

ZUSAMMENFASSUNG

**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

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 cyclorrhaphe 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, zeigen 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.