490 Nester gefunden werden (Tab. 2). Die Individuenzahl pro Nest liegt im Median bei 5,5 (siehe 3.1.3.1). Dieses bedeutet im Schnitt weniger als ein Parasit pro Nestling. Die Zahlen können auch weitaus höher liegen (Mittelwert 45,0 bei Blaumeisen (Bouslama *et al.* 2001), Mittelwert >60 bei *Parus* sp. durch *Protocalliphora* sp. (Gold & Dahlsten 1989)). Diese hohen Zahlen werden jedoch im Untersuchungsgebiet offenbar nicht erreicht. Die maximale Zahl pro Nest bei dieser Art lag bei 47. Hohe Individuenzahlen der Parasiten in Nestern sind die Ausnahme und nicht die Regel. Nachweise durchweg hoher Zahlen sind damit kritisch zu sehen. Ihnen liegen offenbar besondere Umstände zu Grunde.

Die quantitativen Daten sind in dieser Gattung vollständiger als bei anderen, da immer alle Individuen gesammelt und gezählt wurden. Einzige Einschränkung: Es wurden zum Teil auch Larven gesammelt, von denen nicht sicher gesagt werden kann, dass sie sich auch hätten verpuppen können, um somit den Parasitoiden zur Verfügung zu stehen. Als Wirte sind sie somit nur mit diesem Hinweis zu zählen. Da dieses zahlenmäßig nicht erheblich war und Verpuppungen wahrscheinlich, werden die Gesamtzählungen trotzdem genutzt.

Mehrere Faktoren können die Zahl der Puparien pro Nest beeinflussen:

Hori *et al.* (1990) berichten, dass die Vögel (Jung- und Altvögel) direkt auf die Parasiten in ihrem Nest einwirken können, sie fressen und so ihre Zahl verringern.

Wenn die Vögel zu früh ausfliegen, müssen sich die Larven notverpuppen oder sterben ab. Die Entwicklung der Parasiten sollte mit der der Vögel synchronisiert sein, ist es jedoch nicht in allen Fällen. Wenn die Brut abstirbt, können die Larven ihre Entwicklung nicht beenden. Es wird zwar berichtet, dass sie auch fakultativ nekrophag werden können, doch dieses ist nicht sicher (Gold & Dahlsten 1989).

Die zweite gefundene Vogelblutfliegenart ist ***Protocalliphora falcozi* Séguéy, 1928**. Diese Art ist aus Nestern von *Parus* spp. beschrieben und kommt nicht im gesamten Untersuchungsgebiet vor (Peus 1960). Die nördlichste Verbreitung wird mit Oberursel (Hessen) angegeben (Walter 1990). In dieser Untersuchung konnte die Art nur an dem Fundort Bad Mergentheim (Baden-Württemberg) und aus einem Nest in Eberdingen (Baden-Württemberg) nachgewiesen werden. Die auf das südlichere Deutschland beschränkte

Verbreitung konnte also bestätigt werden. Insgesamt sind die Daten zu dieser Art bislang gering. Wesolowski (2001) untersuchte die Beziehungen zwischen der Art und den Wirtsvögeln, macht allerdings keine Angaben zur Biologie. Es findet sich in der Literatur der Hinweis, dass sich die verpuppungsreifen Larven in das Nistmaterial (bei Meisen hauptsächlich Moos, Gräser und Tierhaare) eindrehen und so eine Art Kokon entsteht (Peus 1960). Dieses charakteristische Verhalten konnte auch in der vorliegenden Untersuchung beobachtet werden und wird in 4.2.5 diskutiert.

Larven- und Puppenstadium von *P. falcozi* sind zwar unbeschrieben, doch es konnten Unterschiede herausgearbeitet werden, anhand derer auch verlassene Puparien eindeutig der einen oder anderen Art zugeordnet werden können. Merkmale, die sich bei *Protocalliphora* spp. zur Unterscheidung von Puparien eignen, gibt Whitworth (2003) an.

In den zwei Fundorten kamen beide *Protocalliphora*-Arten gemeinsam vor, zum Teil sogar im gleichen Nest. Zahlenmäßig überlegen in den Meisennestern war hier *P. falcozi*. Dieses gilt sowohl für die Zahl der Nester mit Vorkommen als auch für den Mittelwert der Individuenzahlen pro Nest. Der Unterschied in den Individuenzahlen pro Nest war allerdings nicht signifikant, die Häufigkeit des Vorkommens hingegen schon (siehe 3.1.3.1). Im gemeinsamen Verbreitungsgebiet bei Meisennestern ist also offenbar *P. falcozi* die häufigere Art, jedoch nicht zahlreicher pro Nest.

Wie vielfältig die Beeinflussungen für die Quantitäten bei den Cyclorrhaphaarten sein können, demonstrieren Heeb *et al.* (2000), die einen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von *Protocalliphora* sp., abiotischen Faktoren (hier: Feuchtigkeit) und dem Befall mit anderen Parasiten (hier: Vogelflöhen) herstellen. Geringere Nestfeuchtigkeit erhöhte die Zahl beider Ektoparasiten, in den Nestern mit einer größeren Zahl an Flöhen erhöhte sich die Prävalenz der Vogelblutfliegen bei verringerter Individuenzahl pro Nest.

Nicht unerwähnt bleiben soll die Diskussion des Einflusses dieser Parasiten auf ihre Wirte, die Vögel. Insgesamt sind die Individuenzahlen bezogen auf die Gesamtzahl der Nester und eine angenommene Gesamtzahl an Jungvögeln moderat, ebenso die Zahlen der Puparien pro Nest. Es ist nicht anzunehmen, dass durch diese Parasitierung ein entscheidender negativer Effekt ausgelöst wird. Der Einfluss der Parasitierung durch *Protocalliphora*-Larven auf die Vögel ist sehr uneinheitlich beschrieben (z.B. Mason 1944; Möller *et al.* 1990; Johnson & Albrecht 1993; Merino & Potti 1995; Christe *et al.* 1996; Heeb *et al.* 2000; Bouslama *et al.* 2001; O'Brien *et al.* 2001; Banbura *et al.* 2004; Puchala 2004).

Als Schlussfolgerung darf abgeleitet werden, dass der Befall nur im Zusammenhang mit den weiteren Ornithoparasiten zu sehen ist sowie mit ungünstigen abiotischen Faktoren. Besonders gefährdet scheinen Einzeltiere einer Brut, die ohnehin geschwächt sind. Unter normalen Bedingungen wird der negative Effekt von den Elterntieren offenbar durch vermehrtes Füttern und Änderung der Futterzusammensetzung kompensiert und kann sich höchstens indirekt im weiteren Zeitverlauf auf die Mortalitätsrate und Fitness der Elterntiere auswirken.

Fazit zu den Vogelblutfliegen:

P. azurea ist ein Habitatspezialist mit sehr regelmäßigem Vorkommen bei moderaten Individuenzahlen.

P. falcozi ist ein Habitatspezialist mit regional beschränktem Vorkommen; dort ist sie die häufigere der beiden Arten. Die Individuenzahlen sind ebenfalls moderat.

Hauptsächlich eine Art der Familie **Sarcophagidae** (Fleischfliegen) tauchte in den Untersuchungen auf. Die Art wurde als *Sarcophaga* sp. bestimmt. Die Individuenzahlen und die Zahl der Nester mit Vorkommen waren gering (Tab. 3). Für die Art wurde eine nekrophage Lebensweise nachgewiesen. Sie ernährte sich somit von toten Vögeln. Die Arten bzw. Morphospezies Sarcophagidae indet. 1 und Sarcophagidae indet. 2 kamen jeweils nur mit einem Individuum in jeweils einem Nest vor und müssen als Irrgäste gelten.

Zur Familie **Muscidae** gehört ***Potamia littoralis* Robineau-Desvoidy, 1830**. Die Art ist wenig untersucht, allerdings ausgesprochen häufig. Gerade in Familien mit unauffälligen Arten wie z.B. den Muscidae sind viele Arten nicht sehr ausführlich untersucht. Es gibt nur wenige Angaben zur Morphologie sowie auch Erwähnungen über die Lebensweise (Wallace & Snoddy 1969; Skidmore 1985), doch die Angaben sind lückenhaft oder hypothetisch. Daher fällt es schwer, die Art in eindeutiger Weise zu charakterisieren. Auch die Beobachtungen der vorliegenden Arbeit konnten nicht alle offenen Fragen klären.

Die Art ist deutlich kleiner als die Calliphoriden, insbesondere als die *Protocalliphora* spp. (die Puparien von *C. vicina* schwanken wie erwähnt in ihrer Größe enorm); das Puparium ist deutlich schmaler und von kräftigroter bis blassgelbroter Farbe.

Die Größe und vor allem auch die Farbe der Puparien der Art sind von bemerkenswerter Variabilität. Anhand schlüpfender Imagines konnten unterschiedliche Puparien doch eindeutig der gleichen Art zugeordnet werden. Dieses zeigt den Wert der Beprobung von frischen Puparien bei der Erstellung des „parasitoid web“. Ohne die Kenntnis der Imagines musste man anhand der Puparien fast zwangsläufig mehrere Arten annehmen. Es bleibt festzuhalten, dass Farbe, Größe und weitgehend auch grobe Form (Habitus) sich nicht zur Unterscheidung von Puparien eignen.

In der Ernährungsweise ist die Art ebenfalls ausgesprochen divers. Es konnte die Nutzung von Aas (Nekrophagie) und von anderen organischen Stoffen, die sich im Nest finden lassen, (Kot, Nistmaterial (Kopro- und Saprophagie)) nachgewiesen werden (Abb. 9). Skidmore (1985) erwähnt die häufige räuberische Lebensweise der Drittlarven von Musciden; bei *P. littoralis* konnte die kannibalistische Nutzung von frischen Puparien durch Drittlarven der gleichen Art nachgewiesen werden (Abb. 9). Die Zuordnung zu einer Nahrungsgilde ist bei dieser polyphagen Art nicht möglich.

Es konnten mehrere Generationen beobachtet werden, die im Vogelnest vorkamen: Kurz nach der Nistperiode im Frühsommer konnten bereits Puparien nachgewiesen werden. Auch später im Jahr war die Art präsent und ebenso im Winter, wo überwinterte Drittlarven nachgewiesen wurden, was sich mit Angaben von Skidmore (1985) deckt. Für die Erstellung einer genauen Phänologie der Art waren die Methodik und Fragestellung dieser Arbeit allerdings nicht angetan. Es ist zu vermuten, dass die Art nicht nur in Vogelnestern vorkommt, sondern auch in allen anderen Habitaten, die ihre Ansprüche erfüllen (z.B. verrottendes Holz, Nester sozialer Hymenopteren (Assis Fonseca 1968; Skidmore 1985; Papp 2000)). Die Art ist ein Generalist, wenngleich exakte und vollständige Nachweise weiterhin fehlen. Vor dieser Untersuchung gab es bereits einige Erwähnungen der Art aus Vogelnestern (z.B. Nordberg 1936; Hennig 1964; Iwasa *et al.* 1995).

Die Art ist die individuenreichste in der gesamten Untersuchung und auch die Zahl der Nester mit Vorkommen liegt mit 121 von 490 am höchsten (Tab. 2 und Abb. 9). Diese hohen

Zahlen lassen nur den Schluss zu, dass es sich um eine regelmäßige Vogelnestart handelt. Anzeichen für eine Spezialisierung auf Vogelneester gibt es allerdings nicht. Bereits anhand der Art *Calliphora vicina* zeigte sich, was bei dieser Art noch deutlicher wird: Fehlende Spezialisierung und häufiges Vorkommen schließen sich nicht aus.

***Muscina prolapsa* (Harris, 1780)** ist eine relativ große Muscidae (Puparienlänge etwa 8mm) und als Larve offenbar nekrophag oder räuberisch (Skidmore 1985). Sie kam nur in einem der untersuchten Nester vor, dort allerdings mit 19 Individuen. Dieses zeigt, dass in der Vogelneestfauna immer wieder und vielleicht sogar recht zahlreich wenig spezialisierte, vor allem saprophage oder polyphage Arten vorkommen können, die jedoch letztlich für das „parasitoid web“ und die Stabilität der Lebensgemeinschaft keine Rolle spielen. Die Struktur des Nestes ist geeignet, den Arten Lebensraum zu bieten.

Die undeterminierten **Morphospezies Muscidae** indet. 1 bis 7 kamen mit einer Ausnahme nur in sehr wenigen Individuen in jeweils nur einem Nest vor. Einzig Muscidae indet. 4 war mit insgesamt 7 Individuen in 3 Nestern vertreten (Tab. 2 und Abb. 9). Alle Arten sind als akzessorische Arten zu klassifizieren, zeigen aber, dass diese in Freilandssystemen oft und immer wieder auftauchen. Die Muscidae sind damit die artenreichste Familie in dieser Untersuchung (Tab. 3). Es ist davon auszugehen, dass, je mehr Nester man beproben würde, man auch mehr Arten finden würde. Dieses liegt in der großen Zahl dieser unspezifischen, wohl saprophagen Arten begründet.

Es konnten sechs Arten der Großgattung ***Fannia Robineau-Desvoidy, 1830*** aus der Familie **Fanniidae** nachgewiesen werden. Drei davon wurden zur Art determiniert, die anderen wurden als Morphospezies behandelt.

Da die Individuen zum Teil nicht bis zur Art bzw. Morphospezies bestimmt werden konnten und sich die Fanniiden in Größe, Form der Puparien und der Lebensweise (Saprophagie i.w.S.) nicht wesentlich unterscheiden bzw. keine wesentliche Unterscheidung zu erwarten ist, können die Arten als eine Einheit betrachtet werden. Die Zusammenfassung nahe verwandter, schlecht unterscheidbarer Arten in „parasitoid webs“ ist nicht ungewöhnlich und muss die Aussagekraft nicht schmälern. Dieses gilt allerdings nur, wenn die Biologie der Arten wie in diesem Fall grundlegend bekannt ist. Fanniiden kamen in den Vogelnestern regelmäßig vor (Tab. 2 und 3). Die Individuenzahlen sind jedoch mittelmäßig, Massenvorkommen wie bei *Calliphora vicina* oder den ebenfalls (überwiegend) saprophagen *Potamia littoralis* und *Tephroclamys tarsalis* (siehe unten) wurden nicht nachgewiesen (Tab. 2 und 3).

Die determinierten Arten sind (1) *Fannia canicularis* (Linnaeus, 1761): polyphag und weit verbreitet, aus Vogelnestern bekannt (Iwasa *et al.* 1995; Rozkosny *et al.* 1998), (2) *Fannia clara* Collin, 1939: aus Vogelnestern bekannt (Rozkosny *et al.* 1998) und (3) *Fannia lineata* (Stein, 1895): aus Vogelnestern bekannt (Hennig 1964; Rozkosny *et al.* 1998).

***Tephroclamys tarsalis* (Zetterstedt, 1847)** ist die einzige in den Nestern nachgewiesene Art der Familie **Heleomyzidae** (Acalyprtrata). Sie ist ebenfalls sehr unzureichend untersucht. Angaben zur Biologie fehlen weitestgehend. Die Art ist deutlich kleiner als die vorigen (Puparienlänge etwa 4mm) und saprophag. Die genaue Nahrungsressource kann nicht angegeben werden, doch wurde eine andere Ernährung als eine saprophage nicht nachgewiesen.

Über die Phänologie ist nicht viel bekannt. Es konnten in dieser Untersuchung zu verschiedenen Zeiten volle Puparien und Larven gefunden werden (kurz nach der Nistperiode, im Verlauf des Jahres und im Winter). Hier handelt es sich offenbar um mehrere Generationen, die sich im Vogelnest entwickeln. Die Art ist zeitlich nicht eng an das Brutgeschehen gekoppelt, da weder Aas noch die lebenden Vögel genutzt werden, und tritt somit auch später in den Nestern auf. Man kann vermuten, dass auch diese Art in allen Habitaten vorkommt, die den Ansprüchen entsprechen, und kein Vogelnestspezialist ist. Es gibt Nachweise aus Fuchskot (Papp 2002) und aus Hornissennestern (Papp 2000).

Die Art kommt regelmäßig und zahlreich in den Vogelnestern vor (Tab. 2 und Abb. 9). Diese eine Art übersteigt in der Zahl der Nester mit Vorkommen die gesamten *Fannia*-Arten und in der Individuenzahl auch die ornithoparasitische *P. azurea* (Tab. 2). Auch in der Literatur wird die Art bereits aus Vogelnestern erwähnt (Woodroffe 1954; Hicks 1971). Sie ist ein fester Bestandteil der cyclorrhaphen Vogelnestfauna.

Die Art ***Ornithomya avicularia* (Linnaeus, 1758)** (Vogellausfliege) aus der Familie **Hippoboscidae** unterscheidet sich in ihrer Lebensweise von anderen Cyclorrhapha. Sie ist pupipar, es gibt also kein frei lebendes Larvenstadium. Stattdessen wird die verpuppungsreife Larve abgelegt, die sogleich ein charakteristisches, aberrantes Puparium formt (Ziegler 2005). Die Imagines sind Parasiten an den Vögeln. Die Puparien finden sich dann in den Nestern. Die Art ist daher ein Vogelnestspezialist.

Zahl der Nester mit Vorkommen und Individuenzahl sind verglichen mit anderen Arten und Familien deutlich geringer (Tab. 2 und 3). Besonders die Individuenzahlen pro Nest sind gering. Dieses ist direkt auf die Pupiparie zurückzuführen, die die Nachkommenschaft pro Weibchen gegenüber etwa den oviparen nekrophagen Arten wie *C. vicina* entscheidend verringert. Es handelt sich hier beispielhaft um den Nachweis, dass eine spezialisierte Art im Habitat nicht unbedingt häufiger vorkommen muss als eine unspezialisierte. Dieses zeigt den Wert der genauen Diskussion eines Nahrungsnetzes neben der reinen Abbildung der Quantitäten.

Die Art hat ein breites Wirtsspektrum und ist von über 60 Vogelarten bekannt (Müller 1997). Es kommt noch eine zweite Art der Gattung, *Ornithomya fringillina* (Curtis, 1836), bei höhlenbrütenden Singvögeln vor (Müller 1997), die jedoch nicht nachgewiesen werden konnte. Die Unterscheidung anhand der Puparien ist in der Literatur nicht beschrieben und möglicherweise schwierig oder unmöglich; daher kann die zweite Art in ihrem Vorkommen nicht sicher ausgeschlossen werden.

***Meoneura lamellata* Collin, 1930 (Carnidae):** Die Art ist in Relation zu den anderen Taxa ausgesprochen klein. Die Puparien sind nur etwa 2mm groß. *M. lamellata* lebt als Larve wahrscheinlich saprophag (Hennig 1937). Die Nachweise aus Vogelnestern sind durchaus zahlreich, so dass eine Bindung an die Nester denkbar ist (Nuorteva & Järvinen 1961; Hicks 1971). Für den Nachweis einer Bindung fehlen allerdings weitere Daten. Die Art konnte nur an einem Fundort in Baden-Württemberg nachgewiesen werden. Möglicherweise fehlt sie in Norddeutschland.

Die Familie **Phoridae (Buckelfliegen)** wurde mit zwei Arten nachgewiesen. Eine davon wurde als Art der Großgattung *Megaselia* Rondani, 1856 identifiziert. Sie gehören nicht zu den Schizophora, also der Verwandtschaft der „höheren Fliegen“ wie Muscidae, Calliphoridae etc., sondern in die Überfamilie Phoroidea (Ziegler 2005).

Es gibt in dieser Gruppe Parasitoide, polyphage Arten und eine große Bandbreite weiterer Lebensweisen (Ziegler 2005). Für beide vorkommenden Arten wird angenommen, dass es sich um saprophage Arten handelt, die nicht auf das Vogelnest spezialisiert sind. Die Individuenzahlen sind gering (Tab. 3 und Abb. 9). Das Nest ist allerdings durchaus als geeigneter Lebensraum für verschiedene Phoridenarten anzusehen. In diesem Sinne sind die Phoriden mit den Musciden zu vergleichen.

Beide gefundenen Arten der Familie **Syrphidae (Schwebfliegen)** mit äußerst geringen Häufigkeiten sind als nicht charakteristisch für Vogelnester zu bewerten. Ob sich die Individuen nur zur Verpuppung im Nest einfanden (was aufgrund der wenigen Individuen wahrscheinlich ist) oder sich in einem feuchten Nest entwickelten, ist nicht zu sagen.

Unter den nachgewiesenen Arten der Familie **Tachinidae (Schmarotzerfliegen)** sind die Ohrwurmparasitoide ausführlicher zu diskutieren. Bei diesen Arten wurden auch genaue Daten zur Lebensweise und zur Phänologie erhoben.

***Triarthria setipennis* (Fallén, 1810)** ist die Tachinidae, von der es bei weitem die zahlreichsten Nachweise aus Vogelnestern gibt (z.B. Pugh 1938; Hicks 1971; Krivokhatskii & Nartshuk 2001). Die Art ist die im Untersuchungsgebiet häufigere von zwei Tachinidenarten, die sich endoparasitisch als Koinobionten in Ohrwürmern (Dermaptera) entwickeln. Beide Arten sind wirtsspezifisch. Neben dem Gemeinen Ohrwurm *Forficula auricularia* gibt es für *T. setipennis* rare Nachweise für die nichtheimische Art *F. decipiens* und den Gebüschohrwurm *Apterygida media* (Thompson 1928; van Emden 1954; Tschorsnig & Herting 1994).

Regelmäßig und durchaus individuenreich wurde die Art auch hier über die gesamte Untersuchung nachgewiesen (Tab. 2). Grund für diesen Nachweis ist die Nutzung der Vogelnester und Nisthöhlen als Unterschlupf von Ohrwürmern, insbesondere *Forficula auricularia*. Da diese Ohrwürmer genutzt werden, muss *T. setipennis* dem Vogelnest zugewiesen werden, aber auch in einem abgetrennten Kompartiment betrachtet werden.

In den Zusatzuntersuchungen zur Biologie dieser Art konnte sie als im Untersuchungsgebiet häufig nachgewiesen werden; diese Untersuchungen beziehen sich auf den Raum Hamburg. Der absolut überwiegende Datensatz stammt aus einer innerstädtischen Population von *F. auricularia*. Die Parasitierungsrate lag im Juli und August zwischen 7,9% und 10,8% (Abb. 13), wobei nicht ganz ausgeschlossen werden kann, dass in seltenen Fällen auch zwei Tachinidenlarven aus einem Wirtsindividuum gekommen sein könnten (Mote *et al.* 1931). Zu dem zweiten hier untersuchten Fundort bestand kein Unterschied, was auf eine gleichmäßige Parasitierungsrate hindeutet (siehe 3.1.3.3). Die Werte der Parasitierungsrate decken sich auch mit den Angaben von Kuhlmann (1995) für Fundorte in Norddeutschland. Die Raten zu einem späten Sammelzeitpunkt im September unterscheiden sich ebenfalls nicht (Kuhlmann 1995: 1,7%; hier: 1,7%).

Alle Proben wurden aus Nistkästen entnommen. Dieses geschah jedoch unabhängig vom Brutgeschäft der Vögel, wenngleich einige Kästen in der Saison auch von Vögeln besetzt gewesen waren.

Die Phänologie der Art (Abb. 13) unterscheidet sich in Teilen von den Literaturangaben:

Die Art überwintert als Puparium und zeigt eine Generation plus eine zweite Teilgeneration. Dieses entspricht den bisherigen Angaben für Mitteleuropa (Tschorsnig & Herting 1994; Kuhlmann 1995). Die zweite Teilgeneration ist in ihrem Schlupf gegenüber den Daten von Kuhlmann (1995) nach vorn verschoben und in ihrem Umfang deutlich erweitert. An einem südlicheren Fundort (Delemont, Schweiz) gibt Kuhlmann (1995) früheren Schlupf und eine

größere zweite Generation an, was den in dieser Arbeit gefundenen Ergebnissen besser entspricht. Phillips (1983) gibt für die Art in Bristol (UK) nur eine Generation pro Jahr an. Möglicherweise ist die vorgefundene Phänologie, die der deutlich südlicheren Populationen ähnelt, auf die klimatischen Verhältnisse des Jahres oder auf allgemeine klimatische Trends zurückzuführen. Sie könnte auch Ausdruck der beschleunigten Entwicklung aufgrund der innerstädtischen Lage der Population sein. Die Einflüsse auf die Phänologie der Art müssen in weiteren Untersuchungen geklärt werden. Die längste Larvalentwicklungsdauer wird von Kuhlmann (1995) mit 69 Tagen angegeben, was hier bestätigt werden konnte (65 Tage). Ab dem Zeitraum Anfang Juli bis in den Oktober hinein sind Puparien dieser Art als Wirte verfügbar.

Der Einfluss der zweiten Generation auf die Parasitierungsraten ist nicht deutlich nachweisbar. Offenbar heben sich Neuparasitierungen und bereits verpuppte Tiere in ihrer Menge ungefähr auf. Durch die zum Teil langen Larvalzeiten und den Fakt, dass es sich bei der zweiten nur um eine Teilgeneration handelt, überlappen sich die Generationen und lassen das Bild der Phänologie auf den ersten Blick wenig durchschaubar aussehen (Abb. 13).

Kuhlmann (1995) macht Angaben zur Biologie der Art: Die Art ist ovovivipar, d.h. es werden Eier abgelegt, aus denen sofort die Erstlarven schlüpfen, die dann aktiv die Wirte aufsuchen. Die Orientierung der Weibchen läuft offenbar olfaktorisch. Nach der Larvalzeit schlüpft die Larve aus dem Ohrwurm und verpuppt sich in direkter Nähe. Dieses geschieht oftmals ganz offen, so dass die Puparien direkt zwischen den Ohrwürmern an deren Versteck aufzufinden sind. Daher sind die Puparien in den Nisthöhlen regelmäßig anzutreffen. Die Wirte sterben. Angaben zur charakteristischen Morphologie der Puparien gibt O'Hara (1996).

Ein kurzer Hinweis zur Taxonomie der Art: Es ist bislang unklar, ob es sich bei den Ohrwurmparasitoiden um eine Art *T. setipennis* oder um zwei Arten *T. setipennis* und *T. spinipennis* handelt. Da hier der Theorie gefolgt wird, die von einer Art mit leicht unterschiedlich gefärbten Tieren ausgeht (siehe Mesnil 1965; Kuhlmann 1995), wird nur die Art *T. setipennis* genannt. Auch Literaturangaben über *T. spinipennis* werden mitdiskutiert.

Die seltenere Art der Ohrwurmparasitoide ist ***Ocytata pallipes* (Fallén, 1820)**. Einziger nachgewiesener Wirt ist *Forficula auricularia* (Kuhlmann 1994). Die Parasitierungsrate ist deutlich geringer, beträgt nur maximal 1,26% (siehe 3.1.3.3). Die geringe Parasitierungsrate, in der Regel unter 1%, entspricht in etwa der bei Kuhlmann (1994). Es deutet sich an, dass die Art in Küstengebieten häufiger ist (Phillips 1983; Kuhlmann 1994). Die Phänologie dieser Art sowie die Lebensweise sind deutlich anders als bei *T. setipennis*.

Bei Tachiniden und anderen parasitischen Calytrata gibt es im Wesentlichen drei Strategien des Wirtsbefalls, (1) das direkte Anstechen vor allem weniger beweglicher Wirte oder das direkte Belegen mit einem Ei; diese Strategie konnte sich bei den agilen Ohrwürmern nicht entwickeln, (2) die Ovoviviparie mit einer beweglichen Erstlarve wie bei *T. setipennis* beschrieben und (3) das Ablegen von Mikroeiern; die Eier werden auf die Nahrung der Wirte abgelegt, sind hartschalig und werden von den Wirten gefressen; die Larven schlüpfen dann im Magen des Wirtes; die Eier müssen ausgesprochen zahlreich sein; diese Strategie verfolgt *O. pallipes* (Kuhlmann 1994).

Auch bei dieser Art gibt es eine Generation plus eine zweite Teilgeneration (siehe 3.1.3.3). Es überwintern allerdings nicht die Puparien sondern die Larven im Wirt. Die Ohrwürmer überwintern als Imagines. Dieses entspricht den Angaben von Kuhlmann (1994).

Bis in den Oktober schlüpfen noch Imagines, die dann erneut die Ohrwürmer parasitieren. Auch bei dieser Art sind also von Juli bis zum Oktober Puparien vorhanden, die dann allerdings nicht überwintern. Die nächsten Puparien sind erst im folgenden Jahr vorhanden.

Die verschiedenen Strategien und die offensichtlich unterschiedlichen Häufigkeiten der um dieselben Wirte konkurrierenden Tachinidenarten können als Beispiel einer Einnischung von Parasitoidenarten durch Unterschiede in der Phänologie und der Strategie direkt bei dem Parasitierungsakt gelten. Aufgrund der einfachen Beprobung und der großen Häufigkeiten würden sich die Ohrwurmparasitoidenarten für genauere Untersuchungen zur Konkurrenzvermeidung bei parasitischen Dipteren anbieten.

Die Gesamtparasitierungsrate ist durch die inter- und intraspezifisch überlappenden Generationen schwer zu beziffern. Über das Jahr wird die Parasitierungsrate der Ohrwurmgeneration deutlich über 10% liegen. Auch in der Literatur sind Angaben zu Parasitierungsraten in der Regel Angaben zur Parasitierungsrate an einem bestimmten Zeitpunkt (Kuhlmann 1994, 1995).

Die hohe Parasitierungsrate erklärt das vielfache Auftreten von *Triarthria setipennis* in den untersuchten Vogelnestern. Hunderte von Ohrwürmern können einen Nistkasten bevölkern und damit können auch mehrere *T. setipennis*-Puparien direkt vor Ort gefunden werden. Für *Ocytata pallipes* gilt prinzipiell das gleiche, nur ist die Art im Ganzen seltener und eine Generation ist aus dem Vogelnest ausgelagert, da die Ohrwürmer in Erdhöhlen überwintern und im nächsten Frühjahr auch nicht mehr aggregieren.

Die Ohrwürmer wurden oftmals als Schädlinge und Lästlinge eingeschätzt (Crumb *et al.* 1941; Bower 1992). Andere Untersuchungen zeigten, dass die Art *F. auricularia* überwiegend räuberisch lebt und somit als Nützling bei der biologischen Kontrolle von Aphiden angesehen werden kann (Carroll & Hoyt 1984). Beide Tachinidenarten wurden in ihrer Eignung bei der biologischen Kontrolle von Ohrwürmern bewertet. *T. setipennis* und *O. pallipes* wurden daher nach Nordamerika eingeführt (Mote 1931). *T. setipennis* konnte sich dort offenbar etablieren (Barthell & Stone 1995).

Zwei **weitere Tachinidenarten** wurden festgestellt, jeweils nur mit einem Individuum in jeweils einem Nest. Sie sind daher als seltene Irrgäste anzusehen, die ihren Wirt verlassen und zur Verpuppung das geschützte Vogelnest aufgesucht haben.

Schlussfolgerungen zu den cyclorrhaphen Dipteren

Wenn man die Arten ausschließt, die als Irr- oder Zufallsgäste bzw. als in keiner Weise spezifisch für das Vogelnest zu gelten haben, dann reduziert sich die Zahl der Dipterenarten von 32 auf 13. Die Beschränkung findet auf Arten aus mehr als 3 Nestern und/oder mit mehr als 30 Individuen statt. Die Art *Meoneura lamellata* bleibt also auch nach dieser Bereinigung im Nahrungsnetz vorhanden. Sie wurde zwar nur in 3 Nestern nachgewiesen, hierbei jedoch relativ individuenstark und nur an einem der südlicheren Fundorte, also einer geringeren Zahl von möglichen Nestern. Darüber hinaus taucht die Art wiederholt in der Literatur als Vogelnestart auf. Eingeschlossen wurde als Ausnahme die zweite Art der Ohrwurmparasitoiden *Ocytata pallipes*, da sie eine spezialisierte Lebensweise aufweist, die in der folgenden Diskussion eine Rolle spielt. Die bereinigte Darstellung zeigt Abb. 34.

Alle Wirts-Parasitoid-Verbindungen beziehen sich auf diese 13 ausgewählten Arten. Eine Ausnahme bildet dabei die Phoridae *Megaselia* sp. (siehe 4.2.3). In der Gesamtbewertung eines „parasitoid web“ ist das Phänomen der zahlreichen seltenen Arten nicht wegzudenken. In der folgenden Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen können die Arten in vielerlei Hinsicht außer Acht gelassen werden. Ausnahmen sind entsprechend deklariert.

Der mehrfach verwendete Begriff „Saprophagie“ kann sowohl allgemein für die Verwertung toter organischer Substanz stehen als auch im engeren Sinne für die Verwertung toter pflanzlicher Substanz verwendet werden (Schäfer 1992). Es soll in dieser Arbeit bei der Diskussion der Ernährungsweisen der Wirtsarten mit „Saprophagie“ letzteres gemeint sein, während die übergeordnete Lebensweise mit „im weiteren Sinne saprophag“ bezeichnet wird.

Bei den Wirtsarten im Vogelnest überwiegen in Individuenzahl, Zahl der Nester mit Vorkommen sowie in Artenzahl die im weiteren Sinne saprophagen Arten (Abb. 9): Dabei sind die saprophagen und die nekrophagen nicht eindeutig zu trennen und es gibt Überschneidungen zwischen beiden (z.B. *Potamia littoralis*). Bei anderen Arten ist ihre genaue Ernährungsweise bislang unbekannt (z.B. *Tephroclamys tarsalis*). Ob es sich um rein saprophage, ergänzend koprophage oder sapro- und nekrophage Arten handelt, ist für die weiterführende Einschätzung der Bedeutung im „parasitoid web“ nicht erheblich. Eine grobe Aufstellung in der Auswahl der 13 häufigeren Arten sieht folgendermaßen aus:

Es kommen 8 im weiteren Sinne saprophage Arten vor, 2 davon sind rein nekrophag (*C. vicina* und *Sarcophaga* sp.). 3 Arten sind Vogelparasiten und damit echte Spezialisten. 2 Arten sind die Parasitoide der Ohrwurmparasitoide.

Für im weiteren Sinne saprophage Arten, die verbreitet hohe Reproduktionsraten haben, steht im Vogelnest eine große Menge Substrat über einen relativ langen Zeitraum zur Verfügung. Es sind nicht nur die relativ regelmäßig auftretenden toten Vögel (Aas), die vollständig genutzt werden können, sondern auch das Nestmaterial selbst. Vogelkot kann zur Koprophagie hinzukommen. Es kann daher nicht überraschen, dass diese Arten die größte Gruppe bilden. Spezialisten sind in dieser Gilde nicht auszumachen. Das Vogelnest wird neben anderen Habitaten und Biochorien genutzt, wenngleich die Frage, welche das im Einzelfall sind, für die beiden sehr häufigen Arten *P. littoralis* und *T. tarsalis* bisher nicht vollständig geklärt ist (siehe oben). Für die drei häufigen *Fannia*-Spezies gilt die fehlende Spezialisierung auf das Vogelnest ebenso. Die nekrophagen Arten findet man auch an dem Aas anderer Tiere.

Die Vogelparasiten kommen zahlreich und regelmäßig vor. Diese Arten sind selbstverständlich alle Spezialisten. Hier muss also der Grad der Spezialisierung betrachtet werden: Viele Arten kommen auch bei anderen Vogelarten vor und sind auch nicht beschränkt auf die Nester höhlenbrütender Singvögel. Diese Polyphagie gilt für *Ornithomya avicularia* und *Protocalliphora azurea* (siehe oben). Innerhalb der Spezialisten sind diese Vogelparasitenarten als polyphage Generalisten zu bezeichnen. Lediglich *Protocalliphora falcozi* könnte auf Höhlenbrüter oder vielleicht sogar auf Meisen spezialisiert sein.

Die Ohrwurmparasitoide stehen wie erwähnt etwas außerhalb. Ihre Wirte nutzen dieselben Lebensräume wie die Vögel und es entsteht eine räumliche Verbindung. Ob die Vogelbrut einen direkten Einfluss auf Ohrwürmer und Ohrwurmparasitoide hat, ist nicht bekannt. Es

ließe sich denken, dass Höhlen mit Nestern besser als Unterschlupfe geeignet sind oder die Nester sogar als Jagdrevier der Ohrwürmer in Frage kämen. Explizit ist zu sagen: Das Kompartiment wird über die Wirte gebildet, räumlich und auch zeitlich ist die Verbindung mit den weiteren Arten gegeben. Durch das parallele Vorkommen, wenngleich auch unterschiedlich begründet, gibt es trotzdem eine gemeinsame Diskussionsgrundlage.

Bei allen im weiteren Sinne saprophagen Arten und bei den Vogelparasiten sind es eindeutig die brütenden Vögel, die die Grundlage für die Vorkommen bilden. Durch das Brutgeschäft mit seinen Folgen entsteht das Habitat und bietet die Möglichkeit für diese Vielzahl von Arten (auch inklusive der allermeisten akzessorischen Arten) sich hier zu entwickeln. Die Diversität der Wirte gründet sich demnach auf die Präsenz der Vögel.

4.2.3 Die Parasitoide (Hymenoptera: Apocrita) und die Wirts-Parasitoid-Beziehungen

Die Wirts-Parasitoid-Beziehungen können auf der Grundlage der qualitativen und quantitativen Daten sowie der Angaben zu Lebensweise und Spezialisierung der Wirte und der Parasitoide bewertet werden. Diese Bewertung ist der entscheidende Schritt zum Verständnis des „parasitoid web“ und der Parasitoidenbiologie ausgewählter Arten, die in 4.3 folgt. Die Quantifizierung und die Qualifizierung der Angaben des Nahrungsnetzes werden durch die Bewertung auf eine nächste Ebene gestellt.

Es gibt Puparien, bei denen unklar ist, ob eine Parasitierung vorliegt oder nicht. Auch gibt es oft abgestorbene Puppen, die möglicherweise von Parasitoiden angestochen, aber nicht erfolgreich parasitiert wurden. Host-feeding kann eine der Ursachen sein. Diese „unerklärte Sterblichkeit“ wurde auch bei der Parasitierung von Musciden in Viehställen festgestellt (Weinzierl & Jones 1998). Bei der Berechnung einer Parasitierungsrate sind solche Faktoren zu bedenken. Das weitere Problem der Parasitierungsraten, die oftmals nur Parasitierungsraten zu einem bestimmten Zeitpunkt sind, wurde bereits beschrieben (siehe 4.2.1). Es ist letztlich ebenso wertvoll wie eine Parasitierungsrate, wenn man die Aussage tätigen kann, ob eine Parasitierung selten, regelmäßig oder häufig auftaucht, wenn man dafür die Ergebnisse nicht durch die Probennahme verfälscht. Man umgeht die Unwägbarkeiten einer Ratenberechnung. Eine exakte Quantifizierung der Parasitierungsrate ist daher immer fehlerbehaftet und wird als nicht entscheidend für den Wert eines „parasitoid web“ eingeschätzt. Auf eine vollständige Quantifizierung des vorgestellten Nahrungsnetzes im Sinne von Lewis *et al.* (2002) wurde daher verzichtet. Unter diesem Gesichtspunkt sind auch die Parasitierungsraten in Abb. 9 zu sehen. Sie dienen als Größenordnung in einer schnell greifbaren Darstellung.

Die Diskussion der Wirts-Parasitoid-Beziehungen folgt wie die der Wirte in 4.2.2. der Reihenfolge aus den Darstellungen des „parasitoid web“ in Abb. 9 und 10.

Für die Art *Calliphora vicina* wurden drei Parasitoidenarten nachgewiesen. Die Parasitierung durch *Phygadeuon sp.* (Ichneumonidea: Ichneumonidae) war dabei sehr selten; sie wurde nur einmal direkt nachgewiesen. Die Arten der Gattung *Phygadeuon* parasitieren cyclorrhaphe Dipteren, unter anderem aus den Familien Tachinidae und Calliphoridae. *Phygadeuon* spp. sind solitäre, ektoparasitische Idiobionten (Wahl & Sharkey 1993).

Aus anderen Habitaten sind Arten der Gattung als regelmäßig vorkommend bekannt (McKay & Galloway 1999a). Bei den Aasfliegen im Vogelnest können sie nur vorkommen, wenn das Aas (vermutlich olfaktorisch; bisher nicht untersucht) auch in der Höhe in einer Nisthöhle geortet werden kann. Grund für das ausgesprochen seltene Vorkommen könnte sein, dass die Wirtssuche nicht in größeren Höhen durchgeführt wird. Aus den anderen Cyclorrhapha, die in den Nestern vorkamen, gibt es für die Arten der Gattung keine Nachweise (Herting & Simmonds 1973 (Ausnahme: *Sarcophaga* spp. und *T. setipennis* (siehe unten))).

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *Phygadeuon* sp. an *C. vicina*: sehr selten

Die zweite Parasitoidenart bei *C. vicina* ist ***Alysia manducator* (Panzer, 1799)** (Ichneumonoidea: Braconidae: Alysiinae), ein Endoparasitoid und Koinobiont. Die Art ist deutlich größer als die Pteromaliden, die in der Untersuchung dominierten (siehe unten). Parasitiert werden die Larven cyclorrhapher Dipteren, die Imago schlüpft dann aus dem Puparium. Die Art ist also ein Larval-Pupal-Parasitoid und daher gut nachweisbar.

Generell sind die Alysiinae Parasitoide von Cyclorrhapha. Ein Merkmal der Unterfamilie sind die exodonten Mandibeln (Wahl & Sharkey 1997). Da es sich um einen Endoparasitoiden handelt, zeigt auch die Öffnung von parasitierten Fliegenpuparien ein anderes Bild als bei den Ektoparasitoiden: Bei diesen kann man einen Rest der parasitierten Puppe finden, bei *Alysia manducator*, die sich ja innerhalb der Larve befand, zeigen sich keine Rückstände und die Innenwand des Pupariums (Larvenhaut der Drittlarve) ist kokonartig ausgekleidet. Daher kann auch bei verlassenen Puparien oder abgestorbenen Parasitoiden eine Aussage gemacht werden, ob es sich um Ektoparasitoide oder Endoparasitoide gehandelt hat.

Nur in wenigen Nestern konnte die Parasitierung zweifelsfrei nachgewiesen werden, dort allerdings in großer Zahl, d.h. mit einer hohen Parasitierungsrate. Da diese Nester von verschiedenen Fundorten stammten, ist davon auszugehen, dass diese Parasitierung im Untersuchungsgebiet wiederholt auftritt und kein lokales Phänomen darstellt. Die Art *C. vicina* ist der einzige Wirt dieses Parasitoiden im Vogelnest, die nahe verwandten und etwa ähnlich großen *Protocalliphora* spp. wurden nicht parasitiert, auch nicht *Potamia littoralis*.

In Aas an anderen Orten, hauptsächlich in Bodennähe, tritt die Art sehr viel häufiger auf (Reznik *et al.* 1992; Grassberger & Frank 2004). Auch hier kommt *C. vicina* als Wirt in Frage, da sie wie erwähnt nicht auf Vogelnester beschränkt ist. In Aas außerhalb von Nestern ist eine insgesamt höhere Parasitierungsrate anzunehmen. Es fällt offenbar den zur Oviposition bereiten Weibchen nicht leicht, die Nester mit Aas aufzusuchen. Als Reiz der Wirtssuche ist die olfaktorische Wirkung von Aas nachgewiesen (Reznik *et al.* 1992). Daraus lässt sich schließen, dass die Suche auf Bodennähe beschränkt ist und die ovipositionsbereiten Weibchen somit das Aas in den Nestern weniger leicht finden können. Der Großteil an Aas befindet sich am Boden, so dass eine Spezialisierung von Aasfliegenspezialisten auf eine bodennahe Suche die höchste Effizienz verspricht. Wenn doch Weibchen in ein Nest mit Aas vordringen, wird parasitiert. Die Wirtserkennung erfolgt taktil (Reznik *et al.* 1992).

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *Alysia manducator* an *C. vicina*: allgemein häufig, im Vogelnest weniger häufig, aber regelmäßig

Auch ***Nasonia vitripennis* (Walker, 1836)** (Chalcidoidea: Pteromalidae: Pteromalinae) nutzt die Calliphoridae *Calliphora vicina*. *N. vitripennis* ist eine kosmopolitisch vorkommende Parasitoidenart. Die Größe der Weibchen beträgt etwa 2mm (Darling & Werren 1990). Die Art ist gregär und ektoparasitisch und ein Idiobiont (Whiting 1967). Nur die Weibchen sind flugfähig. Aus Vogelnestern und aus Aas ist die Art besonders bekannt.

Sie ist leicht zu züchten und daher als Labortier für genetische Untersuchungen, für Arbeiten zur Geschlechtsbestimmung und z.B. bei Untersuchungen des Einflusses von *Wolbachia*-Bakterien auf die Speziation sehr präsent (siehe Darling & Werren 1990; Werren 1998). *N. vitripennis* ist auch Gegenstand der weiteren Untersuchungen zur Parasitoidenbiologie in 4.3 und wird dort ausführlich diskutiert.

Diese Pteromalidae ist der weitaus häufigste Parasitoid der Fliegenart *C. vicina*. Aus zahlreichen Nestern ist diese Verbindung nachgewiesen. Allein 3614 Individuen des Parasitoiden aus 389 Puparien wurden genau ausgezählt (siehe 3.1.3.2). Die Nachweise durch Schlupflöcher liegen noch viel höher. Da *N. vitripennis* als einzige Pteromalidae aus *C. vicina* nachgewiesen wurde und der einzige weitgehende Vogelnestspezialist unter den Parasitoiden ist (siehe unten), darf angenommen werden, dass alle durch Pteromaliden verursachten Schlupflöcher auf *N. vitripennis* zurückzuführen sind. Auch die Parasitierungsrate von 71,8% (Tab. 5) ist auf diese Art zurückzuführen.

N. vitripennis parasitiert auch die beiden vorkommenden Arten der Vogelblutfliegengattung *Protocalliphora*. Hier ist die Art sogar der insgesamt einzige nachgewiesene Parasitoid und somit für alle Parasitierungsereignisse verantwortlich. Die Parasitierungsrate bei *P. azurea* ist hoch, liegt über die gesamte Untersuchung in mehreren Fundorten bei etwa 40% (siehe 3.1.3.1). Bei *P. falcozi* liegt sie niedriger, Gründe hierfür werden in 4.2.5 diskutiert. Die Assoziation zwischen *N. vitripennis* und *P. azurea* ist mehrfach beschrieben (Peus 1960; Erzinclioğlu 1984; Abraham 1985), die Parasitierung von *P. falcozi* stellt einen Neunachweis dar. Zwei weitere Chalcidoidea wurden als Parasitoide von *Protocalliphora* spp. beschrieben. Beide sind offenbar selten, nicht spezialisiert oder geographisch beschränkt und konnten nicht nachgewiesen werden. Es handelt sich um *Tachinaephagus zealandicus* (Encyrtidae) (Gold & Dahlsten 1981) und *Morodora armata* (Pteromalidae) (Gahan 1933).

Die Wirte *C. vicina* und *Protocalliphora* spp. kommen meistens alternativ vor, manchmal auch gemeinsam. Wenn die Brut abstirbt, sterben vielfach auch die ihrer Nahrungsgrundlage entzogenen Vogelblutfliegen, dafür treten die Aasfliegen auf. In beiden Fällen wären also Wirte für *N. vitripennis* in den Nestern vorhanden.

Auch die Puparien von *Potamia littoralis* (Muscidae) werden regelmäßig von *N. vitripennis* parasitiert. Hier liegt die Parasitierungsrate deutlich niedriger (Tab. 5). Grund sind die verschiedenen Generationen der Wirtsart, bei der eine Generation im Sommer kurz nach der Brutperiode, die Aas oder Kot nutzt, stärker parasitiert wird (regelmäßiger Nachweis der Parasitoide in den Saisons 2004 und 2005) und weitere Generationen, die z.T. auch überwintern und die offenbar saprophag leben, weniger parasitiert werden (siehe 4.2.5).

N. vitripennis ist an das Vogelneest angepasst. Es wird sehr oft aufgesucht und alle potenziellen Wirte, die dort zur Verfügung stehen, werden parasitiert. Dazu gehören alle Arten, die während oder kurz nach der Brutperiode präsent sind: Das sind die Vogelparasiten (mögliche Ausnahme *Ornithomya avicularia* (siehe 4.2.5 und 4.3.2)), die Aasfliegen und die sapro-koprophagen Fliegen. Danach geht *N. vitripennis* vermehrt in eine Diapause und/oder sucht andere Habitate auf (Schlein 2002). Das Auftreten von Imagines der Parasitoidenart nimmt im Juli ab und geht zum Beginn des Septembers gänzlich zu Ende (Schlein 2002). Die deutlich nach der Brutzeit auftretenden Fliegenpuppen werden nicht mehr oder nur noch wenig genutzt.

Auch Puparien von *Sarcophaga* sp. werden parasitiert. Es handelt sich um eine nekrophage Art, die relativ groß ist (Puparienlänge etwa 10mm). Sie kommt vergleichsweise selten in Vogelnestern vor. Man kann hier schlussfolgern, dass diese Art von den wirtssuchenden *N. vitripennis*-Weibchen im Nest einfach mitgenutzt wird.

Wie *N. vitripennis* ihre Wirte findet und wie das Wirtsspektrum zu bewerten ist, wird in 4.3 diskutiert.

Ob auch *A. manducator* oder *Phygadeuon* sp. andere nekrophage Arten wie *Sarcophaga* spp. parasitieren könnten, kann nicht ausgeschlossen werden, wurde jedoch nicht nachgewiesen.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen:

N. vitripennis an *C. vicina*: sehr häufig

N. vitripennis an *P. azurea*: sehr häufig

N. vitripennis an *P. falcozi*: häufig, durch besonderes Verhalten der Wirtsart eingeschränkt (siehe 4.2.5)

N. vitripennis an *P. littoralis*: häufig, durch Unterschiede in der Phänologie zeitlich eingeschränkt (siehe 4.2.5)

N. vitripennis an *Sarcophaga* sp.: bei Vorkommen des Wirtes offenbar häufig

Es konnte auch eine Hyperparasitierung von *Alysia manducator* durch *N. vitripennis* nachgewiesen werden. Der einzige bisherige Nachweis dieser Wirts-Parasitoid-Beziehung ist eine einfache Nennung und daher für eine Bewertung nicht aussagekräftig (Thompson 1958). Bei der Parasitierung wurden die Puppen von *A. manducator*, die sich in den Puparien von *Calliphora vicina* befanden, durch *N. vitripennis* parasitiert. Es schlüpften dann die Pteromaliden aus dem Puparium. Dieses konnte mehrfach beobachtet werden, in allen Nestern mit zahlreichem Nachweis von *A. manducator*.

Es handelt sich um einen echten fakultativen Hyperparasitismus, der in dieser ausführlichen Form für *N. vitripennis* noch nicht beschrieben wurde. Die Daten deuten allerdings darauf hin, dass die Individuenzahl der Pteromaliden pro Puparium nach der Hyperparasitierung deutlich unter der einer Primärparasitierung liegt. Das kann nicht verwundern, da die *Alysia*-Puppe deutlich kleiner ist als die *Calliphora*-Puppe. *A. manducator* darf trotzdem als geeigneter Wirt für *N. vitripennis* gelten. Die Parasitierung ist offenbar ein Zufall. Wenn die vorkommenden Puparien parasitiert werden, spielt es für *N. vitripennis* keine Rolle, was sich genau im Inneren des Pupariums befindet. Zur Wirtserkennung und Parasitierungsentscheidung siehe 4.3.

Protocalliphora spp. werden von *A. manducator* nicht parasitiert. Dementsprechend findet man bei diesen Wirten auch keinen Hyperparasitismus. *A. manducator* ist offensichtlich eng an das Vorkommen von Aas gebunden. Auch einen Hyperparasitoiden von *N. vitripennis* via *Protocalliphora* spp. gibt es nicht; ebenso fehlt ein Larval- oder Larval-Pupal-Parasitoid bei den Vogelblutfliegen.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *N. vitripennis* als Hyperparasitoid an *A. manducator*: bei gemeinsamem Vorkommen regelmäßig

Als Zwischenfazit kann angenommen werden: *N. vitripennis* ist die bestimmende Parasitoidenart im Vogelnest mit den meisten Wirts-Parasitoid-Beziehungen und dem bei weitem häufigsten Auftreten. Dieser Schluss entspricht den Angaben der Literatur. Neu sind die Daten über das Spektrum der Wirte und ihre relative Bedeutung für den Parasitoiden.

Insgesamt konnten in 48,4% (238 von 490) der Nester geeignete Wirte für *N. vitripennis* nachgewiesen werden (siehe 3.1.2.4). Etwa die Hälfte der Nester bietet folglich keinen Wirt. Diese Zahl ist bei den Vergleichen mit anderen „parasitoid webs“ und bei der Diskussion der Wirtsfindung der Art zu berücksichtigen.

Um die Eignung der Wirtsarten für *N. vitripennis* zu beschreiben, wurden die Imagines, die pro Puparium schlüpfen, ausgezählt. Es handelte sich nur um die lebend schlüpfenden, eventuelle mitentwickelte, aber abgestorbene Individuen, die im Puparium verblieben, wurden nicht mitgezählt.

Die vier Hauptwirte von *N. vitripennis* wurden in diese weitergehende Untersuchung einbezogen.

Es fanden sich im Wesentlichen zwei Gruppen: Die *Protocalliphora*-Puparien zeigten die meisten Nachkommen, die Puparien von *Calliphora vicina* und *Potamia littoralis* ergaben deutlich weniger Nachkommen, unterschieden sich untereinander allerdings nicht (Abb. 12). Unbekannt ist der Grad der Superparasitierung. Zu bedenken ist auch die Zahl der Puparien pro Nest, die bei den beiden letztgenannten im Mittel deutlich höher liegt (Abb. 9). Wenn genug Wirte vorhanden sind, ist sogar ein Solitärparasitismus effektiv, also nur ein Nachkomme pro Wirt (Godfray 1994). *Protocalliphora* spp. sind deutlich individuenärmer als *C. vicina* und *P. littoralis*, in der Zahl der Nester mit Vorkommen dafür etwas häufiger (v.a. *P. azurea*) (Tab. 2 und Abb. 9).

Von Wylie (1967) wurde beschrieben, dass *N. vitripennis* größere Wirte bevorzugt. Die *Protocalliphora*-Puparien sind deutlich die größten, die Größe der anderen, insbesondere der nekrophagen *C. vicina*, schwankt sehr deutlich. Es konnte bereits nachgewiesen werden, dass die Parasitierungsrate der kleineren *P. littoralis* steigt, wenn in den Nestern die größeren Calliphoriden fehlen (Peters & Abraham 2004). Die Bevorzugung, wenn die Wahl möglich ist, kann also auch in den Freilanduntersuchungen bestätigt werden. Ein größerer Wirt verspricht dann mehr Nachkommen.

Es gilt als Vorteil bei den Pteromaliden, wenn das Geschlechterverhältnis zu den Weibchen hin verschoben ist (Godfray 1994). In weniger geeigneten bzw. kleineren Wirten werden mehr Männchen produziert (van Alphen & Thunnissen 1983). Dieses konnte nicht nachgewiesen werden. Die Reihenfolge der entsprechenden Geschlechterverhältnisse, beginnend mit dem „ungünstigsten“, *C. vicina*, *P. azurea*, *P. littoralis*, *P. falcozi* (Tab. 6) entspricht nicht den Größenverhältnissen. Weitere Gründe, warum *P. azurea* weniger geeignet sein sollte als *P. littoralis*, liegen nicht auf der Hand. Wahrscheinlich sind andere Faktoren als die offensichtliche Wirtseignung für das Geschlechterverhältnis entscheidend.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass größere Wirte auf die Zahl der Nachkommen bezogen geeigneter sind, für das Geschlechterverhältnis die Wirtsgröße jedoch nicht bestimmend ist. Die Zahl der vorkommenden Wirte muss als ganz entscheidend angesehen werden. Der am besten geeignete Wirt für den Parasitoiden ist folglich derjenige Wirt, der im aufgefundenen Habitat vorliegt. Die Grenzen dieser Aussage werden aus der Diskussion in 4.3 ersichtlich. Für umfassende Aussagen zur Eignung verschiedener Wirte für Parasitoide sind Untersuchungen nötig, die neben den aufgeführten Parametern weitere wie z.B. Parasitoidenindividuengröße, Entwicklungsdauer und Mortalitätsrate berücksichtigen (siehe dazu Vinson & Iwantsch 1980).

Nimmt man die ermittelten Parasitierungsraten, die beobachteten Häufigkeiten und die Fitness-Daten zusammen, können drei der vier regelmäßigen Wirte (*C. vicina*, *P. azurea* und *P. littoralis*) als vergleichbar wichtig für den Parasitoiden *N. vitripennis* bewertet werden. Eine geringfügig größere Rolle wird dem Vogelnestspezialisten *Protocalliphora azurea* zugesprochen. Diese Art als Hauptwirt gegenüber den anderen Nebenwirten zu bezeichnen, ist nicht gerechtfertigt. *P. falcozi* ist ein geeigneter Wirt, durch das regional beschränkte Vorkommen und die spezifische Charakteristik (siehe Parasitierungsraten in Abb. 11 und 4.2.5) ergibt sich jedoch zu den anderen Wirten ein deutlicher Unterschied.

Bei der Parasitierung der Muscidae *Potamia littoralis* konnte auch eine weitere Erzwespenart nachgewiesen werden: ***Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875)** (Chalcidoidea: Pteromalidae: Pteromalinae). Die Art ist als solitär beschrieben und somit eher Parasitoid kleinerer Wirte (Graham 1969). *P. vindemmiae* ist wie *N. vitripennis* kosmopolitisch verbreitet und auch in der Größe vergleichbar, wenngleich im Schnitt kleiner. *P. vindemmiae* ist ein ektoparasitischer Idiobiont (Nöstvik 1954).

P. littoralis ist keine sehr große Wirtsart, doch besteht die Möglichkeit zu gregärer Entwicklung. Das Maximum von geschlüpften *N. vitripennis*-Individuen betrug immerhin 25 pro Puparium. Der Parasitoid *P. vindemmiae* wurde in wenigen Fällen nachgewiesen und stets nicht solitär. Einmal zeigte sich sogar eine Multiparasitierung mit *N. vitripennis*, bei der aus einem Puparium der Art *P. littoralis* sieben Weibchen von *N. vitripennis* und zwei Weibchen plus ein Männchen von *P. vindemmiae* schlüpften. Dieses kann darauf hinweisen, dass die Grenzen zwischen solitär und gregär unter natürlichen Bedingungen nicht so eng sind wie z.B. von Godfray (1994) beschrieben. Die Entwicklung von mehreren Nachkommen pro Wirtsindividuum bei *P. vindemmiae* wurde bereits nachgewiesen (Nöstvik 1954). Die Multiparasitierung darf als Zufall gelten, jedoch ein Zufall, der häufiger auftreten könnte. Propp & Morgan (1983) wiesen aus koprophagen Fliegen nach, dass Multiparasitismus zwischen Pteromaliden auch in anderen Substraten vorkommt, wenn die Parasitoide nebeneinander die Wirtsarten nutzen.

Die Biologie der Art *P. vindemmiae* im Untersuchungsgebiet ist wenig bekannt. Die Art wird aus Kot, Dung und Aas beschrieben, jedoch nicht als häufig (Payne & Mason 1971; Skovgard & Jespersen 1999; Gibson & Floate 2004). Häufigere Wirte der Art sind vermutlich Drosophiliden (Kraaijeveld & Godfray 2003), Piophiliden (Crandell 1939) und Tephritiden (Guillen *et al.* 2002). Die solitäre Lebensweise in vielen aggregierten kleinen Wirtsindividuen wurde von Nadel & Luck (1985) als quasi-gregär beschrieben. Auch fakultativer Hyperparasitismus wird angegeben (van Alphen & Thunnissen 1984).

Die Art kommt also auch im Vogelnest vor, jedoch nicht so häufig, dass eine Spezialisierung abzuleiten ist. Als Erklärung kann herangezogen werden, dass die Art offenbar sehr verbreitet und zahlreich vorkommt und auf der Suche nach ihren meist saprophagen Wirten auch das Vogelnest finden kann. Welche Wirtsfindungsmechanismen dabei eine Rolle spielen, ist unbekannt. Einige Erkenntnisse bietet die Diskussion in 4.3.3. *P. vindemmiae* scheint in der Habitatwahl ein ausgesprochener Generalist zu sein, in der Wirtswahl ist dabei jedoch eine Beschränkung auf Cyclorrhapha nachzuweisen.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *P. vindemmiae* an *P. littoralis*: wiederholt, aber nicht häufig

Ein weiterer Parasitoid von *P. littoralis* wurde nachgewiesen: Es handelt sich um die Pteromalidae ***Spalangia* sp.** (Chalcidoidea: Pteromalidae: Spalangiinae). Da es sich nur um einen Einzel- und zudem um einen Totfund (dieses erklärt auch die nicht mögliche Artbestimmung) handelt, ist diese Wirts-Parasitoid-Beziehung in ihrer Bedeutung zu vernachlässigen.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *Spalangia* sp. an *P. littoralis*: selten

Hauptwirte von *Spalangia* spp. sind offenbar Fanniiden und andere kopro- und nekrophage Cyclorrhapha ähnlicher Größe. Als wenige Ausnahmen sind Hyperparasitierungen von Hymenopteren und wenige Nachweise an Lepidopteren bekannt. Die Arten der Gattung *Spalangia* sind solitäre Ektoparasitoide und Idiobionten (Bouček 1963). Es sei darauf hingewiesen, dass phylogenetische Untersuchungen an Pteromaliden ergeben haben, dass die Spalangiinae außerhalb der Pteromalidae stehen und somit nicht näher mit den anderen hier nachgewiesenen Pteromalidenarten verwandt sind, wenngleich sie aktuell in der gleichen Familie geführt werden (Krogmann 2005).

Die Art *P. littoralis* käme durchaus als Wirt für *Spalangia* spp. in Frage, doch der nur einmalige vorhandene Nachweis und die bisherigen Literaturnachweise (Noyes 2003) können diese Wirts-Parasitoid-Beziehung nicht bestätigen. In dieser Untersuchung konnte als einziger Parasitoid von Fanniiden aus der Überfamilie Chalcidoidea die Art ***Spalangia nigripes* Curtis, 1839** nachgewiesen werden.

Wie bereits diskutiert, werden die sechs nachgewiesenen Arten der Gattung *Fannia*, von denen drei häufiger sind, zusammen betrachtet. Parasitierungen wurden relativ regelmäßig nachgewiesen, die Rate liegt bei etwa 10% (Tab. 5). Die direkten Nachweise sind zahlenmäßig gering. Die Fanniiden der Vogelnester werden also regelmäßig parasitiert, allerdings deutlich seltener als die bereits behandelten Arten.

Es mag vielleicht erstaunen, dass der sehr häufig in den Nestern vorkommende Parasitoid *Nasonia vitripennis* nicht an *Fannia* spp. nachgewiesen werden konnte. Auch in der Literatur sind die Nachweise sehr rar (siehe 4.3.2). Möglicherweise können die aberranten Puparien der Gattung *Fannia* nicht oder nicht einfach als potenzielle Wirte erkannt werden (siehe 4.3.2).

Fannia spp., insbesondere auch die im Vogelnest häufigste *F. canicularis*, ernähren sich u.a. koprophag (Rozkosny *et al.* 1998) und kommen in Nestern mit viel Kot vor. Bei *Spalangia* spp. ist die olfaktorische Orientierung anhand von Kotgeruch nachgewiesen (z.B. Sereno & Neves 1994). Der fehlende Nachweis von *N. vitripennis*, der bei anderen Arten sehr zahlreich gelang, spricht dafür, dass tatsächlich der Großteil der Parasitierungen der *Fannia* spp. auf *Spalangia* spp. und vielleicht auch Eucoilidae (siehe unten) zurückzuführen ist. *Pachycrepoideus vindemmiae* wurde in dieser Arbeit ebenfalls nicht nachgewiesen. Da bei Hennig (1964) ein Nachweis für diese Assoziation besteht, kann sie auch im Vogelnest nicht völlig ausgeschlossen werden.

Die Arten der Gattung *Spalangia* gehören zu den häufigsten und regelmäßigsten Vertretern in den Parasitoidenfaunen von Kot und Dung (Legner *et al.* 1967; Lysyk 1995; Skovgard & Jespersen 1999; Skovgard & Jespersen 2000). Hier ist eine weitgehende Spezialisierung sichtbar, die die *Fannia* spp. einschließt und in dieser Kombination auch in Vogelnestern nachgewiesen werden kann. Da die Neststruktur und der Kotanteil bei den Vogelarten unterschiedlich ist (z.B. beinhalten *Sturnus vulgaris*-Nester viel Kot), muss an dieser Stelle auf einen möglichen Unterschied in den Quantitäten bei den Fanniiden hingewiesen werden. Vertreter aller sechs Arten wurden jedoch auch bei Meisen gefunden.

Fannia spp. nutzen das Nest auch weit nach der Nistperiode und können zu allen Zeiten gefunden werden, was sowohl die Anpassung und Nutzung durch Parasitoide (v.a. *N. vitripennis*) schwierig macht als auch den Parasitoidennachweis bei der Beprobung.

Die Fanniiden und ihre Parasitoide können als fester Bestandteil der Nestfauna bezeichnet werden, aber auf keinen Fall als Spezialisten.

Hinzu kommt als Parasitoid eine undeterminierte **Eucoilidae** (Cynipoidea). Eucoiliden sind Larval-Pupal-Parasitoide von *Cyclorrhapha* (Ritchie 1997). In dieser Arbeit wurde der Nachweis für eine Parasitierung von *Fannia clara* erbracht.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *Spalangia* sp. an *Fannia* spp.: regelmäßig, aber nicht häufig

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung Eucoilidae an *Fannia* spp.: potenziell regelmäßig, aber ohne deutlichen Nachweis

Betrachtet man die beiden letzten saprophagen Arten, die wie in 4.2.2 beschrieben häufiger vorkommen und der Nestfauna zugehörig genannt werden (*Tephroclamys tarsalis* und *Meoneura lamellata*), so fällt auf, dass dort keine Parasitoide nachgewiesen werden konnten. Mehr noch: Es konnte auch keine Parasitierung nachgewiesen werden, die Parasitierungsrate lag insgesamt bei 0% (Tab. 5 und Abb. 9). *Meoneura lamellata* war dabei relativ selten, so dass die Ergebnisse Hinweise, jedoch keinen Beweis liefern können. Die Art ist sehr klein, was möglicherweise als Strategie gegen Parasitierungen gelten kann (siehe 4.2.5). Generell gibt es keine Parasitierungsnachweise für beide Arten (Noyes 2003). Besonders diskutabel ist das bei *Tephroclamys tarsalis*. Diese Art kommt sehr regelmäßig und in recht großer Individuenzahl in den Nestern vor, vergleichbar durchaus mit *Protocalliphora azurea* (Tab. 2). Alle vorkommenden Puparien dieser Art wurden, wenngleich nicht in jedem Fall gezählt, so doch auf Parasitierungen untersucht; d.h. nur leere Puparien wurden verworfen. Das Fazit muss daher lauten: Diese Art und auch die seltenere, kleinere *M. lamellata* spielen als Wirte im „parasitoid web“ des Vogelnests keine Rolle.

Die geringe Größe könnte die Situation bei *M. lamellata* erklären, die Art *T. tarsalis* hingegen wäre theoretisch ein geeigneter Wirt für Pteromaliden wie z.B. *P. vindemmiae* oder *Spalangia* spp.. Auch für Eucoiliden und letztlich auch für *N. vitripennis* könnte die Art eine Wirtsart sein, unterscheiden sich die Puparien in der Größe doch nicht deutlich von kleinen *P. littoralis*. Insbesondere für die Parasitierung durch solitäre Parasitoide, die z.B. aus Drosophiliden beschrieben sind, sollte die Größe keine Erklärung für eine fehlende Parasitierung sein. Die Gründe für die fehlende Parasitierung der Art werden in 4.2.5 diskutiert.

Es wird an dieser Stelle die Frage aufgeworfen, ob es Arten (eingeschränkt: Cyclorrhaphaarten) gibt, die nicht parasitiert werden.

Die bisher fehlenden Nachweise für *T. tarsalis*, wenn man sich einmal auf diese Art beschränkt, konnten mit fehlenden Untersuchungen an der Art erklärt werden. Doch die nun erfolgte Untersuchung, bei der mehr als 1000 Individuen betrachtet wurden, lieferte ebenfalls keine Parasitoide. *T. tarsalis* ist kein Vogelnestspezialist und kommt auch an anderen Habitaten vor, wo natürlich eine Parasitierung auftreten könnte. Doch als Fragen bleiben bestehen: Wenn die Art in Vogelnestern derart regelmäßig vorkommt, wieso kommen eventuelle Parasitoide nicht auch in den Nestern vor? Wieso hat sich hier keine Anpassung an die vorhandene Ressource entwickelt?

Potenzielle Lebensräume der Art sind feuchte Stellen mit organischer Masse, am Boden oder auch in Bäumen. Ein hypothetischer Parasitoid, der die Art in anderen Habitaten parasitiert und dort angepasst ist (in Phänologie und Wirtsfindungsmechanismen), müsste sie eigentlich auch in den Vogelnestern finden. Fazit: Nicht jeder geeignete Wirt (in Form, Zahl und Stadium) wird also unter natürlichen Bedingungen auch tatsächlich parasitiert; es gibt offenbar Arten, bei denen Parasitoide fehlen. Müller *et al.* (1999) fanden bei Untersuchungen an Blattläusen bei einigen Arten keine Parasitoide, ohne eine Erklärung dafür zu liefern.

Auch bei anderen Arten und Gattungen der Familie Heleomyzidae fehlen die Nachweise von Parasitoiden. Ein möglicher Grund für das Fehlen von Parasitoiden bei den saprophagen, häufigen Arten könnte die geringe Spezifität der olfaktorischen Reize der diversen Wirtshabitate sein.

Bewertung der Parasitierungen von *T. tarsalis* und *M. lamellata*: keine Parasitierungen vorhanden

Ein Spezialfall aufgrund der Entwicklungsbiologie ist die Vogellausfliege *Ornithomya avicularia*. Ihre Puparien sind nicht zahlreich (Pupiparie) und von der Struktur und Form her deutlich verschieden. Es konnten nur zwei Parasitierungsereignisse protokolliert werden (Tab. 4). In beiden Fällen handelte es sich um Totfunde von Parasitoiden innerhalb der Puparien. In einem Fall war es eine *Spalangia*-Art. Hier besteht keine nachweisliche Verbindung. Diese Parasitierung muss als Zufallsereignis angesehen werden.

In dem zweiten Fall war der Parasitoid ***Dibrachys lignicola* Graham, 1969** (Chalcidoidea: Pteromalidae: Pteromalinae). Dieses ist eine gregäre Art, über die bislang sehr wenig bekannt war (zur Biologie siehe unten). Es kann keine enge Bindung der Art an Hippobosciden angenommen werden, wenngleich über die Untersuchung von Museumsmaterial auch der Nachweis aus *Crataerina pallida* gelang (Tab. 7). Doch die Art ist sehr viel häufiger ein Parasitoid anderer Arten. Es ist daher ausgesprochen wahrscheinlich, dass die Parasitierung einem Zufall auf der Suche nach anderen Wirten entsprach.

Abgesehen von diesen beiden Nachweisen betrug die Parasitierungsrate der Hippobosciden 0% (Tab. 5 und Abb. 9). Ursachen für diese geringe Parasitierung werden in 4.2.5 diskutiert.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *Spalangia* sp. an *O. avicularia*: selten und nicht bedeutend

Bewertung des Wirts-Parasitoid-Beziehung *D. lignicola* an *O. avicularia*: selten und nicht bedeutend

Die angesprochenen Wirte, aus denen *Dibrachys lignicola* sehr viel häufiger nachgewiesen wurde, sind die Ohrwurmparasitoide *Triarthria setipennis* und *Ocytata pallipes*. Für die häufigere *T. setipennis* wurde eine Parasitierungsrate von 49,2% ermittelt (Tab. 5); wie erwähnt ist dieser Komplex ein echtes Kompartiment des Vogelnestes. Die Arten kommen also auch außerhalb von Vogelnestern vor. Hier konnten bei weiteren Sammlungen von Puparien der Arten ebenfalls hohe Parasitierungsraten ermittelt werden.

Die hohe Parasitierungsrate von *T. setipennis* kommt durch die Parasitierung zweier *Dibrachys*-Arten zustande. Häufiger ist die wenig bekannte *D. lignicola*, seltener, aber auch an verschiedenen Fundorten nachgewiesen, die Art ***Dibrachys cavus* (Walker, 1835)** (Chalcidoidea: Pteromalidae: Pteromalinae). Diese ist bislang als polyphagste Chalcidoidea überhaupt bekannt (Krombein *et al.* 1979; Noyes 2003). Die Art ist ein gregärer Ektoparasitoid und kosmopolitisch verbreitet (Gontarski 1939; Graham 1969). Die

angegebenen Wirtsnachweise umfassen mehrere hundert Arten aus diversen Insektenordnungen (Noyes 2003). Es war insbesondere dieses Wirtsspektrum, das immer wieder Fragen nach der Taxonomie der Art aufwarf. Es wurde spekuliert, ob es sich nicht um einen bisher nicht erkannten Artenkomplex handeln könnte (Bouček 1965; Graham 1969; Schlein 2002). Diese Frage wird in 3.2.1 und 4.3.2 geklärt. Es handelt sich nach den Ergebnissen tatsächlich um eine polyphage Art. Die Art *D. cavus* ist Gegenstand der weiteren Untersuchungen zur Parasitoidenbiologie (siehe 4.3).

Die Biologie von *Dibrachys lignicola* ist an dieser Stelle ausführlicher zu diskutieren: Diese Art war bisher weitgehend unbekannt. Sie wurde 1969 ohne Angaben zu Wirten und zur Biologie aus Irland beschrieben (Graham 1969).

In den taxonomischen Untersuchungen dieser Arbeit und den daraus resultierenden Schlussfolgerungen konnten die Informationen über diese Art entscheidend vermehrt werden. Nach Einsicht der Holotypen der Arten muss die Art *Dibrachys goettingenus* Doganlar, 1987 mit *Dibrachys lignicola* synonymisiert werden (siehe 3.1.3.4). Alle Wirts- und Verbreitungsnachweise dieser Arten inklusive der eigenen aus dieser Arbeit müssen daher *D. lignicola* zugerechnet werden.

In dieser Untersuchung wurde die Art als Parasitoid aus den Tachiniden *T. setipennis* und *O. pallipes* gezogen, sowie als Totfund aus *O. avicularia* (Hippoboscidae) (siehe oben). Es handelt sich in allen Fällen um Neunachweise.

Wie *Dibrachys cavus* ist auch diese Art ein gregärer Ektoparasitoid. Die Individuenzahl pro *T. setipennis*-Puparium betrug im Mittel 9,3 und liegt damit in der Nähe der Zahlen von *N. vitripennis* aus den etwa gleich großen Puparien von *P. littoralis* (siehe 3.1.3.4 und Abb. 12). Das Geschlechterverhältnis von ♂:♀ (1:3,9) ist einem Durchschnittswert der Verhältnisse bei *N. vitripennis* aus den verschiedenen Wirten nahe und entspricht etwa dem nachgewiesenen Verhältnis bei einer anderen Pteromalidae, *Trichomalopsis apanteloctena*, aus den Puparien einer Tachinidae (Singh *et al.* 1995). Individuenzahl und Geschlechterverhältnis von *D. lignicola* sind somit nicht ungewöhnlich.

Die nachgewiesenen Wirte und die nachgewiesene Verbreitung könnten darauf hinweisen, dass die Art ebenfalls polyphag ist und möglicherweise ebenfalls kosmopolitisch. Zumindest aus Nordamerika ist der Nachweis erbracht (Tab. 7). Die restlichen Fundorte befinden sich in Europa inklusive der Britischen Inseln. Unter den Wirten dominieren cyclorrhaphe Dipteren, insbesondere aus der Familie Tachinidae (Tab. 7). Auch die eigenen Funde stammten weitaus überwiegend aus Tachiniden-Puparien. Ob es sich dabei um eine tatsächliche Präferenz für Cyclorrhapha und Tachinidae handelt oder nur um ein Artefakt aufgrund der ungleichmäßigen Aufsammlungen, ist bislang nicht zu klären. Die weiteren nachgewiesenen Wirte *Gilpinia hercyniae* (Hymenoptera: Diprionidae) und *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) weisen auf eine zumindest potenzielle Polyphagie hin. Im Labor gelang die Zucht auf Puparien von *Calliphora vomitoria* (siehe 3.2.1.2).

Viele Nachweise von *Dibrachys cavus* aus der Literatur könnten sich auch auf diese Art beziehen, insbesondere jene vor 1969, als die Art noch unbeschrieben war. Auch danach, wo die Art weitgehend unbekannt blieb und die Weibchen nicht sicher von denen von *D. cavus* zu trennen waren, sind Nachweise mit einem Fragezeichen zu versehen. Die Trennungen in den Schlüsseln von Graham (1969) und Doganlar (1987) sind nicht ausreichend. Nachweise oder Erwähnungen dieser Art lassen sich auch in der Zeit nach der Beschreibung nicht finden. Das gleiche gilt für das Synonym *D. goettingenus*.

Morphologisch ist die Art *D. cavus* sehr nahe. Die durchgeführte PCA kann *D. lignicola* allerdings eindeutig von den weiteren Arten trennen (Abb. 14 und 18). Die Trennung anhand der Männchen ist aufgrund von Loben an Scapus und Pedicellus unproblematisch.

Es sind weitere Untersuchungen nötig, um detailliertere Aussagen zu machen. Zu diesem Zeitpunkt sind die Angaben zur Lebensweise dieser Art noch gering. Durch die hier erfolgte taxonomische Klärung werden sich die Daten zu dieser Art in der Zukunft hoffentlich mehren. Dieses gilt insbesondere für die Unterscheidung von *D. cavus* beim Auffinden von *Dibrachys*-Individuen aus einem Wirt.

Beide *Dibrachys*-Arten kommen bei beiden Tachiniden vor, die Nachweise sind bei der selteneren naturgemäß weniger umfangreich. Es bleibt festzuhalten, dass die Ohrwurmparasitoide regelmäßige Wirte für beide *Dibrachys*-Arten sind, mit einem Vorteil in der Häufigkeit für *D. lignicola*. *D. cavus* kommt selten, aber regelmäßig vor, was für eine polyphage Lebensweise sprechen könnte (siehe 4.3). *D. cavus* wird von Kuhlmann (1995) und Phillips (1983) als Parasitoid von *T. setipennis* und *O. pallipes* genannt.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen:

D. lignicola an *T. setipennis*: häufig

D. cavus an *T. setipennis*: seltener, aber regelmäßig

D. lignicola an *O. pallipes*: in der Relation der Wirtshäufigkeit häufig

D. cavus an *O. pallipes*: seltener, aber regelmäßig

In einem Fall wurde die Art *Eurytoma* sp. (Chalcidoidea: Eurytomidae) in dem Puparium der Tachinidae *T. setipennis* gefunden. Die Gattung ist artenreich und in vielen Habitaten und aus vielen Wirten bekannt, auch aus cyclorrhaphen Dipteren (Noyes 2003). *Eurytoma* spp. sind ektoparasitische Idiobionten. Das männliche Einzeltier ließ sich nicht determinieren (Delvare, pers. Mitteilung).

Auch Kuhlmann (1995) nennt *Eurytoma* sp. als Parasitoiden dieser Wirtsart. Daher darf geschlossen werden, dass die Parasitierung vereinzelt vorkommt, aber unspezifisch ist.

Bewertung der Wirts-Parasitoid-Beziehung *Eurytoma* sp. an *T. setipennis*: selten

Kuhlmann (1995) und Phillips (1983) weisen darauf hin, dass Ichneumoniden der Gattung *Phygadeuon* regelmäßige Parasitoide der Arten *T. setipennis* und *O. pallipes* sind. In dieser Untersuchung wurden diese Wirts-Parasitoid-Beziehungen nicht beobachtet. Einer der Annahmen unter 4.2.1 nach schließt das ein Vorkommen im Untersuchungsgebiet aus. In anderen Regionen muss mit *Phygadeuon* spp. gerechnet werden. Auch ist *D. cavus* über diesen Hyperparasitoiden als Tertiärparasitoid in *T. setipennis*-Puparien nachgewiesen worden, die ja aus den Ohrwürmern stammen (Tab. 8). Dieser fakultative Tertiärparasitismus wird in der Diskussion des Wirtsspektrums von *D. cavus* in 4.3.2 behandelt.

Aufgrund der Phänologie der häufigeren *T. setipennis* ist zu schließen, dass von dieser Art von Anfang Juli bis September, weniger häufig auch bis in den Oktober hinein, parasitierungsfähige, frische Puparien vorliegen (Abb. 13). Denkt man sich einen auf diese Wirtsart spezialisierten Parasitoiden, was aufgrund der besonderen Biologie und der Häufigkeit nicht abwegig ist, so müsste diese Parasitoidenart der Phänologie folgen. Dabei müssten wie bei *N. vitripennis* Diapauselarven ausgebildet werden, um die lange Periode ohne neue Wirte überdauern zu können. Wenn überhaupt, könnte eine solche Bindung für die Art *D. lignicola* angenommen werden. Für *D. cavus* ist eine Bindung nicht nachweisbar.

D. lignicola zeigt eine hohe Parasitierungsrate und es wurden auch überwinterte Larven dieser Art in den Puparien von *T. setipennis* gefunden. Das Wirtsspektrum weist jedoch noch auf viele andere Wirte hin. In diesem Fall sind weitere Untersuchungen nötig, um die mögliche Bindung der Art an den Ohrwurmparasitoiden besser beschreiben zu können.

In der Phänologie von *D. cavus* nach Schlein (2002) wird deutlich, dass die Art im Wesentlichen nach der Nistperiode in den Nistkästen nachweisbar ist. Zu dieser Zeit tauchen auch die Puparien der Ohrwurmparasitoide auf und können parasitiert werden. Die typischen Vogelnestarten (z.B. *Protocalliphora* spp.) können als Wirte schon aufgrund der unterschiedlichen Phänologie weniger genutzt werden (weiteres zum Wirtsspektrum in 4.3.2).

Ein wichtiges Fazit bleibt: Die Ohrwurmparasitoide, v.a. *T. setipennis*, sind in der Zeit nach der Nistperiode bis in den Herbst hinein als Wirte in Vogelnestern bzw. Nisthöhlen und anderen Höhlungen präsent.

Eine bemerkenswerte Randerscheinung ist die Parasitierung der häufigeren der beiden gefundenen Phoriden durch eine undeterminierte Alysinae, **Alysiinae indet.** (Ichneumonoidea: Braconidae).

Diese Parasitierung ist offenbar recht häufig und konnte an mehreren Fundorten selbst bei der geringen Wirtsindividuenzahl nachgewiesen werden. Auf diese Beobachtung stützt sich auch die Erkenntnis, dass wenige Individuen reichen könnten, um eine Parasitierung nachzuweisen. Es ist nicht bekannt, was die Phoriden im Nest tatsächlich nutzen, doch sie scheinen im weiteren Sinne saprophag zu sein. Dass sie selten in Vogelnestern vorkommen, aber trotzdem parasitiert werden, also auch in wenigen Individuen und an nicht ganz typischen Orten von den Parasitoiden gefunden werden können, spricht für eine tatsächliche Nicht-Parasitierung der Art *Tephroclamys tarsalis*, der ebenso wie bei den Phoriden eventuelle angepasste Parasitoide auch in die Vogelnester folgen sollten. Tatsächlich gibt es solche Parasitoide offensichtlich nicht.

Grundsätzlich ist die Parasitierung von Phoriden durch Alysinae eine regelmäßige Assoziation. Aus mehreren Arten und Habitaten sind die Parasitoide nachgewiesen (z.B. Mostovski 2001). Nachweise von Parasitierungen der Phoridae durch Chalcidoidea sind wenig zahlreich (Noyes 2003).

Ein nach der erfolgten Bewertung bearbeitetes „parasitoid web“ zeigt Abb. 33. Die Dicke der Verbindungslinien gibt die Bedeutung der Wirts-Parasitoid-Beziehung an. Es wurden vier Gruppen gewählt: selten, regelmäßig, häufig und sehr häufig. Diese Bewertung zusammen mit der Angabe der Gesamtparasitierungsrate ersetzt die Quantifizierung der Parasitoide und Wirts-Parasitoid-Beziehungen sinnvoll. Parasitierungen von Arten mit Individuenzahlen unter 10 (Phoridae) wurden nicht einbezogen. Für die Wirts-Parasitoid-Beziehungen im Kompartiment auf der Basis der Ohrwürmer wurden auch Daten außerhalb von Vogelnestern verwendet (siehe oben).

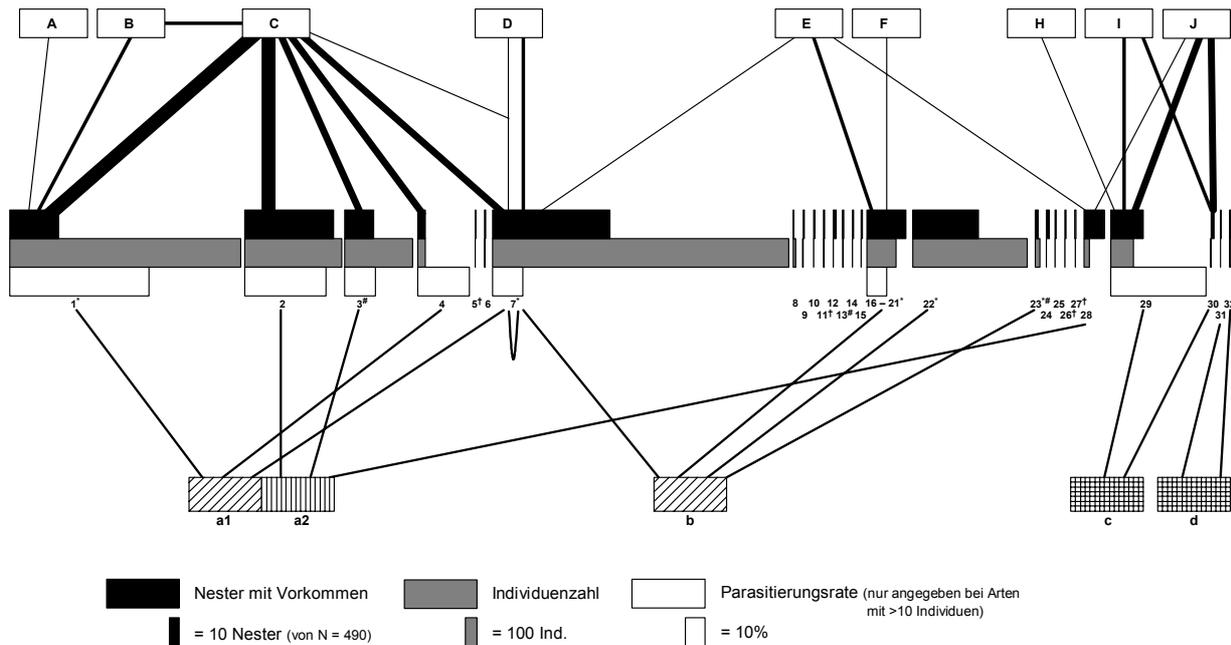


Abb. 33: Das „parasitoid web“ mit Bewertungen der Wirts-Parasitoid-Beziehungen; Bewertungskriterien siehe Text; Legende siehe S. 22

4.2.4 Zwischenbetrachtung der Wirte, Parasitoide und Wirts-Parasitoid-Beziehungen

Nach den Erkenntnissen aus den Parasitierungen der häufigen Arten ist zu erwarten, dass auch andere Arten, wenn sie zur richtigen Zeit vorkommen und grundsätzlich geeignet sind, parasitiert werden können. So können z.B. *Sarcophaga* sp. und andere Sarcophagidenarten, die sich in Nestern am Aas einfänden oder Irrgast zu dieser Zeit sind, von *N. vitripennis* parasitiert werden. Ähnliches gilt für Musciden wie z.B. *Muscina prolapsa*, für die es sogar einen Nachweis der Parasitierung durch *N. vitripennis* gibt (Blanchot 1995). Als Wirte sind diese wenig häufigen Arten jedoch im Vogelnest als nicht bedeutend einzuschätzen. Das System würde genauso funktionieren, wenn diese Arten ganz fehlten. Dieses muss das Bewertungskriterium sein.

Die Zahl der Parasitoid-Assoziationen bei einer Wirtsart ist zur Beschreibung und Bewertung allein nicht aussagekräftig. So zeigen die relativ unspezifischen Arten *Calliphora vicina* und *Potamia littoralis* mit jeweils drei Assoziationen die meisten (Abb. 10). Die Gründe dafür sind sehr unterschiedlich. Nur in Gesamtbewertungen, bei denen Bedeutung und Häufigkeit nicht immer betrachtet werden können, wie im Vergleich zu anderen „parasitoid webs“ können die Zahlen der Parasitoide pro Wirt genutzt werden (siehe 4.2.7).

Es stellt sich bei der Betrachtung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen die Frage, warum *Nasonia vitripennis* nicht die Tachiniden parasitiert und die *Dibrachys*-Arten nicht *Protocalliphora* spp., *Calliphora vicina* oder *Potamia littoralis*.

Dieses ist offenbar hauptsächlich in den Unterschieden in der Phänologie begründet (siehe oben) und vielleicht auch eine Auswirkung der Konkurrenzsituation: Während und kurz nach der Nistperiode ist *N. vitripennis* der vorherrschende Parasitoid. Eventuell auftauchende Tiere der Art *D. cavus*, deren Wirtsfindungsbiologie in 4.3 diskutiert wird, sind in der angenommenen Konkurrenzsituation mit *N. vitripennis* unterlegen (Schlein 2002). Die Wirte

in ihrer Mehrzahl können nicht parasitiert werden, da sie bereits durch *N. vitripennis* parasitiert sind oder aufgrund der andersartigen Wirtssuche nicht gefunden werden können (siehe 4.3 und Schlein 2002). Letztlich ist der völlig fehlende Nachweis von *D. cavus* und *D. lignicola* aus den angesprochenen Wirtsarten in dieser Untersuchung ein Zufall.

Die fehlende Parasitierung der Ohrwurmparasitoide durch *N. vitripennis* ist eine direkte Folge der Phänologie der beteiligten Arten. Wenn diese Dipteren auftauchen, insbesondere im Vogelnest, ist die Nistperiode bereits beendet. Die frühesten Puparien der häufigen *T. setipennis* treten Anfang Juli auf (Abb. 13). *N. vitripennis* ist dann bereits in Diapause oder nutzt Wirte in anderen Habitaten. Das Nest bleibt für *N. vitripennis* auch nach der Nistperiode noch olfaktorisch attraktiv (siehe 4.3 und Schlein 2002), so dass ein Zusammentreffen und eine Parasitierung möglich wären. Der völlig fehlende Nachweis ist auch hier dem Zufall zuzuschreiben.

Nach Auswertung der Freilanddaten, dem noch folgenden Vergleich der Wirtsfindungsstrategien sowie den aus der Literatur bekannten Schlüssen (Schlein 2002) ist noch einmal festzuhalten, dass zwischen *N. vitripennis* und den *Dibrachys*-Arten keine Konkurrenz besteht.

Zur Rolle des häufigsten Parasitoiden *N. vitripennis* im Nest lässt sich folgende Überlegung anstellen, die gleichfalls die Beeinflussung der Wirtsarten untereinander zeigt:

Zwischen *Calliphora vicina* und *Potamia littoralis* könnte man zeitweise eine direkte Konkurrenz annehmen, da sie beide das Aas der abgestorbenen Vögel nutzen können, welches eine begrenzte Ressource ist. *C. vicina* und *Protocalliphora* spp. hingegen haben eine sehr unterschiedliche Ernährungsweise und können nicht direkt konkurrieren. Lebende Vögel schließen das Vorkommen der einen Art weitgehend aus, tote im Umkehrschluss das Vorkommen der anderen. Auch eine Begünstigung der Arten untereinander ist nicht gegeben, da der Befall durch Vogelblutfliegen in aller Regel nicht die Mortalität erhöht, insbesondere nicht die Mortalität ganzer Brutten (siehe 4.2.2). Die Arten teilen sich im Vogelnest allerdings den wichtigsten Parasitoiden *N. vitripennis*.

Man kennt das Phänomen der „apparent competition“, das hier zum Tragen kommen könnte. Durch einen gemeinsamen Feind oder Parasitoiden ergibt sich zwischen Arten eine indirekte Konkurrenz (Godfray 1994; Langer & Hance 2004). Wenn z.B. durch das Absterben vieler Vögel durch eventuelle negative Wettereinflüsse die Zahl der Aasfliegen *C. vicina* zunimmt, kann damit auch der Parasitoid zunehmen und in den umliegenden Nestern oder im nächsten Jahr, über vermehrte Diapauselarven, auch verstärkt *Protocalliphora*-Puparien parasitieren. Somit hätte die Zunahme der einen Art tatsächlich einen negativen Effekt auf die zweite Art, den zweiten Wirt. Zudem könnte in diesem Beispiel die angenommene erhöhte Sterblichkeit den *Protocalliphora* spp. bereits geschadet haben. Der Nachweis einer solchen „apparent competition“ ist schwierig und bedürfte einer besonderen Untersuchung.

Die trophischen Ebenen spielen in der Beeinflussung der Wirts-Parasitoid-Beziehungen keine entscheidende Rolle. Andere Faktoren machen die wirklichen Unterschiede aus. Das Aas der Vögel und das Blut der Vögel befinden sich sicher auf der gleichen trophischen Ebene; es ist jedoch die unterschiedliche Biologie der nekrophagen und der ornithoparasitischen Arten, die für die Wirts-Parasitoid-Beziehungen wichtig sind und diese beeinflussen. Ähnliches gilt für die trophische Ebene der Ornithoparasiten und der Ohrwurmparasitoide. Die trophischen Ebenen sind auch nicht streng besetzt: Die häufigste Art *Potamia littoralis* ist nekro- und saprophag sowie räuberisch/kannibalistisch.

Die Nutzung verschiedener Ressourcen und die entscheidenden biologischen Unterschiede innerhalb einer trophischen Ebene zeigen an, dass die Einteilung in trophische Ebenen bei den Wirten nicht sinnvoll ist. Nach diesem Schluss wurde auch die Darstellung des „parasitoid web“ (Abb. 9, 10, 33 und 34) gestaltet.

Auch bei den Ohrwürmern ist aufgrund ihrer Polyphagie nicht festzulegen, um welche Ebene es sich bei diesen, bei ihren Parasitoiden und deren Parasitoiden handelt. Dieses Problem führt über zum Begriff des „Hyperparasitismus“ bzw. zu „Hyperparasitoiden“.

Die Ohrwurmparasitoide beispielsweise werden außerhalb ihres Wirtes parasitiert. Die verpuppten Tachiniden liegen zwar oft in der Nähe der Ohrwürmer, aber doch von ihnen getrennt. Shaw & Askew (1976) bezeichneten diese Art des Hyperparasitismus als „Pseudohyperparasitismus“. Diese Unterscheidung in Hyperparasitismus und Pseudohyperparasitismus ist aufgrund der Biologie der Arten durchaus sinnvoll. Ob es sich bei der Parasitierung von *N. vitripennis* an *Protocalliphora* spp. um Hyperparasitismus handelt oder nicht, ist ebenfalls fraglich. In der Diskussion des „parasitoid web“ ist es jedoch auch unerheblich.

Der Begriff Hyperparasitismus ist also aufgrund der Festlegung der trophischen Ebenen und der verschiedenen Ausführungen problematisch.

Neben den Problemen der Begrifflichkeit ist der Hyperparasitismus auch in anderer Hinsicht zu diskutieren: Viele hyperparasitische Beziehungen sind fakultativ, bei Pteromaliden sogar die allermeisten (Gordh 1981). Umgekehrt sind viele Idiobionten fakultative Hyperparasitoide (Askew & Shaw 1986). Diesen Hyperparasitismus zeigen zum Beispiel *N. vitripennis*, die auch *Alysia manducator* parasitieren kann, und *D. lignicola*, die die Ohrwurmparasitoide und *Ornithomya avicularia* parasitiert. Auch die Biologie von *Dibrachys cavus* (siehe 4.3.2) zeigt das fakultative Element des Hyperparasitismus. Der fakultative Hyperparasitismus wird nicht von besonderen Anpassungen begleitet. Der Tertiär- oder gar Quartärparasitismus bei parasitischen Hymenopteren ist selten und nach Gordh (1981) stets fakultativ. Neben der Tatsache, dass der Hyperparasitismus fakultativ ist, ist festzuhalten, dass die Parasitoide in der Ausnutzung der Ressourcen sehr effektiv sind und im Extremfall fast 100% nutzen können (Harvey *et al.* 2006). Ob es sich bei einem Wirt also selbst um einen Parasitoiden handelt oder nicht, ist für die Parasitoide nicht entscheidend.

Zusammengefasst lässt sich also sagen: Weder die trophische Ebene noch das Vorliegen von Hyperparasitismus sind für die ektoparasitischen Pteromaliden entscheidend. Beiden Begrifflichkeiten wird daher im hier auszuarbeitenden Verständnis der Ökologie eines „parasitoid web“ wenig Bedeutung beigemessen.

Bei obligatem Hyperparasitismus und echtem Hyperparasitismus endoparasitischer Arten muss die Bedeutung differenzierter betrachtet werden. Dieses ist jedoch nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit.

4.2.5 Strategien zur Reduktion von Parasitierungen

Bei den vorkommenden Cyclorrhapha, die sämtlich als potenzielle Wirte geeignet erscheinen, wurden entscheidende Unterschiede in dem Grad der Parasitierung beobachtet. Das gilt für Parasitierungsrate und Zahl der Parasitoidenarten bzw. spezialisierten Parasitoidenarten. Bei den Arten des Vogelnestes konnten mehrere Strategien zur Vermeidung und Reduktion von Parasitierungen beobachtet werden. Die Notwendigkeit der Anpassung der Wirte an die Parasitierungen ergibt sich insbesondere für die unbeweglichen Puppenstadien, die von den vorkommenden Parasitoiden am häufigsten parasitiert werden.

Inwieweit eine Maßnahme als echte Anpassung an Parasitierungen zu verstehen oder nur als Grund für eine reduzierte Parasitierung zu sehen ist, ist verschieden und bedarf in einigen Fällen weiterer Untersuchungen.

Unterschiede in der Phänologie: Einige der Dipterenarten zeigen eine Phänologie, die von der der Parasitoide deutlich abweicht. Auf diese Weise kann die Parasitierung der Puppen in den Sommermonaten vermieden werden. Bei den Arten überwintern, zumindest in Teilgenerationen, die Larven. Dieses ist bei *Potamia littoralis* und *Tephroclamys tarsalis* der Fall (siehe 4.2.2). Die Verpuppung findet dann im Frühjahr statt, wo keine Parasitoide vorhanden sind, die die Puparien parasitieren. Auch bei dem Ohrwurmparasitoiden *Ocytata pallipes* überwintern die Larven im Wirt und verpuppen sich erst im nächsten Jahr. Die Parasitoide sind zu dieser Zeit als Diapauselarven vorhanden oder anderweitig inaktiv. Die Phänologie der Parasitoidenarten *N. vitripennis* und *D. cavus* ist größtenteils bekannt: Sie beginnen ihre Aktivität erst etwa ab Mai (*N. vitripennis*) und beenden sie im Oktober (*D. cavus*) (Schlein 2002).

Gerade bei *T. tarsalis* wurde eine ausgesprochen niedrige Parasitierungsrate von 0% ermittelt, was größtenteils auf eine Phänologie zurückzuführen ist, die an den potenziellen Hauptparasitoiden im Vogelnest (*N. vitripennis*, mit Einschränkungen *Pachycrepoides vindemmiae* und *Dibrachys* spp.) vorbeiläuft. Auch die insgesamt gegenüber den im Sommer nachzuweisenden *Protocalliphora azurea* und *Calliphora vicina* erniedrigte Parasitierungsrate von *P. littoralis* (Tab. 5) ist darauf zurückzuführen, dass Teilgenerationen dieser Art nicht parasitiert werden können. Die Art ist grundsätzlich für eine Parasitierung ebenso geeignet wie die anderen Wirtsarten (siehe 4.2.3) und wird in der Zeit kurz nach der Nistperiode auch sehr stark parasitiert.

Es könnten sich natürlich Parasitoide in der Phänologie angleichen, was bei der großen Zahl der Wirte und ihrem regelmäßigen Vorkommen vielleicht sogar zu erwarten wäre. Diese Anpassung konnte nicht nachgewiesen werden. Damit stellt eine Phänologie, wie sie hier beschrieben wurde, eine effektive Strategie zur Parasitierungsvermeidung dar.

Die Phänologie von *O. pallipes* dient natürlich auch der Konkurrenzvermeidung mit der häufigen *Triarthria setipennis*. *O. pallipes* parasitiert spät im Jahr, wo nur noch Wirte vorhanden sind, die nicht parasitiert sind, da *T. setipennis* die Wirte bereits verlassen hat (Abb. 13). Durch die späte Parasitierung (etwa im Oktober) ergibt sich dann die Notwendigkeit, im Wirt zu überwintern.

Verpackung der Puparien: Die Art *Protocalliphora falcozi*, die in den Nestern aus den Fundorten Bad Mergentheim und Eberdingen (Baden-Württemberg) nachgewiesen wurde, zeigt eine auffällige Charakteristik. Die Puparien der Art werden im Nistmaterial verpackt. Die verpuppungsreifen Larven drehen sich in das Nistmaterial ein, so dass sich eine feste, filzige Hülle um das Puparium bildet. Das Puparium liegt dabei frei in der Verpackung. Bestens geeignet für diese Verpackung ist das Nistmaterial der Meisen, das aus Moos, Grashalmen und Tierhaaren besteht. Vielleicht deshalb ist die Art auf Meisen beschränkt oder kommt bei diesen zumindest vermehrt vor (siehe 4.2.2).

In den Nestern sind die eigentlichen Puparien unsichtbar und können nur über die Verdickungen im Material ausfindig gemacht werden. Nicht immer ist die Verpackung perfekt und vollständig und manche Puparien liegen völlig frei wie bei anderen Arten. Der Anteil vollständig verpackter ist allerdings höchst signifikant höher (siehe 3.1.3.1).

Die Art kommt sympatrisch mit der weiter verbreiteten und unspezifischeren *Protocalliphora azurea* vor, manchmal sogar im gleichen Nest. Vor der Verpuppung scheinen sich die Arten in ihrem Verhalten nicht wesentlich zu unterscheiden (Peus 1960; Wesolowski 2001).

Die Art *P. falcozi* ist als Wirt für *Nasonia vitripennis* theoretisch bestens geeignet (Tab. 6 und Abb. 12). Die Parasitierungsrate ist allerdings insgesamt signifikant niedriger als die von *P. azurea* (15,8% zu 42,1%) (Abb. 11). Die Parasitierungsrate der Verpackten im Vergleich zu den wenigen Unverpackten ist ebenfalls signifikant geringer (Abb. 11). Die Parasitierungsrate der Unverpackten ist nicht deutlich von der der stets unverpackten *P. azurea* verschieden (Abb. 11). Den Unterschied in den Parasitierungsraten zwischen verpackten und unverpackten nennt auch Eshuis-van der Voet (1974), ohne allerdings die Art *P. falcozi* und die genaue Biologie von *N. vitripennis* zu kennen.

Die Ergebnisse lassen nur den Schluss zu, dass die Verpackung eine Abwehrmaßnahme gegen die sehr häufig präsente *N. vitripennis* ist, die entscheidend funktioniert. Der Mechanismus ist offenbar der, dass die Wirtspuparien von *N. vitripennis* tatsächlich nicht mehr gefunden bzw. nicht mehr als solche erkannt werden können. Diese Annahme gibt Hinweise auf die Reize bei der Wirtserkennung und Parasitierungsentscheidung (siehe 4.3.3).

Daraus entsteht die Frage, warum die nahe verwandte *P. azurea* diese Strategie nicht auch anwendet, wenn sie auf diese Weise erfolgreich die Parasitierung verringern könnte.

Die Frage kann bislang nicht geklärt werden. Möglicherweise ist *P. azurea* der zweiten Art dadurch überlegen, dass ein größerer geographischer Raum besiedelt wurde. *P. falcozi* ist in ihrer Verbreitung begrenzt, was auch in dieser Untersuchung bestätigt wurde (siehe 4.2.2). Auch kann von *P. azurea* ein größeres Spektrum an Wirten parasitiert werden, so dass die hohen Parasitierungsverluste ausgeglichen werden. Es ist denkbar, dass die Art *P. azurea* sich zunächst in Nestern entwickelt hat, in denen sich das Nistmaterial nicht zu dieser Strategie eignete. Die Art ist zum Beispiel aus Mehlschwalbennestern bekannt, die aus nur wenig Nistmaterial bestehen. Auch in Nestern freibrütender Arten ist die Nistmaterialstruktur nicht geeignet. Kommt nun *P. azurea* ursprünglich aus solchen Nestern und *P. falcozi* aus Meisennestern, dann erklärt sich das Fehlen des Verpackungsverhaltens bei *P. azurea* phylogenetisch. Innerhalb der durchaus artenreichen Gattung *Protocalliphora* taucht diese Fähigkeit zur Verpackung nur selten auf. Nach Whitworth (2003) zeigen zwei der 29 nordamerikanischen Arten dieses Merkmal. Diese zwei Arten kommen vor allem, aber nicht ausschließlich bei Höhlenbrütern vor. Aufgrund der nachgewiesenen Effektivität ist dieser geringe Prozentsatz nicht eindeutig zu erklären.

Eine Anpassung an den Parasitierungsdruck, die *P. azurea* zeigt, ist die Verpuppung oft möglichst tief im Nistmaterial unter der Nistmulde (eigene Beobachtung). Diese Strategie wurde jedoch von *N. vitripennis* in ihrer Wirkung aufgehoben, indem die Weibchen auf der Wirtssuche intensiv auch tief im Material suchen und dort die Puparien parasitieren (Schlein 2002). Analog dazu könnte das Verpuppen vieler nekro- und koprophager Arten im das Substrat umgebenden Erdreich sein. Auch hier haben die angepassten Parasitoide wie z.B. *Spalangia* spp. die Fähigkeit entwickelt, bis in einige Zentimeter Tiefe die Wirte aufzusuchen (Geden 2002).

Kurzes Puppenstadium: Die Puppe im Puparium ist das Hauptziel der Parasitoide, v.a. bei *Protocalliphora* spp., wo ein Larval-Pupal-Parasitoid fehlt. Es ist daher auffällig, dass bei den *Protocalliphora* spp. das Puppenstadium nur kurz ist. In jedem Fall überwintern die Imagines.

Die Puppenzeit ist auch abhängig von der Temperatur. Bei *Protocalliphora azurea* beträgt die Puppenruhe etwa 10 Tage bei 20-24°C (eigene Beobachtung), bei anderen Arten der Gattung wird sie (bei etwa 20°C) mit 10 bis 14 Tagen angegeben (Hori *et al.* 1990; Bennett & Whitworth 1991). Ist die Temperatur höher, was der Fall sein kann, wenn die Verpuppung noch vor dem Ausfliegen der Jungvögel stattfindet, beträgt die Puppenzeit 6 bis 10 Tage (Hori *et al.* 1990; Bennett & Whitworth 1991). Die Zeit zum Anstich für den Hauptparasitoiden *N. vitripennis* ist damit eingeschränkt und jedes Wirtsindividuum erhöht seine Überlebenschance.

Miniaturisierung: Arten wie die Carnidae *Meoneura lamellata* sind sehr klein. Die Puparien sind etwa 2mm groß. Es wurden bei der Art keine Parasitoide festgestellt. Die Stichprobe war recht klein, bei anderen Arten (wie der Phoridae *Megaselia* sp.) allerdings ebenfalls und trotzdem wurden Parasitoide nachgewiesen (siehe 4.2.3). *M. lamellata* wird durchaus als typisch für Vogelnester angesehen und daher wären die zu vermeidenden Parasitoide vor allem *N. vitripennis* und eingeschränkt *P. vindemmiae*. Diese können derart kleine Wirte nicht nutzen. Auch in anderen, ähnlichen Habitaten sind die Parasitoide (v.a. Pteromaliden) zu groß. Es gibt Puppenparasitoide derart kleiner Cyclorrhapha (z.B. Eulophidae), jedoch sind diese an andere Wirte angepasst (z.B. Blattminierer). Es kann also für die Art *M. lamellata* eine Parasitierung nicht ausgeschlossen werden, die Parasitierungsrate scheint allerdings zumindest gering und damit die Miniaturisierung in Habitaten verrottender organischer Substanz wirkungsvoll.

Die Puparien von *Tephroclamys tarsalis* sind ebenfalls eher klein, jedoch deutlich größer als die von *M. lamellata* (siehe 4.2.2). Möglicherweise sind sie zu klein für die gregäre *N. vitripennis*, um als Wirt erkannt und genutzt zu werden (obgleich kleinere Individuen genutzter Arten ungefähr gleich groß sind), auf keinen Fall kann die geringe Größe als Begründung für die fehlende Parasitierung durch solitäre Arten wie *Spalangia* spp., *P. vindemmiae* oder auch Eucoiliden herhalten. Dieses muss also andere Gründe haben (siehe oben). Kraaijeveld & Godfray (2003) wiesen nach, dass innerhalb der Art *Drosophila melanogaster* geringere Größe auch geringere Parasitierung bedeutet. Kleine Wirte werden somit offenbar generell weniger parasitiert, auch von Arten, bei denen die Parasitierung eigentlich erfolgreich sein könnte.

K-Strategie und verstärkte Puparienhülle: Bei der Hippoboscidae *Ornithomya avicularia* gibt es durch die Pupiparie kein freies Larvenstadium. Dieses kann folglich auch nicht parasitiert werden. Es fehlt damit der Feinddruck auf dieses Stadium. Insgesamt sind die Individuenzahlen dieser Art gering (Tab. 2). Die wenigen Puparien der Hippoboscidae sind für Parasitoide schwerer zu finden und somit schwerer zu parasitieren. Die Parasitierungsrate ist folgerichtig sehr gering, nur zwei Totfunde von Parasitoiden wurden nachgewiesen. Die geringe Rate und die toten Parasitoide haben neben der insgesamt geringen Wirtszahl noch eine andere mögliche Ursache: Die Hülle der Puparien ist bei der Hippoboscidae *O. avicularia* in Relation zu den anderen vorkommenden Cyclorrhapha deutlich stärker. Das hat zur Folge, dass die Imagines der Parasitoide nicht schlüpfen können und sterben. Dieses Wirtsindividuum ist dann zwar bereits tot, doch die Parasitierung weiterer Individuen oder die Parasitierung in der nächsten Generation können dadurch vermindert werden. Die Dicke der Puparienhülle wurde bei der Parasitierung von Puparien von *Drosophila melanogaster* als nicht einflussreich bewertet (Kraaijeveld & Godfray 2003). Diese intraspezifischen Unterschiede sind allerdings verglichen mit dem interspezifischen

Unterschied zwischen *Drosophila* spp. und *O. avicularia* gering. Form und Struktur haben auch bereits einen Einfluss auf die Wirtserkennung durch *N. vitripennis*, dem häufigsten Parasitoiden im Nest (siehe 4.3.2). Insgesamt sind die Puparien der Hippoboscidae also durch geringe Zahl, spezielle Form und dicke Wandung als Wirte für nicht spezialisierte Parasitoide als wenig geeignet anzusehen.

Abschließende Fragen, die sich aus den angestellten Betrachtungen ergeben, sind:

1. Gibt es Arten, die nicht parasitiert werden?

Die Untersuchungen sprechen dafür; der vollständige Ausschluss ist allerdings schwierig. Zumindest gibt es Generationen von Arten oder Teilpopulationen in bestimmten Habitaten, die nicht parasitiert werden.

2. Gibt es Wirtsarten, die keine offensichtlichen Strategien zur Vermeidung von Parasitierungen betreiben?

Bei der Tachinidae *T. setipennis* konnte keine der angesprochenen Strategien nachgewiesen werden. Offenbar wird die hohe Parasitierungsrate der Art (Tab. 5) durch eine relativ hohe Reproduktionsrate ausgeglichen oder bislang unbekannte Mechanismen sind hier wichtig, die den Erhalt der Art bzw. den Erhalt von Populationen sichern. Es ist z.B. anzunehmen, dass die Puparien durch die Mobilität der Wirte (Ohrwürmer) verteilt werden, so dass die hohe Hyperparasitierungsrate sich nur auf die Individuen bezieht, die an den Aggregationsplätzen der Wirte gefunden werden können.

4.2.6 Schlussfolgerungen

Die Untersuchung der Struktur des „parasitoid web“ des Vogelnests kann in den folgenden Punkten zusammengefasst werden:

1. Die treibende Kraft für die Diversität der Wirte (Cyclorrhapha) ist die Präsenz der Vögel: Sie bieten Nistmaterial, Kot, Aas und Blut und sind damit die Grundlage für die Wirte, die sich als Larven von den unterschiedlichen Ressourcen ernähren; das Nistmaterial ist durchaus von Dauer und kann daher auch nach der Nistperiode Nahrungsgrundlage für Cyclorrhapha zu sein. Ausnahme in diesem Punkt: das Kompartiment um den Ohrwurm.
2. Die treibende Kraft für die Diversität der Parasitoide und der Wirts-Parasitoid-Beziehungen sind nicht unmittelbar die Wirte und damit die Vögel als deren Grundlage; hier spielen die unterschiedliche Wirtsfindungsbiologie und die unterschiedlichen Wirtsspektren der Parasitoide die unmittelbare Rolle (siehe 4.3).
3. Es gibt eine Reihe von individuenstarken Wirtsarten, die regelmäßig auftreten; darunter sind nur wenige Spezialisten (Ornithoparasiten); die Nekrophagen sowie die häufigen Saprophagen und die vielen individuenarmen Arten sind nicht spezifisch; die Nahrungsgilden können sich durch polyphage Arten überlappen. Es können verschiedene allgemeine (z.B. Phänologieunterschiede, Miniaturisierung) und spezielle (Verpackung der Puparien) Mechanismen zur Verringerung der Parasitierung festgestellt werden.
4. Es gibt nur eine häufige Parasitoidenart, die eine Spezialisierung auf das Vogelnest zeigt (*N. vitripennis*), alle weiteren Parasitoide sind unspezialisiert und relativ selten; die Spezialisierung von *N. vitripennis* ist durch Phänologie und Wirtsfindung (siehe 4.3) weitgehend, jedoch nicht vollständig.

5. Die Wirtsressource wird durch Parasitoide nicht vollständig ausgeschöpft: Es gibt Wirtsarten, die gar nicht oder nur wenig parasitiert werden; es gibt keine Larval-Pupal-Parasitoide (Koinobionten) oder Hyperparasitoide bei den häufigen spezialisierten Arten (*Protocalliphora* spp.); es gibt bei den Parasitoiden nicht immer eine Anpassung an die Vermeidungsmechanismen der Wirte (z.B. Anpassung der Phänologie an die der Wirte, Anpassung an die Verpackung). Das „parasitoid web“ des Vogelnestes hat also das Potenzial zu größerer Komplexität.
6. Es zeigt sich eine Tendenz zur potenziellen und tatsächlichen Polyphagie bei den Parasitoiden: Wirte, die vorhanden sind, können in der Regel parasitiert werden (z.B. *D. lignicola* auf *Ornithomya avicularia*, *N. vitripennis* auf verschiedenen Arten).
7. Es zeigt sich eine Tendenz zu fakultativem Hyperparasitismus (z.B. *N. vitripennis* auf *Alysia manducator*); es kann geschlossen werden, dass die trophische Ebene für die Parasitoide keine entscheidende Rolle spielt.
8. In einem Kompartiment des Nahrungsnetzes bringen die Ohrwürmer die Wirte in die Vogelnester ein, so dass sie neben den vogelassozierten Wirten vorliegen; die Parasitoide der Ohrwurmparasitoide können sich mit dem Rest des Systems überschneiden, eine Konkurrenz liegt jedoch nicht vor.

4.2.7 Vergleich mit anderen „parasitoid webs“

Es gibt eine Reihe von Arbeiten, die ähnlich gelagert sind wie die vorliegende, und ein „parasitoid web“ aufstellen - etwa für ein Habitat, für eine bestimmte Wirtsart oder eine bestimmte Wirtspflanzenart für phytophage Wirte. Daneben gibt es weitere Arbeiten, die die Parasitoide und Wirtsgemeinschaften bestimmter Habitats oder die Parasitoide einzelner „source“-Arten aufzählen, ohne sie als ein Netz darzustellen. Aus diesen bekannten Wirts-Parasitoid-Beziehungen, im besten Fall möglichst weit quantifiziert, kann man in einem Vergleich auch Aussagen über das hier untersuchte Netz machen. Unterschiede und Gemeinsamkeiten können detektiert werden und damit variable Größen innerhalb von „parasitoid webs“ sowie vielleicht auch generalisierbare Mechanismen. Im nächsten Schritt können Überlegungen angestellt werden, was mögliche Ursachen für Ähnlichkeiten und Unterschiede sein könnten und was sich daraus ableiten ließe, um „parasitoid webs“ zu beschreiben, die bisher nicht untersucht wurden, oder vielleicht sogar voraussagen, wie Netze ausgeprägt sein könnten. Da das Aufstellen der Netze aufwändig ist, ist jede Information wertvoll, die Aussagen genereller Natur zulässt.

Hierbei spielt auch die Kompartimentierung eine Rolle. Es darf nicht vergessen werden, dass das Nahrungsnetz auf der Basis der Ohrwürmer im Vogelnest einen Sonderfall darstellt und daher auch gesondert diskutiert werden muss. Die Kompartimentierung ist allerdings ein wiederkehrendes Phänomen in den etwas breiter gefassten „parasitoid webs“ und somit von sich aus nicht untypisch (Memmott & Godfray 1993). Hier ist auch der Grund zu sehen, warum dieses Kompartiment immer auch im ganzen System eingeschlossen wird.

Bei den zu vergleichenden Biozönosen wurden bevorzugt andere kleinräumige, periodisch auftretende Systeme ausgewählt. Für den Vergleich mit dem Kompartiment der Ohrwürmer wurden andere Systeme mit räuberischen oder polyphagen Arten als „sources“ herangezogen.

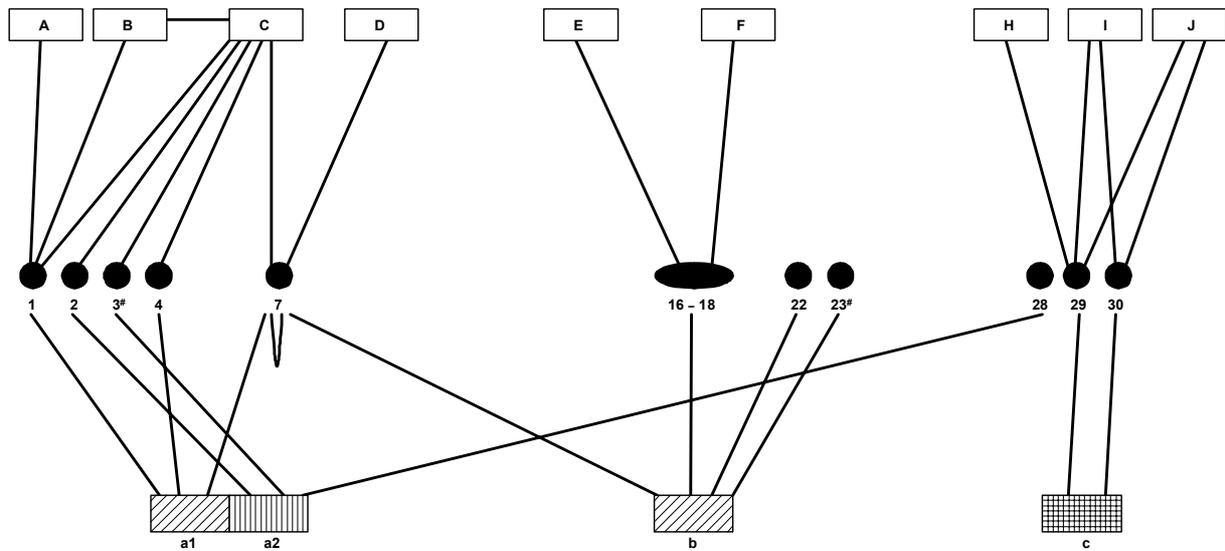


Abb. 34: Bereinigtes „parasitoid web“ ohne seltene Wirtsarten und ohne nur durch einmalige Totfunde nachgewiesene Parasitierungen; Auswahlkriterien der Wirtsarten siehe Text; Legende siehe S. 22

Für den Vergleich stehen nicht alle wichtigen Größen zur Verfügung. Der Vergleich kann sich im Wesentlichen auf die Größen „Verhältnis von Parasitoidenarten zu Wirtsarten“ und „Anzahl von Wirts-Parasitoid-Beziehungen bezogen auf die Wirtszahlen“ beziehen. Eingeschränkt sind die Gesamtartenzahlen und die Anteile von Spezialisten und Generalisten bzw. häufigen Arten und seltenen Arten mitzudiskutieren. Der Vergleich zweier Nahrungsnetze verschluckt daher zwangsläufig wichtige Informationen, bietet jedoch einen kleinsten gemeinsamen Nenner und ist daher, bei vorsichtiger Interpretation, sinnvoll (zur Vergleichbarkeit von „parasitoid webs“ siehe z.B. Memmott & Godfray 1993).

Auch die Beprobungsmethoden können sehr verschieden sein: So ist nicht von jeder Untersuchung zu erwarten, dass alle tatsächlich vorkommenden Wirts-Parasitoid-Interaktionen auch aufgedeckt wurden. Hier liegt nach Müller *et al.* (1999) eine entscheidende Fehlerquelle bei der Aufstellung von „parasitoid webs“.

In der vorliegenden Untersuchung wurden 10 Parasitoide aus insgesamt 32 Wirtsarten gesammelt. Das entspricht 0,32 Parasitoidenarten pro Wirtsart. Werden die Wirtsarten auf die aus mehr als 3 Nestern und/oder mit mehr als 30 Individuen beschränkt, dann bleiben 9 Parasitoidenarten aus 13 Wirtsarten. Die Ohrwurmparasitoidenart *O. pallipes* wird weiter mitverrechnet, obwohl mit nur 3 Individuen in der Untersuchung vertreten; es wurden außerhalb der Nester zahlreiche Individuen gesammelt, so dass die Parasitoide bekannt sind. 9 Parasitoidenarten aus 13 Wirtsarten entsprechen 0,69 Parasitoidenarten pro Wirtsspezies. Klammert man auch das Kompartiment der Ohrwürmer aus, so sind es 7 Parasitoidenarten aus 11 Wirtsarten, also 0,64 Parasitoide pro Wirtsart. Dieses verändert die Lage nicht entscheidend.

Im Maximum sind drei Parasitoidenarten pro Wirt zu verzeichnen, im Minimum 0. Berechnet man hier einen Mittelwert aus den 13 ausgewählten Arten, so sind es 1,38 Parasitoidenarten pro Wirtsart (Median 1). Subtrahiert man die Wirts-Parasitoid-Beziehungen, die nur durch einen einzigen Totfund belegt sind, so reduziert sich der Mittelwert auf 1,15 Parasitoidenarten pro Wirtsart (Median 1).

Man muss unterscheiden zwischen Berechnungen von Parasitoidenarten zu Wirtsarten als Zahl der Parasitoidenarten/Zahl der Wirtsarten und der Berechnung als Wert (Mittelwert) der Parasitoidenarten pro Wirtsart. Letzterer Wert liegt aufgrund sich überschneidender Parasitoidenarten im System höher. Es ist je nach Datenlage stets zu bedenken, welche Zahl man für einen Vergleich heranzieht.

Zusammengefasst kann man in dem hier untersuchten System von etwa einer Parasitoidenart bzw. Wirts-Parasitoid-Beziehung pro Wirtsart ausgehen.

Für den Vergleich mit anderen „parasitoid webs“ steht das bereinigte Nahrungsnetz der Vogelnester in Abb. 34 zur Verfügung (Beschränkungskriterien siehe oben).

In den Untersuchungen zu den Parasitoidengemeinschaften aus Gallen von Askew (1961) schwanken die Zahlen für die Eichengallen von Vertretern der Gattungen *Andricus*, *Cynips* und *Neuroterus* zwischen 2 und 6 Parasitoidenarten pro Wirtsart, wobei diese hier der Gallbildner (Hymenoptera: Cynipidae) ist. Die jeweilige Zahl der Arten, die häufiger auftauchen, ist dabei maximal 3, in Ausnahmen 4. Nimmt man die gesamte Gallenzönose dazu, zu der neben dem Gallbildner auch die Inquilinen gehören, so beschreibt Askew (1961) zum Beispiel bei der häufigen *Cynips quercusfolii* inklusive dem Gallbildner 3 Wirtsarten, die von 8 Parasitoidenarten genutzt werden. Hierbei sind 2 Arten die Inquilinen, die auch als Parasitoide des Gallbildners auftreten können; bei *Cynips divisa* sind es 7 Arten bei 3 Wirten. Bei der agamen Generation von *Andricus lignicola* wurden 5 Parasitoidenarten nachgewiesen (Askew & Neill 1993).

In Gallmückengallen fanden Georgiev & Stojanova (2003) bei einer Gallmückenart (Diptera: Cecidomyiidae) 5 Parasitoidenarten, obwohl ihre Stichprobe nur sehr klein war (13 Gallen). Tschamtko *et al.* (1991) wiesen 13 meist monophage Parasitoidenarten (plus einen Hyperparasitoiden) an *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae) nach.

Zieht man weitere Phytophagenkomplexe zum Vergleich heran, so fallen die Untersuchungen zu Blattminierern ins Auge: Memmott *et al.* (1994) untersuchten Blattminierer (Diptera, Lepidoptera und Coleoptera) in Costa Rica und fanden im Mittel 2,47 Parasitoidenarten pro Wirtsspezies, wobei keine Asymptote erreicht wurde. In dem quantitativen Netz von Lewis *et al.* (2002), ebenfalls von tropischen Blattminierern, wurden im Mittel 3,9 Parasitoidenarten pro Wirtsart nachgewiesen, wenn man die Wirtsarten ohne Parasitoide ausklammert. Diese Arten waren Arten mit nur sehr geringen Individuenzahlen, was den Ausschluss, wie er auch in der vorliegenden Untersuchung vorgenommen wurde (Abb. 34), rechtfertigt. Elekcioglu & Uygun (2006) fanden bei einer einzigen Blattminiererwirtsart (Lepidoptera: Gracillariidae) 10 Parasitoidenarten, Kato (1994) bei einer Agromyzidenart, also auch einer Cyclorrhapha, in Japan 25 Parasitoidenarten, wobei einige spezialisierte Larvalparasitoide darstellten. Rott & Godfray (2000) untersuchten 12 Arten der blattminierenden Gattung *Phyllonorycter* (Gracillariidae) in England und wiesen 27 Parasitoide nach (Parasitoide/Wirtsarten: 2,25; Mittelwert Parasitoide pro Wirtsart: 10,75, Median 10,5). Bei Minierern dominieren als Parasitoide Vertreter der Familie Eulophidae. Bei den Gallbildnern sind es neben den Cynipiden vor allem Eurytomiden und Torymiden sowie Pteromaliden.

In den Untersuchungen zu den Parasitoidenkomplexen der Blattläuse fanden Müller *et al.* (1999) an 25 Wirtsspezies der Aphidina 18 Primärparasitoide und 28 Sekundär-(Hyper-)parasitoide; 8 der Wirtsspezies wurden dabei allerdings überhaupt nicht parasitiert. Der Mittelwert der Parasitoidenarten pro Wirtsart (ohne die Hyperparasitoide) liegt bei 3,5 (Median 1).

Einen weiteren Blick auf einen Komplex um bestimmte Phytophage zeigen die Untersuchungen von Tschamtker *et al.* (2001) an den sekundär phytophagen Chalcidoidea der Gattung *Tetramesa* (Chalcidoidea: Eurytomidae). Hier wurden in der Teiluntersuchung in Deutschland im Mittel 8,1 Parasitoidenarten pro Wirtsart festgestellt, in Großbritannien 4,1. Die letzten verglichenen Komplexe sind die Parasitoidennetze einiger Bohrfiegen (Tephritidae). Hoffmeister (1992) konnte aus 6 Wirtsarten 17 Parasitoide nachweisen, was 2,8 Parasitoidenarten pro Wirtsart entspricht, im Mittel der Parasitoidenarten pro einzelner Wirtsart sind es 6,8. Hoffmeister & Vidal (1994) geben die Zahl der Parasitoidenarten pro Wirtsart für Tephritiden in der Paläarktis mit 5,3 an und bezeichnen diesen Wert als verhältnismäßig niedrig. In gut untersuchten Komplexen könne die Zahl 10 überstiegen werden.

Hochberg & Hawkins (1992) trennen phytophage Wirte nach ihrer Ernährungsnische (z.B. „external feeders“ und „borers“) und kommen auf minimal 3 und maximal 11 Parasitoidenarten pro Wirtsart im Mittel.

Aus dem Vergleich dieser Phytophagenkomplexe mit dem „parasitoid web“ des Vogelnestes aus dieser Untersuchung kann nur abgeleitet werden, dass die Phytophagenkomplexe in der Regel umfangreicher und artenreicher sind als der gezeigte. Dabei ist es nicht entscheidend, ob Dipteren, Lepidopteren oder Hymenopteren im Zentrum stehen. Die Zahlen der Parasitoide pro Wirtsart liegen zwischen etwa 3 in den Gallen bis zu 25 bei einer Agromyzidae. 2,47 waren es (im Mittel) bei den tropischen Minierern, allerdings wurde keine Asymptote erreicht, so dass noch weitere Parasitoidenarten angenommen werden können, wenn intensiver untersucht wird.

Die Gründe für diese Unterschiede und die möglichen Auswirkungen auf die Diskussion von „parasitoid webs“ und die Vorhersage bisher unbekannter Systeme werden unten diskutiert. Ein Sonderfall vom Trend her sind die untersuchten Blattlausarten. Hier ist die Zahl von Parasitoidenarten pro Wirtsart 0,72. Es kommen jedoch sehr zahlreich Hyperparasitoide hinzu, so dass die Gesamtzahl assoziierter Parasitoide pro Wirtsart bei 1,84 liegt. Die Zahl der Parasitoidenarten pro Wirtsart im Mittel liegt bei 3,5, der Median liegt mit 1 niedrig. Diese Zahlen liegen unter den Zahlen der weiteren Phytophagensysteme.

Es gibt auch Systeme, die dem Vogelnest ähnlicher erscheinen. In dem Kot verschiedener Tierarten entwickeln sich ähnlich wie im Vogelnest die Larven cyclorrhapher Dipteren. Auch das Substrat ist durchaus vergleichbar, es handelt sich um abzubauen organische Substanz. Somit sind sogar Überschneidungen bei den Dipterentaxa zu erwarten. Ähnliches gilt für Aas, das sich in Form toter Jungvögel sogar direkt im Vogelnest finden lässt. Zudem sind beide Substrate wie die entscheidenden Ressourcen des Vogelnestes (Vogelblut und Vogelaas) nur jeweils über einen kurzen Zeitraum verfügbar. Ein weiteres System, das aufgrund der vorherrschenden Wirte und der Art des Substrates ähnlich genannt wird, ist der Strandanwurf aus Pflanzen und Algen der Ostseeküste. Die Untersuchungen zu diesen Systemen sind meistens weniger vollständig und umfangreich als die Untersuchungen an phytophagen Wirten.

Fuller (1934) untersuchte die Insekten in und an Aas und registrierte auch die Cyclorrhapha und deren Parasitoide. 10 Dipterenarten, die sich im Aas entwickeln, werden als wichtig beschrieben. 7 Parasitoidenarten werden aufgelistet, davon 4 Arten der Diapriidae, einer Familie, die in der Untersuchung der Vogelnesten nicht auftauchte. Die Werte bedeuten 0,7 Parasitoidenarten pro Wirtsart, was der Zahl von 0,69 aus den Vogelnesten sehr nahe kommt. Payne & Mason (1971) nennen aus Aas etwa 10 Parasitoidenarten aus

Cyclorrhapha, geben allerdings nicht die Wirte an. Denkt man sich die Wirtszahl in der gleichen Größenordnung wie bei Fuller (1934), so liegt der Wert „Parasitoidenarten pro Wirtart“ im Bereich 1. Die beiden Untersuchungen stammen aus Nordamerika bzw. Australien. Die einzigen beiden Parasitoidenarten, die Grassberger & Frank (2004) an Aas bei einer Untersuchung in Österreich nachwiesen, sind *Nasonia vitripennis* und *Alysia manducator*. Die Zahl der nachgewiesenen Cyclorrhaphaarten übersteigt 10.

Untersuchungen zum Dung beschreiben das Parasitoiden- zu Wirtsartenverhältnis im Bereich unter 1. Wenig deutlich bei Bishop (1998) und Marchiori (2002) in Viehdung und deutlich bei Sanders & Dobson (1966) in Viehdung sowie bei Kaufman *et al.* (2001) in Geflügelkot. Letztere wiesen die Parasitoidenarten durch Auslegen von *Musca domestica*-Puparien nach. Es wurden 3 Parasitoide registriert. Die angenommene Zahl der natürlichen Wirte in dem Substrat dürfte höher liegen, was allerdings nicht angegeben wurde. Lediglich bei Marchiori *et al.* (2003) wurden aus 5 Wirtsarten 11 Parasitoidenarten aus der Ordnung Hymenoptera gewonnen. Eine weitere Art kommt hinzu: Die Puparien von Cyclorrhapha werden auch von den Larven der Gattung *Aleochara* (Coleoptera: Staphylinidae) parasitiert. Diese parasitischen Käfer konnten im Vogelnest nicht nachgewiesen werden, kommen aber generell in den Fliegenpuppen von Musciden, Fanniiden, Calliphoridaen u.a. vor (Maus *et al.* 1998). Inklusive der *Aleochara* sp. sind es bei Marchiori *et al.* (2003) also 2,4 Parasitoidenarten pro Wirtart.

Gibson & Floate (2004) wiesen 15 Parasitoidenarten aus koprophagen Fliegen nach, darunter sechs *Spalangia*-Arten. Drei Fliegenarten wurden dabei beprobt. Die Zahl der weiteren Fliegenarten wird nicht angegeben. Floate *et al.* (1999) wiesen zehn Parasitoidenarten nach, allerdings wie bei Kaufmann *et al.* (2001) (siehe oben) aus ausgelegten *Musca domestica*-Puparien, so dass die Zahl der natürlichen Wirte nicht bekannt ist. Tendenziell weisen diese Untersuchungen auf eine höhere Zahl von Parasitoiden in Kot als in Aas und in den Vogelnestern hin. Die Zahl der tatsächlichen Wirtsarten ist allerdings fraglich.

Im Kot können einige Spezialisten vermutet werden, z.B. die *Spalangia* spp., die auch im Nest nachgewiesen werden konnten. Einige Spezialisten (Parasitoide) für Aasfliegen konnten ebenfalls im Vogelnest nachgewiesen werden (siehe 4.2.3). Spezialisten für das Vogelnest gibt es nur einen (*N. vitripennis*).

Im Strandanwurf wurden von Heitland (1988) vier Cyclorrhaphaarten gefunden, von denen zwei häufig waren und weiter untersucht wurden. Es handelte sich um die für dieses Substrat spezifischen Fliegenarten *Fucellia tergina* (Anthomyiidae) und *Coelopa frigida* (Coelopidae). Bei den beiden Arten zusammen wurden 9 Parasitoide plus eine *Aleochara* sp. gefunden und zusätzlich 5 weitere Hymenopterenarten plus 2 Arten der parasitischen Käfer, die als selten oder unspezifisch klassifiziert werden. Schließt man diese sämtlich mit ein, ergibt sich eine Zahl von 17 Parasitoiden in 2 Wirtsarten (entspricht 8,5 Parasitoidenarten pro Wirtart). Ohne die besonders klassifizierten ergeben sich die Zahlen 5 Parasitoidenarten pro Wirtart und 8 im Mittel der Parasitoide pro Wirtart. Diese Werte weichen von denen aus Aas, Kot und Vogelnest deutlich ab. Das weist auf einen spezialisierten Saprophagenkomplex hin. Diese Spezifität zeigt sich auch in den hochspezialisierten Dipterentaxa, die es in anderen Detritussystemen in dieser Form nicht gibt. Dieses System stellt einen Spezialfall bei im weiteren Sinne saprophagen Wirten dar.

Im Zentrum des Parasitoidennetzes des Vogelnestes stehen die Vogelparasiten, insbesondere *Protocalliphora azurea*. Nimmt man die zweite *Protocalliphora*-Art und auch die ornithoparasitische Hippoboscidae hinzu und betrachtet also diese drei definitiven Vogelneestspezialisten, so zeigt sich für diese drei Arten nur eine Parasitoidenart (*N. vitripennis*), zwei weitere als einmalige Totfunde bei *O. avicularia* einmal ausgeklammert (Abb. 34). Betrachtet man die wenigen Parasitoidensysteme anderer Wirbeltierparasiten, ist Folgendes zu sagen:

Mehrere Floharten, darunter der Vogelfloh *Ceratophyllus gallinae*, werden von der Art *Bairamliia fuscipes* (Pteromalidae: Asaphinae) parasitiert. Die Gattung *Bairamliia* ist monotypisch und nicht überall vertreten (Noyes 2003). So konnte im Rahmen der Untersuchung von fast 500 Nestern die Parasitierung der Flohpuppen nicht nachgewiesen werden. Ein Nachweis für Deutschland fehlt bisher (Noyes 2003).

Zecken werden von Encyrtiden parasitiert. In Mitteleuropa ist nur die Art *Ixodiphagus hookeri* verbreitet, die Zeckennymphen parasitiert (Walter 1980).

In beiden Fällen liegt das Verhältnis Parasitoidenarten zu Wirtsarten unter 1.

Weitere Nester, die denen der Vögel nicht unähnlich sind, sind die Nester sozialer Hymenopteren. Diese sind nicht sehr gut untersucht. Man weiß allerdings, dass es z.B. in den Nestern von Vespiden Parasiten gibt, es gibt Kommensalen und es gibt Arten, die saprophag die Reste nutzen, darunter *Cyclorrhapha* (Papp 2000). Darüber hinaus gibt es auch Parasitoide: Ichneumoniden der Art *Sphécophaga vesparum* nutzen die immaturren Wespen. Auch die polyphage *Dibrachys cavus* parasitiert soziale Wespen (Tab. 8). Als Parasitoid und fakultativer Hyperparasitoid kommt die offenbar spezifische *Dibrachys vesparum* (Ratzeburg, 1852) hinzu (Gauss 1970). Die Biologie der Art ist weitgehend unbekannt. Eine taxonomische Neubearbeitung der Art wird an anderer Stelle publiziert. Was für den Vergleich bleibt, ist die Parasitierung einer Wirtsart durch drei Parasitoidenarten sowie der Ausblick auf ein interessantes, multitrophisches Netz innerhalb der Hymenopteren unter Beteiligung cyclorrhapher Dipteren, das genauer untersucht werden sollte.

Im Vogelnest findet man neben den kopro- und saprophagen, den nekrophagen und den ornithoparasitischen Cyclorrhaphaarten auch noch das Kompartiment um die Ohrwürmer, die sich oft in Vogelneisthöhlen aufhalten und somit ihre Parasitoide in den gleichen Lebensraum bringen.

In diesem Fall gibt es eine Wirtsart, die hier vorkommt: *Forficula auricularia*. Aus dem in den Nestern vereinzelt vorgefundenen Waldohrwurm *Chelidura acanthopygia* gibt es keinen Nachweis der Tachinidenarten (Kuhlmann 1995). Für die Klärung dieses Systems wurden auch Puparien der Parasitoide außerhalb der Vogelneester gesammelt. Alle gefundenen Parasitoide stammten allerdings auch aus Vogelnestern.

Es kommen zwei Parasitoidenarten aus der Familie Tachinidae vor, eine davon weitaus dominierend (siehe 3.1.3.3). Bei diesen zwei Parasitoidenarten kommen 3 Hyperparasitoidenarten vor (Abb. 34). Nahrungsressource der Wirte sind hier nicht Pflanzen und auch nicht Detritus oder Aas, sondern die omnivoren Ohrwürmer. Der direkte Vergleich dieses Systems muss also mit anderen Wirts-Parasitoid(Diptera)-Hyperparasitoid-Beziehungen geführt werden, insbesondere mit denen räuberischer oder omnivorer Wirtsarten.

Die beiden Tachiniden sind auf wenige Dermapterenarten spezialisiert. Bei ihren Parasitoiden wiederum ist die Situation weit weniger eindeutig. *Eurytoma* sp. wurde nur

einmal gefunden. *Eurytoma* sp. ist zwar auch als Parasitoid aus derselben Art (*T. setipennis*) bekannt, diese Wirts-Parasitoid-Beziehung darf allerdings trotzdem als wenig spezifisch und selten gelten (siehe 4.2.3). Die Parasitierungsrate der häufigen *T. setipennis* ist sehr hoch (Tab. 5), auch bei der zweiten Art *O. pallipes* wurde sehr regelmäßig Parasitierung festgestellt. Im Regelfall hat man es also mit folgendem System zu tun: 1 Wirtsart (*F. auricularia*), 2 Tachinidenarten als Primärparasitoide und 2 Pteromalidenarten als Hyperparasitoide beider Primärparasitoidenarten.

Die Parasitoide von Tachiniden sind generell relativ unregelmäßig erfasst. Bei vielen Parasitoidenarten tauchen auch Tachiniden in den Wirtslisten auf (Noyes 2003). Wie regelmäßig diese Verbindung auftritt, ist meist nicht bekannt. Der Großteil der Tachiniden parasitiert Lepidopteren-Larven, die phytophag sind.

Veeranna & Jyothi (1994) und Jyothi *et al.* (1999) wiesen für zwei Arten von Tachiniden aus *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) insgesamt 5 Hyperparasitoidenarten nach. Über die Häufigkeiten werden keine Angaben gemacht. Aus der Noctuidae *Mythimna convecta* sind 4 Parasitoide (Tachinidae) nachgewiesen, wobei aus einer davon 5 Hyperparasitoide (Hymenoptera) festgestellt wurden (Hardwick 2006). 3 Tachinidenarten mit 4 hyperparasitischen Hymenopteren sind mit dem Kartoffelkäfer *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) assoziiert (O'Neil *et al.* 2005).

Für die beiden Pieridenarten *Pieris brassicae* und *P. rapae* geben Patriche *et al.* (2005) die Parasitoiden- und Hyperparasitoidenarten an. Die gefundenen Tachiniden waren nicht parasitiert. Die Zahlen der Hyperparasitoide der Parasitoidenarten (in diesem Fall Ichneumoniden und Braconiden) lagen zwischen 0,6 und 3.

Insgesamt scheinen die Parasitierungsraten und die Zahlen der Parasitoidenarten bei Tachiniden im Vergleich zu anderen Cyclorrhapha eher unterdurchschnittlich zu sein.

Für die obligat parasitische *Physocephala vittata* (Diptera: Conopidae), deren Wirt *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) ist, wurde eine Hyperparasitierung durch *Habrocytus* (= *Pteromalus*) *conopidarum* nachgewiesen (Mihajlovic *et al.* 1989). Insgesamt sind die Nachweise bei Conopiden rar. Bei anderen Familien parasitischer Cyclorrhapha wie z.B. den Rhinophoridae, die als Parasitoide in terrestrischen Isopoda leben, fehlen Hyperparasitierungsnachweise völlig (Noyes 2003).

Parasitoide räuberischer Arten sind eher selten und artenärmer: Johnson & Miller (1994) wiesen für den Parasitoiden von Carabiden *Freraea montana* (Tachinidae) einen Hyperparasitoiden (Hymenoptera: Pteromalidae) nach.

Auch Parasitoide von Webspinnen sind bei den Dipteren bekannt. Es handelt sich um die Familie der Acroceridae, die allerdings nicht zu den Cyclorrhapha gehört. Auch von diesen sind keine Hyperparasitoide bekannt, ebenso wenig von den weiteren Parasitoiden der Spinnen. Aus den Eikokons verschiedener Spinnen sind Arten von Dipteren (auch Cyclorrhapha) bekannt, die auch hyperparasitiert werden. Es dürfte sich bei den Wirten allerdings um Eiräuber handeln (Finch 2005).

So erscheint das vorliegende Kompartiment als insgesamt leicht überdurchschnittlich artenreich mit hohen Parasitierungsraten. Die Ohrwurmparasitoide sind häufig. Sie verpuppen sich nicht innerhalb des Wirtes, sondern in der Nähe einer aggregierenden Wirtsspezies und können somit in recht großer Zahl auf kleinem Raum und vielleicht sogar über die olfaktorische Wirkung der Wirte (Ohrwürmer) gefunden werden. Diese Wirtsfindung kann somit auch durch wenig spezifische, polyphage Parasitoidenarten geschehen (siehe 4.3). Dadurch ergeben sich bei diesem Beispiel mehr Assoziationen als bei anderen parasitischen Cyclorrhapha. Die Rate Hyperparasitoidenarten zu Parasitoidenarten (1,5)

entspricht sogar in etwa der aus dem System Blattlaus-Parasitoiden-Hyperparasitoidenarten von Müller *et al.* (1999) (1,56).

Als Schlussfolgerungen aus dem Vergleich der „parasitoid webs“ dürfen gelten:

1. Phytophagensysteme übersteigen in ihren Artenzahlen und den Zahlen von Interaktionen auch spezifischer Arten mit hohen Parasitierungsraten (= Komplexität) die Systeme um im weiteren Sinne saprophage Wirte deutlich.
2. Phytophagensysteme übersteigen in ihrer Komplexität auch die Systeme um Parasiten und Wirts-Parasitoid-Hyperparasitoid-Beziehungen unter Beteiligung parasitischer Dipteren.
3. Die „parasitoid webs“ einzelner Systeme mit Substraten wie Kot und Aas sind in ihrem Aufbau vergleichbar mit dem Vogelnest, einer Kombination aus Saprophagen, Koprophagen, Nekrophagen, Parasiten und Parasitoiden; bei Koprophagen ist eine Tendenz zu mehr Parasitoidenarten und mehr Spezialisten erkennbar.
4. Das System der Ornithoparasiten ist mit dem anderer Wirbeltierparasiten von der Artenzahl her etwa vergleichbar; die Parasitierungsraten durch die Parasitoide sind bei den Ornithoparasiten offenbar deutlich höher.
5. Das Wirts-Parasitoid-Hyperparasitoid-System mit den Ohrwürmern als „source“ ist vergleichsweise artenreich und durchaus mit den Systemen um die im weiteren Sinne Saprophagen und die Parasiten vergleichbar.
6. Essenz: Es bestehen Gemeinsamkeiten zwischen den „parasitoid webs“ von Saprophagen/Koprophagen, Nekrophagen, Parasiten und Parasitoiden untereinander und zu dem Vogelnest insgesamt als kombiniertem Netz; deutliche Unterschiede bestehen zu „parasitoid webs“ phytophager Arten; in beiden Fällen deuten sich auch Ausnahmen an.

Gründe für die Ergebnisse des Vergleichs

Als mögliche Ursachen für generelle Unterschiede in den „parasitoid webs“ von Phytophagensystemen und Nicht-Phytophagensystemen können angenommen werden:

Phytophagensysteme:

- verlässlichere Ressource
- direktere Wirtssuche
- niedrigerere trophische Ebene
- Wirtsarten kommen räumlich getrennt vor
- Tendenz zu mehr fakultativen Parasitoiden und Hyperparasitoiden und zu mehr Larval- und Endoparasitoiden

Nicht-Phytophagensysteme:

- oft weniger verlässliche Ressourcen
- oft nur indirekte Wirtssuche möglich
- oft höhere trophische Ebene
- Wirtsarten kommen nebeneinander vor
- Tendenz zu Ektoparasitoiden/Idiobionten

Die Ressource der Phytophagenparasitoide ist regelmäßiger besetzt als z.B. das Vogelnest. In einer Galle befindet sich, wenn der Zeitpunkt stimmt, fast immer mindestens der Gallbildner, in einer Mine der Minierer. Im Vogelnest gibt es einen Anteil von Nestern ohne Wirt von fast 40% (siehe 3.1.2.4). Die größere Verlässlichkeit könnte zu einer engeren Bindung an die Wirte geführt haben. Auch ist die Suche nach den phytophagen Wirten möglicherweise verlässlicher: Eine direkte Suche z.B. optisch oder taktil auch auf größere Entfernung ist spezifischer als eine indirekte Suche z.B. olfaktorisch über das Wirtshabitat. Zu letzterem gehört die Orientierung nach Nestgeruch, um *Protocalliphora* spp. zu finden oder nach Aasgeruch, um *Calliphora vicina*-Puparien aufzuspüren. Noch weniger verlässlich und direkt ist die Orientierung nach dem weitgehend unspezifischen Detritusgeruch, um saprophage Wirte zu detektieren.

Die Spezialisierung auf einen Wirt wird erschwert, wenn dessen Vorkommen nicht räumlich konstant ist. Diese Konstanz ist z.B. bei Gallbildnern und Minierern gegeben, nicht aber bei vielen Parasitoiden: Die sich verpuppenden Parasitoide der Familie Tachinidae tun dies oft außerhalb des Wirts. Optische oder olfaktorische Reize über den Primärwirt sind daher nur sehr eingeschränkt zu nutzen, die Wirte sind relativ schwer zu finden. Die Wirtssuche nach Parasitoiden als Wirten (genauer: exklusive Endoparasitoide während der Zeit im Wirt) ist daher selten direkt und verlässlich.

Die größere Verlässlichkeit und die direktere Suche könnten zu mehr Parasitoidenarten pro phytophager Wirtsart geführt haben. Auch mehr Hyperparasitoide, fakultative Parasitoide wie die Inquilinen in *Cynips*-Gallen oder fakultative Hyperparasitoide könnten sich so entwickelt haben und somit insgesamt mehr Interaktionen pro Wirtsart. Grundlage ist der höhere Spezialisierungsgrad.

Die trophische Ebene ist bei Phytophagen niedriger als z.B. bei Nekrophagen oder Wirbeltierparasiten. Dieses könnte also eine bessere Ausnutzung einer größeren Wirtszahl bedeuten, was Platz lässt für mehr Parasitoidenarten. Die trophische Ebene wurde bereits als nicht entscheidend innerhalb der Systeme exklusive der Phytophagen herausgestellt (siehe 4.2.6). Im Gesamtvergleich könnte diesem Einfluss eine vorhandene Bedeutung zugewiesen werden. Hierzu sind weitere Untersuchungen notwendig.

Es gibt bei Phytophagen ein vermehrtes Vorkommen von Endoparasitoiden wie z.B. Braconiden. Im Vogelnest und den verwandten Systemen dominieren Ektoparasitoide von Puppen wie die Pteromalidae/Pteromalinae. Diese neigen zur Polyphagie (Askew & Shaw 1986). In Phytophagenkomplexen sind die Wirte durch Einnischung räumlich voneinander getrennt, z.B. die Minen oder Gallen an verschiedenen Pflanzenteilen. In den Ressourcen des Vogelnestes und den verwandten Systemen liegen mehrere Wirte unmittelbar nebeneinander vor. Folge des höheren Polyphagiegrades und der größeren Überschneidung der Wirte sind weniger Parasitoidenarten pro Wirtsart.

Die Ergebnisse weisen auf eine Vielzahl eher einfacher Systeme hin. Die Gründe konnten in diesem Rahmen nur angerissen werden. Möglicherweise beschränkt sich die Ausprägung hochdiverser und spezialisierter Nahrungsnetze mit Parasitoidenbeteiligung auf (direkte) Assoziationen mit Pflanzen.

4.2.8 Zusammenfassende Betrachtung des „parasitoid web“ / Fazit 1

Aus den Schlussfolgerungen für das „parasitoid web“ des Vogelnestes und dem Vergleich mit anderen Systemen (4.2.6 und 4.2.7) darf folgen:

1. Phytophagensysteme dürfen nicht als beispielhaft für alle „parasitoid webs“ gelten: Systeme aus im weiteren Sinne Saprophagen, Parasiten und anderen sind weniger komplex und weniger spezialisiert; daher können die Phytophagensysteme nicht direkt für Vorhersagen zu Systemen herangezogen werden, die bislang nicht untersucht wurden.
2. Die Zahlen aus Phytophagensystemen können nicht alleine für Hochrechnungen von Parasitoidenzahlen oder Zahlen von Wirts-Parasitoid-Interaktionen genutzt werden; es muss immer der Anteil Wirte berechnet werden, der einer anderen Nahrungsgilde angehört und bei dem mit weniger Parasitoidenarten gerechnet werden muss.
3. Das Vogelnest bzw. dessen Teile eignen sich für Schlussfolgerungen zu Systemen, denen Phytophage fehlen, aber die einen oder mehrere der Bereiche Saprophage i.w.S., Parasiten und Parasitoide enthalten; das Vogelnest ist eine Überlappung verschiedener Komplexe.
4. Nicht jedes individuenreiche System muss der weitgehenden Kontrolle durch Parasitoide unterliegen; das Vogelnest lässt theoretischen Raum für weitere Wirts-Parasitoid-Interaktionen.
5. Das Vogelnest von Höhlenbrütern könnte sich für einen Vergleich tropischer und nicht tropischer „parasitoid webs“ eignen; Vorteile: einfache Beprobung, überschaubare Artenzahlen, vorliegende Vergleichsgrundlage.
6. Zur Erstellung von „parasitoid webs“: Auf eine vollständige Quantifizierung der Parasitierungen kann verzichtet werden, da eine Reihe von Fehlerquellen vorliegen.

4.2.9 Überleitung zum Kapitel „Parasitoidenbiologie“

In den allermeisten „parasitoid web“-Untersuchungen ist nicht bekannt, wie die Wirtsspektren der beteiligten Parasitoide sind und wie die Arten außerhalb des untersuchten Systems leben (Askew & Shaw 1986). Bei dieser Untersuchung sollen diese Fragen zumindest für ausgesuchte Teile geklärt werden. Mit den Antworten steigen das Verständnis und die Bedeutung der bisher dargestellten Daten. Die Wirtsfindungsbiologie wurde bereits als entscheidender Faktor benannt (siehe 4.2.6). Diese soll für einige beteiligte Arten erörtert werden. Voraussetzung sind verlässliche Wirtsspektren auf der Basis einer geklärten Taxonomie.

Aus dem untersuchten „parasitoid web“ ergibt sich dazu direkt die Frage:

Wie konnten sich die nachgewiesenen Wirts-Parasitoid-Beziehungen ausprägen?

Die Strategien der Dipteren, um Parasitierungen zu entgehen oder allgemein auf diese zu reagieren, wurden bereits erläutert (siehe 4.2.5), ebenso die Gründe, warum die Wirte in dieser Artenzahl und Verteilung in den Nestern vorkommen (siehe 4.2.2 und 4.2.6). Auf der Seite der Parasitoide sind die entscheidenden Fragen:

Wie werden die Wirte gefunden? Welche Auswahlkriterien spielen dabei bei der Wirtsfindung und der Parasitierung eine Rolle?

Neben diesen direkt abzuleitenden Fragen sollen die Ergebnisse des folgenden Teils auch auf einer generelleren Ebene diskutiert werden (siehe dazu 4.3).

4.3 Parasitoidenbiologie

4.3.1 Einführende Diskussion zur Parasitoidenbiologie

Die Parasitoidenbiologie setzt sich aus mehreren wichtigen Bereichen zusammen. Dazu gehören Partnerwahl, Paarungsverhalten und Nahrungssuche (Godfray 1994). Einen besonderen Status hat die Wirtsfindungsbiologie. Sie ist direkt für das Aufeinandertreffen von Parasitoid und Wirt verantwortlich, woraus sich eine Wirts-Parasitoid-Beziehung entwickeln kann. Resultate der Wirtsfindung inklusive der Wirtserkennung und Wirtsakzeptanz sind die Wirtsspektren der Arten.

Für zwei Arten (zum Teil inklusive einer dritten) wurden daher Merkmale der Wirtsfindungsbiologie herausgearbeitet.

Im ersten Teil mussten dazu die Wirtsspektren festgelegt werden. Bei einer Art ergab sich dabei die Notwendigkeit einer taxonomischen Neuanalyse.

Im zweiten Teil sollte die Wirtsfindung konkreter betrachtet werden. Dieses geschah anhand mehrerer dazu konzipierter Laborversuche. Diese Ergebnisse sollen in dreierlei Hinsicht diskutiert und verwertet werden, (1) als Beitrag zum Verständnis der Wirtsnachweise inklusive der erfolgten Freilandnachweise aus dem untersuchten „parasitoid web“, (2) zur Rekonstruktion der Wirtsfindungsschritte anhand der wirkenden Mechanismen und (3) zur Darstellung und Abbildung der Unterschiede zwischen Parasitoiden am Beispiel der Wirtsfindung und damit zur Abbildung ihrer Diversität.

(1) und (2) sind die direkt aus dem ersten Teil dieser Untersuchung abzuleitenden Komplexe (siehe 4.2.9), (3) kommt in genereller Natur hinzu. Diese verschiedenen Sichtweisen auf die gleichen Ergebnisse sollen an dieser Stelle explizit hervorgehoben werden.

Die beiden hauptsächlich untersuchten Arten sind *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus*, die dritte in einigen Fragen aussagekräftige Art ist *Pachycrepoideus vindemmiae*.

Diese Arten wurden aus folgenden Gründen gewählt:

1. Alle Arten sind Teil des untersuchten „parasitoid web“ aus Vogelnestern; neben dem Nutzen für die Gesamtdiskussion stehen folglich auch umfangreiche eigene Informationen zur Freilandbiologie zur Verfügung.
2. Die Arten sind leicht zu züchten, da sie die Puparien cyclorrhapher Dipteren nutzen.
3. Laut Grundannahme repräsentieren sie verschiedene parasitoide Lebensweisen.
4. *N. vitripennis* und *D. cavus* sind Kosmopoliten und vielgenutzt bzw. oft genannt (siehe Graham 1969; Darling & Werren 1990), während auf der anderen Seite die Lücken im Verständnis der Freilandbiologie sowie der Taxonomie bekannt sind.

4.3.2 Wirtsspektren und Taxonomie

Für die Bewertung der Wirtsfindung allgemein und im Hinblick auf die vorgefundene Freilandsituation des Vogelnestes ist es ausgesprochen wünschenswert, von den weiteruntersuchten Arten folgende Aspekte zu kennen, (1) den taxonomischen Status der Art und (2) das tatsächliche Wirtsspektrum auch außerhalb des untersuchten Nahrungsnetzes.

LaSalle & Gauld (1991) und Müller *et al.* (1999) weisen darauf hin, dass viele Arbeiten zu „parasitoid webs“ und ganz allgemein zur Ökologie und Biologie von Parasitoiden an einer unzureichenden taxonomischen Genauigkeit krankten. Außerdem wird nicht oft bearbeitet, wie sich das Wirtsspektrum und damit die Wirtsspezifität tatsächlich darstellen, auch

außerhalb eines untersuchten Systems (siehe Askew & Shaw 1986). Letzteres ist eine direkte Folge der unklaren taxonomischen Situation sowie der Nichtbeachtung oder des Nichtvorhandenseins von Wirtsnachweisen.

In dieser Untersuchung soll der Diskussion der eigentlichen Wirtsfindungsversuche und der abschließenden Diskussion der Wirts-Parasitoid-Beziehungen die Beantwortung dieser Fragen vorangestellt werden.

Gründe für die unzureichenden Daten in beiden Komplexen, Taxonomie und Wirtsspektren, sind bei Parasitoiden zum Teil offensichtlich. Die Taxonomie der Parasitoiden ist aufgrund der Diversität, der oft geringen Körpergrößen und der daraus folgenden vergleichsweise geringen Zahl taxonomischer Bearbeiter ein problematisches Feld. Dieses gilt für alle Überfamilien, insbesondere in den Tropen, aber auch bei den Arten Mitteleuropas. Bei vielen Arten ist eine Unterscheidung nach der bisherigen Literatur schwierig, fraglich oder unmöglich. Es ist zu erwarten, dass in vielen Gattungen Revisionen anstehen und viele Arten bisher nicht beschrieben wurden (LaSalle 1993). Oft verbergen sich schwer unterscheidbare Artkomplexe hinter einzelnen Arten (z.B. innerhalb der Gattung *Encarsia* (Aphelinidae) (Polaszek *et al.* 2004)). Auch bei der Art *Dibrachys cavus* wurde dieses erwartet (Bouček 1965; Graham 1969; Schlein 2002).

Die Wirtsspektren abzubilden, ist ebenfalls schwierig. Shaw (1994) beschreibt, dass es durchaus möglich ist, alle Parasitoidenarten einer Wirtsart festzustellen; alle Wirtsarten einer Parasitoidenart festzustellen, ist sehr schwierig oder unmöglich. Untersuchungen durchzuführen, die sicher alle Wirte einer Parasitoidenart nachweisen, sind utopisch. Man muss sich daher mit einer Kombination aus eigenen Freilandnachweisen, Museumsmaterial, Labornachweisen und Literaturdaten behelfen.

Die eigenen Freilandnachweise sind naturgemäß die eindeutigsten Nachweise. Labornachweise z.B. in Petrischalenzuchten sind stets sehr vorsichtig zu interpretieren. Sie können Auskunft geben über die theoretische Potenz eines Parasitoiden zur Wirtsnutzung, allerdings nicht darüber, ob diese Parasitierung auch im Freiland tatsächlich stattfindet bzw. stattfinden kann. Museumsmaterial einer Art ist nicht immer mit einem Wirtsnachweis versehen. In vielen Fällen findet man in den wissenschaftlichen Sammlungen allerdings Tiere, die direkt aus einem Wirt gezogen wurden. In diesen Fällen ist auf den Wirtsnachweis durchaus Verlass, zumindest das Taxon auf Familien- oder Gattungsniveau sollte stimmen. Im besten Fall wurde der Wirt ebenfalls verwahrt. Im Zweifel wurden bei dieser Untersuchung Tiere von den Analysen ausgeschlossen. Jede Bestimmung des Parasitoiden ist bei dem Museumsmaterial selbst zu überprüfen. Diese Chance hat man bei Literaturnachweisen nicht; ob die Bestimmung stimmt oder nicht, kann nicht nachvollzogen werden. Die zusammengefassten Literaturnachweise einer Art sind also zumindest in den Originalpublikationen so weit wie möglich zu überprüfen. Wirtslisten dürfen nicht mit dem Wirtsspektrum gleichgesetzt werden. Die Arbeit der Überprüfung aller Nachweise ist kaum zu leisten; da entscheidende Kriterien zur letztlichen Bewertung fehlen, muss jede Entscheidung eine Einzelfallentscheidung sein. In der Festlegung der Wirtsspektren wurde daher auf eigene Freilandnachweise und Museumsmaterial zurückgegriffen, Labornachweise kommen ergänzend hinzu. Auf Literaturnachweise wurde weitgehend verzichtet, insbesondere bei der taxonomisch schwierigen Art *D. cavus*.

Einen Überblick zur Erstellung und Bewertung von Wirtsspektren, der auch die hier genannten Probleme umfasst, gibt Shaw (1994).

Bei der Art *Nasonia vitripennis* stellt sich die taxonomische Situation als unstrittig dar. Es handelt sich um eine gut begründbare Art (Darling & Werren 1990). Sie kommt in Wirten aus Vogelnestern, Aas und Dung vor. Die Wirte sind offenbar ausschließlich die Puparien cyclorrhapher Dipteren. Die Ausnahme der Hyperparasitierung wurde bereits diskutiert (siehe 4.2.3). Der Versuch einer Trennung von Tieren aus Aas und aus Vogelnestern von Schröder (1997) brachte keine getrennten Arten, sondern höchstens Ökotypen mit einer vielleicht beginnenden Spezifizierung. Es darf daher von einer einzigen Art der Gattung *Nasonia* im Untersuchungsgebiet ausgegangen werden. Diese Situation begründet auch die Nutzung von Literaturnachweisen, die bei dieser Art grundsätzlich weniger fehlerhaft sein dürften als bei anderen Arten. In Nordamerika sind drei Arten der Gattung bekannt, alle auch aus Vogelnestern (Darling & Werren 1990). *N. vitripennis* wurde aus Vogelnestern oft nachgewiesen (z.B. Eichler 1939; Abraham 1985; Darling & Werren 1990; Draber-Monko 1995) und auch in der vorliegenden Untersuchung als häufigster Parasitoid dort gefunden. Die nachgewiesenen Wirtsarten stehen in Tab. 4. Aus Aas ist die Art ebenfalls wiederholt beschrieben (z.B. Blanchot 1995; Grassberger & Frank 2004; Marchiori 2005). Das Aas ist ein Habitat, das mit dem Vogelneest auch Überschneidungen aufweist. Zu den Wirten gehören zahlreiche nekrophage Cyclorrhapha wie *Protophormia terranova*, *Lucilia sericata* (Calliphoridae) und *Peckia chrysostoma* (Sarcophagidae). Als Parasitoid dieser Arten wird *N. vitripennis* auch als aussagekräftiger Indikator in der forensischen Entomologie diskutiert (Grassberger & Frank 2003). Im Kot ist *N. vitripennis* eher eine wenig häufige Art, die regelmäßig auftritt, aber nicht dominiert (Mullens *et al.* 1986; Floate *et al.* 1999; Skovgard & Jespersen 2000; Kaufman *et al.* 2001). Daher wird sie auch nicht als ökonomisch wichtiger Antagonist von lästigen oder als Vektoren auftretenden synanthropen Dipteren angesehen (Legner 1967; McKay & Galloway 1999b).

Im Labor gelang die Zucht auf Puparien der Tachinidae *T. setipennis*, der Art, aus der im Vogelneest die beiden *Dibrachys*-Arten gezogen wurden. Potenziell ist also die Zucht von *N. vitripennis* auf Wirtsarten der gleichen Wirtsgruppe, die jedoch im Freiland nicht genutzt werden, sehr einfach möglich. Die Zucht auf den Puppen von *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) gelang im Labor nicht.

Für einige Familien der Cyclorrhapha, die in dem untersuchten Habitat Vogelneest eine Rolle spielen, wurden in den eigenen Untersuchungen wie auch in der Literatur nur sehr wenige Parasitierungsnachweise erbracht. Dieses kann Hinweise auf die Grenzen des Wirtsspektrums liefern.

Familie Fanniidae: Es gibt keinen Nachweis aus der vorliegenden Untersuchung und nur einen konkreten weiteren Nachweis aus *Fannia femoralis* (Legner *et al.* 1967) sowie einen als zufällig bezeichneten aus *Fannia canicularis* (Blanchot 1995).

Familie Hippoboscidae: Es ist kein Nachweis aus der vorliegenden Untersuchung vorhanden und insgesamt nur ein Nachweis aus *Pseudolynchia canariensis* (De Santis 1967).

Eine Grenze des Wirtsspektrums auch bei Puparien von Cyclorrhapha in den geeigneten Habitaten wird durch die Wirtsgröße gebildet. Unter einer bestimmten Größe werden Wirte nicht mehr parasitiert. Es fehlen Nachweise in der Literatur und aus dem Freiland. Da die Art gregär ist, sollte die Größe einigermaßen dazu angelegt sein, mehrere Individuen ernähren zu können. Die Bevorzugung größerer Wirte wurde bereits von Wylie (1967) nachgewiesen, was die Annahme der Größe als wichtigen Faktor unterstützt.

Als ein zweiter limitierender Faktor für das Wirtsspektrum stellt sich die Form der Puparien dar: Aberrante Formen wie die Puparien von Fanniiden werden nicht oder nicht regelmäßig parasitiert; auch Hippobosciden-Puparien sind keine geeigneten Wirte (siehe auch 4.2.5).

Wie dieses Wirtsspektrum für die Wirtfindung inklusive der Parasitierungsentscheidung zu werten ist, wird in 4.3.3 diskutiert.

Dibrachys cavus darf aufgrund der Untersuchungen an Museumsmaterial als polyphage Art gelten. Das Wirtsspektrum der Art umfasst viele verschiedene Taxa (Tab. 8). Dabei werden die Wirtsnachweise der Arten *Dibrachys boarmiae* und *Dibrachys clisiocampae* einbezogen (siehe unten).

Die Annahme, es könne sich bei der Art *D. cavus* um einen Artkomplex aus weniger polyphagen Arten handeln, konnte nicht bestätigt werden. Nach den Analysen und der Einsicht des Typenmaterials wurden sogar die Arten *D. boarmiae* und *D. clisiocampae* mit *D. cavus* synonymisiert (Begründung siehe 3.2.1.1 und Abb. 14). Bisher zur Unterscheidung von *D. cavus* und *D. boarmiae* genutzte Merkmale zeigten keine abtrennbaren Gruppen (siehe 3.2.1.1). Die Synonymisierung von *D. cavus* und *D. boarmiae* wurde bereits von Zerova *et al.* (1986) als wahrscheinlich angesehen, jedoch nicht vollzogen.

D. clisiocampae wurde bereits als Synonym von *D. cavus* geführt (Gahan 1938). Aufgrund der Untersuchungen der Hypopygien von Doganlar (1987) wurde die Art wieder als eigene Art eingestuft. Die Abtrennung einzig aufgrund hypopygialer, morphometrischer Merkmale, wie Doganlar (1987) sie vorschlägt, ließ sich anhand von Material von *D. cavus* nicht nachvollziehen (siehe 3.2.1.1).

Bei den Wirten, die aus dem Museumsmaterial nachgewiesen wurden, handelt es sich vor allem um cyclorrhaphe Dipteren, Lepidopteren und Hymenopteren (Tab. 8). Die Darstellung der untersuchten Tiere anhand der von ihnen parasitierten Wirtsgruppen zeigt keinerlei erkennbare Tendenzen morphologischer Unterschiede (Abb. 15). Viele Arten der Dipteren und der Hymenopteren sind selbst Parasitoide (v.a. Tachinidae und Ichneumonoidea). *D. cavus* ist als Hyperparasitoid beschrieben (Graham 1969). Nach diesen Untersuchungen ist bestätigt, dass die Art ein regelmäßig fakultativer Hyperparasitoid ist.

Neben den genannten Gruppen, die den Großteil der Wirte stellen, wurden auch jeweils eine Art aus den Ordnungen Neuroptera und Coleoptera nachgewiesen (Tab. 8). Dieser Nachweis eines ausgesprochen breiten Wirtsspektrums legt den Schluss nahe, dass auch Nachweise aus der Literatur aus vielen verschiedenen Taxa nicht unbedingt falsch sein müssen; allein die Prüfung ist unmöglich. Übersichten über die bisher aufgeführten Wirtsspektren geben Peck (1963), Krombein *et al.* (1979) und Noyes (2003) (als *D. cavus*, *D. boarmiae* und *D. clisiocampae*).

Die Wirtsnachweise zeigen auch, dass keine Präferenz für oder Spezialisierung auf ein bestimmtes Habitat besteht. *D. cavus* darf daher als polyphager Generalist gelten.

Beispielhaft wurden die Tiere betrachtet, die aus mit Ohrwürmern assoziierten Wirten stammten (Abb. 16). Diese zeigen morphologisch keine besondere Nähe und lassen sich nicht von Individuen aus anderen Wirten und Habitaten abtrennen.

Die Art *D. cavus* ist nicht nur polyphag, sondern auch kosmopolitisch, denn auch eine morphologische Trennung aufgrund der geographischen Verbreitung konnte nicht nachgewiesen werden (Abb. 17). Das untersuchte Material enthielt auch Tiere aus Nordafrika und Asien (Tab. 9). Nachweise aus diesen Regionen waren bislang strittig (Graham 1969). Die Nachweise aus Australien und Neuseeland könnten importierte Tiere aus Europa oder Nordamerika sein. Bislang gab es nur wenige Nachweise über als *D. boarmiae* bestimmte Tiere aus Neuseeland (Donovan 1989) und Australien (Bouček 1988).

Der Nachweis für Nordamerika gelingt durch die Synonymisierung von *D. clisiocampae* zuverlässig. Die Zahl der Nachweise aus Afrika ist weiterhin begrenzt.

Zur Diskussion der Methode ist Folgendes festzuhalten: Die multivariate statistische Methode der Hauptkomponentenanalyse (PCA) zur morphometrischen Differenzierung von ähnlichen Arten wurde bereits für andere Gruppen durchgeführt (z.B. Acari (Klimov *et al.* 2004), Formicidae (Wang & Lester 2004)). Sogar innerhalb einer Art kann die Methode Ergebnisse liefern (Amssalu *et al.* 2004). Die Methode erscheint tatsächlich geeignet, nahe verwandte und morphologisch nicht eindeutig zu differenzierende Gruppen zu trennen, auch innerhalb der Pteromaliden (Baur 2002).

Die Auswahl der Merkmale für die taxonomische Analyse (morphometrische Merkmale für die PCA und andere morphologische Merkmale) geschah aufgrund folgender Kriterien:

1. Morphometrische Merkmale, die in früheren Untersuchungen bei Pteromaliden zur Artunterscheidung genutzt wurden, wurden auch hier genutzt (Graham 1969; Janzon 1986; Doganlar 1987; Schröder 1997).
2. Nicht morphometrische Merkmale beinhalten oftmals die Farben oder Farbnuancen verschiedener Körperteile wie Antennen, Beine, Coxen und Gaster (z.B. Graham 1969); diese werden als zu variabel in Abhängigkeit von Größe, Alter und Wirt angesehen und können daher nicht verwendet werden.
3. Weitere nicht morphometrische Merkmale, die zur Artunterscheidung genutzt wurden, stellten sich als zu variabel heraus; z.B. kann die Form des Flügelstigmas innerhalb der zwei Seiten eines Tieres variieren und tut es auch innerhalb einer Art (Baur, pers. Mitteilung); Angaben über Größen, Tiefe oder Form von Merkmalen unterliegen zudem einer deutlichen Subjektivität, selbst wenn sie konstant sein sollten.
4. Viele morphometrische Merkmale unterliegen großen Messfehlern, da sie nicht objektiv zu messen sind; aufgrund von Unterschieden der Perspektive verändern sich Größen wie Kopflänge, Länge der „temples“ (Graham 1969) u.a. entscheidend; diese Merkmale wurden nicht genutzt.
5. Zusätzlich zu den morphometrischen Daten wurden die morphologischen Merkmale aufgenommen, die in der bisherigen Literatur zur Trennung der Arten *D. cavus* und *D. boarmiae* herangezogen wurden und nicht nach Punkt 2. oder 3. ausschieden; diese Merkmale versprachen Potenzial für eine mögliche Trennung der beiden Arten oder von Gruppen innerhalb *D. cavus* (siehe 3.2.1.1).

Bei den 21 ausgewählten Merkmalen sind Merkmale des Kopfes, der Antennen, der Flügel, des Mesosoma und des Gasters enthalten (Abb. 1 bis 7). In die PCA wurden nur Individuen einbezogen, bei denen maximal 4 der 21 Merkmale nicht gemessen werden konnten.

Es wurden zwei Hauptkomponenten dargestellt: Die erste Komponente zeigt im Wesentlichen Unterschiede in der Größe an, die zweite Komponente Unterschiede in der Form (Baur 2002). Die Größenunterschiede sind in den Abb. 14 bis 19 also auf der X-Achse abgebildet, Formenunterschiede auf der Y-Achse.

Dabei sind die Varianzen-Werte der Komponenten zu betrachten. Die wesentlichen Unterschiede bei den untersuchten Individuen sind auf eine unterschiedliche Größe zurückzuführen. Die zweite Komponente zeigt einen deutlich geringeren Anteil an der Gesamtvarianz (siehe 3.2.1.1 und Tab. A2). Dabei sind in den Berechnungen auch die Individuen der Art *D. lignicola* eingeschlossen. Daraus ergibt sich, dass die morphologischen

Unterschiede bereits zwischen den Arten *D. cavus* und *D. lignicola* (nach den Synonymisierungen) gering sind. Innerhalb der Art *D. cavus*, bei der laut Fragestellung nach abtrennbaren Arten gesucht wurde, gilt diese Feststellung umso mehr. Entscheidende Größenunterschiede bestehen zwischen *D. cavus* und *D. lignicola* nicht. Die Tiere der Art *D. lignicola* lassen sich in der Gesamtdarstellung über die Formenunterschiede trotzdem eindeutig von den Tieren der Art *D. cavus* trennen (Abb. 18). Die Unterscheidung anhand der Männchen ist durch Loben an Scapus und Pedicellus unproblematisch (siehe 3.2.1.1). Es ist anzunehmen, dass *D. lignicola* und *D. cavus* nahe verwandt sind.

Die Größenunterschiede, die wie beschrieben die Streuung in der ersten Hauptkomponente ausmachen, sind ein für Parasitoide und insbesondere für Pteromaliden bekanntes Phänomen. Aufgrund der Größe des Wirtes oder dem Grad der Superparasitierung ergibt sich eine Größenschwankung von mehreren hundert Prozent (eigene Beobachtung). Ist der Wirt von geringer Größe oder war ein Tier bei der Entwicklung in einem Wirt ungünstig positioniert, so sind die Tiere klein, im umgekehrten Fall sehr groß. Man kennt diese kleinen Individuen als „Zwergindividuen“ (Baur 2002). Bei dieser Untersuchung wurden auf der anderen Seite beispielsweise aus dem Wirt *Sarcophaga* sp. Individuen von *N. vitripennis* gewonnen, die die bisherigen maximalen Größenangaben der Art von 2,3mm (Darling & Werren 1990) noch deutlich überstiegen (bis 2,9mm). Größenunterschiede sind daher bei Parasitoiden zur Unterscheidung von Arten oder Ökotypen ausgesprochen ungeeignet bzw. unzulässig.

Von den Tieren der eigenen Nachzucht wurden 25 Tiere einbezogen, die sich im Streudiagramm als recht weit verteilte Wolke darstellen (Abb. 19). Tiere aus anderen Fundorten und anderen Wirten liegen sogar innerhalb dieser Wolke bzw. nicht deutlich von dieser zu trennen. Die in den weiteren Versuchen (ab 4.3.3) genutzten Tiere gehören also eindeutig zur gleichen Art wie die anderen Tiere der Art *D. cavus*.

Fazit: Die PCA hat sich als geeignet herausgestellt, um die taxonomische Frage des *Dibrachys cavus*-Komplexes zu lösen. Die Synonymisierung und damit auch die Polyphagie der Art *D. cavus* sind durch die Untersuchung gut gestützt. Die überarbeitete Taxonomie der *Dibrachys*-Arten wird an anderer Stelle ausführlich veröffentlicht. Vorläufig werden die Synonymisierungen als „nicht verfügbar“ bezeichnet (siehe 3.1.3.4 und 3.2.1.1) und dienen hier nur der nun möglichen Bearbeitung und Diskussion der ökologischen Fragestellungen.

Weitere Angaben zum Wirtsspektrum von *Dibrachys cavus*: Im Labor gelang die Zucht der Art, deren Stamm im Freiland aus den Puparien von *T. setipennis* gewonnen wurde, auch auf mehreren Arten cyclorrhapher Dipteren, von denen nachvollziehbare Wirtsnachweise im Freiland fehlen, sowie die Bestätigung der Zucht auf *Galleria mellonella*, also einer Lepidopterenart (siehe 3.2.1.2). Eine gelungene Laborzucht bietet einen Hinweis auf die potenzielle Polyphagie, muss jedoch aufgrund der artifiziellen Umstände immer vorsichtig interpretiert werden. Dass Parasitoide Wirte nutzen können, die unter normalen Umständen nicht in ihrem Wirtsspektrum liegen, wenn keine der natürlichen Wirte vorliegen und eine enge räumliche Nähe geschaffen wird (z.B. bei einer Zucht in der Petrischale), ist bekannt (Godfray 1994). *Galleria mellonella* wird auch von Gontarski (1939) und Gülel (1982) ausführlich als Wirt behandelt. Dieser Nachweis darf als glaubwürdig angesehen werden.

Die Parasitierungen von *D. cavus* beschränken sich vermutlich auf die Puppenstadien der Wirtsarten. Die Parasitierung von Larvenstadien kann nicht bestätigt, jedoch auch nicht ganz ausgeschlossen werden, da die Museumsnachweise nur teilweise das Stadium des Wirtes beinhalten. Folgt man den Angaben von Gontarski (1939), so kann *D. cavus* auch Larven (von *G. mellonella*) parasitieren, wenn diese sich bereits in Kokons befinden und weitestgehend unbeweglich sind.

Durch die Parasitierung der Ichneumoniden-Puppen in den Puparien der Tachinidae *T. setipennis* ist für die Art auch Tertiärparasitismus nachgewiesen (Tab. 8), der selbstverständlich als fakultativ angesehen werden muss.

Die Definition der Einteilungen der Parasitoide anhand der Wirtsspektren in polyphage und nicht polyphage Arten ist nicht immer eindeutig und ausreichend:

Werden mehrere Wirtsarten genutzt, ist eine Art bereits als polyphag zu bezeichnen. Dieses gilt beispielsweise für *Nasonia vitripennis*, auch wenn man den Nachweis an *Alysia manducator* ausklammert. Die Art parasitiert diverse cyclorrhaphe Dipteren. Die Art *D. cavus* hingegen parasitiert Wirte aus verschiedenen Ordnungen mit deutlich verschiedenen Größen und Formen. Diese kann auch nur als polyphag bezeichnet werden. Es sei folgerichtig darauf hingewiesen, dass sich innerhalb der Bezeichnung „polyphag“ die Wirtsspektren auch deutlich unterscheiden können. Die einfache Begrifflichkeit ist daher stets mit den ausführlichen Nachweisen und weiterführenden Beschreibungen zu betrachten.

Ähnlich ist es auch mit der Unterscheidung in Generalisten und Spezialisten. Die Unterscheidung kann hier wie folgt anhand der Habitate getroffen werden: Einem Generalisten fehlen erkennbare Habitatspezifitäten, ein Spezialist besitzt diese. Die Unterscheidung in einen Parasitoiden von ökologisch ähnlichen Arten (Generalist) und phylogenetisch ähnlichen Arten (Spezialist) (Shaw 1994) kann sich mit der genannten Unterscheidung überschneiden.

Lewis *et al.* (2002) geben in ihren Untersuchungen eine maximale Wirtsartenzahl einer Parasitoidenart von 21 an. Alle Wirte sind Blattminierer verschiedener Ordnungen. Der Parasitoid ist ein echter Generalist. Der Generalismus von *D. cavus*, für die über 30 Wirtsarten aus verschiedenen Ordnungen und mit sehr unterschiedlicher Biologie nachgewiesen wurden (Tab. 8), geht noch einmal darüber hinaus.

Zusammenfassung der Wirtsspektren: Aus den Wirtsnachweisen aus eigenen Daten, Laborzuchten, Museumsnachweisen und ergänzenden Literaturnachweisen bei den Arten *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus* dürfen die Wirtsspektren der beiden Arten wie folgt zusammengefasst werden:

N. vitripennis: Cyclorrhaphe Dipteren; Puparien von höheren Fliegen der Familien Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae sowie seltener Tachinidae, mit fakultativem Hyperparasitismus von Endoparasitoiden in den Puparien (Braconidae); Verbreitung kosmopolitisch

Polyphag, dabei weitestgehend dipterophag; Habitatspezialist für Vogelnester (und Aas)

D. cavus: Puppen von Wirten aus verschiedenen Gruppen, dabei vermehrt Lepidopteren, Dipteren und Hymenopteren („Symphyta“ und Apocrita) plus wenige andere (aus den Ordnungen Coleoptera und Neuroptera); Verbreitung kosmopolitisch

Polyphag; Generalist

Wirtsspektren weiterer beteiligter Arten:

Das Wirtsspektrum der dritten *Dibrachys*-Spezies *D. lignicola* wurde bereits in 3.1.3.4 (Tab. 7) und 4.2.3 beschrieben. Als weiterer Vertreter der Gattung *Dibrachys* wurde *Dibrachys pelos* Grissell, 1974 betrachtet.

D. pelos ist eine nearktische Art. Ihre nachgewiesenen Wirte aus dem Freiland sind Spheciden sowie deren Parasitoide aus den Familien Bombyliidae und Mutillidae (González *et al.* 2005). Im Labor gelang die Zucht auch auf den Puparien von *Calliphora vomitoria*. Diese offensichtliche Tendenz zur Polyphagie wird in der weiteren Diskussion eine Rolle spielen (siehe 4.3.4).

Das Wirtsspektrum von *Pachycrepoideus vindemmiae* wurde bereits angedeutet (siehe 4.2.3). Bei dieser Art sind weitere Arbeiten notwendig. Aus der Literatur ergibt sich ein auf verschiedene Familien insbesondere kleinerer Cyclorrhapha beschränktes Spektrum mit fakultativem Hyperparasitismus (van Alphen & Thunnissen 1983; Grandgirard *et al.* 2002; Noyes 2003).

Fazit: Die aus den Daten der „parasitoid web“-Analyse abgeleiteten Vermutungen zur potenziellen oder realen Polyphagie sowie zum fakultativen Hyperparasitismus (siehe 4.2.6) lassen sich in den Wirtsspektren der intensiv oder zusätzlich untersuchten Parasitoidenarten mehrfach wieder finden.

4.3.3 Wirtsfindung**4.3.3.1 Einführende Diskussion zur Wirtsfindung**

Direkt aus den nachgewiesenen Wirtsspektren, die sich bei den Arten im Vogelnest überschneiden, wird die Frage aufgeworfen:

Wie finden die Parasitoide ihre Wirte? Und genereller: Wie unterscheiden sich die Wirtsfindungsmechanismen bei Arten mit unterschiedlichem Wirtsspektrum bzw. unterschiedlichem Grad der Spezialisierung?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurde eine Reihe von Versuchen konzipiert, die verschiedene Teile der Wirtsfindung abbilden können. Die untersuchten Spezies sind *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus*. Bei einigen dieser Versuche wurde als dritte Art *Pachycrepoideus vindemmiae* hinzugezogen.

Die Wirtssuche kann in drei wesentliche Stufen eingeteilt werden (abgewandelt nach Vinson 1984), (1) die long range Orientierung zum Auffinden eines Wirtshabitats, (2) die medium range Orientierung bei der Suche nach Wirten im Habitat und (3) die short range Orientierung zum räumlich nahen Auffinden der Wirte inklusive der Wirtserkennung und der anschließenden negativen oder positiven Parasitierungsentscheidung.

Die Definitionen sind bewusst nicht zu eng zu wählen. Die Abstufungen sind nicht starr, sondern fließend. Die Schritte dienen einer groben Orientierung in Wirtsfindungsfragen.

Die durchgeführten Versuche behandeln die Wirtssuche mit und ohne olfaktorischen Reiz.

Diese Versuche sollen sowohl die Funktion erfüllen, die Wirtsfindung der Arten konkret nachzuzeichnen (zumindest in Teilen), als auch Unterschiede zwischen den Arten, d.h. Unterschiede in den Strategien, abbilden.

Viele Parasitoide sind in der Lage, olfaktorische Reize bei der Orientierung zu nutzen (Jones 1986). Olfaktorische Reize können vom Wirtshabitat ausgehen, vom Wirt oder von mit dem eigentlichen Wirt assoziierten Reizen. Auch Kombinationen der einzelnen Reize sind denkbar. Für einen Überblick zur Wirtsfindung siehe z.B. van Alphen & Vet (1986). Optische Reize sind ebenfalls in allen Stufen der Wirtsfindung als verwertbar denkbar.

Taktile Reize sind in der short range Orientierung wichtig. Parasitoide können mit den Antennen oder mit dem Ovipositor Wirte außen und innen ertasten und als geeignet oder ungeeignet einschätzen (Godfray 1994). Von Parasitoiden inklusive *N. vitripennis* ist bekannt, dass der Wirt mit den Antennen betriert wird (Whiting 1967). Taktile Reiz kann auch die Wahrnehmung von Erschütterungen sein, z.B. dem Fraß einer phytophagen Larve, die so geortet werden kann (z.B. Fischer *et al.* 2001).

Der Übergang zur akustischen Orientierung ist somit fließend. Fraßvibrationen gehören dazu, aber auch die Ortung stridulierender Wirte wie Caelifera, Ensifera und Auchenorrhyncha. Diese Gruppen werden als stridulierende Adulte weniger von parasitischen Hymenopteren als von parasitischen Dipteren genutzt. Diese Form der akustischen Wirtsfindung ist bekannt für Tachiniden (Allen *et al.* 1999) und Sarcophagiden (Schniederkötter & Lakes-Harlan 2004). Für Pteromaliden ist die Nutzung solch akustischer Reize nicht beschrieben und bei den untersuchten Arten auch nicht zu erwarten.

Die Parasitoide haben bei der Wirtssuche ein grundsätzliches Problem, das von Vet *et al.* (1991) als „reliability-detectability problem“ beschrieben wurde. Reize, die gut zu detektieren sind, sind häufig recht unspezifisch und damit wenig „verlässlich“. Andersherum sind spezifische Reize, die verlässlich einen Wirt anzeigen, häufig schwierig zu detektieren. Dieses Problem und mögliche Lösungsansätze finden sich auch in der Biologie der beiden hier untersuchten Parasitoide. Letztlich muss sich für jede Parasitoidenart in der einen oder anderen Richtung eine Lösung für das Problem entwickelt haben.

Die Versuche und Diskussionsteile im Einzelnen sind:

1. Olfaktometerversuche auf verschiedenen relevanten Substraten (Wirtssuche mit olfaktorischem Reiz)
2. Aktivitätsversuche zur Lauf- und Flugaktivität (Wirtssuche ohne olfaktorischen Reiz I)
3. Auffinden versteckter Habitate in einer Simulation natürlicher Verhältnisse (Suchaktivität) und Tag-Nacht-Aktivität (Wirtssuche ohne olfaktorischen Reiz II)

Wenn das natürliche Wirtsspektrum sowie das Vorkommen und die Nutzung bestimmter Wirte in einem gut untersuchten „parasitoid web“ bekannt sind, dann können die Ergebnisse dieser Wirtsfindungsversuche sehr viel konkreter angewandt werden. Auch die Ergebnisse anderer Autoren (z.B. Schlein 2002) können vor diesem Hintergrund besser diskutiert werden. Andersherum ist ein vorgefundenes „parasitoid web“ besser zu verstehen, wenn neben den Wirtsspektren, auch außerhalb des ausgewählten „webs“, die Mechanismen der Wirtsfindung bekannt sind.

Da in den Versuchen ganz bestimmte Teile der Wirtssuche getestet werden sollten, mussten folgende Punkte bedacht werden:

1. Es soll nicht der Einfluss von Lerneffekten auf die Wirtssuche beschrieben werden. Von Parasitoiden ist bekannt, dass sie fähig sind zu lernen. So werden Weibchen, die erfolgreiche Ovipositionserfahrungen gemacht haben, in der Folge bestimmte Wirte bevorzugen. Lerneffekte sind beschrieben für olfaktorische Reize und optische Reize (z.B. Turlings *et al.* 1990; Oliai & King 2000). Vet *et al.* (1998) beschreiben das Wirtssuchverhalten als dynamischen Prozess, abhängig vom Lernzustand der Tiere in Bezug auf die Verknüpfung olfaktorischer Reize mit Aussagen zur Wirtsverfügbarkeit. Auch das Erlernen der Bevorzugung taktiler Reize ist denkbar. Dieses könnte z.B. die Wirtform oder -größe oder eine spezielle Struktur eines Wirtshabitats (z.B. Substratstruktur) sein. Die gelernten Faktoren könnten sich also direkt auf einen Wirt beziehen (short range) oder auch auf ein Wirtshabitat (medium und long range). Die in den Versuchen eingesetzten Weibchen hatten daher stets keinerlei Ovipositionserfahrung.
2. Es soll auch nicht der Einfluss anderer Lerneffekte beschrieben werden. Parasitoide können nicht nur auf der Wirtssuche lernen, sondern auch während ihrer Entwicklung und kurz nach dem Schlupf. Dieses Lernen kann während der Larvalentwicklung auf einem Wirt geschehen (Gandolfi *et al.* 2003), nach dem Schlupf der Imago, die bereits entwickelt einige Zeit an den Wirtsresten verbleibt (Cortesero & Monge 1994) oder in den ersten Stunden nach dem Schlupf aus dem Wirt (Caubet & Jaisson 1991; Kester & Barbosa 1991). Die gesammelten Reize sind wahrscheinlich olfaktorisch. Ein Weibchen wird dann Wirte mit denselben olfaktorischen Reizen bei der eigenen Oviposition bevorzugen. Dieses Lernen ist bei den Laborzuchten nicht auszuschließen. Um den Einfluss zu minimieren, wurden alle Versuchstiere aller beteiligten Arten auf derselben Wirtsart gezüchtet, nämlich der Art *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae).
3. Es soll nur das Wirtssuchverhalten abgebildet werden. Neben der Suche nach Wirten kann auch die Suche nach einem Geschlechtspartner oder die Suche nach einer Futter- oder Feuchtigkeitsquelle das Verhalten eines Parasitoiden prägen. Um dieses auszuschließen, wurden die Weibchen vor den Versuchen stets verpaart und gefüttert. Verpaarte Weibchen zeigen deutlich erhöhte Lauf- und Flugaktivität gegenüber unverpaarten (King 1993; King *et al.* 2000). Als Futter wurden angefeuchtete Rosinen angeboten, die im Wesentlichen Kohlenhydrate und Wasser lieferten. In der Natur besuchen viele Parasitoide Blüten und nehmen Honigtau auf (Jervis *et al.* 1993). Welchen Anteil und Einfluss diese Futterquellen auf die untersuchten Arten im Freiland haben, ist unklar. Unter anderem bei Pteromaliden werden Wirte angestochen und mit einem speziellen Sekret aus dem Ovipositor wird von der Puppe bis zur Puppenhülle eine Röhre aufgebaut, durch die per Kapillarwirkung die Hämolymphe des Wirts steigt. Diese wird dann am Ende der Röhre vom Parasitoiden aufgenommen (Whiting 1967). Der Wirt wird dann auch zur Oviposition genutzt oder auch nicht. Wie dieses vielfach beschriebene host-feeding bei kleinen Wirten wie etwa den Puppen von Ichneumonoidea (im Wirtsspektrum von *D. cavus*) aussieht, ist nicht bekannt. Aufgrund der spezialisierten Anatomie und des Verhaltens bei dem Aufbau der host-feeding-Röhre sowie den gegenüber den naiven Weibchen deutlich verlängerten Lebenszeiten der Weibchen, denen Wirte angeboten wurden (eigene Beobachtung), darf geschlossen werden, dass das host-feeding in

der Ernährungsbiologie der Pteromaliden eine große Rolle spielt. Auch Legner & Gerling (1967) bezeichnen das host-feeding als wichtige Futterquelle der Parasitoide. Die Wirtssuche muss daher zu kleinen Teilen auch als Nahrungssuche begriffen werden. Diese Teile sind nicht auszuschließen, da zur Vermeidung des als bedeutender angesehenen Lerneffektes keine Wirte angeboten wurden.

4. Die getesteten Weibchen sollten in einem ähnlichen Zustand sein. Nicht nur das Alter kann einen Einfluss haben, sondern auch Größe und körperlicher Zustand. Bei Parasitoiden sind die Größenschwankungen auch innerhalb der Weibchen auffällig (siehe 4.3.2). Es wurden für die Versuche etwa gleich große Weibchen genutzt. Die Weibchen sollten körperlich unversehrt sein; es wurde darauf geachtet, dass die Antennen vollständig waren und das Tier gerade ging. Da die Weibchen untereinander aggressiv sind sowie Probleme beim Schlupf auftauchen können, kommen versehrte Weibchen regelmäßig vor.
5. Weitere Voraussetzungen: Um Unterschiede aufgrund des Alters der Versuchstiere auszuschließen, wurden nach Schlein (2002) immer 3-6 Tage alte Tiere verwendet. Abraham & König (1977) beschreiben bei *Spalangia nigra* und *N. vitripennis* Unterschiede in der Aktivität in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur; die Versuche wurde zur Vergleichbarkeit daher bei konstanten Temperaturen durchgeführt.

4.3.3.2 Wirtssuche mit olfaktorischem Reiz

Um die Unterschiede der beiden Pteromaliden *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus* bei der Nutzung olfaktorischer Reize aufzuzeigen, wurden Olfaktometerversuche durchgeführt. Dabei ging es sowohl um qualitative Unterschiede bei der Reaktion auf verschiedene Substrate als auch um quantitative Unterschiede im Grad der Reaktion auf die Substrate. Das verwendete Olfaktometer ist eine modifizierte Form des von Schlein (2002) genutzten Röhrenolfaktometers.

Diese Art des Olfaktometers, bei der die Parasitoide auf einer vertikalen Gazefläche laufen, hat gegenüber anderen Olfaktometern entscheidende Vorteile, die auch Schlein (2002) beschreibt. Die Parasitoide haben jederzeit die Möglichkeit, den Sektor, d.h. den Einflussbereich des olfaktorischen Reizes, wieder zu verlassen. In einem herkömmlichen Y-Olfaktometer (z.B. Stafford *et al.* 1984; Sereno & Neves 1994) können die Versuchstiere einen einmal gewählten Weg kaum mehr verlassen und die einzigen Möglichkeiten der Auswertung sind „ja“ oder „nein“, d.h. wählte das Individuum dieses Substrat oder nicht. Ein nach den Angaben von Vet *et al.* (1983) verwendetes Olfaktometer („Airflow“-Olfaktometer) zeigte in den Untersuchungen von Schröder (1997) nicht die Ergebnisse, die Schlein (2002) mit der gleichen Art und den gleichen Substraten erzielen konnte. Das legte für diese Untersuchung die Verwendung des Röhrenolfaktometers nahe. Dessen Konstruktion macht die Auswertung der unten beschriebenen Parameter möglich.

Die Modifikationen der Apparatur von Schlein (2002) beschränkten sich im Wesentlichen auf Änderungen der Lichtquellenanordnung, um die Tiere an der Gazewand zu versammeln (siehe 2.2.4). Die Sektorgrößen, an denen die Versuchstiere den Reiz des jeweiligen Substrates aufnehmen können, wurden gegenüber dem Modell von Schlein (2002) verkleinert, um die echten Testbereiche zu fokussieren. Das reduziert Zufallsereignisse. Der Zylinder mit den Substratröhren ist drehbar, so dass eventuelle Richtungspräferenzen während der Versuchsdurchführung ausgeschlossen werden können (siehe 2.2.4).

Die Substrate wurden aufgrund der beobachteten Freilandparasitierungen (Tab. 4) und der Einteilung in die Wirtsfindungsschritte (siehe 4.3.3.1) gewählt. Diese acht Substrate repräsentieren folgende Kategorien:

1. Wirtshabitat: Das Habitat der natürlichen Wirte von *N. vitripennis* ist das Vogelnest. Daher wurde Nestmaterial aus Meisennestern eingesetzt. Das Habitat der Tachinidae *T. setipennis* wird durch zwei Substrate vertreten, (1) die Ohrwürmer *Forficula auricularia* in definiertem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis und definierter Zahl als Wirt der Tachinidae und (2) den Kot von *Forficula auricularia*; beides sind Substrate, die sich oft in unmittelbarer Umgebung der Tachiniden-Puparien finden lassen.
2. Natürliche Wirte: Da als olfaktorischer Reizgeber der Wirt selbst in Frage kommt, insbesondere bei der medium und short range Orientierung, wurden Wirtsarten eingesetzt, die im Freiland im Rahmen der Vogelnestuntersuchungen nachgewiesen wurden: Für *D. cavus* sind das Puparien der Tachinidae *Triarthria setipennis*. Bei *N. vitripennis* sind die wichtigsten Wirte Puparien von *Protocalliphora* spp.. Diese konnten zum Zeitpunkt der Versuche nicht in ausreichender Zahl mit definiertem Alter gesammelt werden. Die Puppenruhe ist sehr kurz und die Larven sind obligate Blutsauger. Da auch *Calliphora*-Puparien parasitiert werden, wurden als natürlicher Wirt von *N. vitripennis* die Puparien von *Calliphora vomitoria* eingesetzt, einer mit *C. vicina* und *Protocalliphora* spp. nahe verwandten Art, deren Puparien immer in ausreichender Menge zur Verfügung stehen.
3. Geeignete bzw. ungeeignete Wirte: Als ein Wirt, auf dem die Zucht der einen Art (*D. cavus*) möglich ist und der anderen nicht (*N. vitripennis*), wurden die Puppen von *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) gewählt. Die Puppen wurden ihres Kokons entledigt, um die olfaktorische Wirkung auf die eigentlichen Wirtsindividuen zu beschränken. Als weiterer geeigneter Wirt (geeigneter Laborsatzwirt) (siehe 4.3.2) für *N. vitripennis* dienten die Puparien von *T. setipennis*.
4. Abgetötete Wirte: Beide Arten lassen sich auf durch Tiefgefrieren abgetöteten („freeze-killed“) *Calliphora vomitoria*-Puparien züchten. Diese können keine Reize eines lebenden Wirtes mehr abgeben. Die Reaktion auf diesen olfaktorischen Reiz ist daher wichtig in der Diskussion der entscheidenden Faktoren bei der Wirtserkennung und der Parasitierungsentscheidung (short range Orientierung). Exakter formuliert handelt es sich um durch Tiefgefrieren abgetötete Puparien, die vor dem Zuchtansatz bzw. vor dem Olfaktometerversuch wieder aufgetaut werden. Das Funktionieren dieser Art der Zucht, die gerade in der ökonomischen Anwendung bei der biologischen Kontrolle die Logistik deutlich erleichtert, ist bei verschiedenen Pteromaliden bekannt (Klunker 1982; Roth *et al.* 1991; Floate 2002).
5. Kontrolle: Es wurde auf einer vollständig leeren Kontrolle getestet, die sich, um Verunreinigungen auszuschließen, in einer immer für die Kontrolle genutzten Röhre befand.

Schlein (2002) untersuchte in seinen Versuchen mit den gleichen Arten die Reaktion auf Aas, dem Substrat einiger der weiteren wichtigen Wirte von *Nasonia vitripennis* wie *Calliphora vicina* und z.T. auch *Potamia littoralis*. Der Versuch wurde hier daher nicht wiederholt.

Beide Arten wurden wechselseitig auf die acht Substrate (inklusive Kontrolle) getestet. Der interspezifische Vergleich wird hier, im Gegensatz zu den Untersuchungen von Schlein (2002), anhand der einzelnen Versuchsergebnisse durchgeführt. Ein bispezifischer Ansatz wie der von Schlein (2002), wo Weibchen beider Arten zusammengetestet werden, wurde als nicht vorteilhaft bewertet. Die Unterscheidung der recht ähnlichen Arten, die sich zudem schnell laufend im Olfaktometer befinden, ist nicht immer gewährleistet. Außerdem können mögliche Beeinflussungen der Arten untereinander nicht ausgeschlossen werden.

Zur Auswahl und zur Aussagekraft der beiden in den Versuchen gemessenen Parameter (siehe 3.2.2.1) ist Folgendes anzugeben:

Die Verweildauer auf dem Sektor/Substrat gibt an, wie intensiv sich ein Individuum im Einflussbereich eines Reizes mit dem Reiz beschäftigte.

Für den Vergleich der Häufigkeiten der Verweildauern wurde eine Reihung festgelegt, die die Verweildauern in Gruppen qualitativ zusammenfasst:

Die Verweildauern zwischen 1 und 5 Sekunden zeigen ein „einfaches Überlaufen“ des Sektors an. Dieses wurde definiert aus den Beobachtungen sowie aus den Häufigkeitsverteilungen der Verweildauern bei der Kontrolle. Bei beiden Arten liegen die Anzahlen der Messungen dieser Zeiten bei der Kontrolle über 90% (Abb. 24 und 25). Diese einzelnen Verweildauern sind nicht qualitativ unterschiedlich zu bewerten, sondern hängen vielmehr von der Laufgeschwindigkeit des jeweiligen Individuums und von der im Sektor überlaufenen Strecke ab.

Die Verweildauern zwischen 6 und 30 Sekunden zeigen eine Reaktion an, die jedoch nicht als intensiv zu werten ist. Dieser Zeitraum wird hier als „Verweilen“ benannt.

Die Verweildauern über 30 Sekunden werden als „intensives Verweilen“ interpretiert.

Die Einteilung in die genannten Verweildauerklassen wurde aus der Erfahrung der Beobachtung der Tiere im Olfaktometer gezogen. Die Übergänge sind selbstverständlich fließend, die Verteilung ist als Interpretationshilfe zu sehen.

Während des Verweilens wurde wiederholt besondere Aktivität beobachtet. Die Antennenbewegungen nahmen zu und die Versuchstiere versuchten, durch die Gaze zu gelangen. In wenigen Fällen muss auch mit einem unbeweglichen längeren Innehalten gerechnet werden, das im Verhalten der Parasitoide auftaucht und nicht erklärt werden kann.

Die Klinotaxis ist eine gerichtete Bewegungsreaktion aufgrund eines Reizes. In diesem Fall ist es das Umdrehen eines Tieres nach dem (zufälligen) Überlauf eines Sektors, wenn dieser Sektor ganz oder in Teilen (mit dem Vorderkörper/Kopf) wieder verlassen wurde. Die Versuchstiere/Parasitoide zeigen dieses als auffälliges Verhalten. Nach einem Überlauf über einen Sektor folgt als Reaktion die Rückkehr oder als Nicht-Reaktion das Weiterlaufen. Bis zur Rückkehr kann eine kurze Zeit vergehen. Aus der Erfahrung der Vorversuche wurde die Maximalzeit bis zur Rückkehr mit sieben Sekunden festgelegt. Mehrere Klinotaxisereignisse können daher hintereinander von demselben Versuchswelbchen gezählt werden. Dieses Phänomen ist auch bei der Verweildauer wichtig. Ein nur von als Klinotaxis zu wertenden Ereignissen unterbrochenes Verweilen wurde als ein einziges Verweilen gewertet. Dieses ständige Verweilen und Verlassen ist das augenfälligste Verhalten der schnellen und aktiven Parasitoide im Olfaktometer.

Klinotaxis wurde bei beiden Arten beobachtet, in seiner Ausprägung vergleichbar. Daher wurde die Zeiteinheit von sieben Sekunden für beide Arten festgelegt.

Fazit: Entscheidend zur Bewertung der Reaktion ist nicht die Zahl der einfachen Überläufe, sondern die der Klinotaxisereignisse pro Zeiteinheit bei einer definierten Zahl von Versuchstieren. Auch sind es nicht die einzelnen Verweildauern, sondern die Verweilkomplexe, die durch Klinotaxis unterbrochen sein können. Diese beiden Größen kommen der Beschreibung einer Reaktion auf einen olfaktorischen Reiz durch einen Parasitoiden tatsächlich am nächsten. Sie sind daher in der folgenden Diskussion als Einheit zu sehen. Van Alphen & Vet (1986) bezeichnen die Reaktion der Parasitoide, ausgedrückt in den beiden Größen, als „arrestment“ (Festhalten).

Vergleich der Ergebnisse der Olfaktometerversuche

Grundsätzlich ist bei der vorliegenden Fragestellung ein Vergleich der olfaktorisch vermittelten Reaktion innerhalb der Arten auf verschiedene Substrate interessant (intraspezifischer Vergleich), der dann mit den Erkenntnissen der Freilandbiologie diskutiert wird, sowie auch ein Vergleich der Reaktionen zwischen den Arten (interspezifischer Vergleich), die eine unterschiedliche Freiland- und Wirtsfindungsbiologie widerspiegeln können.

Die Diskussion ordnet sich daher wie folgt in, (1) Diskussion der Ergebnisse von *N. vitripennis*, (2) Diskussion der Ergebnisse von *D. cavus* und (3) Diskussion des interspezifischen Vergleichs.

Nasonia vitripennis zeigte im Olfaktometer bei mehreren Substraten eine deutliche Reaktion (Abb. 20, 21, 24 und 26).

Das mit Abstand gegenüber allen weiteren wirksamste Substrat ist das Nestmaterial aus einem Meisennest. Verweildauer (Abb. 20 und 21) und Klinotaxiszahl (Abb. 26) waren sehr hoch. Auch im Vergleich der Häufigkeiten der Verweildauerklassen zeigt sich das gleiche Ergebnis: Das Nestmaterial der Meisen liegt sowohl bei dem Prozentsatz der einfachen Überläufe (1-5 Sekunden) deutlich unter als auch bei dem Prozentsatz der intensiven Aufenthalte (>30 Sekunden) deutlich über den anderen Substraten (Abb. 24). Die 571 Klinotaxisereignisse auf dem Sektor bedeuten fast 5 pro Minute bei 15 eingesetzten Weibchen. Dieses bedeutet wiederum eine mehr oder weniger ununterbrochen zu beobachtende Klinotaxis. Das Nestmaterial aus einem bebrüteten Nest ist für die Art ein verlässlicher Reiz, um das Habitat seiner Wirte, nämlich das Vogelnest, aufzusuchen, in dem sich regelmäßig (siehe 3.1.2.4 und Tab. 2) ornithoparasitische, nekrophage oder sonstige Wirte befinden. Das eindeutige Ergebnis lässt auf eine Habitatspezifität schließen. Die Stärke des Reizes des Nestmaterials zeigt an, dass der Reiz bereits in der long range Orientierung genutzt werden kann und so ein Weibchen zu einem Vogelnest führt.

Die Spezifität kann im Freiland nachgewiesen werden. *N. vitripennis* ist in Vogelnestern sehr regelmäßig präsent (siehe 4.2.3). Die Art kommt auch recht regelmäßig an Aas vor, das einen anderen Reiz aussendet. Die Trennung in Ökotypen aus Aas bzw. Vogelnestern wurde von Schröder (1997) vollzogen. Schlein (2002) stellte eine signifikante Reaktion von Tieren aus Vogelnestern auf Aas fest, ebenso Wylie (1958). Da in Nestern auch Aas vorhanden sein kann, kann die Reaktion auf Nestmaterial und Aas als vorteilhaft bezeichnet werden. Es ergibt sich in jedem Fall eine Erklärung der zu beobachtenden Spezifität der Art auf Vogelnester und Aas.

Drei weitere Substrate können in der beobachteten Reaktion als Komplex wahrgenommen werden. Die Substrate „*C. vomitoria*-Puparien“, „abgetötete Puparien“ der gleichen Art sowie die „*T. setipennis*-Puparien“ verursachten über beide Parameter gesehen eine vergleichbare

Reaktion (Abb. 20, 21 und 26). Im Vergleich der Verweildauerklassen (Abb. 24) gibt es einen leichten Hinweis auf eine stärkere Reaktion auf *C. vomitoria*-Puparien, inklusive mehr intensivem Verweilen und weniger einfachen Überläufen.

Calliphora vomitoria und *Triarthria setipennis* sind potenzielle Wirte für *N. vitripennis*. Im Freiland wird die Tachinidae *T. setipennis* nicht parasitiert, was jedoch durch die Unterschiede in der Phänologie begründet ist (siehe 4.2.4). Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Wirte für *N. vitripennis* nutzbare Reize emittieren. Dabei ist nicht von entscheidender Bedeutung, ob es sich um den natürlichen Wirt handelt oder um einen Wirt aus der systematischen Verwandtschaft des natürlichen Wirtes. Für die dipterophage *N. vitripennis* sind die Reize der Arten vergleichbar. Sie sind in der medium range und möglicherweise auch der short range Stufe der Wirtssuche brauchbare Reize. Die leicht erhöhte Reaktion bei *C. vomitoria* könnte auf einen Lerneffekt zurückzuführen sein, denn die Versuchstiere entstammten einer Zucht auf eben dieser Wirtsart. Der mögliche Einfluss wurde bereits diskutiert (siehe 4.3.3.1). Die Reaktion auf die Puparien der wichtigsten Wirte im Freiland, *Protocalliphora* spp., sollte sich nicht von der Reaktion auf die getesteten Puparien unterscheiden (siehe 4.3.3.2).

Die Reaktion auf die abgetöteten Puparien, auf denen die Zucht ohne Einschränkung möglich ist, kann nicht auf Emissionen eines lebenden Wirtes zurückzuführen sein. Was hier die nachweisbare Reaktion auslöst (Abb. 20 und 26), ist nicht bekannt.

Edwards (1954) und Wylie (1958) vermuten, dass ein olfaktorischer Reiz nicht von den Puparien selbst ausgeht, sondern von den larvalen Stoffwechselprodukten sowie den anheftenden Reizen aus dem Entwicklungsmedium. Dieses könnte die Reaktion auf die *C. vomitoria*-Puparien erklären, bei denen ein spezifischer Geruch nach Aas oder einem ähnlichem Substrat angenommen werden kann; es erklärt allerdings nicht die Reaktion auf die *T. setipennis*-Puparien, die larval als Endoparasitoide in Forficuliden leben. Die Reaktion auf die Ohrwürmer direkt oder deren Kot war deutlich geringer als die Reaktion auf die Puparien (Abb. 20, 21 und 26). Wenn Stoffwechselprodukte der Larven den Reiz ausmachten, so wären diese bei den Larven von *T. setipennis* und *C. vomitoria*, Arten mit vollkommen unterschiedlicher Biologie, ähnlich. Der Reiz wäre also unspezifisch. Die Versuche hier konnten nicht klären, worin der Reiz der Puparien tatsächlich besteht, in unspezifischen, anheftenden larvalen Stoffwechselprodukten bzw. Reizen aus dem Entwicklungssubstrat oder in unspezifischen Kairomonen der lebenden Puppen. Die Reaktion auf Kairomone auch nicht spezifischer Wirte ist z.B. für *Leptopilina heterotoma* (Eucoilidae), *Lariophagus distinguendus* (Pteromalidae) und *Aphidius nigripes* (Aphidiidae) nachgewiesen (van Alphen *et al.* 1984; Bouchard & Cloutier 1985; Steidle *et al.* 2003). Diese Nachweise aus verschiedenen Gruppen sowie die unterschiedliche Biologie der Wirtsarten und die vorhandene Reaktion auch auf andere Puppen (Abb. 20 und 26 und siehe unten) lassen den Schluss zu, dass bei *N. vitripennis* sehr wahrscheinlich Kairomone der Puppen den olfaktorischen Reiz ausmachen.

Es wurde ein weiterer lebender Organismus eingesetzt, die Puppen von *Galleria mellonella*. Es ist eine Reaktion nachzuweisen, allerdings geringer als bei anderen lebenden Substraten (Abb. 20 und 26). Die Zucht auf diesem Wirt war bei *N. vitripennis* nicht möglich, die Art und auch die systematische Verwandtschaft gehören nicht zum Wirtsspektrum von *N. vitripennis* (siehe 4.3.2). Ein lebendes Tier alleine kann also die starke Reaktion nicht ausmachen. Es werden eigentliche Wirte (Cyclorrhapha) bevorzugt.

Als nicht unterschiedlich zu der Reaktion auf *G. mellonella*-Puppen kann die Reaktion auf *Forficula auricularia* und den Ohrwurm Kot gewertet werden (Abb. 20 und 26). Letztere Substrate wurden aufgrund der Biologie der zweiten Art *D. cavus* gewählt. Eine besondere Reaktion von *N. vitripennis* war demnach nicht zu erwarten. Bei beiden Substraten ist im Vergleich zur Kontrolle eine Reaktion feststellbar.

Die Ergebnisse zeigen das grundsätzlich vorhandene Potenzial zur olfaktorisch vermittelten Reaktion bei *N. vitripennis*. Auch Reize nicht nutzbarer Wirte (*G. mellonella*), olfaktorisch aktive Substanzen im allgemeinen (Ohrwurm Kot) und die Reize anderer Tierarten (*F. auricularia*) werden aufgenommen und münden in eine Reaktion. Diese potenzielle Reaktion ist brauchbar, um seltene oder gar einmalige Nachweise der Art, z.B. die als regelmäßige akzessorische Art in Kotgemeinschaften (siehe 4.3.2), zu erklären. Jedem Reiz, der Wirte verspricht, wird nachgegangen, insbesondere dann, wenn die starken Reize fehlen.

Bei der olfaktorischen Orientierung von Parasitoiden wird von mehreren Autoren für verschiedene Arten beschrieben, dass Reize oftmals nur oder verstärkt in Kombination wirksam werden, z.B. durch eine Pflanze mit Befall (van Baaren & Nénon 1996) oder nur durch befallenes Holz bei Parasitoiden von Scolytiden (Sullivan *et al.* 2000). Bei *N. vitripennis* könnte das analog die Kombination aus Nestmaterial und Puparien sein. Da allerdings bereits beide Substrate einzeln eine Reaktion auslösen (Abb. 20 und 26) und auch auf verschiedenen Stufen der Wirtsfindung wirksam sind, wird die verstärkte Reaktion auf Reizkombinationen bei dieser Art nicht angenommen. Bereits Laing (1937) wies nach, dass *N. vitripennis* auf Aas, also ein zweites für die Art wichtiges Substrat, auch ohne Anwesenheit von Wirten reagiert. Auch der bereits erwähnte Reaktionsnachweis von Schlein (2002) bezog sich auf Aas ohne Fliegenbefall.

Für Parasitoide (Eulophidae) der Larven von Apfelwicklern (Lepidoptera: Tortricidae) wurde nachgewiesen, dass sich das Wirtserkennungsverhalten und die Parasitierungen intensivieren, wenn gleichzeitig der Geruch der Wirtspflanze der Wirte (Geruch des Wirtshabitats) präsent ist (Mattiacci *et al.* 2000). Eine solche Wirkung bei der Parasitierungsentscheidung ist eine weitere Ebene der olfaktorischen Reizkombination und theoretisch auch bei Pteromaliden denkbar. Bei *Diachasmimorpha longicauda* (Braconidae) ist in einem weiteren Schritt die erfolgreiche Reproduktion an die Präsenz des olfaktorischen Reizes des Wirtshabitats gebunden (Jang *et al.* 2000). Diese weitgehende Wirkung ist für die untersuchten Pteromaliden nicht vorhanden.

In der Reaktion auf das Substrat „*C. vomitoria*-Puparien“, das in jedem Versuch mitgetestet wurde, zeigten sich in einigen Fällen Unterschiede (siehe 3.2.2.1). Was diese Erhöhung (im Wesentlichen bei einem Versuch) verursacht, ist nicht zu klären. Offenbar können in der olfaktorisch vermittelten Reaktion Schwankungen auftreten, die nicht zu vermeiden sind. In der vorliegenden Untersuchung wurden hohe Stichproben erreicht sowie eine weiter modifizierte Version des gegenüber anderen als vorteilhaft eingeschätzten Olfaktometers verwendet. Zustand der Versuchstiere und Versuchsbedingungen wurden konstant gehalten. Die trotzdem auftretenden Unterschiede weisen damit auf eine generelle Variabilität in der olfaktorisch vermittelten Reaktion hin. Der Umfang dieser Schwankungen wurde in der Diskussion der Unterschiede bei den einzelnen Substraten bedacht.

Bei den Klinotaxisereignissen muss die Schwankung bei den einzelnen Werten der Leerkontrolle beachtet werden. Im Maximalfall konnten 20 Klinotaxisereignisse ohne Reiz festgestellt werden (siehe 3.2.2.1). Es kann sich dabei natürlich nicht um echte Klinotaxis

handeln. Dieser Wert zeigt das Vorhandensein von Bewegungen in Klinotaxisart, die der Charakteristik der Fortbewegung der Parasitoide zugerechnet werden müssen. Die Zahl ist als Maß für die Genauigkeit der Messungen zu verwenden. Schwankungen in dieser Größenordnung ergeben also keine interpretierbaren Unterschiede.

Die Werte der Klinotaxis und der Verweildauern hätten bei den olfaktorisch wirksamen Substraten, v.a. dem Nestmaterial, durchaus noch höher sein können. Es wurde regelmäßig beobachtet, dass die Weibchen von *N. vitripennis* sich untereinander aggressiv verhielten. Der Sektor mit dem olfaktorisch wirksamen Substrat war oft von mehreren Weibchen besetzt. Wurden die Tiere von Artgenossen verjagt und kehrten dann zurück, konnte das als Klinotaxis gewertet werden. In anderen Fällen verließen sie den Sektor endgültig und hätten ohne Störung vermutlich länger verweilt.

Zusammenfassend lässt sich die Reaktion von *N. vitripennis* auf olfaktorische Reize beschreiben als:

1. Es sind sehr deutliche Reaktionen vorhanden.
2. Bei dem Nestmaterial zeigt sich die stärkste Reaktion in Klinotaxis und Verweildauer; es ist der olfaktorische Reiz des Wirtshabitats.
3. Auf *C. vomitoria*-Puparien und *T. setipennis*-Puparien wird in etwa vergleichbarer Weise reagiert; beides sind potenzielle Wirte. Ob es sich um einen im Freiland genutzten Wirt oder um einen Wirt aus der systematischen Verwandtschaft handelt, ist dabei unerheblich; leichte Unterschiede könnten eine Folge von Lerneffekten sein. Als wirksame Reize werde Kairomone des lebenden Wirtes angenommen.
4. Auf abgetötete Puparien von *C. vomitoria* wird ebenfalls reagiert; es zeigt, dass nicht nur ein lebendiger Wirt mit seinen Emissionen eine Reaktion hervorruft; worin der Reiz besteht, ist nicht bekannt.
5. Auf nicht nutzbare Wirte und andere nicht mit der Freilandbiologie assoziierte Reize wird gegenüber der Kontrolle verstärkt reagiert; dieses zeigt das allgemeine Potenzial der Art zur Reaktion auf olfaktorische Reize; das kann mögliche seltene oder einmalige Wirtsnachweise erklären.

Dibrachys cavus unterscheidet sich in der Wirtsspezifität deutlich von *N. vitripennis* (siehe 4.3.2). Man konnte daher annehmen, dass sich die Art auch bei der olfaktorisch vermittelten Orientierung unterscheidet. Einen bestimmten Hauptwirt oder eine Hauptwirtsgruppe, wie es bei *N. vitripennis* die Cyclorrhapha darstellen, gibt es offenbar ebenso wenig wie ein Haupthabitat, welches bei *N. vitripennis* das Vogelnest bildet. Die für die Olfaktometerversuche ausgesuchten Wirtshabitate „Vogelnest“ auf der einen und die Ohrwurmassoziationen „Ohrwurm Kot“ und „*Forficula auricularia*“ auf der anderen Seite sind daher bereits vom Ansatz her als unterschiedlich zu bewerten. In der eigenen Untersuchung sowie in Literatur- und Museumsnachweisen stellte sich die Parasitierung der Ohrwurmparasitoide durch *D. cavus* allerdings durchaus als regelmäßig dar.

Die olfaktorisch wirksamsten Substrate für die Art waren die drei ohrwurmassoziierten: die lebenden Ohrwürmer, der Ohrwurm Kot und die Puparien von *T. setipennis*. Über beide Parameter und die unterschiedlichen Auswertungsmethoden gesehen (Abb. 22, 23, 25 und 27) sind die Reaktionen auf alle drei Substrate im Wesentlichen vergleichbar. Als Tendenz ist von einer stärkeren Reaktion auf Ohrwurm Kot und einer schwächeren auf *T. setipennis*-Puparien auszugehen.

Auch bei den Ergebnissen der anderen Substrate sind alle Auswertungsgrößen gemeinsam zu interpretieren. Bei diesen restlichen vier Substraten unterscheidet sich nur die Reaktion auf die *Calliphora vomitoria*-Puparien von der Reaktion auf die Kontrolle. Abgetötete Puparien, *Galleria mellonella*-Puppen und Nestmaterial lösen bei *D. cavus* keine Reaktion aus (Abb. 22, 23 und 27). Die Unterschiede in der Reaktion auf die drei lebenden Wirtsarten *T. setipennis*, *C. vomitoria* und *G. mellonella* sind zwischen den ersten beiden insgesamt gering, zwischen den letzten beiden deutlich.

Aus diesen Ergebnissen folgt:

D. cavus zeigt durchaus eine Fähigkeit zur Nutzung olfaktorischer Reize. Diese können aufgrund des Wirtsspektrums nicht spezifisch sein. Die Reaktion auf die drei ohrwurmassozierten Reize mit der tendenziell leicht stärkeren beim Ohrwurmkot ist nicht als Anpassung an die Ohrwurmparasoide als Wirte zu verzeichnen. Dazu ist das Wirtsspektrum zu groß und die Nachweise aus diesen Wirten sind anteilig nicht auffällig genug. Es muss sich vielmehr um die Reaktion auf einen vorhandenen Reiz handeln, der Wirte verspricht und auf den folgerichtig reagiert wird. Einem solchen Geruch wie dem des Ohrwurmkots zu folgen, macht für ein ovipositionsbereites Weibchen Sinn. Dieses passt auch zu der von Schlein (2002) festgestellten Reaktion der Art auf Aas. Aas und Ohrwurmkot stellen sich für die polyphage Art demnach als vergleichbar dar. Beide Reize versprechen das Vorkommen von potenziellen Wirten. Ähnlich kann man auch die Reaktion auf die Ohrwürmer bewerten. Diese Reize der Substrate eignen sich allerdings nicht für eine weiträumige Orientierung (long range Orientierung) (siehe interspezifischer Vergleich unten und weitere Ergebnisse der Wirtssuche ab 4.3.3.3). Die Reaktion auf allgemeine olfaktorische Reize des Substrats kann auch die Ursache für die Nachweise als seltene Arten aus Kotgemeinschaften sein (Hoebeke & Rutz 1988; Floate *et al.* 1999). Die Richtigkeit der Nachweise sei einmal angenommen (siehe 4.3.2).

Die vollständig fehlende Reaktion auf das Nestmaterial der Meise, die auch von Schlein (2002) festgestellt wurde, kann man durchaus überraschend finden. Zwar ist *D. cavus* regelmäßig auch in Vogelnestern anzutreffen, doch über das Wirtsspektrum wurde bereits deutlich, dass die Art keineswegs an Vogelnester gebunden ist. Trotzdem wäre das Nestmaterial, wie auch der Ohrwurmkot oder das Aas, eine olfaktorisch aktive Quelle, die Wirte für die polyphage Art versprechen könnte. Über den Grund dieser vollständig fehlenden Reaktion kann im Rahmen dieser Arbeit nur spekuliert werden. Es wird vorgeschlagen, dass der olfaktorische Reiz des Vogelnestes spezieller ist als der von Kot oder Aas. Für den Ohrwurmkot und das Aas wird eine deutlichere Überschneidung mit den chemischen Komponenten anderer Reize angenommen, da es sich um Stoffwechsel- und Abbauprodukte handelt, die sich verbreitet vorfinden lassen.

Die Puparien von *T. setipennis* und *C. vomitoria* sind Wirte für *D. cavus*. Bei beiden Wirten zeigte sich eine, wenngleich eher leichte, Reaktion. Bei den lebenden Puppen einer dritten Wirtsart (*Galleria mellonella*) zeigte sich keine Reaktion. Der olfaktorische Reiz lebender Wirtsindividuen kann es also nicht sein, der eine Reaktion auslöst. Bei *T. setipennis* und *C. vomitoria* werden daher anhaftende Reize von Ohrwürmern/Ohrwurmkot bzw. Lerneffekte als Gründe für die nachweisbare Reaktion angenommen. Nach der vorliegenden Fragestellung sind somit beide Reaktionen als nicht bedeutsam zu klassifizieren.

Schlein (2002) konnte allerdings eine erhöhte mittlere Verweildauer bei den Puppen der Art *Hofmannophila pseudospretella* (Lepidoptera: Oecophoridae) gegenüber der Leerkontrolle

feststellen. Diese Art kommt in Vogelnestern vor und kann von *D. cavus* als Wirt genutzt werden (Tab. 8). Für dieses Ergebnis lässt sich keine Erklärung finden.

Die fehlende Reaktion auf natürliche Wirte und Laborwirte lässt den Schluss zu, dass olfaktorische Reize bei der medium und short range Orientierung und der Wirtserkennung bei *D. cavus* keine entscheidende Rolle spielen. In der long range Orientierung wären diese Reize grundsätzlich nutzlos. Die Wirtssuche und vor allem die Wirtserkennung müssen bei dieser Art folglich anderen Reizen folgen (siehe weitere Diskussion der Wirtssuche ab 4.3.3.3).

Auch bei den Versuchen mit dieser Art wurden bei den Messungen der Reaktion auf das Substrat „*C. vomitoria*-Puparien“ in den Verweildauern Schwankungen festgestellt (siehe 3.2.2.1). Eine Einschätzung dieses Phänomens wurde bereits in der Diskussion der Ergebnisse bei *N. vitripennis* gegeben (siehe oben).

Die Werte der Klinotaxis bei der Leerkontrolle waren im Maximum 10 (siehe 3.2.2.1). Die Verwendung dieser Werte wurde bereits für *N. vitripennis* diskutiert (siehe oben).

Die olfaktorisch vermittelte Reaktion von *D. cavus* lässt sich wie folgt zusammenfassen:

1. Es ist eine Reaktion vorhanden.
2. Wirte erzeugen keine Reaktion; bei *T. setipennis* und *C. vomitoria* werden nicht direkt relevante Faktoren wie anhaftende Reize bzw. Lerneffekte als Gründe für die leichte, nachweisbare Reaktion angenommen. Die medium und short range Orientierung sowie die Wirtserkennung müssen von anderen Reizen gesteuert werden.
3. Auf Ohrwurm Kot und Ohrwürmer wird reagiert; diese Reaktion wird als Reaktion auf allgemeine olfaktorische Reize interpretiert, die für die polyphage Art das Vorkommen von potenziellen Wirten versprechen; ähnliches gilt z.B. für Aas (Reaktionsnachweis durch Schlein 2002).

Interspezifischer Vergleich: Die Reaktion auf olfaktorische Reize ist in ihrer Ausprägung bei den Arten sehr unterschiedlich. Dieses gilt sowohl für die Verteilung der Reaktion auf die Substrate als auch für die Stärke der Reaktion.

Bei den meisten Substraten findet man zwischen *D. cavus* und *N. vitripennis* einen signifikanten Unterschied in der Verweildauer und in der Klinotaxis (Abb. 20, 22, 26 und 27).

Zunächst sollen generelle Unterschiede in der Reaktion diskutiert werden:

Betrachtet man die Spitzenwerte für die Mittelwerte der Verweildauern (Nestmaterial bei *N. vitripennis* und Ohrwurm Kot/*T. setipennis*-Puparien bei *D. cavus*) so zeigt sich eine Erhöhung bei *N. vitripennis* etwa um den Faktor 2 (Abb. 20 und 22). Bei der Häufigkeitsverteilung der ausgewählten Verweildauerklassen liegt bei den intensiv Verweilenden (>30 Sekunden) die Häufigkeit bei *N. vitripennis* wieder knapp um diesen Faktor höher (Abb. 24 und 25); die Erniedrigung des Anteiles der einfachen Überläufer, die eine fehlende Reaktion darstellen, ist noch einmal stärker. Bei *N. vitripennis* zeigten die Versuchstiere in nur 22,5% der Fälle keine Reaktion bei dem Substrat mit der jeweils stärksten Reaktion, bei *D. cavus* in 62,5% der Fälle (Abb. 24 und 25).

Insgesamt ist die Verteilung der Verweildauerwerte bei *N. vitripennis* anders als bei *D. cavus*. Beispiel 1: Bei den Substraten *Forficula auricularia* und Ohrwurm Kot, im interspezifischen Mittelwertvergleich nicht unterschiedlich, zeigen sich Unterschiede in der Verteilung der

gewählten Verweildauerklassen (Abb. 24 und 25), wenngleich auch knapp nicht mit einer Signifikanz zu belegen (siehe 3.2.2.1). Es gibt bei *N. vitripennis* weniger einfache Überläufe und mehr mittellange Verweildauern, dafür weniger sehr lange Aufenthalte. Bei *D. cavus* machen wenige sehr lange Aufenthalte die hohen Mittelwerte aus. Die Verteilung der Häufigkeiten wie bei *N. vitripennis* wird als die stärkere Reaktion auf den Reiz interpretiert.

Beispiel 2: Im interspezifischen Vergleich der Reaktion auf *T. setipennis*-Puparien ergibt sich aufgrund der geschilderten Verteilungsunterschiede die signifikant stärkere Reaktion von *N. vitripennis* gegenüber *D. cavus* selbst bei einem niedrigeren Mittelwert (dabei höherem Median) (siehe 3.2.2.1).

Fazit für den Vergleich der Verweildauern: *N. vitripennis* reagiert sehr viel stärker auf olfaktorische Reize; der Unterschied ist insbesondere in der überproportionalen Verringerung der einfachen Überläufe (Nicht-Reaktion) und Erhöhung der mittellangen Aufenthalte zu suchen.

Betrachtet man die Klinotaxiszahlen vergleichend, so ist der Trend ähnlich, die Ausprägung jedoch noch deutlicher: Die Anzahl der Klinotaxis in der Spitze beider Arten ist von *N. vitripennis* gegenüber *D. cavus* etwa um den Faktor 4 erhöht (571:138) (Abb. 26 und 27). Bei den (bei *N. vitripennis*) olfaktorisch wirksamen Wirten, nämlich *C. vomitoria* und abgetötete Puparien, ist die Klinotaxiszahl bei *N. vitripennis* sogar mindestens um den Faktor 5 erhöht. Dieser gegenüber der Verweildauer noch einmal erhöhte Wert bei *N. vitripennis* ist so zu interpretieren, dass die Art überproportional mehr Klinotaxis innerhalb der gleichen Zeit zeigt. Dieses ist Ausdruck der allgemein größeren Aktivität von *N. vitripennis* bei den Olfaktometerversuchen: In einem olfaktorisch wirksamen Sektor ist die Art sehr aktiv und zeigt viel Laufaktivität, verlässt den Sektor, um wieder in ihn zurückzukehren (Klinotaxis).

Für den konkreten Vergleich der Reaktion auf die Substrate ist festzuhalten:

Der deutliche Unterschied in der Reaktion auf das Nestmaterial ist offensichtlich und ergibt sich aus der Habitatspezifität von *N. vitripennis*, die *D. cavus* fehlt.

Da *N. vitripennis* im Gegensatz zu *D. cavus* auf Reize lebender Wirte reagiert, ist die Reaktion auf diese bei *N. vitripennis* deutlich stärker. Das gilt auch für *T. setipennis*-Puparien, die im Freiland nur von *D. cavus* genutzt werden, und für *G. mellonella*-Puppen, die nur für *D. cavus* überhaupt einen geeigneten Wirt darstellen (Abb. 21, 23, 26 und 27). Die Reaktion führt bei *N. vitripennis* allerdings nicht zwangsläufig zu einer Parasitierung und ist somit nicht entscheidend für die Wirtserkennung.

Die Reaktion auf die abgetöteten Wirte ist bei den Arten ebenfalls verschieden. *N. vitripennis* ist wiederum sehr deutlich überlegen. Was den Reiz für *N. vitripennis* ausmacht, kann nicht ersehen werden.

Bei den Substraten „*Forficula auricularia*“ und „Ohrwurmkot“ ist kein interspezifischer Unterschied zu verzeichnen (den generellen Verteilungsunterschied in den Verweildauern (siehe oben) einmal ausgenommen), die Klinotaxiszahl beim Ohrwurmkot ist sogar identisch (Abb. 26 und 27). Die Reaktion auf für die Tiere unspezifische Reize ist also bei beiden Arten gleichermaßen gegeben.

Für den Unterschied in den Mittelwerten der Verweildauer auf der Kontrolle (Abb. 20 und 22) ergibt sich zwar eine statistische Signifikanz (siehe 3.2.2.1), die allerdings keine Relevanz

hat. Die Werte deuten höchstens bereits an, dass *N. vitripennis* bei der Wirtssuche öfter als *D. cavus* auch ohne olfaktorischen Reiz für einige Sekunden anhält (siehe auch 4.3.3.3).

Die Klinotaxiswerte von *N. vitripennis* sind im Vergleich zu *D. cavus* noch einmal höher zu bewerten durch den Fakt, dass diese Art sehr viel stärker auf die immer vorhandenen *C. vomitoria*-Puparien reagiert. Diese binden demnach in den Versuchen stets einige Tiere, die in der Zeit nicht auf das eigentliche Testsubstrat reagieren können.

Der interspezifische Vergleich lässt sich wie folgt zusammenfassen:

1. *N. vitripennis* zeigt eine weitaus stärkere Reaktion auf olfaktorische Reize als *D. cavus*.
2. Die stärkere Reaktion von *N. vitripennis* ist auf Spezialisierungen (auf Vogelnester) sowie auf die Reaktion auf lebende Wirte, vermutlich durch deren Kairomone, zurückzuführen (*T. setipennis*-Puparien, *C. vomitoria*-Puparien, *G. mellonella*-Puppen); für *D. cavus* wurden wie erwartet keine Spezialisierungen nachgewiesen.
3. *N. vitripennis* ist *D. cavus* überproportional zum Gesamtunterschied in der geringeren Anzahl einfacher Überläufe und höheren Zahl mittlerer Verweildauern überlegen; diese Art der Verteilung der Werte zeigt auch bei ähnlichen oder sogar niedrigeren Mittelwerten die stärkere Reaktion an.
4. *N. vitripennis* ist in der Zahl der Klinotaxisereignisse besonders deutlich überlegen; dieses, zusammen mit dem vorigen Punkt, weist auf ein aktiveres Verhalten bei der Reaktion auf einen Reiz hin.
5. In der Reaktion auf nicht spezifische Reize (z.B. Ohrwurm Kot und *Forficula auricularia*) besteht zwischen den Arten kein Unterschied.

Für die Lebensweise der Arten ergeben sich aus den Olfaktometerversuchen folgende **Schlussfolgerungen**:

1. Bei *N. vitripennis* bestätigt sich in der Reaktion auf olfaktorische Reize die Spezialisierung auf Vogelnester; die Bevorzugung von cyclorrhaphen Dipteren wird deutlich. Folglich ist *N. vitripennis* ein dipterophager Habitatspezialist für Vogelnester (und für Aas, was in dieser Arbeit nicht untersucht wurde).
2. *D. cavus* zeigt nur unspezifische Reaktionen auf einige Substrate und keine Reaktion auf Wirte; es müssen andere Reize bei der Wirtssuche entscheidend sein. Die Art ist ein Generalist, die Reaktion auf olfaktorische Reize lässt sich in diese Lebensweise einpassen.

Das Grundmuster des olfaktorisch leistungsfähigen Habitatspezialisten, das hier für *N. vitripennis* ermittelt wurde, ist innerhalb der Parasitoide weit verbreitet. Nicht nur Parasitoide im weiteren Sinne saprophager Arten nutzen olfaktorische Reize des Wirtshabitats, auch Parasitoide phytophager Arten. Bei einigen kommt wie bei *N. vitripennis* für einen nächsten Schritt der Wirtssuche die Reaktion auf die Wirte hinzu.

Bei *Spalangia endius* wurden von Stafford *et al.* (1984) und Sereno & Neves (1994) Reaktionen sowohl auf Puparien, in diesem Fall von *Musca domestica* (Muscidae), als auch auf verschiedene Substrate der Wirtsarten wie Vieh- und Geflügelkot nachgewiesen. Auch von *N. vitripennis* ist die grundsätzliche long range Orientierung anhand olfaktorischer Reize nicht neu (Edwards 1954; Schlein 2002). *Alysia manducator* (Braconidae) reagiert auf olfaktorische Reize durch Fleisch, insbesondere, wenn es mit Wirtslarven (Calliphoridae)

befallen ist (Reznik *et al.* 1992). Pteromaliden, die Scolytiden an *Pinus* sp. parasitieren, finden das Wirtshabitat durch olfaktorische Reize (Sullivan *et al.* 2000). Auch der Parasitoid *Euneura augarus* (Pteromalidae) sucht Wirtshabitate (Pflanzen) anhand olfaktorischer Reize (hier: flüchtige sekundäre Pflanzenstoffe) auf (Völkl & Sullivan 2000). Vet (1983) wies nach, dass *Leptopilina clavipes* (Eucoilidae) als Parasitoid fungivorer Drosophiliden vom Geruch der Pilze angelockt wird, während, in diesem Falle, die Wirte direkt keine olfaktorische Wirkung erzielen.

Das Grundmuster des auf olfaktorische Reize wenig reagierenden, polyphagen Generalisten, wie es sich bei *D. cavus* darstellt, konnte bisher in dieser Form nicht beschrieben werden. Verschiedene, bereits diskutierte Aspekte der Biologie der Art liefert Schlein (2002). Der Generalismus von *D. cavus* geht über den anderer Arten hinaus. In der Diskussion der Wirtsspektren wurde dieses bereits erwähnt (siehe 4.3.2). Geervliet *et al.* (2000) beschreiben den Generalisten *Cotesia glomerata* (Braconidae), der mehrere *Pieris*-Arten (Lepidoptera: Pieridae) parasitiert und sich dabei in der olfaktorisch vermittelten long und medium range Suche nicht von dem Spezialisten *C. rubecula* unterscheidet. Die generalistische Art *Leptopilina heterotoma* (Eucoilidae) reagiert auf wirtsassoziierte olfaktorische Reize. Das Wirtsspektrum der Art sind Larven diverser *Drosophila*-Arten in verschiedenen Habitaten (Hedlund *et al.* 1996). Solche Generalisten, die olfaktorisch vermittelt suchen, sind in der Wirtsfindung und in der Wirtsakzeptanz nicht mit dem Generalisten *D. cavus* zu vergleichen.

Betrachtet man die Wirtsfindung in der bereits diskutierten Einteilung der Schritte, so lassen sich für die beiden Parasitoidenarten in Bezug auf olfaktorische Reize die folgenden Nutzungspotenziale annehmen:

Long range Orientierung:

N. vitripennis: Die Orientierung nach olfaktorischen Reizen ist leistungsfähig (Geruch des Wirtshabitats) und als Hauptelement wahrscheinlich.

D. cavus: Die Orientierung nach olfaktorischen Reizen ist nicht möglich; unspezifische Reaktionen auf Reize sind für diesen Schritt unbrauchbar und höchstens im Übergang zur medium range Orientierung zu sehen.

Medium range Orientierung:

N. vitripennis: Die Orientierung auf dieser Stufe kann zumindest in Teilen olfaktorisch bestimmt sein; Reize des Wirtshabitats und Reize der Wirte können genutzt werden.

D. cavus: Die Orientierung nach olfaktorischen Reizen ist möglich, aber immer unspezifisch; andere Mechanismen müssen bestimmend sein.

Short range Orientierung und Wirtserkennung:

N. vitripennis: Die Orientierung nach olfaktorischen Reizen ist möglich (Reize der Wirte); die Wirtserkennung muss andere Reize beinhalten (Parasitierung auch toter Wirte, Reaktion auch auf Reize von Wirten außerhalb des Wirtsspektrums).

D. cavus: Die nahe Orientierung am Wirt und die Wirtserkennung können nicht olfaktorisch vermittelt ablaufen.

4.3.3.3 Wirtssuche ohne olfaktorischen Reiz I / lokomotorische Aktivität

Die Aktivitätsversuche sollten das lokomotorische Verhalten der Arten ohne olfaktorischen Reiz darstellen. Dabei wurde auch kein anderer möglicher Reiz vorgegeben wie etwa ein optischer oder taktiler. Nach dem Ausschluss der möglichen Reize bleibt das einfache angeborene Verhalten übrig.

Neben den Arten *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus* wurde als dritte Art *Pachycrepoideus vindemmiae* untersucht. Diese kommt im untersuchten „parasitoid web“ des Vogelnestes vor (siehe 4.2.3). Sie ist eine kosmopolitische Art mit möglicher Bedeutung in der biologischen Kontrolle von lästigen und parasitischen Musciden (Skovgard & Jespersen 1999) sowie von schädlichen Tephritiden (Guillen *et al.* 2002), zu der biologische Daten hilfreich sein können. Im Hinblick auf die vergleichende Diskussion von Unterschieden bei der Wirtssuche als Ausdruck der Diversität der Parasitoide kann die Art sehr gut verwertet werden. In den Olfaktometerversuchen konnte die Art nicht untersucht werden, da bevorzugte Wirte und Wirtshabitate nicht bekannt sind. Voruntersuchungen ließen die Annahme zu, dass sich *P. vindemmiae* in der lokomotorischen Aktivität von *N. vitripennis* und *D. cavus* unterscheidet und damit innerhalb der Pteromaliden eine andersartige Wirtsfindungsbiologie repräsentiert.

Die drei Versuche lieferten Aussagen über die Laufaktivität, die Abflugaktivität und den Anteil lokomotorisch aktiver Phasen an einer Gesamtzeit. Die Aktivitätsparameter „Zahl der Abflüge“ und „Anteil Bewegung“ wurden abgeleitet aus den Untersuchungen von King *et al.* (2002) an *N. vitripennis* unter einer anderen Fragestellung (Einfluss der Verpaarung). Insgesamt stehen für die Diskussion nur sehr wenige vergleichbare Untersuchungen zur Verfügung.

Die lokomotorische Aktivität zeigt bei den drei Arten insgesamt deutliche Unterschiede, und zwar in jeder möglichen interspezifischen Kombination (Abb. 28, 29 und 30).

In der Laufstrecke pro Zeiteinheit (hier: zehn Minuten) ist *D. cavus* den anderen Arten überlegen (Abb. 28). Die absolute Strecke ist dabei für ein Tier von ca. 2-3mm Länge bemerkenswert: Im Mittel wurden 610cm zurückgelegt, in der Spitze sogar 903cm. Der Lauf ist dabei nicht strikt gerade gerichtet, sondern ein mit mäßigem Ausschlag pendelnder Suchlauf. Auch die weniger laufaktiven Arten *N. vitripennis* und *P. vindemmiae* legten im Mittel fast vier Meter zurück.

Bei der Abflugaktivität zeigen sich ebenfalls Unterschiede (Abb. 29). *N. vitripennis* fliegt deutlich häufiger ab als die beiden anderen Arten. *D. cavus* zeigt dabei noch signifikant mehr Abflüge als *P. vindemmiae*. Bei *N. vitripennis* sind es im Mittel fast 41 Abflüge pro zehn Minuten, d.h. etwa vier Abflüge pro Minute. Der Spitzenwert sind sogar 100 Abflüge in zehn Minuten. Es kann also zweifellos abgeleitet werden, dass *N. vitripennis* bei fehlendem olfaktorischen Reiz verstärkt abfliegt. Die Werte sind dabei normalverteilt. Bei *D. cavus* sind die Werte konzentriert auf den Bereich weniger Abflüge. Ausreißer sehr abflugaktiver Tiere kommen nur selten vor. Bei *P. vindemmiae* sind Mittelwert und die Werte der wenigen Ausreißer noch einmal deutlich niedriger (Abb. 29 und Tab. A13).

Die Flugaktivität von *N. vitripennis* auf der Wirtssuche wird von King (1993) in der Dauer der Flüge abgebildet, die, abhängig vom Verpaarungsstatus, im Maximum über zwei Stunden beträgt. Bei King *et al.* (2000) sind die Zahlen aller addierten Flüge pro Zeiteinheit bei verpaarten Individuen derselben Art deutlich geringer als in der vorliegenden Arbeit

(Mittelwerte pro zehn Minuten maximal 7). Dieser Unterschied kann nicht erklärt werden. Aufgrund der Eindeutigkeit der eigenen Untersuchungsergebnisse, insbesondere auch im Vergleich zu den anderen Arten, werden die Werte von King *et al.* (2000) nicht für einen Vergleich herangezogen.

Die Laufstrecke und die Abflugaktivität sind bezogen auf die Wirtsfindung gemeinsam zu diskutieren:

D. cavus ist in der Lage, auch ohne olfaktorischen Reiz eine große Strecke bzw. große Fläche abzusuchen. Fehlen Reize, wird der Ort der Suche nicht verlassen (geringe Abflugaktivität). Dieses deutet darauf hin, dass olfaktorische Reize bei der Wirtssuche keine entscheidende Rolle spielen, was die long range Orientierung betrifft. Das entspricht den Schlussfolgerungen aus den Olfaktometerversuchen (siehe 4.3.3.2). Bei der Laufsuche sucht das *D. cavus*-Weibchen nach einem olfaktorischen long range/medium range Reiz wie etwa dem Ohrwurm Kot, dem dann gefolgt werden kann. Reizstärke und Spezifität sind allerdings gering (siehe 4.3.3.2). Eher noch suchen die Weibchen daher direkt nach Wirten. Die Wirte selbst werden nicht olfaktorisch detektiert und auch die Parasitierungsentscheidung ist von olfaktorischen Reizen unabhängig (siehe 4.3.3.2). Im Laufe eines Tages kann ein Weibchen von *D. cavus* eine enorme Strecke zurücklegen. Das Wirtsspektrum der Art ist als sehr groß bekannt (siehe 4.3.2). Viele der auf der durch die zunächst nicht gerichtete Laufsuche zurückgelegten Strecke gefundenen Wirte können tatsächlich parasitiert werden. Das zufällige, leistungsfähige Laufen als Wirtsfindungsverhalten funktioniert also nur in Kombination mit einer ausgeprägten Polyphagie. Ein Abfliegen würde dabei die Wirtssuche nicht verbessern, da keine Reize aufgenommen werden können, die den Flug richten. Der Flug würde das suchende Weibchen lediglich an zahlreichen potenziellen Wirten vorbeisteuern. So ist für eine polyphage und generalistische Art eine Wirtssuche ohne Abflüge und mit einer großen Laufleistung sinnvoll. Es kommt jedoch immer wieder zu Abflügen, was zeigt, dass die Art ohne olfaktorischen Reiz generell aktiv ist (im Gegensatz zu *P. vindemmiae*) und durch zufällige oder unspezifisch optisch gerichtete Flüge Habitate erreichen kann, in denen dann die Wirtssuche erneut startet.

N. vitripennis ist ebenfalls eine Art mit allgemein hoher Aktivität. Die Aktivität zeigte sich bereits in den Olfaktometerversuchen und findet sich auch in der Laufaktivität und den Abflügen. Die Laufstrecke ist zwar geringer als bei *D. cavus* (Abb. 28), jedoch unter Berücksichtigung der weiteren Aktivitätsparameter zu sehen. Der Lauf ist von zahlreichen Abflügen unterbrochen. Diese Abflüge können im Versuchsaufbau jeweils nur sehr kurz sein. Im Freiland müssen auch längere Flüge erwartet werden. Abraham (1985) und Schröder (1997) wiesen nach, dass die Art am Boden und in geringen Höhen nur selten auftritt. Die Wirtssuche und damit die Flüge der long range Orientierung finden vermehrt in größeren Höhen statt. Bereits vor der long range Orientierung gibt es auf diese Weise eine Begrenzung, die sich mit der Spezialisierung auf Vogelnester gut vereinbaren lässt.

Die Abflüge werden durchgeführt, wenn der olfaktorische Reiz fehlt. Dieses lässt erneut darauf schließen, dass bei dieser Art der olfaktorische Sinn bei der Wirtssuche eine Schlüsselrolle spielt. Während des Fluges oder vielleicht auch einer kurzzeitigen Landung werden olfaktorische Reize zur long range Orientierung aufgenommen wie z.B. der Geruch des Vogelnestes. Dann kann die Wirtssuche olfaktorisch geleitet fortgesetzt werden. Fehlt ein Reiz, wird in der Regel wieder abgeflogen. Diese Abflüge setzen die Laufstrecke insgesamt herab. *N. vitripennis* muss ihre Wirtssuche richten, da nur bestimmte Wirte parasitiert werden können. Diese befinden sich in olfaktorisch wirksamen Habitaten.

Bei *P. vindemmiae* sind Laufstrecke und Abflugaktivität gering. Dieses repräsentiert die Unterschiede in der Wirtsfindung innerhalb der Pteromaliden und innerhalb der Parasitoide. Die Art ist vermutlich mit olfaktorisch wirksamen Habitaten wie Kot und Detritus assoziiert (siehe 4.2.3). Es muss offenbar ein olfaktorischer Reiz vorliegen, um eine intensive Wirtssuche auszulösen, sei es durch Laufen oder Fliegen. Fehlt der Reiz, sind die Bewegungen gering. Die Art ist zu hoher Flugaktivität durchaus fähig, was bei den Laborzuchten beobachtet werden kann: Werden die Tiere gestört, fliegen sie zur Flucht schneller und zahlreicher ab als die beiden anderen Arten.

Der Anteil der Bewegung an einer Zeiteinheit gibt Auskunft darüber, wie die Werte der Laufstrecke zustande kommen. Es wurde der Anteil Bewegung bzw. der Anteil Stillstand an den wiederum zehn Versuchsminuten gemessen. Bewegung beinhaltet Lauf- und Flugaktivität. *D. cavus* zeigt dabei den größten Anteil Bewegung (Abb. 30). Im Mittel sind es 540 der 600 Sekunden, was 90% der Zeit entspricht. Die Art läuft folglich fast ununterbrochen und fliegt selten ab. Bei *N. vitripennis* zeigt sich ein gegenüber den anderen beiden Arten erhöhter Anteil Stillstand. Im Mittel 2-2½ Minuten des Versuchszeitraumes bewegt sich das Tier nicht vorwärts (Abb. 30). Dieses, gepaart mit den Abflügen, erklärt die geringe Laufstrecke. Der Wert ist in etwa dem Wert von King *et al.* (2000) bei verpaarten Weibchen der Art ähnlich. Die Laufgeschwindigkeiten der Arten *D. cavus* und *N. vitripennis* sind weitgehend vergleichbar, wenngleich sie bei *D. cavus* tendenziell höher ist. *P. vindemmiae* zeigt wenig Stillstand, vergleichbar mit *D. cavus*, und trotzdem eine geringe Laufstrecke. Daraus ist eine deutlich verringerte Laufgeschwindigkeit abzuleiten.

Die Zeit des Stillstandes wird bei *N. vitripennis* hauptsächlich für Putzverhalten genutzt. *D. cavus* und *P. vindemmiae* zeigen dieses kaum. Dieses Verhalten kann als Anpassung an das Olfaktorische als Schlüsselreiz verstanden werden, bei der die Sinnesorgane (Sensillen auf den Antennen) gereinigt werden müssen.

Bei den Versuchen mit *N. vitripennis* wurde der Einfluss eines abiotischen Faktors vermutbar: Temperatur und Licht konnten definiert werden, nicht jedoch der Luftdruck. Bei trockenem Wetter mit Sonnenschein nahm die Abflugaktivität bei *N. vitripennis* zu. Weisser *et al.* (1997) wiesen für Blattlausparasitoide (Aphidiidae) Veränderungen im Wirtssuchverhalten in Abhängigkeit von Wind und Regen nach, was wiederum die Zahl der erfolgreichen Parasitierungen beeinflusste. Diese Beeinflussung gilt auch für *N. vitripennis*. Der Grund für die Aktivitätsunterschiede liegt auf der Hand: Bei Regen und Wind ist die fliegende Wirtssuche deutlich beeinträchtigt. *N. vitripennis* wäre eine geeignete Art, um zu diesem Wittereinfluss auf die Parasitoide weitere Untersuchungen anzustellen.

Es lassen sich aus den Ergebnissen der Aktivitätsversuche zur Wirtssuche folgende **Schlussfolgerungen** ziehen:

1. Habitatspezialist *N. vitripennis*; starke Reaktion auf olfaktorische Reize: hohe Abflugaktivität auf der Suche nach long range Orientierungsreizen bei fehlendem olfaktorischen Reiz; geringe Laufstrecke ohne olfaktorischen Reiz; dabei jedoch hohe Laufgeschwindigkeit und das Potenzial zu effektiver Laufsuche bei vorhandenen olfaktorischen Reizen der medium und short range Orientierung; hoher Anteil Stillstand für Putzverhalten als Anpassung an die Wirtsfindungsstrategie

2. Generalist *D. cavus*; wenig Reaktion auf olfaktorische Reize: hohe Laufaktivität und geringe Abflugaktivität auf der Suche nach verwertbaren Orientierungsreizen und direkt aufzufindenden Wirten; dabei hohe Laufgeschwindigkeit und wenig Stillstand
3. *P. vindemmiae*: keine Abflugaktivität und geringe Laufgeschwindigkeit bei fehlenden olfaktorischen Reizen; vermutlich eine zweite Strategie eines olfaktorisch suchenden Parasitoiden, bei der die Aktivität erst einsetzt, wenn ein Reiz empfangen wird

Man ersieht also bereits alleine aus den Aktivitätsversuchen drei unterschiedliche Wirtsfindungsstrategien der drei u.a. dipterophagen Pteromaliden, die alle im „parasitoid web“ des Vogelnestes gefunden werden können.

Die hohe lokomotorische, nicht zwingend olfaktorisch motivierte Laufaktivität auf der Suche nach Wirten in der medium range, nach einer long range Orientierung über olfaktorische Reize, ist auch für *Euneura augarus* (Pteromalidae) beschrieben, die Lachniden (Baumläuse) auf Koniferen parasitiert (Völkl & Sullivan 2000). Hoffmeister & Gienapp (2001) zeigten, dass eine zufällige Wirtssuche z.B. durch Laufleistung effektiv sein kann, wenn sich die Verfügbarkeit von Wirten an bestimmten Orten immer wieder ändert. Diese Änderung ist bei dem von ihnen angegebenen Beispiel in der Mobilität der Wirte begründet. Bei *D. cavus* ändert sich die Verfügbarkeit stets, da zahlreiche Wirtsarten mit unterschiedlicher Biologie parasitiert werden können. Ob sich *D. cavus* dabei bereits durchsuchte Orte durch optische oder chemische Reize einprägen kann, um die Effektivität noch weiter zu steigern (beschrieben für *Halticoptera laevigata* (Pteromalidae) durch Hoffmeister & Gienapp 2001), ist noch zu untersuchen.

Für die Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* kann aus den Ergebnissen der Aktivitätsversuche für die Schritte der Wirtsfindung Folgendes geschlossen werden:

Long range Orientierung:

N. vitripennis: Hohe Flugaktivität weist auf die Nutzung von olfaktorischen Reizen für einen dann gerichteten Flug zum Wirtshabitat hin.

D. cavus: Die weiträumige Orientierung erfolgt durch seltenen zufälligen Flug und eine große zufällige Laufleistung.

Medium range Orientierung:

N. vitripennis: Potenzial zur Laufsuche mit hoher Geschwindigkeit

D. cavus: hohe Laufaktivität ohne olfaktorischen Reiz zum direkten Auffinden der Wirte

Short range Orientierung:

N. vitripennis: Potenzial zur Laufsuche mit hoher Geschwindigkeit

D. cavus: hohe Laufaktivität auch in der unmittelbaren Nähe des Wirtes und daraus folgender Kontakt

4.3.3.4 Wirtssuche ohne olfaktorischen Reiz II / Suchaktivität und Tag-Nacht-Aktivität

In diesen Versuchen wurden natürliche Verhältnisse simuliert, wobei wiederum bestimmte Faktoren und Reize definiert oder ausgeblendet wurden.

Der Versuch wurde in einem großen Versuchsraum durchgeführt, in dem die kleinen Parasitoide auch frei fliegen konnten (Abb. 8). Es wurde ein Tag-Nacht-Rhythmus mit 12 Stunden Helligkeit und 12 Stunden Dunkelheit eingehalten, der die natürlichen Bedingungen darstellte und auch für Untersuchungen zur Tag-Nacht-Aktivität genutzt werden konnte.

In den Versuchsraum wurden wirtssuchende Weibchen (gefüttert und verpaart) eingesetzt. An acht Stellen des Raumes waren Gefäße angebracht, die durch einen schmalen, langen Eingang zu erreichen waren. Diese Gefäße und die Eingänge simulieren versteckte Habitate, Höhlungen in Holz oder unter Rinde, die im Freiland die Orte sind, an denen Wirte für die Parasitoide zu finden sein könnten. Dabei ist durchaus konkret an die Wirte in Nisthöhlen in Bäumen bei *N. vitripennis* und z.B. die Ohrwurmparasitoide in den versteckten Ruhezone der Forficuliden bei *D. cavus* zu denken. Der Versuch zeigt also die Fähigkeit von Parasitoiden, ohne olfaktorischen Reiz versteckte Habitate aufzusuchen, um dort eventuell Wirte zu parasitieren. Dieses wird als „Suchaktivität“ bezeichnet.

Die Eingänge in die Höhlungen waren 13+5cm lange, lichtundurchlässige Gänge mit einem Eingangsdurchmesser von 5mm. Im Vergleich zur Gesamtfläche des großen Versuchsraums erreichten die summierten Flächen der Eingänge also nur Bruchteile eines Prozents. Diese extreme Versuchsaufstellung sollte Zufallsereignisse minimieren und nur das tatsächlich aktive Suchen nach den Höhlungen erfassen.

Die Höhlungen funktionierten als Reuse. Auf ein Abtöten der in den Gefäßen gefangenen Tiere durch Gift oder Flüssigkeit (z.B. Alkohol und Wasser) wurde wegen der möglichen olfaktorischen oder hygrotaktischen Beeinflussung verzichtet, ebenso auf einen Nachweis über die Parasitierung eines Wirtes in der jeweiligen Höhlung. Jegliche weiteren Höhlungen und Schlitze im Versuchskäfig wurden sorgfältig verschlossen. Olfaktorische Reize wurden vollständig ausgeschlossen.

In jeweils sechs Versuchen mit *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus* wurden jeweils 250 Weibchen eingesetzt. Mit *Pachycrepoideus vindemmiae* wurden drei Versuche mit jeweils 125 Versuchstieren durchgeführt.

Bei den Versuchen wurden die künstlichen Tage und Nächte mit dem tatsächlichen Tag-Nacht-Wechsel weitgehend synchronisiert, um mögliche Beeinflussungen der Versuchstiere zu minimieren. Zur Hälfte der Zeit (nach 12 Stunden) wurden die Tiere in den Gefäßen/Höhlungen ein erstes Mal gezählt, nach 24 Stunden ein zweites Mal.

Die Gesamtzahl der gefangenen Tiere nach 24 Stunden liegt bei *N. vitripennis* im Mittel höher als bei *D. cavus*, jedoch nicht signifikant, so dass nur von einer Tendenz zu sprechen ist (Abb. 31). Ausschlaggebend für die höhere Zahl sind die auch bei Nacht gefangenen Tiere (siehe unten).

Von den eingesetzten 250 Weibchen konnten bei beiden Arten im Mittel 40-50 Tiere (entspricht zwischen 16% und 20%) in den Höhlungen nachgewiesen werden (Abb. 31). In Anbetracht der geringen Größe der Eingänge in Relation zum gesamten Versuchsraum (siehe oben und Abb. 8) ist diese Zahl bemerkenswert. Schlussfolgerung: Beide Arten sind auch ohne olfaktorischen Reiz zu einer effektiven Wirtssuche in Verstecken fähig.

Die Versuche mit *P. vindemmiae* zeigen dabei, dass dieses nicht für alle Pteromaliden zu erwarten ist. Bei dieser Art war im Mittel unter ein Individuum in den Höhlungen nachzuweisen (Maximum 1) (Abb. 31). Wie bereits beschrieben, ist die Laufstrecke dieser

Art ohne olfaktorischen Reiz mit der von *N. vitripennis* vergleichbar (siehe 4.3.3.3 und Abb. 28). Die Laufstrecke kann folglich nicht der Grund für die Unterschiede sein. Es handelt sich bei *N. vitripennis* und *D. cavus* also um eine spezielle Anpassung und einen tatsächlichen Wirtsfindungsmechanismus, die hohe „Suchaktivität“.

Der Versuchsaufbau wurde auch genutzt, um Unterschiede in der Tag-Nacht-Aktivität der beiden Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* darzustellen. Da *P. vindemmiae* nicht in die Höhlungen geht, können zu dieser Art keine Aussagen gemacht werden.

N. vitripennis ist auch in der Nacht aktiv. Die Zahl der in den dunklen Stunden gefangenen Tiere ist der von *D. cavus* signifikant überlegen, wenngleich wiederum signifikant geringer als die Zahl am Tag (Abb. 32). Die Aktivität von *D. cavus* in der Nacht ist ausgesprochen gering. Nur zwei Tiere konnten im Mittel in dieser Zeit gefangen werden (Abb. 32). Aus Vorversuchen war bekannt, dass die geringe Aktivität sich tatsächlich in Stillstand und Ruhen äußert und nicht etwa nur in der fehlenden Fähigkeit, die Verstecke zu finden. Mit Blick auf mögliche Zufallsereignisse und bereits in den Höhleneingängen vermutete Tiere bei Dunkelheitsbeginn kann dieses Ergebnis als fehlende Nachtaktivität bzw. ausschließliche Tagaktivität bei *D. cavus* zusammengefasst werden.

Es lässt sich daher vermuten, dass optische Reize für *D. cavus* eine große Rolle spielen. Hinzu können auch taktile Reize kommen, mit denen die kleinen Öffnungen gefunden, erkannt und dann beschritten werden. Nach den Ergebnissen ist für *N. vitripennis* der optische Reiz bedeutend, aber nicht alleinig verantwortlich für das Auffinden von Höhlungen. Olfaktorische Reize waren bei den Versuchen wie beschrieben eliminiert, es bleiben die angenommenen taktilen Reize. Pfannenstiel *et al.* (1992) wiesen für *Pediobius fuvus* (Eulophidae) nach, dass die Öffnungen von Tunneln der Wirte in Zuckerrohr (Lepidoptera: Pyralidae) als Reiz genutzt werden. Ob der Reiz der Öffnungen optisch oder taktil aufgenommen wird, wurde allerdings, wie auch in der vorliegenden Arbeit, nicht geklärt.

Bei dem Auffinden der Eingänge in die Höhlungen spielt zunächst auch der Zufall eine Rolle, der allerdings, insbesondere bei *D. cavus*, eine Folge der großen Laufstrecke ist. Das Eintreten und Durchlaufen der dunklen Eingangsröhre ist jedoch als aktives Folgen eines Reizes zu werten (siehe oben). Von einem Weibchen von *D. cavus*, das in zehn Minuten im Mittel etwa sechs Meter zurücklegt (Abb. 28), kann in den 12 Stunden Aktivitätszeit in etwa eine Laufstrecke von 432 Metern angenommen werden, also fast einem halben Kilometer pro Tag. Nimmt man an, dass sich das Tier z.B. in einem Baum befindet, so lässt sich nachvollziehen, dass das Tier im Laufe seines Lebens effektiv Verstecke und Höhlungen in diesem Habitat finden kann, in denen die Wirte vorhanden sind. Zusammen mit der Polyphagie ergibt sich eine funktionierende Strategie eines Parasitoiden, die das Bestehen der Art sichern kann.

N. vitripennis und *D. cavus* haben große Augen, die einen Großteil des Kopfes einnehmen. Das Sehen von Parasitoiden wird im Wesentlichen als Unterscheidung von Kontrasten beschrieben (Fischer *et al.* 2001). Allgemein ist die Wirtssuche anhand optischer Reize bei Parasitoiden bekannt. Es können z.B. Wirtspflanzen der Wirte auffindig gemacht werden (Fischer *et al.* 2001) oder Wirtsbefall an Früchten (Hennemann 1998). Direkte Wirtserkennung anhand optischer Reize ist z.B. für Arten der Gattung *Aphidius* (Hymenoptera: Aphidiidae) beschrieben (Michaud & Mackauer 1994).

Es wurde hier bereits nachgewiesen, dass der olfaktorische Reiz bei *D. cavus* bei der eigentlichen Wirtserkennung und Parasitierungsentscheidung keine entscheidende Rolle

spielen kann (siehe 4.3.3.2). Es deutet vieles darauf hin, dass der optische Sinn bei der Art auch auf dieser Stufe beteiligt ist.

Wie von anderen (z.B. Braconidae (Wäckers & Lewis 1999) und Aphelinidae (Romeis & Zebitz 1997)) ist von *N. vitripennis* bekannt, dass auch Farben erkannt werden können (Oliai & King 2000). Dieses passt sich in die Ergebnisse ein und zeigt, dass bei *N. vitripennis* der optische Sinn leistungsfähig ist.

N. vitripennis muss im Habitat selbst weitgehend ohne optische Reize auskommen (Nisthöhlen und Nistmaterial). Die Art ist fähig, tief ins Substrat einzudringen, während *D. cavus* nur oberflächlich nach Wirten sucht (Schlein 2002). Dieses weist ebenfalls auf eine vorwiegend optische Suche von *D. cavus* und eine zusätzlich taktil vermittelte Suche bei *N. vitripennis* hin. Die olfaktorischen Reize kommen für *N. vitripennis* weiterhin hinzu (siehe 4.3.3.2). Die olfaktorisch vermittelte und die taktil vermittelte Suche können auch in der Nacht bzw. bei Dunkelheit durchgeführt werden.

Mullens *et al.* (1986) wiesen für die Parasitoide koprophager Dipteren *Muscidifurax zaraptor* und *Spalangia cameroni* (Pteromalidae) nur eine Tagaktivität nach. Ob diese die Regel bzw. die Nachtaktivität von *N. vitripennis* eine Besonderheit innerhalb der Pteromaliden ist, muss in weiteren Untersuchungen geklärt werden.

Die Ergebnisse lassen folgende **Schlussfolgerungen** für die Wirtsfindung der Arten zu:

1. *N. vitripennis* und *D. cavus* sind auch ohne olfaktorischen Reiz in der Lage, potenzielle Wirte aufzufinden (hohe Suchaktivität).
2. *N. vitripennis* ist tag- und nachtaktiv, *D. cavus* ist ausschließlich tagaktiv; es wird daher angenommen, dass bei *D. cavus* optische gegenüber taktilen Reizen eine relativ größere Rolle spielen als bei *N. vitripennis*.
3. Andere dipterophage Pteromaliden (hier: *P. vindemmiae*) können die Höhlungen (und damit die potenziellen Wirte) auf diese Weise nicht auffinden.

Auch in diesen Versuchen wurden wieder drei verschiedene Wirtsfindungsstrategien der drei ausgewählten Pteromaliden deutlich.

Die Folgerungen für die beiden Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* bei der Orientierung in den drei Stufen der Wirtssuche sind:

Long range Orientierung:

N. vitripennis: aktives Erkennen und Betreten von Wirtshabitaten und -verstecken aufgrund optischer und taktiler Reize; auch ohne optische Reize leistungsfähig (Übergang zwischen long range und medium range)

D. cavus: aktives Erkennen und Betreten von Wirtshabitaten und -verstecken aufgrund optischer und taktiler Reize (Übergang zwischen long range und medium range)

Medium range Orientierung:

N. vitripennis: aktives Erkennen, Betreten und Absuchen von Wirtshabitaten und -verstecken aufgrund optischer und taktiler Reize; auch ohne optische Reize leistungsfähig (Übergang zwischen long range und medium range)

D. cavus: aktives Erkennen, Betreten und Absuchen von Wirtshabitaten und -verstecken aufgrund optischer und taktiler Reize (Übergang zwischen long range und medium range)

Short range Orientierung:

N. vitripennis: optische Reize aufgrund der Nachtaktivität als alleinige Reize auszuschließen

D. cavus: Beteiligung optischer Reize aufgrund der ausschließlichen Tagaktivität wahrscheinlich

4.3.4 Zusammenfassende Betrachtung der Parasitoidenbiologie (Wirtsspektren und Wirtsfindung) / Fazit 2

Betrachtet man die Ergebnisse aller Wirtsfindungsversuche, ergibt sich folgende **Zusammenfassung der Schlussfolgerungen**:

N. vitripennis nutzt bei der Wirtssuche eine Kombination aus mehreren Reizen. Der olfaktorische Sinn leitet die Suche nach dem Wirtshabitat, das im Flug erreicht werden kann. Der olfaktorische Sinn ist auch beteiligt an der Ortung von Wirten. Hierbei werden offenbar direkte Kaiomone des lebenden Wirtes genutzt. Hinzu kommt eine leistungsfähige nicht olfaktorische Suche, durch die die Art bei Helligkeit und bei Dunkelheit (bei Tag und Nacht) potenzielle Wirtshabitate und Wirte in Höhlungen, im Substrat o.ä. aufzufinden vermag. Die Laufleistung ist hierbei potenziell groß. Abflugaktivität und der häufige Stillstand (Putzverhalten) verringern die Laufleistung, die Laufgeschwindigkeit ist jedoch hoch. Bei der Wirtserkennung und Parasitierungsentscheidung spielen neben weiterhin möglichen olfaktorischen Reizen auch verstärkt taktile und/oder optische Reize eine entscheidende Rolle, die weiter untersucht werden müssen. Eine Spezialisierung erfolgt bei der olfaktorischen Suche nach dem Wirtshabitat und bei der Parasitierungsentscheidung aufgrund wahrscheinlich nicht olfaktorischer Faktoren. Parasitiert werden als Folge die Puparien cyclorrhapher Dipteren in dem spezifischen Habitat des Vogelnestes. Die Parasitierungsraten sind bei einem zahlreichen Auftreten hoch.

D. cavus nutzt andere Mechanismen. Der olfaktorische Sinn wird lediglich bei der Aufnahme allgemeiner olfaktorischer Reize genutzt, die Wirte versprechen könnten, jedoch wenig verlässlich sind. Die Wirtssuche läuft zunächst zufällig über eine große Laufleistung ohne olfaktorischen Reiz. Die Flugaktivität ist gering, da der Flug nicht gerichtet sein kann. Mögliche Habitate werden, neben dem relativ geringen olfaktorischen Reiz (siehe oben), durch taktile und vermutlich verstärkt optische Reize aufgefunden. Dieses wird impliziert durch die ausschließliche Tagaktivität. Bei der Wirtserkennung und Parasitierungsentscheidung werden optische und taktile Reize genutzt, die deutlich weiter gefasst sind als bei *N. vitripennis*. Die wenig verlässlichen Wirtsfindungsreize werden durch das sehr breite Wirtsspektrum ausgeglichen. Als Folge parasitiert die Art immobile Stadien verschiedener Taxa, die Parasitierungsraten bleiben dabei gering.

Die geringere Spezifität der bei der Wirtssuche verwendeten Reize ist typisch für einen Generalisten. Der Umfang der Generalisierung geht bei dieser Art, wie in Teilen der Diskussion bereits besprochen, weit über den der von anderen Autoren (z.B. Hedlund *et al.* 1996; Geervliet *et al.* 2000; Steidle *et al.* 2003) bearbeiteten generalistischen Arten hinaus.

P. vindemmiae repräsentiert eine weitere parasitoide Lebensweise, bei der ohne olfaktorischen Reiz nur eine geringe Wirtsfindungsaktivität zu beobachten ist. Weder lokomotorische Aktivität noch Suchaktivität sind dann leistungsfähig. Die entscheidenden der vermuteten olfaktorischen Reize sind bisher nicht bekannt. Sie müssten aus der Bearbeitung der Freilandbiologie der Art hervorgehen, die bisher weitgehend unbekannt bzw. durch sehr uneinheitliche Angaben unklar ist. Als Hauptwirte werden saprophage Cyclorrhapha angenommen, als olfaktorische Reize möglicherweise deren Habitate.

Aus der Bearbeitung der untersuchten Arten lassen sich einige **allgemeine Überlegungen** zur Biologie von Parasitoiden ableiten, die im Folgenden dargestellt werden sollen.

Bei der Beeinflussung der Wirtsfindungsmechanismen und der daraus folgenden Wirtsspektren wird als Grundannahme eine wechselseitige Beeinflussung vermutet: Die erfolgreiche Parasitierung von Puparien einer bestimmten Form und Größe im Vogelnest durch *N. vitripennis* führt zu einer erhöhten Spezialisierung auf den olfaktorischen Reiz des Vogelnestes sowie auf eine Spezialisierung auf diese Wirte bei der Parasitierungsentscheidung. Umgekehrt führt die olfaktorisch geleitete, wie beschrieben geartete Wirtsfindung die Art zur Parasitierung eben dieser Wirte in diesem Habitat und damit zur Spezialisierung. Diese Spezialisierung ist bei *N. vitripennis* nicht vollständig. Die Art ist auch als regelmäßiger Parasitoid von Fliegenpuparien an Aas bekannt (wenngleich offenbar in Bodennähe eingeschränkt). Die leistungsfähige olfaktorische Orientierung darf daher als Grundmuster angenommen werden, aus dem sich die Spezialisierungen erst entwickeln. Es darf weiterhin gefolgert werden, dass sich eine weitergehende Spezialisierung der Art in einer Erhöhung der olfaktorischen Reizfolge und einer Erniedrigung der nicht spezifischen Suche ohne olfaktorischen Reiz niederschlagen würde, die möglicherweise in die Abgrenzung einer eigenen Art als Parasitoide ausschließlich in Vogelnestern mündete. Da diese Artbildung bisher nicht erfolgt ist, darf geschlossen werden, dass die Spezialisierung auf ein Habitat nicht der entscheidende Faktor bei der Artentstehung bei Parasitoiden ist, sondern die Spezialisierung auf spezifisch kombinierte Wirtsfindungsmechanismen, die in einer möglichen Nutzung von bestimmten Habitaten (hier: Vogelnest und Aas) ihre Ausprägung finden.

Bei *D. cavus* ist die Situation durchaus vergleichbar: Die vorliegende Kombination der Wirtsfindungsmechanismen resultiert in Polyphagie und Generalismus. Ebenso könnte die erfolgreiche Parasitierung verschiedener Wirte in der Ausprägung unspezifischer, nicht olfaktorisch vermittelter Wirtsfindungsmechanismen folgern. Auch hier werden eher die ausgeprägten Wirtsfindungsmechanismen als Ausgangspunkt für die generalistische Lebensweise angenommen als weniger der rückvermittelte Einfluss der Wirtsparasitierungen. Bei *D. cavus* zeigt sich damit die Spezialisierung auf eine Nichtspezialisierung.

Der Gedanke der unterschiedlichen Wirtsfindungsbiologie als Ausgangspunkt für die Einnischungen und Ausbildung vieler Arten in einem System (Diversität) ist auch bei Vet *et al.* (1984) und Vet & van Alphen (1985) anhand von Untersuchungen an *Drosophila*-Parasitoiden präsent.

N. vitripennis ist in fast allen Bereichen *D. cavus* bei der Wirtsfindung überlegen. Wie diskutiert ist neben der Nutzung olfaktorischer Reize auch die Wirtsfindung ohne olfaktorischen Reiz mehr als gleichwertig. Limitierend bei *N. vitripennis* ist bereits die olfaktorisch vermittelte Auffindung des Habitats. *N. vitripennis* kann daher nur in Vogelnestern überhaupt die Suche nach Wirten fortsetzen. Limitierend bei *D. cavus* ist die geringe Verlässlichkeit der gesammelten Reize. Eine Parasitoidenart, die derart gering verlässliche Reize nutzt und gleichzeitig auf bestimmte Wirtsgruppen spezialisiert ist, ist ebenso wenig denkbar wie eine hauptsächlich olfaktorisch geführte Art, die ein echt polyphager Generalist ist. Kommen beide Arten zusammen, wie es im Vogelnest der Fall ist oder es in Laborversuchen durchgeführt werden kann, ist *D. cavus* der Art *N. vitripennis* unterlegen. Bei *N. vitripennis* sind Generationszeit kürzer und Nachkommenschaft höher

(Schlein 2002). Die Folgen der Spezialisierung sind also eine hohe Parasitierungsrate und eine konsequente Ausbeutung der Wirtsindividuen. Auf der anderen Seite kann *D. cavus* Wirte nutzen, die *N. vitripennis* nicht findet oder wenn, dann nicht parasitiert. Beide Prinzipien parasitoider Lebensweise garantieren demnach den Erhalt der Art.

Die untersuchten Parasitoidenarten auf der Grundlage der Kenntnisse über ihre tatsächliche Freilandbiologie und das Wirtsspektrum können zur Beschreibung allgemeiner Mechanismen genutzt werden. Von einem in long range und medium range hauptsächlich olfaktorisch geführten Parasitoiden ist eine Habitatspezialisierung und eine wahrscheinliche Spezialisierung auf bestimmte Wirtsgruppen zu erwarten. Umgekehrt wird eine Art mit einem Wirtsspektrum, das (morphologisch und systematisch) ähnliche Wirte in ähnlichen Habitaten enthält, wahrscheinlich spezifisch olfaktorisch geleitet oder zumindest in seiner Wirtssuche von einem ganz bestimmten Sinn geprägt sein (abgeleitet aus der Biologie von *N. vitripennis*). Eine Art wiederum, bei der keine besondere olfaktorische Reiznutzung, wohl aber eine allgemein große Aktivität ohne Reize sichtbar ist, sollte ein breites Wirtsspektrum besitzen. Auch hier gelingt der Umkehrschluss, dass eine Art, von der ein sehr breites Wirtsspektrum bekannt ist, wahrscheinlich keine spezifischen olfaktorischen oder spezifischen Reize eines anderen Sinns bei der Wirtssuche benutzt, dafür aber eine leistungsfähige Aktivität ohne Reize besitzt.

Diese Prognosen parasitoider Lebensweisen sind wie erwähnt als grobe Richtlinien zu verstehen. Zur Bestätigung sollten Untersuchungen anderer Arten durchgeführt werden, die neben der Freilandbiologie und den geeigneten Wirtsfindungsversuchen auch eine überprüfte Taxonomie und ein daraufhin ratifiziertes Wirtsspektrum beinhalten. Nur die Verbindung aller dieser Ergebnisse kann zum Verständnis der Parasitoidenbiologie nachhaltig beitragen. Dieses sollte in weiteren ökologischen und ethologischen sowie auch in phylogenetischen Arbeiten künftig mehr als bisher berücksichtigt werden.

Um die einzelnen Faktoren der Wirtsfindung tatsächlich darzustellen, müssen weitere Versuche konzipiert und durchgeführt werden. Es kann nicht gesagt werden, welche Komponenten bei *N. vitripennis* den olfaktorischen Reiz auslösen und auch nicht, welche optischen oder taktilen Reize bei *D. cavus* in eine positive Parasitierungsentscheidung münden. Es gelangen Aussagen zur Verteilung der möglichen Mechanismen auf die einzelnen Wirtsfindungsschritte sowie die Darstellung, dass sich unterschiedliche Wirtsspektren in unterschiedlichen Wirtsfindungsstrategien wieder finden lassen bzw. dass unterschiedliche Wirtsspektren das Resultat unterschiedlicher Wirtsfindungsstrategien sind. Es existiert bei Parasitoiden eine große Diversität an Wirtsfindungsstrategien.

Die Wirtsfindungsmechanismen lassen in den allermeisten Fällen eine explizite **Erklärung der für die Arten festgestellten Wirtsspektren** bzw. der darin enthaltenen Taxa zu:

N. vitripennis kann im Vogelnest alle Arten parasitieren, die sich dort befinden und zu den Reizen der Parasitierungsentscheidung passen. Dazu gehören die verschiedenen Arten cyclorrhapher Dipteren (Tab. 4). Ob die Puparien dabei bereits von anderen Arten parasitiert sind (z.B. hier von *Alysia manducator*), spielt keine Rolle, da vielleicht optische und insbesondere taktile Reize (z.B. Struktur der Puparienoberfläche) bei der Parasitierungsentscheidung vorrangig sind. Im Labor können folglich auch Wirte parasitiert werden, zu denen die Art im Freiland keinen Kontakt hat, wenn sie nur die Wirtskriterien erfüllen. Auch abgetötete Wirte werden parasitiert, da offenbar die entscheidenden Reize zur

Wirtserkennung und zur positiven Parasitierungsentscheidung erhalten bleiben. Der Inhalt der Puparien nach der Abtötung entspricht den lebenden Puppen weder in Form noch in Konsistenz. Eine Wirtsprüfung mit dem Ovipositor beim Anstich wie von Edwards (1954) für *N. vitripennis* beschrieben, kann daher nicht angenommen werden. Eine Unterscheidung von Wirten anhand der Puparien und nicht anhand ihres Inhalts wird für *N. vitripennis* auch von Smith (1969) angegeben. Fehlen die angenommenen taktilen und optischen Reize der Wirtserkennung, können Wirte nicht erkannt und parasitiert werden. Für diese Art der Wirtserkennung spricht auch die sehr geringe Parasitierung der verpackten Puparien von *P. falcozi*, die olfaktorische Reize aussenden und theoretisch parasitiert werden könnten (Abb. 11 und 12). Diese Puparien sind durch die Verpackung für *N. vitripennis* gewissermaßen „unsichtbar“. Weitere Arten im Wirtsspektrum aus Aas und Kot liegen in der intraspezifischen Variabilität der Ausrichtung der olfaktorischen Leistungsfähigkeit (angenommen für Aas) sowie in der ebenfalls vorhandenen Leistungsfähigkeit der Wirtssuche auch ohne olfaktorischen Reiz und der Reaktion auf allgemeine olfaktorische Reize begründet (angenommen für Kot). Limitierend scheint der Faktor „Größe“ zu sein. Sehr kleine Cyclorrhapha werden nicht angenommen. Die Form könnte ebenfalls limitierend sein: Aberrante Formen der Cyclorrhapha werden nicht parasitiert. Die Form des Wirtes als wichtiger Faktor der Wirtserkennung ist z.B. bei *Melittobia digitata* (Eulophidae) bekannt (Cooperband & Vinson 2000). Allgemein schließt Rivers (1996) aus seinen Untersuchungen, dass die Wirtserkennung bei *N. vitripennis* mit äußeren Reizen der Puparien zusammenhängt.

D. cavus wird durch die Wirtsfindungsmechanismen an verschiedene Habitate geführt. Die vorhandenen Wirte werden parasitiert und somit wird die Erklärung für das nachgewiesene breite Wirtsspektrum geliefert (Tab. 8). Zu den aufgefundenen Wirten gehören auch die Puparien der Ohrwurmparasitoide, aus denen die Art in den vorliegenden Untersuchungen gezogen werden konnte. Im Extrem sind es die Puppenkokons von parasitischen Hymenopteren wie etwa *Apanteles* spp. (Braconidae) oder die Puppen der Pyralidae *Galleria mellonella*, die zeigen, wie weit gefasst die Reize bei der Parasitierungsentscheidung sein müssen. Ob es sich um eine Parasitierung oder um eine Hyperparasitierung, vielleicht sogar eine Tertiärparasitierung, handelt, spielt dabei keine Rolle. Die Wirte sind in der Mehrzahl Arten, die in dem gleichen Großhabitat (z.B. ein Baum) angetroffen werden könnten: Neben den Ohrwurmparasitoiden gibt es in den Höhlungen z.B. auch Vogelnester mit Puppen von *Hofmannophila pseudospretella* oder von *Protocalliphora* sp.. Phytophage Lepidopteren verpuppen sich in Ritzen und Spalten ihres Wirtsbaumes, Braconiden verpuppen sich an den Überresten der Lepidopteren-Larven, die Tachiniden der Lepidopteren verpuppen sich ebenfalls in der Nähe. In Höhlungen können Bienen- oder Wespenvölker aufgesucht werden, in denen alles parasitiert werden kann, was gefunden wird (z.B. Wachsmottenpuppen oder die Hymenopteren-Puppen selbst). So ließe sich die Liste der gefundenen Wirte weiter abarbeiten. Auch die nachgewiesene Parasitierung einer Blattlauslöwenpuppe ist somit nicht mehr unwahrscheinlich. Allein die Erklärung der Parasitierung des Getreidenagers (*Tenebroides mauritanicus*; Coleoptera: Trogossitidae) ist nicht offensichtlich und direkt abzuleiten. Ein vielleicht zufällig in ein Habitat (z.B. Getreidespeicher) geratenes Weibchen kann allerdings durch die dargestellte Wirtssuche auch diese Wirtsart finden. Der Nachweis ist daher nicht begründet anzuzweifeln.

Die Polyphagie von *D. cavus* ist nicht unbegrenzt: Es können offenbar nur immobile Stadien parasitiert werden, im wesentlichen Puppenstadien. Daher ist die Wirtsliste auf Holometabola beschränkt.

Mit der Wirtsfindungsbiologie und dem Wirtsspektrum lässt sich auch in großen Teilen die Phänologie der beiden Arten, die Schlein (2002) untersuchte, erklären. *N. vitripennis* erscheint recht zeitig, wenn die überliegenden Diapauselarven des letzten Jahres schlüpfen, und verschwindet wieder nach dem Ende der Brutzeit, wo die Tiere wieder in Diapause gehen. *D. cavus* ist weitaus länger aktiv und kommt auch noch im Oktober vor. Aufgrund der Polyphagie sind bis zum Herbst hin geeignete Wirte vorhanden, z.B. auch die Tachiniden aus den Ohrwürmern, deren Puparien bis in den Oktober vorliegen (Abb. 13). Wie die Überwinterung geschieht, ist nicht bekannt. Diapauselarven der Art *D. cavus* wurden bislang nicht beschrieben. Überwinternde Larven aus den Puparien von *Triarthria setipennis* konnten in dieser Untersuchung nach dem Schlupf als Larven von *Dibrachys lignicola* determiniert werden. Trotzdem wird eine Überwinterung im Larven- oder Puppenstadium an den Wirten als wahrscheinlich angenommen.

Es zeigte sich in mehreren Fällen die bereits diskutierte Fähigkeit und Tendenz zur Polyphagie. *N. vitripennis* kann in ihrem Habitat alle Arten cyclorrhapher Dipteren parasitieren, die in die Wirtsauswahl passen. Mehr oder weniger zufällig kann dabei auch Hyperparasitismus vorkommen. Die Fähigkeit zur Polyphagie kann aber auch ausgeprägter sein. Das wird deutlich, wenn man die drei in die Untersuchung eingeschlossenen Arten der Gattung *Dibrachys* betrachtet. Über *D. cavus* und deren weit gesteckte Polyphagie wurde ausführlich berichtet. Auch die Art *D. lignicola* zeigt Hinweise auf eine polyphage Lebensweise. Ihre Wirte sind Schmarotzer- und Lausfliegen, Pflanzenwespen und weitere (siehe 4.2.3 und Tab. 7). Im Labor gelingt die Zucht auf den Puparien von Aasfliegen (siehe 3.2.1.2). Um ein tatsächliches Wirtsspektrum dieser Art abzubilden, sind weitere Untersuchungen nötig. Diese sind aufgrund der hier geklärten Taxonomie in der Zukunft sehr viel leichter möglich. Die nearktische *D. pelos* parasitiert neben Spheciden (Hymenoptera) auch deren Parasitoide (Hymenoptera: Mutillidae und Diptera: Bombyliidae) (González *et al.* 2005). Die Art ist offenbar in der Lage, in einem spezifischen Habitat, wahrscheinlich olfaktorisch oder anderweitig spezifisch geleitet, alle vorhandenen Wirte tatsächlich zu parasitieren. Im Labor gelingt auch die Zucht auf Puparien von *Calliphora vomitoria* (siehe 3.2.1.2), einem Wirt, mit dem die Art im Freiland vermutlich niemals zusammentreffen würde. Spheciden-Puppen, Bombyliiden-Puppen und Calliphoriden-Puparien sind dabei als deutlich unterschiedlich zu bewerten, was für eine echte Polyphagie spricht. Diese Betrachtungen legen erneut den Schluss nahe, dass es die Wirtsfindungsmechanismen sind und nicht die Wirte, aufgrund derer eine Spezialisierung bei einem Parasitoiden erfolgt. Die Art ist hierbei zwar echt polyphag, aber gleichzeitig ein echter (Habitat-)spezialist. Ähnliches wurde von Gibson & Vikberg (1998) für *Asaphes brevipetiolatus* (Pteromalidae) beschrieben, die in einem Habitat, bemerkenswerterweise über Hyperparasitismus, mit Dipteren, Lepidopteren und Hymenopteren („Symphyta“) assoziiert ist.

Auch die Parasitierungen durch *D. lignicola* und *D. pelos* enthalten bei der polyphagen Lebensweise Hyperparasitismus.

Der Hyperparasitismus ist bei den Parasitoiden wie bereits erwähnt ein wenig besonderes Phänomen und bedarf im ökologischen Sinne keiner besonderen Betrachtung. Alle drei wichtigen und ausführlicher betrachteten Parasitoidenarten sowie auch die eher am Rande behandelten sind fakultative Hyperparasitoide. Bei *N. vitripennis* und *D. cavus* konnte es selbst nachgewiesen werden, bei *P. vindemmiae* ist es aus der Literatur verlässlich bekannt (van Alphen & Thunnissen 1983; Grandgirard *et al.* 2002). Dass Hyperparasitismus meist

fakultativ ist, wurde bereits beschrieben (siehe 4.2.4 und 4.2.5). Dieses konnte im Kapitel 4.3 bestätigt werden. Ausdrücklich ausgenommen von der Einschätzung zum Hyperparasitismus sind obligate Hyperparasitierungen und echte Hyperparasitierungen von Endoparasitoiden (z.B. in mehreren Unterfamilien der Ichneumonidae (Brodeur 2000)).

In kurzer Form können die Untersuchungen zur Parasitoidenbiologie in folgenden Punkten zusammengefasst werden (**Zusammenfassung zur Parasitoidenbiologie**):

1. Die betrachteten Arten sind Beispiele für zwei Ausprägungen der parasitoiden Lebensweise; eine dritte wird angedeutet.
2. Es gibt Parasitoidenarten mit weitreichender Polyphagie und weitreichendem Generalismus.
3. Potenzielle oder tatsächliche Polyphagie ist bei den Parasitoiden ein weit verbreitetes Phänomen.
4. Hyperparasitismus ist ebenfalls weit verbreitet und in der Regel fakultativ; der Hyperparasitismus wird bei den ektoparasitischen Parasitoiden als Phänomen ohne besondere ökologische Relevanz eingestuft.
5. Die Kombination der Wirtsfindungsmechanismen und der Mechanismen der Parasitierungsentscheidung bildet die Triebfeder für die Einnischung der Parasitoide und damit für ihre Diversität; artspezifisch für Parasitoide sind nicht in erster Linie die Wirte oder das Habitat, sondern die Lebensweise; die Diversität der Parasitoide ist eine Diversität parasitoider Lebensweisen.

In Abb. 35 werden die herausgearbeiteten Unterschiede in den untersuchten Parametern für die drei Pteromaliden zusammengestellt. Im direkten Vergleich ist in beinahe allen Punkten ein solcher Unterschied abzulesen.

Abb. 36 zeigt die Schritte der Wirtsfindung der beiden Arten *N. vitripennis* und *D. cavus* verallgemeinert als Beispiele für mögliche Grundtypen in Wirtsspektrum und Habitatspezifität sowie konkret auf die vorliegende Untersuchung bezogen. Die „Suchaktivität“ wurde in ihrem überwiegenden Teil der medium range Orientierung zugeordnet. Der Übergang zwischen Auffinden eines Habitats und Betreten und Absuchen ist hier fließend.

Parameter	<i>Nasonia vitripennis</i>	<i>Dibrachys cavus</i>	<i>Pachycrepoideus vindemmiae</i>
Reaktion auf olfaktorische Reize insgesamt	+++	+	/
Reaktion auf olfaktorische Reize des Wirtshabitats	+++	+	/
Reaktion auf olfaktorische Reize natürlicher Wirte	++	-	/
Reaktion auf olfaktorische Reize von Laborsatzwirten	++	-	/
Laufstrecke pro Zeit	+	+++	+
Abflugaktivität pro Zeit	+++	+	-
Stillstand pro Zeiteinheit	++	+	+
Suchaktivität: Leistungsfähigkeit	+++	+++	-
Tagaktivität	+++	+++	/
Nachtaktivität	+	-	/

+++ sehr stark/sehr hoch
 ++ stark/hoch
 + gering
 - nicht vorhanden
 / nicht untersucht

Abb. 35: Unterschiede in den untersuchten Wirtsfindungsparametern zwischen *Nasonia vitripennis*, *Dibrachys cavus* und *Pachycrepoideus vindemmiae*

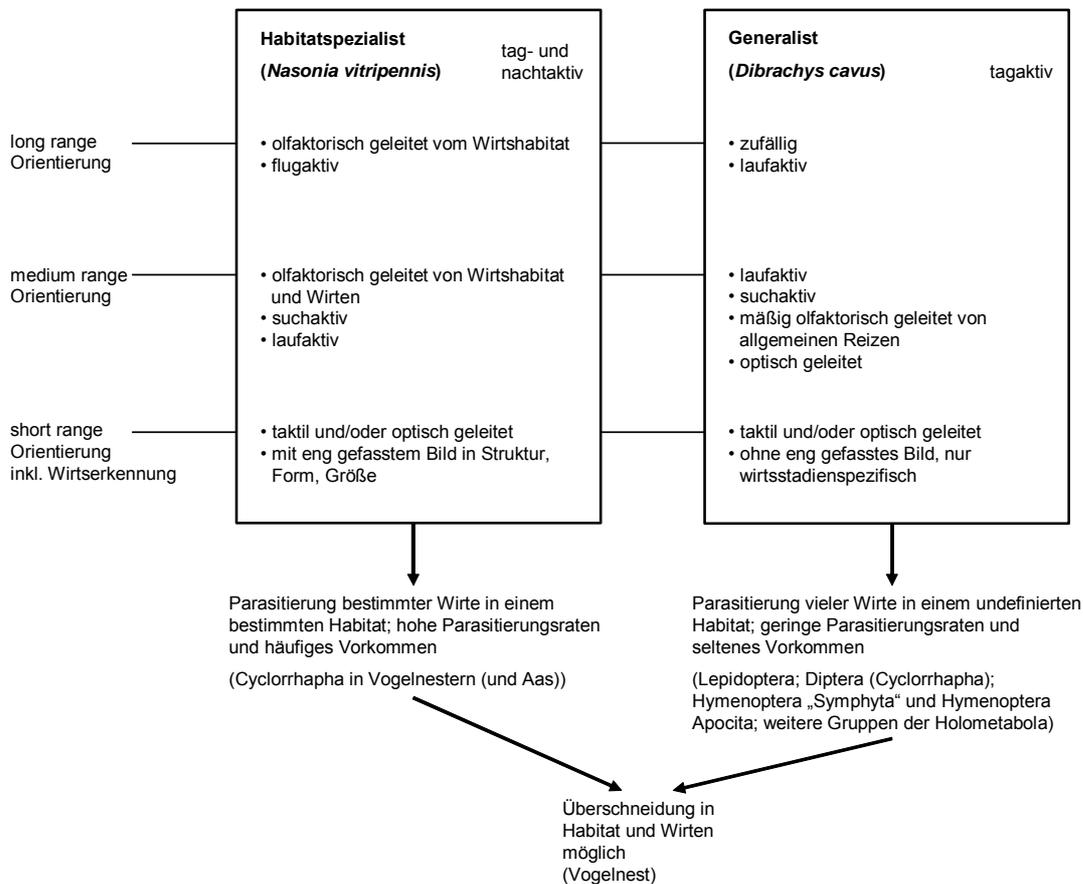


Abb. 36: Wirtssuche zweier Parasitoidentypen, aufgestellt anhand der vorliegenden Untersuchungen an *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys cavus*; konkrete Nachweise in Klammern

Überleitend auf einen kurzen Ausblick ist festzuhalten, dass in der vorliegenden Untersuchung nur ein Teil der Wirtsfindungsmechanismen betrachtet werden konnte. In der Zukunft müssen weitere Arbeiten durchgeführt werden, die diese weiteren Reize mit den hier vorgestellten zusammensetzen können. Arbeiten, die die Reize insbesondere der short range Orientierung und Wirtserkennung herausstellen, die hier anhand der Fragestellung und der Versuchskonzepte z.B. nur grob als „taktile Reize“ angenommen werden können, sind ebenfalls anzustreben. Auch die Klärung der Komponenten in der olfaktorischen Orientierung durch chemische Analysen, wie es zum Beispiel von Steidle *et al.* (2003) für Kairomone der Wirte durchgeführt wurde, ist ökologisch interessant. Die für das Auffinden der kleinen Eingänge in Höhlungen verwendeten taktilen und optischen Reize sollten ebenfalls mit geeigneten Methoden identifiziert werden. Mit diesen Arbeiten ließe sich das Bild der einzelnen Wirtsfindungsschritte bis hin zur Oviposition dann sehr viel exakter darstellen.

Auch die Untersuchung, welchen relativen Wert welche Reize am Fortsetzen bzw. am Abbruch der Wirtssuche haben, wäre zum Verständnis der Parasitoidenbiologie nützlich. Das unterschiedliche Werten bestimmter Informationen wurde bei der Wirtssuche nach zuvor gemachten Erfahrungen für dipterophage Braconiden nachgewiesen (Thiel & Hoffmeister 2006).

Eine abschließende Frage ist, ob sich die Mechanismen zu Wirtsfindung und Wirtsspezifität, die für die Pteromaliden beschrieben wurden, auch auf andere Parasitoide übertragen lassen. Zunächst einmal wäre dabei an andere ektoparasitische Idiobionten zu denken und in zweiter Linie an Endoparasitoide. Grundformen wie ein olfaktorisch geleiteter Habitat- und/oder Wirtsgruppenspezialist und ein unspezifisch suchender polyphager Generalist dürften sich auch in anderen Gruppen finden lassen.

Es wird z.B. von Askew & Shaw (1986) und Althoff (2003) angegeben, dass Endoparasitoide/Koinobionten weniger assoziierte Wirtsarten haben und eine stärkere Wirtsspezifität aufweisen. Grund sind die nötigen Anpassungen an die Abwehr des jeweiligen noch lebenden Wirtsindividuums. Die endoparasitische Lebensweise erleichtert die Nutzung anderer Ressourcen wie zum Beispiel mobiler Stadien. Beispiele wären die regelmäßige Parasitierung von Larvenstadien, die relativ seltenen Parasitierungen von Imaginalstadien holometaboler Arten und die Parasitierung hemimetaboler Insekten oder weiterer Taxa ohne immobile Stadien. Solche Parasitierungen findet man insbesondere bei den parasitischen Dipteren, bei denen die endoparasitische Lebensweise absolut vorherrscht (siehe 4.1). Der Übergang von einer räuberischen, saprophagen/nekrophagen oder auch phytophagen Lebensweise zu einer parasitoiden ist innerhalb der Dipteren mehrfach unabhängig entstanden (Godfray 1994). Die Anpassungen scheinen relativ gering. Bei den parasitischen Hymenopteren findet man in einigen Gruppen Endo- und Ektoparasitoide (Brodeur 2000). Der Übergang zum Endoparasitismus dürfte im Wesentlichen eine Schutzmaßnahme gegen die Abwehrmöglichkeiten eines mobilen Wirtes sein, die dann vergleichsweise ohne Störung innerhalb des Körpers parasitiert werden können. Es wird daher angenommen, dass für die Endoparasitoide letztlich ähnliche Mechanismen greifen wie für die Ektoparasitoide. Bei der Tachinidae *Exorista mella* als Beispiel für einen Endoparasitoiden und Parasitoiden außerhalb der Hymenopteren wurden olfaktorische long range Orientierung und optische Wirtserkennung nachgewiesen (Stireman 2002).

Es darf gefolgert werden, dass sowohl die Mechanismen der Wirtsfindung als auch Aussagen zum Wirtsspektrum in einem vorsichtigen Rahmen auch für andere Parasitoide als

die untersuchten ektoparasitischen Pteromaliden gelten können. Somit kann man, wenn Aussagen über Wirtsfindungsmechanismen einer Art vorliegen, den Umfang des Wirtsspektrums prognostizieren, und, wenn man das Wirtsspektrum einer Art kennt, schlussfolgern, wie die Wirtsfindungsmechanismen aussehen.

4.4. Abschließende Diskussion der kombinierten Komplexe „parasitoid web“ und Parasitoidenbiologie / Fazit 3

Die Untersuchungen zu dem ausgewählten „parasitoid web“ des Vogelnestes mit der Fülle aus Freilanddaten sowie die Untersuchungen zu Unterschieden in den Wirtsspektren und der Wirtsfindung lassen einige abschließende Folgerungen darüber zu, wie ein „parasitoid web“ im Freiland tatsächlich entstehen kann.

Das „parasitoid web“ wurde dabei in sinnvollem Maße quantifiziert, die Wirtsspektren taxonomisch und auf Verlässlichkeit hin ratifiziert; die Wirtsfindungsversuche wurden direkt auf die Fragestellungen hin konzipiert und sollen noch eher die Unterschiede illustrieren als die genauen Reize klären. Diese Kombination der untersuchten Aspekte bietet Vorteile gegenüber anderen „parasitoid webs“, bei denen in der Regel weniger Informationen über die beteiligten Arten zur Verfügung stehen.

Im Wesentlichen lassen sich zwei Aussagen finden, die der Ausprägung der vorgefundenen Wirte und Parasitoide bzw. Wirts-Parasitoid-Beziehungen zugrunde liegen:

1. Die Diversität der Wirte ist Folge der Abhängigkeit von der nächst niedrigeren trophischen Ebene.
2. Die Diversität der Parasitoide und der Wirts-Parasitoid-Beziehungen folgt aus der Diversität der parasitoiden Lebensweisen.

Das untersuchte System der Vogelnester ist einerseits komplizierter, als man zunächst annehmen würde, wenn man an Vogelnester denkt, es ist jedoch andererseits nach der Bearbeitung in weiten Teilen gut zu verstehen:

Die cyclorrhaphen Wirte folgen in Vorkommen und Häufigkeiten aus der Aktivität der Vögel (siehe 4.2.6). Die Vögel werden dabei direkt genutzt durch Parasitierung oder Nekrophagie oder indirekt durch ihren Kot oder ihren Nestbau mit den eingetragenen Materialien. Somit sind alle Wirte von der Präsenz der Vögel abhängig. Einzige Ausnahme: Bei den Ohrwurmparasitoiden ergibt sich das Vorkommen direkt aus der Präsenz ihrer Wirte, den Forficuliden. Das Prinzip ist folglich das gleiche, nur sind es nicht die Vögel, sondern die Ohrwürmer, die hierbei grundlegend sind.

Diese Abhängigkeit von der niedrigeren trophischen Ebene in Vorkommen und Zahl wird als bottom-up-Effekt bezeichnet bzw. als bottom-up-Steuerung, wenn wie in diesem Fall der Effekt allgemein und weitgehend ist.

Diese Steuerung ist auch in anderen Systemen bei dem Auftreten von cyclorrhaphen Dipteren zu erwarten. Die kausale Abfolge Substrat - Diptera ist stets gegeben.

Die vorkommenden Parasitoide werden durch ihre Wirtsfindungsmechanismen in der long range Orientierung auch unabhängig vom Vorkommen von Wirten in das System geführt und aufgrund ihrer medium und short range Orientierung und der Mechanismen zur Parasitierungsentscheidung prägen sich die Wirts-Parasitoid-Beziehungen aus. Ohne Wirte können selbstverständlich keine Wirts-Parasitoid-Beziehungen auftreten und die Parasitoide schlecht nachgewiesen werden. Somit haben die Wirte zwangsläufig auch einen Effekt auf

die abgebildete Diversität. Die Grundlage und der Ursprung dieser Diversität sind allerdings die Parasitoide selbst mit ihren spezifischen Wirtsfindungsmechanismen (siehe 4.3.4). Diese Vielfalt an Wirtsfindungsmechanismen wird als Diversität der parasitoiden Lebensweisen bezeichnet. Daher ist die Schlussfolgerung, dass die Diversitäten der Parasitoide und der Wirts-Parasitoid-Beziehungen direkt aus der Diversität der parasitoiden Lebensweisen folgen.

Als Folge eines top-down-Effekts der Parasitoide auf die Wirte ist die Ausbildung von Strategien der Dipteren zu werten, durch die die Parasitierungen reduziert werden (siehe 4.2.5). Damit unterliegen die Quantitäten der Wirts-Parasitoid-Beziehungen der wechselseitigen Interaktion zwischen Wirt und Parasitoid.

Es bestätigte sich im System des Vogelnestes das Grundprinzip (z.B. Stireman & Singer 2003): Spezialisten unter den Parasitoiden erreichen hohe Parasitierungsraten (*N. vitripennis*); Generalisten erreichen nur geringe Parasitierungsraten (*D. cavus*). Der Schluss, dass auch unter den Wirten Spezialisten häufiger vorkommen und vielleicht auch mehr parasitiert werden, ist nicht zulässig. Hier sind andere Faktoren entscheidend (siehe 4.2.2, 4.2.3, 4.2.5 und 4.3.3).

Die Übertragbarkeit der bildenden Kräfte eines Nahrungsnetzes von dem untersuchten kombinierten „parasitoid web“ auf andere Systeme ist nicht immer vollständig gegeben. Phytophagensysteme sind vielfach deutlich anders gestaltet (siehe 4.2.7). Die bottom-up-Steuerung des gesamten trophischen Systems wird z.B. von Kopelke (1994) bei dem Parasitoidenkomplex an den Gallen von Arten der Gattung *Pontania* (Hymenoptera: Tenthredinidae) und von Roininen *et al.* (1996) bei dem System um Gallen von *Euura amerinae* (Hymenoptera: Tenthredinidae) an *Salix* sp. beschrieben. Zu große Verallgemeinerungen der beiden oben formulierten Aussagen sind daher nicht nützlich.

Das „parasitoid web“ des Vogelnestes funktioniert als Beispiel für ein Nicht-Phytophagensystem (siehe Fazit 1), die beteiligten Pteromaliden eignen sich zur Darstellung der Diversität der Parasitoide (siehe Fazit 2). Mit den zusammengesetzten Schlüssen wird nachvollziehbar, warum sich die Tiere bei den zahlreichen Probennahmen der drei Saisons in der abgebildeten Weise vorfinden ließen (Fazit 3).

5. Zusammenfassung

Parasitoide kommen mit sehr hoher Diversität in den Nahrungsnetzen der meisten terrestrischen Systeme vor. Die Teilnetze unter Beteiligung von Parasitoiden werden als „parasitoid webs“ bezeichnet. Die größte Entfaltung fand die parasitoid Lebensweise unter den Hymenopteren und den Dipteren.

Die Nester höhlenbrütender Singvögel sind bekannt als Habitate zahlreicher unterschiedlich spezialisierter Arthropodentaxa. Unter diesen befinden sich auch parasitische Hymenopteren und cyclorrhaphe Dipteren. Die Dipteren werden von den Hymenopteren als Wirte genutzt.

In einem ersten Teil dieser Arbeit wurde das quantifizierte „parasitoid web“ für die Vogelnester aufgestellt. Die Diversität der Wirte, die Diversität der Parasitoide und die Diversität der Wirts-Parasitoid-Beziehungen sind die drei Grundpfeiler, deren Ausprägung mit den Daten untersucht werden konnten. Durch die Quantifizierung können die Vorkommen bewertet werden.

Es wurden insgesamt 490 Nester untersucht. Zur Quantifizierung dienten die Häufigkeiten der Wirte in Individuenzahl und Anzahl der Nester mit Vorkommen sowie die Parasitierungsraten.

32 Arten cyclorrhapther Dipteren und 10 Arten parasitischer Hymenopteren wurden festgestellt. Der überwiegende Teil der Parasitoide sind ektoparasitische Puppenparasitoide aus der Familie Pteromalidae (Chalcidoidea).

Als zusammenfassende Schlussfolgerungen für das „parasitoid web“ wurden herausgearbeitet:

Die Diversität der Wirte ist abhängig von der Präsenz der Vögel: Ornithoparasitische Arten sowie mehrere häufige nekro-, kopro- und saprophage Arten sind direkt von den Vögeln und ihrer Nistaktivität abhängig. Viele weitere Wirte sind unspezifische Arten mit geringen Vorkommen.

Unter den Parasitoiden gibt es nur eine Art, die weitgehend auf die Nester spezialisiert ist: *Nasonia vitripennis* parasitiert mehrere häufige cyclorrhaphe Dipterenarten (v.a. aus den Familien Calliphoridae und Muscidae) in hohen Parasitierungsraten. Alle weiteren Parasitoide sind vergleichsweise selten und unspezifisch.

Bei den Parasitoiden ist eine Tendenz zur Polyphagie inklusive fakultativem Hyperparasitismus festzustellen.

Bei den Wirtsarten wurden Anpassungen zur Vermeidung von Parasitierungen nachgewiesen: Dazu gehören das Verpacken der Puparien mit Nistmaterial bei einer der beiden Arten der ornithoparasitischen Gattung *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) und eine gegenüber den Parasitoidenarten verschobene Phänologie. Resultat sind tatsächlich erniedrigte Parasitierungsraten sowie sogar fehlende Parasitierungen auch häufiger potenzieller Wirtsarten.

Insgesamt erscheinen die Wirte im Vogelnest als Ressource für Parasitoide nicht ausgeschöpft.

Ein gesondertes Kompartiment des Systems bilden zwei Parasitoide aus der Familie Tachinidae (Diptera) und ihre Wirte (Dermaptera: Forficulidae). Die Primärparasitoide werden von Hymenopteren hyperparasitiert. Unter den Hymenopterenarten befinden sich zwei Arten der Gattung *Dibrachys*, die häufigere *Dibrachys lignicola* und die seltenere *Dibrachys cavus*. Die Biologie von *D. lignicola* wird in Teilen hier erstmalig beschrieben. Zu den beiden Parasitoidenarten der Dermapteren wurden Daten zu Parasitierungsraten und Phänologie erhoben.

Ein Vergleich mit anderen „parasitoid webs“ führte zu dem Schluss, dass das Netz aus Vogelnestern durchaus mit anderen „parasitoid webs“ vergleichbar ist, in denen nekro- oder koprophage Arten, Parasiten oder Parasitoide als Wirtsarten auftreten, nicht jedoch mit Phytophagensystemen, bei denen die Parasitoidenzahlen pro Wirtsart im Schnitt deutlich höher liegen als bei den anderen genannten Systemen.

Für die Erstellung weiterer „parasitoid webs“ kann angeregt werden, dass auf eine exakte Quantifizierung der Parasitierungen verzichtet werden sollte, da eine Erhebung ohne gleichzeitige Einflussnahme nicht möglich ist. Die Erstellung aufgrund cyclorrhapher Dipteren wird als sehr vorteilhaft angesehen, da durch die stabilen Puparien auch nachträglich Aussagen zu Vorkommen und Parasitierung gemacht werden können.

Zwei der beteiligten Parasitoidenarten aus der Familie Pteromalidae, *N. vitripennis* und *D. cavus*, wurden in einem zweiten Teil für weitere Untersuchungen zur Parasitoidenbiologie herangezogen. In einigen Versuchen wurde zusätzlich eine dritte Pteromalidenart, *Pachycrepoideus vindemmiae*, verwendet. Als ein maßgeblicher Teil der parasitoiden Lebensweise wurde die Wirtsfindungsbiologie untersucht.

Voraussetzung für eine sinnvolle Diskussion der Wirtsfindung ist neben den bereits erhobenen Freilanddaten die Erstellung verlässlicher Wirtsspektren. Bei *D. cavus* gab es Hinweise auf eine unzureichend geklärte Taxonomie, aufgrund derer bisherige Angaben zum Wirtsspektrum unbrauchbar waren. Die Frage stellte sich, ob die Art eine tatsächlich polyphage und generalistische Art war oder aus mehreren bisher nicht getrennten Arten bestand.

Zur Erstellung der Wirtsspektren wurden daher bei der taxonomisch unstrittigen Art *N. vitripennis* im Wesentlichen die eigenen Freilandnachweise genutzt und bei *D. cavus* neben eigenen Funden Nachweise aus Museumsmaterial.

Zur taxonomischen Klärung wurde mit den fraglichen Tieren eine PCA (Hauptkomponentenanalyse) anhand von morphologischen Merkmalen durchgeführt.

Resultat war, dass Tiere der Art *D. cavus* aus verschiedenen Fundorten inklusive der eigenen, in den folgenden Versuchen eingesetzten Nachzucht sowie Tiere der Arten *D. boarmiae* und *D. clisiocampae* morphologisch nicht getrennt werden können. *D. boarmiae* und *D. clisiocampae* wurden daher als neue Synonyme von *D. cavus* in die Untersuchung integriert. Bei *D. cavus* handelt es sich um einen tatsächlich polyphagen Generalisten.

In mehreren Laborversuchen sollten Unterschiede in den Wirtsfindungsmechanismen der Arten gefunden werden, die die unterschiedlichen Lebensweisen zu beschreiben vermögen. Gleichzeitig konnten die Daten zur Rekonstruktion der Abläufe einer Wirtssuche der Arten verwendet werden.

Die Wirtssuche wird in drei Abschnitte mit fließenden Übergängen eingeteilt, (1) die long range Orientierung als Suche nach Wirtshabitaten, (2) die medium range Orientierung als Suche nach Wirten im Habitat und (3) die short range Orientierung inklusive der Wirtserkennung und Parasitierungsentscheidung als Suche in direkter Wirtsnähe bzw. Reaktion auf einen gefundenen Wirt.

Untersucht wurde zunächst die olfaktorische Reaktion auf ausgewählte Substrate, die Teile des Wirtshabitats der Arten sowie geeignete und ungeeignete Wirte beinhalteten. In zwei Komplexen wurde dann das Verhalten ohne olfaktorischen Reiz untersucht. Dazu wurden die lokomotorische Aktivität sowie die „Suchaktivität“ genannte Fähigkeit, potenzielle Wirte in Höhlungen/Verstecken zu finden, abgebildet. Eine Unterscheidung in Tag und Nacht

während der Versuche zur Suchaktivität lieferte dabei auch Hinweise auf die Tag-Nacht-Aktivität der Arten.

Die beiden Arten stellen zwei Ausprägungen parasitoider Lebensweisen dar:

N. vitripennis erscheint als polyphager Habitatspezialist, der in Vogelnestern (und Aas) die Puparien cyclorrhapher Dipteren parasitiert. Die Wirtsfindung, die sich in Grundzügen auch auf andere Habitatspezialisten übertragen ließe, stützt sich auf eine olfaktorische Reaktion auf das Wirtshabitat in der long range Orientierung, verbunden mit einer hohen Flugaktivität. Darauf folgt eine weiterhin olfaktorisch vermittelte Suche auf der medium range Stufe anhand des Habitats und der Wirte selbst (vermutete Kairomone) sowie eine leistungsfähige Suchaktivität und hohe Laufgeschwindigkeit auch ohne olfaktorischen Reiz. In der short range Orientierung und der Parasitierungsentscheidung sind weniger olfaktorische Reize als vielmehr andere Reize entscheidend: Die Tages- und Nachtaktivität der Art impliziert, dass neben optischen vor allem auch taktile Reize zur äußeren Form, Größe und Struktur der Wirte wichtig sind, was die Parasitierung dieser und die Ablehnung jener Wirte aus den Freilanddaten und ergänzenden Labordaten erklärt.

D. cavus stellt sich als polyphager Generalist dar, der unter anderem auch in Vogelnestern die Puppen mehrerer Taxa parasitiert (v.a. aus den Ordnungen Diptera, Lepidoptera und Hymenoptera). Der Generalismus dieser Art geht in Wirtsspektrum und dem Fehlen von Habitatspezifitäten über den anderer als Generalisten beschriebener Arten hinaus. Die Wirtsfindung hier, die für andere Parasitoide mit weitreichendem Generalismus vergleichbar gelten könnte, ist durch die hohe Laufaktivität in der long und medium range Orientierung geprägt, die der Suche zunächst einen durchaus zufälligen Charakter verleiht. In der medium range Orientierung kommt eine leistungsfähige Suchaktivität nach versteckten Wirten hinzu. Auf allgemeine olfaktorische Reize wird messbar reagiert, da sie potenzielle Wirte versprechen. In der short range Orientierung und der Parasitierungsentscheidung müssen nicht olfaktorische Reize ausschlaggebend sein. Das Bild der geeigneten Wirte ist dabei weit gefasst. Die ausschließliche Tagaktivität der Art weist direkt daraufhin, dass bei der Wirtssuche optische Reize eine große Rolle spielen könnten.

Deutliche Unterschiede zu den beiden Parasitoidentypen, die durch *N. vitripennis* und *D. cavus* repräsentiert werden, lassen sich bei *P. vindemmiae* nachweisen. Die Art zeigt ohne olfaktorischen Reiz nur geringe lokomotorische Aktivität und keine Fähigkeit zur beschriebenen Suchaktivität. Dieses Ergebnis deutet deutlich eine dritte parasitoide Lebensweise an. Die drei Pteromalidenarten, die sich in Habitat und Wirtsspektrum überschneiden, zeigten also drei unterschiedliche Ausprägungen der Wirtsfindungsbiologie.

In Annahme der Wirtsfindung als einem Zentralelement der parasitoiden Lebensweise ist die Diversität der Parasitoide als eine Diversität der Wirtsfindungsbiologie abzubilden.

Aus den Freilanduntersuchungen sowie den Untersuchungen zu den Wirtsspektren von mehreren Pteromalidenarten bestätigt sich die weitverbreitete Polyphagie bei Parasitoiden. Sie ist inklusive dem ebenfalls verbreiteten, nicht obligaten Hyperparasitismus eine Folge der Wirtsfindungsmechanismen. Der Hyperparasitismus wird bei den ektoparasitischen Parasitoiden als Phänomen ohne besondere ökologische Relevanz eingestuft.

In einer zusammenfassenden Betrachtung des „parasitoid web“ mit den Erkenntnissen der Parasitoidenbiologie ist ein Fazit über die Gründe der beobachteten Ausprägung des

Nahrungsnetzes zu ziehen. Diese könnte für eine vorsichtige Verallgemeinerung der Struktur anderer „parasitoid webs“ herangezogen werden. Für Phytophagensysteme ist die Übertragung nicht angezeigt.

Die Diversität der Wirte steht in direktem Zusammenhang mit der nächst niedrigeren trophischen Ebene. Es handelt sich um eine bottom-up-Steuerung.

Die Diversität der Parasitoide und die Diversität der Wirts-Parasitoid-Beziehungen sind Folge der unterschiedlichen Wirtsfindungsstrategien und damit eine direkte Folge der Diversität parasitoider Lebensweisen.

6. Danksagung

Ich danke Herrn Professor Dr. Rudolf Abraham für die Überlassung des Themas, für die Betreuung und die wertvollen Diskussionen über die Parasitoidenbiologie, die wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

Herrn Professor Dr. Thomas S. Hoffmeister (Universität Bremen) danke ich für die freundliche Bereitschaft zur Zweitbegutachtung dieser Arbeit.

Herrn Hannes Baur (Naturhistorisches Museum der Burggemeinde Bern) habe ich zu danken für die Anleitung zu den morphometrischen Analysen, die Diskussionen zum Thema und die Überlassung von Material.

Dr. John Noyes (Natural History Museum, London) danke ich für die Betreuung während meines Aufenthaltes in London und für die Möglichkeit, mit dem Material der Sammlung zu arbeiten.

Bei Herrn Dr. Lars Krogmann möchte ich mich für das Korrekturlesen des Skriptes und die Anmerkungen dazu bedanken. Außerdem danke ich ihm für seine Unterstützung während der letzten Jahre.

Herrn Dipl.-Biol. Kai Schütte danke ich für seine Diskussionsbereitschaft und sonstige Unterstützung.

Ich danke allen, die mir Probenmaterial (Vogelnester) zur Verfügung gestellt haben, die Beprobung genehmigten oder anderweitig hilfreich waren. Ausdrücklich seien hierbei die Herren Helmut und Frieder Klöpfer (Bad Mergentheim) und Herr Karl Staiber (Bad Arolsen) genannt.

Für die Genehmigung der Nutzung und der Überlassung von Material (Wespen) habe ich folgenden Personen und Institutionen zu danken:

Professor Dr. Mikat Doganlar (Mustafa Kemal University, Antakya), Dr. Stefan Schmidt (Zoologische Staatssammlung München), Dr. Darren Mann und James Hogan (Hope Entomological Collections, Oxford University Museum of Natural History), Professor Dr. Stefan Schütz und Julian Heiermann (Institut für Forstzoologie und Waldschutz, Göttingen) sowie Dr. Jorge Gonzáles (Texas A & M University).

Ich danke Professor Dr. Kees van Achterberg (Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden) für die Bestimmung von *Alysia manducator* und Dr. Gérard Delvare (CIRAD, Montpellier) für seine Einschätzung zur *Eurytoma* sp..

Mein vierwöchiger Aufenthalt in London am NHM wurde finanziert durch SYNTHESYS. Die Kosten für eine Reise nach Bern wurden dankenswerterweise durch das Körperschaftsvermögen der Universität Hamburg übernommen.

Schließlich möchte ich meinen Eltern danken für ihre Unterstützung.

7. Literatur

- Abraham R. (1985) *Nasonia vitripennis* an insect from birds' nests (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). *Entomologia Generalis* **10**, 121-124.
- Abraham R. & König H. (1977) Der Einfluss der Temperatur auf die Anstichaktivität bei *Nasonia vitripennis* und *Spalangia nigra* (Chalcid.: Pteromalidae). *Entomophaga* **22**, 299-308.
- Abraham R., Krogmann L. & Peters R. (2005) Ökologische und systematische Untersuchungen an Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen* **8**, 353-361.
- Allen G. R., Kamien D., Berry O., Byrne P. & Hunt J. (1999) Larviposition, host cues, and planidial behavior in the sound-locating parasitoid fly *Homotrixia alleni* (Diptera: Tachinidae). *Journal of Insect Behavior* **12**, 67-79.
- Alphen J. J. M. v. & Thunnissen I. (1983) Host selection and sex allocation by *Pachycrepoideus vindemiae* Rondani (Pteromalidae) as a facultative hyperparasitoid of *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae) and *Leptopilina heterotoma* (Cynipoidea; Eucolilidae). *Netherlands Journal of Zoology* **33**, 497-514.
- Alphen J. J. M. v., Lenteren J. C. v., Nell H. W. & Eebes H. (1984) The response of a polyphagous parasitoid (*Leptopilina heterotoma* (Thompson)) to a kairomone produced by one of its hosts (*Drosophila melanogaster* Meigen). *Netherlands Journal of Zoology* **34**, 215-219.
- Alphen J. J. M. v. & Vet L. E. M. (1986) An evolutionary approach to host finding and selection. In: Waage J. & Greathead D. (Eds). *Insect parasitoids*. Academic Press, London, pp. 23-61.
- Althoff D. M. (2003) Does parasitoid attack strategy influence host specificity? A test with New World braconids. *Ecological Entomology* **28**, 500-502.
- Amssalu B., Nuru A., Radloff S. E. & Hepburn H. R. (2004) Multivariate morphometric analysis of honeybees (*Apis mellifera*) in the Ethiopian region. *Apidologie* **35**, 71-81.
- Askew R. R. (1961) On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the Society for British Entomology* **14**, 237-268.
- Askew R. R. & Neill M. P. (1993) Parasitoids and inquillines of the agamic generation of *Andricus lignicola* (Hymenoptera: Cynipidae) in Britain. *The Entomologist* **112**, 43-48.
- Askew R. R. & Shaw M. R. (1986) Parasitoid communities: their size, structure and development. In: Waage J. & Greathead D. (Eds). *Insect parasitoids*. Academic Press, London, pp. 225-264.
- Assis Fonseca E. C. M. (1968) Diptera Cyclorrhapha. Calyptrata. Section (b). Muscidae. *Handbooks for the Identification of British Insects*. Vol. 10, 4(b). Royal Entomological Society of London.
- Baaren J. v. & Nénon J.-P. (1996) Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. *Entomologica Experimentalis et Applicata* **81**, 61-69.
- Banbura J., Perret P., Blondel J., Thomas D. W., Cartan-Son M. & Lambrechts M. M. (2004) Effects of *Protocalliphora* parasites on nestling food composition in Corsican blue tits *Parus caeruleus*: consequences for nestling performance. *Acta Ornithologica* **39**, 21-31.
- Barthell J. F. & Stone R. (1995) Recovery of the parasite *Triarthria spinipennis* (Meigen) (Diptera: Tachinidae) from an inland California population of the introduced European earwig. *The Pan-Pacific Entomologist* **71**, 137-141.
- Baur H. (2002) The power of multivariate statistical methods in the taxonomy of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). In: Melika G & Thuroczy C (Eds). *Parasitic wasps: Evolution, systematics, biodiversity and biological Control*. Agroinform, Budapest, pp. 73-81.

- Bennett G. F. & Whitworth T. L. (1991) Studies on the life history of some species of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae). Canadian Journal of Zoology **69**, 2048-2058.
- Bishop D. M. (1998) Parasitic Hymenoptera reared from dung-breeding Diptera in New Zealand. New Zealand Entomologist **21**, 99-106.
- Blanchot P. (1995) Inventaire des parasitoides de mouches synanthropes recensés en France. EPHE, Biologie et Évolution des Insectes **7-8**, 111-119.
- Bouček Z. (1963) A taxonomic study in *Spalangia* Latr. (Hymenoptera, Chalcidoidea). Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae **35**, 429-512.
- Bouček Z. (1965) A review of the Chalcidoid fauna of the Moldavian S.S.R. with descriptions of new species (Hymenoptera). Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae **11**, 5-38.
- Bouček Z. (1988) Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): A biosystematic revision of fourteen families, with a reclassification of species. CAB International, Wallingford.
- Bouchard Y. & Cloutier C. (1985) Role of olfaction in host-finding by aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). Journal of Chemical Ecology **11**, 801-808.
- Bousslama Z., Chabi Y. & Lambrechts M. M. (2001) Chicks resist high parasite intensities in an Algerian population of blue tits. Ecoscience **8**, 320-324.
- Bower C. C. (1992) Control of European earwig, *Forficula auricularia* L., in stone fruit orchards at Young, New South Wales. General and Applied Entomology **24**, 11-18.
- Brodeur J. (2000) Host specificity and trophic relationships of hyperparasitoids. In: Hochberg M. E. & Ives A. R. (Eds). Parasitoid population biology. Princeton University Press, Princeton, pp. 163-183.
- Carroll D. P. & Hoyt S. C. (1984) Augmentation of European earwigs (Dermaptera: Forficulidae) for biological control of apple aphid (Homoptera: Aphididae) in an apple orchard. Journal of Economic Entomology **77**, 738-740.
- Casas J. (2000) Host location and selection in the field. In: Hochberg M. E. & Ives A. R. (Eds). Parasitoid population biology. Princeton University Press, Princeton, pp. 17-26.
- Caubet Y. & Jaisson P. (1991) A post-eclosion early learning in host recognition by *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae). Animal Behaviour **42**, 977-980.
- Christe P., Richner H. & Opplinger A. (1996) Of great tits and fleas: sleep baby sleep... Animal Behaviour **52**, 1087-1092.
- Cooperband M. F. & Vinson S. B. (2000) Host-acceptance requirements of *Melittobia digitata* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of mud dauber wasps. Biological Control **17**, 23-28.
- Cortesero A. M. & Monge J. P. (1994) Influence of pre-emergence experience on response to host and host plant odours in the larval parasitoid *Eupelmus vuilleti*. Entomologica Experimentalis et Applicata **72**, 281-288.
- Crandell H. A. (1939) The biology of *Pachycrepoideus dubius* Ashmead (Hymenoptera), a pteromalid parasite of *Piophilha casei* Linné (Diptera). Annals of the Entomological Society of America **32**, 632-654.
- Crumb S. E., Eide P. M. & Bonn A. E. (1941) The European earwig. Technical Bulletin, United States Department of Agriculture **766**, 1-76.
- Czerny L. (1927): Helomyzidae. In: Lindner E. (Ed). Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil 53a. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

- Darling D. C. & Werren J. H. (1990) Biosystematics of *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae): Two new species reared from bird's nests in North America. *Annals of the Entomological Society of America* **83**, 352-370.
- De Santis L. (1967) Catálogo de los Himenópteros Argentinos de la Serie Parasítica, incluyendo Bethyloidea. Comisión de Investigación Científica, La Plata.
- Doganlar M. (1987) Hypopygia of most Nearctic and Palaearctic species of *Dibrachys* Foerster, key to most species of the genus, and descriptions of three new species. *Spixiana* **10**, 191-206.
- Donovan B. J. (1989) Potential enemies of the introduced wasp parasitoid *Sphecophaga vesparum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* **16**, 365-367.
- Draber-Monko A. (1995) *Protocalliphora azurea* (Fall.) (Diptera, Calliphoridae) and other insects found in nests of sparrows, *Passer domesticus* (L.) and *Passer montanus* (L.) in the vicinity of Warsaw. *International Studies on Sparrows* **22**, 3-10.
- Driesche R. G. v. (1983) Meaning of „percent parasitism” in studies of insect parasitoids. *Environmental Entomology* **12**, 1611-1622.
- Edwards R. L. (1954) The host-finding and oviposition behaviour of *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hym., Pteromalidae), a parasite of muscoid flies. *Behaviour* **7**, 88-112.
- Eichler W. (1939) Die Vogelparasiten. *Deutsche Vogelwelt* **2**, 20-45.
- Elekcioglu N. Z. & Uygun N. (2006) The parasitoid complex of the Citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) in the East Mediterranean region of Turkey and their role in biological control. *Turkish Journal of Zoology* **30**, 1-6.
- Emden F. I. v. (1954) Diptera Cyclorrhapha. Calyprata (I). Section (a). Tachinidae and Calliphoridae. *Handbooks for the Identification of British Insects*. Vol. 10, 4(a). Royal Entomological Society of London.
- Erzincliglu Y. Z. (1984) A new parasite record for *Protocalliphora azurea* (Fall.) (Dipt., Calliphoridae). *Entomologist's Monthly Magazine* **120**, 172.
- Eshuis-van der Voet C. S. (1974) Parasitism by *Protocalliphora* spp.. Institute for Ecological Research Progress Report 1974, pp. 3-4.
- Feener D. H. J. & Brown B. V. (1997) Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology* **42**, 73-97.
- Finch O.-D. (2005) The parasitoid complex and parasitoid-induced mortality of spiders (Araneae) in a Central European woodland. *Journal of Natural History* **39**, 2339-2354.
- Fischer S., Samietz J., Wäckers F. L. & Dorn S. (2001) Interaction of vibrational and visual cues in parasitoid host location. *Journal of Comparative Physiology A* **187**, 785-791.
- Fitch A. (1856) Report of the noxious, beneficial and other insects. *Transactions of the New York State Agricultural Society* **15**, 409-559.
- Floate K. D. (2002) Production of filth fly parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) on fresh and on freeze-killed and stored house fly pupae. *Biocontrol Science and Technology* **12**, 595-603.
- Floate K. D., Khan B. & Gibson G. (1999) Hymenopterous parasitoids of filth fly (Diptera: Muscidae) pupae in cattle feedlots. *The Canadian Entomologist* **131**, 347-362.
- Fuller M. E. (1934) The insect inhabitants of carrion: a study in animal ecology. *Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research* **82**, 1-63.
- Gahan A. B. (1933) Description of a chalcidoid parasite of *Protocalliphora* (Hymenop.). *The Canadian Entomologist* **65**, 31-33.

- Gahan A. B. (1938) Notes on some genera and species of Chalcidoidea (Hymenoptera). Proceedings of the Entomological Society of Washington **40**, 209-227.
- Gandolfi M., Mattiacci L. & Dorn S. (2003) Preimaginal learning determines adult response to chemical stimuli in a parasitic wasp. Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences **270**, 2623-2629.
- Gauss R. (1970) Beitrag zur Kenntnis von Parasitoiden bei aculeaten Hymenopteren. Zeitschrift für Angewandte Entomologie **65**, 239-244.
- Geden C. J. (2002) Effect of habitat depth on host location by five species of parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Chalcididae) of house flies (Diptera: Muscidae) in three types of substrates. Environmental Entomology **31**, 411-417.
- Geervliet J. B. F., Verdel M. S. W., Snellen H., Schaub J., Dicke M. & Vet L. E. M. (2000) Coexistence and niche segregation by field populations of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* in the Netherlands: predicting field performance from laboratory data. Oecologia **124**, 55-63.
- Georgiev G. T. & Stojanova A. M. (2003) New Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitoids of *Dasineura saliciperda* (Dufour) (Diptera, Cecidomyiidae) in Bulgaria. Journal of Pest Science **76**, 161-162.
- Gibson G. & Floate K. (2004) Filth fly parasitoids on dairy farms in Ontario and Quebec, Canada. The Canadian Entomologist **136**, 407-417.
- Gibson G. A. P. & Vikberg V. (1998) The species of *Asaphes* Walker from America north of Mexico, with remarks on extralimital distributions and taxa (Hymenoptera: Chalcidoidea, Pteromalidae). Journal of Hymenoptera Research **7**, 209-256.
- Godfray H. C. J. (1994) Parasitoids. Behavioural and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Gold C. S. & Dahlsten D. L. (1981) A new host record for *Tachinaephagus zealandicus* (Hym.: Encyrtidae). Entomophaga **26**, 459-460.
- Gold C. S. & Dahlsten D. L. (1989) Prevalence, habitat selection, and biology of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) found in nests of mountain and chestnut-backed chickadees in California. Hilgardia **57**, 1-19.
- Gontarski H. (1939) Zur Biologie der Schlupfwespe *Dibrachys cavus* (Walk.). Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **35**, 203-220.
- González J. M., Matthews R. W. & Matthews J. R. (2005) Comparative development and competitive ability of *Dibrachys pelos* (Hymenoptera: Pteromalidae) on various potential hosts. Florida Entomologist **88**, 49-54.
- Gordh G. (1981) The phenomenon of insect hyperparasitism and its taxonomic occurrence in the Insecta. In: Rosen D. (Ed). The role of hyperparasitism in biological control: A Symposium. University of California Division of Agricultural Science, pp. 10-18.
- Graham M. W. R. de V. (1969) The Pteromalidae of North-Western Europe (Hymenoptera, Chalcidoidea). Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Supplement **16**, London.
- Grandgirard J., Poinot D., Krespi L., Nénon J.-P. & Cortesero A.-M. (2002) Costs of secondary parasitism in the facultative hyperparasitoid *Pachycrepoideus dubius*: does host size matter? Entomologica Experimentalis et Applicata **103**, 239-248.
- Grassberger M. & Frank C. (2003) Temperature-related development of the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* as forensic indicator. Medical and Veterinary Entomology **17**, 257-262.

- Grassberger M. & Frank C. (2004) Initial study of arthropod succession on pig carrion in a Central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology* **41**, 511-523.
- Guillen L., Aluja M., Equihua M. & Sivinski J. (2002) Performance of two fruit fly (Diptera: Tephritidae) pupal parasitoids (*Coptera haywardi* (Hymenoptera: Diapriidae) and *Pachycrepoideus vindemiae* (Hymenoptera: Pteromalidae)) under different environmental soil conditions. *Biological Control* **23**, 219-227.
- Güel A. (1982) Studies on the biology of *Dibrachys boarmiae* (Walker) (Hymen., Pteromalidae) parasitic on *Galleria mellonella* L. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **94**, 138-149.
- Hardwick S. (2006) Parasitoids and hyperparasitoids of *Mythimna convecta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae infesting late-maturing maize in southern New South Wales. *Australian Journal of Entomology* **45**, 96-100.
- Harvey J. A., Vet L. E. M., Witjes L. M. A. & Bezemer T. M. (2006) Remarkable similarity in body mass of a secondary hyperparasitoid *Lysibia nana* and its primary parasitoid host *Cotesia glomerata* emerging from cocoons of comparable size. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* **61**, 170-183.
- Hedlund K., Vet L. E. M. & Dicke M. (1996) Generalist and specialist parasitoid strategies of using odours of adult drosophilid flies when searching for larval hosts. *Oikos* **77**, 390-398.
- Heeb P., Kölliker M. & Richner H. (2000) Bird-ectoparasite interactions, nest humidity, and ectoparasite community structure. *Ecology* **81**, 958-968.
- Heitland W. (1988) Untersuchungen an Parasitoiden von Dipteren im Strandanwurf der Kieler Förde. *Bonner Zoologische Beiträge* **39**, 129-145.
- Hennemann M. L. (1998) Maximization of host encounters by parasitoids foraging in the field: females can use a simple rule. *Oecologia* **116**, 467-474.
- Hennig W. (1937) Milichiidae et Carnidae. In: Lindner E. (Ed). *Die Fliegen der paläarktischen Region*, Teil 60a. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Hennig W. (1964) Muscidae. In: Lindner E. (Ed). *Die Fliegen der paläarktischen Region*, Teil 63b. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Herting B. & Simmonds F. J. (1973) A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A. Volume III: Coleoptera to Strepsiptera. Commonwealth Institute of Biological Control.
- Hicks E. A. (1971) Check-list and bibliography on the occurrence of insects in bird's nest. Supplement II. *Iowa State Journal of Science* **46**, 123-338.
- Hochberg M. E. & Hawkins B. A. (1992) Refuges as a predictor of parasitoid diversity. *Science* **255**, 973-976.
- Hoebeke E. R. & Rutz D. A. (1988) *Trichomalopsis dubius* (Ashmead) and *Dibrachys cavus* (Walker): Newly discovered pupal parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) of house flies and stable flies associated with livestock manure. *Annals of the Entomological Society of America* **81**, 493-497.
- Hoffmeister T. (1992) Factors determining the structure and diversity of parasitoid complexes in tephritid fruit flies. *Oecologia* **89**, 288-297.
- Hoffmeister T. S. & Gienapp P. (2001) Discrimination against previously searched, host-free patches by a parasitoid foraging for concealed hosts. *Ecological Entomology* **26**, 487-494.
- Hoffmeister T. S. & Vidal S. (1994) The diversity of fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids. In: Hawkins B. A. & Sheehan W. (Eds). *Parasitoid community ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 46-76.

- Holyoak M. (2000) Comparing parasitoid-dominated food webs with other food webs: problems and future promises. In: Hochberg M. E. & Ives A. R. (Eds). Parasitoid population biology. Princeton University Press, Princeton, pp. 184-197.
- Hori K., Iwasa M. & Ogawa R. (1990) Biology of two species of the *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) in Tokachi, Hokkaido, Japan: Feeding behaviour of larvae, larval and pupal durations, voltinism and host specificity. Applied Entomology and Zoology **25**, 475-482.
- Hutson A. M. (1984) Keds, flat-flies and bat-flies. Handbooks for the Identification of British Insects. Vol. 10, 7. Royal Entomological Society of London.
- ICZN (2000) Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, 4. Aufl., Offizieller deutscher Text. Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF) **34**, Hamburg.
- Iwasa M., Hori K. & Aoki N. (1995) Fly fauna of bird nests in Hokkaido, Japan (Diptera). The Canadian Entomologist **127**, 613-621.
- Jang E. B., Messing R. H., Klungness L. M. & Carvalho L. A. (2000) Flight tunnel responses of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) to olfactory and visual stimuli. Journal of Insect Behavior **13**, 525-538.
- Janzon L.-A. (1986) Morphometric studies of some *Pteromalus* Swederus species (Hymenoptera: Chalcidoidea) with emphasis on allometric relationships, or: Are ratios reliable in chalcid taxonomy? Systematic Entomology **11**, 75-82.
- Jervis M. A., Kidd N. A. C., Fitton M. G., Huddleston T. & Dawah H. A. (1993) Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. Journal of Natural History **27**, 67-105.
- Johnson J. B. & Miller T. D. (1994) A parasite *Freraea montana* (Diptera: Tachinidae) and hyperparasite *Trichomalopsis sarcophagae* (Hymenoptera: Pteromalidae) of an adult ground beetle *Amara quenseli* (Coleoptera: Carabidae): new host associations discovered in Idaho. Proceedings of the Entomological Society of Washington **96**, 373-374.
- Johnson L. S. & Albrecht D. J. (1993) Effects of haematophagous ectoparasites on nestling house wrens, *Troglodytes aedon*: who pays the cost of parasitism? Oikos **66**, 255-262.
- Jones R. L. (1986) Orientation by insect parasitoids. In: Payne T. L., Birch M. C. & Kennedy C. E. J. (Eds). Mechanisms in insect olfaction. Clarendon Press, Oxford, pp. 149-156.
- Jyothi H. K., Veeranna G. & Bali G. (1999) Biology and life table studies of *Dirhinus anthracia* Walker (Hymenoptera: Chalcididae) a parasitoid of *Exorista bombycis* Louis (Diptera: Tachinidae) at various constant temperatures. Journal of Biological Control **12**, 93-100.
- Kato M. (1994) Structure, organization, and response of a species-rich parasitoid community to host leafminer population dynamics. Oecologia **97**, 17-25.
- Kaufman P. E., Long S. J. & Rutz D. A. (2001) Impact of exposure length and pupal source on *Muscidifurax raptorellus* and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitism in a New York poultry facility. Journal of Economic Entomology **94**, 998-1003.
- Kester K. M. & Barbosa P. (1991) Postemergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). Journal of Insect Behavior **4**, 727-742.
- King B. H. (1993) Flight activity in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Journal of Insect Behavior **6**, 313-321.
- King B. H., Grimm K. M. & Reno H. E. (2000) Effects of mating on female locomotor activity in the pteromalid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Environmental Entomology **29**, 927-933.

- Klimov P. B., Lekveishvili M., Dowling A. P. G. & Oconnor B. M. (2004) Multivariate analysis of morphological variation in two cryptic species of *Sancassania* (Acari: Acaridae) from Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America* **97**, 322-345.
- Klunker R. (1982) Die Wirtseignung kältekonservierter *Musca domestica*-Puparien für die Massenzucht der Schlupfwespe *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Angewandte Parasitologie* **23**, 32-42.
- Kopelke J.-P. (1994) Struktur und Funktion eines Kleinsystems am Beispiel von Blattwespengallen der Gattung *Pontania* (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **9**, 361-368.
- Kraaijeveld A. R. & Godfray H. C. J. (2003) Potential life-history costs of parasitoid avoidance in *Drosophila melanogaster*. *Evolutionary Ecology Research* **5**, 1251-1261.
- Krivokhatskii V. A. & Nartshuk E. P. (2001) Flies (Diptera) inhabiting bird nests in the forest on the Vorskla River Nature Reserve (Belgorod province). *Entomologiceskoe obozrenie* **80**, 383-397.
- Krogmann L. (2005) Molekulargenetische und morphologische Untersuchungen zur systematischen Stellung der Pteromalidae innerhalb der Chalcidoidea (Hymenoptera: Apocrita). Dissertation im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Krombein K. V., Hurd P. D., Smith D. R. & Burks B. D. (1979) Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Volume 1. Symphyta and Apocrita (Parasitica). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Kuhlmann U. (1994) *Ocytata pallipes* (Fallén) (Dipt., Tachinidae), a potential agent for the biological control of the European earwig. *Journal of Applied Entomology* **117**, 262-267.
- Kuhlmann U. (1995) Biology of *Triarthria setipennis* (Fallén) (Diptera: Tachinidae), a native parasitoid of the European earwig, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae), in Europe. *The Canadian Entomologist* **127**, 507-517.
- Laing J. (1937) Host-finding by insect parasites. 1. Observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology* **6**, 298-317.
- Langer A. & Hance T. (2004) Enhancing parasitism of wheat aphids through apparent competition: a tool for biological control. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **102**, 205-212.
- LaSalle J. (1993) Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity. In: LaSalle J. & Gauld I. D. (Eds). *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, pp. 197-215.
- LaSalle J. & Gauld I. D. (1991) Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia* **74** Appendix, 315-334.
- LaSalle J. & Gauld I. D. (1993) Hymenoptera: Their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. In: LaSalle J. & Gauld I. D. (Eds). *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, pp. 1-26.
- Legner E. F. (1967) The status of *Nasonia vitripennis* as a natural parasite of the house fly, *Musca domestica*. *The Canadian Entomologist* **99**, 308-309.
- Legner E. F. & Gerling D. (1967) Host-feeding and oviposition on *Musca domestica* by *Spalangia cameroni*, *Nasonia vitripennis*, and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) influences their longevity and fecundity. *Annals of the Entomological Society of America* **60**, 678-691.
- Legner E. F., Bay E. C. & White E. B. (1967) Activity of parasites from Diptera: *Musca domestica*, *Stomoxys calcitrans*, *Fannia canicularis*, and *F. femoralis*, at sites in the Western hemisphere. *Annals of the Entomological Society of America* **60**, 462-468.
- Lewis O. T., Memmott J., LaSalle J., Lyal C. H. C., Whitefoord C. & Godfray H. C. J. (2002) Structure of a diverse tropical forest insect-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* **71**, 855-873.

- Lysyk T. J. (1995) Parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Ichneumonidae) of filth fly (Diptera: Muscidae) pupae at dairies in Alberta. *Journal of Economic Entomology* **88**, 659-665.
- Marchiori C. H. (2002) Microhymenopterous parasitoids of Diptera associated with cattle dung collected in Itumbiara and Cachoeira Dourada in Goiás. *Arquivos de Instituto Biológico* **69**, 55-58.
- Marchiori C. H. (2005) *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) gregarious parasitoid in pupae of *Peckia chrysostoma* (Wiedemann) (Diptera: Sarcophagidae) in Brazil. *Arquivos de Instituto Biológico* **72**, 269-270.
- Marchiori C. H., Rodrigues Caldas E. & Almeida K. G. S. (2003) Parasitoids collected from artificial bovine dung pats exposed for different periods of time in Itumbiara, Goiás, Brazil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences* **25**, 9-13.
- Mason E. A. (1944) Parasitism by *Protocalliphora* and management of cavity-nesting birds. *Journal of Wildlife Management* **8**, 232-247.
- Mattiacci L., Hütter E., Schoch D., Scascighini N. & Dorn S. (2000) Plant-odour mediates parasitoid host handling and oviposition in an endophytic tritrophic system. *Chemoecology* **10**, 185-192.
- Maus C., Mittmann B. & Peschke K. (1998) Host record of parasitoid *Aleochara* Gravenhorst species (Coleoptera: Staphylinidae) attacking puparia of cyclorrhaphous Diptera. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* **45**, 231-254.
- McKay T. & Galloway T. D. (1999a) Biology of *Phygadeuon fumator* Gravenhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae), a pupal parasitoid of house and stable flies (Diptera: Muscidae) in Manitoba. *Proceedings of the Entomological Society of Manitoba* **55**, 17-27.
- McKay T. & Galloway T. D. (1999b) Survey and release of parasitoids (Hymenoptera) attacking house and stable flies (Diptera: Muscidae) in dairy operations. *The Canadian Entomologist* **131**, 743-756.
- Memmott J. & Godfray H. C. J. (1993) Parasitoid webs. In: LaSalle J. & Gauld I. D. (Eds). *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, pp. 217-234.
- Memmott J., Godfray H. C. J. & Gauld I. D. (1994) The structure of a tropical host-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* **63**, 521-540.
- Merino S. & Potti J. (1995) Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling pied flycatchers. *Oikos* **73**, 95-103.
- Mesnil L. (1965) Larvaevorinae (Tachininae). In: Lindner E. (Ed). *Die Fliegen der paläarktischen Region*, Teil 64g. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Michaud J. P. & Mackauer M. (1994) The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps. *Entomologica Experimentalis et Applicata* **70**, 273-283.
- Mihajlovic L., Kronic M. D. & Richards K. W. (1989) Hyperparasitism of *Physocephala vittata* (F.) (Diptera: Conopidae) by *Habrocytus conopidarum* (Bouček) (Hymenoptera: Pteromalidae), a pest of *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera: Megachilidae) in Yugoslavia. *Journal of the Kansas Entomological Society* **62**, 418-420.
- Möller A. P., Allander K. & Dufva R. (1990) Fitness effects of parasites on passerine birds: a review. In: Blondel J., Gosler A., Lebreton J. & McCleery R. H. (Eds). *Population biology of passerine birds*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 269-280.
- Mostovski M. B. (2001) New records of *Megaselia* (Dipt., Phoridae) parasitized by Alysiinae (Hym., Braconidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **137**, 210.

- Mote D. C. (1931) The introduction of the tachinid parasites of the European earwig in Oregon. *Journal of Economic Entomology* **24**, 948-956.
- Mote D. C., Stearns H. C. & Dimick R. E. (1931) The biology of *Digonichaeta setipennis* Fall., a tachinid parasite of the European earwig, as observed primarily under Western Oregon conditions. *Journal of Economic Entomology* **24**, 957-961.
- Mullens B. A., Meyer J. A. & Mandeville J. D. (1986) Seasonal and diel activity of filth fly parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) in caged-layer poultry manure in Southern California. *Environmental Entomology* **15**, 56-60.
- Müller C. B., Adriaanse I. C. T., Belshaw R. & Godfray H. C. J. (1999) The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* **68**, 346-370.
- Müller J. (1997) Lausfliegen-Funde von heimischen Vögeln, nebst Bemerkungen zur deutschen Checkliste (Diptera: Hippoboscidae). *Ornithologische Jahresberichte des Museums Heineanum* **15**, 115-132.
- Nadel H. & Luck R. F. (1985) Span of female emergence and male sperm depletion in the female-biased, quasi-gregarious parasitoid *Pachycrepoideus vindemiae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Annals of the Entomological Society of America* **78**, 410-414.
- Newman E. (1863) Parasites and hyperparasites. *Zoologist* **21**, 8609-8610.
- Nordberg S. (1936) Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnicolen. *Acta Zoologica Fennica* **21**, 1-168.
- Nöstvik E. (1954) Biological studies of *Pachycrepoideus dubius* Ashmead (Chalcidoidea: Pteromalidae), a pupal parasite of various Diptera. *Oikos* **5**, 195-204.
- Noyes J. S. (2003) Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/chalcidoids/index.
- Nuorteva P. & Järvinen U. (1961) The insect fauna of the nests of the sand martin (*Riparia riparia* L.) in Finland. *Annales Entomologici Fennici* **27**, 197-204.
- Norusis M. J. (2005) SPSS 13.0 guide to data analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- O'Brien E. L., Morrison B. L. & Johnson L. S. (2001) Assessing the effects of haematophagous ectoparasites on the health of nesting birds: haematocrit vs haemoglobin levels in house wrens parasitized by blow fly larvae. *Journal of Avian Biology* **32**, 73-76.
- O'Hara J. E. (1996) Earwig parasitoids of the genus *Triarthria* Stephens (Diptera: Tachinidae) in the New World. *The Canadian Entomologist* **128**, 15-26.
- Oliai S. E. & King B. H. (2000) Associative learning in response to color in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Insect Behavior* **13**, 55-69.
- O'Neil R. J., Canas L. A. & Obrycki J. J. (2005) Foreign exploration for natural enemies of the Colorado potato beetle in Central and South America. *Biological Control* **33**, 1-8.
- Papp L. (2000) Diptera reared from nests of *Vespa crabro* in Hungary. *Folia Entomologica Hungarica* **61**, 215-218.
- Papp L. (2002) Dipterous guilds of small-sized feeding sources in forests of Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **48** Supplement 1, 197-213.
- Patriche (Costea) G., Andriescu I. & Mustata G. (2005) The hyperparasitoid complex which limits the action of the primary parasitoids of the Pieridae species (Insecta: Lepidoptera), defoliators in cabbage crops. *Analele Stiintifice ale Universitatii "Al. I. Cuza" Iasi, s. Biologie animala*, Tom **51**, 23-29.

- Payne J. A. & Mason W. R. M. (1971) Hymenoptera associated with pig carrion. Proceedings of the Entomological Society of Washington **73**, 132-141.
- Peck O. (1963) A catalogue of the nearctic Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera). The Canadian Entomologist. Supplement **30**, Ottawa.
- Peters R. & Abraham R. (2004) Interactions between parasitoid Hymenoptera (Chalcidoidea: Pteromalidae) and Diptera: Cyclorrhapha in nests of cavity-nesting birds. Entomologia Generalis **27**, 133-141.
- Peus F. (1960) Zur Kenntnis der ornithoparasitischen Phormiinen (Diptera, Calliphoridae). Deutsche Entomologische Zeitschrift N. F. **7**, 193-235.
- Pfannenstiel R. S., Browning H. W. & Smith J. W. (1992) Searching behaviour of *Pediobius fuvvus* (Hymenoptera: Eulophidae) for *Eoreuma loftini* (Lepidoptera: Pyralidae) in sugarcane. Journal of Economic Entomology **85**, 384-388.
- Phillips M. L. (1983) Parasitism of the common earwig *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae) by tachinid flies in an apple orchard. Entomophaga **28**, 89-96.
- Pimm S. L. & Lawton J. H. (1980) Are food webs divided into compartments? Journal of Animal Ecology **49**, 879-898.
- Polaszek A., Manzari S. & Quicke D. L. J. (2004) Morphological and molecular taxonomic analysis of the *Encarsia meritoria* species-complex (Hymenoptera, Aphelinidae), parasitoids of whiteflies (Hemiptera, Aleyrodidae) of economic importance. Zoologica Scripta **33**, 403-421.
- Propp G. D. & Morgan P. B. (1983) Multiparasitism of house fly, *Musca domestica* L., pupae by *Spalangia endius* Walker and *Muscidifurax raptor* Girault and Sanders (Hymenoptera: Pteromalidae). Environmental Entomology **12**, 1232-1238.
- Puchala P. (2004) Detrimental effects of larval blow flies (*Protocalliphora azurea*) on nestlings and breeding success of tree sparrows (*Passer montanus*). Canadian Journal of Zoology **82**, 1285-1290.
- Pugh C. H. W. (1938) *Digonochaeta spinipennis* Mg. bred from thrush's nest. Entomologist's Monthly Magazine **72**, 46.
- Quicke D. L. J. (1996) Principles and techniques of contemporary taxonomy. Blackie Academic & Professional, Glasgow.
- Reznik S. Y., Chernoguz D. G. & Zinovjina K. B. (1992) Host searching, oviposition preferences and optimal synchronization in *Alysia manducator* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the blowfly, *Calliphora vicina*. Oikos **65**, 81-88.
- Ritchie A. J. (1993) 12. Cynipoidea. In: Goulet H. & Huber J. T. (Eds). Hymenoptera of the world: An identification guide to families. Centre for Land and Biological Resources Research, Ottawa, pp. 521-536.
- Rivers D. B. (1996) Changes in the oviposition behavior of the ectoparasitoids *Nasonia vitripennis* and *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) when using different species of fly hosts, prior oviposition experience, and allospecific competition. Annals of the Entomological Society of America **89**, 466-474.
- Rognes K. (1991) Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica **24**, 1-272.
- Roininen H., Price P. W. & Tahvanainen J. (1996) Bottom-up and top-down influences in the tritrophic system of a willow, a galling sawfly, parasitoids and inquilines. Oikos **77**, 44-50.

- Romeis J. & Zebitz C. P. W. (1997) Searching behaviour of *Encarsia formosa* as mediated by colour and honeydew. *Entomologica Experimentalis et Applicata* **82**, 299-309.
- Roth J. P., Fincher G. T. & Summerlin J. W. (1991) Suitability of irradiated or freeze-killed horn fly (Diptera: Muscidae) pupae as hosts for hymenopteran parasitoids. *Journal of Economic Entomology* **84**, 94-98.
- Rott A. S. & Godfray H. C. J. (2000) The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* **69**, 274-289.
- Rozkosny R., Gregor F. & Pont A. C. (1997) The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemicae* **31**, 1-80.
- Sanders D. P. & Dobson R. C. (1966) The insect complex associated with bovine manure in Indiana. *Annals of the Entomological Society of America* **59**, 955-959.
- Schäfer M. (1992) Wörterbücher der Biologie. Ökologie. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Schlein O. (2002) Nischendifferenzierung und Reduktion von interspezifischer Konkurrenz zwischen den Parasitoiden *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) und *Dibrachys cavus* (Walker 1835) (Hymenoptera: Pteromalidae) bei der Wirtssuche in Vogelnestern. Dissertation im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Schniederkötter K. & Lakes-Harlan R. (2004) Infection behavior of a parasitoid fly, *Emblemasoma auditrix*, and its host cicada *Okanagana rimosa*. *Journal of Insect Science* **4**, 1-7.
- Schröder H. (1997) Differenzierung zweier Ökotypen bei *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) (Hymenoptera: Pteromalidae). Dissertation im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg, zugl. Berichte aus der Biologie, Shaker Verlag, Aachen.
- Sereno F. T. P. S. & Neves D. P. (1994) Substrates which attract *Spalangia endius* (Hymenoptera, Pteromalidae) determined by an olfactometer. *Revista Brasileira de Entomologia* **38**, 447-451.
- Shaw M. R. (1994) Parasitoid host ranges. In: Hawkins B. A. & Sheehan W. (Eds). *Parasitoid community ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 111-144.
- Shaw M. R. & Askew R. R. (1976) Parasites. In: Heath J. (Ed). *The moths and butterflies of Great Britain and Ireland*. 1. Micropterigidae-Heliozelidae. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 24-56.
- Singh R. N., Babu T. & Sinha S. S. (1995) Reproductive strategies of a hyperparasitoid *Trichomalopsis apanteloctena* Crawford (Hymenoptera: Pteromalidae) on *Blepharipa zebina* Walker (Diptera: Tachinidae). *Indian Journal of Ecology* **22**, 17-20.
- Singh B. U. & Sharma H. C. (2002) Natural enemies of sorghum shoot fly, *Atherigona soccata* Rondani (Diptera: Muscidae). *Biocontrol Science and Technology* **12**, 307-323.
- Skidmore P. (1985) *The biology of the Muscidae of the world*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Skovgard H. & Jespersen J. B. (1999) Activity and relative abundance of hymenopterous parasitoids that attack puparia of *Musca domestica* and *Stomoxys calcitrans* (Diptera: Muscidae) on confined pig and cattle farms in Denmark. *Bulletin of Entomological Research* **89**, 263-269.
- Skovgard H. & Jespersen J. B. (2000) Seasonal and spatial activity of hymenopterous pupal parasitoids (Pteromalidae and Ichneumonidae) on the house fly (Diptera: Muscidae) on Danish pig and cattle farms. *Environmental Entomology* **29**, 630-637.
- Smith G. J. C. (1969) Host selection and oviposition behavior of *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) on two host species. *The Canadian Entomologist* **101**, 533-538.

- Stafford K. C., Pitts C. W. & Webb T. L. (1984) Olfactometer studies of host seeking by the parasitoid *Spalangia endius* Walker (Hymenoptera: Pteromalidae). *Environmental Entomology* **13**, 228-231.
- Steidle J. L. M., Steppuhn A. & Ruther J. (2003) Specific foraging kairomones used by a generalist parasitoid. *Journal of Chemical Ecology* **29**, 131-143.
- Stireman J. O. (2002) Host location and selection cues in a generalist tachinid parasitoid. *Entomologica Experimentalis et Applicata* **103**, 23-34.
- Stireman J. O. & Singer M. S. (2003) What determines host range in parasitoids? An analysis of a tachinid parasitoid community. *Oecologia* **135**, 629-638.
- Sullivan B. T., Pettersson E. M., Seltmann K. C. & Berisford C. W. (2000) Attraction of the bark beetle parasitoid *Roptrocercus xylophagorum* (Hymenoptera: Pteromalidae) to host-associated olfactory cues. *Environmental Entomology* **29**, 1138-1151.
- Thiel A. & Hoffmeister T. S. (2006) Selective information use in parasitoid wasps. *Animal Biology* **56**, 233-245.
- Thompson W. R. (1928) A contribution to the study of the dipterous parasites of the European earwig (*Forficula auricularia* L.). *Parasitology* **20**, 123-158.
- Thompson W. R. (1958) A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Section 2. Host parasite catalogue, Part 5. Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institute of Biological Control, Ottawa, Ontario, Canada.
- Tryjanowski P., Baraniak E., Bajaczyk R., Gwiazdowicz D. J., Konwerski S., Olszanowski Z. & Szymkowiak P. (2001) Arthropods in nests of the red-backed shrike (*Lanius collurio*) in Poland. *Belgian Journal of Zoology* **131**, 69-74.
- Tscharntke T., Abraham R. & Vidal S. (1991) Larval characteristics and life-history traits of the parasitoids attacking *Giraudiella inclusa* Fr. (Dipt., Cecidomyiidae). *Journal of Applied Entomology* **112**, 464-475.
- Tscharntke T., Vidal S. & Hawkins B. A. (2001) Parasitoids of grass-feeding chalcid wasps: a comparison of German and British communities. *Oecologia* **129**, 445-451.
- Tschorsnig H.-P. & Herting B. (1994) Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A* **506**, 1-170.
- Turlings T. C. J., Scheepmaker J. W. A., Vet L. E. M., Tumlinson J. H. & Lewis W. J. (1990) How contact foraging experiences affect preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology* **16**, 1577-1589.
- Veeranna G. & Jyothi H. K. (1994) Life-table studies on *Pachycrepoideus veerannai* Narandran & Anil, a chalcid (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitoid of *Exorista sorbillans* Weid. (Diptera: Tachinidae). *Entomon* **19**, 1-5.
- Vet L. E. M. (1983) Host-habitat location through olfactory cues by *Leptopilina clavipes* (Hartig) (Hym.: Eucoilidae), a parasitoid of fungivorous *Drosophila*: the influence of conditioning. *Netherlands Journal of Zoology* **33**, 225-248.
- Vet L. E. M. & Alphen J. J. M. v. (1985) A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. 1. A qualitative study on Eucoilidae and Alysiinae. *Oikos* **44**, 478-486.
- Vet L. E. M., De Jong A. G., Franchi E. & Papaj D. R. (1998) The effect of complete versus incomplete information on odour discrimination in a parasitic wasp. *Animal Behaviour* **55**, 1271-1279.
- Vet L. E. M., Lenteren J. C. v., Heymans M. & Meelis E. (1983) An airflow olfactometer for measuring olfactory responses of hymenopterous parasitoids and other small insects. *Physiological Entomology* **8**, 97-106.

- Vet L. E. M., Janse C., Achterberg C. v., Alphen J. J. M. v. (1984) Microhabitat location and niche segregation in two sibling species of Drosophilid parasitoids: *Asobara tabida* (Nees) and *A. rufescens* (Foerster) (Braconidae: Alysiinae). *Oecologia* **61**, 182-188.
- Vet L. E. M., Wäckers F. L. & Dicke M. (1991) How to hunt for hiding hosts: The reliability-detectability problem in foraging parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology* **41**, 202-213.
- Vinson S. B. (1984) Parasitoid-host relationship. In: Bell W. J. & Cardé R. T. (Eds). *Chemical Ecology of Insects*. Chapman & Hall, London, pp. 205-233.
- Vinson S. B. & Iwantsch G. F. (1980) Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **25**, 397-419.
- Völkl W. & Sullivan D. J. (2000) Foraging behaviour, host plant and host location in the aphid hyperparasitoid *Euneura augarus*. *Entomologica Experimentalis et Applicata* **97**, 47-56.
- Wäckers F. L. & Lewis W. J. (1999) A comparison of color-, shape- and pattern-learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*. *Journal of Comparative Physiology A* **184**, 387-393.
- Wahl D. B. & Sharkey M. J. (1993) 10. Ichneumonoidea. In: Goulet H. & Huber J. T. (Eds). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Centre for Land and Biological Resources Research, Ottawa, pp. 358-509.
- Walker F. (1835) *Monographia Chalciditum*. *The Entomological Magazine* **2**, 476-502.
- Wallace J. B. & Snoddy E. L. (1969) Notes on *Dendrophaonia querceti* with descriptions of the larva and pupa (Diptera: Muscidae). *Journal of the Georgia Entomological Society* **4**, 1-4.
- Wang X.-H. & Lester P. J. (2004) A preliminary study of the usefulness of morphometric tools for splitting the *Monomorium antarcticum* (Smith) complex (Hymenoptera: Formicidae), New Zealand's most common native ants. *New Zealand Entomologist* **27**, 103-108.
- Walter G. (1980) Beitrag zur Biologie der Schlupfwespe *Hunterellus hookeri* Howard (Hymenoptera, Encyrtidae) in Norddeutschland. *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens* **33**, 129-133.
- Walter G. (1990) Dipteren (Diptera: Cyclorrhapha) als Ektoparasiten von Vögeln in der Bundesrepublik Deutschland. *Die Vogelwarte* **35**, 231-242.
- Weinzierl R. A. & Jones C. J. (1998) Releases of *Spalangia nigroaenea* Curtis and *Muscidifurax zaraptor* Kogan and Legner (Hymenoptera: Pteromalidae) increase rates of parasitism and total mortality of stable fly and house fly (Diptera: Muscidae) pupae in Illinois feedlots. *Journal of Economic Entomology* **91**, 1114-1121.
- Weisser W. W., Völkl W. & Hassell M. P. (1997) The importance of adverse weather conditions for behaviour and population ecology of an aphid parasitoid. *Journal of Animal Ecology* **66**, 386-400.
- Werren J. H. (1998) *Wolbachia* and speciation. In: Howard D. & Berlocher S. (Eds). *Endless forms: Species and speciation*. Oxford University Press, Oxford, pp. 245-260.
- Wesolowski T. (2001) Host-parasite interactions in natural holes: Marsh tits (*Parus palustris*) and blow flies (*Protocalliphora falcozi*). *Journal of Zoology* **255**, 495-503.
- Whiting A. R. (1967) The biology of the parasitic wasp *Mormoniella vitripennis* (*Nasonia brevicornis*) (Walker). *The Quarterly Review of Biology* **42**, 333-406.
- Whitworth T. L. (2003) A key to the puparia of 27 species of North American *Protocalliphora* Hugh (Diptera: Calliphoridae) from bird nests and two new puparial descriptions. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **105**, 995-1033.

- Woodroffe G. E. (1954) An ecological study of the insects and mites in the nests of certain birds in Britain. *Bulletin of Entomological Research* **44**, 739-772.
- Wylie H. G. (1958) Factors that affect host finding by *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). *The Canadian Entomologist* **90**, 597-608.
- Wylie H. G. (1967) Some effects of host size on *Nasonia vitripennis* and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *The Canadian Entomologist* **99**, 742-748.
- Zerova M. D., Seregina L. Y. & Tsybulskh A. I. (1986) The systematic position and host-parasite relations of *Dibrachys cavus* (Hymenoptera: Pteromalidae). Part I. *Verstnik Zoologii* **2**, 7-16.
- Ziegler J. (2005) 36. Ordnung Diptera, Zweiflügler (Fliegen und Mücken). In: Dathe H. H. (Ed). *Lehrbuch der speziellen Zoologie Band I: Wirbellose Tiere*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

8. Anhang

Erklärung der Signifikanzniveaus:

$p < 0,001$ = höchst signifikant (+++)

$p < 0,01$ = hoch signifikant (++)

$p < 0,05$ = signifikant (+)

alle weiteren Werte = nicht signifikant (-)

Tab. A1: Ergebnisse der Geschlechterverhältnisvergleiche für *N. vitripennis* aus vier Wirtsarten; * = ohne Puparien, aus denen nur Männchen schlüpfen

Getestetes Paar	Werte	p	Signifikanz
<i>C. vicina</i> : <i>C. vicina</i> *	(2334:1280):(2334:1196)	>0,1	-
<i>C. vicina</i> : <i>P. azurea</i>	(2334:1280):(699:230)	<0,001	+++
<i>C. vicina</i> : <i>P. falcozi</i>	(2334:1280):(379:57)	<0,001	+++
<i>C. vicina</i> : <i>P. littoralis</i>	(2334:1280):(303:51)	<0,001	+++
<i>P. azurea</i> : <i>P. falcozi</i>	(699:230):(379:57)	<0,001	+++
<i>P. azurea</i> : <i>P. littoralis</i>	(699:230):(303:51)	<0,001	+++
<i>P. falcozi</i> : <i>P. littoralis</i>	(379:57):(303:51)	>0,5	-

Tab. A2: Erklärte Gesamtvarianz der Hauptkomponentenanalyse (PCA)

Komponente	Summen von quadrierten Faktorladungen für Extraktion		
	Gesamt	% der Varianz	Kumulierte %
1	16,950	80,712	80,712
2	0,832	3,963	84,676

Tab. A3: Komponentenmatrix der Hauptkomponentenanalyse (PCA)

Merkmal	Komponente	
	1	2
EL	0,971	0,111
OOL	0,905	0,148
POL	0,905	0,102
Oral fossa	0,933	-0,152
Malar space	0,735	0,289
Augenlänge	0,966	-0,010
Augenbreite	0,911	-0,293
Kopfbreite	0,976	-0,016
ET	0,937	-0,096
TC	0,853	-0,232
Scapus	0,943	0,037
Pedicellus	0,832	-0,217
Flagellum	0,884	-0,077
Mesoscut	0,923	0,074
Mesoscutllbr	0,899	-0,177
Mesoscutlll	0,951	-0,010
Mesosomabr	0,959	-0,029
Marginalader	0,776	0,321
Stigmalader	0,841	-0,275
Costalzelle	0,936	0,124
Gasterlänge	0,775	0,495

Tab. A4: Ergebnisse der intraspezifischen Mittelwertvergleiche der Verweildauern auf den acht Testsubstraten im Olfaktometerversuch bei *N. vitripennis*

Getestetes Substratpaar	Werte	p	Signifikanz
Nestmaterial Meise:Ohrwurmkot	32,0:6,5	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>Forficula auricularia</i>	32,0:7,6	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	32,0:20,4	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>T. setipennis</i> -Puparien	32,0:14,5	<0,001	+++
Nestmaterial Meise:abgetötete Puparien	32,0:13,1	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>G. mellonella</i> -Puppen	32,0:5,7	<0,001	+++
Nestmaterial Meise:Kontrolle	32,0:3,0	<0,001	+++
Ohrwurmkot: <i>Forficula auricularia</i>	6,5:7,6	>0,4	-
Ohrwurmkot: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	6,5:20,4	<0,001	+++
Ohrwurmkot: <i>T. setipennis</i> -Puparien	6,5:14,5	<0,05	+
Ohrwurmkot:abgetötete Puparien	6,5:13,1	<0,001	+++
Ohrwurmkot: <i>G. mellonella</i> -Puppen	6,5:5,7	>0,6	-
Ohrwurmkot:Kontrolle	6,5:3,0	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>C. vomitoria</i> -Puparien	7,6:20,4	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>T. setipennis</i> -Puparien	7,6:14,5	>0,1	-
<i>Forficula auricularia</i> :abgetötete Puparien	7,6:13,1	<0,01	++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>G. mellonella</i> -Puppen	7,6:5,7	>0,1	-
<i>Forficula auricularia</i> :Kontrolle	7,6:3,0	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>T. setipennis</i> -Puparien	20,4:14,5	<0,01	++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:abgetötete Puparien	20,4:13,1	>0,2	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	20,4:5,7	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:Kontrolle	20,4:3,0	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:abgetötete Puparien	14,5:13,1	>0,08	-
<i>T. setipennis</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	14,5:5,7	<0,05	+
<i>T. setipennis</i> -Puparien:Kontrolle	14,5:3,0	<0,001	+++
abgetötete Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	13,1:5,7	<0,001	+++
abgetötete Puparien:Kontrolle	13,1:3,0	<0,001	+++
<i>G. mellonella</i> -Puppen:Kontrolle	5,7:3,0	<0,001	+++

Tab. A5: Ergebnisse der intraspezifischen Mittelwertvergleiche der Verweildauern auf den acht Testsubstraten im Olfaktometerversuch bei *D. cavus*

Getestetes Substratpaar	Werte	p	Signifikanz
Nestmaterial Meise: Ohrwurmkot	2,6:16,6	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>Forficula auricularia</i>	2,6:12,7	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	2,6:5,1	<0,05	+
Nestmaterial Meise: <i>T. setipennis</i> -Puparien	2,6:18,9	<0,001	+++
Nestmaterial Meise:abgetötete Puparien	2,6:6,5	>0,7	-
Nestmaterial Meise: <i>G. mellonella</i> -Puppen	2,6:2,4	>0,9	-
Nestmaterial Meise:Kontrolle	2,6:2,7	>0,1	-
Ohrwurmkot: <i>Forficula auricularia</i>	16,6:12,7	>0,8	-
Ohrwurmkot: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	16,6:5,1	<0,001	+++
Ohrwurmkot: <i>T. setipennis</i> -Puparien	16,6:18,9	=0,1	-
Ohrwurmkot:abgetötete Puparien	16,6:6,5	<0,001	+++
Ohrwurmkot: <i>G. mellonella</i> -Puppen	16,6:2,4	<0,001	+++
Ohrwurmkot:Kontrolle	16,6:2,7	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>C. vomitoria</i> -Puparien	12,7:5,1	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>T. setipennis</i> -Puparien	12,7:18,9	<0,05	+
<i>Forficula auricularia</i> :abgetötete Puparien	12,7:6,5	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>G. mellonella</i> -Puppen	12,7:2,4	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> :Kontrolle	12,7:2,7	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>T. setipennis</i> -Puparien	5,1:18,9	<0,01	++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:abgetötete Puparien	5,1:6,5	>0,07	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	5,1:2,4	<0,05	+
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:Kontrolle	5,1:2,7	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:abgetötete Puparien	18,9:6,5	<0,01	++
<i>T. setipennis</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	18,9:2,4	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:Kontrolle	18,9:2,7	<0,001	+++
abgetötete Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	6,5:2,4	>0,6	-
abgetötete Puparien:Kontrolle	6,5:2,7	>0,06	-
<i>G. mellonella</i> -Puppen:Kontrolle	2,4:2,7	=0,2	-

Tab. A6: Deskriptive Statistik inklusive Perzentile der Verweildauern auf den acht Testsubstraten im Olfaktometerversuch bei *N. vitripennis*; Mw=Mittelwert; Std. Err.=Standardfehler des Mittelwertes; Std. Dev.=Standardabweichung; Min./Max.=Minimum/Maximum; uQ=unteres Quartil; oQ=oberes Quartil; N=Stichprobengröße; Werte in Sekunden

Substrat	Mw	Std. Err.	Std. Dev.	Min./Max.	Median	uQ	oQ	N
Nestmaterial Meise	31,97	4,03	44,11	1/240	14	6	40,75	120
Ohrwurmkot	6,47	0,73	7,99	1/43	3	2	7	120
<i>Forficula auricularia</i>	7,57	1,07	11,77	1/97	4	2	7,75	120
<i>C. vomitoria</i> -Puparien	20,45	1,38	36,92	1/405	7	3	21	720
<i>T. setipennis</i> -Puparien	14,45	2,60	28,45	1/255	4	2	13	120
abgetötete Puparien	13,10	1,58	17,32	1/108	7	3	19	120
<i>G. mellonella</i> -Puppen	5,69	0,65	7,06	1/53	3	2	6	120
Kontrolle	3,04	0,12	3,20	1/44	2	2	3	720

Tab. A7: Deskriptive Statistik inklusive Perzentile der Verweildauern auf den acht Testsubstraten im Olfaktometerversuch bei *D. cavus*; Mw=Mittelwert; Std. Err.=Standardfehler des Mittelwertes; Std. Dev.=Standardabweichung; Min./Max.=Minimum/Maximum; uQ=unteres Quartil; oQ=oberes Quartil; N=Stichprobengröße; Werte in Sekunden

Substrat	Mw	Std. Err.	Std. Dev.	Min./Max.	Median	uQ	oQ	N
Nestmaterial Meise	2,58	0,22	2,37	1/17	2	1	3	120
Ohrwurmkot	16,63	3,56	39,03	1/268	3	2	10,5	120
<i>Forficula auricularia</i>	12,74	2,56	28,04	1/200	3	2	9	120
<i>C. vomitoria</i> -Puparien	5,05	0,54	14,39	1/211	2	2	3	720
<i>T. setipennis</i> -Puparien	18,92	3,81	41,71	1/237	2	2	13,75	120
abgetötete Puparien	6,54	2,10	23,03	1/223	2	2	3	120
<i>G. mellonella</i> -Puppen	2,42	0,17	1,86	1/14	2	1,25	3	120
Kontrolle	2,73	0,27	7,14	1/168	2	1	3	720

Tab. A8: Ergebnisse der interspezifischen Mittelwertvergleiche der Verweildauern auf den acht Testsubstraten im Olfaktometerversuch zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* (*N. vitripennis*: *D. cavus*)

Getestetes Substrat	Werte	p	Signifikanz
Nestmaterial Meise	32,0:2,6	<0,001	+++
Ohrwurmkot	6,5:16,6	>0,6	-
<i>Forficula auricularia</i>	7,6:12,7	>0,9	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien	20,4:5,1	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien	14,5:18,9	<0,01	++
abgetötete Puparien	13,1:6,5	<0,001	+++
<i>G. mellonella</i> -Puppen	5,7:2,4	<0,001	+++
Kontrolle	3,0:2,7	<0,001	+++

Tab. A9: Ergebnisse der intraspezifischen Vergleiche der Klinotaxiszahlen im Olfaktometerversuch bei *N. vitripennis* auf den acht Testsubstraten; Klinotaxis pro 120 Minuten

Getestetes Substratpaar	Werte	p	Signifikanz
Nestmaterial Meise:Ohrwurm Kot	571:138	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>Forficula auricularia</i>	571:77	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	571:243	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>T. setipennis</i> -Puparien	571:206	<0,001	+++
Nestmaterial Meise:abgetötete Puparien	571:212	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>G. mellonella</i> -Puppen	571:69	<0,001	+++
Nestmaterial Meise:Kontrolle	571:9	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>Forficula auricularia</i>	138:77	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	138:243	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>T. setipennis</i> -Puparien	138:206	<0,001	+++
Ohrwurm Kot:abgetötete Puparien	138:212	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>G. mellonella</i> -Puppen	138:69	<0,001	+++
Ohrwurm Kot:Kontrolle	138:9	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>C. vomitoria</i> -Puparien	77:243	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>T. setipennis</i> -Puparien	77:206	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> :abgetötete Puparien	77:212	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>G. mellonella</i> -Puppen	77:69	>0,5	-
<i>Forficula auricularia</i> :Kontrolle	77:9	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>T. setipennis</i> -Puparien	243:206	>0,08	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:abgetötete Puparien	243:212	>0,1	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	243:69	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:Kontrolle	243:9	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:abgetötete Puparien	206:212	>0,7	-
<i>T. setipennis</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	206:69	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:Kontrolle	206:9	<0,001	+++
abgetötete Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	212:69	<0,001	+++
abgetötete Puparien:Kontrolle	212:9	<0,001	+++
<i>G. mellonella</i> -Puppen:Kontrolle	69:9	<0,001	+++

Tab. A10: Ergebnisse der intraspezifischen Vergleiche der Klinotaxiszahlen im Olfaktometerversuch bei *D. cavus* auf den acht Testsubstraten; Klinotaxis pro 120 Minuten

Getestetes Substratpaar	Werte	p	Signifikanz
Nestmaterial Meise:Ohrwurm Kot	1:138	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>Forficula auricularia</i>	1:72	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	1:40	<0,001	+++
Nestmaterial Meise: <i>T. setipennis</i> -Puparien	1:36	<0,001	+++
Nestmaterial Meise:abgetötete Puparien	1:3	>0,3	-
Nestmaterial Meise: <i>G. mellonella</i> -Puppen	1:11	<0,01	++
Nestmaterial Meise:Kontrolle	1:5	>0,1	-
Ohrwurm Kot: <i>Forficula auricularia</i>	138:72	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>C. vomitoria</i> -Puparien	138:40	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>T. setipennis</i> -Puparien	138:36	<0,001	+++
Ohrwurm Kot:abgetötete Puparien	138:3	<0,001	+++
Ohrwurm Kot: <i>G. mellonella</i> -Puppen	138:11	<0,001	+++
Ohrwurm Kot:Kontrolle	138:5	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>C. vomitoria</i> -Puparien	72:40	<0,01	++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>T. setipennis</i> -Puparien	72:36	<0,01	++
<i>Forficula auricularia</i> :abgetötete Puparien	72:3	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> : <i>G. mellonella</i> -Puppen	72:11	<0,001	+++
<i>Forficula auricularia</i> :Kontrolle	72:5	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>T. setipennis</i> -Puparien	40:36	>0,6	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:abgetötete Puparien	40:3	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	40:11	<0,001	+++
<i>C. vomitoria</i> -Puparien:Kontrolle	40:5	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:abgetötete Puparien	36:3	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	36:11	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien:Kontrolle	36:5	<0,001	+++
abgetötete Puparien: <i>G. mellonella</i> -Puppen	3:11	<0,05	+
abgetötete Puparien:Kontrolle	3:5	>0,4	-
<i>G. mellonella</i> -Puppen:Kontrolle	11:5	>0,1	-

Tab. A11: Ergebnisse der interspezifischen Vergleiche der Klinotaxiszahlen im Olfaktometerversuch zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* (*N. vitripennis*:*D. cavus*); Klinotaxis pro 120 Minuten

Getestetes Substrat	Werte	p	Signifikanz
Nestmaterial Meise	571:1	<0,001	+++
Ohrwurm Kot	138:138	1	-
<i>Forficula auricularia</i>	77:72	>0,6	-
<i>C. vomitoria</i> -Puparien	243:40	<0,001	+++
<i>T. setipennis</i> -Puparien	206:36	<0,001	+++
abgetötete Puparien	212:3	<0,001	+++
<i>G. mellonella</i> -Puppen	69:11	<0,001	+++
Kontrolle	9:5	>0,2	-

Tab. A12: Ergebnisse der interspezifischen Mittelwertvergleiche zwischen drei Parasitoidenarten in den Versuchen ohne olfaktorischen Reiz I; Laufstrecke in cm; Anteil Bewegung in %

Versuch	Getestetes Paar	Werte	p	Signifikanz
Laufstrecke	<i>N. vitripennis</i> : <i>D. cavus</i>	394,6:610,6	<0,001	+++
Laufstrecke	<i>N. vitripennis</i> : <i>P. vindemmiae</i>	394,6:389,2	>0,7	-
Laufstrecke	<i>D. cavus</i> : <i>P. vindemmiae</i>	610,6:389,2	<0,001	+++
Abflüge	<i>N. vitripennis</i> : <i>D. cavus</i>	40,7:7,1	<0,001	+++
Abflüge	<i>N. vitripennis</i> : <i>P. vindemmiae</i>	40,7:1,7	<0,001	+++
Abflüge	<i>D. cavus</i> : <i>P. vindemmiae</i>	7,1:1,7	<0,001	+++
Anteil Bew.	<i>N. vitripennis</i> : <i>D. cavus</i>	73,7:90,1	<0,001	+++
Anteil Bew.	<i>N. vitripennis</i> : <i>P. vindemmiae</i>	73,7:88,0	<0,001	+++
Anteil Bew.	<i>D. cavus</i> : <i>P. vindemmiae</i>	90,1:88,0	>0,1	-

Tab. A13: Deskriptive Statistik inklusive Perzentile der Versuche ohne olfaktorischen Reiz I (Laufstrecke, Abflüge und Anteil Bewegung) bei drei Parasitoidenarten; Mw=Mittelwert; Std. Err.=Standardfehler des Mittelwertes; Std. Dev.=Standardabweichung; Min./Max.=Minimum/Maximum; uQ=unteres Quartil; oQ=oberes Quartil; Laufstrecke in cm; Anteil Bewegung in %; N=40

Versuch	Parasitoidenart	Mw	Std. Err.	Std. Dev.	Min./Max.	Median	uQ	oQ
Laufstrecke	<i>N. vitripennis</i>	394,55	10,35	65,46	280/537	396,5	336,5	439,5
Laufstrecke	<i>D. cavus</i>	610,60	17,85	112,89	429/903	612	519	653
Laufstrecke	<i>P. vindemmiae</i>	389,23	9,944	62,89	272/531	392,5	340,75	434,5
Abflüge	<i>N. vitripennis</i>	40,68	3,85	24,33	2/100	36	23,5	55,75
Abflüge	<i>D. cavus</i>	7,05	1,83	11,54	0/71	4,5	2	7,75
Abflüge	<i>P. vindemmiae</i>	1,70	0,58	3,65	0/20	1	0	1,75
Anteil Bew.	<i>N. vitripennis</i>	73,72	2,08	13,18	45,17/95,33	76,08	64,38	84,96
Anteil Bew.	<i>D. cavus</i>	90,08	1,14	7,20	61/99,33	91,25	86,58	94,79
Anteil Bew.	<i>P. vindemmiae</i>	87,99	1,03	6,49	71/97,67	88,67	85,33	93,25

Tab. A14: Deskriptive Statistik inklusive Perzentile der Versuche ohne olfaktorischen Reiz II (Suchaktivität und Tag-/Nachtaktivität); Mw=Mittelwert; Std. Err.=Standardfehler des Mittelwertes; Std. Dev.=Standardabweichung; Min./Max.=Minimum/Maximum; uQ=unteres Quartil; oQ=oberes Quartil; N=6

Versuch	Mw	Std. Err.	Std. Dev.	Min./Max.	Median	uQ	oQ
<i>N. vitripennis</i> gesamt	54,00	3,86	9,47	41/67	53,5	46,25	62,5
<i>D. cavus</i> gesamt	41,33	5,14	12,58	25/58	41,5	28,75	53,5
<i>N. vitripennis</i> Tag	39,83	3,84	9,41	26/53	41	31,25	47
<i>D. cavus</i> Tag	39,33	4,93	12,08	23/52	41,5	26	51,25
<i>N. vitripennis</i> Nacht	14,17	2,88	7,06	5/25	15	7,25	19
<i>D. cavus</i> Nacht	2,0	1,13	2,76	0/7	1	0	4

Curriculum vitae

Name: Ralph Peters

geboren am 02.09.1975 in Hamburg

Institutsanschrift: Universität Hamburg

Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum

Martin-Luther-King-Platz 3

D-20146 Hamburg

Email: ralph_peters@hotmail.com

07.1995: Abitur mit der Note 1,7

1995-1996: Zivildienst

WS 1996: Beginn des Biologiestudiums an der Universität Hamburg

1996-1999: Grundstudium der Biologie

Vordiplom in Zoologie, Botanik, Chemie und Physik

1999-2002: Hauptstudium der Biologie

03.2002-05.2002: Diplomprüfungen im Hauptfach Zoologie und in den Nebenfächern Biochemie und Naturschutz

07.2002-04.2003: Diplomarbeit

Betreuer: Professor Dr. Rudolf Abraham

Thema: *Vorkommen und Parasitierung von Puparien cyclorrhapher Dipteren in den Nestern höhlenbrütender Vögel*

15.04.2003: Diplom mit der Note „sehr gut“

09.2003-02.2007: Promotion an der Universität Hamburg

Betreuer: Professor Dr. Rudolf Abraham

Thema: *Interaktionen zwischen Wirten und Parasitoiden: Nahrungsnetzstruktur, Wirtsspektren und Wirtsfindung am Beispiel der Arten aus Vogelnestern (Insecta: Diptera: Cyclorrhapha und Hymenoptera: Chalcidoidea)*

09.02.2007: Abschluss der Promotion mit „magna cum laude“