

**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
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Universität Hamburg

vorgelegt von
Dipl.-Biol. Oliver Schlein
aus Elmshorn

1. Gutachter: Prof. Dr. Rudolf Abraham
2. Gutachter: Prof. Dr. Hans Strümpel

Genehmigt vom Fachbereich Biologie der Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Prof. Dr. R. Abraham am 21. Juni 2002

Datum der mündlichen Prüfung: 10. 07. 2002

Inhalt

1.	Einleitung.....	1
2.	Material und Methoden.....	5
2.1.	Freilanduntersuchung.....	5
2.1.1.	Probengebiete.....	5
2.1.2.	Methodik der Probennahmen.....	6
2.2.	Laborzuchten.....	7
2.3.	Laborexperiment zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten.....	7
2.4.	Olfaktometerversuche.....	9
2.4.1.	Versuchsaufbau.....	9
2.4.2.	Verwendete Substrate und deren Dosierung.....	10
2.4.3.	Auszählreihen nach Frequenz der Sektorenüberschreitung.....	11
2.4.3.1.	Präferenzuntersuchung bei verschiedenen Substratkombinationen.....	12
2.4.3.2.	Bispezifischer Ansatz.....	12
2.4.4.	Aufenthaltsdauer in den Kreissektoren.....	12
2.5.	Statistische Methoden.....	13
3.	Ergebnisse.....	14
3.1.	Freilanduntersuchung.....	14
3.1.1.	Erste Saison 1999.....	14
3.1.1.1.	Parasitierungsraten und Phänologien 1999.....	14
3.1.1.2.	Probengebiete 1999.....	18
3.1.1.3.	Probenlage und Nestklassen 1999.....	19
3.1.1.4.	Niedrig angebrachte Kästen.....	23
3.1.1.5.	Versuch mit Wirtspuparien inkl. Diapauselarven von <i>N. vitripennis</i>	23
3.1.2.	Zweite Saison 2000.....	24
3.1.2.1.	Parasitierungsraten und Phänologien 2000.....	24
3.1.2.2.	Probengebiete 2000.....	27
3.1.2.3.	Probenlage und Nestklassen 2000.....	28
3.1.3.	Gesamtdarstellung der Freilanduntersuchung.....	32
3.1.3.1.	Vogelarten.....	32
3.1.3.2.	Aktuelle Bruten und Aas.....	33
3.1.3.3.	Direkter Vergleich der zwei Probensaisons.....	34

3.2.	Laborexperiment zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten	36
3.2.1.	Häufigkeitsvergleiche von Schlupfereignissen	36
3.2.2.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>N. vitripennis</i>	41
3.2.2.1.	Mittlere Schlupfraten von <i>N. vitripennis</i> bei interspezifischer Konkurrenz	41
3.2.2.2.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>N. vitripennis</i> zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz	44
3.2.3.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>D. cavus</i>	50
3.2.3.1.	Mittlere Schlupfraten von <i>D. cavus</i> bei interspezifischer Konkurrenz	50
3.2.3.2.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>D. cavus</i> zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz	51
3.2.4.	Vergleich der Kontrollansätze für <i>N. vitripennis</i> und <i>D. cavus</i>	53
3.3.	Olfaktometerversuche	55
3.3.1.	Auszählreihen nach Frequenz der Sektorenüberschreitung	55
3.3.1.1.	Präferenzuntersuchung bei verschiedenen Substratkombinationen	55
3.3.1.2.	Bispezifischer Ansatz	63
3.3.2.	Aufenthaltsdauer in den Kreissektoren	65
4.	Diskussion	69
4.1.	Beschreibung der untersuchten Arten	69
4.1.1.	Charakterisierung von <i>Nasonia vitripennis</i>	69
4.1.2.	Charakterisierung von <i>Dibrachys cavus</i>	71
4.1.3.	Stand eigener Vorarbeiten	73
4.2.	Freilanduntersuchung	75
4.2.1.	Erste Saison 1999	75
4.2.1.1.	Parasitierungsraten und Phänologien 1999	75
4.2.1.2.	Artunterschiede bezüglich der Probengebiete 1999	80
4.2.1.3.	Artunterschiede bezüglich der Probenlage und Nestklassen 1999	81
4.2.1.4.	Abundanzen in niedrig angebrachten Kästen	84
4.2.1.5.	Versuch mit Wirtspuparien inkl. Diapauselarven von <i>N. vitripennis</i>	85
4.2.2.	Zweite Saison 2000	86
4.2.2.1.	Parasitierungsraten und Phänologien 2000	86
4.2.2.2.	Artunterschiede bezüglich der Probengebiete 2000	89
4.2.2.3.	Artunterschiede bezüglich der Probenlage und Nestklassen 2000	89
4.2.3.	Gesamtbetrachtung der Freilanduntersuchung	91
4.2.3.1.	Einfluß anderer Faktoren auf die Abundanzen der Parasitoide	91
4.2.3.2.	Weitere registrierte Parasitoidenarten im Vogelnest	93
4.2.3.3.	Direkter Vergleich der zwei Probensaisons	94

4.3.	Laborexperiment zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten	96
4.3.1.	Häufigkeitsvergleiche hinsichtlich der Schlupfereignisse	96
4.3.2.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>N. vitripennis</i>	98
4.3.2.1.	Mittlere Schlupfraten von <i>N. vitripennis</i> bei interspezifischer Konkurrenz	98
4.3.2.2.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>N. vitripennis</i> zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz.....	99
4.3.3.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>D. cavus</i>	103
4.3.3.1.	Mittlere Schlupfraten von <i>D. cavus</i> bei interspezifischer Konkurrenz	103
4.3.3.2.	Vergleich der mittleren Schlupfraten von <i>D. cavus</i> zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz.....	103
4.3.4.	Vergleich der Kontrollansätze für <i>N. vitripennis</i> und <i>D. cavus</i>	105
4.3.5.	Gesamtbetrachtung des Laborexperimentes zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten.....	106
4.4.	Olfaktometerversuche	119
4.4.1.	Konzeption, Funktionsweise und Gebrauch des Olfaktometers	119
4.4.2.	Auszählreihen nach Frequenz der Sektorenüberschreitung	121
4.4.2.1.	Allgemeine Tendenzen und Verhaltensweisen	121
4.4.2.2.	Präferenzuntersuchung bei verschiedenen Substratkombinationen	122
4.4.2.3.	Bispezifischer Ansatz.....	131
4.4.3.	Aufenthaltsdauer in den Kreissektoren	132
4.4.4.	Gesamtbetrachtung der Olfaktometerversuche	138
4.5.	Fazit: Reduktion von interspezifischer Konkurrenz durch Ausweichstrategien bei der Wirtssuche im Vogelnest.....	142
5.	Zusammenfassung.....	150
6.	Danksagung	156
7.	Literatur.....	157

1. Einleitung

Die erfolgreiche Nutzung von Wirtsorganismen durch eiablagebereite Parasitoidenweibchen läßt sich in vier grundlegende Phasen einteilen: Das Auffinden eines Habitates, in dem die geeigneten Wirte auftreten; das Lokalisieren dieser Wirte innerhalb des relevanten Substrates; das Akzeptieren des Wirtsindividuums für die Eiablage sowie dessen Eignung für die Entwicklung der Nachkommen (Doutt 1959; Vinson 1976; Vinson & Iwantsch 1980; Jones 1986; Godfray 1994). Vor der unmittelbaren Wirtssuche von Parasitoidenweibchen ist also die Habitatwahl entscheidend. Für die Anlockung der Weibchen zu einem Standort, der attraktive Wirte beherbergt, dienen in der Regel Botenstoffe, die vom Nahrungssubstrat des Wirtes emittiert werden. Bei Parasitoiden von phytophagen Insekten können diese flüchtigen Komponenten spezifisch von einer bestimmten Wirtspflanzenart ausgehen (Vet et al. 1991; Vet & Dicke 1992; Micha 1995; Rao et al. 1999; Sullivan et al. 2000; Mölck 2001; Shiojiri et al. 2001). Im Falle von Puppenparasitoiden nekro- oder coprophager Fliegenarten wäre hier der Geruch des Aases bzw. des Tierdunges entscheidend (Wylie 1958; Sereno & Neves 1994). Die Lockwirkung kann jedoch durch die Präsenz der attraktiven Wirte im Habitat oder Substrat beträchtlich vergrößert werden (Couty et al. 1999; Rao et al. 1999). Durch diese grundlegenden Mechanismen der Habitatbesiedlung können verschiedene Parasitoidenarten auf relativ engem Raum zeitgleich miteinander konfrontiert werden.

Konkurrieren dann die Individuen zweier oder mehrerer Parasitoidenspezies innerhalb dieses gemeinsamen Habitates um identische Wirte, so existieren verschiedene Ebenen und Qualitäten dieser Konkurrenz. Diese können intrinsischer Natur sein, wenn nach Mehrfachbelegung eines Wirtes durch Weibchen unterschiedlicher Art (Multiparasitismus) artfremde Parasitoidenlarven an bzw. in einem einzelnen Wirtsindividuum aufeinandertreffen. Die intrinsische Konkurrenz kann dann durch direkte, physische Angriffe (Interferenz) oder aber indirekte, physiologische Unterdrückung, als Folge unterschiedlich rascher Ausbeutung der Nahrungsressource, entschieden werden. Die interspezifische Konkurrenz manifestiert sich zuvor jedoch immer auf einer extrinsischen Ebene, wenn die Weibchen identische Wirtsressourcen für eine erfolgreiche Eiablage aufsuchen (Salt 1961; Wylie 1972; van-Strien-van Liempt 1983; Pschorn-Walcher 1985; Pawson et al. 1987; Steinberg et al. 1987; Bai and Mackauer 1991; Alebeek et al. 1993; Leveque et al. 1993; Godfray 1994; de Moraes et al. 1999).

Wenn Parasitoidenarten zeitlich und räumlich gemeinsam auftreten und sich ihre Wirtsspektren überlappen, ist eine extrinsische Konkurrenzsituation gegeben. Dies geschieht innerhalb von Parasitoidengilden eines oft abgrenzbaren Habitates. Letzteres kann auch nur von temporärer Natur sein, wie z.B. in Aas oder Exkrementen, sogenannten Biochorien (Müller 1991). Beim extrinsischen Wettkampf zwischen Parasitoidenweibchen ist die Wirtssuche der entscheidendste Faktor. Sinnesleistungen und damit korrelierte Verhaltensweisen, die zur Lokalisierung des Wirtes führen, optimieren den Reproduktionserfolg im jeweiligen Habitat. Sinnesphysiologische Potenzen und darauf beruhende Suchstrategien wirken sich bedeutend auf den Reproduktionserfolg der betreffenden Spezies aus. Bei Parasitoiden ist der hierbei relevanteste Aspekt derjenige der Olfaktion (Vet & van der Hoeven 1984; van Alphen & Vet 1986; van Veen & van Wijk 1987; Godfray 1994; Janssen et al. 1995; Couty et al. 1999).

Innerhalb der Parasitoidengilden kann zwischen Spezialisten und Generalisten unterschieden werden. Von Spezialisten, die auf nur eine oder wenige Wirtsarten fixiert sind, werden ausgeprägtere, enger an die Wirte adaptierte Fähigkeiten zur Lokalisierung derselben im jeweiligen Habitat angenommen. Ein Generalist dagegen weist ein viel breiteres Wirtsspektrum auf. Er geht in der Regel während der Suche unspezifischer vor, da seine Sinnesleistungen nicht auf die von einer bestimmten Wirtsart (oder -gruppe) ausgehenden Reize fixiert sind (Tucker & Leonard 1977; Waage 1979; Vet & van Opzeeland 1984; Chiri & Legner 1986; Hedlund et al. 1996; van Baaren & Nénon 1996; Vos et al. 1998; Steidle & Scholler 1997; Geervliet et al. 2000). Die extrinsische Konkurrenzfähigkeit und Effizienz ist daher häufig geringer als bei einer spezialisierten Art (de Moraes et al. 1999).

In der Parasitoidenforschung belegen zahlreiche Studien konkurrenzmindernde phänologische sowie räumliche Ausweichstrategien zwischen Parasitoiden derselben Gilde. Diese evolutive Differenzierung bezüglich der Ausnutzung des Habitates bzw. des darin gegebenen Wirtsspektrums führt zur Nischenkompartimentierung und somit bedeutender Abschwächung der interspezifischen Konkurrenz in natürlichen Populationen (Zwölfer 1979; Vet 1984; Pschorn-Walcher 1985; Vet 1985; Janssen et al. 1995).

Derartige Mechanismen, die eine stabile Koexistenz der Arten im Freiland ermöglichen und natürlichen Multiparasitismus limitieren, sind möglicherweise erst nach gründlichen Untersuchungen aufzudecken. Die zur Nischendifferenzierung führenden räumlichen und ethologischen Unterschiede könnten so subtil entwickelt sein, daß sie auf den ersten Blick nicht offenbar werden. Die Einschätzung interspezifischer Konkurrenz ist eine sehr komplexe Problematik, die zunächst fokussierte Experimente erforderlich macht, um einzelne relevante Variablen zu identifizieren (O'Neil & Cate 1985).

Im abgrenzbaren Habitat Vogelnest existiert eine sehr spezifische Gilde sogenannter nidicoler Arthropoden; diese lassen sich ökologisch in mehrere Konsumentengruppen auftrennen. Häusler & Topp (1996) schätzten diese trophischen Gruppen nach einer Erfassung in über 50 Nistkästen quantitativ ein. Sie führen Ektoparasiten der Vögel (56 %), phytodetriticole und mycetophage Arten (31 %), Prädatoren (8 %), Parasitoide (4 %) sowie Nekrophage und Irrgäste (jeweils 1 %) auf. Als regelmäßig abundante Parasitoide der Puppen cyclorrhapher Fliegenarten in Vogelnestern sind gemeinhin lediglich die Erzwespen *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) und *Dibrachys cavus* (Walker 1835) aus der Familie Pteromalidae bekannt (Woodroffe 1953; Abraham 1985; Schlein 1998). Andere dipterophage Parasitoidenarten, die gelegentlich festgestellt werden, scheinen keine vergleichbare Rolle in diesem Ökosystem einzunehmen. Die Hauptwirte von *N. vitripennis* sind im Nesthabitat die ornithoparasitischen Vogelblutfliegen (*Protocalliphora* spp.), deren Maden an den Beinen juveniler Vögel Blut saugen und sich danach zur Verpuppung ins Nistmaterial zurückziehen (Mason 1944; Peus 1960; Henze 1983; Abraham 1985; Gold & Dahlsten 1989; Bennett & Whitworth 1991; Johnson & Albrecht 1993). Ob auch *D. cavus* Puppen aus dieser Wirtsgattung parasitiert, ist zwar noch nicht explizit nachgewiesen, kann aber aufgrund der Polyphagie der Art angenommen werden. Im Gegensatz zu *N. vitripennis*, die rein dipterophag ist und besonders Wirte innerhalb der Familien Calliphoridae und Muscidae befällt (Fabritius & Klunker 1991), weist *D. cavus* ein enormes Wirtsspektrum von etwa 200 Insektenarten aus zumeist holometabolen Ordnungen auf (Peck 1963; Burks 1979).

Durch extensive Probennahmen im Freiland ließ sich nachweisen, daß *N. vitripennis* und *D. cavus* sowohl zeitlich als auch räumlich gemeinsam in Nistkästen auftreten und hier ausgelegte Puppen der Schmeißfliege *Calliphora vomitoria* (L.) parasitieren (Abraham 1985; Schlein 1998), wobei es auch zu Multiparasitismus kommt.

Mechanismen der Nischendifferenzierung sind im Vogelnest gut nachzuweisen, weil die Anzahl der beteiligten Parasitoidenarten sehr beschränkt ist. Somit beeinflusst kein komplexes Beziehungsgeflecht mit anderen Parasitoidenarten das untersuchte Konkurrenzpaar, wie dies zum Beispiel innerhalb der Gilde der Puppenparasitoiden von coprophagen Fliegen der Fall ist. Hier werden regelmäßig bis zu 10 Spezies an einer Lokalität mit denselben Wirtsarten gewonnen (Rueda & Axtell 1985a; Smith et al. 1987; Smith & Rutz 1991; Floate et al. 1999; Skovgard & Jespersen 1999; Hogsette et al. 2001). Außerdem handelt es sich beim Vogelnest um ein relativ abgeschirmtes, gut überschaubares Kleinökosystem.

Auch wenn sich bereits Unterschiede hinsichtlich der Phänologien und räumlichen Präferenzen beider nidicolen Parasitoidenarten andeuteten, so existiert doch eine breite Überlappung ihrer Habitatsprüche. Es müssen also noch weitere Mechanismen der Nischendifferenzierung vorliegen, die eine stabile Koexistenz ermöglichen. Bisher wurden räumliche Präferenzunterschiede lediglich außerhalb des Vogelnestes aufgezeigt, also bzgl. der Nistkastenhöhe und der Gebietsstruktur (Abraham 1985; Schlein 1998). Wie sich jedoch die Nischendifferenzierung auch innerhalb des Vogelnestes manifestiert, wurde bislang noch nicht untersucht. Dies müßte sich auf extrinsischer Ebene bei der Wirtssuche äußern. Im begrenzten Raum des Vogelnestes wäre eine Vermeidung der interspezifischen Konfrontation vor allem durch ein unterschiedlich tiefes Eindringen in das Nistmaterial zu erzielen.

Die erste grundlegende Fragestellung ist daher, ob die auf die Wirtsgruppe stärker fixierte Art *N. vitripennis* innerhalb des Vogelnestes eine intensivere Wirtssuche betreibt als *D. cavus*, also auch tiefer in das Nistmaterial vordringt als letztere. Da sich die Puppen ihrer bevorzugten Wirte, der *Protocalliphora*-Arten, bis zum Schlüpfen der Imagines im Nistmaterial verbergen (Mason 1944; Merino & Potti 1995), wäre ein solcher Befund verständlich. Für den polyphagen Generalisten *D. cavus* wäre dagegen eine eher auf die Oberfläche konzentrierte, unspezifische Wirtssuche zu erwarten, so daß Parasitierungen durch diese Art eher in peripheren Nestbereichen die Regel wären.

Mit vorliegender Arbeit soll geklärt werden, ob diese vermuteten Artunterschiede bei der vertikalen Wirtssuche im Substrat des Nistmaterials bestehen. Für andere Biochorien liegen vereinzelte Studien vor, die eine entsprechende Nischendifferenzierung hinsichtlich der Substrattiefe und eine Reduktion von interspezifischer Konkurrenz durch vertikal abweichende Suchstrategien aufzeigen. Interspezifische Unterschiede bzgl. der Parasitierungsraten in diversen Substratschichten wurden z.B. von Legner (1977), Rueda & Axtell (1985b), Neves & de Faria (1988), King (1997) und Geden (2002) nachgewiesen. Bei diesen Arbeiten wurde zumeist die wirtschaftlich bedeutende Gilde der Parasitoide von Fliegenpuppen in Viehmist oder Dung untersucht.

Für *N. vitripennis* zeigte sich, daß die Präsenz von Brutten bzw. Jungvögeln im Nest keine Bedingung für die Habitatbesiedlung ist (Schröder 1997) und somit auch verlassene Nester eine attraktive Wirkung auf die Weibchen ausüben. Hingegen war belegbar, daß *D. cavus* auch in gänzlich leeren Nistkästen regelmäßig auftritt, *N. vitripennis* jedoch ausschließlich in solchen, die Nistmaterial enthalten (Abraham 1985; Schlein 1998).

Aus diesen Tatsachen ist eine weitere Arbeitshypothese ableitbar: Die Duftwirkung des Nistmaterials stellt ein obligates initiales Attraktans für die Habitatbesiedlung durch *N. vitripennis* dar, für *D. cavus* jedoch nicht. Mit der vorliegenden Arbeit sollen daher die folgenden Hypothesen überprüft werden:

1. Innerhalb des Nistkastens unterscheiden sich die beiden Arten in der Intensität und räumlichen Ausdehnung ihrer Wirtssuche. Diese kann im Habitat des Vogelnestes vor allem hinsichtlich der Tiefe des Vordringens im Nistmaterial variiert werden. Für die eng an die relevante Wirtsgruppe adaptierte *N. vitripennis* wird eine gründlichere Durchsuchung des Substrates nach Fliegenpuparien angenommen, also auch ein tieferes Eindringen ins Nistmaterial. Für die sehr polyphage *D. cavus* wird dagegen ein auf die oberflächennahen bzw. peripheren Nestbereiche fixiertes Suchverhalten postuliert.
2. Durch diesen extrinsischen Faktor müßte sich die intrinsische Konkurrenz, also die Parasitierung derselben Wirtsindividuen, stark verringern. Sollte sich der vermutete Artunterschied bei der Wirtssuche bestätigen, so wäre in der Tiefe des Nistmaterials eine seltenere Konfrontation artfremder Weibchen aufzeigbar als an der Oberfläche.
3. Der Artunterschied müßte sich in voluminöseren Nestern deutlicher manifestieren als in flachen, leichter zu durchsuchenden Nestern. Auch der Nesttyp bzw. das entsprechende dominierende Bausubstrat müßten Einfluß auf die Dispersionsunterschiede haben.
4. Da aufgrund der Vorkenntnisse im allgemeinen eine engere Habitatbindung von *N. vitripennis* angenommen wird, sind hier intensivere olfaktorische Reaktionen auf das Nistmaterial zu erwarten. Dieses ist vom Geruch der Jungvögel und ihren Stoffwechselprodukten geprägt und könnte daher als Indikator für die Präsenz von *Protocalliphora* spp. fungieren, die Hauptwirte von *N. vitripennis*.
5. Die durch den Nestgeruch stimulierte bzw. ausgelöste Wirtssuche im Nest wird eventuell zusätzlich durch wirtseigene Kaiomone dirigiert und optimiert. Zu prüfen ist daher außerdem, ob die Fliegenpuparien selbst olfaktorisch registriert werden.
6. *D. cavus* dagegen, die auch in Höhlungen ohne Nester auftritt, müßte eine geringere Reaktion auf das Nistmaterial zeigen. Dafür wären hier positive Reaktionen auf Geruchsstoffe, die auf eine generell hohe, doch unspezifische Präsenz von Wirten hindeuten, zu erwarten. Diese könnten von Substraten ausgehen, die in der Regel von einer großen Breite potentieller Wirte besiedelt werden (z.B. Aas). Auch kommen hierbei von den Wirten selbst ausströmende Kaiomone in Betracht.

Die Überprüfung dieser Hypothesen soll anhand einer zweisaisonalen Freilanduntersuchung sowie Laborexperimenten erfolgen. Im Labor soll das Nistkastenhabitat in Glasbecken simuliert und der Aspekt der Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen dargestellt werden. Dabei wird auch der Einfluß der Materialstruktur untersucht, indem der Einsatz beider Arten in verschiedenen Substrattypen erfolgt. Im Anschluß sollen die olfaktorischen Präferenzen der Spezies in einem Olfaktometer verglichen werden. Unter Vereinigung aller Resultate ist abschließend das reelle Ausmaß der interspezifischen Konkurrenz zwischen den beiden nidicolen Parasitoidenarten einzuschätzen.

2. Material und Methoden

2.1. Freilanduntersuchung

2.1.1. Probengebiete

1. Umweltzentrum Karlshöhe

Das Umweltzentrum Karlshöhe liegt im nordöstlichen Hamburger Stadtteil Bramfeld. In diesem früheren Staatsgut mit ca. 9 ha Gesamtfläche sind Elemente der historischen Kulturlandschaft, z.B. Knicks, kleine Feuchtbiotop und eine sporadisch gemähte Streuobstwiese, erhalten geblieben. Ferner sind Viehweiden, Waldbereiche und ökologisch betreute Gartenanlagen integriert. Das Gebiet ist von regelmäßigen Pflegemaßnahmen geprägt. Eine kleine Imkerei am Randbereich der Streuobstwiese stellt mehrere Bienenkästen ins Gelände. Reisighaufen werden zum Erhalt einer hohen Artenvielfalt im Gebiet aufgeschichtet. Die extensiv genutzte Streuobstwiese mit Apfel- und Birnbäumen alter heimischer Sorten macht ca. 1,5 ha Fläche aus. Die Nisthilfen aus Holzbeton oder Holz waren zumeist an den Obstbäumen auf oder aber an anderen Laubbäumen an der Peripherie der Streuobstwiese in einem Höhenbereich von 2,58 m bis 4,09 m angebracht. Zusätzlich wurden noch drei in 1,45 m Höhe hängende Kästen einbezogen.

2. Naturschutzgebiet Stabel

Dieses ca. 1,2 ha große Naturschutzgebiet in Kölln-Reisiek bei Elmshorn (Schleswig-Holstein), inmitten landwirtschaftlicher Nutzflächen gelegen, steht unter Betreuung des Naturschutzbundes Elmshorn und ist für die Öffentlichkeit gesperrt. Es grenzt einerseits an eine Landstraße, andererseits an von Schafen beweidete Wiesenflächen an und wird von zwei Bachläufen bzw. Gräben eingerahmt. Innerhalb des Gebietes befindet sich ein dichter, feuchter Mischwaldbestand, der durch eine begraste Fahrschneise in zwei etwa gleich große Flächen halbiert wird. An Laubbäumen sind u.a. Eichen, Ahorn, Birken, Weiden und Pappeln zu nennen, unter den Nadelbäumen dominiert die Kiefer. Im Sommer bildet sich eine hohe und dichte Kraut- und Strauchschicht; am Boden findet sich viel Totholz. Große Flächen sind dicht mit Laubmoosen oder Brennessel bewachsen. Die im Gebiet einbezogenen Nistkästen bestanden aus Holz und waren in einem Höhenbereich von 2,64 m bis 3,70 m angebracht. Hinzu kamen noch jeweils zehn in 1,50 m bzw. 2,00 m Höhe aufgehängte Kästen.

3. Streuobstwiese Altenmühlen

Dieses bei Kölln-Reisiek / Elmshorn gelegene, vom Naturschutzbund Elmshorn seit 1989 betreute Gebiet umfaßt einen ca. 2,4 ha großen Streuobstwiesenbestand mit Feldgehölz (Pappeln, Ahorn, Weiden, Kastanien u.a.) beidseitig der Ekholter Au. Eine kleinere Auwaldparzelle südlich des Feldgehölzes im Uferbereich ist angeschlossen. Auf der Obstwiese wird ein artenreicher Streuobstbestand mit alten Kultursorten (u.a. Apfel- und Pflaumenbäumen) extensiv gepflegt, wobei die Kraut- und Strauchvegetation während der Sommermonate zu beträchtlicher Höhe anwächst. Eine Mahd erfolgt erst im Spätsommer. Dieses Gebiet wurde lediglich in der ersten Saison (1999) mit 15 Nistkästen involviert.

Dabei waren auf der Streuobstwiese 3, an einer Reihe hoher Pappeln an der Wiesengrenze 8 sowie in der schattigen Auwaldparzelle 4 Holz-Nistkästen einbezogen, die sich auf einen Höhenbereich von 2,26 m bis 4,15 m verteilten.

2.1.2. Methodik der Probennahmen

In die **1. Saison (1999)** der Freilanduntersuchung wurden 50 Nistkästen einbezogen. Diese verteilten sich auf die drei Gebiete mit 15 (Karlshöhe), 20 (Stabel) und 15 (Altenmühlen) Kästen. Die Probennahmen erstreckten sich auf einen Zeitraum vom 28. / 29.04. (Ausbringen der ersten Proben) bis zum 15. / 16.09 (Einholen der letzten Proben). Insgesamt sind dies 20 Probenwochen. Die Nistkästen wurden wöchentlich mit jeweils zwei porösen, ca. 6,5 cm langen und ca. 2 cm breiten, hohlen Kunststoffröhrchen (aus Lockenwicklern gefertigt, Durchmesser ca. 1,5 cm) bestückt. Die quadratischen Löcher (Größe ca. 9 mm²) ließen genug Platz für die Parasitoidenweibchen, um zu den Wirtsindividuen vorzudringen, waren jedoch zu eng, als daß die Fliegenpuparien hinausfallen konnten. Pro Röhrchen wurden 5 jüngere, d.h. ca. 2-4 Tage alte Puparien von *Calliphora vomitoria* als Wirte für die Parasitoide eingefüllt. Die Enden der Röhrchen wurden mit Fetzen aus Papiertaschentüchern verschlossen. Pro Woche und Nistkasten wurden also $2 \times 5 = 10$ Puparien eingebracht. Hierbei sollten zwei Probenlagen pro Nistkasten einbezogen werden: Ein Röhrchen wurde frei an die Nestperipherie oder an die Oberfläche der Nestmulde gelegt, das zweite wurde tief in das Nistmaterial im unteren Drittel des Nestes möglichst dicht von allen Seiten eingebettet. An den Röhrchen befestigte Bindedrähte, die an der Außenseite des Nistkastens mit Krampen angenagelt waren, verhinderten, daß die Vögel die Proben aus dem Kasten werfen oder die Röhrchen verloren gehen konnten.

Nach einer Woche erfolgte das Einsammeln der Röhrchen, welche pro Kasten durch zwei neue Proben zu ersetzen waren. Befanden sich noch Parasitoidenweibchen in den eingesammelten Probenröhrchen, so waren sie in dem betr. Nistkasten wieder auszusetzen.

Die eingeholten Proben wurden nach Gebiet, Nistkasten und Probenlage (Oberfläche oder Nistmaterial) beschriftet. Sämtliche Puparien wurden einzeln in mit Watte verstopfte Reagenzgläschen verbracht. Später erfolgten die Auszählung aller geschlüpften Imagines, nach Geschlechtern getrennt, sowie das Sezieren der Puparien für die Erfassung abgestorbener Jungstadien. Nach ca. 4 Monaten der Aufbewahrung im Kühlschrank entwickelten sich zuvor isolierte Diapauselarven bei Raumtemperatur zu Imagines. Diese wurden nachträglich bestimmt und in die Auswertung integriert. Nach Saisonende erfolgte in den Kästen die Messung der Höhen sämtlicher Nester. Danach wurden diese eingesammelt, separat verpackt und später gewogen. Bei der Auswertung sollte zum Teil eine Differenzierung der Nester nach Nesthöhe und Gewicht berücksichtigt werden. Anhand der Mediane konnten zwei Nestklassen gebildet werden: Eine 1. Klasse mit flacheren, leichteren Nestern und eine 2. Klasse mit höheren, schwereren Nestern.

Zusätzlich zu den 50 mit wöchentlich je zwei Probenröhrchen bestückten Kästen wurden im Gebiet Stabel jeweils 10 Nistkästen in einer Höhe von 1,50 m und 2,00 m angebracht. In diesen zwanzig Kästen erfolgten die wöchentlichen Probennahmen mit jeweils nur einem Röhrchen inkl. 5 Fliegenpuparien pro Nest, und zwar ausschließlich an der Oberfläche. Damit alle Kästen ein Vogelnest enthielten, wurden sie mit früher eingesammelten Nestern gefüllt.

In Karlshöhe kamen noch drei weitere niedrig hängende Kästen (1,45 m) mit ebenfalls nur je einer Probe pro Woche hinzu. Nach Ablauf der 20. Probenwoche wurden für eine weitere Woche (15.09. - 22.09.) lediglich Wirtspuparien, in denen sich Diapauselarven von *N. vitripennis* befanden, ausgebracht und für diese separate Anschlußstichprobe lediglich 15 Nistkästen in Karlshöhe einbezogen.

Zur statistischen Verifizierung der Resultate aus der ersten Saison wurde in der **2. Saison (2000)** mit identischer Methodik (zwei Probennahmen pro Nistkasten, eine inmitten des Nistmaterials, eine an der Nestoberfläche) gearbeitet, allerdings auf eine geringere Anzahl von Nistkästen beschränkt: 40 Kästen aus nur zwei Probengebieten (Karlshöhe mit 16 und Stabel mit 24 Kästen). Auch erfolgten die Probennahmen innerhalb eines engeren, anhand der Ergebnisse des Vorjahres gewählten Zeitraums (Juni, Juli und August) mit 13 Probenwochen. Waren wegen ausgebliebener Bruten Nistkästen leer geblieben, so wurden in der Vorsaison eingesammelte Nester als Ersatz eingebracht. Erneut erfolgte nach Saisonende die Messung aller Nesthöhen und -gewichte, mit deren Hilfe zwei Nestklassen erstellt werden konnten. Von den zwanzig niedrig angebrachten Kästen des Vorjahres im Stabel wurden lediglich drei Kästen einbezogen, in denen eine neue Brut stattfand. Diese Kästen wurden nun auch wie die anderen (mit jeweils zwei Proben unterschiedlicher Lage) behandelt. In der 1. Saison hatte sich nämlich erwiesen, daß Parasitierungen durch beide Parasitoidenarten auch in diesem Höhenbereich auftreten, wenn ein frisches Nest vorliegt.

2.2. Laborzuchten

Die aus dem Freiland gewonnenen Parasitoide wurden nach Graham (1969) und Medvedev (1987) bestimmt. *N. vitripennis* und *D. cavus* wurden in einem Laborraum bei $23 (\pm 0,5) ^\circ\text{C}$ und $55 (\pm 5) \% \text{ RF}$ separat in Zucht genommen. Eine mit Zeitschaltuhr betriebene Lichtquelle erzeugte einen über die Monate konstanten, künstlichen Langtagmodus von 17 zu 7 Stunden. Als Wirte wurden Puparien von *Calliphora vomitoria* (L.) verwendet, die dem Zoohandel entstammten. Die permanenten Zuchten wurden in Plastik-Petrischalen durchgeführt. Die Ernährung der Imagines erfolgte mit aufgeschnittenen und angefeuchteten Rosinen. Eine Begattung und Fütterung der Weibchen war vor Einsatz in den Versuchen stets gewährleistet.

2.3. Laborexperiment zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten

Für diese Versuchsreihe wurden acht 5-Liter-Glasaquarien (Höhe: 22 cm; Länge: 25 cm; Breite: 18 cm) verwendet und oben mit luftdurchlässigen Deckeln aus Hartpappe abgedichtet. Letztere waren mit Nylonstoff bespannt und mit breiten Gummibändern zusätzlich fest mit den Glasbecken verbunden. Somit war gewährleistet, daß keine Wespe aus den Becken entkommen konnte. In der Mitte befand sich jeweils eine verschließbare Öffnung in Form eines handgroßen Schlauches aus Stoff zum Einsetzen der Weibchen. Die Glasbecken wurden mit aus dem Freiland stammenden Nestern vom Feldsperling (*Passer montanus* L.) und von Meisen (*Parus caeruleus* und *P. major*) oder aber mit groben Heimtierspänen gefüllt. Insgesamt wurden im Versuchsverlauf jeweils 5 verschiedene, etwa gleich große Feldsperlings- und Meisennester in einem ausgewogenen Verhältnis eingesetzt.

Die Vogelnester füllten die Glasbecken vollkommen aus und bedeckten deren Boden ganz. Die Nestränder lagen eng an den Glaswänden an und reichten jeweils bis auf eine Höhe von ca. 8-10 cm. In ihrer Mitte wiesen die Nester jeweils eine ebene, abgeflachte und kreisförmige Nestmulde auf. Im Versuch mit Heimtierspänen wurde eine ebene Schicht von ca. 10 cm Höhe angelegt. Die ca. 4-5 Tage alten Wirtspuparien wurden separat auf bzw. in das Nistmaterial oder die Späne eingebracht. Hierbei gab es drei unterschiedliche Tiefenstufen. Pro Stufe wurden je 5 Fliegenpuparien pro Becken und Woche eingesetzt, d.h. insgesamt 15 Puparien pro Ansatz. Auf die Oberfläche gelangten 5 bloßliegende Puparien, in gleichmäßigen Abständen auf die Fläche verteilt: In die Nestmulden der Vogelnester bzw. auf die Oberfläche der Spänefüllung. Weitere 5 Puparien wurden in 2,5 cm Tiefe, die letzten 5 Puparien in 5 cm Tiefe in das jeweilige Nistmaterial bzw. die Späne versenkt. Hierzu diente folgende Technik: Aus Kunststoff-Strohhalmen (Durchmesser ca. 4 mm) wurden Stückchen von 2,5 cm bzw. 5 cm Länge geschnitten. Das eine Ende dieser Stückchen wurde auf Wattestäbchen (Länge ca. 7,5 cm) gesteckt, in das gegenüberliegende Ende wurden kleine Schlingen aus Draht eingefügt. In diese war nun jeweils ein Wirtspuparium zu legen; die Drahtschlinge wurde dann vorsichtig so weit heruntergedrückt, bis das Puparium fest an das Strohhalmente gepreßt wurde. Hierbei war darauf zu achten, daß weder Drahtschlinge noch Halmkanten das Puparium einschnitten bzw. die Wirtspuppe verletzten. Die derart befestigten Puparien wurden nun so weit in das Nistmaterial bzw. die Späne senkrecht eingeschoben, bis das jeweilige Strohalmstück mit der oberen Kante ganz in dem Substrat verschwand, so daß nur die Wattestäbchen nach oben herausragten. Hierfür mußte das Material teilweise mit einem Bleistift geweitet und danach wieder fest um den eingeführten Halm geschlossen werden.

Pro Becken und Ansatz wurden nun insgesamt 10, pro Spezies 5 mit Rosinen gefütterte, 3-6 Tage alte Weibchen ohne Ansticherfahrung von *N. vitripennis* und *D. cavus* mit dem Exhaustor in die Deckelöffnung eingebracht und im Klimaschrank bei 25 °C eine Woche lang in den Becken belassen. Danach wurden die Becken geöffnet und alle 15 Puparien eingesammelt. Um zu verhindern, daß sich alte Weibchen beim nächsten Ansatz noch in den Becken befanden und erneut parasitierten, wurde das jeweilige Becken längere Zeit ausgeschlossen. So war sichergestellt, daß nur frisch eingesetzte Weibchen die neuen Puparien parasitieren konnten.

Insgesamt wurde der Konkurrenz- bzw. Mischansatz unter simultanem Einsatz beider Arten 90 mal durchgeführt: Jeweils 30 mal im Feldsperlingsnest, im Meisennest oder in Heimtierspänen. Zur Kontrolle erfolgte der alleinige Einsatz von entweder 5 *N. vitripennis*- oder 5 *D. cavus*-Weibchen pro Becken und Woche. Dies geschah pro Art und Substrat jeweils 10 mal, also insgesamt 60 mal (2 Arten x 3 Substrate x 10 Ansätze).

Die eingesammelten Fliegenpuparien wurden einzeln in mit Wattebäuschen verstopfte Reagenzgläschen gefüllt und diese anschließend in Petrischalen im Klimaschrank bei 25 °C verwahrt. Später waren sämtliche geschlüpfte Wespen (auch unter Geschlechtertrennung) exakt auszuzählen sowie alle Wirtspuparien zu sezieren, um eventuelle abgestorbene Jungstadien aufzufinden.

2.4. Olfaktometerversuche

2.4.1. Versuchsaufbau

Mit Hilfe eines Olfaktometers sollten vermutete Präferenzunterschiede für einige relevante Substrate zwischen den beiden Parasitoidenarten aufgedeckt werden. Abb. 1 veranschaulicht den Bau des verwendeten Gerätes.

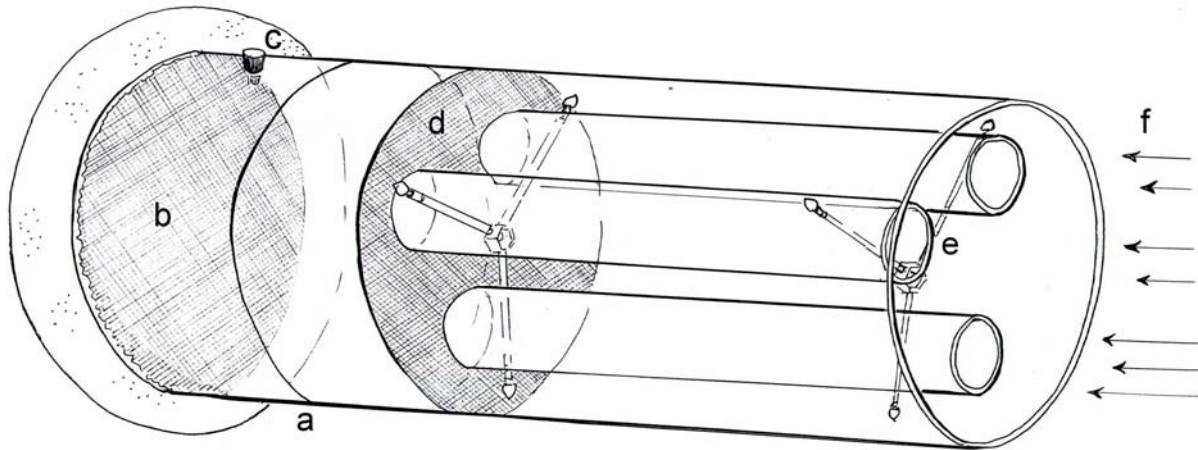


Abb. 1: Aufbau des Olfaktometers. a = Grundkörper. b = Gaze zur Abgrenzung der Versuchskammer. c = Öffnung zur Einführung der Wespen. d = Gaze zur Abgrenzung der Versuchskammer und Fläche zur Datenerfassung. e = verdrehbares Gestell aus drei Substratröhren. f = Luftstrom aus Richtung des Ventilators.

Grundkörper des Olfaktometers (**a**) war eine durchsichtige Röhre aus Hart-Kunststoff mit einer Gesamtlänge von 65 cm und einem Innendurchmesser von 19 cm (Außendurchmesser 20 cm). Die Röhre wurde der Länge nach auf einem Styroporblock (Höhe: 20,5 cm; Breite: 20,5 cm; Länge: 36,5 cm) fixiert. Im Inneren wurde eine zylindrische Versuchskammer durch zwei vertikale Gazebarrieren begrenzt. Die Kammer wies eine Länge von ca. 25 cm und einen Durchmesser von 19 cm auf (Volumen $\cong$ ca. 7100 cm³).

Die Öffnung der Versuchskammer schloß wahlweise ein Ring aus Styropor, der ein kreisförmiges Stück weißer Gaze (**b**) straff über die Röhrenöffnung spannte und jederzeit abzunehmen war. Am oberen Bereich der Kammer wurde eine 2 cm durchmessende Öffnung (**c**) eingebohrt, die mit einem Gummistopfen verschließbar war und der Einfüllung der Wespen mit Hilfe eines Exhaustors diente. Ein weiteres kreisförmiges Stück weißer Gaze wurde mit einem Ring aus Hartplastik noch vor der Montage der Röhre derart in diese (ca. 25 cm weit) eingeschoben, daß die Gaze faltenlos ausgespannt eine vertikale, ebene Fläche innerhalb der Röhre bildete (**d**). Der Plastikring (Breite: 10 cm), der durch einen Einschnitt dehnbar gemacht, doch fest zu justieren war, lag dabei dem Inneren der Röhre eng an.

Ein oszillierender Tischventilator mit 30 cm Korbdurchmesser wurde in einem Abstand von ca. 70 cm zum Olfaktometer (Abstand vom Röhrenende bis zur vorderen Schutzgitterfläche vor den Ventilatorflügeln) montiert. Hierbei lagen der Mittelpunkt der Olfaktometerrohre und die Ventilatorflügel-Befestigungsmutter auf gleicher Höhe und bildeten eine gerade Flucht.

In den offenen, dem Ventilator zugewandten, ca. 40 cm langen Abschnitt der Versuchsröhre konnte nun für die Experimente ein Gestell **(e)** mit drei Röhren aus klarem Plexiglas eingeführt werden. Diese Röhren für die Substrate, mit jeweils einer Länge von 35 cm und einem Innendurchmesser von 4,5 cm (außen 5,0 cm), waren mittels einer starren Konstruktion aus Gewindestangen fest justiert. Hierbei wurde auf eine exakt ausgemessene und parallele Lage der drei Röhren zueinander geachtet, deren Öffnungen in Form eines gleichschenkligen Dreiecks angeordnet waren. Die Positionen der Substratröhren auf den Gewindestangen konnten mit Hilfe von Muttern exakt aufeinander abgestimmt und fest arretiert werden. Während der Versuche, also bei den Auszählungen bzw. Zeitmessungen, wurde frontal in die Röhre in Richtung Ventilator hineingeschaut, so daß die vertikale Gazebarriere der Versuchskammer vollständig zu überblicken war.

Auf dieser ca. 280 cm² kreisförmigen Beobachtungsfläche zeichneten sich nun die Öffnungen der Substratröhren als drei gleichmäßig angeordnete Kreissektoren ab (jeweils in einem Winkel von ca. 120° zueinander). Jeder Kreissektor, hinter dem sich die betreffende Probe in der Substratröhre befand, hatte eine Innenfläche von ca. 64 cm² Größe. Das gesamte Röhrengestell war innerhalb des Grundkörpers nach Belieben drehbar.

Zwischen Ventilator und Olfaktometer wurde eine Lampette gestellt, und zwar exakt auf gleicher Höhe und Position wie das Zentrum zwischen den drei Substratröhren. Die Lampette wurde nun auf ca. 5 cm Abstand zur Olfaktometerröhre zurückgeschoben. Der Lichtschein im rundherum abgedunkelten Raum lockte die eingesetzten, stark phototaktisch aktiven Parasitoidenweibchen nach vorne direkt auf den Gazestoff, wo sie sich vertikal auf der kreisförmigen Beobachtungsfläche, also vor den drei Substratröhren, verteilten (vgl. unter 4.4.1.: Abb. 77; S. 120).

Bei sämtlichen Versuchen wurde der Ventilator auf Rotationsstufe I betrieben. Dies entspricht einer Strömungsgeschwindigkeit von ca. 0,6 m / s am Ende der Röhre **(f)** sowie ca. 0,4 m / s innerhalb der Versuchskammer, unmittelbar vor der Beobachtungsfläche (Erstellung der Werte mittels eines Anemometers).

2.4.2. Verwendete Substrate und deren Dosierung

Nistmaterial wurde aus den im Freiland eingesammelten Nestern von Feldsperling (*Passer montanus* L.), Blaumeise (*Parus caeruleus* L.), Kohlmeise (*Parus major* L.) sowie Star (*Sturnus vulgaris* L.) einbezogen. Eine Substratröhre des Olfaktometers wurde hierzu in voller Länge mit dem jeweiligen Material gefüllt, jedoch lediglich bis etwa zur Hälfte ihres Durchmessers (ca. 2 cm), so daß der Luftstrom über das Nistmaterial hinwegstreifen konnte. Zu diesem Zweck wurde das Material in der Röhre mit Hilfe eines Stabes der Länge nach zusammengedrückt. Es wurde darauf geachtet, daß das jeweilige Nistmaterial nicht aus solchen Nistkästen stammte, in denen Aas (tote Jungvögel) registriert worden war. Nach dem Einsammeln waren die jeweiligen Nester in Plastikbeuteln luftdicht verpackt worden. Im Olfaktometer bereits verwendetes Nistmaterial wurde nicht erneut eingesetzt, sondern durch frisch aus den Vorräten rekrutiertes ersetzt.

Wirtspuparien kamen sowohl separat (in der Röhre bloßliegend) als auch in Kombination mit Nistmaterial zum Einsatz. Im erstgenannten Fall wurden entweder 10 oder 20 mittelalte (bei 23 °C 4-6 Tage alte) Puparien von *C. vomitoria* verwendet, lediglich in einem Ansatz junge (bei 23 °C ca. 24 Stunden alte, orange-rot gefärbte) bzw. gereifte (bei 23 °C ca. 9 Tage alte, schwarzbraune) Wirtspuparien. Die Fliegenpuparien wurden mittels einer flachen Papierschiene in die betr. Röhre derart eingeführt, daß sie sich gleichmäßig hintereinander liegend in der Röhre verteilten.

Als Aas diente eine größere Anzahl halb verwester, juveniler Meisen, die zuvor aus den Freiland-Nistkästen eingesammelt worden waren. Diese toten Jungvögel wurden dauerhaft und luftdicht verpackt im Kühlschrank verwahrt und etwa eine Stunde vor ihrem Einsatz in Raumtemperatur verbracht. Sie waren durchschnittlich ca. 4,5 cm lang und wegen ihrer starken Austrocknung sehr leicht. In der Substratröhre kamen jeweils zwei tote Jungmeisen zum Einsatz.

Bei Kombinationen aus Nistmaterial und Fliegenpuparien bzw. Aas wurden 20 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien bzw. zwei tote Meisenküken gleichmäßig und dicht in das Nistmaterial innerhalb der Probenröhre eingebettet.

Im Wald eingesammeltes Laubmoos wurde in einem Heizraum ausgetrocknet und von Erde und Rhizomen befreit. Es diente dem Vergleich mit Meisen-Nistmaterial, das zum größten Teil aus Laubmoos besteht, und wurde in einer entsprechenden Menge in der Substratröhre der Länge nach ausgebreitet. Als alternative Wirtsart sollten Puppen der Braunen Hausmotte *Hofmannophila pseudospretella* (Stainton) eingesetzt werden. Mottenraupen wurden hierzu einzeln in den Tüten der verwahrten Vogelnester abgesammelt, in ein isoliertes Kunststoffbecken verbracht und darin der Verpuppung überlassen. Die Mottenpuppen hatten somit keinen Kontakt zum Nistmaterial. Später wurden sie wie diejenigen von *C. vomitoria* auf einer Papierschiene in die Substratröhre geschoben und dabei in ihren Gespinsthüllen belassen.

Eine der drei Substratröhren war von Anfang an als Kontrolle markiert und wurde niemals mit einer Probe gefüllt; die anderen beiden wurden, sofern ein Substratwechsel zu vollziehen war, vorher gründlich gesäubert und ausgespült.

2.4.3. Auszählreihen nach Frequenz der Sektorenüberschreitung

Mit dieser Auswertungsmethode wurde erfaßt, wie häufig die Weibchen der jeweiligen Art einen der Kreissektoren, hinter denen sich die verschiedenen Substrate in den Röhren befanden, frequentierten. Gemessen wurde also die Häufigkeit der Überschreitungen. Hierbei wurde auf einer Strichliste ein Wert vermerkt, sobald ein Weibchen den Außenrand des jeweiligen Kreissektors überschritten hatte, also in den Sektor hineinlief. Ein neuer Wert wurde auch dann registriert, wenn sich ein Weibchen am Rande eines gerade verlassenen Kreissektors um 180° drehte und in seine Abmessungen erneut eindrang. Pro Durchgang einer Substratkombination (= 1 Stunde Zähldauer) erfolgte der Einsatz von 15 gefütterten, 4-8 Tage alten Weibchen einer Art ohne Ansticherfahrung. Der Versuch wurde begonnen, wenn sich annähernd alle Weibchen, angelockt durch die Lichtquelle, auf dem vorderen GazeNetz eingefunden hatten. Die Versuchszeit belief sich pro Durchgang eines Ansatzes auf 3 x 20 Minuten, also insgesamt 1 Stunde.

Alle 20 Minuten wurde das Röhrengestell um ca. 120° gedreht, so daß sich jede Röhre einmal in jeder der drei Positionen (links oder rechts oben und Mitte unten) befand. Vor jedem Positionswechsel wurde das Röhrengestell aus dem Olfaktometer entfernt und letzteres mit erhöhter Ventilatorenleistung durchgelüftet, um möglichst alle Duftspuren der Vorposition von dem Gazestoff zu entfernen. Die Wespen blieben hierbei in der Versuchskammer. Die Datenaufnahme erfolgte bei 23 °C.

2.4.3.1. Präferenzuntersuchung bei verschiedenen Substratkombinationen

Es wurden folgende sechs Ansätze bzw. Substratkombinationen durchgeführt:

1. Nistmaterial Meise – 20 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle
2. Nistmaterial Feldsperling – 20 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle
3. Nistmaterial Meise – Aas (2 juvenile Meisen) – Kontrolle
4. Aas (2 juvenile Meisen) – 20 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle
5. Nistmaterial Meise – getrocknetes Laubmoos – Kontrolle
6. 20 alte *C. vomitoria*-Puparien – 20 junge *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle

Diese Kombinationen sollten für die Parasitoidenarten getrennt durchgeführt werden. Hierzu wurden jeweils 15 Weibchen von nur einer Art in die Versuchskammer eingesetzt. Pro Art und Substratkombination wurden 3 Durchgänge á 60 Minuten (= 180 Min.) ausgeführt.

Es war darauf zu achten, daß jeder dieser Durchgänge sowohl mit wechselnden Weibchen als auch mit anderen Substratproben vollzogen wurde. Pro Art und Ansatz wurden die Daten aus den jeweils drei Durchgängen vereinigt und statistisch ausgewertet.

Insgesamt ergaben sich also $6 \times 3 \times 2$ (6 Substratkombinationen $\times$ 3 Durchgänge pro Ansatz $\times$ 2 Arten) = 36 monospezifische Durchgänge.

2.4.3.2. Bispezifischer Ansatz

Drei weitere Durchgänge des 1. Ansatzes (Meisen-Nistmaterial – 20 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle) wurden mit jeweils 10 unerfahrenen Weibchen beider Arten gemeinsam in der Versuchskammer ausgeführt, um eine eventuelle Interferenz zwischen den artfremden Weibchen zu überprüfen.

2.4.4. Aufenthaltsdauer in den Kreissektoren

Mit dieser Auswertungsmethode sollte die Zeitspanne, die ein einzelnes Weibchen in dem jeweiligen Kreissektor verbrachte, gemessen werden. Hierzu wurde eine Stoppuhr aktiviert, sobald ein beliebig und zufällig ausgewähltes Weibchen auf dem Gazestoff den Rand des Kreissektors überschritten hatte. Die Messung war beendet, sobald dieses beobachtete Weibchen den Kreissektor vollständig verließ und innerhalb von 5 Sekunden nicht wieder betrat. Im letzteren Fall war die zuvor angehaltene Messung fortzusetzen.

Insgesamt wurden pro Ansatz 30 gefütterte, mindestens 4 und maximal 8 Tage alte Weibchen ohne Ansticherfahrung getestet: Pro Art 15 Individuen gleichzeitig in der Versuchskammer. Eine Begattung der Weibchen war vorher gewährleistet.

Eine Messung wurde abgebrochen und nicht gewertet, wenn ein Weibchen den Aufenthalt im Kreissektor aufgrund einer intra- oder interspezifischen Störung abbrach, sei es durch direkte Vertreibung, Ausweichbewegungen, Kollision oder spontanes bzw. provoziertes Abfliegen. Sowohl bezüglich der Position der Substratröhren als auch der Kombination der Substrate war bei der Datenerhebung auf ausgewogene Verhältnisse zu achten. Pro Art und Substrat wurden 100 Werte (Verweildauer in Sekunden) bei einer Raumtemperatur von 23 °C erhoben. Von den folgenden 11 Substraten wurden jeweils 2 kombiniert und mit der Kontrollbedingung (ohne Substrat) verglichen.

1. Nistmaterial aus (Kohl- und Blau-)Meisennestern
2. Meisen-Nistmaterial inkl. 20 *C. vomitoria*-Puparien
3. Meisen-Nistmaterial inkl. Aas (2 juv. Meisen)
4. Nistmaterial aus Feldsperlingsnestern
5. Feldsperlings-Nistmaterial inkl. 20 *C. vomitoria*-Puparien
6. Nistmaterial aus Starennestern
7. 20 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien
8. 10 mittelalte *C. vomitoria*-Puparien
9. Aas (2 juv. Meisen)
10. 20 Puppen der Motte *H. pseudospretella* (je im Gespinst)
11. Getrocknetes Laubmoos

2.5. Statistische Methoden

Im Rahmen der deskriptiven Statistik wurden Häufigkeiten und Mittelwerte berechnet sowie Verteilungen analysiert. Im Bereich der Inferenz-Statistik war folgendermaßen vorzugehen: Häufigkeitsunterschiede waren mit dem Chi-Quadrat-Verfahren zu überprüfen. Mittelwertsvergleiche erfolgten bei normalverteilten Daten mit t-Tests bzw. mit zwei- oder dreifaktoriellen univariaten Varianzanalysen. Ansonsten wurden Mittelwerte mit verteilungsfreien Methoden, dem U-Test von Mann-Whitney bei zwei bzw. dem Kruskal-Wallis-Test bei mehreren unabhängigen Stichproben, verglichen. Die Datenanalyse erfolgte am PC mit dem Programm SPSS Version 10.0 für Windows 98 (Bortz et al. 1990; Bortz 1993; Diel & Staufenbiel 2001).

3. Ergebnisse *

3.1. Freilanduntersuchung

3.1.1. Erste Saison 1999

3.1.1.1. Parasitierungsraten und Phänologien 1999

Von den 50 Nistkästen waren in dieser Brutsaison 34 Kästen (68 %) durch Vögel besetzt worden: 13 von 15 (86,7 %) in Karlshöhe, 13 von 20 (65 %) im Stabel und 8 von 15 (53,3 %) in Altenmühlen. Alte Nester fanden sich noch in 10 Nistkästen (2 in Karlshöhe, 6 im Stabel, 2 in Altenmühlen). In 6 leer gebliebene Kästen (1 im Stabel, 5 in Altenmühlen) wurden zu Beginn der ersten Probenwoche früher eingesammelte Nester gelegt, so daß sämtliche 50 Nistkästen die Nestbedingung erfüllten. Zu Beginn der 1. Probenwoche fand von den 34 noch in 29 Kästen Brutgeschehen (Brut oder Jungvögel) statt; in den restlichen 5 Kästen waren die Jungvögel bereits ausgeflogen oder die Gelege verlassen worden. Über die vertretenen Brutvogelarten und das Vorkommen von Aas in den Kästen gibt Tab. 15 unter 3.1.3.1. Auskunft. Innerhalb der 50 einbezogenen Nistkästen traten während der 20 Probenwochen in 43 Kästen (86 %) Parasitierungen durch *N. vitripennis* und / oder *D. cavus* auf. In 30 (69,8 %) dieser 43 Kästen wurden beide Arten festgestellt, in 9 (20,9 %) allein *D. cavus*, in 4 (9,3 %) allein *N. vitripennis* ($p < 0,001$). Die 43 Nester, in denen Parasitierungen registriert werden konnten, wurden in 2 Nestklassen eingeteilt, um den Faktor der Nestgröße überprüfen zu können. Es ergab sich für die Nesthöhe ein Median von 4,5 cm. Für das Nestgewicht resultierte ein Median von 40 g. Alle Nester, die in beiden Meßkriterien diese Schwellenwerte nicht überschritten, wurden der 1. Nestklasse zugeordnet (=21 Nester), die übrigen der 2. Nestklasse (=22 Nester).

Von den innerhalb der 20 Probenwochen insgesamt ausgebrachten 2000 Proben fanden in 590 Proben (29,5 %) erfolgreiche Parasitierungen durch *N. vitripennis* und / oder *D. cavus* statt. Nur *N. vitripennis* schlüpfte aus 269 Proben (45,6 %), nur *D. cavus* aus 278 Proben (47,1 %) und beide Spezies schlüpften gemeinsam aus 43 Proben (7,3 %).

In lediglich einem Nistkasten erfolgten Parasitierungen durch eine dritte Erzwespenart, *Spalangia nigra* Latreille (Familie: Pteromalidae; Gebiet: Stabel; Nesttyp: Star; 4 Proben aus drei verbundenen Wochen: 10., 17. und 24.06.).

* Im Ergebnisteil werden für die Bezeichnung der Wirtsindividuen von *C. vomitoria* die Begriffe „Puppen“ oder „Puparien“ verwendet: Ersterer, wenn es sich um einen Parasitierungsvorgang oder -zustand handelt, letzterer, wenn ein Schlupfereignis betrachtet wird oder die Einheit von der Fliegenpuppe i.e.S. und ihrer Umhüllung gemeint ist. Es sei ferner darauf hingewiesen, daß die den einzelnen Parasitoidenspezies in manchen Balkendiagrammen zugewiesenen Farben (Rot, Grün) in diesem Sinne nicht allgemeingültig für alle Abbildungen anzuwenden sind, sondern im Falle von anderen Kategorien variabel bzw. für beide Spezies gleichermaßen eingesetzt werden. Hierbei ist auf die jeweilige Legende zu achten. Signifikanzangaben in einigen Tabellen sind folgendermaßen zu interpretieren: + + + = höchst signifikant; + + = sehr signifikant; + = signifikant; – = nicht signifikant.

Statistische Vergleiche der Parasitierungsereignisse in bezug auf die Nest- bzw. Vogelarten sowie das Vorhandensein von frischen Nestern werden unter Vereinigung mit der 2. Saison in 3.1.3. aufgeführt. Innerhalb der 590 Proben war die erfolgreiche Parasitierung von 1813 (61,5 %) der insgesamt 2950 enthaltenen Wirtspuppen zu registrieren. 1005 Wirtspuppen wurden innerhalb der 269 Proben parasitiert, aus denen nur *N. vitripennis* schlüpfte, 638 Puppen innerhalb der 278 Proben, aus denen nur *D. cavus*-Imagines gewonnen wurden. 170 Wirtsindividuen wurden innerhalb der 43 Proben erfolgreich parasitiert, aus denen beide Arten registriert wurden. Multiparasitismus, der zum Schlüpfen von Imagines beider Arten aus demselben Wirtsindividuum führte, kam bei insgesamt 35 von diesen 170 Puparien vor (20,6 %). Sie stammten aus 33 von den 43 Proben. Von diesen 35 Puparien waren 24 an der Nestoberfläche, 11 im Nistmaterial ausgebracht worden ($p < 0,05$).

N. vitripennis parasitierte durchschnittlich 3,7 von 5 Wirtspuppen pro Probenröhrchen ($n=312$), *D. cavus* 2,2 von 5 Puppen ($n=321$). Der Unterschied ist höchst signifikant ($p < 0,001$).

Innerhalb der ersten drei Probenwochen vom 28./29.04.-19./20.05. (am erstgenannten Datum erfolgte stets der Probenwechsel in Karlshöhe, am zweitgenannten im Stabel und in Altenmühlen) waren keine Parasitierungen der ausgebrachten *C. vomitoria*-Puppen in den drei Gebieten nachweisbar. Erst in der 4. Probenwoche (19./20.05.-26./27.05.) traten die beiden Parasitoidenspezies gleichzeitig in den Proben auf. Die allgemeine Phänologie beider Arten hinsichtlich des Schlupfereignisses pro Probe (à 5 Wirtspuparien) zeigt Abb. 2.

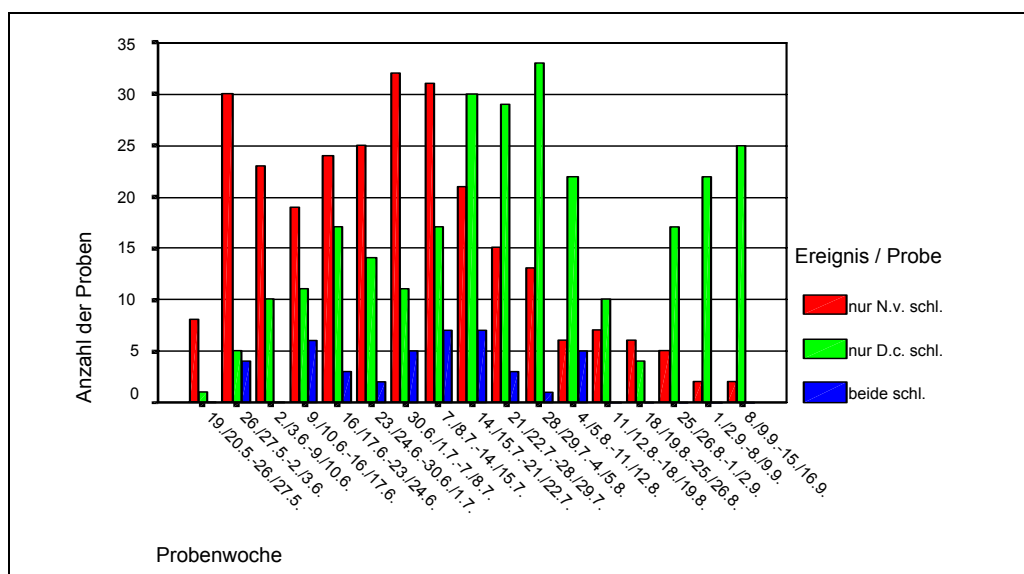


Abb. 2: Phänologie von *N.vitripennis* und *D. cavus* bezüglich des Schlupfereignisses pro Probe in der Freilandsaison 1999.

Die Veränderung der Häufigkeitsverhältnisse zwischen den drei Schlupfereignissen ist über die 17 Probenwochen höchst signifikant ($p < 0,001$). In der Abb. 3 werden das Auftreten beider Parasitoidenspezies und die zeitliche Phase ihrer Habitatüberlappung zum Brutgeschehen in den Nistkästen in Beziehung gesetzt. Für die Anzahl der Nistkästen mit Brutgeschehen wurden ebenfalls Fälle gewertet, in denen schon bzw. noch Jungvögel vorhanden waren. Erst nach deren Ausflug wurde der betr. Kasten nicht mehr gewertet. Die Zahl der Proben, aus denen Imagines beider Arten gewonnen wurden (vgl. Abb. 2), wurde den Spezies jeweils zugeordnet.

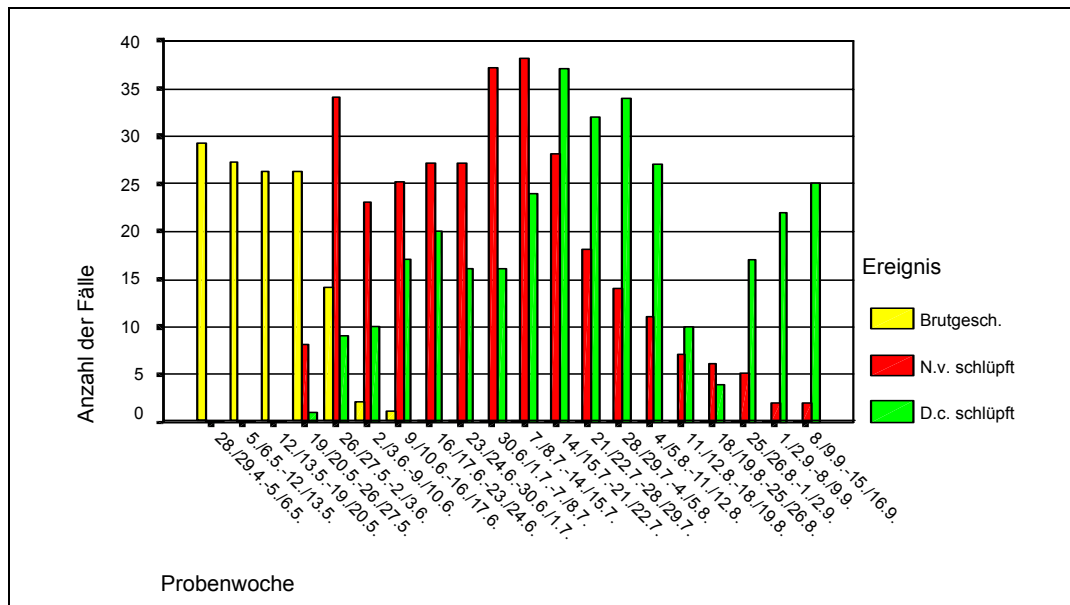


Abb. 3: Phänologie von *N.vitripennis* und *D. cavus* im Vergleich zum Brutgeschehen (Bruten und Jungvögel in den betr. Kästen) in der Freilandsaison 1999.

Die zeitliche Überschneidung von Brutgeschehen (Bebrütung des Geleges oder Jungvögel) und Parasitierungen in den Nistkästen kam von der 4. bis zur 7. Probenwoche vor (vgl. Abb. 2). Innerhalb dieser 4 Probenwochen trat *N.vitripennis* allein in 12 von 28 (42,9 %) Nistkästen auf, in denen noch Brutgeschehen stattfand; 21 Proben wurden in dem betr. Zeitraum parasitiert. *D. cavus* allein trat in dieser Zeit nur in einem Kasten (3,6 %) mit laufendem Brutgeschehen auf (2 Proben), sowie beide Parasitoide gleichzeitig ebenfalls in nur einem Kasten (3,6 %, 1 Probe). Sämtliche während der Saison in den ausgelegten Puparien registrierten Diapauselarven erwiesen sich nach Verwahrung im Kühlschrank und anschließender Verpuppung zur Art *N. vitripennis* gehörig. Innerhalb der 20 Probenwochen wurde keine einzige *D. cavus*-Diapauselarve registriert. Die Phänologie der Diapause von *N. vitripennis* über die 20 Probenwochen im Vergleich zum Brutgeschehen demonstriert Abb. 4.

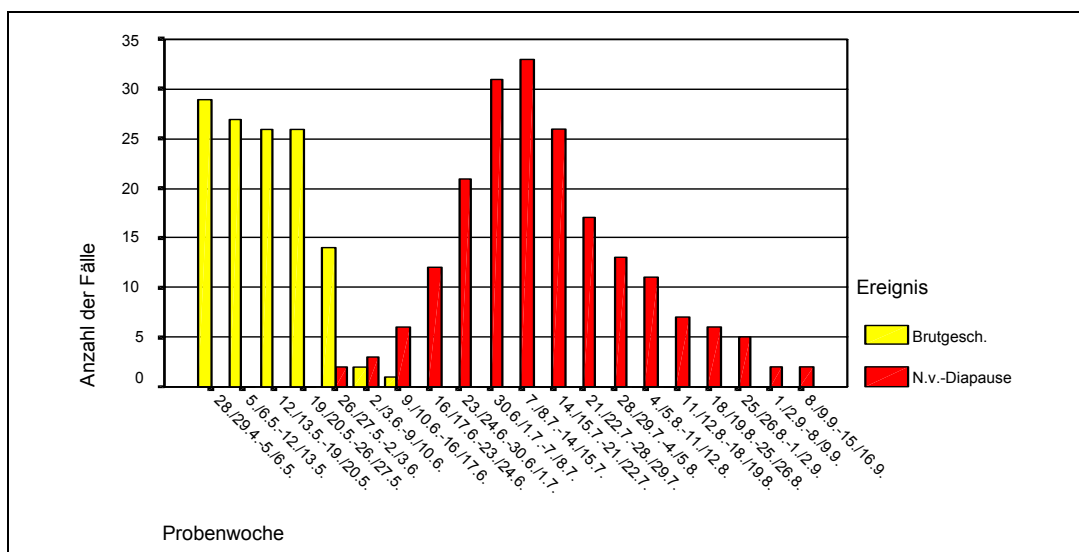


Abb. 4: Auftreten von *N. vitripennis*-Diapauselarven in den Proben im Vergleich zum Brutgeschehen (Bruten und Jungvögel in den betr. Kästen) in der Freilandsaison 1999.

Die Eisummen pro Probe wurden für beide Arten separat durch die Addition aller aus den fünf Wirtspuparien schlüpfenden Imagines und zugeordneter, abgestorbener Jungstadien (Larven und Puppen) ermittelt. Die durchschnittliche Eisumme pro Probe beträgt für *N. vitripennis* 68,2 (n=310). Für *D. cavus* ergibt sich ein Mittelwert von 26,0 (n=318). Der Unterschied ist höchst signifikant ($p < 0,001$). Anschließend werden bei Arttrennung die Mittelwerte für jede einzelne Probenwoche ermittelt und über die Gesamtzeit von 17 Wochen dargestellt (Abb. 5 und 6).

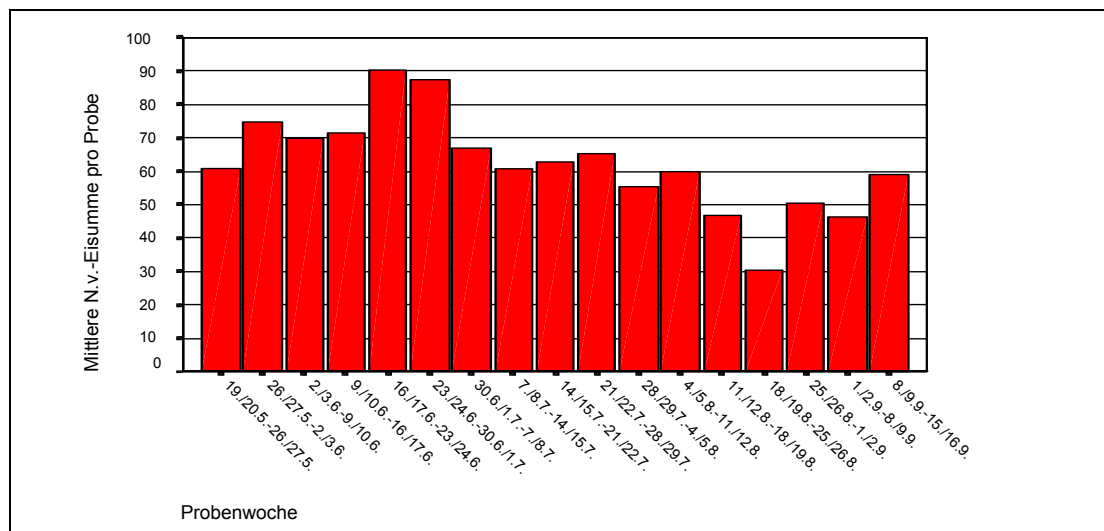


Abb. 5: Zeitliche Veränderung der mittleren Eisumme pro Probe von *N. vitripennis* über 17 Probenwochen der Freilandsaison 1999.

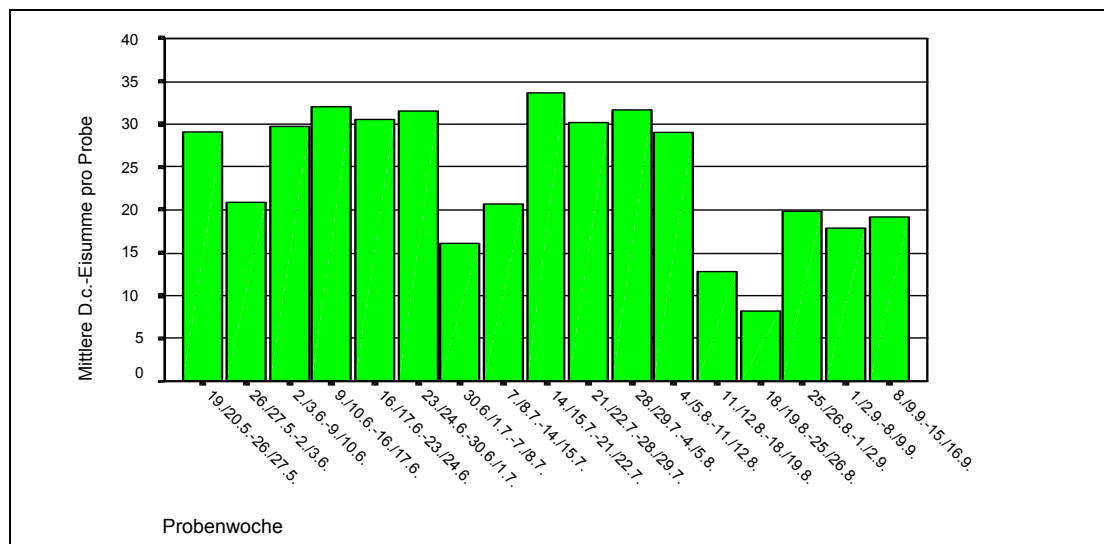


Abb. 6: Zeitliche Veränderung der mittleren Eisumme pro Probe von *D. cavus* über 17 Probenwochen der Freilandsaison 1999.

Für beide Spezies ist die Veränderung der mittleren Eisummen über den Verlauf der Probenwochen sehr signifikant ($p < 0,01$). In Tab. 1 werden die 17 Probenwochen, in welchen Parasitierungen durch die Parasitoide auftraten, in zwei Zeitphasen zusammengefaßt (Phase 1: 4.-11. Probenwoche; Phase 2: 12.-20. Probenwoche). Daraufhin wird für jede Spezies ein Mittelwertsvergleich zwischen der ersten und zweiten Saisonhälfte ermöglicht.

Tab. 1: Durchschnittliche Eisummen (Imagines und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* und *D. cavus* pro Probe, getrennt nach zwei Zeitphasen der Freilandsaion 1999.

Art	Probenwochen 4-11	Probenwochen 12-20
<i>N. vitripennis</i>	72,8 (n=218)	57,4 (n=92)
<i>D. cavus</i>	26,0 (n=115)	26,0 (n=203)

Die Mittelwerte der Eisummen pro Probe unterscheiden sich zwischen den beiden Zeitphasen bei *N. vitripennis* höchst signifikant ($p < 0,001$), nicht bei *D. cavus*.

3.1.1.2. Probengebiete 1999

Abb. 7 demonstriert einzeln für jedes der drei Probengebiete die Anzahl der Proben mit dem definierten Schlupfereignis (nur *N.v.*, nur *D.c.* oder beide schlüpfen pro Probe).

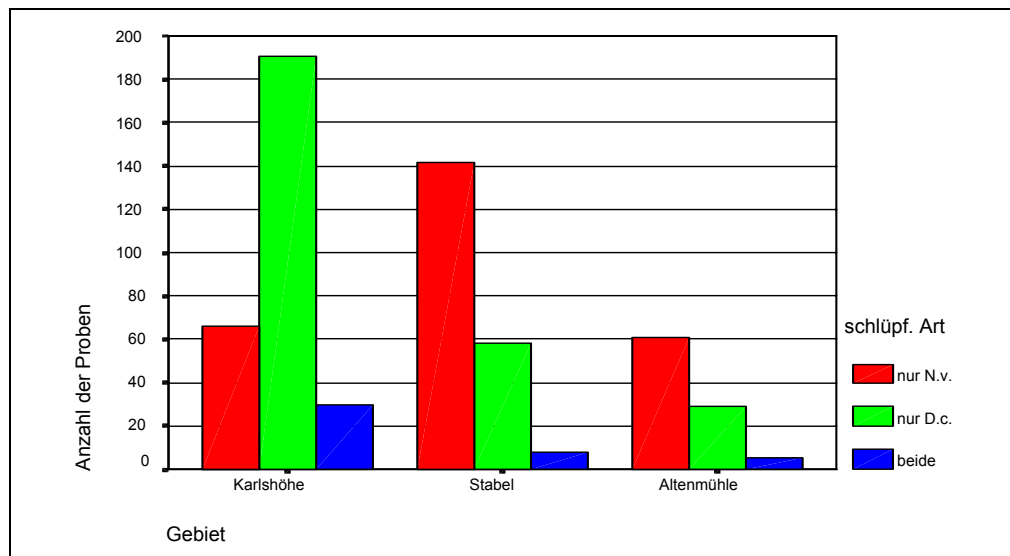


Abb. 7: Vergleich von drei Probengebieten in der Freilandsaion 1999 hinsichtlich der Anzahl parasitierter Proben mit definiertem Schlupfereignis.

Hinsichtlich der Anzahl parasitierter Proben ergeben sich, nach Auflösung der Kategorie mit den Proben, aus denen beide Arten schlüpften, in den drei Gebieten folgende Ergebnisse:

1. Im Gebiet Karlshöhe schlüpfte *D. cavus* höchst signifikant häufiger aus den Proben als *N. vitripennis* (221:96 Proben, $p < 0,001$).
2. Im Stabel wurde *N. vitripennis* höchst signifikant häufiger als *D. cavus* aus den Proben gewonnen (150:66 Proben, $p < 0,001$).
3. In den Proben aus Altenmühlen wurden Parasitierungen durch *N. vitripennis* sehr signifikant häufiger als durch *D. cavus* festgestellt (66:34 Proben, $p < 0,01$).

3.1.1.3. Probenlage und Nestklassen 1999

Werden die 590 Proben mit erfolgreichen Parasitierungen hinsichtlich ihrer Lage im Nistkasten und des jeweiligen Schlupfereignisses getrennt, so ergibt sich die Verteilung in Tab. 2.

Tab. 2: Anzahl der Proben, getrennt nach Schlupfereignis pro Probe und Probenlage, in der Freilandsaison 1999.

Anzahl			Probenlage		Gesamt
			Oberfl.	Nistmat.	
schl.Spezies	nur N. v.		123	146	269
	nur D.c.		161	117	278
	beide		26	17	43
Gesamt			310	280	590

Die Häufigkeitsunterschiede zwischen den Probenlagen bezüglich der Schlupfereignisse sind insgesamt sehr signifikant ($p < 0,01$). Für Einzelvergleiche wurde die Zahl der Proben, aus denen Imagines beider Parasitoidenarten schlüpften, jeweils addiert.

Probenlagenvergleich für jede Art:

Für *N. vitripennis* ergibt sich keine Signifikanz zwischen den beiden Probenlagen (149:163; $p > 0,4$), jedoch für *D. cavus* (187:134; $p < 0,01$).

Artvergleich für jede Probenlage:

D. cavus wurde signifikant häufiger aus Proben an der Oberfläche registriert als *N. vitripennis* (187:149; $p < 0,05$), für die Proben aus dem Nistmaterial ergibt sich keine Signifikanz (163:134; $p > 0,09$).

Erfolgt nun weiterhin eine Trennung hinsichtlich der aus Nestgewicht und -höhe erstellten zwei Nestklassen, so ergeben sich die Werte in Tab. 3.

Tab. 3: Anzahl der Proben, getrennt nach Nestklasse, Schlupfereignis pro Probe und Probenlage, in der Freilandsaison 1999.

Anzahl			Probenlage		Gesamt
Nestklasse			Oberfl.	Nistmat.	
1.Klasse	schl.Spezies	nur N.v.	49	59	108
		nur D.c.	89	69	158
		beide	7	6	13
	Gesamt		145	134	279
2.Klasse	schl.Spezies	nur N.v.	74	87	161
		nur D.c.	72	48	120
		beide	19	11	30
	Gesamt		165	146	311

Die Häufigkeitsunterschiede zwischen den beiden Probenlagen sind innerhalb der 1. Nestklasse nicht signifikant ($p > 0,2$), jedoch innerhalb der 2. Nestklasse ($p < 0,05$).

Bei Einzelvergleichen (in der Weise wie für die Werte in Tab. 2) ergeben sich lediglich zwei Signifikanzen:

Probenlagenvergleich getrennt nach Nestklassen für jede Art:

In der 2. Nestklasse schlüpfte *D. cavus* signifikant häufiger aus Proben an der Oberfläche als aus denen im Nistmaterial (91:59; $p < 0,01$).

Artvergleich getrennt nach Nestklassen für jede Probenlage:

In der 1. Nestklasse schlüpfte *D. cavus* signifikant häufiger aus den Oberflächen-Proben als *N. vitripennis* (96:56; $p < 0,01$).

Werden die Häufigkeiten lediglich in bezug auf die beiden Nestklassen betrachtet (ohne Einbezug der Probenlage), wie in Tab. 3 rechts gezeigt, so sind die Unterschiede zwischen den Nestklassen und Arten höchst signifikant ($p < 0,001$).

Bei Einzelvergleichen ergibt sich (unter Addition der Puparien, aus denen beide Arten schlüpften):

Nestklassenvergleich für jede Art:

N. vitripennis schlüpfte mit 191 Fällen höchst signifikant häufiger aus Proben der 2. Nestklasse als aus denjenigen der 1. Nestklasse mit 121 Fällen ($p < 0,001$).

D. cavus dagegen wurde in der 1. Klasse aus 171 Proben, in der 2. Klasse aus 150 Proben gewonnen, dies ergibt keinen signifikanten Häufigkeitsunterschied ($p > 0,2$).

Artvergleich für jede Nestklasse:

In der 1. Nestklasse parasitierte *D. cavus* die Proben sehr signifikant häufiger als *N. vitripennis* ($p < 0,01$). In der 2. Nestklasse war dagegen *N. vitripennis* häufiger zu registrieren als *D. cavus* ($p < 0,05$).

Erfolgt nun bei Zusammenfassung der 17 Probenwochen zu zwei Zeitperioden (Periode 1: PW 4-11; Periode 2: PW 12-20) eine Trennung nach der Probenlage, so resultieren die in den Abb. 8 und 9 für beide Arten dargestellten Werte.

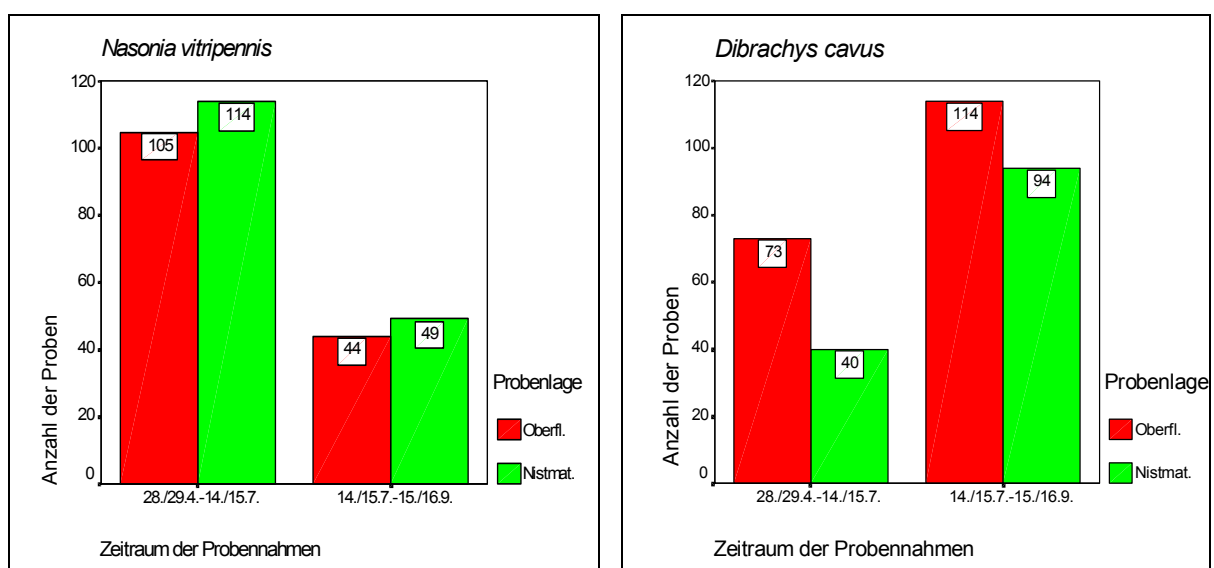


Abb. 8 / 9: Anzahl der durch *N. vitripennis* / *D. cavus* parasitierten Proben in der Freilandsaison 1999 unter Trennung nach zwei Probenlagen und zwei Zeitphasen.

Die Änderung des Häufigkeitsverhältnisses zwischen den beiden Probenlagen von der 1. zur 2. Periode ist insgesamt für keine Spezies signifikant (*N.v.*: $p>0,5$; *D.c.*: $p>0,05$).

Sowohl innerhalb der 1. Zeitphase ($p>0,5$) als auch der 2. Zeitphase ($p>0,6$) besteht bei *N. vitripennis* kein signifikanter Häufigkeitsunterschied zwischen den zwei Probenlagen. Bei *D. cavus* resultiert ein signifikanter Unterschied nur in der 1. Phase ($p<0,01$), nicht jedoch in der 2. Phase ($p>0,1$).

Für beide Probenlagen sind die Häufigkeitswerte bei *N. vitripennis* in der Phase 1 jeweils signifikant größer als in der Phase 2 ($p<0,001$), bei *D. cavus* verhält es sich reziprok ($p<0,01$ bzw. $p<0,001$).

Tab. 4 gibt für jede Spezies Auskunft über die Anzahl der Fälle, in denen beide Proben oder nur eine einzelne Probe (entweder an der Oberfläche oder im Nistmaterial) pro Nistkasten von der jeweiligen Art parasitiert wurde.

Tab. 4: Anzahl der von *N. vitripennis* und *D. cavus* während der Freilandsaison 1999 pro Woche und Nistkasten erzielten Parasitierungsleistungen.

Parasit. Proben / Kasten	<i>N. vitripennis</i>	<i>D. cavus</i>
Nur Probe an Oberfläche	17 (9,4 %)	102 (43,2 %)
Nur Probe im Nistmat.	31 (17,2 %)	49 (20,8 %)
Beide Proben	132 (73,3 %)	85 (36,0 %)

Folgende Signifikanzen sollen aufgeführt werden:

1. Trat *N. vitripennis* im Nistkasten auf, so parasitierte sie höchst signifikant häufiger Puppen im gesamten Probenpaar als lediglich in einer einzelnen Probe ($p<0,001$).
2. Trat *D. cavus* im Nistkasten auf, so wurden Wirte im gesamten Probenpaar sehr signifikant häufiger parasitiert als ausschließlich in der Probe im Nistmaterial ($p<0,01$).
3. Wurden von *N. vitripennis* lediglich Puppen in einer der beiden Proben parasitiert, so war dies signifikant häufiger in derjenigen im Nistmaterial der Fall ($p<0,05$).
4. Wenn sich *D. cavus* lediglich in einer der beiden Proben pro Kasten einfand, so war dies höchst signifikant häufiger diejenige an der Oberfläche als die im Nistmaterial verborgene ($p<0,001$).
5. *N. vitripennis* parasitierte innerhalb einer Woche sehr signifikant häufiger Puppen im vollständigen Probenpaar als *D. cavus* ($p<0,01$).

An der Nestoberfläche parasitierte *N. vitripennis* durchschnittlich 3,6 von 5 Wirtspuppen, im Nistmaterial 3,7 von 5 Puppen; die Differenz ergibt keine Signifikanz ($p>0,4$).

D. cavus parasitierte im Schnitt 2,3 von 5 Puppen an der Nestoberfläche, im Nistmaterial 2,0 von 5 Puppen. Der Unterschied ist signifikant ($p<0,05$).

Tab. 5 demonstriert die Mittelwerte der Eisummen pro Probe für beide Spezies und Probenlagen, sowohl mit als auch ohne Trennung nach den zwei Nestklassen.

Tab. 5: Durchschnittliche Eisummen (Imagines und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* und *D. cavus* pro Probe, getrennt nach zwei Probenlagen und Nestklassen in der Freilandsaion 1999.

Nestklasse	Probenlage		N.v.-Eisumme	D.c.-Eisumme
1.Klasse	Oberfl.	Mittelwert	64,98	29,89
		N	56	95
	Nistmat.	Mittelwert	65,05	22,55
		N	63	76
	Insgesamt	Mittelwert	65,02	26,63
		N	119	171
2.Klasse	Oberfl.	Mittelwert	67,43	26,27
		N	94	90
	Nistmat.	Mittelwert	72,95	23,53
		N	97	57
	Insgesamt	Mittelwert	70,23	25,20
		N	191	147
Insgesamt	Oberfl.	Mittelwert	66,51	28,13
		N	150	185
	Nistmat.	Mittelwert	69,84	22,97
		N	160	133
	Insgesamt	Mittelwert	68,23	25,97
		N	310	318

Hinsichtlich der Probenlage im Nistkasten ergibt sich insgesamt ein signifikanter Mittelwertsunterschied der Eisummen nur für *D. cavus* ($p < 0,05$), nicht für *N. vitripennis* ($p > 0,4$). Bei Aufschlüsselung der Mittelwerte in die zwei Nestklassen resultiert eine Signifikanz zwischen den Probenlagen lediglich für *D. cavus* in der 1. Nestklasse (29,9:22,6; $p < 0,05$). Mit zweifaktoriellen univariaten Varianzanalysen, getrennt für jede Spezies, soll eine mögliche Wechselwirkung zwischen den Haupteffekten Probenlage und Nestklasse geprüft werden. Bei *N. vitripennis* resultieren keine Signifikanzen. Bei *D. cavus* ergibt sich eine Signifikanz nur hinsichtlich der Probenlage ($p < 0,05$). Werden die nach Spezies und Probenlage erstellten mittleren Eisummen hinsichtlich der zwei Zeitphasen getrennt, so ergeben sich die Mittelwerte in Tab. 6.

Tab. 6: Durchschnittliche Eisummen (Imagines und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* und *D. cavus* pro Probe, getrennt nach zwei Probenlagen und Zeitphasen in der Freilandsaion 1999.

Probenlage	<i>N. vitripennis</i> Probenwo.4-11	<i>D. cavus</i> Probenwo.4-11	<i>N. vitripennis</i> Probenwo.12-20	<i>D. cavus</i> Probenwo.12-20
Oberfläche	70,5	28,4	56,9	27,9
Nistmaterial	75,0	21,7	57,8	23,5

Ein signifikanter Mittelwertsunterschied zwischen den Probenlagen innerhalb der Perioden ergibt sich lediglich für *D. cavus* in der 1. Zeitphase (28,4:21,7; $p < 0,05$).

3.1.1.4. Niedrig angebrachte Kästen

Die Probennahmen an der Nestoberfläche in den in 1,50 m bzw. 2,00 m Höhe angebrachten Nistkästen (jeweils 10, Gebiet Stabel) lieferten die Ergebnisse in Tab. 7. Sämtliche Kästen enthielten ein (eingebrachtes) Nest. Eine Brut (Blaumeise) fand lediglich in einem Kasten in 2 m Höhe statt. Sechs von sieben Parasitierungen durch *N. vitripennis* in dieser Höhe erfolgten in diesem Kasten während bzw. nach der Brut.

Tab. 7: Anzahl der Parasitierungsereignisse in niedrig angebrachten Nistkästen während der Freilandsaison 1999.

Nistkastenhöhe	Von <i>N. vitripennis</i> parasitierte Proben	Von <i>D. cavus</i> Parasitierte Proben
1,50 m	3 aus 2 Nistk.	9 aus 5 Nistk.
2,00 m	7 aus 2 Nistk.	13 aus 8 Nistk.

Weitere drei lediglich einfach beprobte, niedrig hängende Nistkästen im Gebiet Karlshöhe lieferten die der Tab. 8 entnehmbaren Zahlen von parasitierten Proben.

Tab. 8: Anzahl der von *N. vitripennis* oder *D. cavus* parasitierten Proben in drei niedrig angebrachten Nistkästen im Gebiet Karlshöhe 1999.

Kasten	Höhe	Nest	<i>N. vitripennis</i>	<i>D. cavus</i>
1.	1,45 m	Blaumeise	9	5
2.	1,45 m	Kleiber	2	0
3.	1,50 m	–	0	6

3.1.1.5. Versuch mit Wirtspuparien inkl. Diapauselarven von *N. vitripennis*

Von den in 15 Karlshöher Nistkästen an der Nestoberfläche ausgelegten Probenröhrchen mit insgesamt (15x5=) 75 Puparien von *C. vomitoria*, die *N. vitripennis*-Diapauselarven enthielten, schlüpften aus 10 von 75 Puparien (13,3 %) *D. cavus*-Imagines. Diese stammten aus 5 Proben bzw. Nistkästen. In der Vorwoche (08.-15.09.) war *D. cavus* in 13 der insgesamt 15 Karlshöher Nistkästen nachgewiesen worden.

Aus den betr. 10 Puparien schlüpften nach 3-monatiger Kühlung keine *N. vitripennis*-Imagines mehr, es fanden sich nach späterer Sektion lediglich abgestorbene, verschrumpelte Larven. Aus den übrigen 65 Puparien schlüpften nach induziertem Ende der Diapause *N. vitripennis*-Imagines. Weitere *D. cavus*-Imagines waren nicht mehr zu registrieren.

Bei nachträglicher Auszählung wurde pro ausgebrachtem Puparium ein ursprünglicher Mittelwert von 13,9 Diapauselarven von *N. vitripennis* ermittelt.

Der Mittelwert schlüpfender *D. cavus*-Imagines pro Puparium beträgt 2,9 (n=10). In der Vorwoche (08.-15.09.), aus nicht *N. vitripennis*-Diapauselarven enthaltenden Wirtspuparien, beträgt er 7,4 (n=29, nur Karlshöhe) und ist sehr signifikant höher ($p < 0,01$).

3.1.2. Zweite Saison 2000

3.1.2.1. Parasitierungsraten und Phänologien 2000

Von den 40 Nistkästen waren in dieser Brutsaison 19 Kästen (47,5 %) durch Vögel besetzt worden: 6 von 16 Kästen (37,5 %) in Karlshöhe, 13 von 24 Kästen (54,2 %) im Stabel. In die restlichen 21 leeren Kästen wurden im Vorjahr eingesammelte Nester gelegt.

Von den 19 besetzten Nistkästen wiesen zu Beginn der 1. Probenwoche (31.5. / 1.6.) noch 12 Kästen Brutgeschehen (Brut oder Jungvögel) auf; in den restlichen 7 waren die Jungvögel bereits ausgeflogen (hauptsächlich Stare) oder die Gelege verlassen worden. Die registrierten Brutvogelspezies sowie das Auftreten von toten Jungvögeln in den Kästen sind in der Tab. 15 unter 3.1.3.1. dargestellt. Von den 40 einbezogenen Nistkästen fanden innerhalb der 13 Probenwochen in 39 Kästen (97,5 %) Parasitierungen durch *N. vitripennis* oder *D. cavus* bzw. beide Arten statt. In 22 (56,4 %) dieser 39 Kästen wurden beide Arten festgestellt, in 15 Kästen (38,5 %) lediglich *D. cavus*, in 2 Kästen (5,1 %) nur *N. vitripennis* ($p < 0,001$).

Für die 39 Nester mit festgestellten Parasitierungen resultierte bei der Nesthöhe ein Median von 5,0 cm, hinsichtlich des Nestgewichtes ein Median von 30,0 g. Anhand dieser Schwellenwerte erfolgte auf gleiche Weise wie in der 1. Saison 1999 die Bildung von 2 Nestklassen. Der 1. Nestklasse wurden daraufhin 18 Nester, der 2. Nestklasse 21 Nester zugeordnet. Von den innerhalb der 13 Probenwochen insgesamt ausgebrachten 1040 Proben fanden in 352 (33,8 %) erfolgreiche Parasitierungen durch *N. vitripennis* und / oder *D. cavus* statt, aus denen Imagines gewonnen wurden. Nur *N. vitripennis* schlüpfte aus 109 Proben (31,0 %), nur *D. cavus* aus 210 (59,7 %) und beide Spezies gemeinsam aus 33 Proben (9,4 %).

Außerdem schlüpften zwei weitere Arten der Chalcidoidea, jeweils nur aus einem einzelnen Nistkasten, aus den Proben:

1. *Melittobia acasta* Walker (Familie Eulophidae; Gebiet: Karlshöhe; Nesttyp: Feldsperling; 2 Proben aus 2 aufeinanderfolgenden Wochen: 12.07. und 19.07.)
2. *Eurytoma* sp. (Familie: Eurytomidae; Gebiet: Stabel; Nesttyp: Meise; 4 Proben aus 2 aufeinanderfolgenden Wochen: 24.08. und 31.08.)

Statistische Vergleiche der Parasitierungsereignisse in bezug auf die Nest- bzw. Vogelarten sowie das Vorhandensein von aktuellen Bruten in den Kästen werden unter Vereinigung mit der 1. Saison in 3.1.3. aufgeführt.

Innerhalb der 352 Proben wurden 842 (47,8 %) von insgesamt 1760 enthaltenen Wirtspuppen erfolgreich parasitiert. 324 Wirtspuppen wurden innerhalb der 109 Proben parasitiert, aus denen nur *N. vitripennis* schlüpfte und 404 Puppen innerhalb der 210 Proben, aus denen nur *D. cavus*-Imagines gewonnen wurden.

114 Wirtsindividuen wurden innerhalb der 33 Proben erfolgreich parasitiert, aus denen beide Arten schlüpften. Multiparasitismus, der zu Imagines von beiden Arten aus demselben Wirtsindividuum führte, kam bei insgesamt 28 von diesen 114 Puparien vor (24,6 %). Sie stammten aus 24 von den 33 Proben. Von diesen 28 Puparien waren 18 an der Nestoberfläche, 10 im Nistmaterial ausgebracht worden. *N. vitripennis* parasitierte durchschnittlich 2,9 von 5 Wirtsuppen pro Probenröhrchen ($n=142$), *D. cavus* 1,9 von 5 Puppen ($n=243$). Der Unterschied ist höchst signifikant ($p < 0,001$).

In der ersten Probenwoche vom 31.5. / 01.6. - 07. / 08.06. (am erstgenannten Datum erfolgte der Probenwechsel in Karlshöhe, am zweitgenannten im Stabel) waren bereits beide Parasitoidenarten präsent. Die Phänologie beider Spezies ist in Abb. 10 anhand der pro Probe registrierten Schlupfereignisse dargestellt.

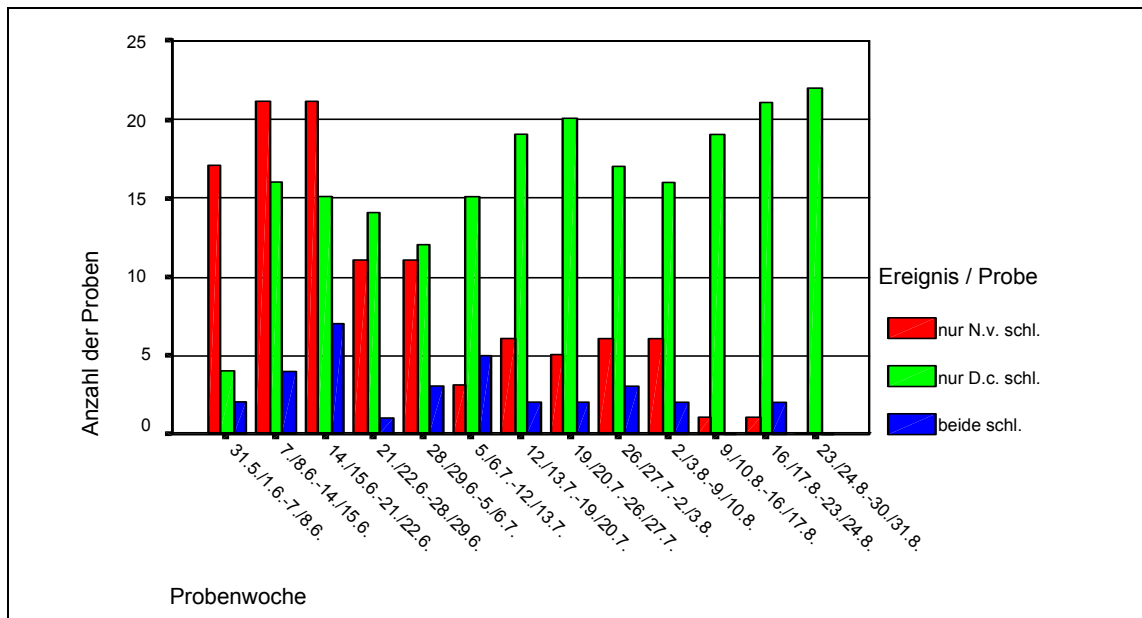


Abb. 10: Phänologie von *N.vitripennis* und *D.cavus* bzgl. des Schlupfereignisses pro Probenröhrchen in der Freilandsaison 2000.

Die Veränderung der Häufigkeitsverhältnisse zwischen den drei Schlupfereignissen ist über die 13 Probenwochen höchst signifikant ($p < 0,001$).

Wie in der ersten Freilandsaison gehörten auch diesmal sämtliche in den Wirtspuparien gefundenen Diapauselarven der Art *N. vitripennis* an, wie sich nach späterer Verpuppung erwies. Die Phänologie der Diapause von *N. vitripennis* in sämtlichen Proben unter Einschluß des noch registrierten Brutgeschehens (Brut und Jungvögel) demonstriert Abb. 11. Zur Anschauung ist hier auch die Zahl der registrierten Kästen mit Brutgeschehen in der Woche vor dem Beginn der Probennahmen integriert.

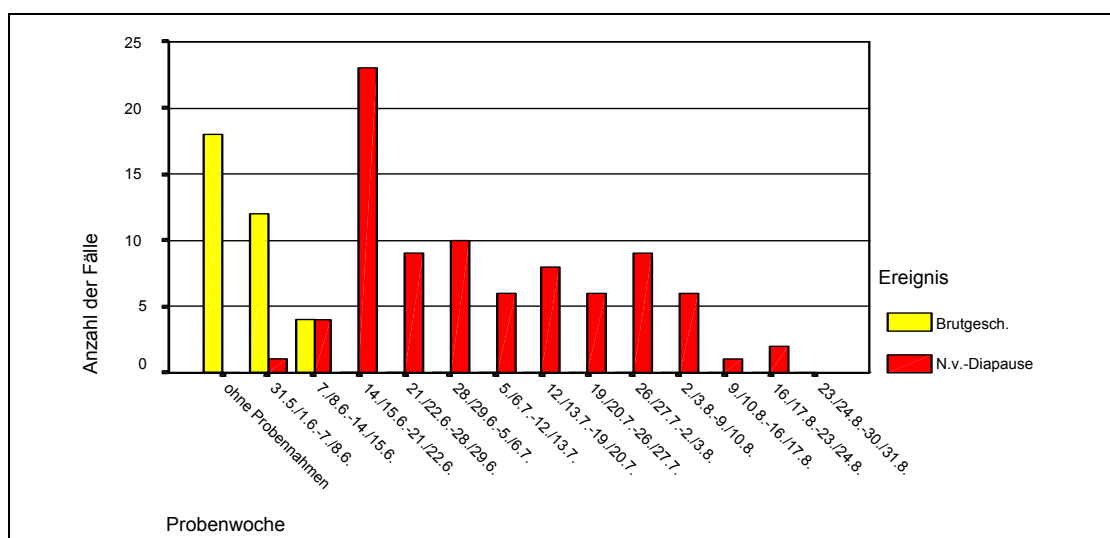


Abb. 11: Auftreten von *N. vitripennis*-Diapauselarven in den Proben im Vergleich zum Brutgeschehen (Bruten und Jungvögel in den betr. Kästen) in der Freilandsaison 2000.

Die mittleren Eisummen (Anzahl schlüpfender Imagines + determinierbarer, abgestorbener Jungstadien: Larven und Puppen) pro Probe wurden für beide Spezies auf identische Weise ermittelt wie in der ersten Saison 1999. Die mittlere Eisumme pro Probe beträgt für *N. vitripennis* insgesamt 39,6 (n=142). Für *D. cavus* ergibt sich ein Mittelwert von 19,5 (n=243). Der Unterschied ist höchst signifikant ($p < 0,001$).

Die mittleren Eisummen über den Verlauf der 13 Probenwochen sind in den Abb. 12 und 13 für jede Art separat dargestellt.

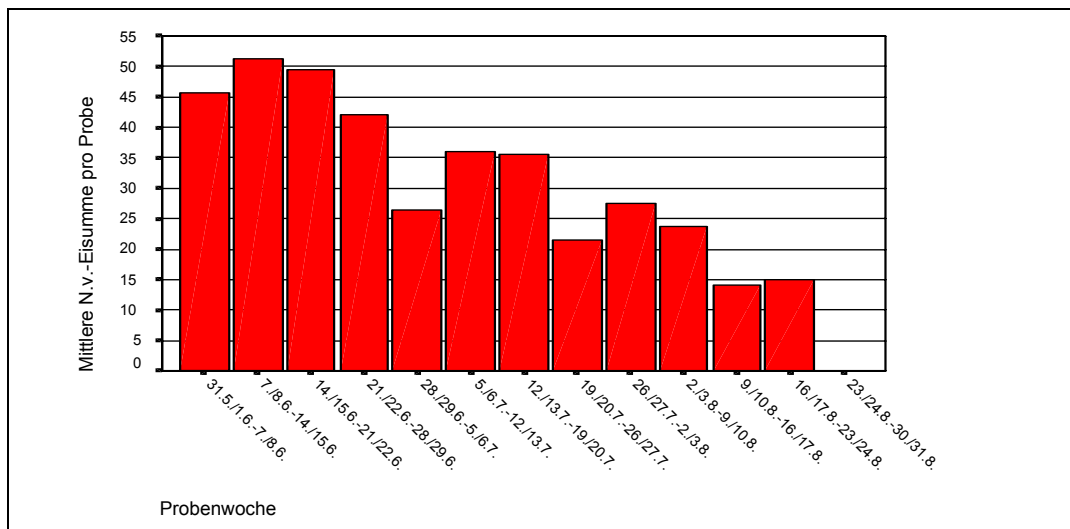


Abb. 12: Zeitliche Veränderung der mittleren Eisumme pro Probe von *N. vitripennis* über 13 Probenwochen der Freilandsaison 2000.

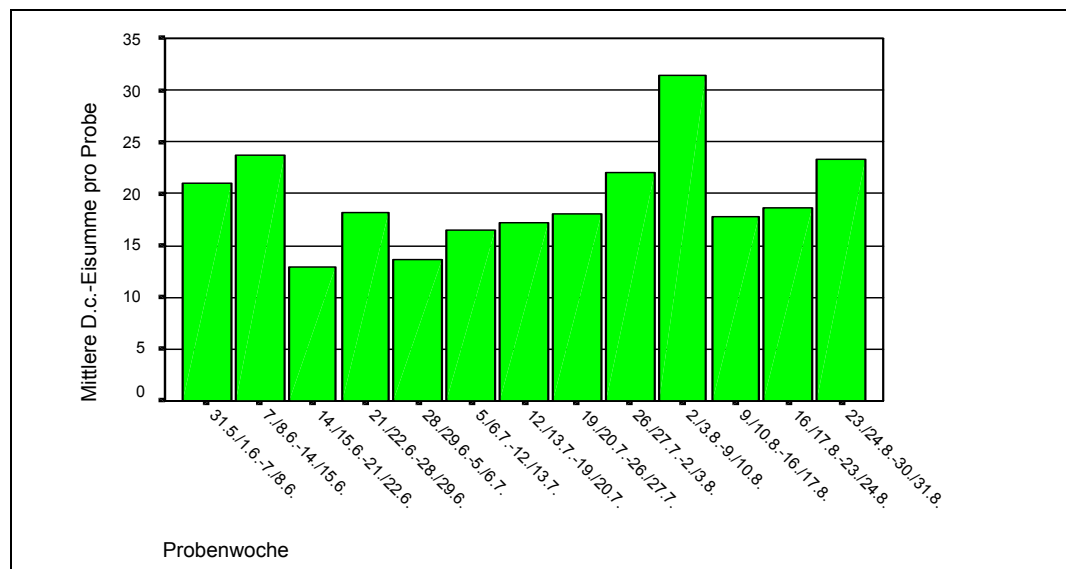


Abb. 13: Zeitliche Veränderung der mittleren Eisumme pro Probe von *D. cavus* über 13 Probenwochen der Freilandsaison 2000.

Die Mittelwertsveränderungen über die 13 Probenwochen sind für *N. vitripennis* sehr signifikant ($p < 0,01$), für *D. cavus* signifikant ($p < 0,05$).

In Tab. 9 werden die 13 Probenwochen in zwei Zeitphasen zusammengefaßt (Phase 1: 1.-7. Probenwoche; Phase 2: 8.-13. Probenwoche).

Danach ist für jede Spezies ein Mittelwertsvergleich zwischen der ersten und zweiten Saisonhälfte zu ziehen.

Tab. 9: Durchschnittliche Eisummen (Imagines und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* und *D. cavus* pro Probe, getrennt nach zwei Zeitphasen der Freilandsaison 2000.

Art	Probenwochen 1-7	Probenwochen 8-13
<i>N. vitripennis</i>	43,6 (n=114)	23,1 (n= 28)
<i>D. cavus</i>	17,3 (n=119)	21,7 (n=124)

Die Mittelwerte der Eisummen pro Probe unterscheiden sich zwischen den beiden Zeitphasen bei *N. vitripennis* höchst signifikant ($p < 0,001$), bei *D. cavus* signifikant ($p < 0,05$).

3.1.2.2. Probengebiete 2000

In Abb. 14 sind die Zahlen der Proben für die drei Schlupfereignisse getrennt nach den zwei Untersuchungsgebieten dargestellt. Die Unterschiede zwischen den Gebieten und Ereignissen sind insgesamt höchst signifikant ($p < 0,001$).

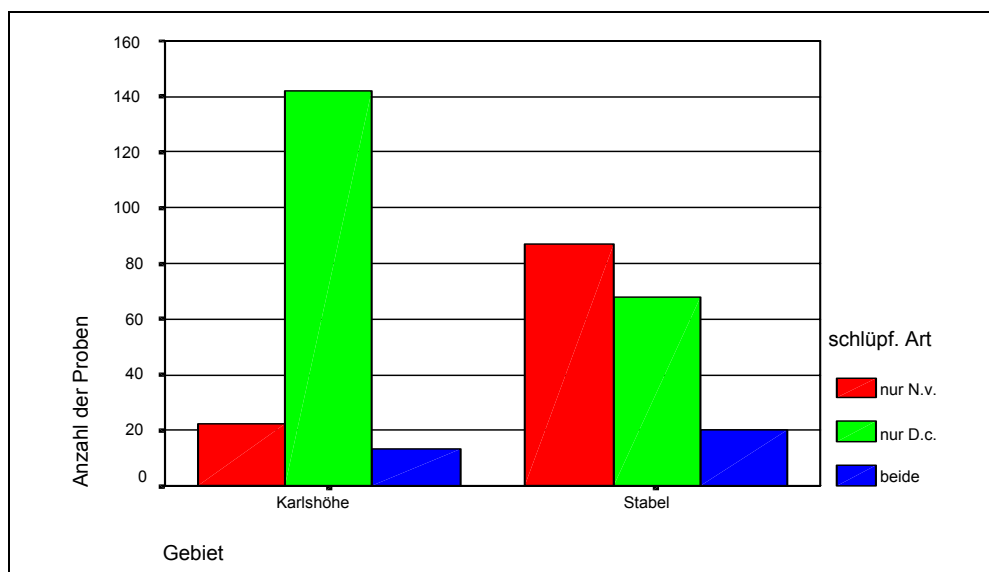


Abb. 14: Vergleich von zwei Probengebieten in der Freilandsaison 2000 hinsichtlich der Anzahl parasitierter Proben mit definiertem Schlupfereignis.

Für die Einzelvergleiche wurde die Zahl der Proben, aus denen beide Parasitoidenarten gewonnen wurden, jeweils addiert. Folgende Signifikanzen sind zu erwähnen:

1. In Karlshöhe schlüpfte *D. cavus* weitaus häufiger aus den Proben als *N. vitripennis* (155:35; $p < 0,001$).
2. *N. vitripennis* schlüpfte häufiger aus den Proben vom Stabel als aus denjenigen, die von Karlshöhe stammten (107:35; $p < 0,001$).
3. *D. cavus* dagegen wurde viel häufiger aus Proben in Karlshöhe als aus denjenigen im Stabel gewonnen (155:88; $p < 0,001$).

3.1.2.3. Probenlage und Nestklassen 2000

Werden die 352 Proben mit erfolgreichen Parasitierungen hinsichtlich ihrer Lage im Nistkasten und des jeweiligen Schlupfereignisses getrennt, so ergibt sich die Verteilung in Tab. 10.

Tab. 10: Anzahl der Proben, getrennt nach Schlupfereignis pro Probe und Probenlage, in der Freilandsaison 2000.

Anzahl			Probenlage		Gesamt
			Oberfl.	Nistmat.	
schlüpf.	nur N.v.		50	59	109
Spezies	nur D.c.		138	72	210
	beide		20	13	33
Gesamt			208	144	352

Die Häufigkeitsunterschiede zwischen den Probenlagen und Schlupfereignissen sind insgesamt sehr signifikant ($p < 0,01$). Für Einzelvergleiche wurde die Zahl der Proben, aus denen Imagines beider Parasitoide schlüpften, jeweils hinzugefügt.

Probenlagenvergleich für jede Art:

Für *N. vitripennis* resultiert keine Signifikanz zwischen den beiden Probenlagen (70:72), allerdings für *D. cavus* (158:85; $p < 0,001$).

Artvergleich für jede Probenlage:

D. cavus schlüpfte höchst signifikant häufiger aus Proben an der Oberfläche als *N. vitripennis* (158:70; $p < 0,001$), für die Proben aus dem Nistmaterial ergibt sich keine Signifikanz (85:72; $p > 0,2$).

Bei Trennung nach den aus Nestgewicht und -höhe erstellten zwei Nestklassen ergeben sich die Werte in Tab. 11.

Tab. 11: Anzahl der Proben, getrennt nach Nestklasse, Schlupfereignis pro Probe und Probenlage, in der Freilandsaison 2000.

Anzahl			Probenlage		Gesamt
Nestklasse			Oberfl.	Nistmat.	
1.Klasse	schl.Spezies	nur N.v.	17	18	35
		nur D.c.	75	40	115
		beide	8	7	15
	Gesamt		100	65	165
2.Klasse	schl.Spezies	nur N.v.	33	41	74
		nur D.c.	63	32	95
		beide	12	6	18
	Gesamt		108	79	187

Die Häufigkeitsunterschiede zwischen den beiden Probenlagen sind insgesamt innerhalb der 1. Nestklasse nicht signifikant ($p > 0,05$), allerdings innerhalb der 2. Nestklasse ($p < 0,01$).

Probenlagenvergleich getrennt nach Nestklassen für jede Art:

Während sich für *N. vitripennis* bei Trennung nach den Nestklassen keine sicherbaren Unterschiede zwischen den Probenlagen ergeben, schlüpfte *D. cavus* in beiden Nestklassen sehr signifikant häufiger aus Proben an der Oberfläche als aus denen im Nistmaterial (1. Nestkl.: 83:47; 2. Nestkl.: 75:38; $p < 0,01$).

Artvergleich getrennt nach Nestklassen für jede Probenlage:

In der 1. Nestklasse schlüpfte *D. cavus* höchst signifikant häufiger aus den Oberflächen-Proben als *N. vitripennis* (83:25), in der 2. Nestklasse sehr signifikant häufiger (75:45; $p < 0,01$). *D. cavus* übertrifft *N. vitripennis* hinsichtlich der Anzahl der Proben mit erfolgreichen Parasitierungen zwar sehr signifikant im Nistmaterial innerhalb der 1. Nestklasse (47:25; $p = 0,01$), nicht jedoch in den Nestern der 2. Nestklasse (47:38; $p > 0,2$).

Insgesamt ergibt sich, bei Vernachlässigung des Faktors der Probenlage, eine höchste Signifikanz für die Häufigkeitsdifferenzen zwischen Nestklassen und Arten ($p < 0,001$). Unter Zurechnung der Puparien, aus denen beide Arten schlüpften, ergeben sich die folgenden Einzelvergleiche:

Nestklassenvergleich für jede Art:

N. vitripennis schlüpfte in der 1. Nestklasse mit 50 Fällen höchst signifikant seltener als in der 2. Nestklasse mit 92 Proben ($p < 0,001$). *D. cavus* dagegen schlüpfte in der 1. Klasse aus 130, in der 2. Klasse aus 113 Proben, dies ergibt keine signifikante Differenz ($p > 0,2$).

Artvergleich für jede Nestklasse:

In der 1. Nestklasse parasitierte *D. cavus* insgesamt höchst signifikant häufiger als *N. vitripennis* ($p < 0,001$); in der 2. Klasse besteht kein signifikanter Unterschied zwischen den Arten ($p > 0,1$).

Erfolgt nun bei Zusammenfassung der 13 Probenwochen zu zwei Zeitperioden (1. Periode: PW 1-7; 2. Periode: PW 8-13) eine Trennung nach der Probenlage, so resultieren die in den Abb. 15 und 16 für beide Arten dargestellten Werte.

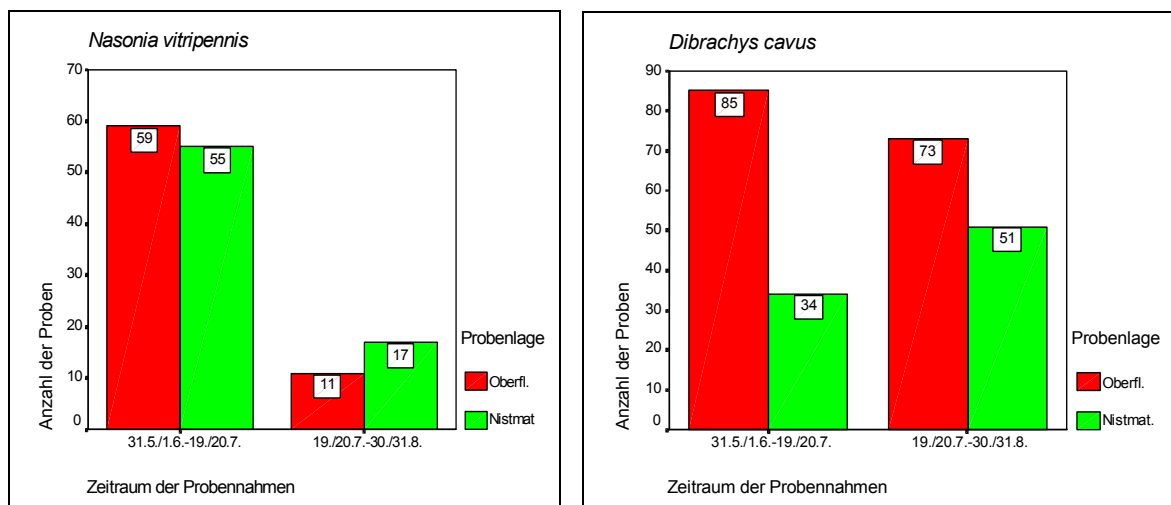


Abb. 15 / 16: Anzahl der durch *N. vitripennis* / *D. cavus* parasitierten Proben in der Freilandsaison 2000 unter Trennung nach zwei Probenlagen und zwei Zeitphasen.

Die Veränderung des Häufigkeitsverhältnisses zwischen den Probenlagen von der 1. zur 2. Periode ergibt bei *N. vitripennis* keine Signifikanz ($p > 0,1$), jedoch bei *D. cavus* ($p < 0,05$). Bei *N. vitripennis* ergeben sich innerhalb beider Perioden keine signifikanten Häufigkeitsunterschiede zwischen den Probenlagen. Bei *D. cavus* resultieren dagegen Signifikanzen in beiden Perioden (1.: $p < 0,001$; 2.: $p < 0,05$).

Für beide Probenlagen sind die Häufigkeitswerte bei *N. vitripennis* in der ersten Phase jeweils höchst signifikant größer als in der zweiten ($p < 0,001$). Bei *D. cavus* resultieren hier keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,3$ bzw. $p > 0,06$).

Tab. 12 gibt für jede Spezies Auskunft über die Anzahl der Fälle, in denen beide Proben oder nur eine einzelne Probe (entweder an der Oberfläche oder im Nistmaterial) pro Nistkasten von der jeweiligen Art parasitiert wurden.

Tab. 12: Anzahl der von *N. vitripennis* und *D. cavus* während der Freilandsaison 2000 pro Woche und Nistkasten erzielten Parasitierungsleistungen.

Parasit. Proben / Kasten	<i>N. vitripennis</i>	<i>D. cavus</i>
Nur Probe an Oberfläche	21 (22,6 %)	102 (54,5 %)
Nur Probe im Nistmat.	23 (24,7 %)	29 (15,5 %)
Beide Proben	49 (52,7 %)	56 (29,9 %)

Folgende Signifikanzen sollen erwähnt werden:

1. *N. vitripennis* parasitierte sehr signifikant häufiger Puppen im gesamten Probenpaar als lediglich in einer einzelnen Probe ($p < 0,01$).
2. Wenn *D. cavus* lediglich in einer der beiden Proben pro Kasten Wirtspuppen parasitierte, so war dies höchst signifikant öfter in derjenigen an der Oberfläche als in der im Nistmaterial verborgenen Probe der Fall ($p < 0,001$).
3. *D. cavus* parasitierte höchst signifikant häufiger ausschließlich Puppen in der Oberflächen-Probe als im gesamten Probenpaar ($p < 0,001$).
4. *D. cavus* parasitierte höchst signifikant häufiger lediglich die Wirte in der Oberflächen-Probe als *N. vitripennis* ($p < 0,001$).

Hinsichtlich der mittleren Anzahl parasitierter Puppen pro Probe ergibt sich bei Trennung nach den Probenlagen: Die Mittelwerte für die zwei Probenlagen sind für *N. vitripennis* identisch (2,9). *D. cavus* parasitierte im Schnitt 2,0 von 5 Puppen an der Nestoberfläche, im Nistmaterial 1,7 von 5 Puppen. Der Unterschied ist signifikant ($p < 0,05$).

Tab. 13 sind die Mittelwerte der Eisummen pro Probe für beide Spezies und Probenlagen, sowohl mit als auch ohne Trennung nach den zwei Nestklassen, zu entnehmen.

Tab. 13: Durchschnittliche Eisummen (Imagines und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* und *D. cavus* pro Probe, getrennt nach zwei Probenlagen und Nestklassen in der Freilandsaion 2000.

Nestklasse	Probenlage		N.v.-Eisumme	D.c.-Eisumme
1.Klasse	Oberfl.	Mittelwert	39,64	23,52
		N	25	83
	Nistmat.	Mittelwert	40,04	20,87
		N	25	47
	Insgesamt	Mittelwert	39,84	22,56
		N	50	130
2.Klasse	Oberfl.	Mittelwert	42,56	16,19
		N	45	75
	Nistmat.	Mittelwert	36,47	15,58
		N	47	38
	Insgesamt	Mittelwert	39,45	15,98
		N	92	113
Insgesamt	Oberfl.	Mittelwert	41,51	20,04
		N	70	158
	Nistmat.	Mittelwert	37,71	18,51
		N	72	85
	Insgesamt	Mittelwert	39,58	19,50
		N	142	243

Bezüglich der Probenlage im Nistkasten ergeben sich für der mittleren Eisummen beider Arten keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,4$), auch nicht bei weiterer Trennung der Mittelwerte nach den zwei Nestklassen.

Eine zweifaktorielle univariate Varianzanalyse unter Berücksichtigung der Faktoren Probenlage und Nestklasse, für jede Spezies separat durchgeführt, liefert bei *N. vitripennis* keine Signifikanzen (weder Probenlage bzw. Nestklasse einzeln noch die Wechselwirkung zwischen beiden). Bei *D. cavus* resultiert eine Signifikanz nur hinsichtlich der Nestklasse ($p < 0,01$).

Werden die nach Spezies und Probenlage erstellten mittleren Eisummen nun hinsichtlich der zwei Zeitphasen aufgeteilt, so ergeben sich die Mittelwerte in Tab. 14.

Tab. 14: Durchschnittliche Eisummen (Imagines und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* und *D. cavus* pro Probe, getrennt nach zwei Probenlagen und Zeitphasen in der Freilandsaion 2000.

Probenlage	<i>N. vitripennis</i> Probenwo.1-7	<i>D. cavus</i> Probenwo.1-7	<i>N. vitripennis</i> Probenwo.8-13	<i>D. cavus</i> Probenwo.8-13
Oberfläche	44,1	18,9	27,5	21,4
Nistmaterial	43,1	13,3	20,2	22,0

Ein signifikanter Mittelwertsunterschied zwischen den Probenlagen innerhalb der Perioden ergibt sich lediglich für *D. cavus* in der 1. Zeitphase (18,9:13,3; $p < 0,05$).

3.1.3. Gesamtdarstellung der Freilanduntersuchung

3.1.3.1. Vogelarten

In Tab. 15 sind für beide Probensaisons jeweils Angaben über die Häufigkeiten der einzelnen Brutvogelarten in den drei bzw. zwei Probengebieten zu finden, wobei Nistkästen, in denen tote Jungvögel registriert wurden, separat dargestellt werden. Einbezogen werden alle 82 Nistkästen, in denen Parasitierungen stattfanden. In der 1. Saison waren dies 43 Kästen, in der 2. Saison 39 Kästen (unter „Meisen“ werden Blau- und Kohlmeisen sowie 1 x Sumpfmelie zusammengefaßt; Trauerschn.=Trauerschnäpper; Rotschw.=Gartenrotschwanz.

Wissensch. Artnamen: siehe Diskussion).

Tab. 15: Häufigkeit registrierter Bruten für alle in die Freilandpraxis 1999 und 2000 integrierten Vogelarten, unter Trennung nach Aaspräsenz sowie drei Probengebieten: KH=Karlshöhe; ST=Stabel; AM=Altenmühlen (2000 ohne Gebiet AM).

Anzahl				Saison		Gesamt
Aas im Nest	Vogelart			1999	2000	
nein	Meisen	Gebiet	KH	7	10	17
			ST	8	15	23
			AM	5		5
		Gesamt		20	25	45
	Feldsperl.	Gebiet	KH	4	5	9
			ST	2	2	4
			AM	1		1
		Gesamt		7	7	14
	Star	Gebiet	ST	5	4	9
		Gesamt		5	4	9
	Trauerschn.	Gebiet	AM	1		1
		Gesamt		1		1
	Rotschw.	Gebiet	KH		1	1
		Gesamt			1	1
ja	Meisen	Gebiet	KH	3	1	4
			ST	4	1	5
			AM	1		1
		Gesamt		8	2	10
	Feldsperl.	Gebiet	KH	1		1
			AM	1		1
		Gesamt		2		2

In lediglich 8 Nistkästen wurden keine Parasitierungen registriert.

Es waren dies in der 1. Saison 7 Nester: 1 Nest im Stabel (Star), 6 Nester in Altenmühlen (4 x Meisen, 2 x Feldsperling). In der 2. Saison wurde nur 1 Nest (Stabel: Feldsperling) nicht von den Parasitoiden aufgesucht. Tab. 16 zeigt die Anzahl der Nester mit registriertem Parasitierungsereignis für jede Kategorie der Vogelarten.

Tab. 16: Anzahl der Nester mit definiertem Parasitierungsereignis (nur *N. vitripennis*, nur *D. cavus* oder beide traten im Nistkasten auf), getrennt nach Brutvogelarten während der Freilanduntersuchung 1999 und 2000.

Anzahl		Vogelart					Gesamt
		Meisen	Feldsperl.	Star	Trauerschn.	Rotschw.	
Parasit.	Nur N.v.	5		1			6
	Nur D.c.	16	8				24
	beide	34	8	8	1	1	52
Gesamt		55	16	9	1	1	82

Für eine statistische Prüfung der Artabundanzen bzgl. der Vogel-/Nestarten werden lediglich Feldsperlings-, Meisen- sowie Starennester als Kategorien berücksichtigt. Für den Test werden pro Art jeweils die Nester, in denen beide Parasitoidenarten vorkamen, addiert. Es ergeben sich die Zahlen in Tab. 17. Die Prozentangaben beziehen sich auf die Gesamtzahl der Nistkästen, in denen die jeweilige Art auftrat, so daß ein direkter Artvergleich innerhalb der Vogelkategorien ermöglicht wird.

Tab. 17: Abundanzen von *N. vitripennis* und *D. cavus* in Meisen-, Feldsperlings- und Starennestern während der Freilanduntersuchung 1999-2000.

Art im Nest	Meisen (n=55)	Feldsperl. (n=16)	Star (n=9)	Gesamt
<i>N.vitripennis</i>	39 (69,6 %)	8 (42,3 %)	9 (100 %)	56
<i>D.cavus</i>	50 (90,9 %)	16 (100 %)	8 (88,9 %)	74

Hinsichtlich der prozentualen Häufigkeiten besteht zwischen beiden Arten insgesamt kein signifikanter Unterschied ($p > 0,2$).

Um festzustellen, ob die Parasitoide allgemein zwischen den Vogelarten bzw. Nesttypen Präferenzen setzen, müssen die 8 Nistkästen, in denen keine Parasitierungen registriert wurden, addiert werden.

Von den somit insgesamt 59 Meisennestern wurden 55 (93,2 %) von den Parasitoiden genutzt; von den 19 Feldsperlingsnestern 16 (84,2 %), und von den 10 Starennestern 9 Nester (90 %) ($p > 0,7$).

N. vitripennis trat in 66,1 % der Meisennester, in 42,1 % der Feldsperlings- sowie in 90 % der Starennester auf. Es ergibt sich ein höchst signifikanter Unterschied zwischen den prozentualen Häufigkeiten ($p < 0,001$).

D. cavus konnte in 84,7 % der Meisennester, in 84,2 % der Feldsperlings- sowie in 80 % der Starennester registriert werden. Die Prozentwerte unterscheiden sich nicht signifikant ($p > 0,9$).

3.1.3.2. Aktuelle Bruten und Aas

Von den 82 Nistkästen, in denen Parasitierungen festgestellt wurden, waren in 53 Kästen (64,6 %) aktuelle Bruten registriert worden. In den restlichen 29 Nistkästen befanden sich (in der 1. Saison 1999) entweder noch alte Nester, oder es wurden früher eingesammelte Nester in leere Kästen eingebracht (hauptsächlich 2. Saison 2000).

Von den 53 Nistkästen mit aktuellen Bruten wurde *N. vitripennis* in 46 Kästen (86,8 %) festgestellt, *D. cavus* in 49 Kästen (92,5 %).

Von den 29 Nistkästen mit alten Nestern wurde *N. vitripennis* in 12 Kästen (41,4 %) registriert, *D. cavus* in 27 Kästen (93,1 %).

Bezüglich der vier prozentualen Häufigkeiten ergibt sich insgesamt ein sehr signifikanter Unterschied zwischen den Arten ($p < 0,01$).

In 12 Nestern (22,6 %) aus den insgesamt 53 Kästen mit aktuellen Bruten wurden tote Jungvögel registriert. In 11 dieser Nester mit Aas traten beide Parasitoidenarten auf, in einem Nest nur *N. vitripennis*. Da bei den restlichen 70 Nestern ohne Aas viele Einflüsse eine Rolle spielen (z.B. derjenige einer aktuellen Brut, s.o.), erscheint ein statistischer Vergleich hinsichtlich der Aas-Kästen nicht aussagekräftig.

3.1.3.3. Direkter Vergleich der zwei Probensaisons

Für eine Gegenüberstellung der Häufigkeiten und Mittelwerte beider Saisons wurden für 1999 die Probenwochen 4, 5, 19 und 20 ausgeschlossen. Es verblieben somit 13 Probenwochen aus Juni, Juli und August, die jeweils mit den entsprechenden 13 Wochen der Saison 2000 vergleichbar sind. Tab. 18 zeigt die Häufigkeiten für drei Schlupfereignisse pro Probe (die Werte für *N. vitripennis* bzw. *D. cavus* hier inkl. der Proben, aus denen beide Arten gewonnen wurden), getrennt nach Probenlage und Jahr.

Tab. 18: Häufigkeiten definierter Schlupfereignisse pro Probe, getrennt nach Probenlage und Saison der Freilanduntersuchung.

Probenlage & Saison	<i>N. vitripennis</i> schlüpft	<i>D. cavus</i> schlüpft	Beide schlüpfen
Oberfläche 1999	127 (47,7 %)	152 (57,6 %)	23 (59,0 %)
Nistmat. 1999	139 (52,3 %)	112 (42,4 %)	16 (41,0 %)
Oberfläche 2000	70 (49,3 %)	158 (65,0 %)	20 (60,6 %)
Nistmat. 2000	72 (50,7 %)	85 (35,0 %)	13 (39,4 %)

Bei keiner der drei Kategorien besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Jahren hinsichtlich der prozentualen Verteilungen auf die Probenlagen (*N. v.* allein $p > 0,8$; *D. c.* allein $p > 0,3$; beide schlüpfen $p > 0,8$).

Innerhalb des Zeitraumes von 3 Monaten wurde *N. vitripennis* 1999 aus 266 Proben, im Jahre 2000 aus nur 142 Proben gewonnen ($p < 0,001$). *D. cavus* schlüpfte 1999 aus 264 Proben, 2000 aus 243 Proben ($p > 0,3$). Werden die 4 Werte prozentual verglichen, so ergibt sich insgesamt kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Saisons ($p > 0,05$). Wenn für 1999 auch noch das Gebiet Altenmühlen ausgeschlossen wird, so schlüpfte *N. vitripennis* insgesamt aus 214 und *D. cavus* aus 237 Proben. Werden diese Werte im Vergleich mit der Saison 2000 eingesetzt, so sind keine Änderungen der vorherigen Aussagen zu treffen.

Insgesamt parasitierte *N. vitripennis*, wenn sie die Probe allein nutzte, 1999 in dem dreimonatigen Zeitraum durchschnittlich 3,8 von 5 Wirtspuppen ($n=227$), 2000 dagegen 3,0 von 5 Wirtspuppen ($n=109$). Der Unterschied ist höchst signifikant ($p < 0,001$).

D. cavus parasitierte 1999 im Durchschnitt 2,4 von 5 Puppen ($n=225$), wenn die Proben allein von ihr erfolgreich genutzt wurden. 2000 wurden im Schnitt nur 1,9 von 5 Wirtsindividuen belegt ($n=210$). Auch hier besteht ein höchst signifikanter Unterschied ($p < 0,001$).

Wenn beide Spezies innerhalb derselben Probe parasitierten, so ergibt sich für 1999 ein Mittelwert von 4,1 von 5 Wirtspuppen ($n=39$), für 2000 ein Mittelwert von 3,5 von 5 Puppen ($n=33$). Der Unterschied ist signifikant ($p < 0,05$).

In den Abb. 17 und 18 werden die mittleren Eisummen pro Probe für *N. vitripennis* und *D. cavus* für beide Jahre dargestellt, wobei die sich entsprechenden Wochen paarweise angeordnet sind.

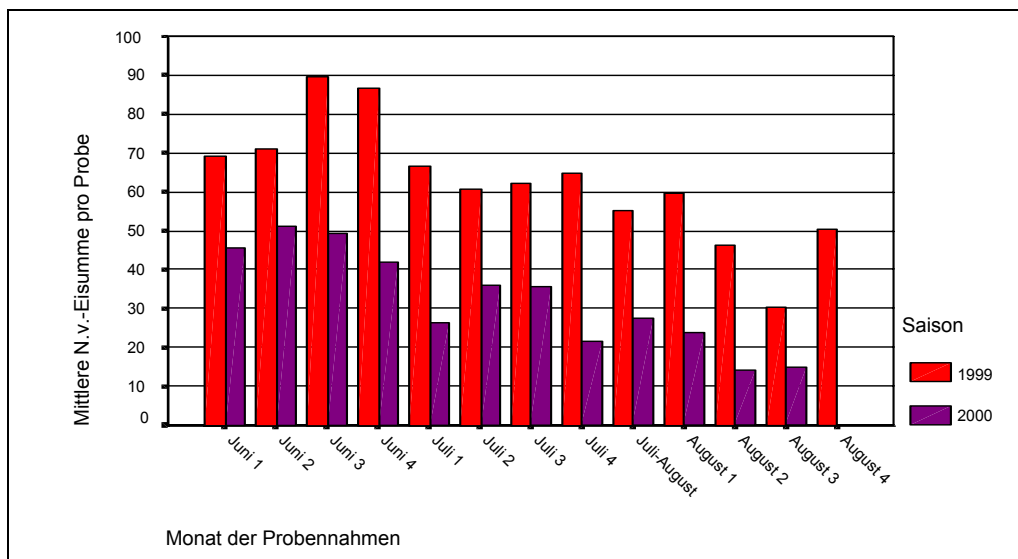


Abb. 17: Saisonvergleich (1999 und 2000) bezüglich der durchschnittlichen Eisummen (Images und tote Jungstadien) von *N. vitripennis* pro Probe während der Monate Juni, Juli und August.

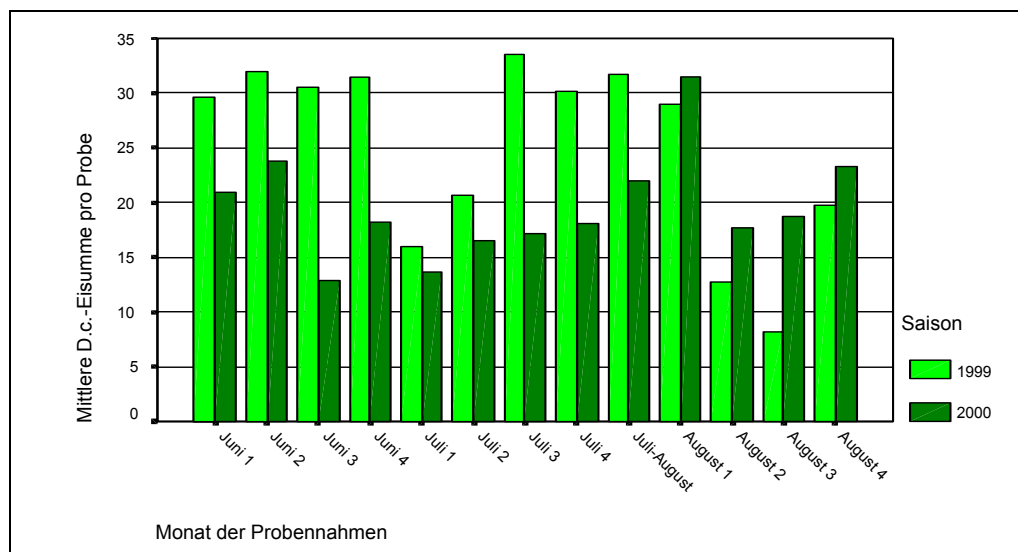


Abb. 18: Saisonvergleich (1999 und 2000) bezüglich der durchschnittlichen Eisummen (Images und tote Jungstadien) von *D. cavus* pro Probe während der Monate Juni, Juli und August.

Insgesamt ist für *N. vitripennis* 1999 in dem hier ausgewählten Zeitraum eine mittlere Eisumme pro Probe von 67,9 (n=264) zu ermitteln. In der Saison 2000 beträgt sie lediglich 39,6 (n=142) ($p < 0,001$). Bei *D. cavus* resultiert für die 1. Saison ein Mittelwert von 27,5 (n=261); für die 2. Saison beträgt er 19,5 (n=243) ($p < 0,001$). Bei Einzelvergleichen zwischen den paarweisen Mittelwerten pro Woche resultieren für *N. vitripennis* signifikante Unterschiede zugunsten der 1. Saison in sämtlichen Wochen außer der ersten Juni- und den letzten drei Augustwochen (Juni 2, Juli 2: $p < 0,05$; August 1: $p < 0,01$; übrige: $p < 0,001$). Für *D. cavus* ergeben sich nur vier signifikante Mittelwertsunterschiede zwischen den beiden Saisons (Juni 3, Juli 3, Juli 4: $p < 0,01$; August 3: $p < 0,05$).

3.2. Laborexperiment zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten

Von den in diesem Versuch insgesamt eingesetzten 1350 Puparien des Wirtes *C. vomitoria* schlüpften aus 1060 Puparien (78,5 %) Imagines von den Parasitoiden.

3.2.1. Häufigkeitsvergleiche von Schlupfereignissen

Tab. 19 demonstriert die Verteilung der 1060 parasitierten Wirtspuppen auf die einzelnen Schichten und Substrate. Eine Trennung nach den beiden Spezies erfolgt hier noch nicht.

Tab. 19: Häufigkeitsverteilung von insgesamt 1060 parasitierten Wirtspuppen auf drei verschiedene Tiefenstufen und Substrate.

Anzahl		Substrat			Gesamt
		Nest Sperling	Nest Meise	Späne	
Tiefe	Oberfl./Nestm.	127	106	106	339
	2,5 cm	126	117	119	362
	5 cm	131	117	111	359
Gesamt		384	340	336	1060

Die Häufigkeitsunterschiede zwischen den drei verwendeten Substraten in bezug auf die Tiefenstufen erweisen sich als nicht signifikant ($p > 0,9$), ebenfalls nicht diejenigen bei alleiniger Betrachtung der Variablen Tiefe ($p > 0,6$) bzw. Material ($p > 0,1$).

Von den 1060 erfolgreich parasitierten Puparien schlüpften aus 931 (87,8 %) allein Imagines von *N. vitripennis*, aus 57 (5,4 %) ausschließlich Imagines von *D. cavus* und aus 72 (6,8 %) Puparien beide Spezies gemeinsam. Diese Häufigkeitsunterschiede sind höchst signifikant ($p < 0,001$). Abb. 19 zeigt die Verteilung der 1060 erfolgreich parasitierten Fliegenpuppen auf die drei Schichten (Oberfläche / Nestmulde, 2,5 cm und 5 cm Tiefe), getrennt nach dem Schlupfereignis. Der Faktor Substrat bleibt hierbei noch unberücksichtigt.

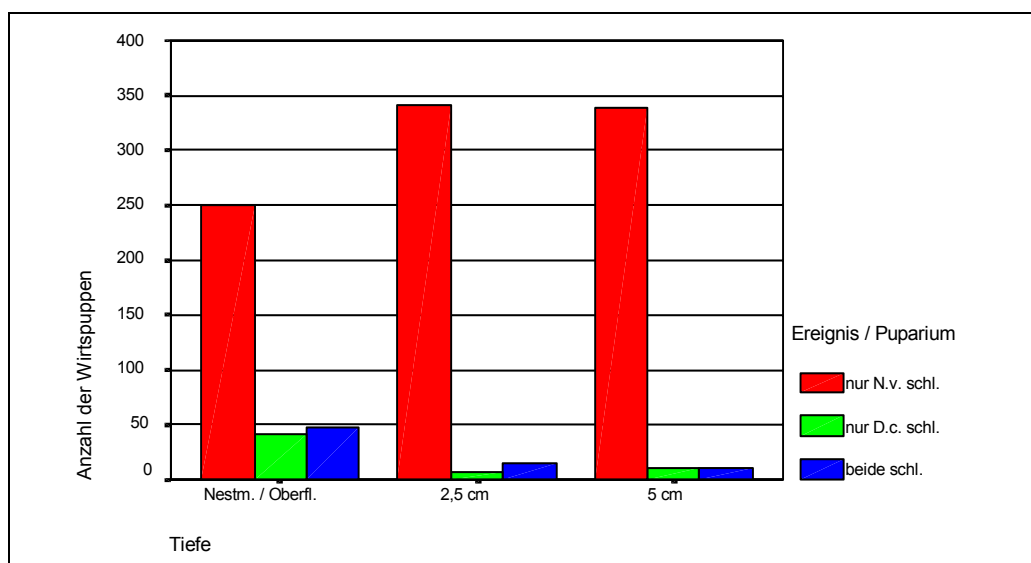


Abb. 19: Häufigkeitsverteilung erfolgreich parasitierter Wirtspuppen auf drei Tiefenstufen, getrennt nach dem Schlupfereignis.

Die Häufigkeitsunterschiede bzgl. der Schlupfereignisse zwischen den drei Tiefenstufen sind insgesamt höchst signifikant ($p < 0,001$). Einzelvergleiche ergeben folgende Ergebnisse:

1. *N. vitripennis* schlüpft allein höchst signifikant seltener aus Puparien an der Oberfläche als in den zwei Tiefenstufen (250:342:339 Puparien; $p < 0,001$)
2. *N. vitripennis*-Imagines schlüpfen auch dann signifikant seltener aus oberflächlich gelegenen Puparien, wenn die multiparasitierten Wirtsindividuen, aus denen Imagines beider Arten gewonnen wurden, hinzugezählt werden (298:356:349 Puparien; $p < 0,05$).
3. *D. cavus* schlüpft allein höchst signifikant häufiger aus Puparien an der Oberfläche als in den zwei Tiefenstufen (41:6:10 Puparien; $p < 0,001$)
4. Beide Arten schlüpfen zusammen aus demselben Wirtspuparium höchst signifikant häufiger an der Oberfläche als in den zwei Tiefenstufen (48:14:10 Puparien; $p < 0,001$).
5. *D. cavus* schlüpft insgesamt höchst signifikant häufiger aus Puparien an der Oberfläche als in den zwei Tiefenstufen (89:20:20 Puparien; $p < 0,001$).

Abb. 20 zeigt die Verteilung der 1060 erfolgreich parasitierten Wirtspuppen auf die drei Substrate, getrennt nach dem jeweiligen Schlupfereignis. Der Faktor Tiefe bleibt unberücksichtigt.

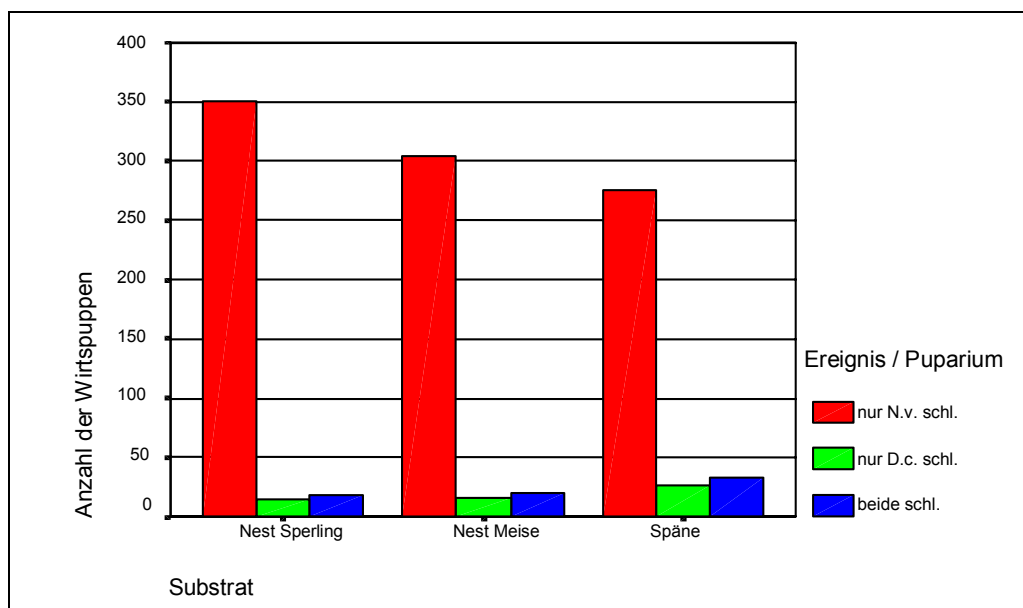


Abb. 20: Häufigkeitsverteilung erfolgreich parasitierter Wirtspuppen auf drei Substrate, getrennt nach dem Schlupfereignis.

Die Häufigkeitsunterschiede bzgl. der Schlupfereignisse zwischen den drei Substraten sind insgesamt sehr signifikant ($p < 0,01$). Hier ergeben sich in Einzelvergleichen die folgenden Signifikanzen:

1. Imagines von *N. vitripennis*, sowohl allein als auch mit Multiparasitismus, wurden sehr signifikant bzw. signifikant häufiger aus Puparien vom Sperlingsnest-Ansatz als aus denjenigen vom Späne-Ansatz gewonnen (351:276 Puparien; $p < 0,01$ bzw. 370:309 Puparien; $p < 0,05$).
2. *D. cavus* allein schlüpfte signifikant häufiger aus Puparien vom Späne-Ansatz als aus denen vom Sperlingsnest-Ansatz (14:27 Puparien; $p < 0,05$).

3. *D. cavus* schlüpfte sehr signifikant bzw. signifikant häufiger aus den Wirten vom Späne-Ansatz als aus denjenigen vom Sperlings- bzw. Meisennest-Ansatz (60:30:30 Puparien; $p < 0,01$ bzw. $p < 0,05$).

Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Faktoren Puparienlage und Substrat ergeben sich die in Abb. 21 veranschaulichten Häufigkeitsverteilungen.

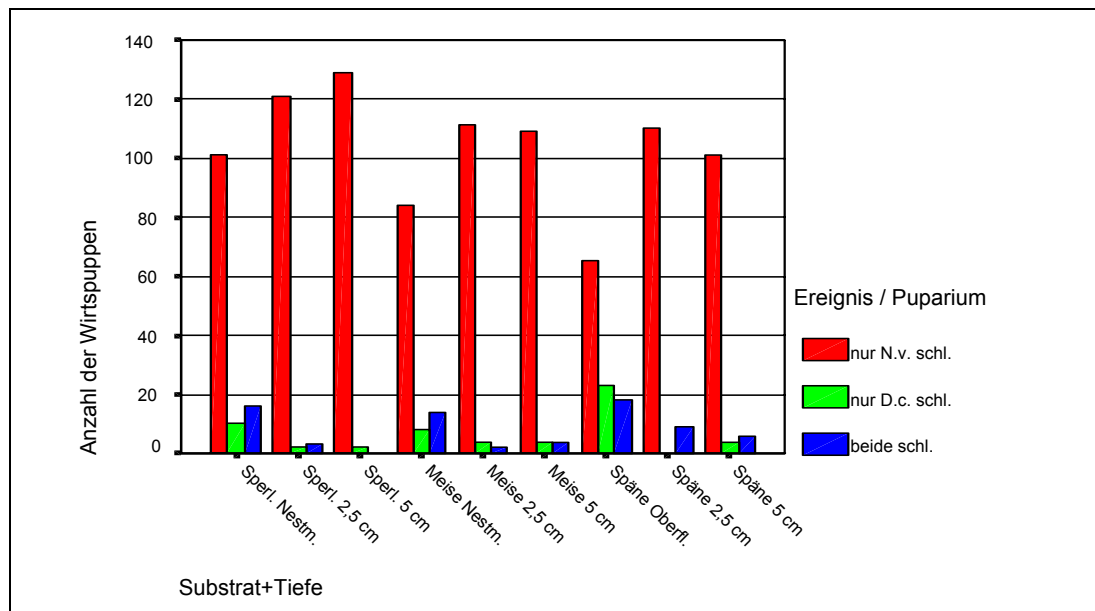


Abb. 21: Häufigkeitsverteilung erfolgreich parasitierter Wirtspuppen auf drei Tiefenstufen in drei Substraten, getrennt nach dem Schlupfereignis.

Insgesamt sind die Häufigkeitsunterschiede hinsichtlich der drei Schlupfereignisse zwischen den in Abb. 21 dargestellten neun Substrat- und Tiefenkombinationen höchst signifikant ($p < 0,001$). Auch besteht für jedes der drei Schlupfereignisse einzeln betrachtet ein höchst signifikanter Gesamtunterschied zwischen den neun Kategorien ($p < 0,001$).

Werden die Werte nach den drei Tiefenschichten aufgeschlüsselt, so resultiert die Übersicht in Tab. 20.

Tab. 20: Häufigkeitsverteilung erfolgreich parasitierter Wirtspuppen auf drei Tiefenstufen, getrennt nach dem Schlupfereignis und Substrat.

Anzahl			Substrat			Gesamt
Tiefe	Schlupfereignis pro Wirtspuparium		Nest Sperling	Nest Meise	Späne	
Oberfl. / Nestm.	Schlupfereignis pro Wirtspuparium	nur N.v. schl.	101	84	65	250
		nur D.c. schl.	10	8	23	41
		beide schl.	16	14	18	48
	Gesamt		127	106	106	339
2,5 cm	Schlupfereignis pro Wirtspuparium	nur N.v. schl.	121	111	110	342
		nur D.c. schl.	2	4		6
		beide schl.	3	2	9	14
	Gesamt		126	117	119	362
5 cm	Schlupfereignis pro Wirtspuparium	nur N.v. schl.	129	109	101	339
		nur D.c. schl.	2	4	4	10
		beide schl.		4	6	10
	Gesamt		131	117	111	359

Es ergeben sich folgende Aussagen:

1. An der Oberfläche unterscheiden sich die drei Substrate sehr signifikant hinsichtlich der Häufigkeiten der drei Schlupfereignisse ($p < 0,01$),
2. in 2,5 cm Tiefe unterscheiden sie sich signifikant ($p < 0,05$);
3. in 5 cm Tiefe ergibt sich keine Signifikanz zwischen den drei Substraten ($p > 0,05$).

Bei einer Trennung der Werte nach den einzelnen Substraten unterscheiden sich die Häufigkeiten der Ereignisse zwischen den drei Tiefenschichten stets höchst oder sehr signifikant (Sperlingsnest: $p < 0,001$, Meisennest: $p < 0,01$, Späne: $p < 0,001$).

Die Abb. 22-24 stellen die Häufigkeitsverteilungen getrennt für die einzelnen drei Schlupfereignisse dar.

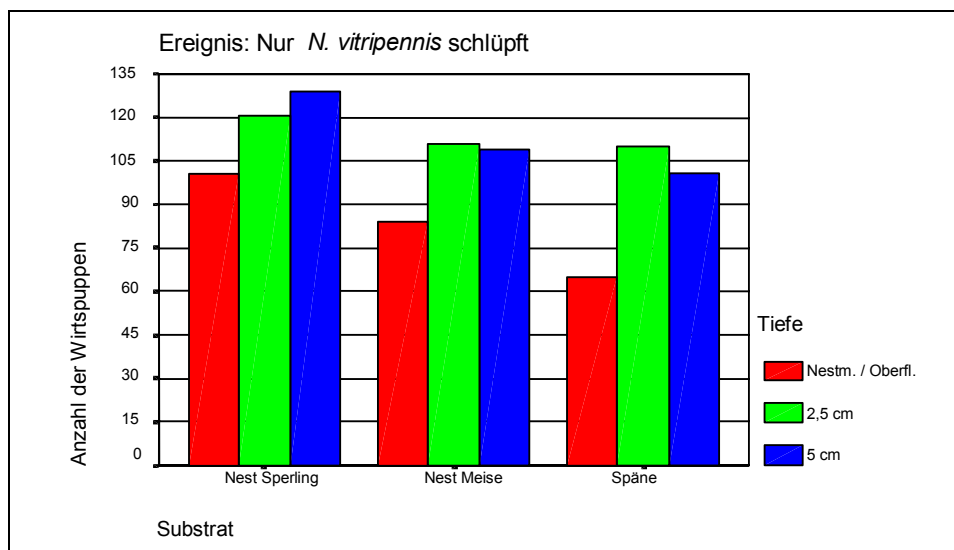


Abb. 22: Häufigkeitsverteilung der von *N. vitripennis* allein erfolgreich parasitierten Wirtspuppen auf drei Substrate mit jeweils drei Tiefenstufen.

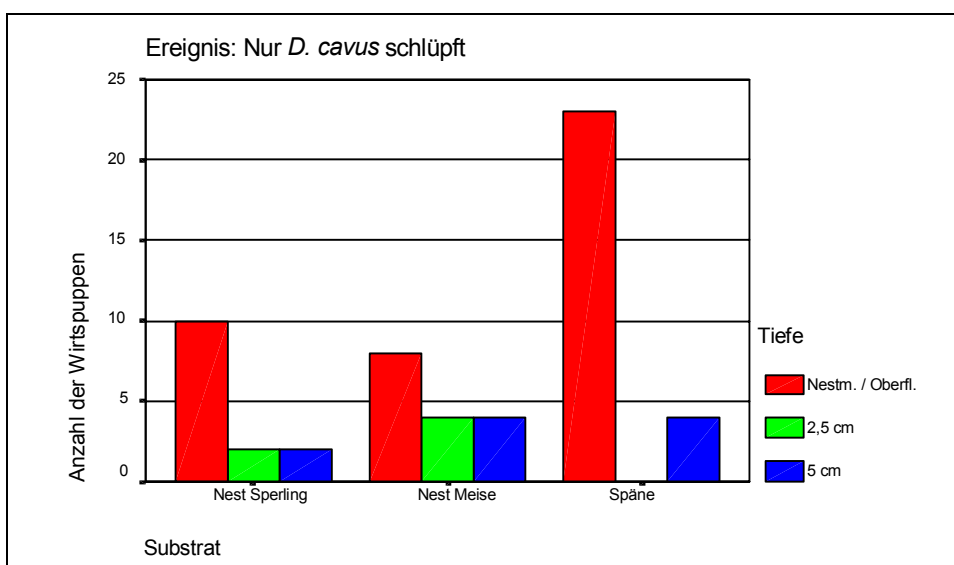


Abb. 23: Häufigkeitsverteilung der von *D. cavus* allein erfolgreich parasitierten Wirtspuppen auf drei Substrate mit jeweils drei Tiefenstufen.

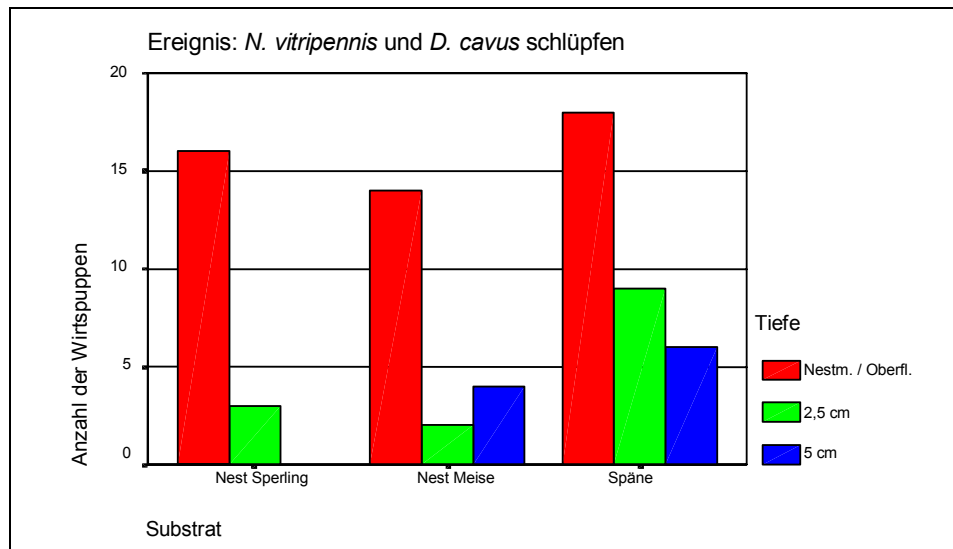


Abb. 24: Häufigkeitsverteilung der von *N. vitripennis* und *D. cavus* erfolgreich multiparasitierten Wirtspuppen auf drei Substrate mit jeweils drei Tiefenstufen.

Einzelvergleiche sollen zunächst für die 72 multiparasitierten Wirtspuppen erfolgen, von denen Imagines beider Spezies registriert wurden (vgl. Abb. 24). Es ist festzustellen:

1. Sowohl an der Oberfläche wie auch in 5 cm Tiefe gibt es hinsichtlich des Auftretens von Multiparasitismus, der zu Imagines beider Arten führte, keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Substraten, lediglich in 2,5 cm Tiefe ($p < 0,05$).
2. Im Sperlingsnest kommt es an der Oberfläche höchst signifikant häufiger zu Multiparasitismus als in 2,5 cm Tiefe ($p < 0,001$). Im Meisennest tritt Multiparasitismus sehr signifikant öfter in der Nestmulde als in 2,5 cm und 5 cm Tiefe ($p < 0,01$) auf. An der Spänoberfläche ist Multiparasitismus signifikant häufiger als in den beiden Tiefenstufen zu registrieren ($p < 0,05$).

Für weitere Einzelvergleiche innerhalb der Substratkategorien bzw. Tiefenstufen wird das Ereignis „Multiparasitismus“ aufgelöst, d.h. dies betr. Werte werden zu den anderen Schlupfereignissen jeweils hinzugezählt (vgl. Abb. 25).

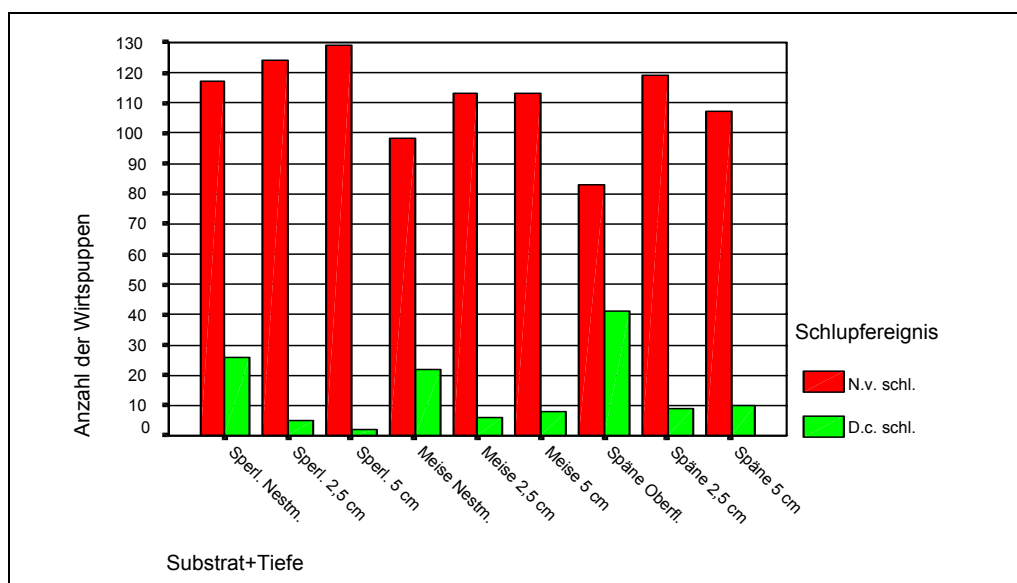


Abb. 25: Häufigkeitsverteilung der von *N. vitripennis* und *D. cavus* erfolgreich parasitierten Wirtspuppen auf neun Substrat- und Tiefenkombinationen.

Folgende Ergebnisse sollen aufgeführt werden:

1. Wird jede der drei Schichten isoliert betrachtet, so unterscheiden sich die Zahlen der Wirtspuparien, aus denen Imagines von *N. vitripennis* schlüpften, zwischen den drei Substraten nie signifikant (Nestmulde / Oberfläche: $p > 0,05$; 2,5 cm: $p > 0,7$; 5 cm: $p > 0,3$).
2. Hingegen ergibt sich für die Zahl der Puparien, aus denen *D. cavus*-Imagines schlüpften, ein signifikanter Unterschied zwischen den Substraten an der Oberfläche ($p < 0,05$), nicht jedoch in den Tiefen von 2,5 cm ($p > 0,5$) und 5 cm ($p > 0,07$).
3. Innerhalb der Substratkategorien unterscheiden sich die Häufigkeiten der Wirtspuparien, aus denen *N. vitripennis* schlüpfte, zwischen den drei Tiefenstufen lediglich für das Substrat Späne signifikant ($p < 0,05$).
4. Dagegen sind die Zahlen der Puparien, aus denen *D. cavus* schlüpfte, zwischen den drei Schichten stets signifikant verschieden (Nest Sperling: $p < 0,001$; Nest Meise: $p < 0,01$; Späne: $p < 0,001$).

3.2.2. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *N. vitripennis*

3.2.2.1. Mittlere Schlupfraten von *N. vitripennis* bei interspezifischer Konkurrenz

Die Abb. 26-28 zeigen die durchschnittlichen Schlupfraten von Imagines insgesamt sowie von Männchen und Weibchen pro Wirtspuparium, getrennt nach den drei Tiefenstufen. Für jedes der drei Substrate erfolgt eine separate Abbildung.

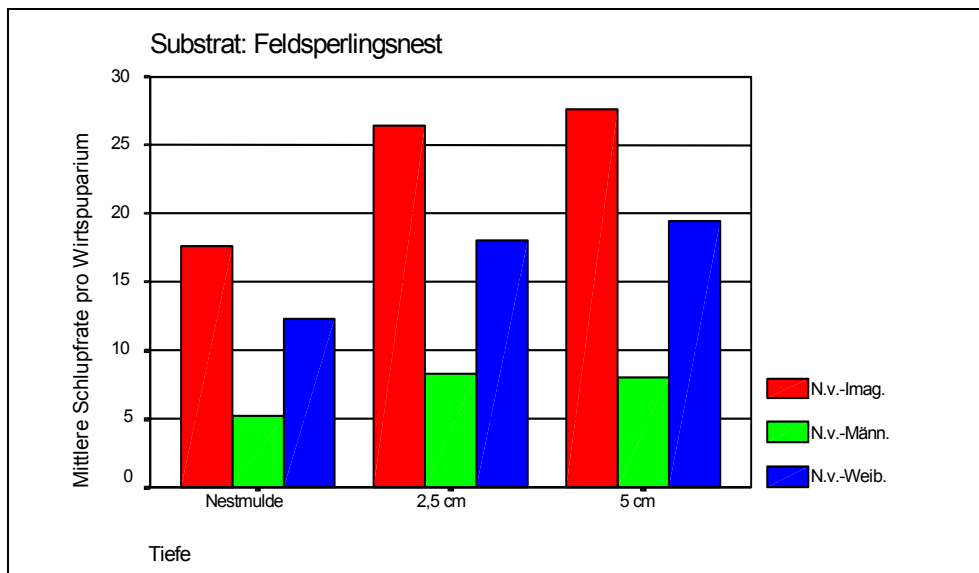


Abb. 26: Durchschnittliche Schlupfraten von *N. vitripennis*-Imagines, Männchen und Weibchen pro Wirtspuparium, getrennt nach drei Tiefenstufen im Feldsperlingsnest.

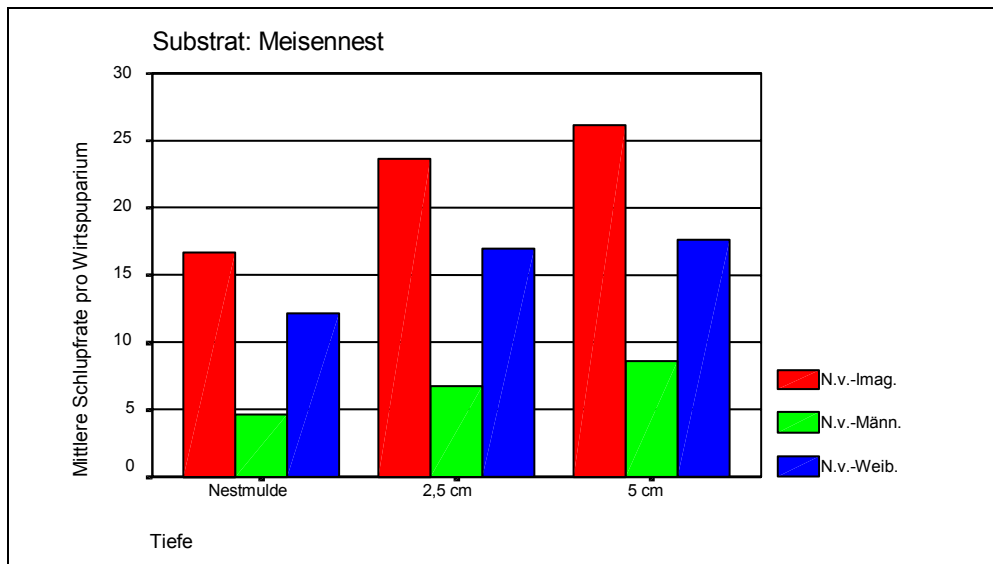


Abb. 27: Durchschnittliche Schlupfraten von *N. vitripennis*-Imagines, Männchen und Weibchen pro Wirtspuparium, getrennt nach drei Tiefenstufen im Meisennest.

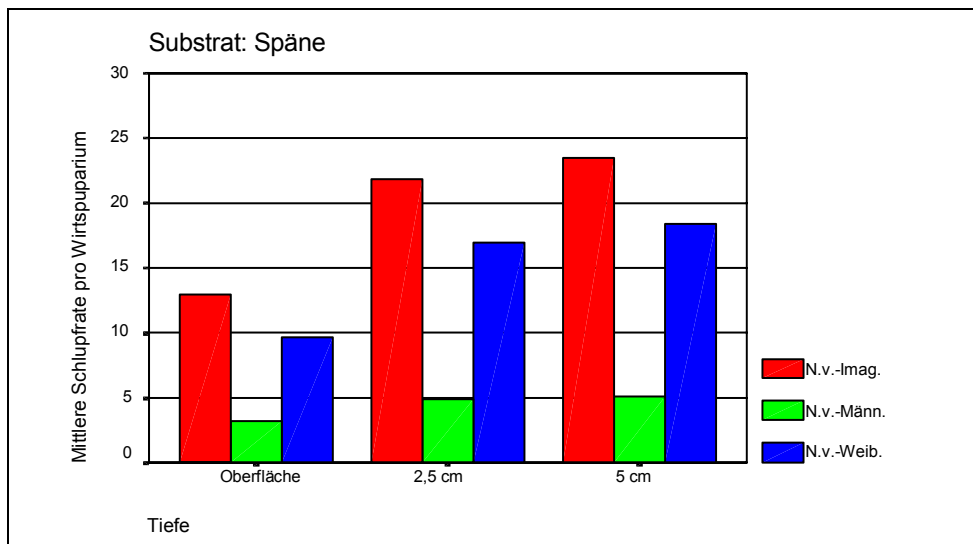


Abb. 28: Durchschnittliche Schlupfraten von *N. vitripennis*-Imagines, Männchen und Weibchen pro Wirtspuparium, getrennt nach drei Tiefenstufen im Substrat Späne.

Insgesamt unterscheiden sich die Mittelwerte zwischen den drei Tiefenstufen, sowohl für die Imagines allgemein als auch für die Geschlechter getrennt, innerhalb aller drei Substrate höchst signifikant voneinander ($p < 0,001$). Paarweise Tests erlauben konkretere Aussagen. Für alle Substrate (Sperlings-, Meisennest und Späne) gilt im statistischen Einzelvergleich der Tiefenstufen: Die Mittelwerte schlüpfender *N. vitripennis*-Imagines pro Puppe insgesamt bzw. nach Geschlechtern getrennt sind an der Oberfläche stets höchst signifikant geringer als in 2,5 cm und 5 cm Tiefe ($p < 0,001$). Hingegen besteht bei keinem Substrat ein signifikanter Mittelwertsunterschied (insgesamt und nach Geschlechtern getrennt) zwischen den Tiefenstufen von 2,5 und 5 cm ($p > 0,1$).

Anschließend sind die Substrate, für jede der drei Tiefenstufen separat, auf Unterschiede bezüglich der mittleren Schlupfraten zu prüfen:

An der Oberfläche besteht zwischen den drei Substraten stets ein signifikanter Unterschied für alle drei mittleren Schlupfraten (Imagines $p < 0,01$; Männchen $p < 0,001$; Weibchen $p < 0,05$).

In der Tiefe von 2,5 cm ergibt sich ein unterschiedlicher Einfluß der Substrate nur für die *N. vitripennis*-Imagines insgesamt ($p < 0,05$) sowie für die Männchen ($p < 0,01$).

In der Tiefe von 5 cm wirkt sich der Substratunterschied lediglich für die Männchen signifikant aus ($p < 0,001$).

Einzelvergleiche zeigen die folgenden detaillierten Ergebnisse auf. Die Richtungen der jeweiligen signifikanten Unterschiede sind beim Vergleich der entsprechenden Balken in den Abb. 26-28 zu entnehmen.

1. Zwischen Sperlings- und Meisennest gibt es bezüglich der Mittelwerte (Imagines insgesamt und getrennt nach Geschlechtern) keine signifikanten Unterschiede in allen drei Tiefenstufen, ausgenommen die *N. v.*-Imagines in 2,5 cm Tiefe ($p < 0,05$).
2. Zwischen Sperlingsnest und Spänen ergeben sich an der Oberfläche signifikante Mittelwertsunterschiede für *N. v.*-Imagines ($p < 0,01$), *N. v.*-Männchen ($p < 0,01$) und *N. v.*-Weibchen ($p < 0,05$). Auf der Spänoberfläche fallen die Mittelwerte stets geringer aus als in der Nestmulde. Sowohl in 2,5 cm als auch in 5 cm Tiefe ergeben sich signifikante Unterschiede zwischen Sperlingsnest und Spänen für die *N. v.*-Imagines (2,5 cm: $p < 0,01$; 5 cm: $p < 0,05$) und *N. v.*-Männchen ($p < 0,001$), nicht aber für die *N. v.*-Weibchen ($p > 0,3$).
3. Zwischen Meisennest und Spänen ergibt sich ein signifikanter Unterschied an der Oberfläche für die *N. v.*-Imagines und *N. v.*-Männchen ($p < 0,05$), nicht für die *N. v.*-Weibchen ($p > 0,05$). In 2,5 cm sowie 5 cm Tiefe bestehen nur bei den *N. v.*-Männchen signifikante Unterschiede zwischen den Substraten ($p < 0,05$ bzw. $p < 0,01$).

Die Schlupfraten der *N. vitripennis*-Imagines wurden sowohl insgesamt als auch nach Geschlechtern getrennt zweifaktoriellen univariaten Varianzanalysen unterzogen, um eine mögliche Wechselwirkung zwischen den Haupteffekten Tiefe und Substrat zu prüfen. Die Ergebnisse sind in Tab. 21 wiedergegeben.

Tab. 21: Ergebnisse von zweifaktoriellen (Tiefe, Substrat) univariaten Varianzanalysen von mittleren Schlupfraten pro Wirtspuparium für *N. vitripennis*-Imagines, sowohl insgesamt als auch nach Geschlechtern getrennt.

Geprüfte Variable	Tiefe		Substrat		Tiefe – Substrat	
<i>N.v.</i> -Imagines	$p < 0,001$	(+ + +)	$p < 0,001$	(+ + +)	$p > 0,7$	(–)
<i>N.v.</i> -Männchen	$p < 0,001$	(+ + +)	$p < 0,001$	(+ + +)	$p > 0,3$	(–)
<i>N.v.</i> -Weibchen	$p < 0,001$	(+ + +)	$p > 0,07$	(–)	$p > 0,5$	(–)

Die Ergebnisse der Einzelvergleiche werden bestätigt. Keine der Wechselwirkungen ist statistisch bedeutsam.

Abb. 29 zeigt einen Vergleich der durchschnittlichen Anzahl abgestorbener Jungstadien (Larven und Puppen) von *N. vitripennis* pro Puparium, getrennt nach der Tiefenlage und den relevanten Schlupfereignissen (*N. vitripennis* schlüpft allein oder gemeinsam mit *D. cavus* aus einem Wirtspuparium).

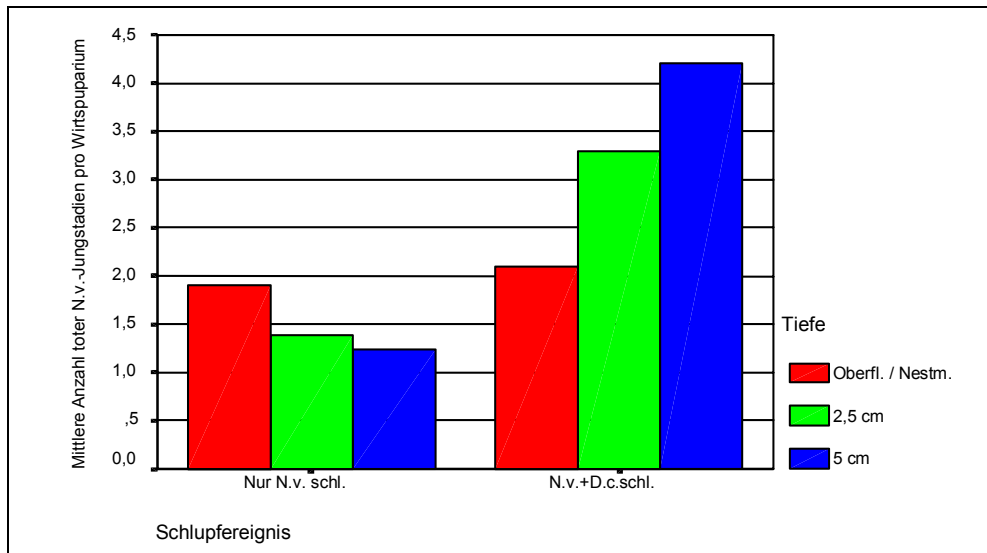


Abb. 29: Durchschnittliche Anzahl abgestorbener Jungstadien (Larven und Puppen) von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium, getrennt nach Tiefenstufe und Schlupfereignis.

Insgesamt beträgt die mittlere Anzahl abgestorbener Jungstadien von *N. vitripennis* für die zwei Schlupfereignisse pro Puparium:

1. *N. vitripennis*-Imagines schlüpfen allein (n=931): 1,48
2. Imagines beider Arten schlüpfen (n= 72): 2,63

Die Differenz ist höchst signifikant ($p < 0,001$). Für alle drei Tiefenschichten (vgl. Abb. 29) ergeben sich signifikante Mittelwertsunterschiede zwischen diesen beiden Schlupfereignissen (Nestmulde / Oberfläche $p < 0,01$; 2,5 cm $p < 0,05$; 5 cm $p < 0,001$).

Innerhalb der Schlupfereignisse ergeben sich nur für den Mittelwertsvergleich bzgl. der Puparien, aus denen *N. vitripennis* allein schlüpfte, zwei signifikante Unterschiede:

1. Zwischen der Oberfläche und 2,5 cm Tiefe ($p < 0,05$)
2. Zwischen der Oberfläche und 5 cm Tiefe ($p < 0,01$).

Innerhalb der Kategorie von Puparien, aus denen beide Arten schlüpften, hat die Tiefe keinen Einfluß, das heißt, die augenscheinliche Stufung der Balken in Abb. 29 ist noch mit dem Zufallsprinzip zu vereinbaren ($p > 0,2$).

3.2.2.2. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *N. vitripennis* zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz

Von den im Kontrollansatz (*N. vitripennis* parasitierte allein) eingesetzten 450 Wirtspuparien schlüpften *N. vitripennis*-Imagines aus insgesamt 373 Puparien (82,9 %). Puparien, in denen sich lediglich abgestorbene Stadien befanden, traten nicht auf.

Für einen Vergleich beider Ansätze (*N. vitripennis* mit *D. cavus* gegen *N. vitripennis* allein) wurden jeweils alle Daten vereinigt und die Kriterien Tiefe und Substrat zunächst vernachlässigt. Die resultierenden Mittelwerte pro Wirtspuparium schlüpfender *N.v.*-Imagines insgesamt und nach Geschlecht getrennt zeigt Abb. 30.

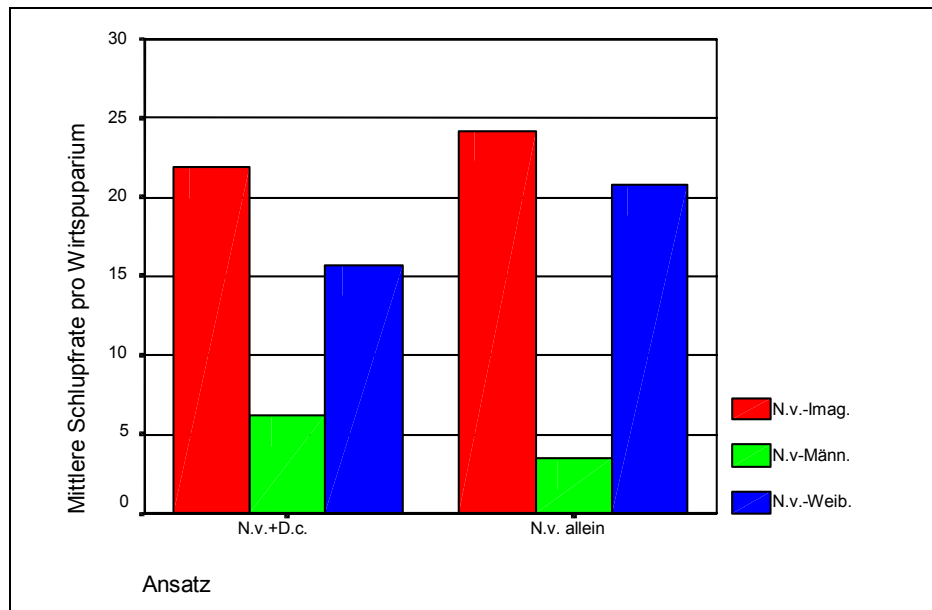


Abb. 30: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis*-Imagines, Männchen und Weibchen pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz.

Die durchschnittliche Anzahl der insgesamt geschlüpften Imagines unterscheidet sich zwischen den beiden Ansätzen nicht signifikant ($p > 0,3$).

Bei Geschlechtertrennung ergeben sich dagegen jeweils höchste Signifikanzen ($p < 0,001$), wobei die Anzahl durchschnittlich schlüpfender Männchen im mit *D. cavus* gemischten Ansatz um ca. 2,7 Individuen höher, bei den Weibchen dagegen um ca. 5 Individuen geringer ist als im monospezifischen Kontrollansatz.

Die Abb. 31-33 demonstrieren Mittelwertsvergleiche zwischen den beiden Ansätzen für die Schlupfrate pro Fliegenpuppe von *N. vitripennis*-Imagines insgesamt bzw. von Männchen und Weibchen, jeweils unterteilt in die Substrat- und Tiefenkategorien.

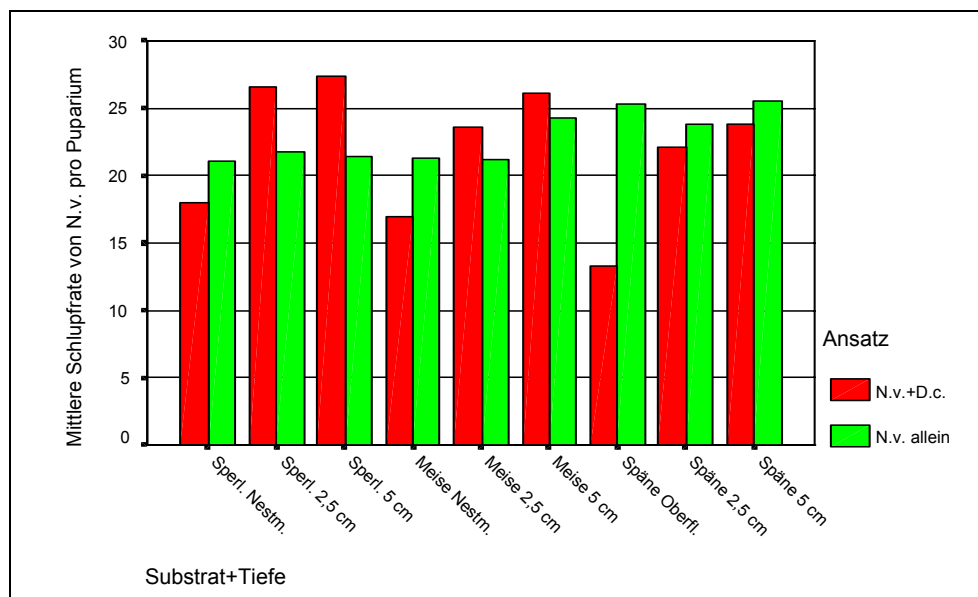


Abb. 31: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in neun Kombinationen von Substraten und Tiefenstufen.

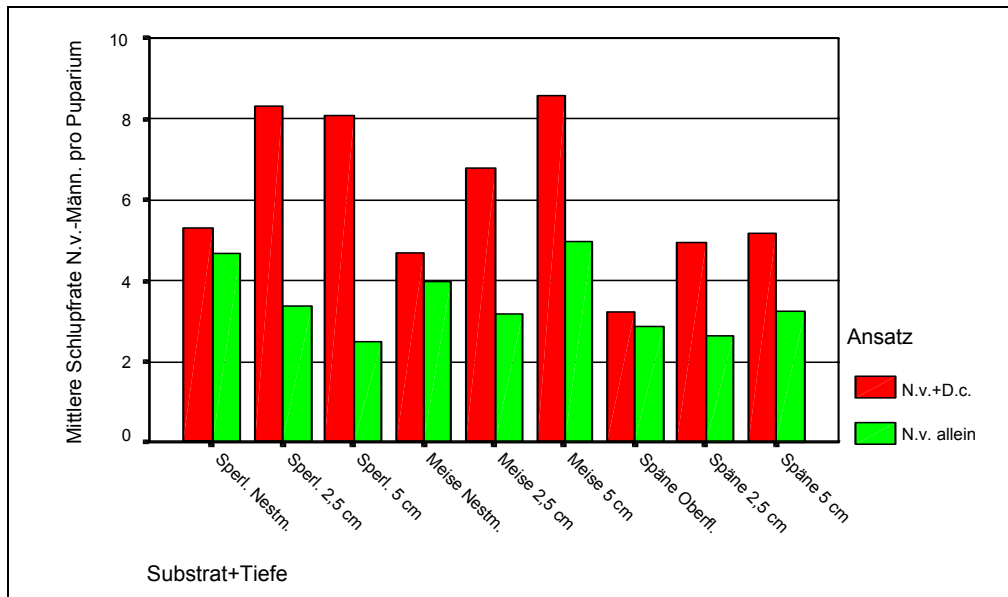


Abb. 32: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis*-Männchen pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in neun Kombinationen von Substraten und Tiefenstufen.

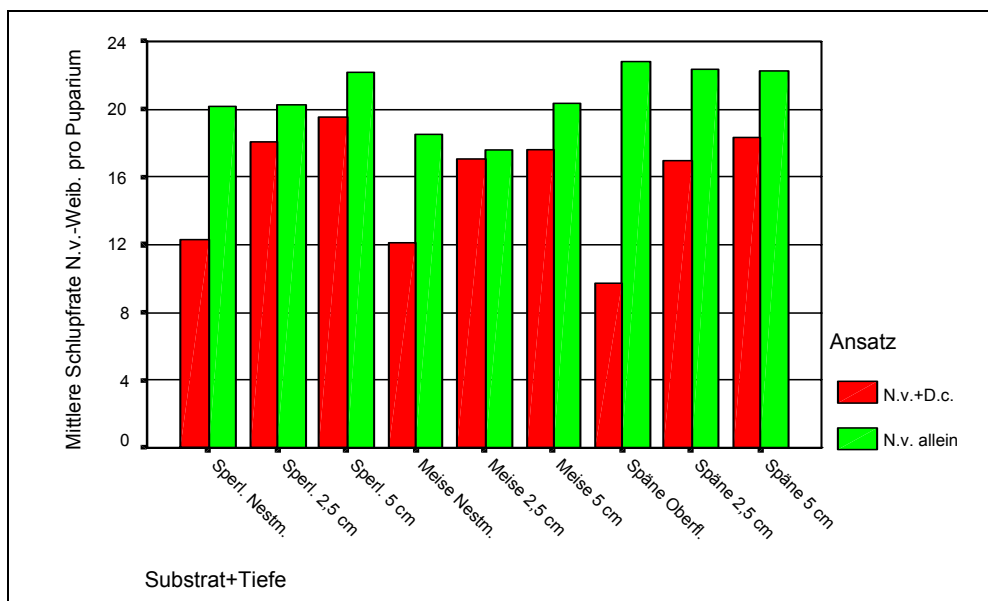


Abb. 33: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis*-Weibchen pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in neun Kombinationen von Substraten und Tiefenstufen.

27 Vergleiche (Imagines insgesamt, Männchen und Weibchen mit je 9 Substrat- und Tiefenkatgorien) wurden für die einzelnen Paare von Mittelwerten (Konkurrenz- gegen Kontrollansatz) durchgeführt. Sie ergaben 14 Signifikanzen:

1. *N. v.*-Imagines insgesamt: Sperl. 2,5 cm ($p=0,01$); Sperl. 5 cm ($p<0,001$); Meise Nestm. ($p<0,05$); Späne Oberfl. ($p<0,001$).
2. *N. v.*-Männchen: Sperl. 2,5 cm ($p<0,001$); Sperl. 5 cm ($p<0,001$); Meise 2,5 cm ($p<0,001$); Meise 5 cm ($p<0,05$); Späne 2,5 cm ($p<0,01$); Späne 5 cm ($p<0,01$).
3. *N. v.*-Weibchen: Sperl. Nestm. ($p<0,001$); Meise Nestm. ($p<0,001$); Späne Oberfl. ($p<0,001$); Späne 2,5 cm ($p<0,05$).

Für die durchschnittliche Zahl abgestorbener *N. vitripennis*-Jungstadien (Larven und Puppen) pro Wirtspuparium ergibt sich zwischen dem mit *D. cavus* gemischten Ansatz ($\bar{x}=1,49$) und dem monospezifischen Kontrollansatz ($\bar{x}=0,17$) insgesamt ein höchst signifikanter Unterschied ($p<0,001$). Abb. 34 zeigt die Mittelwerte der abgestorbenen Jungstadien von *N. vitripennis* pro Wirtsindividuum für beide Ansätze, getrennt nach den Tiefenlagen.

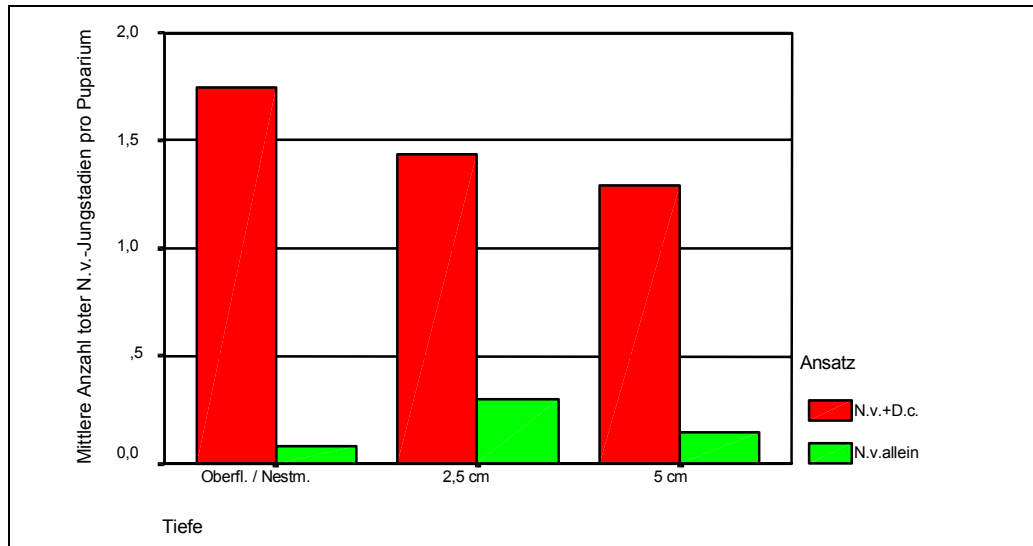


Abb. 34: Vergleich der durchschnittlichen Anzahl abgestorbener Jungstadien (Larven und Puppen) von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz, getrennt nach Tiefenstufen.

Bei allen drei Schichten ist die mittlere Zahl abgestorbener *N. vitripennis*-Jungstadien pro Wirtspuparium im monospezifischen Kontrollansatz höchst signifikant geringer als in dem mit *D. cavus* gemischten Ansatz ($p<0,001$).

Um außerdem mögliche Wechselwirkungen der unabhängigen Variablen Ansatz (*N. vitripennis* gemeinsam mit *D. cavus* oder allein), Tiefe und Material zu überprüfen, werden die Schlupfraten der Imagines von *N. vitripennis* zusätzlich einer dreifachen univariaten Varianzanalyse unterzogen.

Von den drei Haupteffekten ist lediglich der Einfluß des Faktors Tiefe höchst signifikant ($p<0,001$), nicht jedoch die Einwirkungen der Variablen Ansatz ($p>0,1$) und Substrat ($p>0,8$). Höchst signifikant sind die Wechselwirkungen zwischen den Faktoren Ansatz-Tiefe ($p<0,001$) sowie zwischen den Faktoren Ansatz-Substrat ($p<0,001$). Nicht signifikant sind dagegen die Wechselwirkungen zwischen Tiefe-Substrat ($p>0,7$) sowie zwischen Ansatz-Substrat-Tiefe ($p>0,8$).

Die signifikanten Wechselwirkungen werden in den Abb. 35-40 veranschaulicht. In den Abb. 35-37 werden die Mittelwerte für jedes einzelne der drei Substrate wiedergegeben, in den Abb. 38-40 für jede der drei Tiefenstufen.

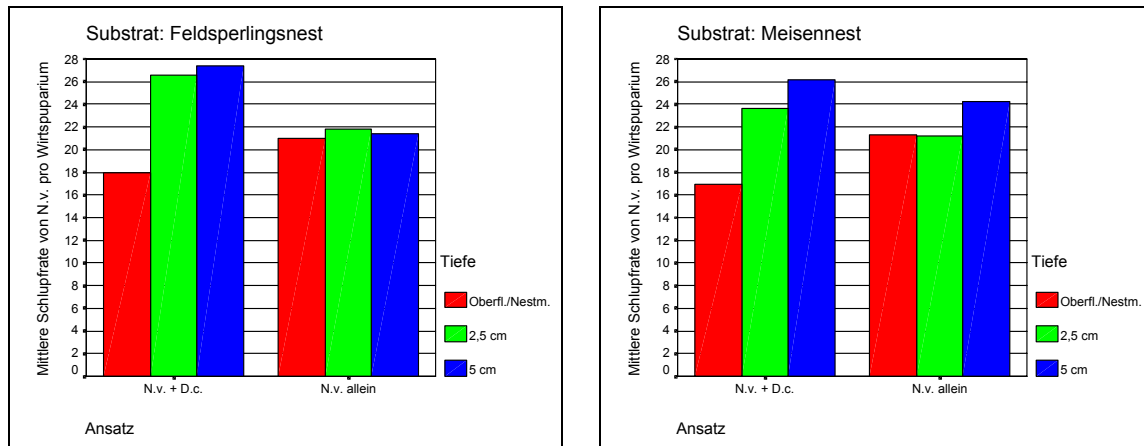


Abb. 35 / 36: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz im Feldsparlingsnest / Meisennest, getrennt nach drei Tiefenstufen.

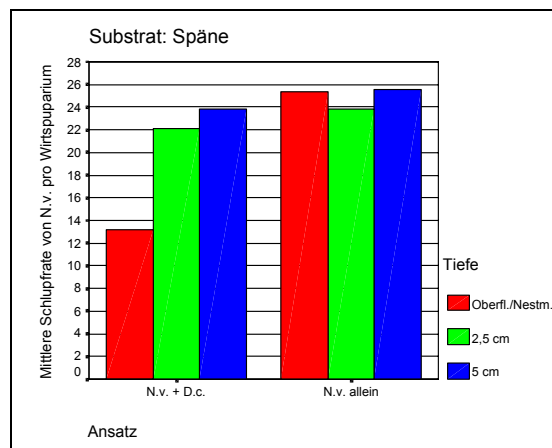


Abb. 37: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in Spänen, getrennt nach drei Tiefenstufen.

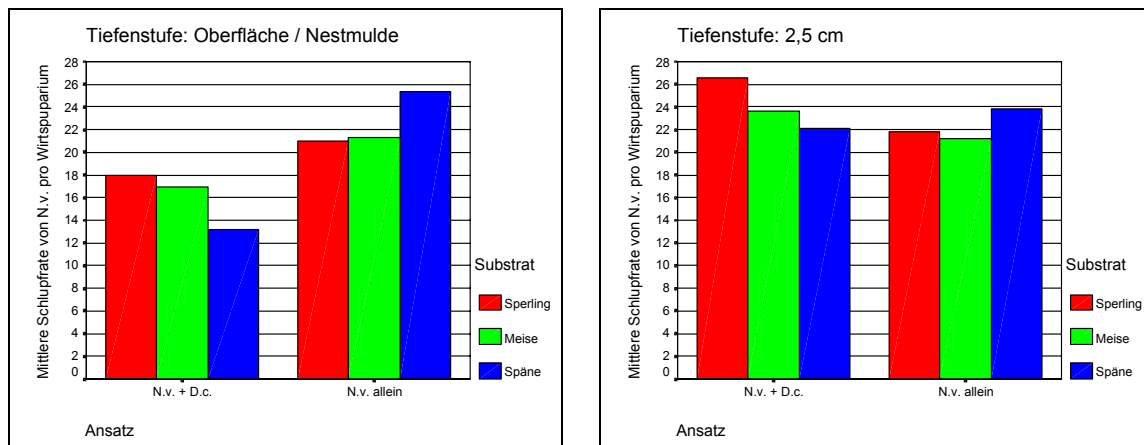


Abb. 38 / 39: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz an der Oberfläche / in 2,5 cm Tiefe, getrennt nach drei Substraten.

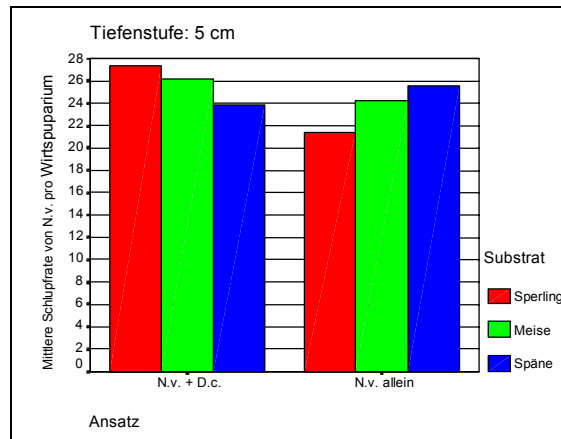


Abb. 40: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in 5 cm Tiefe, getrennt nach drei Substraten.

Schon im Vorfeld deutete sich an, daß sich der Ansatz (*N. v.* + *D. c.* oder *N. v.* allein) auf die mittleren Schlupfraten pro Wirtspuparium für beide Geschlechter unterschiedlich auswirkt (vgl. Abb. 30, 32 und 33). Daher wurden zwei weitere dreifaktorielle univariate Varianzanalysen, nämlich für jedes Geschlecht einzeln, durchgeführt. Die Ergebnisse sind für beide Geschlechter in Tab. 22 wiedergegeben.

Tab. 22: Ergebnisse einer dreifaktoriellen univariaten Varianzanalyse zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz für die durchschnittlichen Schlupfraten pro Wirtspuparium von *N. vitripennis*-Männchen und Weibchen.

Effekt	<i>N.v.</i> -Männchen	Signifikanz	<i>N.v.</i> -Weibchen	Signifikanz
Ansatz	$p < 0,001$	+++	$p < 0,001$	+++
Tiefe	$p < 0,05$	+	$p < 0,001$	+++
Substrat	$p < 0,001$	+++	$p > 0,06$	–
Ansatz – Tiefe	$p = 0,001$	+++	$p < 0,001$	+++
Ansatz – Substrat	$p > 0,08$	–	$p < 0,01$	++
Tiefe – Substrat	$p > 0,3$	–	$p > 0,9$	–
Ansatz – Tiefe – Substrat	$p > 0,6$	–	$p > 0,6$	–

Die Abb. 41 und 42 veranschaulichen die Wechselwirkungen für beide Geschlechter separat exemplarisch anhand des Feldsperlingsnestes.

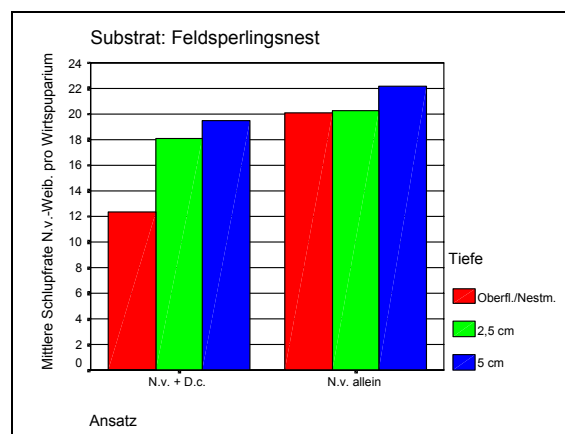
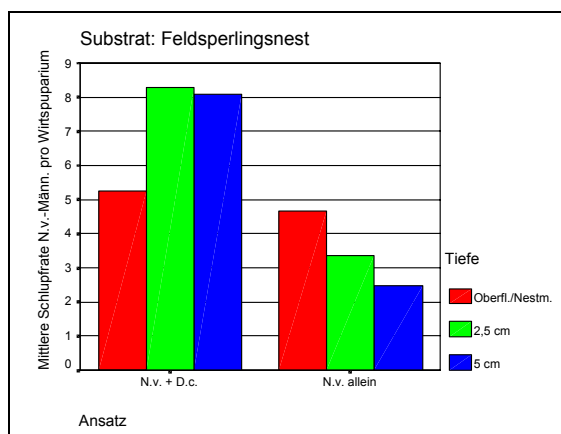


Abb. 41 / 42: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *N. vitripennis*-Männchen / Weibchen pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz im Feldsperlingsnest, getrennt nach drei Tiefenstufen.

3.2.3. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *D. cavus*

3.2.3.1. Mittlere Schlupfraten von *D. cavus* bei interspezifischer Konkurrenz

Abb. 43 demonstriert die durchschnittlichen Schlupfraten der *D. cavus*-Imagines innerhalb des Konkurrenzansatzes mit *N. vitripennis*, getrennt nach den Tiefenstufen und Substraten.

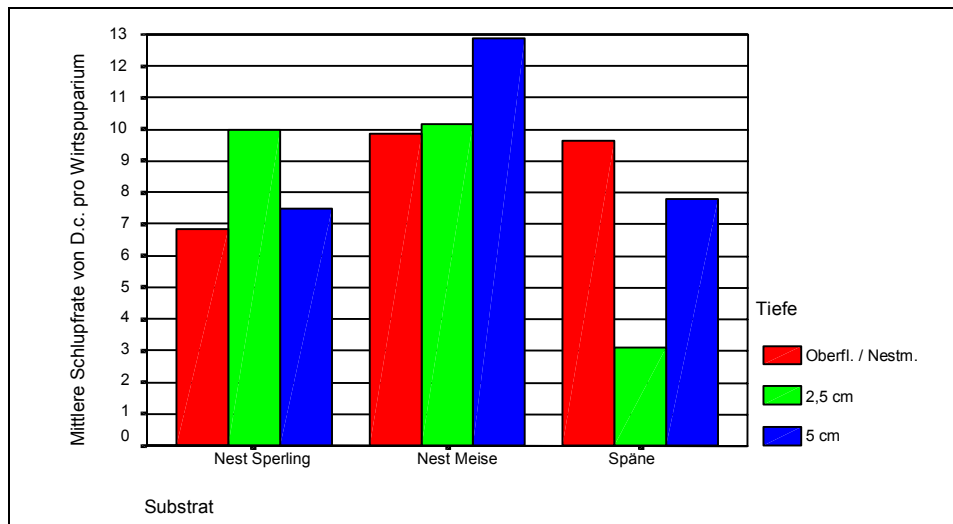


Abb. 43: Durchschnittliche Schlupfraten von *D. cavus* pro Wirtspuparium in drei Substraten, getrennt nach drei Tiefenstufen.

Sämtliche statistischen Gruppen- und Einzelvergleiche zwischen den Mittelwerten für die Faktoren Tiefe und Substrat - jeweils separat - wie auch für beide in Kombination wurden durchgeführt, sowohl für die Imagines insgesamt als auch nach Geschlechtern getrennt.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen ergibt sich kein signifikanter Einfluß der Tiefenstufe sowie des Substrates auf die Mittelwerte pro Puppe schlüpfender *D. cavus*-Imagines im mit *N. vitripennis* gemischten Ansatz; dies gilt für beide Geschlechter.

Signifikanzen ergeben sich für:

1. *D. cavus*-Imagines im Substrat Späne zwischen den drei Tiefenstufen insgesamt ($p=0,01$).
2. *D. cavus*-Imagines insgesamt und Weibchen im Substrat Späne zwischen den Tiefenstufen von 2,5 cm und 5 cm ($p<0,05$).
3. *D. cavus*-Imagines insgesamt und Weibchen im Substrat Späne zwischen Oberfläche und 2,5 cm Tiefe ($p<0,01$ bzw. $p<0,05$).
4. *D. cavus*-Imagines zwischen den Substraten Meisennest und Späne in 2,5 cm Tiefe ($p=0,05$).

Die mittleren Schlupfraten pro Puparium der *D. cavus*-Imagines wurden außerdem sowohl insgesamt als auch nach Geschlechtern getrennt zweifaktoriellen univariaten Varianzanalysen unterzogen (geprüfte Effekte: Tiefe und Substrat). Weder für die Imagines insgesamt, noch für die Geschlechter resultieren Signifikanzen der Haupteffekte sowie der Wechselwirkung zwischen ihnen. Aufgrund dieser Ergebnisse kann eine graphische Veranschaulichung der Mittelwerte bei Geschlechtertrennung für jedes einzelne Substrat, wie bei *N. vitripennis* geschehen, entfallen. Abgestorbene Jungstadien (Larven und Puppen) von *D. cavus* traten derart selten auf, daß eine statistische Analyse und graphische Darstellung nicht sinnvoll erscheinen.

3.2.3.2. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *D. cavus* zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz

Von den im Kontrollansatz (*D. cavus* parasitierte allein) eingesetzten 450 Wirtspuparien schlüpften *D. cavus*-Imagines aus insgesamt 83 Puparien (18,4 %). Puparien, in denen sich lediglich abgestorbene Stadien befanden, traten nicht auf.

Für einen Vergleich beider Ansätze (*D. cavus* mit *N. vitripennis*: n=129 gegen *D. cavus* allein: n=83) wurden jeweils alle Daten vereinigt und die Kriterien Tiefe und Substrat zunächst vernachlässigt. Die resultierenden Mittelwerte schlüpfender *D. cavus*-Imagines pro Wirtspuparium zeigt Abb. 44 sowohl insgesamt als auch nach Geschlechtern getrennt.

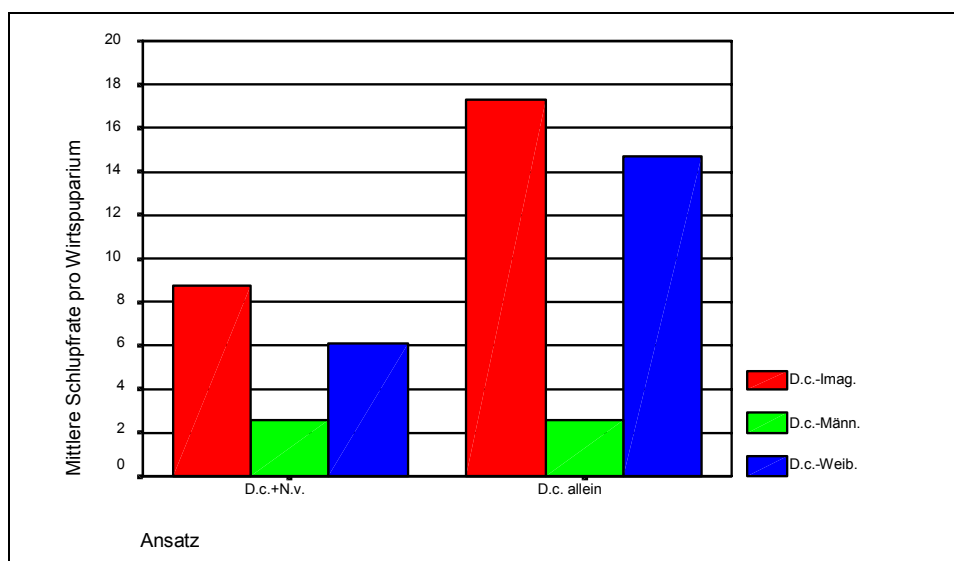


Abb. 44: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *D. cavus*-Imagines, Männchen und Weibchen pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz

Die durchschnittliche Anzahl der insgesamt geschlüpften Imagines unterscheidet sich zwischen den beiden Ansätzen höchst signifikant ($p < 0,001$). Bei Geschlechtertrennung besteht für die *D. cavus*-Weibchen eine höchste Signifikanz ($p < 0,001$), keine jedoch für die Männchen ($p > 0,9$).

Die Mittelwerte schlüpfender *D. cavus*-Imagines sind, unterteilt in die neun verschiedenen Substrat- und Tiefenkombinationen, für beide Ansätze in Abb. 45 vergleichend dargestellt. Da sich für die sehr geringen Mittelwerte der Männchen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Ansätzen ergeben (s.u.), erfolgt eine graphische Darstellung lediglich für die Weibchen in Abb. 46.

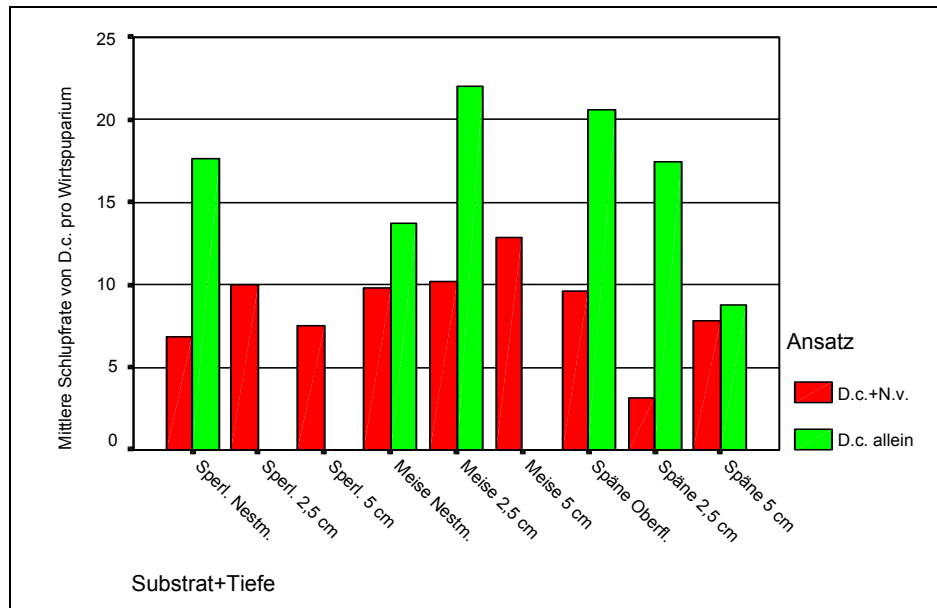


Abb. 45: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *D. cavus* pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in neun Kombinationen von Substraten und Tiefenstufen.

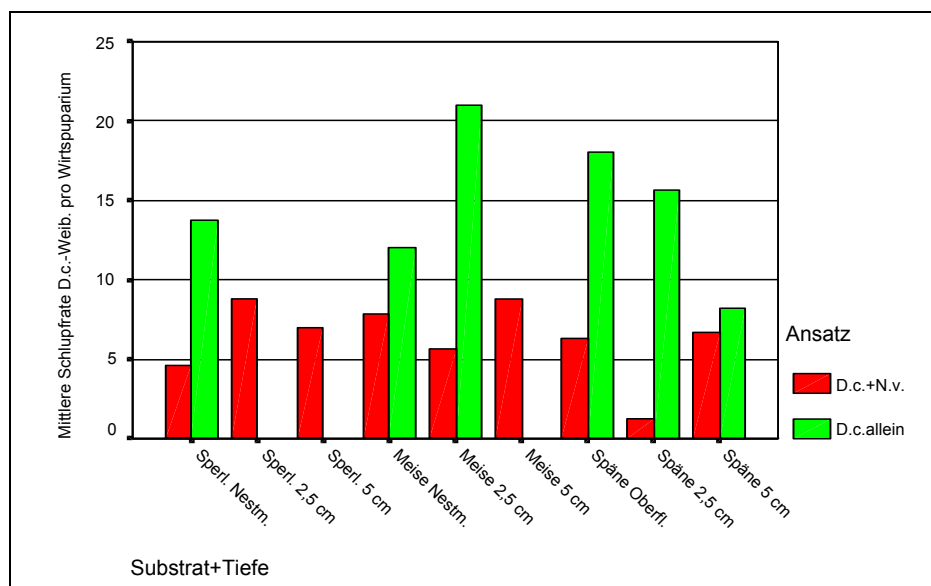


Abb. 46: Vergleich durchschnittlicher Schlupfraten von *D. cavus*-Weibchen pro Wirtspuparium zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz in neun Kombinationen von Substraten und Tiefenstufen.

Zunächst werden Einzelvergleiche zwischen den Mittelwerten innerhalb der jeweiligen Substrat- und Tiefenkategorie aufgeführt, sofern jeweils beide vorliegen.

Signifikante Mittelwertsunterschiede ergeben sich für die Gesamtzahl schlüpfender *D. cavus*-Imagines nur bei den Kategorien Sperling Nestmulde ($p < 0,001$), Späne Oberfläche ($p < 0,001$) sowie Späne 2,5 cm ($p < 0,01$).

Bei Geschlechtertrennung ergibt sich in keiner Kategorie ein signifikanter Unterschied für die *D. cavus*-Männchen, dagegen mehrere für die Weibchen (Sperl. Nestm. $p < 0,001$; Meise Nestm. $p < 0,05$; Späne Oberfl. $p < 0,001$; Späne 2,5 cm $p < 0,001$).

Eine dreifaktorielle univariate Varianzanalyse, wie zuvor für *N. vitripennis* durchgeführt, ist hier nicht gestattet, da es dabei zu nicht belegten Feldern käme. Somit müssen zweifaktorielle Varianzanalysen gerechnet werden (VA 1 mit den Faktoren Ansatz und Tiefe, VA 2 mit den Faktoren Ansatz und Substrat), um etwaige Wechselwirkungen zwischen den Haupteffekten aufzuzeigen. Die Ergebnisse sind in Tab. 23 dargestellt.

Tab. 23: Ergebnisse zweier zweifaktorieller univariater Varianzanalysen zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz für die durchschnittlichen Schlupfraten von *D. cavus*- Imagines insgesamt, sowie von Männchen und Weibchen.

Effekte	<i>D. cavus</i> -Imagines	<i>D. cavus</i> -Männchen	<i>D. cavus</i> -Weibchen
VA 1: Ansatz	p<0,01 (+ +)	p>0,4 (–)	p<0,001 (+ + +)
VA 1: Tiefe	p>0,2 (–)	p>0,4 (–)	p>0,4 (–)
VA 1: Ansatz – Tiefe	p>0,07 (–)	p>0,6 (–)	p>0,09 (–)
VA 2: Ansatz	p<0,001 (+ + +)	p>0,9 (–)	p<0,001 (+ + +)
VA 2: Substrat	p>0,5 (–)	p>0,6 (–)	p>0,4 (–)
VA 2: Ans. – Substr.	p<0,05 (+)	p>0,1 (–)	p=0,05 (+)

Auf eine detaillierte grafische Gegenüberstellung der Ansätze, getrennt nach Tiefenstufen und Substraten (wie für *N. vitripennis* Abb. 35-40), wird für *D. cavus* aufgrund der zum Teil leeren Kategorien und der begrenzten Aussagekraft verzichtet. Alle relevanten Werte sind aber den Abb. 45 und 46 zu entnehmen.

Da sowohl im mit *N. vitripennis* gemischten Konkurrenz- wie auch im monospezifischen Kontrollansatz die durchschnittliche Anzahl abgestorbener Jungstadien von *D. cavus* verschwindend gering ist, ist ein entsprechender Vergleich hier nicht angemessen.

3.2.4. Vergleich der Kontrollansätze für *N. vitripennis* und *D. cavus*

Werden die beiden monospezifischen Kontrollansätze von *N. vitripennis* und *D. cavus* bezüglich der Häufigkeitsverteilung der parasitierten Puppen auf die drei Tiefenschichten miteinander verglichen, so ergibt sich die Verteilung in Abb. 47.

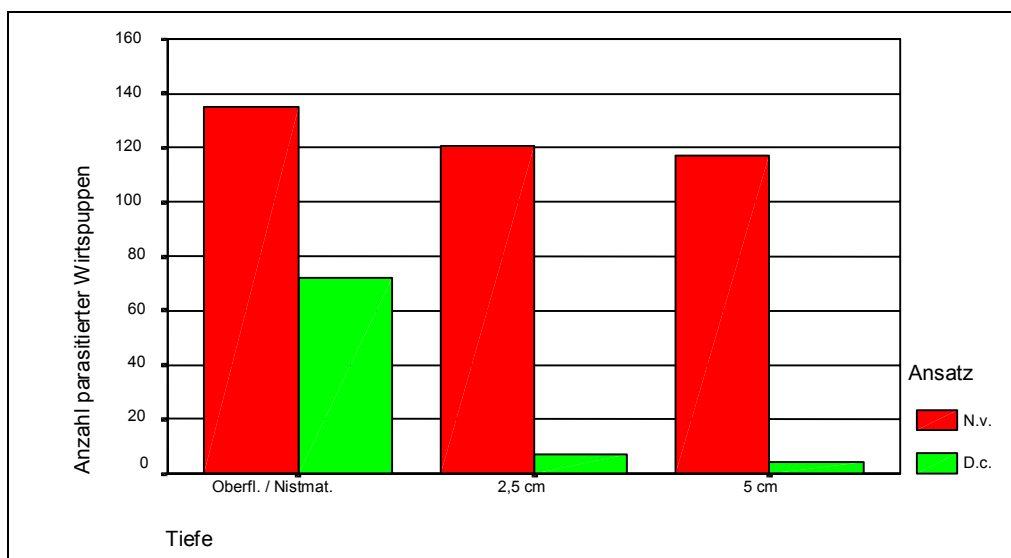


Abb. 47: Vergleich der Häufigkeitsverteilungen von erfolgreich parasitierten Wirtspuppen innerhalb der zwei monospezifischen Kontrollansätze mit *N. vitripennis* bzw. *D. cavus*, getrennt nach drei Tiefenstufen.

Zwischen den drei Tiefenstufen ergeben sich innerhalb des Kontrollansatzes von *N. vitripennis* keine signifikanten Häufigkeitsunterschiede ($p>0,4$), sehr wohl aber innerhalb des Ansatzes von *D. cavus* zwischen der Oberfläche und den Schichten von 2,5 cm und 5 cm Tiefe ($p<0,001$). Die Gesamtsumme der im Ansatz mit *N. vitripennis* parasitierten Puppen ist höchst signifikant größer als die innerhalb des Ansatzes mit *D. cavus* (373:83; $p<0,001$). Werden diese Werte hinsichtlich der 3 Tiefenstufen wie in Abb. 47 aufgeschlüsselt, so ergeben sich zwischen den Ansätzen stets höchste Signifikanzen bzgl. der Puppenanzahl (Oberfläche 135:72 Puppen; 2,5 cm 121:7 Puppen; 5 cm 117:4 Puppen; $p<0,001$).

Tab. 24 zeigt die Verteilung der parasitierten Puppen auf die drei Substrate, wobei der Aspekt der Tiefe unberücksichtigt bleibt.

Tab. 24: Vergleich der Häufigkeitsverteilungen von erfolgreich parasitierten Wirtspuppen innerhalb der zwei monospezifischen Kontrollansätze mit *N. vitripennis* bzw. *D. cavus*, getrennt nach drei Substraten.

Art	Feldsperlingsnest	Meisennest	Späne
<i>N. vitripennis</i>	120	119	134
<i>D. cavus</i>	24	21	38

Weder für *N. vitripennis* ($p>0,5$) noch für *D. cavus* ($p>0,05$) resultiert eine Signifikanz bezüglich der Häufigkeitsunterschiede zwischen den Substraten, allerdings jeweils zwischen den Ansätzen für jedes Substrat ($p<0,001$).

Bei einer Trennung der Schlupfhäufigkeiten nach neun einzelnen Substrat- und Tiefenkombinationen (vgl. Abb. 48) besteht innerhalb des Ansatzes mit *N. vitripennis* keine Signifikanz ($p>0,9$), jedoch innerhalb desjenigen mit *D. cavus* ($p<0,001$).

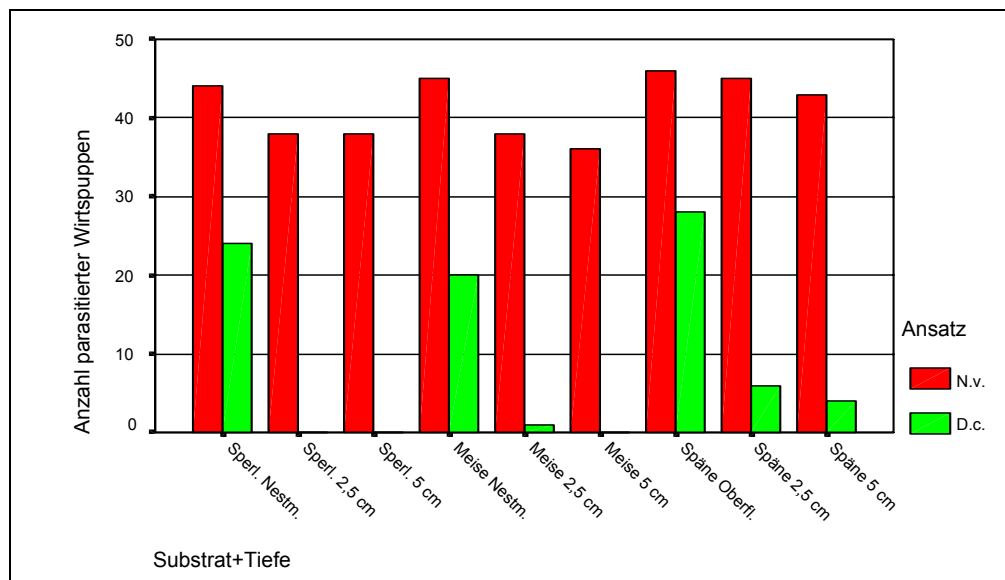


Abb. 48: Vergleich der Häufigkeitsverteilungen von erfolgreich parasitierten Wirtspuppen innerhalb der zwei monospezifischen Kontrollansätze mit *N. vitripennis* bzw. *D. cavus*, getrennt nach neun Kombinationen von Substraten und Tiefenstufen.

Da schon bekannt ist, daß *N. vitripennis* mit einer höheren durchschnittlichen Zahl von Imagines pro Wirtspuparium schlüpft als *D. cavus*, kann auf einen Artvergleich bzgl. der mittleren Schlupfraten hier verzichtet werden.

3.3. Olfaktometerversuche

3.3.1. Auszählreihen nach Frequenz der Sektorenüberschreitung

3.3.1.1. Präferenzuntersuchung bei verschiedenen Substratkombinationen

1. Substratkombination: Nistmaterial Meise – 20 *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle

Die Überschreitungshäufigkeit der *N. vitripennis*-Weibchen betrug insgesamt 1905, die der *D. cavus*-Weibchen 1344 ($p < 0,001$). Abb. 49 stellt für beide Arten die Anzahl der Überläufe innerhalb der angebotenen Substrate dar.

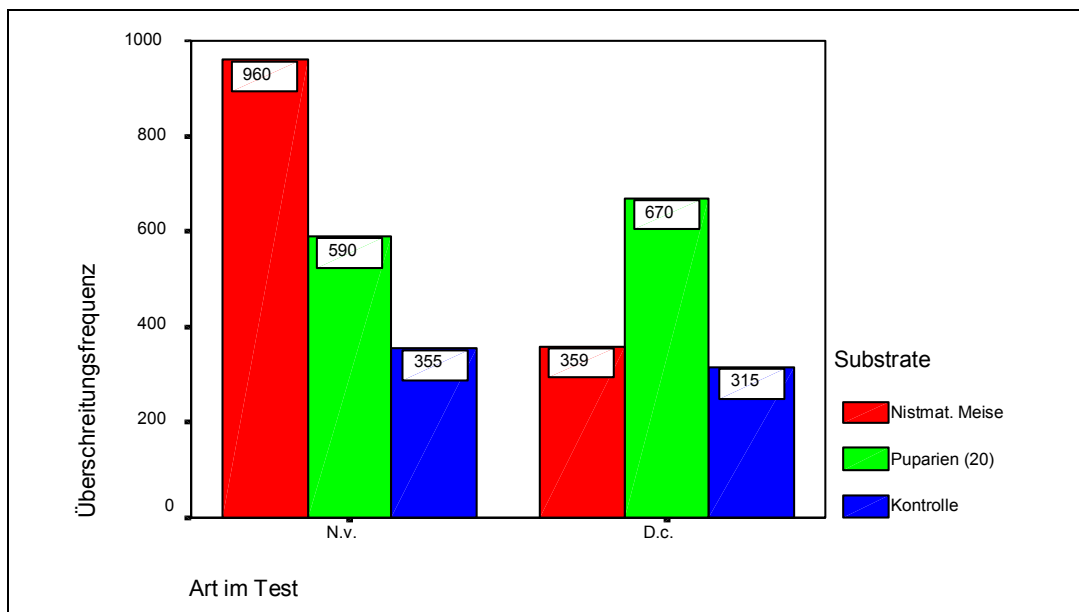


Abb. 49: Anzahl ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Insgesamt resultieren für beide Spezies höchst signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen den Substraten ($p < 0,001$). Im Einzelvergleich ergibt sich:

a) *N. vitripennis*:

Alle paarweisen Vergleiche der Häufigkeiten ergeben höchste Signifikanzen ($p < 0,001$).

b) *D. cavus*:

Der Sektor der Fliegenpuparien wurde höchst signifikant häufiger überlaufen als derjenige des Meisen-Nistmaterials bzw. der Kontrolle ($p < 0,001$). Zwischen Nistmaterial und der Kontrolle besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,08$).

c) Artvergleich:

N. vitripennis überlief höchst signifikant häufiger den Kreissektor mit Meisen-Nistmaterial als *D. cavus* ($p < 0,001$), letztere dagegen den Sektor mit Wirtspuparien signifikant häufiger als *N. vitripennis* ($p < 0,05$). Bei der Kontrolle besteht kein Unterschied ($p > 0,1$).

In Abb. 50 und 51 werden die prozentualen Unterschiede der Überschreitungsfrequenzen zwischen den beiden Spezies veranschaulicht.

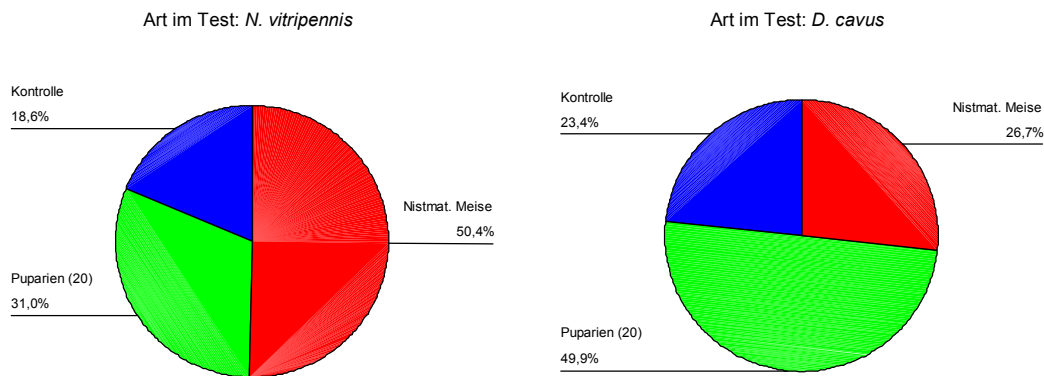


Abb. 50 / 51: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Die prozentualen Unterschiede bezüglich der getesteten Substrate sind zwischen den beiden Spezies sehr signifikant ($p < 0,01$).

2. Substratkombination: Nistmaterial Feldsperling – 20 *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle

Für die *N. vitripennis*-Weibchen wurde innerhalb der 3 Stunden eine Anzahl von insgesamt 1957 Überschreitungen der drei Kreissektoren registriert, für die *D. cavus*-Weibchen 1371 ($p < 0,001$). Die Verteilung auf die angebotenen Substrate demonstriert Abb. 52 für beide Arten.

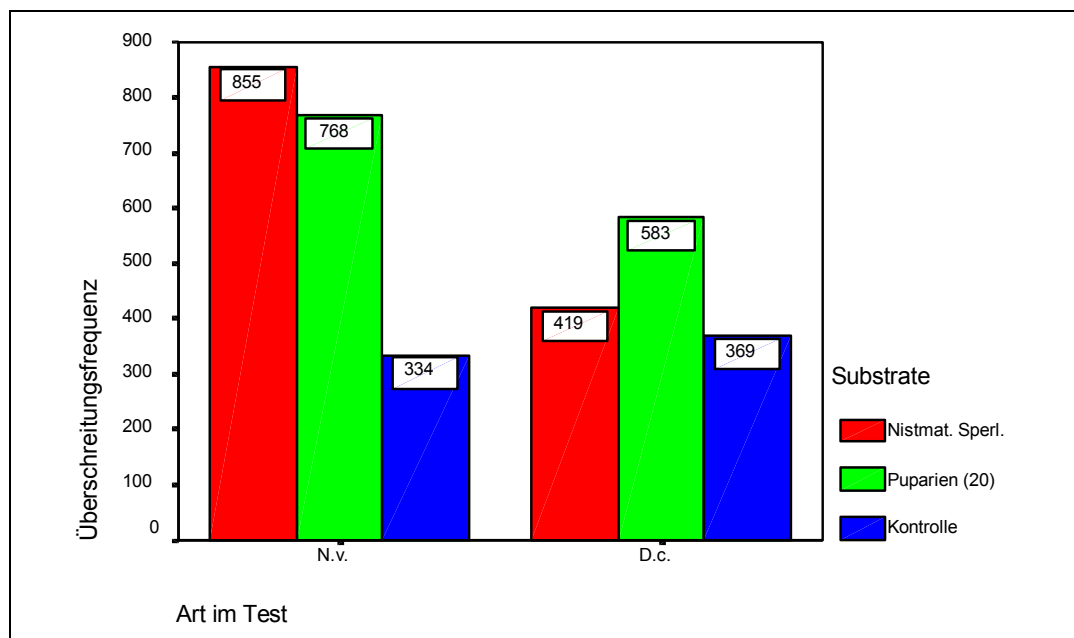


Abb. 52: Anzahl ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Feldsperlings-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Insgesamt resultieren für beide Parasitoidenarten höchst signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen den Substraten ($p < 0,001$). Einzelvergleiche ergeben folgende Signifikanzen:

a) *N. vitripennis*:

Der Kontrollwert ist höchst signifikant geringer als der Wert für das Nistmaterial bzw. die Wirtspuparien ($p < 0,001$). Der Wert für die *C. vomitoria*-Puparien ist signifikant geringer als der für das Nistmaterial ($p < 0,05$).

b) *D. cavus*:

Der Kreissektor vor den Wirtspuparien wurde höchst signifikant häufiger überlaufen als derjenige vor dem Sperlings-Nistmaterial bzw. vor der Kontrolle ($p < 0,001$). Zwischen dem Nistmaterial und der Kontrolle besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,07$).

c) Artvergleich:

Beide Substrate überlief *N. vitripennis* höchst signifikant zahlreicher als *D. cavus* ($p < 0,001$); keine signifikante Differenz resultiert zwischen den Arten bei der Kontrolle ($p > 0,1$).

Abb. 53 und 54 bilden prozentuale Unterschiede zwischen den Spezies hinsichtlich der pro Sektor gezählten Überläufe ab.

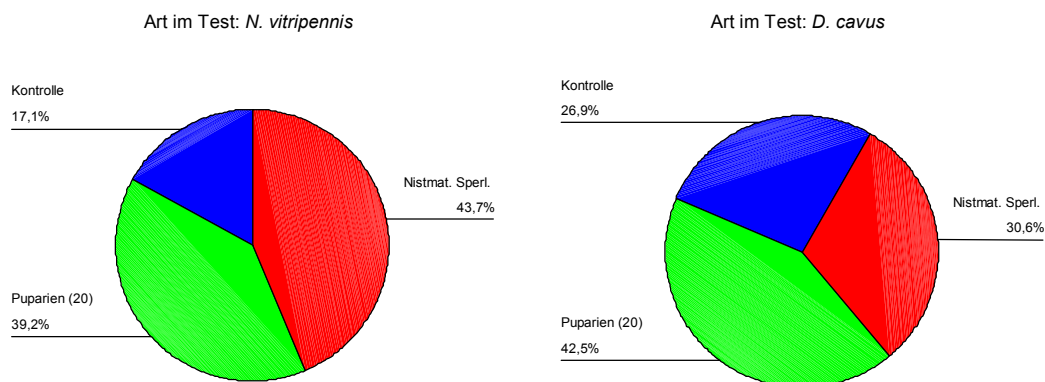


Abb. 53 / 54: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Feldsperlings-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Werden die Variablen Art und Substrat hinsichtlich der Prozentzahlen statistisch getestet, so ergeben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Arten ($p > 0,09$).

3. Substratkombination: Nistmaterial Meise – Aas (2 juvenile Meisen) – Kontrolle

Die eingesetzten *N.vitripennis*-Weibchen überquerten die drei Kreissektoren insgesamt 1221mal, die *D. cavus*-Weibchen 1714mal ($p < 0,001$). Abb. 55 stellt die Verteilung auf die angebotenen Substrate für beide Arten dar.

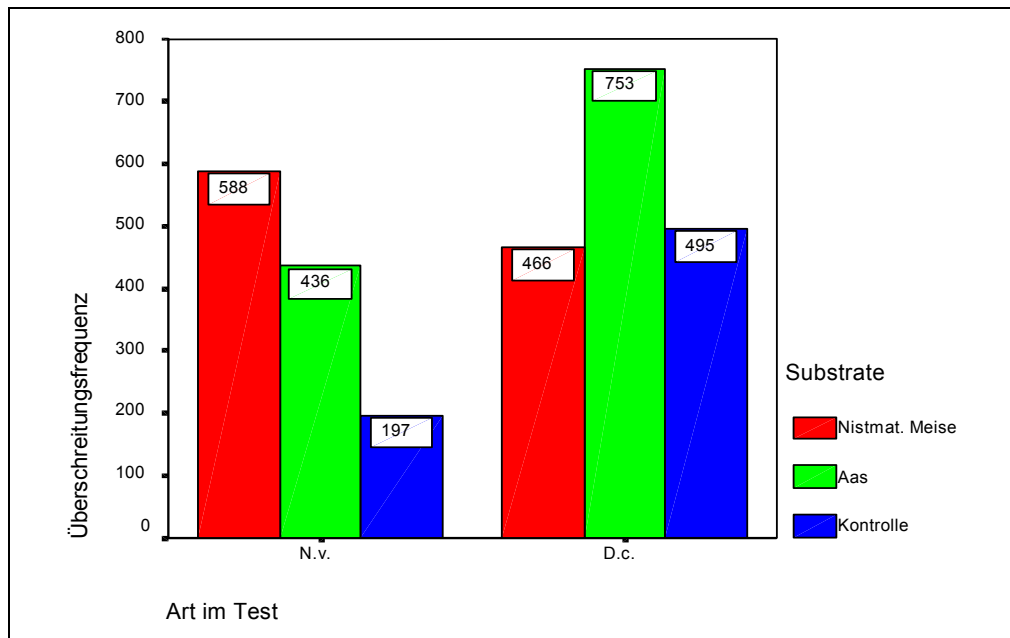


Abb. 55: Anzahl gezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, Aas und der Kontrolle.

Insgesamt resultieren für beide Parasitoidenarten höchst signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen den Substraten ($p < 0,001$). Einzelvergleiche ergeben folgende Signifikanzen:

a) *N. vitripennis*:

Die Werte für das Nistmaterial bzw. für das Aas sind jeweils höchst signifikant größer als der Wert für die Kontrolle ($p < 0,001$). Die Anzahl der Überläufe für das Meisen-Nistmaterial ist höchst signifikant höher als diejenige für das Aas ($p < 0,001$).

b) *D. cavus*:

Zwischen der Kontrolle und dem Meisen-Nistmaterial besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,3$). Die Häufigkeit der Aas-Sektorenüberschreitungen ist jeweils höchst signifikant größer als die der Kontrolle bzw. des Nistmaterials ($p < 0,001$).

c) Artvergleich:

N. vitripennis überlief höchst signifikant häufiger den Kreissektor des Meisen-Nistmaterials als *D. cavus*, letztere dagegen den Aas-Kreissektor höchst signifikant häufiger als *N. vitripennis* ($p < 0,001$). Der Kontrollsektor wurde höchst signifikant häufiger von *D. cavus* überlaufen als von *N. vitripennis* ($p < 0,001$).

Abb. 56 und 57 sind die prozentualen Anteile der Überschreitungsfrequenzen für jede Art zu entnehmen.

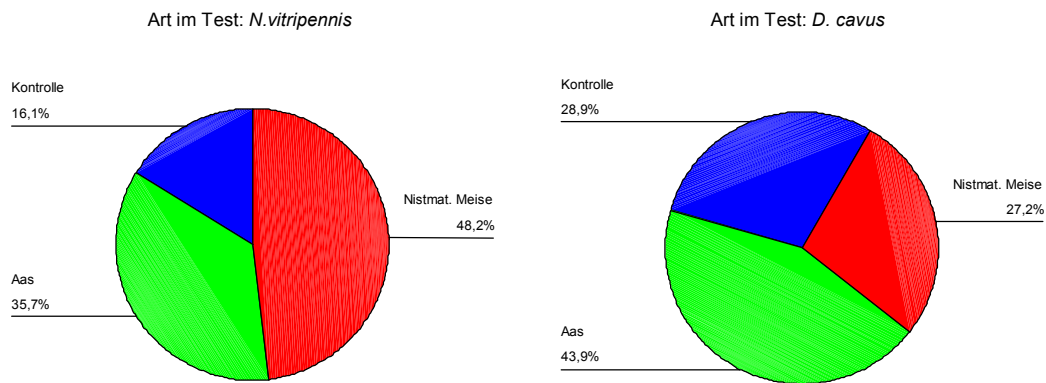


Abb. 56 / 57: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, Aas und der Kontrolle.

Bei statistischer Prüfung der prozentualen Unterschiede zwischen den Arten hinsichtlich der Substratfrequentierungen ergibt sich ein sehr signifikanter Unterschied ($p < 0,01$).

4. Substratkombination: Aas (2 juvenile Meisen) – 20 *C. vomitoria*-Puparien – Kontrolle

Die Überschreitungsfrequenz der *N. vitripennis*-Weibchen beträgt bei dieser Kombination insgesamt 1901, die der *D. cavus*-Weibchen 1452 ($p < 0,001$). Abb. 58 stellt für beide Arten die Häufigkeiten hinsichtlich der angebotenen Substrate dar.

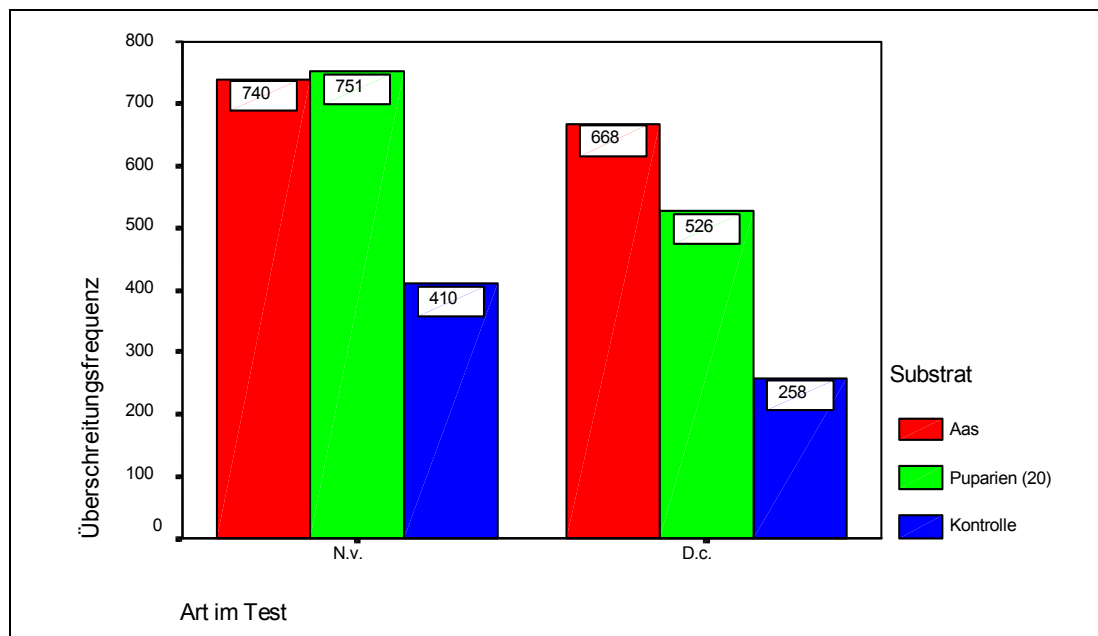


Abb. 58: Anzahl ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Aas, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Insgesamt ergeben sich für beide Spezies in Hinblick auf die Überquerungshäufigkeiten zwischen den Substraten höchste Signifikanzen ($p < 0,001$). Einzelvergleiche führen zu folgenden Aussagen:

a) *N. vitripennis*:

Die Werte für Aas bzw. die 20 Wirtspuparien sind jeweils höchst signifikant größer als der Kontrollwert ($p < 0,001$). Die Überquerungsfrequenzen von Aas und den *C. vomitoria*-Puparien unterscheiden sich nicht signifikant ($p > 0,7$).

a) *D. cavus*:

Die beiden Sektoren der Substratproben wurden jeweils höchst signifikant häufiger überlaufen als der Kontrollsektor ($p < 0,001$). Zwischen den beiden Substraten besteht ein höchst signifikanter Unterschied zugunsten des Aases ($p < 0,001$).

b) Artvergleich:

Hinsichtlich der Werte für die Wirtspuparien sowie die Kontrolle übertrifft *N. vitripennis* höchst signifikant *D. cavus* ($p < 0,001$). Bezüglich der Häufigkeiten für Aas besteht kein signifikanter Unterschied zwischen den Spezies ($p > 0,05$).

Abb. 59 und 60 stellen die prozentualen Anteile der drei Überschreitungsfrequenzen für jede Art dar.

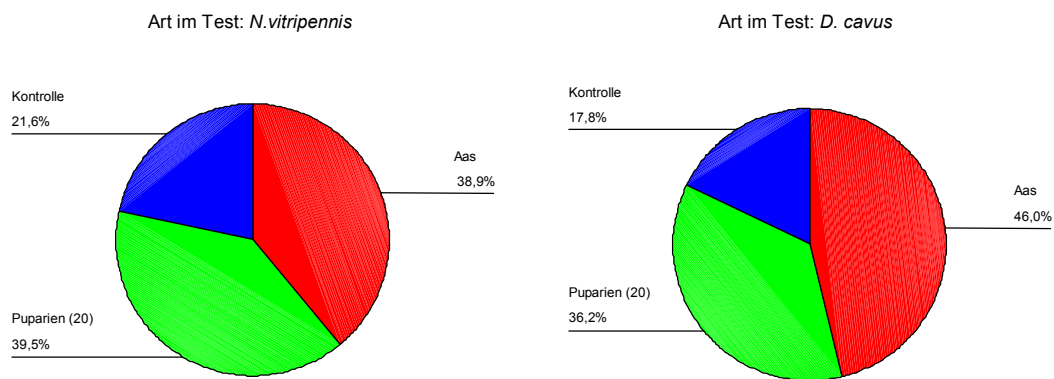


Abb. 59 / 60: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Aas, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Die prozentualen Unterschiede zwischen den Arten bezüglich der Sektorenüberläufe sind insgesamt nicht signifikant ($p > 0,5$).

5. Substratkombination: Nistmaterial Meise – getrocknetes Laubmoos – Kontrolle

Die Weibchen von *N. vitripennis* überliefen mit insgesamt 1790 Fällen die drei Kreissektoren, die *D. cavus*-Weibchen mit 1483 Fällen ($p < 0,001$). Abb. 61 zeigt für jede Spezies die Häufigkeiten für die getesteten Substrate.

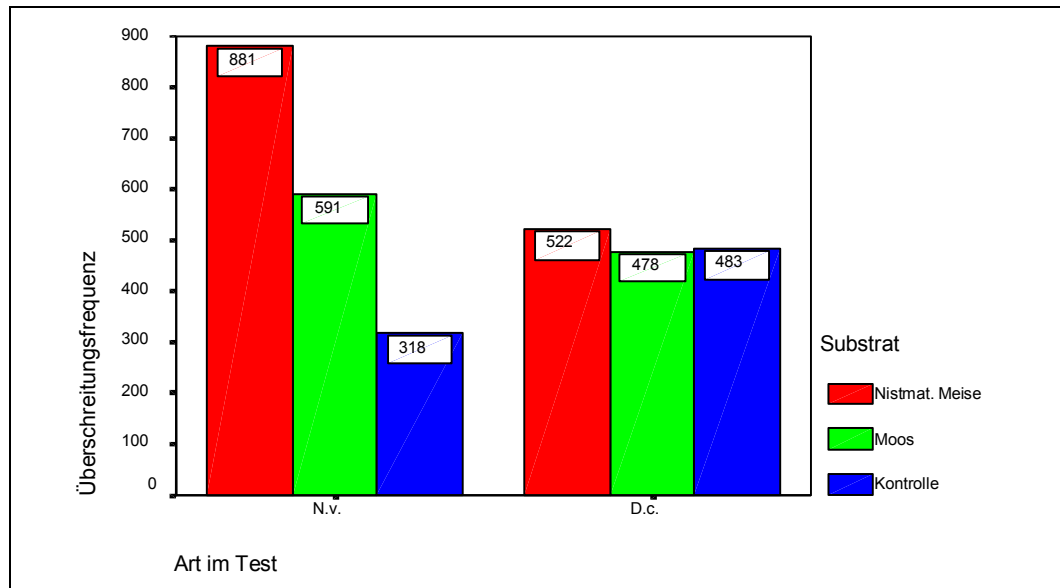


Abb. 61: Anzahl ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, getrocknetem Laubmoos und der Kontrolle.

Insgesamt sind für beide Spezies höchst signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen den Substraten ($p < 0,001$) gegeben. Einzelvergleiche liefern folgende Signifikanzen:

a) *N. vitripennis*:

Alle drei Vergleiche ergeben höchste Signifikanzen ($p < 0,001$).

b) *D. cavus*:

Keiner der drei paarweisen Häufigkeitsvergleiche ergibt eine Signifikanz.

c) Artvergleich:

N. vitripennis überlief höchst signifikant häufiger den Kreissektor mit Meisen-Nistmaterial als *D. cavus*, letztere dagegen die Kontrolle höchst signifikant häufiger als *N. vitripennis* ($p < 0,001$). Das getrocknete Laubmoos wurde sehr signifikant häufiger von *N. vitripennis* frequentiert als von *D. cavus* ($p < 0,01$).

Abb. 62 und 63 demonstrieren die prozentualen Unterschiede der Überschreitungsfrequenzen zwischen den Parasitoidenarten.

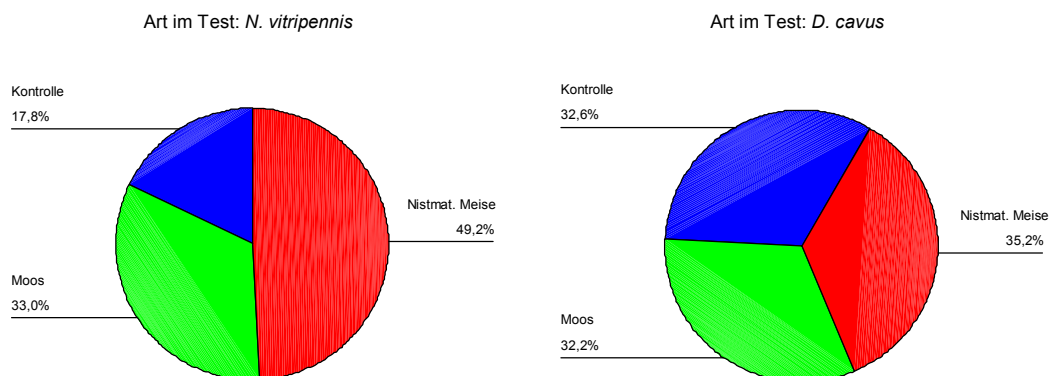


Abb. 62 / 63: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, getrocknetem Laubmoos und der Kontrolle.

Beim statistischen Vergleich der prozentualen Verteilungen zwischen den Arten ergibt sich ein signifikanter Unterschied ($p < 0,05$).

6. Substratkombination: Alte *C. vomitoria*-Puparien (20) – Junge *C. vomitoria*-Puparien (20) – Kontrolle

Die alten (ca. 9 Tage bei 23 °C), schwarz gefärbten Puparienhüllen von *C. vomitoria* umschlossen schon deutlich ausdifferenzierte, gräulich gefärbte Puppen mit dunkelrot pigmentierten Augen und relativ ausgehärteter Cuticula. Die jungen (ca. 1 Tag bei 23 °C), orange-rot gefärbten Puparienhüllen beinhalteten noch sehr weichhäutige bzw. schwach sklerotisierte, (auch an den Augen) unpigmentierte und wenig differenzierte Jungpuppen. Bei der Kombination von je 20 alten bzw. jungen Puparien des Wirtes *C. vomitoria* wurden für *N. vitripennis* 1986 Überläufe der drei Kreissektoren gezählt, für *D. cavus* 1521 ($p < 0,001$). Abb. 64 sind die einzelnen Häufigkeiten für beide Spezies zu entnehmen.

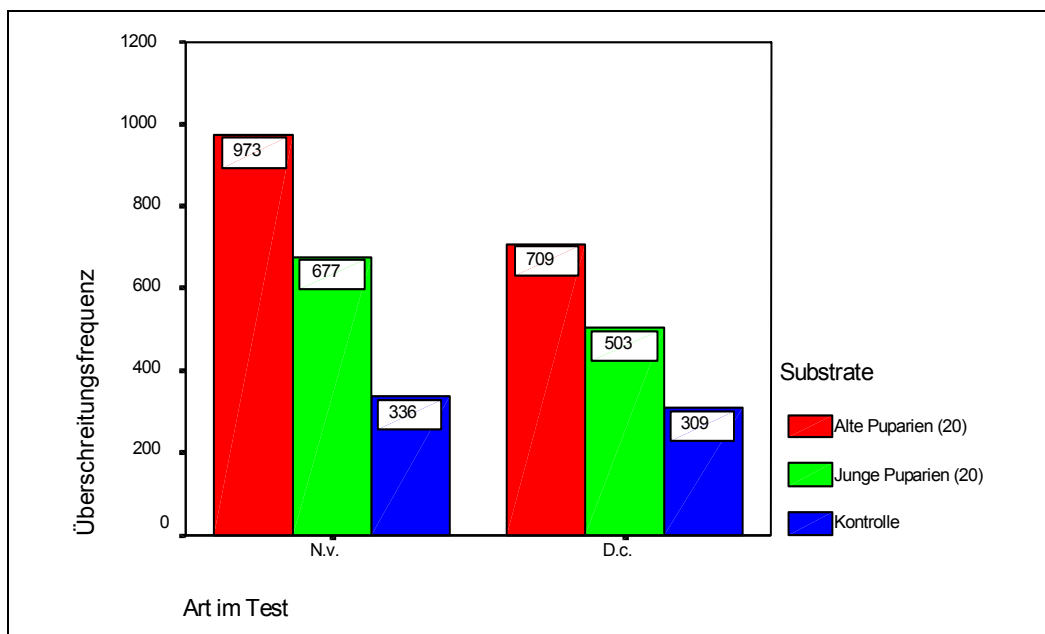


Abb. 64: Anzahl ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von 20 alten *C. vomitoria*-Puparien, 20 jungen *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Insgesamt resultieren signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen den Spezies und Substraten ($p < 0,05$). Nachfolgend sind die Ergebnisse für statistische Einzelvergleiche zwischen den Häufigkeiten wiedergegeben.

a) *N. vitripennis*:

Alle drei Häufigkeitsvergleiche ergeben höchste Signifikanzen ($p < 0,001$).

b) *D. cavus*:

Auch hier unterscheiden sich alle drei Werte höchst signifikant voneinander ($p < 0,001$).

c) Artvergleich:

N. vitripennis überquerte höchst signifikant häufiger als *D. cavus* die Kreissektoren sowohl der alten als auch der jungen *C. vomitoria*-Puparien ($p < 0,001$). Der Kontrollsektor wurde dagegen von keiner Art signifikant häufiger überlaufen ($p > 0,2$).

Abb. 65 und 66 zeigen für jede Parasitoidenart die prozentualen Anteile der drei Überschreitungshäufigkeiten.

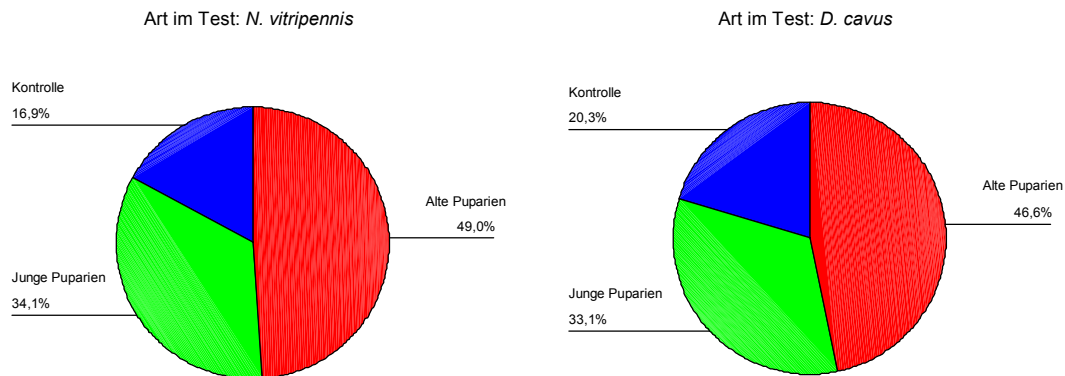


Abb. 65 / 66: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* im Olfaktometer bei der Kombination von 20 alten *C. vomitoria*-Puparien, 20 jungen *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Zwischen den beiden Spezies gibt es keine signifikanten prozentualen Unterschiede in den Häufigkeitsverteilungen ($p > 0,8$).

3.3.1.2. Bispezifischer Ansatz

In diesem Ansatz wurden 10 Weibchen pro Spezies eingesetzt; die Arten wurden erstmals gemeinsam 3 Stunden lang getestet und ausgezählt. Die Sektoren-Überschreitungen durch Weibchen von *N. vitripennis* beliefen sich insgesamt auf 648, die der *D. cavus*-Weibchen auf 642 (kein signifikanter Unterschied). Die einzelnen Häufigkeiten sind in Abb. 67 dargestellt.

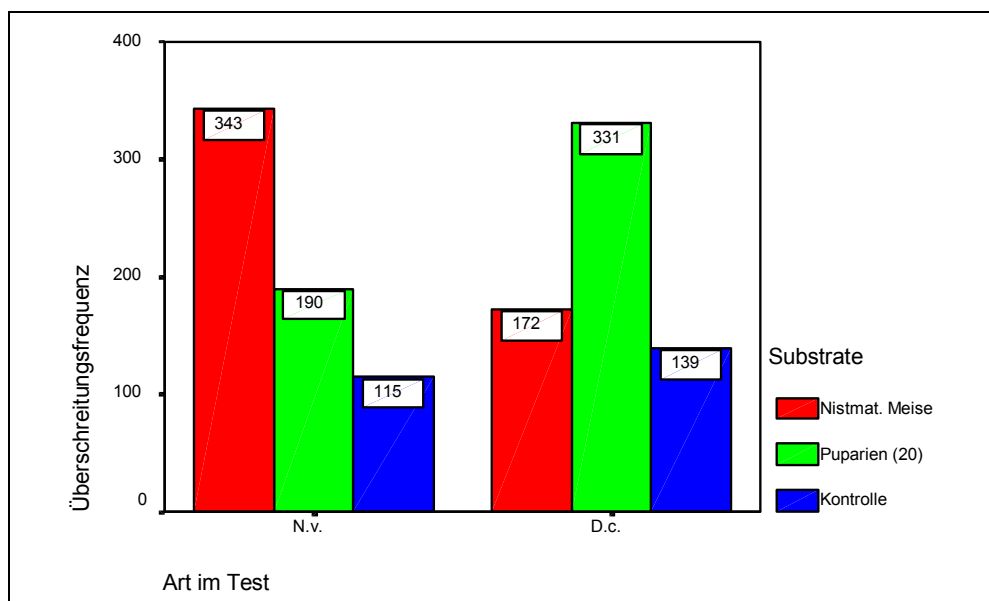


Abb. 67: Anzahl ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* unter gleichzeitiger Präsenz im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Insgesamt liegen für beide Spezies höchst signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen den Substraten ($p < 0,001$) vor. Die Einzelvergleiche ergeben folgende Aussagen:

a) *N. vitripennis*:

Alle drei Vergleichspaare liefern höchste Signifikanzen ($p < 0,001$).

b) *D. cavus*:

Die Häufigkeit bzgl. des Sektors der Wirtspuparien ist höchst signifikant größer als für die Sektoren des Nistmaterials bzw. der Kontrolle ($p < 0,001$). Zwischen den Überschreitungssummen der Kontrolle und der des Nistmaterials besteht kein signifikanter Unterschied ($p > 0,06$).

c) Artvergleich:

N. vitripennis überlief häufiger den Sektor des Nistmaterials als *D. cavus*, letztere dagegen öfter den der Wirtspuparien als *N. vitripennis*; beide Unterschiede sind höchst signifikant ($p < 0,001$). Der Vergleich bzgl. der Kontrollen ergibt keine Signifikanz ($p > 0,1$).

Abb. 68 und 69 sind die prozentualen Anteile der Überschreitungsfrequenzen für jede Spezies zu entnehmen.

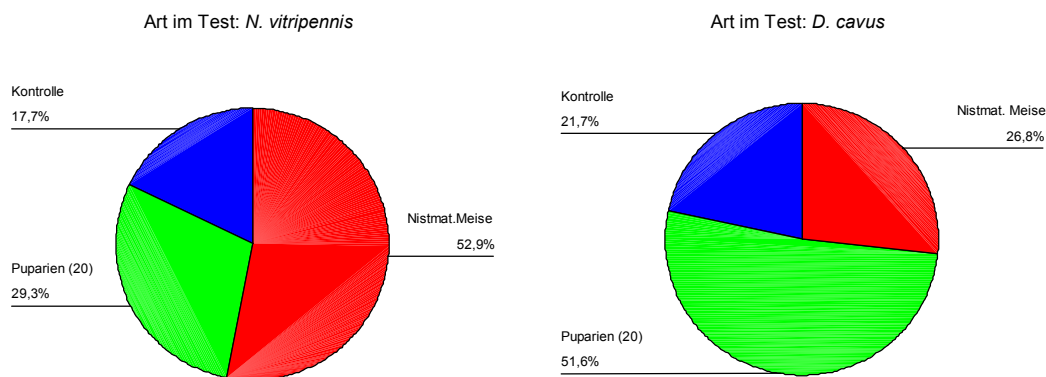


Abb. 68 / 69: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* / *D. cavus* unter gleichzeitiger Präsenz im Olfaktometer bei der Kombination von Meisen-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle.

Die prozentualen Unterschiede in Hinblick auf die Substrate sind zwischen den beiden Spezies höchst signifikant ($p < 0,001$).

In Tab. 25 sind für beide Spezies jeweils die prozentualen Überschreitungshäufigkeiten im gemischten Ansatz denjenigen des Ansatzes, in welchem die betr. Art allein getestet wurde (vgl. 2.3.1.1.: 1. Substratkombination), gegenübergestellt.

Tab. 25: Prozentuale Anteile ausgezählter Überläufe von *N. vitripennis* und *D. cavus* für die Kombination von Meisen-Nistmaterial, 20 *C. vomitoria*-Puparien und der Kontrolle: Vergleich von mono- und bispezifischem Ansatz.

Substrat	<i>N.v. mit D.c.</i>	<i>N.v. allein</i>	<i>D.c. mit N.v.</i>	<i>D.c. allein</i>
Nistmat. Meise	52,9	50,4	26,8	26,7
Puparien (20)	29,3	31,0	51,6	49,9
Kontrolle	17,7	18,6	21,7	23,4

Im statistischen Test ergeben sich für keine Art signifikante Unterschiede bzgl. der prozentualen Häufigkeiten zwischen den Ansätzen ($p > 0,9$).

3.3.2. Aufenthaltsdauer in den Kreissektoren

N. vitripennis hielt sich, werden die Meßdaten für sämtliche Substrate und die Kontrolle vereinigt, durchschnittlich 41,6 Sekunden in den Kreissektoren auf, *D. cavus* 16,9 Sekunden. *N. vitripennis* verweilte daher insgesamt durchschnittlich ca. 24,7 Sekunden länger in den Meßsektoren als *D. cavus* ($p < 0,001$).

Eine zweifaktorielle (Spezies und Substrat) univariate Varianzanalyse der mittleren Aufenthaltsdauer ergibt höchste Signifikanzen sowohl für die beiden Haupteffekte als auch für die Wechselwirkung zwischen beiden ($p < 0,001$), d.h. der Faktor „Substrat im Test“ wirkt sich für die beiden Arten unterschiedlich aus. Abb. 70 demonstriert zunächst für beide Arten die mittlere Aufenthaltsdauer in Sekunden vor sämtlichen 11 Substraten und der Kontrolle.

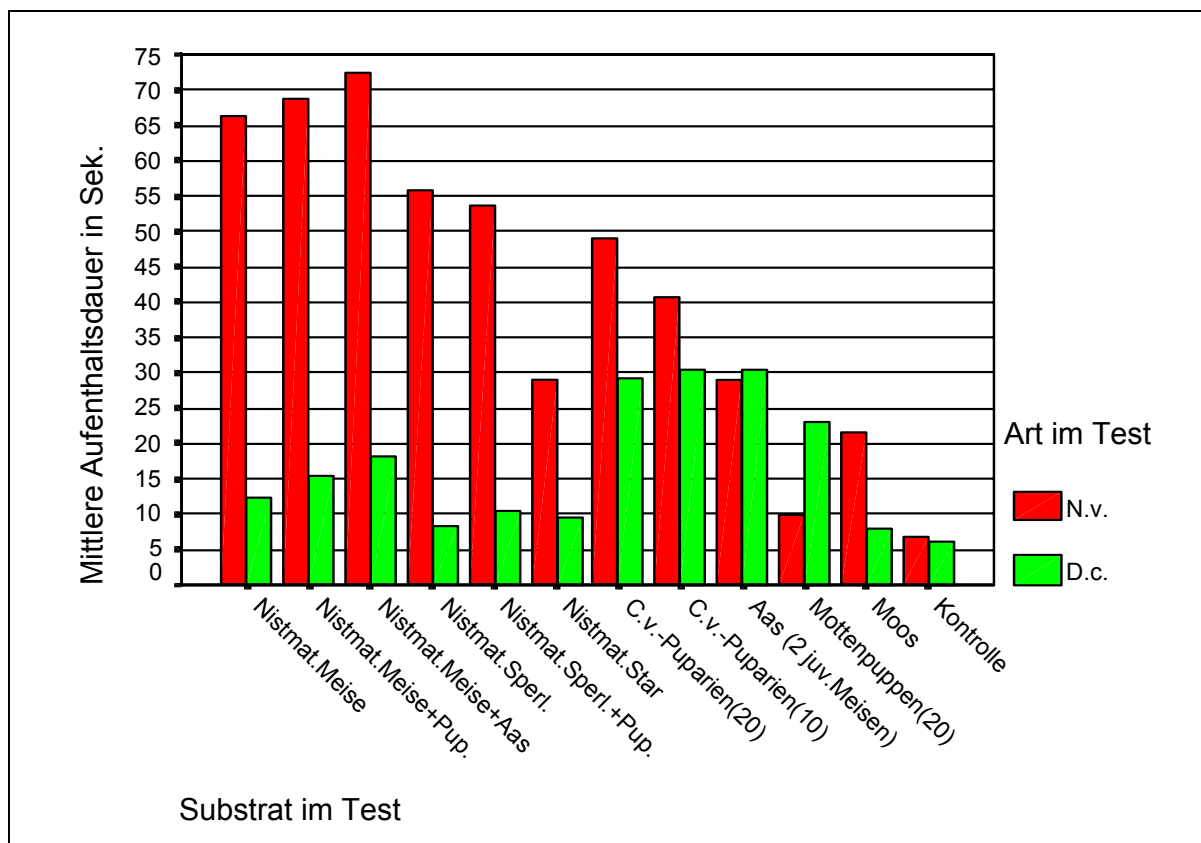


Abb. 70: Vergleich zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* hinsichtlich der mittleren Aufenthaltsdauer vor 11 Substraten und der Kontrolle im Olfaktometer.

Abb. 71 zeigt für jedes der 11 Substrate und die Kontrolle die Differenzen zwischen den durchschnittlichen Aufenthaltszeiten der beiden Parasitoidenarten an.

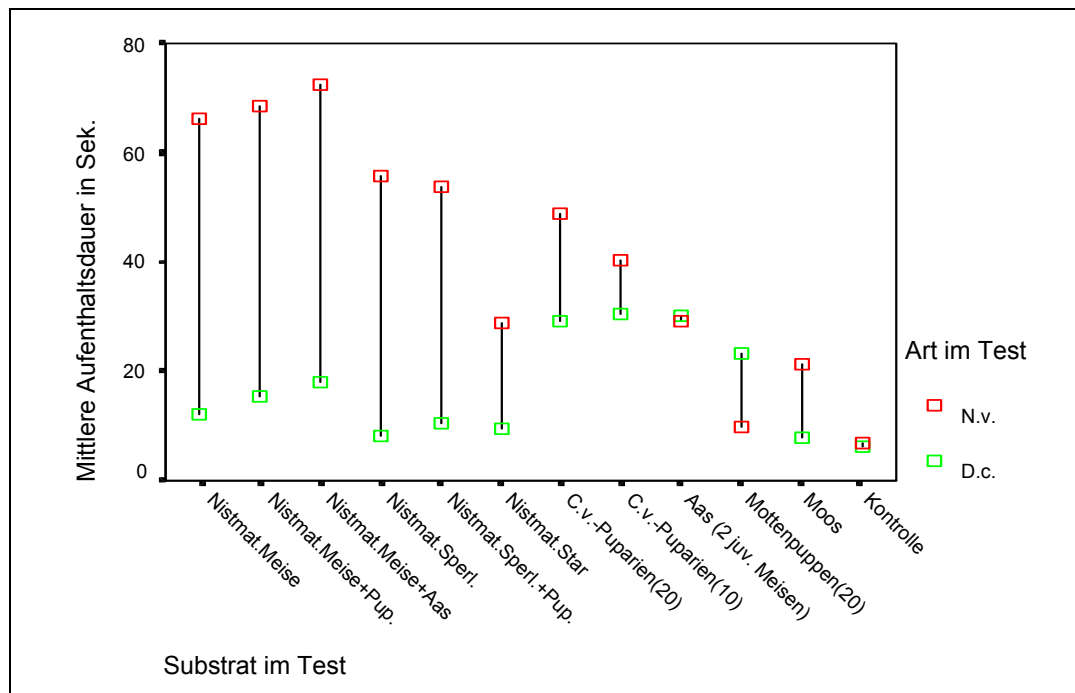


Abb. 71: Interspezifische Differenzen der mittleren Aufenthaltsdauer in Sekunden zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* vor 11 Substraten und der Kontrolle im Olfaktometer.

Im Folgenden werden die Mittelwerte einzelner Substratgruppierungen gesondert herausgestellt und jeweils mit denen der Kontrolle verglichen.

In Abb. 72 wird der Einfluß von den drei Nistmaterial-Typen sowie des getrockneten Laubmooses auf die Überquerungsfrequenzen der Parasitoide gezeigt.

In Abb. 73 sind die Wirkungen von Meisen-Nistmaterial pur und kombiniert mit Wirtspuparien oder Aas, sowie von bloßliegenden Puparien, separatem Aas und getrocknetem Moos dargestellt. Abb. 74 schließlich demonstriert die Mittelwerte für *C. vomitoria*-Puparien bzw. *H. pseudospretella*-Puppen und das Aas isoliert.

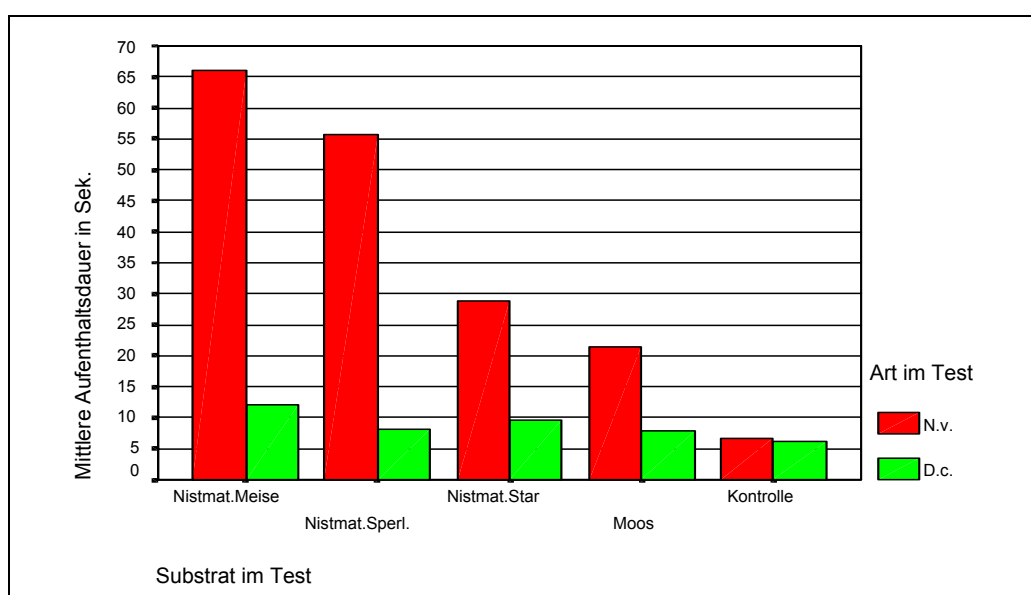


Abb. 72: Vergleich zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* hinsichtlich der durchschnittlichen Aufenthaltsdauer vor drei Nistmaterialtypen, getrocknetem Laubmoos und der Kontrolle im Olfaktometer.

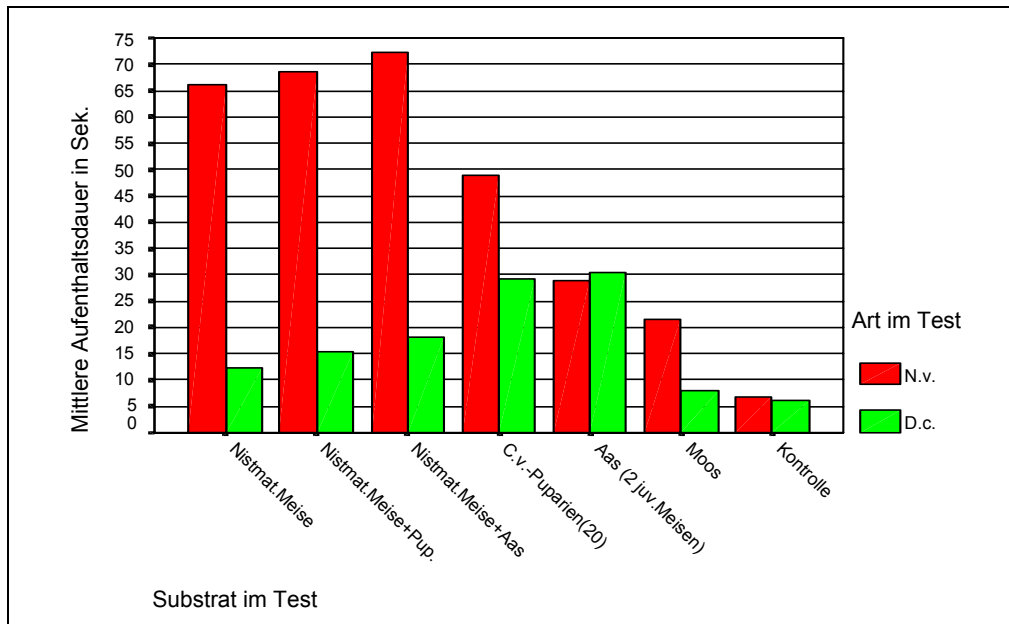


Abb. 73: Vergleich zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* hinsichtlich der durchschnittlichen Aufenthaltsdauer vor Meisen-Nistmaterial pur oder kombiniert mit 20 *C. vomitoria*-Puparien bzw. Aas (2 juv. Meisen), sowie vor 20 *C. vomitoria*-Puparien oder Aas pur, getrocknetem Laubmoos und der Kontrolle im Olfaktometer.

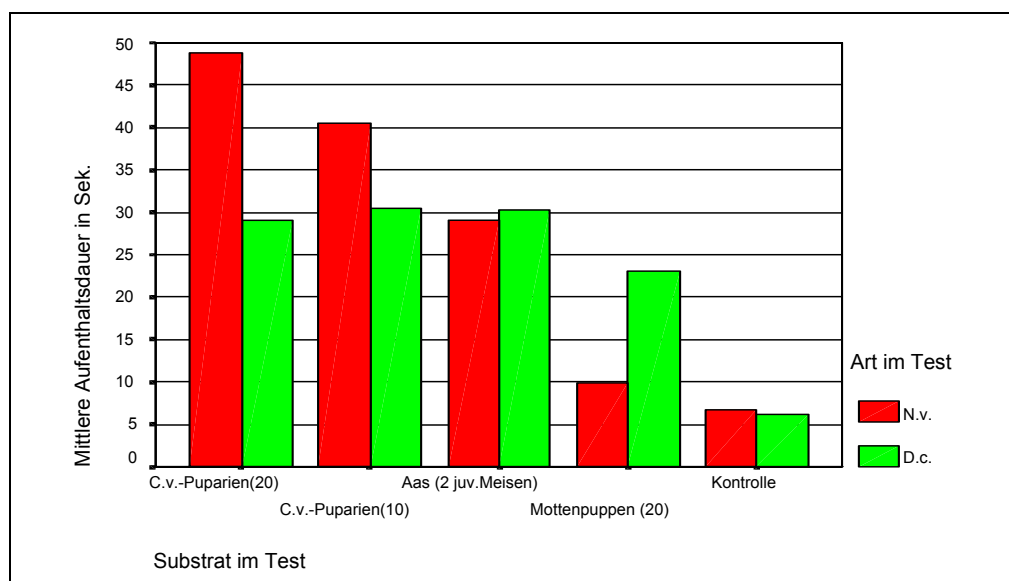


Abb. 74: Vergleich zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* hinsichtlich der durchschnittlichen Aufenthaltsdauer vor 20 oder 10 *C. vomitoria*-Puparien, Aas (2 juv. Meisen), 20 Mottenpuppen (*H. pseudopretella*) und der Kontrolle im Olfaktometer.

Tab. 26 zeigt die Ergebnisse von paarweisen Mittelwertsvergleichen zwischen den Spezies bezüglich der einzelnen 11 Substrate und der Kontrolle.

In Tab. 27 sind die Ergebnisse statistischer Mittelwertsvergleiche für einzelne, als relevant ausgewählte Substratpaare jeweils für beide Spezies separat aufgeführt.

Der Mittelwert für die Kontrolle war bei sämtlichen Vergleichen mit jedem der 11 Substrate sowohl bei *N. vitripennis* als auch bei *D. cavus* stets signifikant geringer als derjenige für das jeweilige getestete Substrat.

Tab. 26: Interspezifische Mittelwertsvergleiche zwischen *N. vitripennis* und *D. cavus* für die Aufenthaltsdauer in Sekunden für 11 Substrate und die Kontrolle im Olfaktometer.

Substrat	Vergleich <i>N.v.</i> : <i>D.c.</i>	p	Signifikanz
Nistmat. Meise	66,1: 12,2	<0,001	+++
Nistm. Meise+Pupar.	68,4: 15,5	<0,001	+++
Nistm. Meise+Aas	72,3: 18,1	<0,001	+++
Nistmat. Sperl.	55,7: 8,2	<0,001	+++
Nistm. Sperl.+Pupar.	53,6: 10,5	<0,001	+++
Nistmat. Star	28,8: 9,5	<0,001	+++
<i>C. v.</i> -Puparien (20)	48,8: 29,1	<0,01	++
<i>C. v.</i> -Puparien (10)	40,4: 30,4	>0,06	–
Aas (2 juv. Meisen)	29,0: 30,3	>0,8	–
Mottenpuppen (20)	9,8: 23,1	<0,001	+++
Moos (getrocknet)	21,4: 8,0	<0,001	+++
Kontrolle	6,8: 6,1	>0,2	–

Tab. 27: Innerartliche Mittelwertsvergleiche für die Aufenthaltsdauer in Sekunden zwischen zwei ausgewählten Substraten im Olfaktometer (NmM=Nistmat. Meise; NmSp=Nistmat. Sperling; NmSt=Nistmat. Star; NmMP=Nistmat. Meise inkl. 20 *C. vomitoria*-Puparien; NmMA=Nistmat. Meise inkl. Aas; NmSpP=Nistmat. Sperling inkl. 20 *C. vomitoria*-Puparien; CvP20 / CvP10=20 / 10 *C. vomitoria*-Puparien; MoP=20 Mottenpuppen, *H. pseudospretella*).

Getestetes Substratpaar	Vergleich für <i>N. vitripennis</i>	p	Signifikanz	Vergleich für <i>D. cavus</i>	p	Signifikanz
NmM – NmSp	66,1 : 55,7	>0,2	–	12,2 : 8,2	<0,05	+
NmM – NmSt	66,1 : 28,8	<0,001	+++	12,2 : 9,5	>0,2	–
NmSp – NmSt	55,7 : 28,8	<0,001	+++	8,2 : 9,5	>0,4	–
NmM – NmMP	66,1 : 68,4	>0,8	–	12,2 : 15,5	>0,1	–
NmM – NmMA	66,1 : 72,3	>0,5	–	12,2 : 18,1	<0,05	+
NmMP – NmMA	68,4 : 72,3	>0,6	–	15,5 : 18,1	>0,3	–
NmSp – NmSpP	55,7 : 53,6	>0,8	–	8,2 : 10,5	>0,1	–
NmMP – NmSpP	68,4 : 53,6	>0,1	–	15,5 : 10,5	<0,05	+
CvP20 – NmMP	48,8 : 68,4	<0,05	+	29,1 : 15,5	=0,001	+++
CvP20 – NmSpP	48,8 : 53,6	>0,5	–	29,1 : 10,5	<0,001	+++
CvP20 – Aas	48,8 : 29,0	<0,01	++	29,1 : 30,3	>0,8	–
CvP20 – NmM	48,8 : 66,1	>0,07	–	29,1 : 12,2	<0,001	+++
CvP20 – NmSp	48,8 : 55,7	>0,4	–	29,1 : 8,2	<0,001	+++
CvP20 – NmSt	48,8 : 28,8	<0,01	++	29,1 : 9,5	<0,001	+++
CvP20 – CvP10	48,8 : 40,4	>0,2	–	29,1 : 30,4	>0,7	–
CvP10 – Aas	40,4 : 29,0	>0,05	–	30,4 : 30,3	>0,9	–
CvP10 – NmM	40,4 : 66,1	<0,01	++	30,4 : 12,2	<0,001	+++
CvP10 – NmSp	40,4 : 55,7	<0,05	+	30,4 : 8,2	<0,001	+++
CvP10 – NmSt	40,4 : 28,8	<0,05	+	30,4 : 9,5	<0,001	+++
Aas – NmMA	29,0 : 72,3	<0,001	+++	30,3 : 18,1	<0,05	+
Aas – NmM	29,0 : 66,1	<0,001	+++	30,3 : 12,2	<0,001	+++
Aas – NmSp	29,0 : 55,7	<0,001	+++	30,3 : 8,2	<0,001	+++
Aas – NmSt	29,0 : 28,8	>0,9	–	30,3 : 9,5	<0,001	+++
Moos – NmM	21,4 : 66,1	<0,001	+++	8,0 : 12,2	<0,05	+
MoP – CvP20	9,8 : 48,8	<0,001	+++	23,1 : 29,1	>0,2	–
MoP – NmM	9,8 : 66,1	<0,001	+++	23,1 : 12,2	=0,001	+++

4. Diskussion

4.1. Beschreibung der untersuchten Arten

4.1.1. Charakterisierung von *Nasonia vitripennis*

Nasonia vitripennis (Walker 1836) (Pteromalidae) ist ein kosmopolitisch verbreiteter, gregärer Ektoparasitoid von Puppen cyclorrhapher Fliegen, besonders aus den Familien Calliphoridae, Muscidae und Sarcophagidae (Peck 1963; Burks 1979; Fabritius & Klunker 1991; Rivers & Denlinger 1995). Als Habitate werden besonders Vogelnester, aber auch Dung, Aas und andere Biochorien, in denen sich Maden der Wirte ernähren, aufgesucht (Wylie 1958; Whiting 1967; Abraham 1984; Darling & Werren 1990).

Obwohl *N. vitripennis* für die effiziente biologische Kontrolle von wirtschaftlich-agrarökonomisch bedeutenden Fliegenarten bislang nicht als kommerziell gehandelte Parasitoide zu etablieren war (Meyer et al. 1990; McKay & Galloway 1999), gehört sie aufgrund ihrer guten Eignung für die Laborpraxis zu den am ausführlichsten untersuchten Arten der Pteromalidae. Ihre kurze Generationszeit und unkomplizierte Zucht ließen sie zu einem beliebten Objekt bei genetischen bzw. molekularbiologischen Studien werden. Zu diesen Fachgebieten liegt eine Vielzahl neuerer Arbeiten vor. Auch das Verhalten bei der Partnerwahl bzw. Kopulation und viele Aspekte der Physiologie, insbesondere die Determinierung des Geschlechts bei der Eiablage, wurden intensiv untersucht (z.B. Wylie 1973; Werren 1984; King & Skinner 1991; King 1993; King et al. 1995).

Ökologische und ethologische Aspekte der Biologie von *N. vitripennis* speziell im Vogelnest wurden jedoch nur selten studiert. Schon lange bekannt ist allerdings, daß *N. vitripennis* in Vogelnestern vornehmlich Puppen von Vertretern der ornithoparasitischen Gattung *Protocalliphora* parasitiert und hier erhebliche Parasitierungsraten erreicht, also als wichtigster natürlicher Gegenspieler der Vogelblutfliegen anzusehen ist (Mason 1944; Woodroffe 1953; Peus 1960; Henze 1983; Gold & Dahlsten 1989; Bennett & Whitworth 1991). Laut Fabritius & Klunker (1991) hat *N. vitripennis* unter den europäischen Puppenparasitoiden von synanthropen Fliegen neben *Muscidifurax raptor* Girault & Sanders und diversen Spezies aus der Gattung *Spalangia* die größte praktische Bedeutung, was im Widerspruch zu anderen Arbeiten steht. Im allgemeinen spielt die Art nämlich bei den zahlreich durchgeführten Erfassungen von Puppenparasitoiden in Viehstallungen, wo besonders die Puppen von Stuben- und Stallfliegen (Muscidae) in hoher Dichte auftreten, eine eher untergeordnete Rolle. Innerhalb dieser Gilde wird *N. vitripennis* in ihrer Abundanz von Arten aus den Gattungen *Muscidifurax*, *Urolepis* und *Spalangia* weit übertroffen (Legner et al. 1967; Rueda & Axtell 1985a; Smith & Rutz 1991; Rueda et al. 1997; Floate et al. 1999; Skovgard & Jespersen 1999 und 2000). Nur gelegentlich dominiert *N. vitripennis* innerhalb dieser Gilde ausgeprägt über andere Parasitoidenarten (Rutz & Scoles 1989).

In welchem Ausmaß allerdings innerhalb des Vogelnestes auch Puppen aus anderen Fliegengattungen parasitiert werden, ist noch ungeklärt. Nekrophage und coprophage Maden aus den Familien Muscidae, Sarcophagidae und Calliphoridae sind hier allerdings regelmäßig vorhanden (Mason 1944; Woodroffe 1953; Häusler & Topp 1996).

Abraham (1984 und 1985) wies nach Freilanduntersuchungen auf die außerordentlich hohe Bindung von *N. vitripennis* an das Nesthabitat und die Wirte *Protocalliphora* spp. hin. Er folgerte, daß die allgemein vorherrschende Meinung, die Art trete vor allem in (bodennahen) Biochorien wie Aas oder Dung auf, nicht haltbar sei. Eine deutliche Präferenz ihres Auftretens in höheren Bereichen (oberhalb von 2,70 m Höhe) ließ sich feststellen.

Schröder (1997) begründete schließlich durch morphometrisch und ökologisch signifikante Unterschiede zwei Ökotypen von *N. vitripennis*, wovon der eine in Vogelnestern, der andere an Aas zu finden ist. Der Speziationsprozeß, bedingt durch ökologische Segregation, sei hierbei angedeutet, aber noch nicht genetisch nachweisbar. Schröder schloß aus den Ergebnissen, daß die nidicole Lebensweise die ursprünglichere sei und die *N. vitripennis*-Weibchen von diesem Habitat aus auch externe Biochorien, wie z.B. das Aas, besiedelt haben könnten. Allerdings wiesen die Aastiere eine mehr als 50 % höhere Parasitierungsrate als die Nesttiere auf. Auch sei die Art generell in Aas abundanter als in Vogelnestern. Die Phänologie beider Ökotypen differiert deutlich, wobei der Nesttyp früher (Ende Mai) auftritt, der Aastyp jedoch ca. einen Monat länger (bis Mitte September) aktiv bleibt.

Die Körpergröße der *N. vitripennis*-Weibchen beträgt 2-3 mm und ist erheblichen Schwankungen unterworfen, in denen sich der Grad von Superparasitismus widerspiegelt (Wylie 1965a; Azab et al. 1967). Nur die Weibchen sind flugfähig.



**Abb. 75: Weibchen von *N. vitripennis* beim Anstich eines Wirtspupariums von *C. vomitoria*.
(Foto: R. Abraham)**

Bei der Entwicklung von *N. vitripennis* in Puparien der Schmeißfliege *C. vomitoria* wurden grundlegende Artcharakteristika ermittelt (Schlein 1998): Die durchschnittliche Entwicklungsdauer (Ei – weibl. Imagines) von *N. vitripennis* beträgt bei 24,5 °C ca. 15 Tage. Ein 24 Stunden lang parasitierendes Weibchen erzeugt pro Wirtsindividuum im Schnitt 33 Nachkommen. Nach ausgeprägtem Superparasitismus betrug das Maximum an schlüpfenden Imagines aus einem Wirtspuparium 92 Individuen. Ein mittleres Geschlechterverhältnis (σ : φ) von 1:5 wurde berechnet.

4.1.2. Charakterisierung von *Dibrachys cavus*

Die gregäre, ektoparasitische *Dibrachys cavus* (Walker 1835) (Pteromalidae) wird in der Literatur als ausgesprochen polyphag beschrieben (Gontarski 1939; Peck 1963) und ist sowohl paläarktisch als auch nearktisch verbreitet (Fabritius & Klunker 1991). Sie gilt gemeinhin als die Erzwespe mit dem höchsten Grad an Polyphagie (Burks 1979). Ihr somit sehr extensives Wirtsspektrum umfaßt ca. 200 verschiedene Arten, wobei *D. cavus* sowohl als Primär-, Sekundär-, als auch gar als Tertiärparasitoid in Erscheinung treten kann (Day 1969; Burks 1979). Der weitaus größte Anteil der beschriebenen Wirtsorganismen stammt aus holometabolen Insektenordnungen, wobei Lepidoptera und Hymenoptera (mit jeweils ca. 40 %) dominieren, gefolgt von Coleoptera und Diptera (je ca. 10 %) (Peck 1963). Auch bezüglich des Entwicklungsstadiums der Wirte liegt bei *D. cavus* offenbar keine streng obligate Bindung vor. Zwar ist sie überwiegend als reiner Puppenparasitoid beschrieben, jedoch parasitiert sie z.B. auch eingesponnene Altraupen und Präpuppen von Schmetterlingen (Gontarski 1939 und 1941; Redolfi et al. 1987). Auch werden die Larven von Schlupfwespen hyperparasitisch mit Eiern belegt, wenn sie von einem Wirtskokon umhüllt sind (Marsh 1936). Ein zu durchstechender Kokon bzw. eine Umhüllung sowie die weitgehende Bewegungslosigkeit der jeweiligen Wirte scheinen Bedingungen für den Anstich zu sein (Marsh 1936; Gontarski 1939). Innerhalb der Lepidoptera werden Vertreter aus fast sämtlichen großen Nachtfalter- und Mottenfamilien parasitiert (Peck 1963). Als Primär-, Hyper- und Tertiärparasitoid ist *D. cavus* von vielen Hautflüglern beschrieben. Innerhalb der parasitischen Hymenoptera wurden Wirtsnachweise besonders in den Schlupfwespenfamilien Ichneumonidae und Braconidae erbracht (Marsh 1936; Bendel-Janssen 1962; Peck 1963; Burks 1979; Weseloh 1983; Askew & Shaw 1986).

Innerhalb der Diptera werden von *D. cavus* zumeist Arten aus den cyclorrhaphen Familien Calliphoridae, Muscidae und Tachinidae parasitiert (Peck 1963; Hoebeke & Rutz 1988; Fabritius & Klunker 1991; Floate et al. 1999), wobei stets nur das Puppenstadium befallen wird. Hier wird *D. cavus* gelegentlich als Bestandteil der artenreichen und wegen der Bedeutung für die Agrarwirtschaft äußerst häufig untersuchten Gilde von Parasitoiden der Fliegenfauna in Rinder- und Geflügelfarmen erfaßt, jedoch weitaus seltener als *N. vitripennis*, die hier sowohl paläarktisch als auch nearktisch regelmäßig zu den protokollierten Arten gehört. Hoebeke & Rutz (1988) wiesen *D. cavus* als Puppenparasitoiden von *Musca domestica* (L.) und *Stomoxys calcitrans* (L.) in Viehdung nach. Lysyk (1995) erfaßte *D. cavus* in Viehstallungen mit 6 anderen Parasitoidenarten, wobei *N. vitripennis* fehlte. Floate, Khan & Gibson (1999) registrierten *D. cavus* unter insgesamt 10 Parasitoidenspezies von Fliegenpuppen (Muscidae) in Viehstallungen, wobei ihr Anteil jedoch mit 0,1 % sehr gering ausfiel (bei *N. vitripennis* betrug er immerhin 6,5 %).

Es kann allerdings vermutet werden, daß sich unter der in der Literatur dargestellten Spezies *D. cavus* ein systematisch bislang nicht aufgeschlüsselter Artkomplex verbirgt. Somit würde das extrem breite Wirtsspektrum von *D. cavus* womöglich auf mehrere noch morphologisch bzw. genetisch zu begründende einzelne Arten, zumindest aber Unterarten, zu kompartimentieren sein.

Exakte taxonomische Untersuchungen in diesem Bereich wären äußerst wünschenswert. Denkbar wäre auch die morphologisch und molekularbiologisch gestützte Begründung von Arten, die in separaten Habitaten auftreten, wie z.B. im Vogelnest.

Daß *D. cavus* nach *N. vitripennis* die häufigste Parasitoidenart in Vogelnestern ist und somit auch als nidicol bezeichnet werden muß, ist generell schon seit einigen Jahrzehnten bekannt (Woodroffe 1953; Abraham 1985; Schlein 1998). Auch wurden beide schon als Puppenparasitoide von ornithoparasitischen Lausfliegenarten (Hippoboscidae) beschrieben (Marshall 1981). Jedoch ist das Verhältnis beider Arten im sehr speziellen Lebensraum Vogelnest nie genauer untersucht worden. Selbiges gilt für ihre dortigen Abundanzen, Wirtspräferenzen und habitatspezifischen Verhaltensweisen. In älteren Arbeiten verbergen sich allerdings möglicherweise unter den als *N. vitripennis* in Vogelnestern registrierten Parasitoidenweibchen zum Teil auch Individuen von *D. cavus* mit einer „Dunkelziffer“. Während *N. vitripennis* weltweit als bedeutender und äußerst effektiver Parasitoid der ornithoparasitischen *Protocalliphora*-Arten genannt wird (s.o.), liegt für *D. cavus* in der Literatur gegenwärtig noch kein definitiver Nachweis für diese Wirtsgattung vor. Dies könnte aber auch daran liegen, daß sie bislang unter den für *N. vitripennis* erstellten Parasitierungsraten von *Protocalliphora* spp. fälschlicherweise miterfaßt wurde. Insgesamt ist es erstaunlich, daß über eine so weit verbreitete und allgemein bekannte Parasitoidenart, die in der Literatur hinsichtlich ihres breiten Wirtsspektrums sehr häufige (meist beiläufige) Erwähnung findet, derartig wenige detaillierte Arbeiten vorliegen. Dies betrifft vor allem die konkrete Freilandbiologie, Ökologie sowie Präferenzen und Strategien bei der Wirtssuche. Die Weibchen von *D. cavus* erreichen eine Körperlänge von ca. 3-4 mm. Beide Geschlechter sind flugfähig.



Abb. 76: Weibchen von *D. cavus* beim Anstich eines Wirtspupariums von *C. vomitoria*
(Foto: R. Abraham)

Bei der Entwicklung in Puparien von *C. vomitoria* weist *D. cavus* folgende Artcharakteristika auf (Schlein 1998): Die Entwicklung von der Eiablage bis zum Schlüpfen von weiblichen Imagines dauert bei 24,5 °C durchschnittlich ca. 22 Tage.

Zu *N. vitripennis* ergibt sich somit eine mittlere Differenz von ca. 7 Tagen. Ein einzelnes Weibchen von *D. cavus* produziert in 24 Stunden pro Wirtspuppe durchschnittlich 13 Nachkommen. Bei superparasitierten Wirten war ein Maximum von 58 schlüpfenden Imagines aus einem Fliegenpuparium zu registrieren. Es wurde ein mittleres Geschlechterverhältnis ($\sigma:\varphi$) von 1:7 ermittelt.

4.1.3. Stand eigener Vorarbeiten

Die Aufgabe einer früheren Arbeit des Autors (Schlein 1998) bestand darin, die ökologische, in der Literatur bislang noch nicht beschriebene Beziehung zwischen den beiden Parasitoidenarten in Vogelnestern zu untersuchen. Hierzu erfolgte wie in vorliegender Arbeit das wöchentliche Einholen von Proben mit je 5 Wirtspuppen aus Nistkästen, um Daten über das natürliche Auftreten der beiden Spezies zu gewinnen. Es wurde aber lediglich eine einzelne Probe pro Nistkästen ausgelegt, und zwar stets nur an die Nestperipherie. Parallel dazu wurden die Wespenarten durch unterschiedliche Laborexperimente hinsichtlich ihrer interspezifischen Konkurrenz- und Dominanzverhältnisse verglichen. Eine Prüfung auf Multi- und Hyperparasitismus sowie die Analyse entsprechender Auswirkungen standen dabei im Vordergrund. In Petrischalen wurden dazu die Parasitoidenarten sowohl in verschiedenen zeitlichen Abständen nacheinander als auch gleichzeitig auf dieselben Wirtsindividuen angesetzt. Für die Freilandproben, alle Laborversuche und die Parasitoidenzuchten wurden wie in der vorliegenden Arbeit Puparien von *C. vomitoria* verwendet. Die Ergebnisse der Untersuchung werden im Folgenden zusammengefaßt. Später wird im Verlauf der Diskussion häufiger auf diese Resultate verwiesen.

Die Freilanduntersuchung (Saison 1997 in zwei Probengebieten) ließ mehrere generelle Artunterschiede erkennen:

1. *N. vitripennis* tritt signifikant in höher angebrachten Nistkästen auf als *D. cavus*; dies bestätigt ältere Resultate (Abraham 1985). Verschiedene Höhenabundanzen weisen auf eine räumliche Ausweichstrategie zwischen den Arten hin.
2. Unterschiedliche Gebietsansprüche der beiden Parasitoidenarten deuten sich an: *N. vitripennis* dominierte in einem verwilderten Naturschutzgebiet, *D. cavus* auf einer offenen, extensiv genutzten Streuobstwiese. Letztere wurde auch in der vorliegenden Arbeit erneut einbezogen.
3. *N. vitripennis* tritt wahrscheinlich nur in Nistkästen mit besetztem oder unbesetztem Nest auf, *D. cavus* in Nistkästen mit und ohne Nest; dieses Resultat bestätigt die Erkenntnisse aus früheren Untersuchungen (Abraham 1985).
4. *N. vitripennis* schlüpft mit signifikant höherer Individuenzahl pro Wirtspuparium und parasitiert signifikant mehr Wirtspuppen pro Probe als *D. cavus*.
5. *N. vitripennis*-Weibchen produzieren im Freiland bereits ab Juni Diapauselarven mit einem Maximum Mitte Juli; *D. cavus* ist noch Ende September ohne Anzeichen einer Diapauseinduktion aktiv.

Die Resultate der Laborversuche bei zeitversetzter interspezifischer Konkurrenz waren:

1. Aufgrund ihrer Polyphagie können die Larven von *D. cavus* bei Nahrungsmangel auf präimaginale Stadien (Larven und junge Puppen) von *N. vitripennis* räuberisch übergreifen und diese als Nahrungsressource nutzen. Es besteht hinsichtlich dieses Aspektes der Interferenz eine asymmetrische intrinsische Konkurrenz zugunsten von *D. cavus* und zum Nachteil von *N. vitripennis*, wenn letztere zum Zeitpunkt der Multiparasitierung noch nicht das Puppenstadium erreicht hat.
2. Umgekehrt nutzt *N. vitripennis* die Jungstadien des Konkurrenten nicht als Ersatzressource und hat als multiparasitierender Sekundärparasitoid keinen nachweisbaren negativen Einfluß auf die Schlupfraten von *D. cavus*. Nur *N. vitripennis* wird daher schwerwiegend in der prä- und frühpupalen Entwicklung gestört, wenn die Konkurrenzart die von ihr bereits belegten Puppen multiparasitiert.
3. Der letale Einfluß, den die polyphage *D. cavus* auf *N. vitripennis*-Jungstadien ausüben kann, kommt einem fakultativen Hyperparasitismus nahe; erzwungener Episitismus bei Nahrungsmangel ist jedoch eine zutreffendere Definition. Es liegt also eine Ausweichstrategie vor, wenn die bevorzugte Nahrungsressource (die Fliegenpuppe als Primärwirt) erschöpft ist.
4. Beide Arten schlüpfen im Vergleich zu allein parasitierten Puparien mit drastisch reduzierter Anzahl aus Wirtspuparien mit Multiparasitismus. Die Anzahl von Imagines pro Puparium wird immer sehr stark reduziert, wenn sich artfremde Stadien im gleichen Wirtsindividuum mitentwickeln, gleichgültig, ob diese ausweichend räuberisch angreifen können oder nicht.
5. Welche Spezies letztlich dominiert, hängt stark vom Zeitpunkt der Multiparasitierung bzw. dem dann vorliegenden Stadium der Art, die den Wirt zuerst befiel, ab.

Die folgenden Ergebnisse ergaben sich bei simultaner interspezifischer Konkurrenz um ein Wirtsindividuum:

1. In einem kurzen Zeitraum (1-3 Tage) werden bedeutend mehr Wirte von *N. vitripennis* erfolgreich parasitiert als von *D. cavus*. *N. vitripennis* dominiert ausgeprägt bezüglich der Parasitierungsrate, wenn die interspezifische Konkurrenz gleichzeitig erfolgt.
2. Bei multiparasitierten Puparien, aus denen Imagines beider Arten schlüpfen, ist deren mittlere Anzahl im Vergleich zu Puparien, aus denen nur die jeweilige Art schlüpft, stets bedeutend geringer.
3. In den Puparien aus den Kontrollgruppen ohne simultane interspezifische Konkurrenz erzielten beide Parasitoidenarten signifikant höhere Reproduktionsraten als unter Einfluß eines artfremden Konkurrenten.
4. Bei Multiparasitismus beeinflußt *D. cavus* die Schlupfrate von *N. vitripennis* negativ durch Ausbeutungskonkurrenz und hauptsächlich durch Interferenz (direkt), während *N. vitripennis* auf die polyphage Art negativ vermutlich ausschließlich durch Ausbeutungskonkurrenz (indirekt) wirkt.

4.2. Freilanduntersuchung

4.2.1. Erste Saison 1999

4.2.1.1. Parasitierungsraten und Phänologien 1999

N. vitripennis und *D. cavus* traten in ca. 70 % der Kästen, in denen Parasitierungen registriert wurden, gemeinsam auf. Somit ist belegt, daß das gegebene Nistkastenangebot die Ansprüche beider Spezies weitgehend erfüllte. Außerdem wird indiziert, daß eine gemeinsame Habitatnutzung sowie die Möglichkeit zur simultanen Präsenz in denselben Vogelnestern in den meisten Fällen gewährleistet waren. Diese Tatsache ist wichtig für die Interpretation der gewonnenen Daten. Insgesamt resultierte ein ausgewogenes Verhältnis der jeweils von *N. vitripennis* oder *D. cavus* allein parasitierten Proben (46 %:47 %). Der Anteil der von beiden Arten gemeinsam genutzten Proben lag mit 7 % recht hoch. Er belegt, daß sich die Wirtsnutzung und Suchstrategien der Arten im Vogelnest prinzipiell überschneiden. Innerhalb der gemeinsam parasitierten Proben kam es immerhin in etwa jedem fünften Puparium zu Multiparasitismus, der das Schlüpfen von Imagines beider Arten aus einem Wirtsindividuum zu Folge hatte.

Es zeigte sich, daß *N. vitripennis* im Durchschnitt deutlich mehr Fliegenpuppen pro Probe parasitierte als *D. cavus*, was ältere Erkenntnisse bestätigt (Schlein 1998). Auch liegt die mittlere Eisumme pro Probe (Anzahl schlüpfender Imagines + abgestorbener Larven und Puppen) bei *N. vitripennis* deutlich höher als bei *D. cavus* (vgl. Tab. 5). Dies ist vor allem eine Auswirkung der artspezifischen durchschnittlichen Schlupfraten pro *C. vomitoria*-Wirtspuparium (vgl. 4.1.1.; 4.1.2.). In beiden Parametern deutet sich die vermutlich schnellere und effizientere Ausnutzung des Wirtsangebotes durch die rein dipterophage Art an.

Parasitierungen durch die zwei nidicolen Arten waren in den Proben erst für die 4. Woche vom 19. / 20.05.-26. / 27.05. zu registrieren (vgl. Abb. 2 und 3). Beide Arten waren in den drei vorigen Probenwochen offenbar noch nicht aktiv, obwohl sich in diesem Zeitraum der Höhepunkt des Brutgeschehens abspielte (vgl. Abb. 3). Dies entspricht älteren Resultaten (Schröder 1997, Schlein 1998). Wie die Abb. 2 und 3 zeigen, gibt es zwei relativ deutliche Phasen bezüglich der Phänologien beider Arten. Zwar treten sie gleichzeitig zu Beginn der Saison in den Kästen auf, jedoch dominiert zunächst noch deutlich *N. vitripennis* hinsichtlich der Anzahl parasitierter Proben über *D. cavus*, mit einem Maximum in der ersten Julihälfte. Ab Mitte Juli jedoch ändert sich das Gesamtbild: Erstmalig übertrifft *D. cavus* die Konkurrenzart bezüglich der Anzahl parasitierter Proben. Diese Dominanz bleibt dann bis Mitte September im zunehmenden Maße bestehen (mit einer Phase geringerer Effizienz im August, die klimatisch begründet sein mag). Allgemein ist herauszustellen:

1. Die Aktivitätszeit beider Arten beginnt Ende Mai.
2. Die zeitliche Überlappung ihres Auftretens findet hauptsächlich im Juni, Juli und August statt, wobei *N. vitripennis* bis ca. Mitte Juli dominiert, danach aber *D. cavus*.
3. Identische Proben wurden von beiden Arten von Ende Mai bis Mitte August gefunden und parasitiert (vgl. Abb. 2).

Für *N. vitripennis* entspricht dies den phänologischen Ergebnissen von Schröder (1997). In einer früheren Freilanduntersuchung (Schlein 1998) war die Aktivität von *N. vitripennis* bis zum 20.08., diejenige von *D. cavus* dagegen noch Ende September festzustellen. *N. vitripennis* parasitierte zwar 1999 vereinzelte Proben auch noch nach ihrer Hauptaktivität bis Anfang September, es ist aber davon auszugehen, daß es sich hierbei um alte Weibchen handelte, welche die ausgewechselten fünf Wirtspuppen stets aufs neue aufsuchten und belegten. Eine regelmäßige Ernährung durch das „host-feeding“ erhöhte eventuell die individuellen Aktivitätsspannen beträchtlich. *N. vitripennis*-Weibchen können ein Alter von bis zu 45 Tagen erreichen (Whiting 1967), wenn auch eine Lebenszeit von ca. 15 Tagen die Regel ist (Fabritius & Klunker 1991). Zum größten Teil wurden in dieser späten Phase nur noch Diapauselarven produziert. Während also die Parasitierungsaktivität von *N. vitripennis* im August rasch abnimmt und spätestens Anfang September (nach dem Tode der alten Weibchen) versiegt, so ist bei *D. cavus* am Ende der Probensaison keine Abnahme zu verzeichnen. Frühere Untersuchungen zeigten, daß sie noch bis Ende Oktober aktiv ist (Abromeit 1999). Eine zeitliche Inkoinzidenz zwischen den beiden Arten, die eine Strategie der Konkurrenzminderung und phänologischen Nischendifferenzierung sein könnte, ist damit erneut angedeutet. Jedoch gibt es, wie in der Abb. 2 gezeigt, eine breite Überlappung im untersuchten Zeitraum, wobei in ca. 7 % der Fälle auch identische Proben von beiden Arten genutzt wurden. Die zeitliche Inkoinzidenz ist also nicht derart ausgeprägt, daß sie die Koexistenz beider Arten begründen könnte. Es muß daher weitere Ausweichstrategien geben, die im Verhalten bei der Wirtssuche begründet sein könnten. Einen ähnlichen Fall beschreiben Legner & Brydon (1966) für die Phänologie zweier Puppenparasitoide von Dungfliegen im Freiland, *Muscidifurax raptor* und *Spalangia endius* Walker (Pteromalidae). Eine phänologische Überlappung erfolgt von April bis Oktober. Während beide Arten relativ zeitgleich im Frühjahr erscheinen, erreicht erstere ein Aktivitätsmaximum von Juni bis August, letztere von September bis November. Auch hier wird die Koexistenz (u.a.) dadurch gestützt, daß eine phänologische Überschneidung durch unterschiedliche Entfaltung der Aktivitätsmaxima entspannt wird. Dies geben z.B. auch Vet & van Opzeeland (1985) für zwei Larvenparasitoide von *Drosophila* spp. an.

In der Abb. 3 wird deutlich, daß sich die Parasitierungen durch beide Parasitoidenarten im wesentlichen erst dann einstellen, wenn das Brutgeschehen in den Nistkästen beinahe abgeschlossen ist. Für *N. vitripennis* ist dies coevolutiv erklärbar. Ihre Populationsdynamik ist vermutlich eng an diejenige ihrer bevorzugten Wirte im Vogelnest, der ornithoparasitischen Vogelblutfliegen, gebunden. Mit ausgesprochen hoher Effizienz findet und parasitiert sie die Puppen von *Protocalliphora*-Arten im Nistmaterial (Mason 1944; Peus 1960; Gold & Dahlsten 1989; Bennett & Whitworth 1991). Es ist daher verständlich, daß ihre Parasitierungsaktivität erst dann einsetzt, wenn sich das Brutgeschäft in der Endphase befindet bzw. wenn die Jungvögel im Nest versorgt werden. Das größte Angebot an *Protocalliphora*-Puppen im Nest ist gegeben, wenn die Jungvögel aufgezogen werden bzw. wenn diese vor kurzem ausgeflogen sind. Die Fliegenweibchen legen ihre Eier in das Nistmaterial erst dann ab, wenn die Jungvögel bereits geschlüpft sind, was als wirtsadaptive Verhaltensweise gilt (Gold & Dahlsten 1989; Bennett & Whitworth 1991; Hurtrez-Boussés et al. 1997). Ob schon vor oder erst nach dem Ausfliegen der juvenilen Vögel die höchste Wirtsdichte vorliegt, richtet sich auch nach der Dauer des Larven- sowie Puppenstadiums der

Vogelblutfliegen. Bei *P. azurea* Fallén dauert letzteres ca. 11 Tage (Peus 1960). Gold & Dahlsten (1989) geben für das Puppenstadium verschiedener *Protocalliphora*-Arten eine Dauer von 11-33 Tagen an. Jungvögel erleiden eine erhöhte Mortalität nach dem Befall durch *Protocalliphora*-Maden, da durch den starken Blutverlust ihre Abwehrkräfte geschwächt sind. Der tägliche Blutverlust kann bis zu 55 % des Gesamtvolumens pro Jungvogel ausmachen (Gold & Dahlsten 1983). Die Anämie wirkt sich bei klimatischen Schwankungen und Schlechtwetterphasen häufig letal aus, wenn nicht ausreichend Nahrung aufgenommen werden kann (Mason 1944; Hurtrez-Boussés et al. 1997). Auch Shields & Crook (1987), Whitworth & Bennett (1992) sowie Merino & Potti (1995) wiesen neben durchschnittlich reduzierten Körpermassen und Zehenlängen eine erhöhte Mortalität nach dem *Protocalliphora*-Befall bei Jungvögeln verschiedener Vogelarten nach. Somit ist zum Ende der Brutphase auch regelmäßig Aas in den Nistkästen zu erwarten. Da dieses meist nicht aus den (dann verlassenen) Nestern entfernt wird, sammeln sich Maden bzw. Puppen nekrophager Fliegenarten in den betreffenden Nestern an. Letztere könnten dann als potentielle Wirte von *N. vitripennis* ebenfalls eine große Rolle spielen. Mason (1944) vermutete sogar, daß diese nekrophagen Arten für *N. vitripennis* im Vogelnest eine größere Wirtsbedeutung als *Protocalliphora* spp. haben. Auch die Maden von *Protocalliphora* spp. können fakultativ nekrophag werden, wenn sich keine lebendigen Wirte mehr im Nest aufhalten (Gold & Dahlsten 1989).

Am Ende und in den Wochen nach der Brutperiode ist also die höchste Quantität an Fliegenpuppen in den Nestern zu erwarten. Außerdem ist dann eine relative Vielfalt von unterschiedlichen Fliegenarten möglich. Haben *N. vitripennis*-Weibchen Ansticherfahrung mit „host-feeding“ an Puparien einer bestimmten Fliegenart gesammelt, so verstärkt dies ihre Präferenz bei der Wirtswahl für die jeweilige Spezies. Allerdings läßt sich diese Prägung aufheben, wenn eine andere Wirtsart die präferierte hinsichtlich der Bestandsdichte übertrifft, so daß ein Wirtswechsel erfolgt (Cornell & Pimentel 1978). So wäre denkbar, daß die *N. vitripennis*-Weibchen zunächst, auch durch Ansticherfahrung begründet, *Protocalliphora*-Puppen als Wirte bevorzugen. Später aber, wenn durch die Mortalität der Jungvögel Aasfliegen angelockt wurden, könnte ein Wirtswechsel auf die Puppen nekrophager Fliegen stattfinden. Die Hauptaktivitätszeit von *N. vitripennis* läßt sich also gut mit dem Wirtsangebot korrelieren. Dieses ist einerseits durch den *Protocalliphora*-Befall während der Anwesenheit juveniler Vögel gegeben; es kann andererseits aber durch das Auftreten von nekrophagen cyclorrhaphen Fliegen, wenn frisches Aas in den Kästen anfällt, bereichert werden. Die enge Kopplung an die Brutphänologie wird auch innerhalb des Zeitraums deutlich, in dem sich das Brutgeschehen (inkl. Präsenz von Jungvögeln) und die Parasitierungen überschneiden. Ausschließlich *N. vitripennis* trat innerhalb dieser Zeitspanne in ca. 43 % der Nistkästen mit noch registriertem Brutgeschäft auf. *D. cavus* allein oder beide Arten gemeinsam waren aber jeweils nur in ca. 4 % dieser Kästen zu registrieren. Nach Gold & Dahlsten (1989) sind alle bekannten Parasitoide von *Protocalliphora* spp. erst nach dem Ausfliegen der Vögel in deren Nestern aktiv. Diese Aussage ist zwar tendenziell zu bestätigen, gilt aber nicht grundsätzlich, wie das eben genannte Ergebnis zeigt.

Johnson & Albrecht (1993) geben für eine *Protocalliphora*-Art in Zaunkönigsnestern an, daß die Imagines der Fliegen 15-36 Tage nach dem Ausflug der Jungvögel schlüpfen. Dies bekräftigt die Aussage, daß die Anzahl von *Protocalliphora*-Puppen vor allem kurz nach dem

Ende des Brutgeschehens besonders hoch ist. Gold & Dahlsten (1989) stellten fest, daß die Eiablage der *Protocalliphora*-Weibchen zwar während der gesamten Anwesenheitszeit von Jungvögeln bis hin zu deren Ausflug erfolgt; die Verpuppung der Maden vor oder direkt nach dem Ausflug der Jungvögel war jedoch nur selten zu registrieren. Im Falle zweier Meisenarten (*Parus* spp.) wurden niemals Puparien in Nestern gefunden, die weniger als 17 Tage alte Jungvögel beherbergten.

Über das natürliche Wirtsspektrum von *D. cavus* in Vogelnestern bestehen leider immer noch erhebliche Wissenslücken. Sie wurde bislang noch nicht als natürlicher Parasitoid von *Protocalliphora* spp. nachgewiesen. Trotzdem ist die Annahme berechtigt, daß die Weibchen die Puppen der Vogelblutfliegen ebenso parasitieren wie diejenigen von *Calliphora*-Arten. Voraussetzung hierfür ist natürlich die Fähigkeit, diese im Nistmaterial sehr gut verborgenen Wirte aufzuspüren, wie es *N. vitripennis*-Weibchen vermögen. Oft umgeben sich die Präpuppen der Vogelblutfliegen mit einer schützenden Umkleidung aus Bestandteilen des Nistmaterials (Wolle, Moos und andere organische Materialien); innerhalb dieser Umhüllung findet die Verpuppung statt (Gold & Dahlsten 1989). Rogers et al. (1991) geben an, daß sich *Protocalliphora*-Maden zur Verpuppung auch unter Federn, die zum Nestbau verwendet wurden, verbergen. Anhand der Ergebnisse dieser Arbeit ist zu vermuten, daß eine solche Tarnung größeren Schutz vor *D. cavus*- als vor *N. vitripennis*-Weibchen gewährt.

D. cavus tritt zeitgleich mit *N. vitripennis* als nidicole Parasitoidenart auf, wenn auch zunächst bis ca. Mitte Juli *N. vitripennis* dominieren mag. Somit kann zumindest für die erste Hälfte der Saison vermutet werden, daß *D. cavus*-Weibchen im Nestmilieu auch, vielleicht sogar bevorzugt, nach Fliegenpuparien suchen. Diese sind in der genannten Phase durch die Präsenz von Jungvögeln, Exkrementen und Aas im Habitat zahlreich vertreten. Welchen Anteil *Protocalliphora* spp. innerhalb der von *D. cavus* genutzten Wirtsgruppe ausmachen, kann jedoch vorerst nicht angegeben werden. Da aber die Hauptaktivität von *D. cavus* signifikant später erfolgt als diejenige von *N. vitripennis*, ist ihre Populationsdynamik sehr wahrscheinlich nicht eng an die Endphase der Brutaktivität gebunden. Es müssen für sie im Vogelnest noch andere Wirte als *Protocalliphora* spp. (und wohl auch weitere Vertreter der Calliphoridae) eine mindestens ebenso große Rolle spielen. Im August und September ist die Aktivität der *D. cavus*-Weibchen noch sehr hoch (vgl. Abb. 3), obwohl dann die ehemals vorhandenen *Protocalliphora*-Puppen entweder zu Imagines entwickelt oder aber von *N. vitripennis* parasitiert sein dürften.

Als alternative Wirte kommen Puppen und Präpuppen der in Nestern mit hohen Dichten vertretenen Mottenarten in Frage, wobei *Hofmannophila pseudospretella* (Stainton), *Endrosis sarcitrella* (L.) und *Tineola bisselliella* (Hummel) in Vogelnestern besonders häufig auftreten (Woodroffe 1953, Carter 1984; Häusler & Topp 1996; eigene Beobachtung).

Die engere Wirtsbindung von *N. vitripennis* zeigt auch die Abb. 4. Die Produktion von Diapauselarven setzt erst nach Ende der Brutperiode ein. Die Diapause wird bei *N. vitripennis* durch die Länge der Photoperiode und die Temperatur bestimmt. Sie ist ein „Langtag“-Insekt mit einer durch Temperatur modifizierbaren, photoperiodischen Sensitivität. Interne und externe Rhythmen sind für die Diapauseinduktion bei den Muttertieren verantwortlich (Schneiderman & Horwitz 1958; Saunders 1966; Saunders 1973), ferner hat das Alter der Weibchen einen verstärkenden Einfluß (Velthuis et al. 1965). Wie in Abb. 4 ersichtlich, entspricht der zeitliche Verlauf des Auftretens von Diapauselarven annähernd einer

Normalverteilung mit Gipfel in der ersten Julihälfte. Dies ist konform mit früheren Untersuchungen (Schlein 1998). Da sich in der gesamten Probenzeit bis Mitte September keine Diapauselarven von *D. cavus* einstellten, ist zu vermuten, daß bei dieser Art andere Tageslängen-Induktionsschwellen fixiert sind als bei *N. vitripennis*. Zu diesen abiotischen Einflüssen auf die Diapauseinduktion bei *D. cavus* liegen noch keine konkreten Arbeiten vor. Abromeit (1999) führte eine Freilanduntersuchung bezüglich der Phänologie von *D. cavus* vom 11.08. bis 27.10. durch. Er gibt an, daß Diapauselarven vom 11.8.-6.10. auftraten, mit einem Maximum in der letzten Augustwoche (28 % aller gezählten Individuen). Dieser zeitliche Bereich kann anhand eigener Untersuchungen (Schlein 1998 und vorliegende Arbeit) nicht bestätigt werden.

Es stellt sich die generelle Frage, in welchen Wirtsorganismen die larvale Diapause von *D. cavus* unter natürlichen Bedingungen im Habitat Vogelnest erfolgt, falls dies überhaupt der Fall ist. Ein Großteil der Puparien cyclorrhapher Fliegen, insbesondere von *Protocalliphora* spp., dürfte zu diesem späten Zeitpunkt im Jahr bereits von *N. vitripennis*-Diapauselarven okkupiert sein. Schon früher wurde vermutet, *D. cavus* könnte ein obligater oder fakultativer Hyperparasitoid von *N. vitripennis* im Vogelnest sein, was jedoch nicht zu bestätigen war (Schlein 1998; vgl. 4.1.3.). Auch in vorliegender Arbeit spricht nichts für die Hypothese, daß *D. cavus* im Spätsommer bzw. Herbst regelmäßig oder gar gezielt Puparien mit *N. vitripennis*-Diapauselarven hyperparasitiert (vgl. 4.2.1.5.). Es kann vermutet werden, daß die Diapauselarven von *D. cavus* im Vogelnest den Winter in Puparien und Kokons von mehreren Wirtsarten überdauern. Letztere könnten aus unterschiedlichen Ordnungen stammen. Hierfür kommen alle in Nestern auftretenden cyclorrhaphen Fliegen, alle weiteren nidicolen Parasitoide (Braconidae, Ichneumonidae) und vor allem Kleinschmetterlinge in Frage.

Der Zeitfaktor der Probenwochen hat ebenfalls auf die mittlere Eisumme beider Arten einen sehr signifikanten Einfluß (vgl. Abb. 5 und 6). Doch nur für *N. vitripennis* ist ein insgesamt abnehmender Trend im Verlauf der Probenwochen ersichtlich. Bei einer Zusammenfassung der 17 Wochen zu zwei Zeitblöcken (vgl. Tab. 1) ist die mittlere Eisumme bei *N. vitripennis* in der zweiten Saisonhälfte höchst signifikant reduziert, während sie für *D. cavus* für beide Perioden identisch ist. Der auch für *D. cavus* insgesamt signifikante Einfluß der Jahreszeit ist vielmehr durch zufällige, klimatische Schwankungen zwischen den einzelnen Wochen erklärbar, die natürlich ebenso auf *N. vitripennis* einwirkten. Bei dieser wird der abnehmende Trend (Abb. 5) aber wohl vor allem durch die insgesamt im späteren Saisonverlauf reduzierte Abundanz (vgl. Abb. 3) und populationsdynamische Prozesse mitbestimmt.

4.2.1.2. Artunterschiede bezüglich der Probengebiete 1999

In Hinblick auf die drei Probengebiete zeigten sich 1999 deutliche Abundanzunterschiede zwischen beiden Arten (vgl. Abb. 7). Divergierende Gebietsansprüche und großräumige Habitatpräferenzen könnten davon abgeleitet werden. Das Gebiet Karlshöhe wurde bereits im Jahr 1997 einbezogen. Auch zu dieser Zeit dominierte dort *D. cavus* über *N. vitripennis*, wohingegen *N. vitripennis* in einem anderen, eher verwilderten und baumreichen Gebiet häufiger auftrat als *D. cavus* (Schlein 1998). Diese Tendenzen finden sich in vorliegender Untersuchung bestätigt. Zwar kamen beide Arten in allen drei Gebieten (auch zum Teil in denselben Proben) synchron vor, doch übertraf *D. cavus* erneut *N. vitripennis* in bezug auf die Anzahl parasitierter Proben im nutzungsgeprägten Gebiet Karlshöhe. Dagegen war *N. vitripennis* im Naturschutzgebiet Stabel, mit seinem dichten Baumbestand, häufiger zu registrieren als *D. cavus*. Letzteres war auch in Altenmühlen der Fall. Obwohl dort eine Streuobstwiese ähnlich wie in Karlshöhe integriert war, stammten doch nur drei Kästen direkt von der Wiese. In diesen drei Nestern war dann auch *D. cavus* häufig. Die übrigen zwölf Kästen befanden sich jedoch am Waldrand an Pappeln oder direkt im Auwald, so daß das Gebiet strukturell eher dem Stabel glich. Es bleibt also festzuhalten, daß *N. vitripennis* in naturbelasseneren, bewaldeten Gebieten mit dichter Vegetation auftritt, *D. cavus* dagegen eher in anthropogen geprägten, offenen Landschaften dominiert. Bendel-Janssen (1962) registrierte, daß *D. cavus* Kokons der Brackwespe *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae) häufiger im Hausmilieu als im Feldmilieu parasitiert. Abromeit (1999) stellte das Fehlen von *D. cavus* in einem dichten, von Nadelhölzern dominierten Waldgebiet fest, während ihre ausgeprägte Abundanz auf einer Streuobstwiese zeitgleich zu belegen war. Die Dominanz von *N. vitripennis* in natürlicheren Gebieten könnte abermals auf die enge Wirtsbindung an *Protocalliphora* spp. hinweisen, die in bewaldeten Habitaten vielleicht häufiger auftreten. Hierzu liegen jedoch keine konkreten Studien vor.

Ähnliche räumliche Ausweichtendenzen sind auch von anderen Parasitoiden cyclorrhapher Fliegenpuppen bekannt, z.B. von *Muscidifurax raptor* und *Urolepis rufipes* (Ashmead) (Pteromalidae) innerhalb oder außerhalb von Molkereigebäuden (Smith, Rutz & Scoles 1989). Skovgard & Jespersen (2000) stellten für die Parasitoidengilde coprophager Fliegen innerhalb und außerhalb von Viehstallungen Präferenzunterschiede fest. Den Einfluß der Bewaldungsdichte auf die Abundanzen von vier Parasitoidenarten einer Gilde wiesen Roland & Taylor (1997) nach. Die Dominanz von *D. cavus* in Karlshöhe mag nicht zuletzt auch durch das hohe Wirtsangebot außerhalb der Nistkästen bzw. des nidicolon Milieus bedingt sein: Die Imkerei im Gebiet läßt das Vorkommen der Wachsmotte *Galleria melonella* (L.) vermuten, die eine geeignete Wirtsart für Vertreter der Gattung *Dibrachys* darstellt (Gontarski 1939 und 1941; Gülel 1982). Auch ist durch viele künstliche Nisthilfen im Gebiet für eine hohe Artenvielfalt solitärer Hymenopteren gesorgt. *D. cavus* könnte diese potentiellen Wirte als Primär-, Hyper- oder Tertiärparasitoid nutzen.

4.2.1.3. Artunterschiede bezüglich der Probenlage und Nestklassen 1999

Waren die bisher diskutierten Ergebnisse teilweise noch detailliertere Bestätigungen von früher aufgedeckten Tendenzen, so wurden durch die Bedingung von zwei Probenlagen erstmals auch Artunterschiede hinsichtlich der Dispersion *im* Nistkasten bzw. Vogelnest nachgewiesen. Während bei *N. vitripennis* hier kein signifikanter Unterschied besteht, so findet und parasitiert *D. cavus* häufiger Proben an der Nestoberfläche als im Nistmaterial (vgl. Tab. 2). Auch dominiert *D. cavus* an der Oberfläche über *N. vitripennis* hinsichtlich der Anzahl parasitierter Proben, nicht jedoch im Nistmaterial. Schlüpfen beide Spezies aus einer Probe, so tritt dieses Ereignis häufiger an der Oberfläche als im Nistmaterial ein. Daraus läßt sich folgern, daß die Konfrontation artfremder Weibchen an Fliegenpuparien häufiger an der Nestoberfläche auftritt. *N. vitripennis* wäre somit an der Oberfläche einem höheren Konkurrenzdruck durch *D. cavus* ausgesetzt als im Nistmaterial, was im Falle von Multiparasitismus eine erhöhte Mortalität ihrer Nachkommenschaft bewirken kann. Sie hat daher vermutlich eine von *D. cavus* abweichende Suchstrategie entwickelt. Diese äußert sich in einer gründlicheren, tiefer in das Substrat hineinführenden Wirtssuche, ggf. auch in einer strengeren olfaktorischen Fixierung auf das Nistmaterial (vgl. 4.4.). Der Duft von Nistmaterial, der wahrscheinlich im wesentlichen von den Stoffwechselprodukten der Jungvögel bestimmt wird, ist im evolutiven Sinnesfundus von *N. vitripennis* eventuell mit dem Vorkommen der Vogelblutfliegen korreliert, also mit Reproduktionserfolg. Da sich die *Protocalliphora*-Puparien oft tief im Nistmaterial verbergen, könnte eine initiale olfaktorische Reizung auch das Eindringen ins Substrat stimulieren, bevor dort das intensive Suchverhalten eigenständig oder durch wirtseigene Kairomone gesteuert abläuft. Dieser Punkt wird noch unter 4.3. im Vergleich mit einem Fremdsubstrat geklärt.

Tab. 3 zeigt, daß die Größe der Nester Einfluß auf die Ausprägung des Artunterschiedes bezüglich der räumlichen Habitatnutzung ausübt. In voluminöseren Nestern manifestiert sich die eher oberflächennahe Wirtssuche von *D. cavus* stärker. Der Kontrast zwischen den Arten tritt also umso deutlicher auf, je tiefer die jeweiligen Wirtspuparien im Nest verborgen liegen und je dichter sie vom Substrat umschlossen sind. Während *N. vitripennis* alle Nestschichten gründlich „durchsucht“, bleibt *D. cavus* in Relation dazu viel häufiger in oberflächennahen Nestbereichen. Die Wirtssuche in einem flacheren Nest ist für die weniger sucheffiziente *D. cavus* wahrscheinlich mit geringerem Zeit- und Energieaufwand sowie einer höheren „Trefferquote“ verbunden als in einem großen und hohen Nest (mit vielleicht auch höherer Materialdichte). Dies hängt allerdings auch stark von der jeweiligen Wirtsdichte im Nest ab. Ein Artunterschied tritt auch zutage, wenn nur die Nestklassen, unabhängig von der Probenlage, betrachtet werden (vgl. Tab. 3). *N. vitripennis* tritt häufiger in höheren und schwereren Nestern auf (2. Klasse). Dieser Unterschied liegt offensichtlich an der olfaktorisch begründeten stärkeren Anziehungskraft größerer Nester auf die wirtssuchenden *N. vitripennis*-Weibchen. Wahrscheinlich spielt die höhere Ballung von geruchsrelevantem Substrat, also des Nistmaterials, dabei eine Rolle. Das Nestvolumen kann bei den hier relevanten höhlenbrütenden Vogelarten beträchtlich schwanken; außerdem fällt es bei Zweitbruten prinzipiell geringer aus als bei Erstbruten (Glutz & Bauer 1993a und 1997).

Die stärkere Lockwirkung von größeren Nestern impliziert auch eine höhere potentielle Wirtsdichte von *Protocalliphora*-Puppen und erscheint daher (co-)evolutiv sehr sinnvoll. Whitworth (1976) sowie Gold & Dahlsten (1989) wiesen nach, daß die Anzahl von *Protocalliphora*-Puppen pro Nest positiv mit dessen Volumen korreliert ist. Whitworth (1976) erklärt dies mit geringerer räumlicher Konkurrenz zwischen den Maden und deren optimierten Ausweich- bzw. Rückzugsmöglichkeiten ins Nistmaterial bei großen Nestern. Vor allem in flachen, kleinen Nestern wirkte sich die Ansammlung der (für die Maden toxischen) larvalen sowie von den Vögeln stammenden Exkremente limitierend auf den benötigten Raum aus. Kluyver (1974) vermutet, daß größere Nester auch die parasitische Lebensweise der Maden stark begünstigen, da sie sich, zwischen den Phasen ihres Blutsaugens, in diesen besser vor etwaigen Angriffen der adulten Vögel schützen und verbergen können. Für *N. vitripennis* weist also ein größeres Nest, mit vermutlich stärkerer olfaktorischer Emission, auch auf eine bessere Eignung als Habitat für die Hauptwirte *Protocalliphora* spp. hin. Da sich auch die Weibchen letzterer bei der Wahl eines Vogelnestes für die Eiablage olfaktorisch orientieren und nicht in leere Höhlungen einfliegen (Gold & Dahlsten 1989), wären vergleichbare chemotaktische Mechanismen für die Habitatwahl von *N. vitripennis*-Weibchen naheliegend. Auch indiziert ein größeres, vermutlich geruchsintensiveres Nest, daß ein Brutplatz wiederholt besetzt und das Nest daraufhin „ausgebaut“ wird, was besonders bei Höhlenbrütern auftritt. Dieses Verhalten erhöht die Wahrscheinlichkeit eines *Protocalliphora*-Befalls und somit den Reproduktionserfolg von *N. vitripennis* (Bennett & Whitworth 1991). Die Intensität des Nestgeruchs ist für ein Weibchen der Art vermutlich ein indirekter Hinweis auf die Wirtsdichte im jeweiligen Nest, also auf dessen „Profitabilität“ (vgl. dazu: Vet et al. 1998).

Für die Abundanz von *D. cavus* läßt sich aus den Daten (vgl. Tab. 3) schließen, daß die Menge des Nistmaterials und daher die Intensität der davon ausgehenden chemischen Lockreize eine unbedeutendere Rolle spielen. Dies könnte auch auf eine geringere Wirtsbindung an die Puppen von *Protocalliphora* spp. hinweisen. Es müßten daher, wenn eine rein zufällige Nestbesiedlung für unwahrscheinlich gehalten wird, andere begünstigende Kriterien für die Habitatwahl angenommen werden. Diese brauchen nicht unbedingt olfaktorischer Natur zu sein.

Werden die Parasitierungshäufigkeiten für beide Probenlagen getrennt nach zwei Zeitphasen betrachtet, fällt ein interessanter Artunterschied auf. Zwar wird die Anzahl der parasitierten Proben für *N. vitripennis* in der 2. Hälfte der Saison (ab Mitte Juli) auf unter 50 % der Werte in der 1. Saisonhälfte reduziert, das Häufigkeitsverhältnis zwischen den Probenlagen bleibt jedoch gleich (vgl. Abb. 8). Anders verhält es sich bei *D. cavus*: Ein Unterschied zwischen den Probenlagen, zugunsten der Oberfläche, ist nur in der 1. Periode bis Mitte Juli nachzuweisen (vgl. Abb. 9). In der 2. Periode liegen die Parasitierungshäufigkeiten für beide Probenlagen bedeutend höher als in der 1. Periode. Hierbei steigt die Zahl der Proben im Nistmaterial um mehr als das Doppelte an, während die Anzahl der Oberflächen-Proben eine geringere Erhöhung erfährt. Diese Abschwächung des Probenlagenunterschiedes bei *D. cavus* könnte damit erklärt werden, daß die Weibchen im Laufe des Sommers in das Nestinnere „nachrücken“, also letztlich doch noch tiefer in das Material vordringen als in der 1. Periode, in der die Habitatüberlappung und extrinsische Konkurrenz mit *N. vitripennis* hauptsächlich stattfinden. Da bei *D. cavus* im Gegensatz zu *N. vitripennis* bis Mitte Juli keine

Diapauseinduktion eintritt, ist zu erwarten, daß sich im Laufe von ca. zwei Generationen seit Ende Mai die Zahl der zusätzlich geschlüpften Weibchen in den Nistkästen stetig erhöht. Hierzu stoßen eventuell noch zusätzlich eingeflogene Weibchen aus anderen Nestern oder Habitattypen. Um diesem intraspezifischen Populationsdruck auszuweichen, wäre es naheliegend, daß die Art letztlich auch häufiger in tiefere Nestbereiche vordringt. Auch könnten klimatische Änderungen sowie Lerneffekte (vgl. 4.4.4.) hier eine Rolle spielen. Der aufgedeckte Zeitfaktor wirkt also der allgemeinen Tendenz von *D. cavus*, eher an der Oberfläche zu suchen, entgegen. Ob hierfür auch die zunehmende Reduktion der interspezifischen Konkurrenz mit *N. vitripennis* im Spätsommer eine Ursache ist, kann nicht sicher angegeben werden. Befunde des Laborversuchs (vgl. 4.3.3.2.) sprechen eher dagegen.

Die Artunterschiede bzgl. der Dispersion im Nest zeigen sich auch, wenn die parasitierten Proben danach eingeteilt werden, ob sie von den Parasitoiden jeweils paarweise oder nur einzeln „aufgespürt“ wurden (vgl. Tab. 4). Anhand der Parasitierungshäufigkeiten der zwei Proben unterschiedlicher Lage kann vermutet werden: Die Weibchen der an die dipterophage Lebensweise (besonders an *Protocalliphora*-Puppen) äußerst eng adaptierten *N. vitripennis* finden im gesamten Nest, sowohl an der Oberfläche als auch im Nistmaterial, äußerst effizient nahezu sämtliche Wirtspuparien. *D. cavus*-Weibchen dagegen finden wesentlich häufiger ausschließlich die im Oberflächenbereich positionierten als nur die im Nistmaterial verborgenen Wirtsindividuen. Außerdem werden von ihnen viel seltener sämtliche Puparien im Nest lokalisiert als von den *N. vitripennis*-Weibchen.

Bei *N. vitripennis* besteht auch hinsichtlich der mittleren Anzahl parasitierter Puppen pro Röhrchen kein Unterschied zwischen den Probenlagen. Der Aufenthalt inmitten des Nistmaterials stimuliert die Weibchen also nicht dazu, mehr Wirte pro Probe zu belegen. Für *D. cavus* jedoch ergibt sich auch hinsichtlich dieses Parameters eine größere Parasitierungseffizienz an der Oberfläche bzw. Peripherie des Vogelnestes als im Nistmaterial.

Entsprechende Unterschiede sind auch bezüglich der mittleren Eisummen pro Probe zu konstatieren. Tab. 5 zeigt, daß die *D. cavus*-Weibchen die Wirtspuppen an der Oberfläche intensiver für die Eiablage nutzen als diejenigen im Nistmaterial. Diese stärkere Ausbeutung der Ressource an der Nestperipherie manifestiert sich in einer höheren durchschnittlichen Belegung der jeweils fünf Wirtspuppen. Beide Ergebnisse werden natürlich auch stark von der Anzahl der Weibchen, welche die betreffende Probe innerhalb einer Woche aufspürten, beeinflusst. Ein erhöhter Grad von Superparasitismus in den Oberflächen-Proben ist hier wohl eine zentrale Ursache. Auch wäre möglich, daß die Proben im Nistmaterial oft zu spät von den *D. cavus*-Weibchen gefunden wurden. Da das Probenpaar nach einer Woche bereits wieder eingesammelt wurde, reichte die Zeit vielleicht nicht mehr aus, um alle Wirte mit einer optimalen Eizahl zu belegen. Letzteres wurde wohl auch dadurch verstärkt, daß sich die Fliegenpuppen nach einer Woche im Nest schon zu weit fortentwickelt hatten. Eine erfolgreiche Parasitierung war dann sicherlich erschwert oder nicht mehr möglich.

Insgesamt spiegelt sich auch im Vergleich der mittleren Eisummen die allgemein schnellere, effizientere und „gründlichere“ Wirtssuche von *N. vitripennis* im Vogelnest-Habitat wider, welche nicht durch die Probenlage beeinflusst wurde (vgl. Tab. 5).

Der nachgewiesene Einfluß der Probenlage auf die Eisumme von *D. cavus* besteht nur innerhalb der 1. Nestklasse (vgl. Tab. 5). Dieser Effekt wäre allerdings eher in der 2. Nestklasse mit den voluminöseren Nestern zu erwarten gewesen: In diesen waren die verborgenen Proben für die *D. cavus*-Weibchen vermutlich schwieriger zu finden als in den flachen Nestern, was durch die zuvor diskutierten Befunde gestützt wird. Eine Erklärung dieses abweichenden Ergebnisses kann nicht gegeben werden. Es bleibt festzustellen, daß sich die Unterschiede hinsichtlich der Nestklassen bei den Häufigkeiten der Schlupfereignisse deutlicher manifestieren als bei den Mittelwerten der Eisummen. Die Zahlen in Tab. 6 unterstreichen nochmals die vorige Vermutung, daß bei *D. cavus* im Laufe der Monate der Grad von Superparasitismus allmählich auch innerhalb des Nistmaterials ansteigt. Die Diskrepanz zwischen den beiden Probenlagen zugunsten der Nestoberfläche ist im ersten Zeitblock viel größer. Ursachen dafür wären eine in der späteren Saison zunehmende Individuendichte im Nistkasten, klimatische Begünstigungen, Lerneffekte oder auch die Verringerung der extrinsischen Konkurrenz mit *N. vitripennis*. Deren mittlere Zahl produzierter Nachkommen pro Probe wird in der zweiten Saisonperiode deutlich reduziert, doch in beiden Zeitblöcken nicht durch die Probenlage beeinflusst.

4.2.1.4. Abundanzen in niedrig angebrachten Kästen

Mit den zusätzlich in 1,50 m und 2,00 m Höhe im Stabel aufgehängten zwanzig Kästen sollte nachgewiesen werden, daß *N. vitripennis* auch regelmäßig in niedrig hängende Kästen eindringt, sofern diese ein olfaktorisch attraktives Vogelnest enthalten. Abraham (1985) zeigte, daß *N. vitripennis* eine deutliche Höhenpräferenz aufweist; eine untere Grenze ihres Auftretens bei ca. 2,70 m Höhe wurde postuliert, während die niedriger hängenden Kästen ausschließlich von *D. cavus* (und anderen Parasitoidenarten) frequentiert wurden. Auch später konnte bestätigt werden, daß *N. vitripennis* in signifikant höher hängenden Nistkästen auftritt als *D. cavus*: Für *N. vitripennis* wurde eine durchschnittliche Höhe von 3,52 m ermittelt, für *D. cavus* eine mittlere Höhe von 3,12 m (Schlein 1998).

In der vorliegenden Untersuchung war lediglich einer der zwanzig niedrig angebrachten Nistkästen von Brutvögeln besetzt worden. In den übrigen befanden sich nur alte, zu Versuchsbeginn eingebrachte Nester. Dieser Faktor hat offenbar Einfluß auf die Abundanz von *N. vitripennis*, wie noch gezeigt wird (vgl. 4.2.3.1.). In dem auf 2,00 m Höhe hängenden Kasten mit frischer Brut (Blaumeise) war dann, neben *D. cavus*, auch *N. vitripennis* in 6 Probenwochen präsent. Während *N. vitripennis* lediglich in 4 der 20 niedrig hängenden Kästen auftrat (mit 10 Proben), wurde *D. cavus* in 13 der Kästen registriert (22 Proben, vgl. Tab. 7). In diesem Höhenbereich ist *D. cavus* eher zu erwarten als *N. vitripennis*, letztere tritt jedoch durchaus auch in sehr niedrig hängenden Kästen auf, wenn darin eine olfaktorisch attraktive Reizquelle, d.h. ein Vogelnest, vorliegt. Möglicherweise wären die Parasitierungen durch *N. vitripennis* in diesen Kästen weitaus häufiger gewesen, hätten in allen aktuelle Bruten stattgefunden. Vielleicht übten die eingebrachten, alten Nester keine ausreichende Lockwirkung mehr auf *N. vitripennis* aus. Festgestellt wurde jedenfalls, daß die Höhenpräferenz von *N. vitripennis* unterschritten werden kann, wenn niedrig angebrachte Kästen möglichst frische Nester enthalten. Die drei niedrig hängenden Kästen in Karlshöhe

(vgl. Tab. 8) bekräftigen diese Aussage: Der frisch bebrütete Kasten (Blaumeisennest) in 1,45 m Höhe wurde von *N. vitripennis* sogar mit mehr parasitierten Proben genutzt als von *D. cavus*. Auch im 1,45 m Höhe hängenden Kleiberkasten trat (nur) *N. vitripennis* auf, womit überhaupt erstmalig das Kleibernest als Habitat für *N. vitripennis* nachgewiesen wurde. Dies überrascht, da das Kleibernest vor allem aus Rindenstücken gebaut wird und somit nicht die Konsistenz „typischer“ Vogelnester aufweist (Glutz & Bauer 1993b). Somit läßt sich vermuten, daß der für *N. vitripennis* attraktive Duft von Nistmaterial (vgl. 4.4.) eher durch die Jungvögel und deren Ausscheidungen als durch das Baumaterial als solches (Moos, Federn, Tierhaare, Wolle, Pflanzenmaterial u.a.) bestimmt wird.

Da in der 2. Saison 2000 drei der niedrig hängenden Kästen mit frischen Bruten erneut in die Untersuchung integriert wurden, sollen sie hier bereits erwähnt werden. In den Kästen (2x 2,00 m und 1x 1,50 m Höhe) brüteten in der 2. Saison Meisen. In allen drei Nestern wurden beide Parasitoidenarten registriert. *N. vitripennis* parasitierte hier insgesamt 25 Proben, dagegen *D. cavus* nur 11. Dies bekräftigt die Aussage, daß der Geruch von Nistmaterial für das Auftreten von *N. vitripennis* eine wichtigere Rolle spielt als der Faktor „Höhenpräferenz“. Hingegen erfolgte die Parasitierung der Proben im leeren Nistkasten ausschließlich durch *D. cavus* (vgl. Tab. 8). Dies unterstreicht den bereits hinreichend festgestellten Artunterschied, daß *N. vitripennis* lediglich in Kästen auftritt, die ein Nest enthalten, *D. cavus* jedoch auch in leeren Kästen (Abraham 1985; Schlein 1998). Der hier genannte Kasten soll lediglich zur Verdeutlichung dieser Tatsache aufgeführt sein.

4.2.1.5. Versuch mit Wirtspuparien inkl. Diapauselarven von *N. vitripennis*

In Laborexperimenten (Schlein 1998) wurde bereits bestätigt, daß *D. cavus* kein erfolgreicher fakultativer Hyperparasitoid von *N. vitripennis* ist, obwohl ihre Larven die Jungstadien von *N. vitripennis* im Falle von Multiparasitismus und einer ausgebeuteten Primärwirtsressource räuberisch angreifen und aussaugen können (vgl. 4.1.3.). Hierbei ist *D. cavus* jedoch stets zeitlich benachteiligt, da die Entwicklung von *N. vitripennis* wesentlich rascher voranschreitet, so daß deren angreifbare Jungstadien bald nicht mehr als Ersatz-Nahrungsressource zur Verfügung stehen (Schlein 1998). Im Falle von Diapauselarven jedoch, die sich während ihrer Dormanz zunächst nicht fortentwickeln, wäre eine passive, dauerhafte Wirtsressource im Vogelnest gegeben. Potentielle Wirte wie die Puppen von *Protocalliphora* spp. und Aasfliegen dürften im Hoch- und Spätsommer, wenn *D. cavus*-Weibchen in den Kästen noch äußerst aktiv sind, im Vergleich zu den Wochen kurz nach der Brutperiode nur noch selten auftreten. Sicherlich wird ein Großteil der im Nest vorhandenen Puparien cyclorrhapher Fliegen dann *N. vitripennis*-Diapauselarven enthalten. Insofern wäre es in Ermangelung anderer Wirte im spätsommerlichen Vogelnest naheliegend und biologisch sinnvoll, wenn *D. cavus* auch Puparien mit *N. vitripennis*-Diapauselarven hyperparasitieren würde. Der Vergleich mit der 20. Probenwoche des Hauptversuches zeigt, daß *D. cavus* in Karlshöhe in dieser Zeitphase in den meisten Kästen noch sehr aktiv war (vgl. Abb. 3). Bei vortrefflicher Wirtseignung der Diapauselarven in den Puparien wäre also eine relativ hohe Parasitierungsrate auch noch in der Folgeweche zu erwarten gewesen. Dies war jedoch nicht der Fall. Lediglich in 5 von den 15 beprobten Nistkästen wurden Puparien mit *N. vitripennis*-Diapauselarven von *D. cavus* hyperparasitiert, insgesamt nur ca. 13 % der ausgebrachten

Puparien. Aus den hyperparasitierten Puparien resultierten im Schnitt nur 3 *D. cavus*-Imagines, in der Vorwoche dagegen ca. 7 aus den zuvor unparasitierten Puparien.

Es kann vermutet werden, daß es im Vogelnest durchaus hin und wieder zu einer derartigen fakultativen Hyperparasitierung kommt, wenn *D. cavus*-Weibchen auf Puparien stoßen, die bereits *N. vitripennis*-Diapauselarven enthalten. Bei Wirtsmangel und hoher intraspezifischer Dichte mögen dann derartige Puparien akzeptiert werden, allerdings mit suboptimalem Reproduktionserfolg. Auf jeden Fall kann eine bedeutende hyperparasitische Bindung von *D. cavus* an *N. vitripennis*-Diapauselarven als unwahrscheinlich eingeschätzt werden. Wenn im Hoch- und Spätsommer weniger Fliegenpuppen im Nest zur Verfügung stehen, so werden vermutlich eher andere Wirtsgruppen parasitiert, wie z.B. Kleinschmetterlinge.

Auch wenn die in dieser Arbeit beschriebenen Ausweichmechanismen die Konkurrenz zwischen den Arten reduzieren, so kommt es doch zu einer regelmäßigen zeitlichen und räumlichen Habitatüberlappung. Die Frage, warum die vor allem als Hyperparasitoid bekannte *D. cavus* im Vogelnest keine erfolgreiche, enge hyperparasitische Beziehung zur ausschließlich dipterophagen *N. vitripennis* entwickelt hat, muß offen bleiben.

4.2.2. Zweite Saison 2000

4.2.2.1. Parasitierungsraten und Phänologien 2000

Insgesamt erwiesen sich die Vorbedingungen in der 2. Saison als ungünstiger. Nur ca. 48 % der Kästen waren in diesem Jahr von Brutvögeln besetzt worden, 20 % weniger als im Vorjahr. Dies mag auf klimatische Ursachen zurückzuführen sein. Der Unterschied trat besonders in Karlshöhe zutage, wo nur 38 % der Kästen, im Gegensatz zu 87 % im Vorjahr, besetzt worden waren. Im Stabel war der Schwund nicht so gravierend, nur um ca. 10 % geringer. Da somit ein höherer Anteil von Nistkästen künstlich mit Nestern aus dem Vorjahr ausgestattet werden mußte, um die Nestbedingung zu erfüllen, mag sich dieser Faktor auf auch die Abundanz von *N. vitripennis* negativ ausgewirkt haben, besonders in Karlshöhe. Einerseits bedingt durch diese deutliche Reduktion des Brutgeschehens, andererseits durch den späteren Beginn der Probenzeit und die reduzierte Zahl der einbezogenen Nistkästen, waren in den ersten zwei Probenwochen nur noch wenige Bruten zu registrieren (vgl. Abb. 11). Daraufhin kann der Vergleich von Brutgeschehen und Parasitierungsereignissen nicht wie für die Saison 1999 gezogen werden.

Die Zahl der von den beiden Parasitoidenarten innerhalb der nur 13-wöchigen Probenzeit frequentierten Nistkästen lag mit ca. 98 % höher als im Vorjahr (86 %) mit 20 Probenwochen. Dies mag auch durch den Ausschluß des weniger ergiebigen Gebietes Altenmühlen begründet sein, in welchem sich 1999 in 6 von 15 Nistkästen keine parasitierten Proben erzielen ließen. Der Anteil von Kästen, in denen beide Arten im Saisonverlauf registriert wurden, liegt aber mit ca. 56 % geringer als im Vorjahr (ca. 70 %); dafür ist der Anteil der Kästen, in denen nur *D. cavus* auftrat, mit 39 % viel höher als 1999 (21 %). Gründe für diese Verschiebung zugunsten von *D. cavus* werden im Folgenden noch diskutiert. Insgesamt resultierte, im Unterschied zur Vorsaison, auch kein ausgewogenes Verhältnis der jeweils nur von *N. vitripennis* oder *D. cavus* parasitierten Proben (31 %:60 %). Der Anteil der durch beide Arten gemeinsam genutzten Proben lag mit ca. 9 % allerdings geringfügig höher als im

Vorjahr. Erneut ergibt sich wie in der 1. Probensaison ein Unterschied in der durchschnittlichen Anzahl parasitierter Puppen pro Probe zugunsten von *N. vitripennis*.

Dies spricht abermals für eine höhere Parasitierungsleistung und -effizienz pro Probe innerhalb der gegebenen Zeitspanne im Vergleich zu *D. cavus*. Eine statistische Gegenüberstellung der mittleren Eisummen beider Arten zwischen den Jahren wird unter 4.2.3.3. diskutiert. Insgesamt ist die durchschnittliche Zahl der Eisumme (schlüpfende Imagines + tote Jungstadien) pro Probe von *N. vitripennis* aber wie 1999 höchst signifikant größer als diejenige von *D. cavus* (vgl. Tab. 13), so daß dieses Artcharakteristikum trotz der Nachteile für *N. vitripennis* in der 2. Saison (s.u.) nicht aufgehoben wurde.

Zu Beginn der Untersuchung Ende Mai / Anfang Juni 2000 waren bereits beide Arten in den Nistkästen aktiv, wie die Abb. 10 demonstriert. In der 1. Saison (Abb. 2) dominierte *N. vitripennis* in bezug auf die Anzahl parasitierter Proben zunächst deutlich über *D. cavus*, welche erst ab Mitte Juli „aufholte“ und dann bis zum Ende der Saison *N. vitripennis* zusehends mehr übertraf. Diese beiden ausgewogenen Dominanzphasen sind in der Abb. 10 nicht erkennbar. Zunächst dominiert *N. vitripennis* bzgl. der Anzahl parasitierter Proben zwar auch hier, diese wird jedoch schnell von der rasch ansteigenden Probenzahl für *D. cavus* erreicht und schon während der letzten Juniwoche übertroffen, was sich dann bis Ende August verstärkt. Der „Dominanzwechsel“ vollzieht sich hier also schon ca. 3 Wochen früher als in der ersten Saison, so daß *D. cavus* 2000 auch im Gesamtbild überwiegt.

Im Zeitraum ihrer wesentlichen Parasitierungsaktivität (Juni - Juli) wurde *N. vitripennis* 2000 deutlich eingeschränkt, vermutlich bedingt durch klimatische Faktoren (s.u.). Während die Parasitierungshäufigkeit von *N. vitripennis* im Vorjahr erst im letzten Julidrittel deutlich abnimmt (Abb. 2) und vorher ein Maximum in der ersten Julihälfte erfährt, wird dieses 2000 bereits während der ersten zwei Junidrittel erreicht und sinkt Anfang Juli rapide ab.

D. cavus dagegen zeigt 2000 von der 2. Probenwoche an bis Ende August eine durchgehend hohe Parasitierungsaktivität, die sich dennoch in zwei Etappen unterteilen läßt, da sie ab Mitte Juli noch eine deutliche Steigerung erfährt. Dies mag an der (bereits zuvor eingesetzten) parallelen Reduktion der Parasitierungen durch *N. vitripennis* liegen. Da diese bereits ca. drei Wochen früher als im Vorjahr weniger aktiv wurde, ließ der interspezifische Konkurrenzdruck früher nach. Somit wurde die „Erfolgsquote“ der nicht derart parasitierungseffizienten *D. cavus*-Weibchen vermutlich zu einer früheren Phase in der Saison nicht mehr durch die extrinsische Konkurrenz beeinträchtigt. Dieser Sachverhalt wird auch in der Abb. 11 deutlich, in der die Phänologie der Diapauselarven von *N. vitripennis* abgebildet ist. Auch in der Saison 2000 entfaltete sich die Produktion von Diapauselarven im wesentlichen erst, nachdem das Brutgeschäft in den Nistkästen beendet war (inkl. Ausflug der Jungvögel). Es resultiert jedoch keine vergleichbare Verteilung wie 1999 (vgl. Abb. 4); ein sehr frühes Maximum 2000 zeigt sich bereits in der 3. Juniwoche, wohingegen im Juli keine hohen Werte wie im Juni erreicht werden.

Für diese phänologisch frühere Reduktion der *N. vitripennis*-Parasitierungsaktivität müssen klimatische Ursachen angenommen werden. An der Wetterstation Hamburg-Fuhlshüttel wurden in den Monaten Mai bis September der Jahre 1999 und 2000 die in der Tab. 28 aufgeführten Monatsmittel der Lufttemperatur registriert (Quelle: Deutscher Wetterdienst).

Tab. 28: Durchschnittstemperaturen der Monate Mai-September für die Jahre 1999 und 2000 in °C.

Jahr	Mai	Juni	Juli	Aug	Sep
1999	13,3	15,5	19,3	17,7	18,0
2000	14,5	16,1	15,6	16,9	14,1

Während im Mai und Juni 2000 leicht höhere Durchschnittstemperaturen als 1999 erreicht wurden, so fällt im Juli eine relativ hohe Differenz von 3,7 °C auf. Da es also im Juli 2000 im Schnitt deutlich kühler war als im Juli 1999, kann hiervon die auffällige Reduktion der Parasitierungsraten von *N. vitripennis* abgeleitet werden. Den starken Einfluß der Temperatur auf die Anstichaktivität von *N. vitripennis* verdeutlichen z.B. Untersuchungen von Abraham & König (1977) sowie Schröder (1997).

Somit erreichte auch die Produktion von Diapauselarven im Juli 2000 nicht das Ausmaß des Vorjahres, so daß das Maximum diesmal bereits im Juni zu verzeichnen ist (vgl. Abb. 11). Da sich die *D. cavus*-Weibchen von den niedrigeren Temperaturen im Juli hinsichtlich ihrer Aktivität offenbar nicht ähnlich stark beeinflussen ließen (vgl. Abb. 10), könnte für die Art bezüglich dieses abiotischen Faktors ein niedrigeres Optimum, zumindest aber ein größerer Potenzbereich angenommen werden. Dies äußert sich auch in der allgemein bis in den Herbst hineinreichenden Aktivität und sehr späten Diapauseinduktion. Hierzu liegen jedoch noch keine speziellen Arbeiten vor. Auf eine exaktere Analyse anhand von Temperaturdaten für einzelne Probenwochen wird verzichtet, da der Einfluß abiotischer Faktoren auf die Parasitoide nicht zentraler Aspekt dieser Arbeit ist. Die durch eine geringere Temperatur im Juli verminderte Parasitierungsrate von *N. vitripennis* sowie eine (vielleicht auch ursächlich darauf zurückzuführende) stärkere und frühere Entfaltung von *D. cavus* müssen jedoch beim Saisonvergleich berücksichtigt werden. Aufgrund einer um 1,2 °C höheren Durchschnittstemperatur im Mai wäre zu mutmaßen, daß dagegen im Jahre 2000 die Aktivität der Wespen, besonders von *N. vitripennis*, schon früher einsetzte als im Jahr 1999. Obwohl dies nicht ausgeschlossen werden kann, erscheint eine wesentliche „Verschiebung“ der Aktivität nach vorne unwahrscheinlich, da sich auch in früheren Freilandversuchen der Aktivitätsbeginn Ende Mai als relativ verlässlich erwies (Schröder 1997), obwohl die Aktivität von *N. vitripennis* stark temperaturabhängig ist (s.o.). Es sei hierzu angemerkt, daß in der Woche vor dem Probenbeginn für vorliegende Untersuchung, also vom 24.05.-01.06. 2000, im Rahmen einer Projektstudie bereits 20 Nistkästen im Gebiet Stabel mit jeweils einer Probe (inkl. 5 *C. vomitoria*-Puparien) bemustert wurden. Aus nur einer von diesen 20 Proben schlüpfte *N. vitripennis*, aus keiner *D. cavus* (Krogmann & Schütte, persönl. Mitteilung). Hieraus ist ersichtlich, daß in der betreffenden Woche keine hohe Parasitierungsaktivität „versäumt“ wurde. In Karlshöhe kann, da dort generell viele Kästen unbesetzt geblieben waren, eine noch geringere Abundanz von *N. vitripennis* angenommen werden.

Die Jahreszeit hatte innerhalb der 2. Probensaison erneut signifikanten Einfluß auf die mittleren Eisummen beider Arten (vgl. Abb. 12 und 13). Ein Abwärtstrend von Beginn bis Ende der Probensaison ist allerdings lediglich für *N. vitripennis* zu erkennen. Dieser fällt, aufgrund der ungünstigeren klimatischen Situation im Juli, jedoch deutlich steiler aus als 1999 (vgl. Abb. 5). Bezüglich der mittleren Anzahl produzierter Nachkommen von *D. cavus* ist innerhalb der untersuchten drei Monate keine Minderung festzustellen (Abb. 13). Eine solche

machte sich 1999 schon im August bemerkbar (vgl. Abb. 6). Hier sind wieder klimatische Ursachen zu vermuten. Solche manifestieren sich auch bei Unterteilung in zwei Zeitphasen (vgl. Tab. 9): Bei *N. vitripennis* tritt wie in der 1. Saison eine höchst signifikante Reduktion der Eisumme von der ersten zur zweiten Periode ein. Bei *D. cavus* wird die Eisumme jedoch im Gegensatz zu 1999, wo kein entsprechender Unterschied festzustellen war, in der zweiten Periode signifikant erhöht. Möglicherweise steht letzterer Befund auch im Zusammenhang mit der früheren Reduktion der interspezifischen Konkurrenz durch klimatische Benachteiligung der effizienteren *N. vitripennis*.

4.2.2.2. Artunterschiede bezüglich der Probengebiete 2000

Bei Verteilung der Gesamthäufigkeiten auf die zwei Probengebiete (Abb. 14) zeigen sich prinzipiell zur ersten Saison ähnliche Abundanzen. Eine deutliche, signifikante Gebietspräferenz findet sich für *D. cavus* wieder im nutzungsgeprägten Umweltzentrum Karlshöhe, für *N. vitripennis* dagegen wieder im Naturschutzgebiet Stabel mit dichtem Baumbestand. Vermutete Gründe wurden bereits bei Diskussion der ersten Saison unter 4.2.1.2. dargelegt. Im Unterschied zu 1999 (vgl. Abb. 7) ist die Gesamtzahl der *N. vitripennis*-Proben nun aber in beiden Gebieten reduziert, wohl aufgrund der diskutierten klimatischen Ursachen. Im Stabel dominierte *N. vitripennis* daraufhin nicht mehr signifikant.

4.2.2.3. Artunterschiede bezüglich der Probenlage und Nestklassen 2000

Werden die Zahlen parasitierter Proben nach den Probenlagen aufgeteilt (vgl. Tab. 10), so ergibt sich eine Verifizierung des Ergebnisses von 1999: Bei *N. vitripennis* besteht kein signifikanter Unterschied zwischen Oberfläche und Nistmaterial, jedoch bei *D. cavus*, welche häufiger Proben an der Oberfläche fand und belegte als diejenigen im Nistmaterial. Innerhalb der zwei Nestklassen (vgl. Tab. 11) gilt diese Signifikanz, ebenfalls wie 1999, nur für die voluminöseren Nester. Dieser Zusammenhang ist also verifizierbar. Auch bei den Einzelvergleichen ergeben sich mit 1999 vereinbare Aussagen. Allerdings resultierte 1999 für *D. cavus* ein signifikanter Unterschied zwischen den Probenlagen, zugunsten der Oberfläche, lediglich innerhalb der 2. Nestklasse. 2000 gilt der Unterschied jedoch zusätzlich auch in der 1. Nestklasse, obwohl diese die leichteren und flachen Nester beinhaltet, in denen die Nistmaterial-Probe weniger tief zu verbergen war.

Bei alleiniger Betrachtung der Nestklassen (vgl. Tab. 11) resultiert ebenfalls eine Bestätigung der Erkenntnisse aus dem Vorjahr. Wieder parasitierte *N. vitripennis* höchst signifikant häufiger in den größeren Nestern, was mit der höheren Ballung von olfaktorisch attraktivem Nistmaterial zu begründen ist. Bei *D. cavus* wurden beide Nestklassen gleichermaßen frequentiert. Dies deutet erneut auf die geringere Rolle des Nistmaterials und seiner Quantität bei der Habitatwahl und Wirtssuche von *D. cavus* hin. Offensichtlich reagiert sie olfaktorisch geringer auf das Nistmaterial als die *N. vitripennis*-Weibchen (vgl. 4.4.).

Die gesamte Probenzeit von 13 Wochen wurde in zwei Zeitphasen unterteilt (vgl. Abb. 15 und 16). Die Befunde aus dem Vorjahr werden bestätigt. Bei *N. vitripennis* werden zwar die Gesamthäufigkeiten von der 1. zur 2. Phase noch drastischer reduziert als 1999 (vgl. Abb. 8 und 9), was auf die vorher genannten klimatischen Einflüsse zurückzuführen sein könnte. Es ergibt sich aber in keiner Zeitperiode eine Dominanz einer Probenlage. Bei *D. cavus* besteht eine überwiegende Parasitierungsaktivität an der Oberfläche diesmal sogar in beiden Zeitphasen (1999 nur in der 1. Phase). Beim Vergleich der Tab. 12 mit Tab. 4, welche für jede Art die Anzahl der nur einzeln oder paarweise erfolgten Parasitierungen der Proben angeben, werden keine gravierenden Saisonunterschiede aufgedeckt. In der 2. Saison trat der Fall, daß gleich beide Proben von den *N. vitripennis*-Weibchen innerhalb eines Nestes und einer Woche parasitiert wurden, allerdings um ca. 20 % seltener auf als im Vorjahr. Dafür sind die prozentualen Anteile für die jeweils nur einzeln belegten Probenjahre zwangsläufig in der Saison 2000 erhöht. Bei *D. cavus* zeigen sich ähnliche Tendenzen wie 1999, nur daß der Anteil der ausschließlich an der Oberfläche gefundenen Proben um noch ca. 11 % höher ist als 1999. Die zwei wichtigsten Resultate von 1999 werden bestätigt: *N. vitripennis* spürt signifikant häufiger beide Proben als nur eine Probe auf; *D. cavus* findet im Gegensatz dazu weitaus am häufigsten lediglich die Probe an der Oberfläche.

Bei differenzierter Betrachtung der mittleren Anzahl parasitierter Wirte pro Probe nach den zwei Probenlagen läßt sich ebenfalls das Ergebnis der Vorsaison verifizieren. Während es bei *N. vitripennis* keinen Unterschied zwischen den mittleren Parasitierungsraten an Oberfläche und im Nistmaterial gibt, resultiert dieser für *D. cavus* erneut zugunsten der Oberfläche. Dies bestätigt, daß letztere Art an der Nestoberfläche aktiver ist als im Nistmaterial und somit dort mehr Puppen von ihr (auch super-)parasitiert werden.

Der Einfluß der Probenlage auf die mittleren Eisummen wird in Tab. 13 dargelegt. Im Gegensatz zur 1. Saison läßt sich ein signifikanter Einfluß der Probenlage auf die mittlere Eisumme pro Probe hier auch nicht für *D. cavus* aufzeigen. Dasselbe gilt bei Trennung nach zwei Nestklassen. Während auch bei der Varianzanalyse der Daten von 1999 ein signifikanter Einfluß der Probenlage auf die mittlere Eisumme von *D. cavus* resultierte, so läßt sich 2000 dieses Ergebnis nicht erzielen. Stattdessen ergibt sich hier eine Signifikanz für *D. cavus* bezüglich der Nestklasse (dies war 1999 nicht der Fall). In der 1. Nestklasse beträgt der Gesamtmittelwert für *D. cavus* 22,6; in der 2. Nestklasse 16,0 (vgl. Tab. 13). Hieraus läßt sich schließen, daß in leichteren, flachen Nestern durchschnittlich mehr Nachkommen von *D. cavus* produziert wurden als in größeren Nestern. Insofern spiegelt sich in diesem Resultat doch das Ergebnis wider, daß in den leichter zu durchdringenden, flachen Nestern die Wirte erfolgreicher gefunden und intensiver belegt wurden als in den höheren, voluminöseren Nestern (in denen ja 50 % der Puparien tief im Material verborgen waren). Warum jedoch kein signifikanter Einfluß der Probenlage auf die *D. cavus*-Eisumme wie 1999 nachweisbar ist, kann nicht sicher angegeben werden. Es bleibt lediglich festzustellen, daß die höhere Aktivität von *D. cavus* an der Oberfläche mittels der Häufigkeitsmaße besser verifizierbar ist als mittels der Maße der mittleren Anzahl produzierter Nachkommen pro Probe. Diese Variable mag für den Nachweis unterschiedlich starker Aktivität in den Nestschichten weniger geeignet sein, da sie ggf. durch abiotische Faktoren oder andere unbekannte Effekte stärker modifiziert wird als die Häufigkeiten der Schlupfereignisse.

Werden die Mittelwerte aber nach zwei Zeitperioden getrennt betrachtet (Tab. 14), so läßt sich der Probenlagenunterschied bei *D. cavus* auch hinsichtlich der Eisummen noch signifikant nachweisen. Dieser resultiert lediglich in der ersten Saisonhälfte (31.06. - 20.07.2000), nicht jedoch in der zweiten. Wegen einer wahrscheinlich angestiegenen Individuendichte im Spätsommer sind die *D. cavus*-Weibchen in der zweiten Saisonhälfte auch in tiefere Schichten eingewandert. Somit glich sich dort die mittlere Eisumme, auch bedingt durch einen höheren Grad von Superparasitismus, derjenigen an den Oberflächenproben an.

4.2.3. Gesamtbetrachtung der Freilanduntersuchung

4.2.3.1. Einfluß anderer Faktoren auf die Abundanzen der Parasitoide

Obwohl das Phänomen interspezifischer Konkurrenz zwischen Parasitoiden einer Gilde oft nachgewiesen wurde, ist ihr Effekt auf die natürliche Populationsdynamik der jeweiligen Arten kontrovers beurteilt worden (Bouton et al. 1980; Janssen et al. 1995). Während die Prüfung konkurrenzentscheidender Fähigkeiten in abgeschirmten Laborversuchen häufig durchgeführt wird, gibt es Freiland-Untersuchungen zur interspezifischen Konkurrenz nur selten (Miller 1983), wohl aufgrund der Vielzahl unbekannter und schwer eingrenzbarer Störfaktoren. Neuere Arbeiten liegen z.B. von Lei & Hanski (1998), Amarasekare (2000) oder Geervliet et al. (2000) vor. Das Ausbringen, Einsammeln und spätere Sezieren von Wirten zur Einschätzung der interspezifischen Konkurrenz und des Grades von Multiparasitismus schlugen z.B. Miller (1983) oder Petersen & Watson (1992) vor. Auch wenn es sich bei den ausgebrachten Wirten um identische oder den natürlichen Wirten nah verwandte Arten handelt, so können die dadurch erzielten qualitativen und quantitativen Daten innerhalb eines Habitates bzw. einer Parasitoidengilde doch von denen in der natürlich vorhandenen Wirtspopulation abweichen; das künstliche Einbringen von Wirten impliziert sowohl Vor- als auch Nachteile (Petersen & Watson 1992). Dies ist auch in vorliegender Arbeit zu bedenken. Insgesamt traten im Laufe der Freilanduntersuchung Nester von 8 verschiedenen höhlenbrütenden Vogelarten auf: Blaumeise (*Parus caeruleus* L.), Kohlmeise (*Parus major* L.), Sumpfmehle (*Parus palustris* L.), Feldsperling (*Passer montanus* L.), Star (*Sturnus vulgaris* L.), Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca* Pallas), Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus* L.) sowie Kleiber (*Sitta europaea* L.).

Meisen-, Feldsperlings- und Starennester waren in den Probengebieten am häufigsten, wie die Tab. 15 zeigt. Da der Kleiberkasten nicht in die Untersuchungsmethodik integriert war, ist er hier ausgeschlossen (vgl. dazu aber Tab. 8). Prinzipiell sind Präferenzvergleiche bei Freilanduntersuchungen kritisch zu betrachten, wenn die Anfangsbedingungen nicht ausgewogen sind. Im Falle der hier implizierten drei Gebiete gilt dies für die Aspekte der Vogelart, der Bedingung von aktuellen Bruten, der Präsenz von Aas sowie der Nistkastenhöhe. Alle vier Variablen wurden vor der Datenerhebung nicht manipuliert. Die Stichprobengrößen ergaben sich durch das Brutgeschehen bzw. das gegebene Nistkastenangebot in den Gebieten, womit uneinheitliche Verhältnisse geschaffen wurden.

Aufgrund der Einzelfälle bei den übrigen Vogelarten (vgl. Tab. 16) wurden für eine statistische Prüfung lediglich die Daten von Meisen-, Feldsperlings- und Starennestern verwendet, wobei die Stichprobe für die Meisen im Vergleich zu den anderen jedoch sehr hoch ausfällt. Es erschien jedoch gerechtfertigt, die drei Meisenarten unter einer Kategorie zu vereinen, da ihre Nester eine sehr ähnliche Konsistenz und Bauweise aufzeigen (Glutz & Bauer 1993a) und eine weitere Klassifizierung in Arten die Stichprobengröße reduziert hätte. Werden nur diejenigen Nistkästen einbezogen, in denen Parasitierungen durch die Parasitoide zu registrieren waren (vgl. Tab. 17), so können keine Artpräferenzen für gewisse Vogelnesttypen aufgedeckt werden. Dies entspricht dem Resultat von Schröder (1997).

Da jedoch auch die Nistkästen, in denen keine Parasitierungen auftraten, Nester enthielten, könnte es als erforderlich angesehen werden, auch diese beim Vergleich zu berücksichtigen. Werden sie ausgeschlossen, so wird vorausgesetzt, daß ihre ausgebliebene Besiedlung durch die Parasitoide nicht in Zusammenhang mit dem Faktor der darin brütenden Vogelarten steht. Dies ist jedoch nicht zu beweisen. Bei Integration der von den Parasitoiden nicht genutzten Nistkästen läßt sich bei *N. vitripennis* ein signifikanter Unterschied zwischen den Nestkategorien aufzeigen, bei *D. cavus* nicht. Für *N. vitripennis* ließe sich anhand dieses Resultates die „Präferenz-Reihe“ der Vogelarten Star→Meisen→Feldsperling erstellen, die aber durch andere Ergebnisse (vgl. besonders 4.4.3.) nicht gestützt wird und vermutlich unzutreffend ist. Die Stichprobengröße der Starennester, beim Test prozentual verrechnet, ist für eine solche Aussage zu gering. Vielleicht wird jedoch zumindest indiziert, daß das Auftreten von *N. vitripennis* im stärkeren Ausmaß als dasjenige von *D. cavus* durch Vogelart, Nesttyp, Nestgehalt sowie Quantität und Qualität des Nistmaterials beeinflusst wird. Um aber konkrete Präferenzen von *N. vitripennis* für die einzelnen Vogelarten zu belegen, wären speziell dafür konzipierte Freilanduntersuchungen mit vergleichbaren Stichprobengrößen erforderlich. Für *D. cavus* werden solche Präferenzen aufgrund der Ergebnisse in vorliegender Arbeit nicht angenommen.

Ein signifikanter Artunterschied hinsichtlich des „Brutfaktors“ manifestierte sich nicht durch die Zahl der Nester, die in dem jeweiligen Jahr neu gebaut worden waren, sondern durch die Anzahl derjenigen Kästen, die lediglich altes (vorjähriges) Nistmaterial beinhalteten. Hier trat *D. cavus* in mehr als 93 % der Kästen auf, *N. vitripennis* jedoch nur in 41 %. Wenn vorausgesetzt wird, daß frisches Nistmaterial eine höhere Geruchsintensität aufweist als altes, da das Ausfliegen der Jungvögel mit ihren olfaktorisch relevanten Stoffwechselprodukten weniger lange zurückliegt, so ist dieser Befund verständlich. Bei *D. cavus* besteht kein Unterschied zwischen den Abundanzen in alten und frischen Nestern. Hieraus ist zu schließen, daß ihre Habitatbesiedlung nicht oder nur geringfügig auf das Nistmaterial als Attraktans angewiesen ist. Dies zeigt sich schon darin, daß *D. cavus* auch in ganz leeren Nistkästen auftritt, *N. vitripennis* jedoch nach den bisherigen Untersuchungen nicht (Abraham 1985, Schlein 1998). Wie das vorliegende Ergebnis zeigt, werden die *N. vitripennis*-Weibchen jedoch offenbar bedeutend häufiger von frischem als von mindestens einem Jahr alten Nistmaterial angelockt. Dies wäre biologisch sinnvoll, da ein hoher Gehalt an Puppen ornithoparasitischer oder auch nekrophager Fliegen nur in Nestern zu erwarten ist, die erst in der betreffenden Saison bebrütet wurden. Für *Protocalliphora* spp., die Hauptwirte von *N. vitripennis* in Vogelnestern, gilt dies umso mehr: Im Frühling können keine lebenden,

diapausierenden Puppen aus dem Vorjahr mehr vorliegen, da die Vertreter dieser Gattung den Winter als Imagines überdauern (Bennett & Whitworth 1991). Von den 12 Kästen, in denen tote Jungvögel registriert wurden, traten in 11 Nestern beide Parasitoidenarten gemeinsam auf. Auch wenn wegen der geringen Stichprobengröße und der Überlappung mit anderen Faktoren hier keine statistischen Vergleiche durchgeführt werden können, ist der Schluß zulässig, daß beide Spezies gleichermaßen vom Geruch des Aases angelockt werden (vgl. auch 4.4.). Dies war zu erwarten, da sie beide auch außerhalb des Nesthabitates in ähnlichen Biochorien zu registrieren sind (vgl. 4.1.) und das Auftreten von Aas in Nistkästen ein erhöhtes Wirtsangebot von nekrophagen Fliegenpuppen bewirkt.

Auf eine Auswertung des Einflusses der Nistkastenhöhen wurde in 3.1.3. verzichtet, da die experimentellen Vorbedingungen bezüglich der Höhenverteilung von den 90 einbezogenen Nistkästen nicht auf eine Untersuchung von Artunterschieden ausgerichtet waren. Vielmehr sollte ja ein relativ einheitlicher Höhenbereich gegeben sein, um die räumliche Verteilung beider Arten innerhalb der Nester untersuchen zu können. Es soll an dieser Stelle aber erwähnt werden, daß trotzdem statistische Tests durchgeführt wurden und zwischen den Arten (1. und 2. Saison sowohl getrennt als auch zusammengenommen) innerhalb der gegebenen Spanne von Nistkastenhöhen keine signifikanten Präferenzunterschiede gefunden werden konnten. Daß bezüglich der Höhe durchaus unterschiedliche Artpräferenzen bestehen, wurde bereits diskutiert (vgl. 4.1.3., 4.2.1.4.). Um diese aufzuzeigen, ist jedoch die Integration von weitaus größeren Extremwerten (unterhalb 3 m bzw. oberhalb 4 m Höhe) notwendig. Da in vorliegender Arbeit eine möglichst hohe Konfrontation der Arten innerhalb der Nistkästen angestrebt wurde, waren die Vorbedingungen nicht auf eine explizite Untersuchung des Aspektes der Nistkastenhöhe angelegt. Besonders im Hinblick auf die Abundanzunterschiede beider Arten im sehr hohen Bereich wären weitere Arbeiten sinnvoll.

4.2.3.2. Weitere registrierte Parasitoidenarten im Vogelnest

Die 1999 in einem Staren-Nistkasten im Stabel festgestellte Art *Spalangia nigra* Latreille (Pteromalidae) wird in der Literatur nicht als nidicole Art aufgeführt. Hingegen werden die Vertreter der Gattung regelmäßig als oft dominanter Bestandteil der Parasitoidengilde in Vieh- und Geflügelmist genannt, wo sie Vertreter der Familie Muscidae als Wirte nutzen (Smith & Rutz 1991a; Hogsette et al. 1994; Rueda et al. 1997). In der unmittelbaren Nähe des Nistkastens lag der Kadaver eines Schafes, der stark von nekrophagen Fliegenarten belegt worden war. Es ist zu vermuten, daß ein Weibchen der Art durch die vom Starennest ausgehenden olfaktorischen Reize angelockt wurde, dann im Nest einige Wochen verblieb und somit mehrere Proben parasitieren konnte. Da das Starennest in diesem frühen Zustand einen hohen Exkrementgehalt aufweist, ist möglich, daß dieser olfaktorische Reiz *S. nigra* vom nahen Schafskadaver in den Nistkasten lockte. Sereno & Neves (1994) erzielten in einem Olfaktometer starke Reaktionen von *S. endius* auf Hühnerkot. Im Starennest, das durch die Exkremente der Jungvögel zeitweise schlammähnliche Konsistenz annimmt, konnten außerdem zahlreiche Maden bzw. Puppen von Fliegen aus der Familie Muscidae registriert werden (eigene Beobachtung). Letztere sind bevorzugte Wirte von *Spalangia* spp. (Fabritius & Klunker 1991; Meyer et al. 1991; Skovgard & Jespersen 1999). Geden (1999) stellte für drei *Spalangia*-Arten eine Präferenz für eher trockeneres Substrat fest (im Geflügelmist).

45-65 % Feuchtigkeitsgehalt), so daß für das sehr feuchte Starennest keine regelmäßige Abundanz von Gattungsvertretern bestehen dürfte. Allerdings wird bei Woodroffe (1953) das Starennest als „Trockennest“ klassifiziert. Da *Spalangia*-Arten aber in keiner der vorigen Untersuchungen als nidicole Parasitoide registriert wurden, kann davon ausgegangen werden, daß sie in diesem Habitat keine beachtenswerte Rolle spielen.

Melittobia acasta Walker aus der Familie Eulophidae (2. Saison 2000, Karlshöhe) war bereits 1997 bei einer Untersuchung im gleichen Gebiet festgestellt worden, ebenfalls in nur einem Nistkasten (Schlein 1998). Sie kann zumindest in den hier relevanten geographischen Breiten nur als sporadisch nestbewohnende Art bezeichnet werden. Ihr nidicoles Auftreten in Süddeutschland ist vielleicht häufiger (Abraham 1985 und Abraham, unveröffentlichte Daten, Bayern). Im Stabel wurde sie während der zwei Saisons nicht registriert. Ihre gelegentliche Abundanz in den Karlshöher Nistkästen ist eventuell an die dortige Imkerei und die hohe Artenvielfalt anderer Hautflügler im Gebiet gebunden. Die sehr polyphage Art ist u.a. auch als regelmäßiger Parasitoid in Staaten der Honigbiene *Apis mellifera* L., von Hummeln (*Bombus* spp.) sowie in Brutten solitärer Bienen mit z.T. erheblicher Schadwirkung berüchtigt (Erickson & Medenwald 1979; de Wael et al. 1995).

Die Parasitierung der *C. vomitoria*-Puppen durch eine *Eurytoma*-Spezies (Eurytomidae) im nidicolen Milieu (2000, Gebiet Stabel) stellt einen neuen Nachweis dar. Auch dies muß als sporadisches, ökologisch nicht bedeutsames Zufallsereignis angesehen werden.

4.2.3.3. Direkter Vergleich der zwei Probensaisons

Eine unmittelbare Gegenüberstellung der beiden Probensaisons wird ermöglicht, indem für 1999 lediglich die 13 Probenwochen berücksichtigt werden, die 2000 ihre Entsprechung fanden. Dies waren alle Probenwochen während der Monate Juni, Juli und August. Es bestehen hinsichtlich der prozentualen Verteilung der Schlupfereignisse auf die zwei Probenlagen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Jahren (vgl. Tab. 18). Klimatische Faktoren sowie die Reduktion der Nistkastenanzahl bzw. Gebiete haben in der 2. Saison daher keine Änderung des grundsätzlichen Ergebnisses bewirkt, daß die *D. cavus*-Weibchen häufiger an der Nestoberfläche als im Nistmaterial Wirte finden und parasitieren, die *N. vitripennis*-Weibchen jedoch ohne Unterschied im gesamten Nest. Wie schon zuvor diskutiert, wurde *N. vitripennis* aber in der 2. Saison durch ungünstigere klimatische Bedingungen im Juli stark in ihrer allgemeinen Parasitierungsleistung limitiert, *D. cavus* dagegen vermutlich weniger. Dies äußert sich auch im statistischen Vergleich der Mittelwerte parasitierter Puppen pro Probenröhrchen im betreffenden Zeitraum.

In den Abb. 17 und Abb. 18 werden innerhalb des dreimonatigen Zeitraumes zwischen beiden Arten die mittleren Eisummen verglichen, wobei die Mittelwerte je Probenwoche paarweise dargestellt sind. Auch hier ist insgesamt eine wahrscheinlich klimatisch bedingte Reduktion in der 2. Saison nachzuweisen, die für beide Spezies gilt.

Während jedoch bei *N. vitripennis*, vermutlich klimatisch bedingt, die meisten Mittelwerte der 2. Saison signifikant unter den entsprechenden der 1. Saison liegen (vgl. Abb. 17), so ist dies bei *D. cavus* nur in 3 von 13 Wochen der Fall. In der 3. Augustwoche wurde ein signifikant

höherer Wert als 1999 erreicht (vgl. Abb. 18). Dies weist auf mögliche Unterschiede der artspezifischen Potenzen und Optima hinsichtlich des abiotischen Faktors Temperatur hin.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die wichtigsten Resultate aus der ersten Saison durch die zweite Saison verifizierbar sind. Von den phänologischen Artunterschieden abgesehen, die eine zeitliche Inkoinzidenz andeuten, unterstreichen die Ergebnisse stets die folgenden Kernaussagen:

N. vitripennis-Weibchen durchsuchen das gesamte Nest intensiv auf Wirtspuparien hin, weiten also ihre Wirtssuche und die daran gekoppelte räumliche Dispersion auch in die Tiefe des Nistmaterials hinein aus. Coevolutive Anpassungen an die Biologie ihrer Hauptwirte, Puppen der *Protocalliphora*-Arten, sind vermutlich hierfür ausschlaggebend. Von voluminöseren, hohen Nestern werden *N. vitripennis*-Weibchen deutlicher angezogen als von kleineren, flachen Nestern. Dies mag an der anzunehmenden schwächeren olfaktorischen Lockwirkung der kleineren Nester liegen. Ebenso werden offenbar, aus denselben Gründen, frische Nester häufiger besiedelt als alte, mindestens aus dem Vorjahr stammende.

D. cavus-Weibchen beschränken ihre Wirtssuche und Dispersion im Nest eher auf die Oberfläche bzw. Nestperipherie. In die Tiefe des Nistmaterials wird deutlich seltener eingedrungen als von *N. vitripennis*. Dieser Artunterschied besteht vornehmlich in der ersten Saisonhälfte, wenn der extrinsische Konkurrenzdruck am höchsten ist. In der 2. Saisonhälfte (Hoch- und Spätsommer), wenn die Aktivität von *N. vitripennis* stark reduziert ist, fällt der Unterschied zwischen den Probenlagen bei *D. cavus* weniger ausgeprägt aus. Gründe hierfür könnten eine erhöhte Individuendichte und daraufhin eine zunehmende Migration der *D. cavus*-Weibchen in das Nistmaterial sein, was vielleicht klimatisch oder durch Erfahrungseffekte unterstützt wird. Olfaktorisch zu begründende Unterschiede zwischen den Nestklassen und dem Alter der Nester werden bei *D. cavus* nicht offenbar. Die im Nistmaterial verborgenen Proben wurden in den voluminöseren Nestern jedoch seltener gefunden als in den flacheren, leichter zu durchdringenden Nestern.

4.3. Laborexperiment zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten

4.3.1. Häufigkeitsvergleiche hinsichtlich der Schlupfereignisse

Der Gesamtanteil erfolgreich parasitierter Wirtspuppen lag in diesem Versuch mit 78,5 % hoch. Der von der Auswertung ausgeschlossene Anteil der Wirtsindividuen von 21,5 % umfaßt entweder verfrüht und ohne nachweisbare Parasitierung abgestorbene Fliegenpuppen sowie Puparien inkl. nicht determinierbarer Relikte von Larven oder geschlüpfte Fliegen. Tab. 19 belegt die regelmäßige Verteilung der 1060 erfolgreich parasitierten Puppen sowohl auf die drei vertikalen Schichten als auch auf die drei verwendeten Substrate. Es zeigt sich, daß unter Vernachlässigung des Artunterschiedes die Parameter Tiefe und Substrat insgesamt keinen signifikanten Einfluß auf den generellen Parasitierungserfolg haben.

Werden die prozentualen Anteile der Schlupfereignisse betrachtet, so ist der äußerst große Prozentsatz (ca. 88 %) der ausschließlichen Parasitierungen durch *N. vitripennis* offenkundig. Die Anteile der lediglich von *D. cavus* erfolgreich parasitierten Puppen (ca. 5 %) bzw. der Puparien, aus denen Imagines beider Arten nach Multiparasitismus schlüpften (ca. 7 %), fallen in Relation dazu nur sehr gering aus. Unter der Bedingung der gleichzeitigen interspezifischen Konkurrenz dominiert *N. vitripennis* also ausgesprochen deutlich über *D. cavus*, was eigene, frühere Versuche bestätigt (Schlein 1998). Dort wurden beide Arten jedoch in Petrischalen mit jeweils einem Weibchen für 1-3 Tage auf eine einzelne Wirtspuppe angesetzt. In der so erzielten Gesamtstichprobe von 137 Puparien, aus denen Imagines schlüpften, dominierte ebenfalls *N. vitripennis* über *D. cavus* (ca. 52 % *N.v.* allein, ca. 33 % *D.c.* allein, ca. 15 % beide). In dem Versuch war jedoch die erzwungene Konfrontation beider Arten sehr hoch, und es waren keine Möglichkeiten zur vertikalen Dispersion oder für anderes räumliches Ausweichverhalten gegeben. Dies war jedoch im vorliegenden Experiment der Fall. Erstens war das Volumen der verwendeten Glasbecken um ein Vielfaches größer und daher einem Nistkasten vergleichbarer als das der Petrischalen. Zweitens war durch den Einsatz der Vogelnester bzw. der Späne und die Verteilung der Wirte auf drei vertikale Ebenen die Möglichkeit zur räumlichen Konkurrenzminderung (durch unterschiedliche Nutzung des Habitates) eher gegeben. Diesen räumlichen Vorteil scheint *N. vitripennis* weitaus mehr zu nutzen, denn sie hat im Vergleich zu *D. cavus* eine um ca. 36 % gesteigerte Parasitierungsrate, wenn der Versuch in Glasbecken zu dem früheren in Petrischalen in Relation gesetzt wird. Die „Konkurrenzfähigkeit“ der polyphagen Art scheint hier dagegen stark eingeschränkt. Im Folgenden muß dies, bei Trennung nach Tiefenstufen, nach Substraten und den beiden Faktoren in Kombination, bezüglich der genauen Ursachen diskutiert werden.

Zunächst wird nur der Aspekt Tiefe betrachtet. Unter Anwesenheit der Konkurrenzart parasitierten die *N. vitripennis*-Weibchen erfolgreich mehr diejenigen Wirte, die tief im Substrat verborgen waren, während bei *D. cavus* ein gegenteiliges Häufigkeitsverhältnis vorliegt (vgl. Abb. 19). Es läßt sich also auf eine generell an der Oberfläche lokalisierte Wirtssuche und Aktivität bei *D. cavus* schließen, während die *N. vitripennis*-Weibchen bei ihrer Wirtssuche häufig viel tiefer in das jeweilige Substrat vordringen.

Ob aber der festgestellte Häufigkeitsunterschied zwischen der Oberfläche und den beiden Tiefenschichten bei *N. vitripennis* auf dem experimentell erzeugten stärkeren extrinsischen Konkurrenzdruck an der Oberfläche basiert oder aber eine generell in die Tiefe verlagerte Wirtssuche als Artcharakteristikum aufzeigt, wird an späterer Stelle mit Hilfe des Kontrollansatzes geklärt.

Die Unterschiede bezüglich der Dispersion während der Wirtssuche wirken sich auch auf die Anzahl der multiparasitierten Puppen aus. Letztere ist an der Oberfläche, wo die Konfrontation der Weibchen beider Arten offensichtlich am häufigsten auftrat, signifikant höher als im Nistmaterial. Innerhalb des Nistmaterials ist also der extrinsische Konkurrenzdruck im Vergleich zur Oberfläche offenbar deutlich geringer. Somit wird durch das Vordringen der *N. vitripennis*-Weibchen ins Nistmaterial eine höhere Parasitierungsrate ermöglicht, die bei ausschließlichem Angebot der Wirtsindividuen an der Oberfläche nicht gegeben wäre.

Nachdem dieser Artunterschied bzgl. der Tiefendispersion aufgedeckt ist, gilt es, einen Vergleich zwischen den drei Substraten zu ziehen (Abb. 20). Als wichtigstes Resultat ist hier zu nennen, daß *N. vitripennis* häufiger aus Puparien vom besonders dichten Sperlingsnest schlüpfte als aus Puparien, die in Spänen angeboten wurden. Bei *D. cavus* verhält es sich jedoch umgekehrt: Hier trat das Schlupfereignis bei Puparien aus Spänen häufiger ein als bei denjenigen aus beiden Nesttypen. Auch lag die Zahl der Puparien mit Multiparasitismus in Spänen höher als in einem der beiden Nesttypen, wenn auch wegen der geringen Stichprobengrößen nicht signifikant. Es läßt sich also festhalten, daß bei alleiniger Betrachtung des Materialfaktors hinsichtlich der Anzahl parasitierter Wirte ein relativer „Vorteil“ für *N. vitripennis* in den Vogelnestern und für *D. cavus* in Spänen besteht. Hierbei darf allerdings nicht die generelle, sehr extreme Dominanz von *N. vitripennis* auch in Spänen vergessen werden. Die Struktur und Dichte der Substrate muß also Einfluß auf den Parasitierungserfolg beider Arten ausüben. Dieser generelle Aussage kann nur exakt analysiert werden, wenn die Faktoren Tiefe und Substrat gleichzeitige Berücksichtigung finden (vgl. Abb. 21-24).

Wie die Werte in Tab. 20 und die zugehörigen statistischen Vergleiche aufzeigen, besteht der eben genannte Substrateinfluß signifikant lediglich an der Oberfläche und (schon geringer) in 2,5 cm Tiefe, nicht mehr jedoch in 5 cm Tiefe. An der Oberfläche werden von *D. cavus* die meisten Wirte im Spänesubstrat primär- und multiparasitiert, während zwischen den Nesttypen hier kein nennenswerter Unterschied besteht (vgl. Tab. 20 und Abb. 23). *D. cavus*-Weibchen finden somit sogar die oberflächlich gelegenen Puparien in den Nestmulden seltener als die an der Spänoberfläche bloßliegenden. Die Späne bildeten eine ebene, ungewölbte und sehr gleichförmige Oberflächenstruktur. Auf dieser Fläche fällt es den *D. cavus*-Weibchen offenbar leichter, auf die Puparien zu stoßen bzw. sie auch visuell auszumachen. Ferner könnte sein, daß die olfaktorische Wahrnehmung der Wirtspuparien durch *D. cavus* inmitten des intensiven Eigengeruchs der Nestmaterialien erschwert wird; vielleicht wird der puparieneigene Geruch vom Nistmaterial überdeckt. Für diese Hypothese sprechen auch Befunde in 4.4.3.. *N. vitripennis* dagegen schlüpfte an der Spänoberfläche aus deutlich weniger Puparien als in den Nestmulden, wobei besonders der Unterschied zum Sperlingsnest auffällig ist (Tab. 20, Abb. 22). Ob dies am Material selbst liegt oder an dem höheren Konkurrenzdruck an der Spänoberfläche, wird später diskutiert.

In 2,5 cm sowie 5 cm Tiefe nimmt die Anzahl der von *D. cavus* primär- und multiparasitierten Wirtspuppen auf nur wenige Fälle ab; die höchsten Werte sind in diesen Schichten wiederum im Substrat Späne zu finden (vgl. Abb. 23 und 24). Der extrinsische, interspezifische Konkurrenzdruck und die Wahrscheinlichkeit für Multiparasitismus sind also generell an der Oberfläche am größten. Sie sind ebenfalls größer bei den Spänen im Vergleich zum Nistmaterial, was sich besonders an der Oberfläche auswirkt (vgl. Abb. 24). Hieraus kann geschlossen werden, daß der Parasitierungserfolg von *D. cavus* (und daher wohl auch ihre Wirtssuche) im Spänematerial begünstigt wird. Ob dies allein durch die physischen Materialeigenschaften (Dichte, Porosität, Oberflächenstruktur) oder auch chemische Unterschiede bei der Olfaktion begründet ist, kann nicht genau bestimmt werden. Die vorher aufgedeckten Artunterschiede bezüglich der (monospezifischen) Schlupfhäufigkeiten werden verständlicherweise abgeschwächt, wenn die Puparien mit Multiparasitismus hinzugezählt werden (vgl. Abb. 25).

4.3.2. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *N. vitripennis*

4.3.2.1. Mittlere Schlupfraten von *N. vitripennis* bei interspezifischer Konkurrenz

Erfolgt anstatt der Auswertung der absoluten Häufigkeiten diejenige der mittleren Schlupfraten pro Wirtspuparium, so können die vorher getroffenen Aussagen bestätigt und noch detaillierter interpretiert werden. Zunächst ist der Einfluß der Tiefenstufung auf die Schlupfraten unter separater Betrachtung der Substrate zu diskutieren. An der Oberfläche waren die Schlupfraten, sowohl für die *N. vitripennis*-Imagines insgesamt als auch für die getrennten Geschlechter, im Vergleich zu den beiden Tiefenschichten stets deutlich reduziert (vgl. Abb. 26-28). Dies ist wiederum mit dem dort erhöhten extrinsischen und intrinsischen Konkurrenzdruck durch *D. cavus* zu erklären, der dann in den Tiefenstufen abnimmt, so daß dort für *N. vitripennis* höhere durchschnittliche Schlupfraten möglich sind.

Wird danach umgekehrt der Einfluß der Substrate auf die Schlupfraten separat für jede Tiefenschicht betrachtet, so ist zu erkennen, daß sich die Mittelwerte stets signifikant an der Oberfläche unterscheiden. Wie die Abb. 26-28 im Vergleich demonstrieren, ist dies mit der Reduktion der Schlupfraten an der Spänoberfläche zu begründen, ebenfalls bedingt durch den höheren Konkurrenzdruck in diesem Substrat. Die Einzelvergleiche bestätigen, daß die Differenzen zwischen Nestern und Spänen stets am schwersten wiegen, während sich Sperlings- und Meisennester nicht unterschiedlich auf die Schlupfraten auswirken. Außerdem ist ersichtlich, daß die Diskrepanz zwischen Sperlingsnest und Spänen größer ist als zwischen Meisennest und Spänen. Dieser Substratfaktor wirkt sich wiederum auf die Männchen stärker aus als auf die Weibchen, was auf die Einflüsse des Super- und Multiparasitismus zurückgeführt werden kann (vgl. 4.3.2.2.). Letzteres wird auch in der Varianzanalyse (vgl. Tab. 21) deutlich. Zunächst zeigt sich darin, daß sich der Tiefenfaktor auf die Schlupfraten von *N. vitripennis*, sowohl insgesamt als auch nach Geschlechtern getrennt, höchst signifikant ausgewirkt hat. Diese Raten werden also durch den höheren Konkurrenzdruck an der Oberfläche limitiert, konnten sich aber in den Tiefen, wo der Einfluß von *D. cavus* nachläßt, stärker entfalten. Der Substratfaktor wird lediglich für die Imagines insgesamt und die Männchen signifikant, nicht jedoch für die Weibchen (s.o.).

Die Wechselwirkung zwischen Tiefe und Substrat ist nicht signifikant, d.h. der Faktor Tiefe (bzw. Substrat) wirkt sich in allen Substraten (bzw. Tiefen) gleichermaßen auf die mittleren Schlupfraten von Imagines, Männchen und Weibchen aus.

Wie Abb. 29 zu entnehmen ist, war die mittlere Anzahl abgestorbener Jungstadien von *N. vitripennis* in multiparasitierten Puparien stets signifikant höher als in den allein genutzten Wirten. Dies bestätigt ältere Erkenntnisse, nach denen die polyphagen Larven von *D. cavus* bei Multiparasitismus die *N. vitripennis*-Larven und Jungpuppen räuberisch angreifen und aussaugen (vgl. 4.1.3.). Für die Tiefenstufen relevant sind aber auch die Einzelvergleiche innerhalb der Schlupfereignisse. Hier resultieren Signifikanzen nur für die Puparien, aus denen *N. vitripennis* allein schlüpfte. In den Puparien an der Oberfläche fanden sich durchschnittlich signifikant mehr tote Jungstadien als in denjenigen im Nistmaterial beider Stufen. Dies zeigt an, daß der letale Einfluß von *D. cavus*, der an der Oberfläche stärker ist als im Nistmaterial, sich auch dann manifestiert, wenn die polyphage Art selbst gar keinen Parasitierungserfolg erreicht. Dies mag einerseits durch intrinsischen Wettkampf, bei dem die *D. cavus*-Larven aber verfrüht abstarben und später nicht mehr zu registrieren waren, zustande kommen, andererseits aber auch durch schädliche Wirkungen des Anstichs der *D. cavus*-Weibchen auf die *N. vitripennis*-Jungstadien. Für das Gift von *N. vitripennis* ist eine toxische Wirkung auf andere Insektenarten nachgewiesen (Rivers et al. 1993); für *D. cavus* kann Ähnliches vermutet werden. Deutlich manifestiert sich auf jeden Fall der stärkere Konkurrenzdruck an der Oberfläche auch anhand der larvalen bzw. pupalen Mortalität von *N. vitripennis*.

4.3.2.2. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *N. vitripennis* zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz

Wird der Kontrollansatz, in dem lediglich *N. vitripennis* aktiv war, zum Vergleich herangezogen, so ergeben sich ohne Berücksichtigung der Tiefen- und Substratfaktoren signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern (vgl. Abb. 30): Insgesamt wurde die mittlere Schlupfrate der Weibchen pro Wirtspuparium im Konkurrenzansatz mit *D. cavus* reduziert. Die mittlere Schlupfrate der Männchen liegt hier allerdings höher als im Kontrollansatz. Da die Geschlechter somit gegenläufige Tendenzen zeigen, ergibt sich für die Rate der Imagines insgesamt keine Signifikanz. Für dieses Ergebnis sollen zwei mögliche Ursachen genannt werden: Die weiblichen Larven und Puppen von *N. vitripennis* werden einerseits durch den intrinsischen Wettkampf mit den *D. cavus*-Larven im stärkeren Ausmaß abgetötet als die männlichen Jungstadien, weil erstere eine längere Entwicklungszeit aufweisen sowie größer und zahlreicher sind, was ihre Angreifbarkeit erhöht. Dies deutete sich experimentell bereits früher an (Schlein 1998). *N. vitripennis*-Weibchen vermögen andererseits, eine aktive Geschlechtsdeterminierung bei der Eiablage vorzunehmen. Insbesondere bei intraspezifisch vorparasitierten Wirtsindividuen, also bei hohem Grad von Superparasitismus, und anderen ungünstigen Vorbedingungen werden vermehrt Männchen produziert (Wylie 1965a; Wylie 1973; Holmes 1972; Vinson & Iwantsch 1980; Werren 1984; King & Skinner 1991; King 1993; King et al. 1995).

Flanagan et al. (1998) zeigen sogar auf, daß der Anteil produzierter Männchen pro Weibchen positiv mit der Körpergröße eines anderen, um die Wirtspuppen im „patch“ konkurrierenden Weibchens korreliert. Ein Weibchen reguliert also aktiv den Anteil von Männchen, die bei Superparasitismus hinsichtlich der Überlebenschance bevorteilt sind, an der Nachkommenschaft ihrer Eiproduktion als Folge der Einschätzung einer anwesenden Artgenossin. Das Weibchen besitzt nicht nur „self knowledge“, sondern auch „complete knowledge“ über das Potential der Eiablageproduktion anwesender, art eigener Konkurrentinnen. Denkbar wäre, daß auch die Anwesenheit von artfremden Weibchen bemerkt und ethologisch reflektiert wird. Im vorliegenden Falle wären die *D. cavus*-Weibchen besonders an der Oberfläche zu registrieren. Daraufhin würde sich die Eiablage der *N. vitripennis*-Weibchen als aktive Ausweichstrategie eher ins Nistmaterial verlagern, wo ein geringerer Konkurrenzdruck herrscht.

Insofern könnte der im Mischansatz gegebene Konkurrenzdruck auch die erhöhte Produktion von männlichen Nachkommen auslösen, da diese eine höhere Überlebenschance bei Multiparasitismus haben. Für das Artpaar *Muscidifurax zaraptor* Kogan & Legner und *Urolepis rufipes* (Pteromalidae) konnten Pawson et al. (1987) allerdings keine Veränderung der Geschlechterverhältnisse unter synchroner interspezifischer Konkurrenz feststellen, obwohl die durchschnittlichen Schlupfraten beider Arten insgesamt reduziert wurden.

In den Abb. 31-33 findet eine Trennung der Daten nach Tiefen- und Substratkategorien statt. Die Schlupfraten der *N. vitripennis*-Weibchen pro Puparium (vgl. Abb. 33) seien zunächst diskutiert. Hier fallen die Mittelwerte an der Oberfläche bei allen drei Substraten im Konkurrenzansatz stets signifikant geringer aus als im Kontrollansatz. Von den Spänen in 2,5 cm Tiefe abgesehen, resultieren jedoch nie Unterschiede innerhalb des Materials. Da die Weibchen den größten Anteil der Nachkommen pro Puparium ausmachen, spiegelt sich hier der limitierende Einfluß der Konkurrenz mit *D. cavus* am deutlichsten wider, und zwar nahezu nur an der Oberfläche. Wie gezeigt wurde, ist dort die Aktivität des Konkurrenten am höchsten. Besonders groß ist die Diskrepanz wiederum bei den Spänen, so daß der Mittelwert im Konkurrenzansatz sogar noch in 2,5 cm Tiefe signifikant geringer ist als der im ungestörten Ansatz. Dies weist auch indirekt darauf hin, daß *D. cavus* im Fremdsubstrat Vorteile genoß und hier auch vermehrt in die Tiefe eindrang, mit erhöhter Schadwirkung auf den Reproduktionserfolg von *N. vitripennis*.

Werden nun die Schlupfraten der Männchen betrachtet (vgl. Abb. 32), so wird der zuvor geschilderte gegenläufige Aspekt offenbar. Hier ist der Mittelwert für den Konkurrenzansatz im Nistmaterial stets signifikant höher als der für den Kontrollansatz, während an der Oberfläche kein Unterschied resultiert.

Unter Konkurrenzdruck werden innerhalb des Nistmaterials also signifikant mehr Männchen produziert als an der Oberfläche. Dieses interessante, von den Schlupfraten der Weibchen abweichende Resultat ist durch extrinsische Ausweichmechanismen zu erklären: Aufgrund des starken Konkurrenzdruckes an der Oberfläche, wo der Grad bzw. das Risiko von Multiparasitismus hoch war, verlagerte sich die Eiablagekapazität der *N. vitripennis*-Weibchen ins Nistmaterial hinein. Dort wurde daher der Grad an Superparasitismus erhöht, da sich die Weibchen die limitiertere Ressource in 2,5 cm und 5 cm Tiefe teilen mußten. Stärkerer Superparasitismus im Nistmaterial ist hier quasi der Preis für vielleicht aktiv vermiedenen Multiparasitismus an der Oberfläche.

Superparasitismus führt auch bei anderen Vertretern der Pteromalidae zur Vergrößerung des prozentualen Anteils an männlichen Nachkommen (Pawson et al. 1987). Wie schon anhand der Literatur belegt wurde, wird bei *N. vitripennis* der Männchenanteil pro Wirtspuppe auch als Folge von aktiver Geschlechtsdeterminierung der Weibchen, im Zuge der Eiablage auf intraspezifisch vorparasitierte Wirte, erhöht. Die Überlebensrate männlicher Nachkommen ist bei hohem larvalen intraspezifischen Konkurrenzdruck größer (geringere Körpergröße, schnellere Entwicklung etc.; Wen et al. 1994; Wen & Brower 1995). Somit resultieren in den Tiefenschichten im Mischansatz durch extrinsische Ausweichprozesse höhere Raten für die Männchen, was im monospezifischen Kontrollansatz nicht der Fall ist (vgl. Abb. 32 und 41). Als Folge dieser konträren Verhältnisse bezüglich der Geschlechter stellen sich die Unterschiede für die Schlupfraten der Imagines insgesamt an der Oberfläche (vgl. Abb. 31) nicht derart deutlich dar wie für die der Weibchen separat (Abb. 33). Die Grundtendenzen stimmen jedoch damit überein. Die Reduktion der Schlupfrate an der Oberfläche im Mischansatz ist aber nur im Meisennest und auf den Spänen signifikant. Dafür ergeben sich nun, unter Berücksichtigung beider Geschlechter, im Feldsperlingsnest in 2,5 cm sowie in 5 cm Tiefe signifikante Unterschiede zwischen den Ansätzen (vgl. Abb. 35, 39, 40): Die Werte für den Mischansatz sind im Nistmaterial deutlich *höher* als die entsprechenden für den Kontrollansatz. Tendenziell ist dies auch im Meisennest der Fall (vgl. Abb. 36).

Hierfür können ebenfalls extrinsische, aktive Ausweichmechanismen verantwortlich sein: Der höhere Konkurrenzdruck in der Nestmulde läßt den Grad von Superparasitismus im Nest ansteigen. Die Reproduktionskapazität der 5 Weibchen, beim Kontrollansatz vertikal sehr ausgeglichen, wird unter interspezifischem Druck von der Oberfläche in die Tiefe verlagert. Dies manifestiert sich signifikant im Sperlingsnest, wo der Tiefenbereich offenbar besonders gut vor *D. cavus* abgeschirmt war. In den Spänen, wo *D. cavus* auch in tieferen Bereichen höhere Parasitierungsraten erreichte, ist diese Auswirkung extrinsischen Ausweichverhaltens jedoch nicht mehr zu registrieren (vgl. Abb. 37, Abb. 39-40).

Der vor allem an der Oberfläche limitierende Einfluß von *D. cavus* wirkt sich auf die Geschlechter unterschiedlich aus. Die Verminderung der Schlupfrate an der Oberfläche durch letale Interferenz gilt besonders für die Weibchen. Die durchschnittliche Erhöhung der Schlupfraten in den Tiefenschichten gilt für die Anzahl schlüpfender Männchen, da erhöhter Superparasitismus vorrangig den Prozentsatz der männlichen Nachkommen fördert. Bei simultaner Konkurrenz wirken intrinsische Mechanismen also auf die weiblichen, extrinsische auf die männlichen Nachkommen ein. Da sich der Geschlechterunterschied im Feldsperlingsnest am deutlichsten manifestiert, werden die Mittelwerte aus beiden Ansätzen für Männchen und Weibchen exemplarisch nur in diesem Substrat gegenübergestellt (vgl. Abb. 41 und Abb. 42). In den Spänen werden diese Unterschiede undeutlicher, weil *D. cavus* hier auch relativ häufiger in die Tiefe des Substrates eindringt. Die Ergebnisse im Substrat Meisennest wären zwischen den genannten einzuordnen.

Bei Betrachtung der mittleren Rate abgestorbener Jungstadien von *N. vitripennis* (Abb. 34) wird offenbar, daß diese insgesamt im Mischansatz signifikant höher ist als im ungestörten Kontrollansatz. Das Ergebnis entspricht der Erwartung und ist vermutlich einer erhöhten Mortalität durch Interferenz mit den fakultativ räuberischen *D. cavus*-Larven zuzuschreiben. Dies gilt für alle drei Schichten. Besonders groß ist allerdings die Diskrepanz an der Oberfläche, wo der Konkurrenzdruck und Grad an Multiparasitismus am höchsten waren.

Ähnliche Studien zur interspezifischen Konkurrenz von Parasitoiden, die divergierende intrinsische und extrinsische Dominanzen aufzeigen, liegen z.B. von van Strien-van Liempt (1983), O'Neil & Cate (1985), Steinberg et al. (1987), Bai & Mackauer (1991), van Alebeek et al. (1993), Wen et al. (1994), Ryoo et al. (1996), de Moraes et al. (1999) und Collier & Hunter (2001) vor. Dabei besitzt diejenige Spezies, welche bei larvaler Interferenz unterlegen ist (wie hier *N. vitripennis*), meist eine höhere extrinsische Fitness, z.B. hinsichtlich der Sucheffizienz und Parasitierungsraten. Sie erkennt auch häufig besser artfremde Stadien im jeweiligen Wirtsindividuum, so daß der Anstich verweigert wird. Die Entscheidung zur Eiablage richtet sich dabei oft nach den Überlebenschancen der Nachkommen bei Multiparasitismus (Bai & Mackauer 1991). Da diese Chancen beim vorliegenden Artpaar für *N. vitripennis* verringert sind, könnte auch eine partielle Verweigerung oder Reduktion der Eiablage an den Oberflächenpuppen, also nicht ausschließlich die erhöhte Mortalität, für die dort geringeren Schlupfraten mitverantwortlich sein. Auf diesen Punkt wird noch eingegangen (vgl. 4.3.5.).

Die Varianzanalyse liefert keine Signifikanzen für die Haupteffekte Ansatz und Substrat. Daß sich die Ansätze insgesamt erst bei Geschlechtertrennung unterscheiden (vgl. Tab. 22), wurde bereits diskutiert. Für das Substrat ergibt sich erst in Kombination mit dem Ansatz eine Signifikanz. Die Varianzanalyse deckt nämlich zwei höchst signifikante Wechselwirkungen für die Imagines insgesamt auf, die wie folgt zu interpretieren sind:

a) Ansatz – Tiefe: Der Faktor Ansatz wirkt sich auf die Gesamtschlupfrate von *N. vitripennis* unterschiedlich aus, je nachdem, um welche Tiefe es sich handelt. Abb. 35-37 zeigen, daß der Konkurrenzansatz lediglich unter der Oberflächenbedingung eine bedeutsame Reduktion der Schlupfrate zur Folge hat. Dieser spezifische Effekt tritt in allen Substraten auf.

b) Ansatz – Substrat: Der Faktor Ansatz wirkt sich auf die Gesamtschlupfrate von *N. vitripennis* unterschiedlich aus, je nachdem, um welches Substrat es sich handelt. Abb. 38-40 demonstrieren, daß der Konkurrenzansatz nur unter der Bedingung des Spänesubstrates zu einer Verringerung der Schlupfrate führt, mehr oder weniger in allen Tiefen. Die Effekte des Nistmaterials von Feldsperling und Meisen gehen in unterschiedliche Richtungen, je nach Tiefenstufe. Die Wechselwirkung zwischen Ansatz-Substrat-Tiefe hat sich aber statistisch als nicht bedeutsam herausgestellt.

Außerdem wurden dreifaktorielle Varianzanalysen für beide Geschlechter separat durchgeführt (vgl. Tab. 22). In den Ergebnissen werden die bereits diskutierten intrinsischen und extrinsischen Mechanismen unter Konkurrenz mit *D. cavus* widergespiegelt.

Nur für die Weibchen ist die Wechselwirkung Ansatz – Substrat signifikant, die wie oben für die Imagines insgesamt zu interpretieren ist.

4.3.3. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *D. cavus*

4.3.3.1. Mittlere Schlupfraten von *D. cavus* bei interspezifischer Konkurrenz

Bei Betrachtung der mittleren Schlupfraten pro Wirtspuppe von *D. cavus*, getrennt nach Tiefenstufen und Substraten (vgl. Abb. 43), ergeben sich keine signifikanten Unterschiede wie bei *N. vitripennis*. Während dort die Werte aus Oberflächenpuparien stets signifikant reduziert waren (durch den limitierenden Einfluß der Konkurrenz), so sind für *D. cavus* statistisch gestützte Aussagen nur innerhalb des Substrates Späne zu treffen. Im Falle der Späne liegt die mittlere Schlupfrate an der Oberfläche höher als in den Tiefenschichten, was anhand der vorigen Erkenntnisse plausibel ist. Signifikant ist jedoch nur die Differenz zu 2,5 cm Tiefe. Die Varianzanalyse ergibt keine Signifikanzen. Dies zeigt an, daß die Anzahl produzierter Nachkommen pro Puppe bei *D. cavus* weder von der Tiefenlage des Wirtes, noch von dem Substrat beeinflusst wird. Während, wie schon gezeigt wurde, die Häufigkeit der Parasitierung von *D. cavus* sehr wohl von Tiefe und Substrat mitbestimmt wird, nämlich zugunsten der Oberfläche bzw. der Späne, so wirken sich diese Vorteile nicht mehr bei der Belegung der Puppen aus, wenn diese erst einmal gefunden sind. Zwei Faktoren, die bei *N. vitripennis* besonders an der Oberfläche limitierend auf die mittleren Schlupfraten einwirken, bleiben offenbar im Falle von *D. cavus* aus:

Dies sind zum einen die intrinsischen Verluste an Nachkommen durch letale Interferenz bei Multiparasitismus, zum anderen das extrinsische, aktive Ausweichverhalten in das Nistmaterial hinein, um den schädlichen Konkurrenzdruck an der Oberfläche abzumildern. Schon in früheren Versuchen (vgl. 4.1.3.) wurde aufgezeigt, daß *N. vitripennis*-Larven nicht direkt (durch physische Angriffe) auf die Jungstadien von *D. cavus* einwirken können. Dies entspricht auch älteren Befunden bei Multiparasitismus mit anderen Spezies (Wylie 1972). Sie sind also den polyphagen *D. cavus*-Larven, die fakultativ räuberisch sind, in dieser Hinsicht unterlegen. Insofern besteht für die *D. cavus*-Weibchen keine Notwendigkeit, vor dem Konkurrenten bzw. dem Risiko von Multiparasitismus in tiefere Schichten auszuweichen oder aber die artfremden Jungstadien im Wirt vor der Eiablage sensibel zu erkennen, um Multiparasitismus aktiv zu vermeiden. Letzteres ist nur bei Parasitoidenarten zu erwarten, deren Überlebenschancen bei Interferenz mit den Larven anderer Spezies sehr gering sind (van Strien-van Liempt & van Alphen 1981).

4.3.3.2. Vergleich der mittleren Schlupfraten von *D. cavus* zwischen Konkurrenz- und Kontrollansatz

Zunächst ist erstaunlich, daß *D. cavus* innerhalb des Kontrollansatzes, in dem die effizientere *N. vitripennis* ausgeschlossen war, lediglich ca. 18 % der angebotenen Puppen erfolgreich nutzte; im Konkurrenzansatz sind dies ca. 12 % (inkl. Puppen mit Multiparasitismus). Die Differenz von ca. 6 % ist bemerkenswert gering. Insofern läßt sich behaupten, daß *D. cavus* das Angebot von 15 *C. vomitoria*-Puppen pro Becken allgemein nur sehr suboptimal auszunutzen vermag. Dies ist begründet durch eine geringere Wirtsgruppenbindung im Vergleich zu *N. vitripennis* und das Unvermögen, sämtliche Substratschichten erfolgreich nach den Wirten zu durchsuchen, besonders in den Vogelnestern.

Die Präsenz eines bezüglich der Wirtssuche und Parasitierungsleistung effizienteren Konkurrenten ist hierbei offenbar nur wenig ausschlaggebend. Allerdings wird beim Vergleich der Ansätze (vgl. Abb. 44), noch ohne Trennung nach Substrat- und Tiefenkategorien, die Reduktion der mittleren Schlupfraten pro Puparium im Mischansatz als Folge der Konkurrenz mit *N. vitripennis* aufgezeigt. Dies gilt allerdings nicht für die Männchen, deren sehr niedrige Mittelwerte wenig beeinflussbar sind. Das Ergebnis ist naheliegend, da im Mischansatz aus mehr als 50 % der berücksichtigten Puparien ebenfalls *N. vitripennis*-Imagines nach Multiparasitismus schlüpften. Insofern war aufgrund der Ressourcenteilung auch die Rate an (weiblichen) Nachkommen von *D. cavus* reduziert. Eine indirekt wirkende, asymmetrische Ausbeutungskonkurrenz zugunsten der effizienten, streng dipterophagen Art ist hier ausschlaggebend. Daß die polyphage Art auch Einbußen zu erleiden hat, beweist außerdem, daß sie die Jungstadien von *N. vitripennis* im Konkurrenzansatz nicht hyperparasitisch bzw. räuberisch derart alternativ ausnutzen kann, daß der Verlust bezüglich der Primärressource, d.h. der Fliegenpuppe, damit annähernd zu kompensieren wäre. Dies bestätigen frühere Erkenntnisse (vgl. 4.1.3.). Bei Berücksichtigung der Tiefenstufen und Substrate (Abb. 45 und 46) wird zunächst deutlich, daß im Kontrollansatz einige Kategorien leer blieben, nämlich beide Tiefenstufen im Sperlingsnest sowie die 5 cm-Tiefenstufe im Meisennest. Hingegen gab es bei den Spänen in allen Schichten Parasitierungsfälle.

Hierin zeigt sich erneut, daß das Vordringen ins Nistmaterial, besonders in das dichte Feldsperlingsnest, für *D. cavus* erschwert ist. In den Spänen jedoch gelingt es ihr entweder materialbedingt leichter, oder die im Substrat verborgenen Puparien können hier von der Oberfläche aus olfaktorisch besser lokalisiert werden. Der Eigengeruch der Wirte wird möglicherweise in den Vogelnestern vom Duft des Nistmaterials überdeckt (vgl. 4.4.3), ist jedoch für die *D. cavus*-Weibchen auf den „geruchsneutralen“ Spänen eventuell leichter zu registrieren. Beim Konkurrenzansatz sind alle 9 Kategorien mit Mittelwerten besetzt, da die Gesamtstichprobe hier dreimal größer war und es somit auch in den Tiefenschichten der Nester vereinzelte Fälle gab. Bei allen signifikanten Differenzen im Einzelvergleich (vgl. S. 51) liegt der Mittelwert für den Kontrollansatz höher als derjenige für den Konkurrenzansatz (Abb. 45 und 46). Die Gründe dafür wurden eben genannt.

Die zweifaktoriellen Varianzanalysen (Tab. 23) ergeben keine Signifikanzen für die nur sehr geringen Schlupfraten der Männchen. Offenbar werden sie durch die Ressourcenteilung mit *N. vitripennis* nicht beeinträchtigt. Hingegen wird der Faktor Ansatz für die Imagines und Weibchen stets signifikant, was schon begründet wurde. Signifikant wird außerdem noch die Wechselwirkung Ansatz – Substrat. Das heißt, der Faktor Ansatz wirkt sich auf die Schlupfraten der *D. cavus*-Imagines sowie der Weibchen unterschiedlich aus, je nachdem, um welches Substrat es sich handelt. Im Substrat Späne genießt *D. cavus* einen relativen Vorteil, im Nistmaterial einen relativen Nachteil, wie schon an anderer Stelle konstatiert wurde. Dieser generell vorhandene Unterschied zwischen Spänen und Vogelnest wird beim Konkurrenzansatz unter dem Einfluß von *N. vitripennis* verstärkt. Da das Spänematerial die Sucheffizienz von *D. cavus* relativ vergrößert, wird durch diesen höheren Konkurrenzdruck die Dominanz von *N. vitripennis* abgeschwächt. Im Nistmaterial dagegen wird unter Einfluß der extrinsisch weit überlegenen *N. vitripennis* der relative, rein substratbedingte Nachteil für *D. cavus* noch verstärkt.

Waren im Kontrollansatz die im Nistmaterial sporadisch gefundenen Wirte zumindest nicht interspezifisch vorparasitiert, so bestand im Mischansatz in diesem Fall die sehr hohe Wahrscheinlichkeit, daß die jeweiligen Wirte schon von *N. vitripennis* okkupiert und ausgebeutet waren.

4.3.4. Vergleich der Kontrollansätze für *N. vitripennis* und *D. cavus*

Wichtig ist außerdem, die absoluten Häufigkeiten der Parasitierungen unter Berücksichtigung von Tiefe und Substrat zwischen den beiden Kontrollansätzen zu vergleichen. Darin waren beide Arten ohne interspezifische Konkurrenz aktiv und führten daher ein von interspezifischen Störungen unbeeinträchtigtes Suchverhalten durch.

Für *N. vitripennis* ergeben sich bei alleiniger Betrachtung der Tiefenstufen (Abb. 47) keine signifikanten Unterschiede, d.h. ohne Konkurrenzeinfluß wurden alle Schichten gleichermaßen genutzt. Es läßt sich keine signifikante Konzentration der Aktivität auf einen Bereich aufzeigen. Dies entspricht den Resultaten in der Freilanduntersuchung (vgl. 4.2.1.3., 4.2.2.3.). Ganz anders stellt es sich für *D. cavus* dar: Der größte Anteil aller parasitierten Wirte lag an der Oberfläche, nur sehr wenige in 2,5 cm und 5 cm Tiefe (vgl. Abb. 47). Die überwiegend auf die Oberfläche konzentrierte Wirtssuche ist also vermutlich ein grundsätzliches, dominantes Muster im Verhaltensrepertoire von *D. cavus*. Obwohl die in der Tiefe verborgenen Puparien nicht durch die effiziente *N. vitripennis* okkupiert waren, konnte das Angebot nicht zur Parasitierung ausgebeutet werden. Das zeigt sich auch an den höchst signifikant differierenden Parasitierungsleistungen: Bei gleich großem Angebot vermochte *D. cavus* nur ca. 22 % der von *N. vitripennis* erzielten Gesamtleistung zu erreichen. Der Hauptgrund hierfür ist die überwiegend auf die Oberfläche beschränkte Wirtssuche, so daß die verborgenen Wirte für die Eiablage zum Großteil ausfielen (vgl. Abb. 48).

Ables & Shepard (1974) beschreiben die unterschiedliche Effizienz von *Spalangia endius* und *Muscidifurax raptor* bei Parasitierung von *Musca*-Puppen. Im Gegensatz zu *S. endius* läßt sich die Parasitierungsrate von *M. raptor* nicht linear mit einer ansteigenden Wirtsdichte erhöhen. Diese Limitierung wird als Indiz einer allgemein schwächer entwickelten Fähigkeit zur Lokalisierung der Wirte interpretiert; diese Stellung würde im eigenen Versuch *D. cavus* einnehmen, die eine höhere Wirtsdichte nicht optimal auszunutzen vermochte, wobei der vertikale Aspekt der Puparienlage im Substrat erschwerend hinzukommt.

Der Materialfaktor spielte hier jedoch keine signifikante Rolle (vgl. Tab. 24 und Abb. 48); die beschriebenen Verhältnisse gelten für jedes Substrat. Während der Vorteil für *D. cavus* im Spänesubstrat aber tendenziell ersichtlich ist (vgl. Abb. 45), so ergeben sich für *N. vitripennis* für die neun Tiefen- und Substratkategorien keine Unterschiede zwischen den Substraten; d.h. im Spänesubstrat wurden die Wirtspuparien genauso gründlich und erfolgreich gefunden und genutzt wie in den Vogelnestern. Eine prinzipiell abgeschwächte Sucheeffizienz im Fremdsubstrat ist hier also nicht aufzeigbar. Dies belegt, daß die zuvor diskutierten Unterschiede bezüglich des Substrates rein auf den Einfluß von *D. cavus* zurückzuführen sind: Deren Parasitierungserfolg ist primär im Spänesubstrat größer, deshalb erscheint die Effizienz von *N. vitripennis* dort sekundär geringer. Die Häufigkeiten im Kontrollansatz belegen, daß das habitatrelevante Substrat, das Nistmaterial, die *N. vitripennis*-Weibchen nicht zu erhöhten Wirtsfindungs- und Parasitierungsleistungen befähigt, was natürlich nur in

Relation zu den Spänen gilt. Sowohl die Struktur und Dichte als auch der Geruch des Nistmaterials begünstigten also im Vergleich zum Spänesubstrat keine Steigerung des Erfolges der Wirtssuche von *N. vitripennis*.

4.3.5. Gesamtbetrachtung des Laborexperimentes zur Wirtssuche in verschiedenen Tiefenstufen und Substraten

Die Anzahl der Arbeiten, welche sich konkret mit dem vertikalen Aspekt bei der Wirtssuche von Parasitoiden innerhalb habitatrelevanter Substrate befassen, ist relativ gering. Die wichtigsten stammen von Legner (1977), Rueda & Axtell (1985b), Neves & de Faria (1988), King (1997) sowie Geden (2002). Allerdings liegen bislang keine Arbeiten für die vertikale Dispersion von Parasitoiden im Vogelnest vor, ebenfalls nicht für die Artkombination *N. vitripennis* und *D. cavus* in anderen Biochorien. Im Folgenden werden die wichtigsten Erkenntnisse des Versuches reflektiert.

Werden beide Konkurrenzarten gleichzeitig in die Becken eingesetzt, so bewirkt die interspezifische Konfrontation eine Abschwächung des Parasitierungserfolges von *N. vitripennis* an der Oberfläche. Diese Tatsache hat wahrscheinlich sowohl extrinsische als auch bei multiparasitierten Puppen intrinsische Ursachen. Die Abschwächung äußert sich sowohl hinsichtlich der Häufigkeit des betreffenden Schlupfereignisses als auch in den durchschnittlichen Schlupfraten pro Wirtsindividuum: Beide Parameter werden durch den Einfluß der *D. cavus*-Weibchen an der Oberfläche stark reduziert. Gleichzeitig steigt die Rate abgestorbener Jungstadien von *N. vitripennis* an der Oberfläche in Relation zu den zwei Tiefenschichten. Hierfür ist der erhöhte Grad an Multiparasitismus an der Oberfläche verantwortlich, der sich intrinsisch letal auf die *N. vitripennis*-Larven und jungen Puppen auswirkt. Ältere Studien (Schlein 1998) belegen das räuberische Verhalten der *D. cavus*-Larven bei Multiparasitismus mit *N. vitripennis* (vgl. 4.1.3.). In den Tiefen von 2,5 cm und 5 cm werden die Parasitierungs- und Schlupfraten durch die Präsenz von *D. cavus* viel geringer oder gar nicht unterdrückt. Außerdem sind dort multiparasitierte Puparien weitaus seltener zu registrieren. Zwischen den Tiefenstufen von 2,5 cm und 5 cm treten jedoch keine wesentlichen Unterschiede auf; der Abstand von 2,5 cm innerhalb des Materials ist für die Wirtsfindung von *N. vitripennis* also unbedeutend.

Umgekehrt ist *D. cavus* im gemischten Ansatz sehr viel häufiger an der Oberfläche aktiv als im Material. Dies äußert sich jedoch nur bezüglich der Häufigkeiten der Schlupfereignisse, nicht in der durchschnittlichen Schlupfrate pro Wirtspuparium. Nur die Anzahl der Fälle liegt an der Oberfläche deutlich höher als in den Tiefenschichten. Werden die Puparien innerhalb des Materials aufgespürt, so weicht die mittlere Anzahl der daraus schlüpfenden Nachkommen nicht von derjenigen aus den Oberflächenpuparien ab, wie dies bei *N. vitripennis* der Fall ist. Aus dem Mischansatz läßt sich also die Aussage gewinnen, daß der extrinsische und intrinsische Konkurrenzdruck an der Oberfläche höher ist und sich dort stärker auf die mittleren Schlupfraten von *N. vitripennis* auswirkt als in der Tiefe des Materials. In der Tiefe des Substrates nutzt *N. vitripennis* dagegen ein vor der Konkurrenz relativ abgeschirmtes, sicheres räumliches Refugium. Der larvalen Überlegenheit von *D. cavus* bei einer für sie zeitlich günstigen Konstellation von Multiparasitismus steht also eine viel höhere extrinsische Effizienz von *N. vitripennis* hinsichtlich der Wirtssuche

gegenüber. Einen ähnlichen Fall legen z.B. de Moraes et al. (1999) für ein anderes Konkurrenzpaar dar. Eine bei der Wirtssuche prinzipiell mehr in die Tiefe verlagerte Dispersion, die nicht nur olfaktorisch bedingt ist, ist bei *N. vitripennis* im Gegensatz zu *D. cavus* festzustellen. Wäre das im Artvergleich häufigere Eindringen von *N. vitripennis* in die Tiefe lediglich durch die initiale olfaktorische Stimulation mittels des Substrates zu begründen, so hätte sich bei den Spänen ein anderes Gesamtbild ergeben müssen: Da hier das spezifische Duftgemisch des Vogelnestes völlig fehlt, hätten sich die *N. vitripennis*-Weibchen bei der Wirtssuche eher wie diejenigen von *D. cavus* auf die Oberfläche konzentrieren müssen. Da dies nicht der Fall war und die Tiefenschichten in den Spänen ebenso frequentiert wurden wie in den Vogelnesten (vgl. Abb. 37 und 48), sind zwei Erklärungen möglich:

1. Das Eindringen in die Tiefe des Substrates ist fester Bestandteil des Verhaltensrepertoires der *N. vitripennis*-Weibchen bei der Wirtssuche. Es kann möglicherweise durch eine initiale olfaktorische Stimulation verstärkt werden, ist aber auch unabhängig davon existent (vgl. Substrat Späne). Bei *D. cavus*-Weibchen ist dieses Verhalten offenbar in weitaus geringerem Maße verankert.
2. Auch der Eigengeruch der Puparien spielt eventuell hierbei eine Rolle, so daß er von den *N. vitripennis*-Weibchen schon an der Oberfläche wahrgenommen wird und sie chemotaktisch direkt vertikal zu den Wirten leitet. Da dies bei den *D. cavus*-Weibchen viel seltener der Fall ist, kann hier auch eine schwächer ausgeprägte olfaktorische Sinnesleistung bei der Wirtssuche angenommen werden als bei den *N. vitripennis*-Weibchen. Deren möglicherweise feinerer Geruchssinn spürt die Wirtspuparien, bei ansonsten geruchsneutralem Substrat, vielleicht auch in noch größeren Tiefen auf. Auf diesen Aspekt wird unter 4.4. eingegangen.

Das tiefere Eindringen in das Wirtssubstrat von den *N. vitripennis*-Weibchen ist also vermutlich ein eigenständig verankerter Verhaltensaspekt der Wirtssuche, kann andererseits aber durch olfaktorische Reize, die von Komponenten des Nistmaterials oder den im Substrat verborgenen Wirten selbst ausgehen, ausgelöst oder dirigiert werden. Erst im Vergleich mit den Kontrollansätzen, in denen jeweils nur eine Art allein eingesetzt wurde, konnte geklärt werden, ob die im Versuch aufgezeigten Artunterschiede nur intrinsischer oder auch extrinsischer Natur sind.

Im ersten Falle wäre die Reduktion der Schlupfraten und -häufigkeiten von *N. vitripennis* an der Oberfläche lediglich durch den erhöhten Grad an Multiparasitismus zu begründen. Die verminderten Schlupfraten wären somit Folge erhöhter Mortalität bzw. Aufteilung der Wirtsressource mit den *D. cavus*-Jungstadien. Die mittleren Schlupfraten in den Tiefenschichten hätten, da die Folgen des Multiparasitismus dort gering sind, jedoch keine Abweichung zum Kontrollansatz zeigen dürfen, es sei denn, es werden extrinsische Konkurrenz-Ausweichstrategien zur Erklärung herangezogen.

Der Kontrollansatz von *N. vitripennis* zeigt für alle drei Tiefenschichten nahezu identische mittlere Schlupfraten. Sowohl an der Oberfläche als auch in der Tiefe war der Grad an (Super-)Parasitierungen also mehr oder weniger gleich stark (vgl. Abb. 31, Abb. 47). Im Vergleich dazu sind im Mischansatz die relevanten Parameter jedoch nicht nur an der Oberfläche signifikant reduziert, sondern im Falle des besonders kompakten

Feldsperlingsnestes in den Tiefenlagen auch signifikant erhöht. Diese Erhöhung wird besonders durch eine gesteigerte Anzahl der produzierten männlichen Nachkommen pro Puppe erreicht (vgl. Abb. 41). Dies weist auf einen stärkeren Grad von Superparasitismus in der Nesttiefe hin. Hieraus kann geschlossen werden, daß sich der hohe Konkurrenzdruck an der Oberfläche auch extrinsisch, also zwischen den eingesetzten Weibchen, manifestiert und ethologisch ausgewirkt hat. Durch die unter Konkurrenzdruck erhöhten *N. vitripennis*-Schlupfraten im Nistmaterial zeigt sich, daß die Weibchen die im Material verborgenen Wirte stärker frequentierten und mit durchschnittlich mehr Eiern belegten als im Kontrollansatz. Signifikant ist dieser Befund jedoch nur im Feldsperlingsnest. In diesem Nesttyp ist im Konkurrenzansatz also eine aktive Ausweichstrategie von *N. vitripennis* aufzeigbar: Durch den hohen extrinsischen Konkurrenzdruck an der Oberfläche werden die Wirte im Nistmaterial intensiver als Ressource genutzt. Die Eiablagekapazität der eingesetzten fünf Weibchen verlagerte sich verstärkt in das Nistmaterial hinein bzw. von der Oberfläche weg, während sie sich im Kontrollansatz gleichmäßig auf die drei Schichten verteilte. Insofern kann vermutet werden, daß das Risiko des Multiparasitismus an der Oberfläche die Intensität des Superparasitismus von *N. vitripennis* im Nistmaterial verstärkt. Dadurch wird die Gesamt-Mortalität der *N. vitripennis*-Jungstadien geringer und somit ist jedem Weibchen ein höherer Reproduktionserfolg garantiert. Superparasitismus führt bei *N. vitripennis* zur Erhöhung der Individuenzahl pro Puppe bei gleichzeitiger Verminderung der Körpergröße (Wylie 1965a; Azab et al. 1976). Es treten aber keine intraspezifischen Streßfaktoren wie Kannibalismus auf (Whiting 1967; Wylie 1971).

Bei dieser aktiven, extrinsischen Ausweichstrategie muß ferner berücksichtigt werden, daß die *N. vitripennis*-Weibchen zu einer sehr sensiblen intra- und interspezifischen Wirtsbeurteilung befähigt sind (Wylie 1965b; King & Rafai 1970; Wylie 1970; Wylie 1973; King 1993; Rivers 1996). Arteigene Stadien werden bei der Anstichprüfung nach ca. 2,5-3 Tagen seit der ersten Belegung erkannt, so daß der Wirt entweder abgelehnt oder mit einer geringeren Anzahl von Eiern belegt wird (King & Rafai 1970; Schlein 1998). *N. vitripennis*-Weibchen sind jedoch auch zum sensiblen Erkennen artfremder Stadien in den Wirtspuparien befähigt und verweigern dann die Eiablage nach erfolgtem „Probeanstich“ und Prüfung mit dem Ovipositor (Wylie 1970; Rivers 1996). Dieser Aspekt spielt vermutlich auch in der vorliegenden Arbeit eine Rolle. Da in der Nestmulde häufiger Puppen von *D. cavus* parasitiert wurden, vermieden die *N. vitripennis*-Weibchen eventuell im Konkurrenzansatz, bedingt durch ihre relativ hohe Wirtsbeurteilungskapazität, aktiv die Multiparasitierung an der Oberfläche. Stattdessen belegten sie die in der Tiefe verborgenen Puppen mit durchschnittlich mehr Eiern als im Kontrollansatz, so daß dort der Grad an Superparasitismus zunahm. Propp & Morgan (1983) zeigen z.B. für das Konkurrenzpaar *Spalangia endius* und *Muscidifurax raptor*, daß erstere aktiv Multiparasitismus vermeidet, letztere jedoch nicht. Sie vermuten für die Wirtsbeurteilung (der wie *N. vitripennis* im hiesigen Fall intrinsisch unterlegenen *S. endius*) chemische Markierungen innerhalb des Pupariums, die beim Anstich registriert werden und somit zur Verweigerung der Eiablage führen.

Bei *D. cavus* zeigt der Kontrollansatz, daß hier keine derartigen aktiven Mechanismen auf der extrinsischen Konkurrenzebene wirksam sind. Sowohl im Konkurrenz- als auch im Kontrollansatz wurden weitaus am häufigsten die an der Oberfläche gelegenen Wirtspuparien

gefunden. Auch bei alleiniger Nutzung des simulierten Habitates im Kontrollansatz vermochte *D. cavus* also nicht, das Gesamtangebot der Wirtspuppen effektiver zu nutzen als im Konkurrenzansatz, in welchem *N. vitripennis* fast 90 % der Wirte für sich beanspruchte. Daraus kann geschlossen werden, daß die eher oberflächennah gelagerte Wirtssuche ein Artcharakteristikum darstellt, das durch die Präsenz der Konkurrenzart nicht beeinflußt wird. Eine erfolgreiche Wirtssuche in der Tiefe des Materials ist im Rahmen dieses Laborversuches auch dann nicht gegeben, wenn der sehr effektive Konkurrent *N. vitripennis* ausfällt.

Einen ähnlichen Fall untersuchten auch Gauthier et al. (1999) mit dem Konkurrenzpaar *Dinarmus basalis* (Rondani) (Pteromalidae) und *Eupelmus vuilleti* (Carew) (Eupelmidae), welche die Larven eines Samenkäfers (*Callosobruchus* sp.) parasitieren. Danach vermeidet die intrinsisch unterlegene *D. basalis* aktiv die Multiparasitierung der bereits vom Konkurrenten belegten Wirte und sucht stattdessen Bereiche mit noch gesunden Wirtsaggregationen auf. Bei der intrinsisch dominanten *E. vuilleti* dagegen, die im Falle von Multiparasitismus eine geringere Mortalität erleidet, war keine derartige Wirtsdiskriminierung nachzuweisen, auch zeigte sich ihre Dispersion nicht von der Anwesenheit der Konkurrenzart beeinflußt. Die Position der letzteren Art wäre in vorliegender Arbeit *D. cavus* zuzuschreiben, diejenige der intrinsisch unterlegenen *D. basalis* dagegen *N. vitripennis*.

Der Einfluß der Substrate wirkte sich im Laborversuch nicht derart stark aus wie derjenige der Tiefenstufen. Zwischen den beiden Nesttypen gab es keine eindeutigen Unterschiede. *N. vitripennis* erreichte im Feldsperlingsnest insgesamt leicht günstigere Werte als im Meisennest. Dies mag damit zu begründen sein, daß das Feldsperlingsnest eine höhere Dichte und Materialballung sowie „Sprödigkeit“ aufweist als das Meisennest. Während ersteres durch ein reich verstricktes Gewirr von Halmen, Stroh und Federn weniger durchlässig und sehr kompakt erscheint, so stellt sich das Meisennest, das hauptsächlich aus porösem, lockerem, getrocknetem Moos besteht, als durchlässiger und weicher dar.

Dies wurde auch bei der Versuchsdurchführung deutlich, als sich das senkrechte Einschieben der Wirtspuparien in die Tiefe der Sperlingsnester sehr viel schwieriger gestaltete als in die nachgiebigeren Meisennester. Beim späteren Herausziehen blieben die Puparien auch häufiger im Nistmaterial des Feldsperlings stecken als in demjenigen der Meisen. Diese Erfahrung stützt die folgende These: Die Puparien im Material des Sperlingsnestes waren für *D. cavus* noch schwieriger aufzuspüren als die im Meisennest, da sie im ersteren kompakter umhüllt und dichter verborgen lagen. Insofern entstand ein leichter Vorteil für die effizienter suchende *N. vitripennis* in diesem Nesttyp, was sich auch in einigen Häufigkeiten und Mittelwerten bzw. in manchen Signifikanzen manifestiert.

Burt et al. (1991) untersuchten die Auswirkung von drei verschiedenen Vogelnesttypen auf die Abundanzen von parasitischen und räuberischen Milbenarten. Sie geben an, daß die Neststruktur, insbesondere das Baumaterial sowie dessen Dichte, für verschiedene Milbenarten Vor- oder Nachteile hinsichtlich ihrer Dispersion verursacht. Für die sehr aktive Raubmilbe *Cheletomorpha* sp. wird z.B. eine zunehmende Behinderung bei der Beutesuche vermutet, je dichter und feiner das Nest gewoben ist. Bei gröberer, lockerer Neststruktur sei die Fortbewegung der Milbe im Nistmaterial erleichtert. Insgesamt wurde für die Nester dreier Vogelgattungen ein umso höherer Milbenbefall diagnostiziert, je loser, gröber und poröser die Nester gebaut waren. Wenn die Dichte des Nistmaterials schon Einfluß auf kleine

Arthropoden wie Milben hat, so ist dieser für relativ „große“ Erzwespen umso plausibler, d.h. die Fähigkeit von *N. vitripennis*, auch in sehr dicht strukturierte Nester tief einzudringen, erscheint im Vergleich zu *D. cavus* umso gravierender. Im Freiland könnte sich dies in den Nestern unterschiedlicher Vogelgattungen bzw. -arten verschieden stark auswirken.

Deutlicher ist jedoch der Unterschied zwischen Nistmaterial und Spänen. In den Spänen lassen sich in Relation zu den Nestern signifikant Vorteile für *D. cavus* und daraufhin im Konkurrenzansatz Nachteile für *N. vitripennis* aufzeigen. Konsistenz und Lage der Späne mit ihrer gleichmäßig ebenen Oberfläche und ihrer Flockengröße müßten daher sowohl die Wirtsfindung an der Oberfläche als auch das Eindringen in die Tiefe bei *D. cavus* begünstigt haben. Bei *N. vitripennis*, als Folge der relativen Bevorteilung von *D. cavus* im Fremdsubstrat, entstanden beim Mischansatz in Spänen höhere Verluste als in den Nestern. Verhältnisse, wie sie mit den Heimtierspänen erzeugt wurden, lassen sich auch in anderen Habitaten oder Biochorien denken, z.B. in Misthaufen, olfaktorisch attraktiv geprägten Heu- oder Strohballen, Dungfladen et cetera. Die im Vergleich zu *D. cavus* engere ökologische Bindung von *N. vitripennis* an das Nistmaterial sowie ihre hervorragende Adaptation an dessen Struktur während der Wirtssuche werden mit diesen Ergebnissen bestätigt.

Die Maden vieler nekrophager Fliegen, z.B. diejenigen der Gattung *Lucilia* (Calliphoridae), verlassen im letzten Stadium den Kadaver und ziehen sich zur Verpuppung in tiefere Bodenschichten zurück, indem sie sich in die Erde bzw. den Sand der unmittelbaren Umgebung des Aases einbohren (Ullyett 1949). Dieses Verhalten könnte auch als coevolutiv entwickelte Ausweichstrategie vor dem Angriff pupaler Parasitoide entstanden sein. Auch die Puparien coprophager Fliegen sind häufig tief im Substrat vergraben (Meyer et al. 1990). Da *N. vitripennis* und auch *D. cavus*, unter vielen anderen Parasitoiden, in derartigen Habitaten außerhalb der Vogelnester auftreten, könnte die Fähigkeit zum Eindringen in Sand, Erde, Mist, Dung o.ä. Biochorien ebenfalls konkurrenzentscheidend sein. Für die Lage von Puparien aus der Familie Muscidae ist z.B. in Dung eine Tiefe von 4-5 cm natürlich (Skovgard & Jespersen 2000).

Legner (1977) verwendete als Laborsubstrat Haferflocken, die vielleicht mit den hier eingesetzten Heimtierspänen vergleichbar sind; die Flockendichte letzterer dürfte jedoch viel geringer sein. Er benutzte Puparien der Stubenfliege *Musca domestica* und plazierte diese in 3 Schichten, ähnlich wie in vorliegendem Versuch: An der Oberfläche, in 2 cm sowie in 4 cm Tiefe. Getestet wurden drei Spezies aus der Gattung *Muscidifurax*, 4 *Spalangia*-Arten sowie eine *Sphegigaster*-Art. Allerdings wurden diese separat in die Testbecken gelassen, so daß die Resultate nicht durch interspezifische Konkurrenz beeinflußt wurden; daher sind sie nur mit den Kontrollansätzen im vorliegenden Versuch vergleichbar.

Legner entdeckte auffällige Unterschiede zwischen den Gattungsvertretern und schließt daraus, daß diese im Freiland erheblich zur Konkurrenzminderung beitragen. Es ergab sich ein zum eigenen Versuch sehr ähnliches Resultat. Die *Muscidifurax*-Arten parasitierten überwiegend oberflächennah bis in 2 cm Tiefe, jedoch nur sehr selten in 4 cm Tiefe. Die *Spalangia*-Spezies dagegen nutzten alle drei Schichten gleichmäßig aus; sie parasitierten also auch häufig in 4 cm Tiefe Wirte. *Sphegigaster* sp. war ebenfalls weitgehend an der Oberfläche und in 2 cm Tiefe aktiv. Legner interpretiert dies als evolutiv entwickelte, extrinsische Konkurrenz-Ausweichstrategie von *Spalangia* spp., die im intrinsischen Wettkampf (bei Multiparasitismus) *Muscidifurax* spp. unterlegen sind. Übertragen auf

vorliegende Arbeit käme die Rolle der *Muscidifurax*-Arten der oberflächenaktiven *D. cavus* zu, die der alle Straten durchsuchenden *Spalangia*-Arten aber *N. vitripennis*.

Fabritius & Klunker (1991) sowie Smith & Rutz (1991b) bestätigen Legners Aussagen: *Spalangia*-Spezies bevorzugten im Substrat tiefer gelegene Puparien in bis zu 10 cm Tiefe, *M. raptor* dagegen befaße vorrangig diejenigen an der Oberfläche.

Petersen & Meyer (1983) zeigten auf, daß die Beschaffenheit des Substrates, in dem sich der jeweilige Wirt entwickelt, dessen Ausbeutung durch Parasitoide sowohl qualitativ als auch quantitativ beeinflusst. Puparien von *Musca domestica* wurden eher in Oberflächennähe oder in Substraten, die für die Parasitoide relativ leicht zugänglich waren, registriert. Puparien von *Stomoxys calcitrans* dagegen fanden sich vor allem in tieferen Lagen und eher kompakten Substrattypen. Die Dominanzstruktur innerhalb der Parasitoidengilde unterschied sich je nach dem Substrat, in welchem sich die Wirte verpuppten.

Rueda und Axtell (1985b) untersuchten das Auftreten diverser Arten der Pteromalidae, welche die Puppen der Stubenfliege *Musca domestica* in Geflügelmist parasitieren. Sie legten Wirte an der Oberfläche sowie in den Tiefenstufen von 3, 5, 10 und 15 cm aus. In der Studie wurden also noch größere Tiefen als in vorliegender Arbeit untersucht. Für das Habitat des Vogelnestes, für dessen Höhe in vorliegender Freilanduntersuchung Mediane von 4,5 cm bzw. 5 cm ermittelt wurden, sind Tiefen von 10-15 cm jedoch nicht mehr sinnvoll zu erzeugen und irrelevant. Im Geflügelmist konnten von Rueda & Axtell in 15 cm Tiefe keine Parasitierungen registriert werden. An der Oberfläche und in 3 cm Tiefe waren die meisten Parasitierungen festzustellen. Hier dominierten *Muscidifurax raptor* und *Pachycrepoides vindemiae* (Rondani), während drei *Spalangia*-Arten im Bereich von 3-10 cm Tiefe Wirte belegten.

King (1997) setzte lediglich zwei Spezies, *Muscidifurax raptor* und *Spalangia cameroni* Perkins, ein und kam mit diesen zu ähnlichen Ergebnissen wie Legner (1977) insofern, als *S. cameroni* auch vergrabene Puppen von *M. domestica* parasitierte, *M. raptor* dagegen viel seltener. Jedoch wurden hier beide Spezies auch gleichzeitig eingesetzt, wobei sich ein negativer Effekt von der auch hyperparasitischen bzw. räuberischen *M. raptor* auf *S. cameroni* ergab; dies entspricht dem Einfluß von *D. cavus* auf *N. vitripennis*. Wie auch im vorliegenden Nestversuch erschwerte das Verbergen der Wirte in der Tiefe des Substrates die Parasitierungseffizienz von *M. raptor*, unabhängig von der manipulierten Situation (intra- oder interspezifisch).

Einen vergleichbaren Fall schildert auch Press (1988 und 1992): Die beiden Parasitoide *Anisopteromalus calandrae* (Howard) und *Choetospila elegans* Westwood (Pteromalidae) sind hinsichtlich der Parasitierung von in Getreide oberflächennah auftretenden Wirten (Curculionidae) gleichermaßen effektiv; nur letztere Art parasitiert jedoch auch die Wirte in der Tiefe des Getreidesubstrates. Die Rolle der oberflächenfixierten *A. calandrae* nähme bei einer Übertragung auf vorliegende Arbeit die polyphage *D. cavus* ein.

Anhand der eigenen Ergebnisse kann vermutet werden, daß *N. vitripennis* auch bei weiteren Substraten bis zu einer gewissen Dichte hin tiefer in das Material einzudringen vermag als *D. cavus* (oder dies zumindest wesentlich häufiger als letztere tut). Ab einer gewissen Substratdichte, z.B. bei Erde oder feinkörnigem Sand, dürften aber auch ihr Grenzen gesetzt sein. Ulyett (1949) diagnostizierte, daß *N. vitripennis* diejenigen Wirtspuparien der Goldfliege *Lucilia sericata* (Meigen), welche von einer selbst relativ flachen Sandschicht

bedeckt sind, generell nicht aufzufinden vermag. Dies verschaffe den im Boden verborgenen Puppen dieser Wirtsart, die für *N. vitripennis* im Gegensatz zu den Fliegenspezies mit eher oberflächennah gelegenen Puparien besonders attraktiv sei, einen fast vollständigen Schutz. Wylie (1958) trifft ebenfalls die Aussage, daß diese Unfähigkeit der *N. vitripennis*-Weibchen, im Erdboden zu graben, ihre Effizienz bei der Parasitierung der in tiefen Schichten in hoher Dichte vorhandenen Wirte stark limitiert.

Neves & de Faria (1988) sammelten im Freiland Brasiliens Puparien von *Stomoxys calcitrans* in Rinder- und Pferdedung ein und registrierten dabei neben *M. raptor* und *S. endius* auch *N. vitripennis*. *S. endius* wurde bis zu einer Tiefe von 10-11 cm registriert, *M. raptor* dagegen nur bis zu einer Stufe von 3-4 cm Tiefe. *N. vitripennis* wurde noch in 4-5 cm Tiefe festgestellt, dominierte aber im Bereich von 1-2 cm Tiefe. In diesem Substrat scheint das Eindringen also schon in Relation zum Erdboden bzw. Sand erleichtert zu sein.

Skovgard & Jespersen (2000) gewannen *N. vitripennis* aus Proben auf Viehfarmen, die unter einer 4-5 cm tiefen Schicht organischen Materials verborgen waren. Für die vorliegende Arbeit muß aber wiederum die noch wesentlich höhere Dichte von Viehdung im Vergleich zu den im eigenen Versuch verwendeten, relativ porösen Materialien bedacht werden.

Geden (2002) führte ebenfalls eine dem vorliegenden Experiment sehr ähnliche Untersuchung durch, indem er die vertikale Dispersion von fünf Parasitoidenarten in drei unterschiedlichen Substraten untersuchte. Bei den eingesetzten Arten handelte es sich allerdings um exotische Spezies: Ziel der Arbeit war eine Eignungsprüfung der Parasitoide im agrarwirtschaftlichen Bereich (Viehstallungen). Getestet wurden *Muscidifurax raptor*, *Spalangia cameroni*, *S. endius*, *S. gemina* Boucek (Pteromalidae) und *Dirhinus himalayanus* (Masi) (Chalcididae). Als Substrate wurden Gefügedung, Nährmedium für die Fliegenzucht und sandige Erde verwendet. Die getesteten Tiefenstufen waren 0, 1, 2, 4 und 6 cm, so daß ein dem vorliegenden Experiment entsprechender Bereich untersucht wurde; als Wirte dienten Puppen der Stubenfliege *Musca domestica*. Allgemein bestätigte sich wieder die effiziente Wirtssuche von einigen *Spalangia*-Arten auch in tieferen Substratschichten, wohingegen die anderen Spezies zumeist an der Oberfläche und in 1-2 cm Tiefe aktiv waren. Ein auffälliger Unterschied zwischen den Substraten konnte jedoch festgestellt werden:

Die Parasitierungsaktivität aller Arten beschränkte sich im Gefügedung (mit recht hoher Dichte) auf die Oberfläche und Tiefen von 1-2 cm. Die höchste vertikale Ausbreitung der Aktivität ließ sich im durchlässigen Nährmedium erzielen, so daß hier auch die Möglichkeiten zur interspezifischen Konkurrenzvermeidung und Nischendifferenzierung am größten waren. Im Sandboden jedoch konnten in keiner Tiefenstufe Parasitierungen erzielt werden, diese beschränkten sich rein auf die Oberfläche.

Gedens Resultate belegen, daß die Struktur bzw. Dichte des Substrates, in dem sich die Wirte verbergen, eine wesentliche Bedeutung für die Dispersion und Effizienz der Parasitoidenarten einer Gilde haben. Außerdem wird deutlich, daß die Fähigkeiten zur (vertikalen) Erschließung des wirtsrelevanten Substrates über die Ausprägung von interspezifischer Konkurrenz entscheiden können. Für eine Art, die tiefer in das Substrat einzudringen vermag als ihre Konkurrenten, entstehen Vorteile, da sich ihr ein „konkurrenzfreier“ Raum (d.h. ein Refugium für die Eiablage) erschließt. Im eigenen Versuch waren die Substrate hinsichtlich ihrer Dichte wohl nicht gravierend unterschiedlich, so daß zwischen ihnen „radikale“ Abweichungen bezüglich der Parasitierungsleistungen nicht auftreten konnten. Im Hinblick auf ihre Dichte

sind die Vogelnester bzw. Späne nicht direkt mit den von Geden untersuchten Materialien zu vergleichen. Dort ergibt sich mit zunehmender „Schwierigkeit“ der vertikalen Wirtssuche die Reihenfolge Nährmedium → Geflügeldorf → Sandboden. Für den vorliegenden Versuch könnte die Reihe Späne → Meisennest → Feldsperlingsnest erstellt werden, jedoch mit undeutlicheren Abgrenzungen und eher auf *D. cavus* denn auf *N. vitripennis* bezogen.

Insgesamt ist für den eigenen Versuch die Bilanz zu ziehen, daß die Arbeitshypothese im Prinzip bestätigt und Artunterschiede bezüglich der vertikalen Dispersion aufgezeigt werden konnten. Die Verdeutlichung dieses Aspektes wurde jedoch durch die allgemeine Dominanz und bedeutend höhere Parasitierungseffizienz von *N. vitripennis* bei simultaner Konkurrenz mit *D. cavus* immens erschwert. Die Gesamtstichprobe der parasitierten Wirte fiel so extrem zugunsten von *N. vitripennis* aus, daß die hinsichtlich der räumlichen Entfaltung der Wirtssuche vorliegenden Artunterschiede angesichts dieses quantitativen Ungleichgewichtes nahezu unbedeutend erscheinen. Auch wenn die Dominanz von *N. vitripennis* über *D. cavus* bei gleichzeitiger Konkurrenz um Fliegenpuppen schon bekannt war (Schlein 1998), so war doch mit derart niedrigen, im Mischansatz fast „untergehenden“ Parasitierungsraten von *D. cavus* nicht zu rechnen. Überraschend sind vor allem ihre geringen Raten im Kontrollansatz, in dem sie das Wirtsangebot alleine nutzen konnte und nicht von *N. vitripennis* limitiert wurde. Somit kamen trotz der sehr hohen Anzahl von Versuchsansätzen nur relativ kleine Stichproben für *D. cavus* zustande, deren Auswertung zum Teil problematisch war. Daher ist um so erstaunlicher, daß trotz dieses allgemeinen Ungleichgewichtes zwischen den Arten ein negativer Einfluß von *D. cavus* auf den Reproduktionserfolg von *N. vitripennis* an der Oberfläche nachgewiesen werden konnte. *D. cavus* selbst vermochte davon jedoch hinsichtlich ihrer eigenen Parasitierungsraten wenig zu profitieren.

Nach dieser Reflexion der wichtigsten Resultate aus dem Laborversuch stellt sich die Frage, inwiefern dadurch natürliche Verhältnisse wiedergegeben sind. Hierzu ist der Vergleich mit der unter 4.2. diskutierten Freilanduntersuchung zu ziehen. In dieser konnten aus praktischen Gründen nur zwei Probenlagen pro Nest berücksichtigt werden. Auch war der Einsatz von nur einzelnen Wirtspuparien, wie im Laborversuch geschehen, technisch schwer möglich, so daß nur jeweils zwei leicht austauschbare Wirtsaggregationen von jeweils fünf Puparien eingebracht werden konnten. Im Freiland wurde daher eine gröbere Erfassung insofern betrieben, als einerseits lediglich Daten für zwei Probenlagen eruiert wurden, andererseits die Wirte an der Oberfläche bzw. im Nistmaterial jeweils kumular vorlagen.

Fand ein Weibchen zu einer Probe, so standen ihm sogleich alle fünf Puppen für die Parasitierung zur Verfügung. Anders verhielt es sich im Laborversuch: Hier waren einzelne Puparien innerhalb der drei Schichten in größeren Abständen verteilt. Das Lokalisieren eines Wirtsindividuums durch ein Weibchen hatte nicht gleich die Parasitierung aller vier weiteren Puppen in der jeweiligen Schicht zur Folge, wie das im Freiland wohl meistens der Fall war. Insofern besteht zumindest hier eine genauere und vielleicht „natürlichere“ Datenerhebung als im Freiland, da die Fliegenpuparien in den Nestern vielleicht seltener derart gehäuft zusammenliegen, sondern eher inäqual im Nistmaterial verteilt sind. Gold & Dahlsten (1989) geben allerdings an, daß Puparien von *Protocalliphora* spp. innerhalb des Nistmaterials in Aggregationen („clusters“) auftreten. Jones & Turner (1987) zeigen dagegen auf, daß die Dispersion von *Calliphora*-Puparien im Habitat die Parasitierungseffizienz von *N. vitripennis*

beeinflusst. Die Effizienz der Wirtssuche wird erhöht, wenn die Wirte weniger in Aggregationen, sondern eher regelmäßig und einzeln verteilt vorliegen, was sich vorteilhafter auf die Schlupfraten pro Puparium auswirkt.

Im vorliegenden Laborversuch kamen sehr große, voluminöse und hohe Nester in den Glasbecken zum Einsatz, in denen eine Verteilung auf drei Schichten gut zu erzeugen war. Im Freiland liegen hier jedoch, auch innerhalb der Nesttypen, erhebliche Variationen vor; besonders bei Meisennestern lassen sich sehr flache und schütterere Nester finden, andererseits auch sehr hohe und dichte (Glutz & Bauer 1993a). Dies hängt einerseits vom verwendeten Baumaterial ab (z.B. Wolle, Tierhaare, Federn etc.), andererseits auch davon, ob in jeder Saison über dem Nest des Vorjahres „aufgebaut“ wird. Dieses Brutverhalten erhöht naturgemäß die Nestgröße und -dichte beträchtlich. Der Faktor unterschiedlichen Nestvolumens sollte bei der Freilandauswertung durch die Trennung in zwei künstliche Nestklassen aufgezeigt werden, was nur zum Teil gelang. Auf jeden Fall läßt sich sagen, daß sich die Artunterschiede, besonders das weitgehend oberflächennahe Suchen der *D. cavus*-Weibchen, um so stärker auswirken, je voluminöser, dichter strukturiert, komprimierter und höher das Nestmaterial ist. Bei sehr flachen und leichten Nestern dürfte der aufgedeckte Artunterschied keine wesentliche Rolle spielen. In sehr hohen, unter Umständen jahrelang aufgeschichteten und dichten Nestern sind die Laborergebnisse dagegen gewiß auch populationsökologisch relevant. Die Brut auf bereits bestehenden Nestern vermindert zwar die Kosten des Nestbaus für ein Vogelpaar, ist allerdings mit dem Risiko eines viel höheren Gehaltes an Parasiten verbunden (Hansell 2000). Ob aber auch *Protocalliphora*-Arten in diesem Falle vermehrt angezogen werden, weil womöglich bessere Voraussetzungen für den Rückzug in die Tiefe des Nestes gegeben sind, kann hier nicht beurteilt werden. Befunde von Bennett & Whitworth (1991) sprechen jedoch dafür.

Durch die hohe Streuung der Nestgröße und -dichte im Freiland sind die Laborergebnisse also einerseits zu relativieren. Andererseits ist, wie generell bei Laborversuchen, der begrenzte, abgedichtete Raum zu bedenken, der keine Ab- oder Zuwanderung von Parasitoidenweibchen zuließ. Allerdings kommt das Volumen der eingesetzten Glasbecken denen von Nistkästen relativ nahe. Ein anderer wichtiger Faktor im Freiland ist jedoch der Einfluß der Zeit, der im Laufe von mehreren Monaten vermutlich eine gesteigerte Individuendichte von *D. cavus* bewirkte. Die Freilanduntersuchung zeigt, daß die zunächst ausgeprägt an der Oberfläche aktive *D. cavus* in der späteren Saisonhälfte vermehrt in das Nistmaterial „nachrückt“ und sich der Probenlagenunterschied zusehends aufhebt. Dies mag an einem stärkeren intraspezifischen Populationsdruck im Spätsommer liegen und manifestierte sich in der ersten, längeren Saison noch deutlicher als in der zweiten.

Dieser langfristige und auch auf dem Populationsniveau wirkende Zeitfaktor war im auf eine Woche begrenzten Laborversuch ausgeschlossen. Selbst wenn die eingesetzten *D. cavus*-Weibchen bei einer längeren Versuchszeit schließlich vermehrt in die Tiefe vordringen würden, so wären die darin verborgenen Fliegenpuppen für eine wesentliche Erhöhung der Parasitierungsrate in ihrer Entwicklung schon zu weit fortgeschritten. Die Puppenruhe bis zum Schlüpfen dauert bei *C. vomitoria* unter der Temperatur von 24,5 °C ca. 10 Tage (Schlein 1998), so daß eine Verlängerung der einwöchigen Versuchsdauer keine wesentliche Veränderung der Parasitierungsraten bewirkt hätte. Nicht sicher zu beantworten ist allerdings die Frage, ob das tiefere Eindringen der *N. vitripennis*-Weibchen ins Nistmaterial

(co-)evolutiv auch eine Folge des höheren Konkurrenzdruckes mit *D. cavus* an der Nestoberfläche ist oder ganz unabhängig davon nur durch das im Nistmaterial höhere Wirtsangebot selektiv gefördert wurde. Sowohl die Freilanduntersuchung als auch der Kontrollansatz im Laborversuch demonstrieren, daß die *N. vitripennis*-Weibchen das gesamte Nest effektiv nach Wirtspuparien absuchen. Zwischen der Oberfläche und den tieferen Schichten im Nistmaterial gibt es keine Präferenzen bzw. Unterschiede in den Parasitierungsraten. Entsprechende Abweichungen kommen lediglich durch den Einsatz der *D. cavus*-Weibchen im Laborversuch, wohl auch durch aktive Ausweichmechanismen verursacht, zustande. Sie sind jedoch im Freiland bei weniger manipulierten Verhältnissen nicht nachweisbar. Dort ist lediglich der generelle Aktivitätsunterschied von *D. cavus* in bezug auf die Probenlage zu sichern. Für eine nachweisliche Unterdrückung der *N. vitripennis*-Parasitierungsrate an der Oberfläche durch die simultane Präsenz von *D. cavus* in den Freilandnestern sind die dortigen Verhältnisse und Störfaktoren zu komplex. Der Konkurrenzdruck an der Oberfläche ist unter natürlichen Verhältnissen jedoch sicher nicht so groß, daß er einen populationsregulativen Einfluß auf *N. vitripennis* hätte. Vielmehr kann aufgrund der Ergebnisse angenommen werden, daß die *N. vitripennis*-Weibchen in der entscheidenden phänologischen Überlappungsperiode mit *D. cavus* (von Ende Mai bis ca. Mitte Juli) öfters innerhalb des Nestmaterials parasitieren, weil dort generell die meisten Wirte auftreten. Insbesondere sind dies die Puppen von *Protocalliphora* spp., die sich meist tiefer im Nistmaterial verbergen (Gold & Dahlsten 1989; Bennett & Whitworth 1991). Wenn alternative Wirte, z.B. Puparien nekrophager Fliegen, an der Nestoberfläche auftreten sollten, werden diese zwar in gleicher Weise von den Weibchen gefunden und genutzt wie die im Nistmaterial, was die eigenen Ergebnisse belegen. Um diese peripher gelegenen Fliegenpuppen mag dann auch die Konkurrenz mit *D. cavus* ein höheres Ausmaß, mit den hier aufgezeigten intrinsischen und extrinsischen Folgen, annehmen.

Die Frage ist nur, wie groß der Anteil der in Oberflächennähe zu findenden Wirtspuparien in natürlichen Nestern überhaupt ist. Sollte sich der überwiegende Teil der nekrophagen und ornithoparasitischen Maden zur Verpuppung tief in das Nistmaterial zurückziehen, so käme es an der Oberfläche kaum zu einer realen Konkurrenz und Multiparasitismus mit *D. cavus*, und der größte Anteil parasitierter Puppen fände sich ohnehin tief im Nistmaterial. Wie die Ergebnisse zeigen, wären diese in der Periode synchronen Auftretens seltener von der eher oberflächenaktiven *D. cavus* zu finden und zu parasitieren. Wenn z.B. etwa 85 % der *Protocalliphora*-Puparien innerhalb des Nistmaterials, wahrscheinlich als Folge einer aktiven Schutzstrategie, von organischen Bestandteilen umkleidet sind, wie Gold & Dahlsten (1989) angeben, könnte für die polyphage Art das Auffinden dieser Wirte erschwert sein. Diese Vermutung wird auch durch andere Ergebnisse gestützt (vgl. 4.4.3.). Die Verteilung der *Protocalliphora*-Puparien in Vogelnestern ist wahrscheinlich nicht zufällig, vielmehr findet eine Konzentration auf Nestbereiche höherer Materialdichte statt, wie es Gold & Dahlsten (1989) in von animalischen Bausubstanzen (Wolle, Haare) dominierten Nestschichten feststellten. Auch Bennett & Whitworth (1991) geben an, daß *Protocalliphora*-Puparien oft tief im Substrat verborgen sind, was aber sehr von der jeweiligen Neststruktur abhängig sei.

Die Konkurrenzminderung wäre also unter natürlichen Verhältnissen alleine daher gegeben, daß ein Wirtsangebot in der Oberflächenschicht quantitativ nicht mit dem innerhalb des

Nistmaterials vergleichbar ist. Dieses würde dann von *N. vitripennis*, die oft das gesamte Nest gründlich durchsucht, effizient ausgenutzt werden, von *D. cavus* jedoch weitaus weniger, da sie zunächst weitgehend oberflächenaktiv ist. Auch wenn sie im späteren Jahresverlauf vermehrt ins Nistmaterial vorrückt, so dürfte dort bereits ein Großteil der nekrophagen und vor allem *Protocalliphora* spp. angehörenden Puparien von *N. vitripennis* (-Diapauselarven) belegt sein. Insofern wirkt sich der aufgezeigte Artunterschied im Freiland sicherlich, auch im Verlauf der ganzen Saison, auf die natürlichen Parasitierungsraten der beiden Spezies innerhalb der Wirtsgruppe nidicoler Fliegenpuppen aus. Sollten in Freilandnestern wesentlich weniger Fliegenpuparien an der Oberfläche als im Nistmaterial auftreten, so wirkte sich der Dispersionsunterschied positiv für *N. vitripennis* und nachteilig für *D. cavus* aus, würde aber einen Konkurrenzausschluß insgesamt sehr begünstigen.

Schließlich ist noch weitgehend ungeklärt, welche anderen, womöglich eher oberflächlich abundanten Wirtsgruppen die sehr polyphage *D. cavus* außerdem im Vogelnest nutzt, besonders während der Überlappingsperiode mit *N. vitripennis*. Es darf nie vergessen werden, daß sich die vorigen Aussagen lediglich auf den sich überschneidenden Anteil beider spezifischer Wirtsspektren, nämlich den der Puppen cyclorrhapher Diptera, beziehen. Dieser macht eventuell im Nest nur einen Teil der von *D. cavus* gesuchten Insektenarten aus. Erwägenswert sind hier vor allem die in Vogelnestern extrem häufigen Mottenarten (*Hofmannophila pseudospretella*, *Endrosis sarcitrella* etc.; Woodroffe 1953; Carter 1984; Häusler & Topp 1996). Ob und in welchem Bereich diese innerhalb des Nestes oder Nistkastens bevorzugt von *D. cavus* parasitiert werden, ist erst durch weitere Studien zu klären. Unmittelbar vor ihrer Verpuppung durchlaufen z.B. die Raupen von *H. pseudospretella* eine Wanderphase, um geeignete Standorte für die Kokonanfertigung aufzusuchen (Woodroffe 1951). Diese Tatsache wird durch eigene Beobachtung gestützt: Häufig waren Mottenpuppen am Material der Plastiktüten, in welchen die Nester aufbewahrt wurden, zu finden. Eine sehr große Anzahl von Raupen nagte sich auch durch diese Tüten hindurch, um externe Flächen für die Verpuppung aufzusuchen. Carter (1984) gibt dagegen für *E. sarcitrella* an, daß sich deren Raupen innerhalb des Nährsubstrates zur Verpuppung einspinnen. Auch wenn hierzu keine konkreten Arbeiten vorliegen, kann vermutet werden, daß sich ein mehr oder weniger großer Teil der Mottenpuppen nicht in der Tiefe des Nährsubstrates, also des Nistmaterials, findet. Eine eher peripher gelagerte Wirtssuche wäre dann für die *D. cavus*-Weibchen sinnvoll; vielleicht erstreckt sich diese sogar auf die Nistkastenwandung oder nahegelegene Bereiche außerhalb des Nistkastens (Spalten, Baumrinde o.ä.), je nachdem, wo die Mottenraupen ihre Kokons bevorzugt spinnen. Dies würde die Konkurrenz um Fliegenpuppen mit der hinsichtlich dieser Wirtsgruppe extrinsisch stark überlegenen *N. vitripennis* bedeutend reduzieren. Die Nutzung von alternativen Wirten stabilisiert die Koexistenz von Parasitoiden in gemeinsamen Habitaten (Pijls & van Alphen 1996; Geervliet et al. 2000).

Da die Gesamtparasitierungsrate im Versuch insgesamt eklatant zugunsten von *N. vitripennis* verschoben ist und die Anteile der Puparien mit Multiparasitismus bzw. ausschließlichen Schlüpfen von *D. cavus* dagegen sehr gering sind, ist *D. cavus* unter den gegebenen Bedingungen als konkurrenzschwach zu bezeichnen. Die äußerst hohe Ausbeutung des Wirtsangebotes von *N. vitripennis* kann zumindest in den zwei Nesttypen auf ihre viel engere Bindung an das Vogelnesthabitat hindeuten. Daß *N. vitripennis* nicht in allen dipterophagen

Gilden überlegen ist, zeigt eine Arbeit von Legner (1967). Bei einem Angebot von an der Oberfläche bloßliegenden *Musca domestica*-Puparien in Versuchsbecken erwiesen sich zwei Arten aus der Gattung *Spalangia* hinsichtlich der Parasitierungsraten und Wirtsfindungskapazität als viel erfolgreicher, so daß *N. vitripennis* gar als „weak searcher“ bezeichnet wird. Allerdings räumt Legner ein, daß sie auch relativ selten als natürlicher Parasitoid von Dungfliegen auftrete. Außerdem fand sein Experiment nicht in habitatrelevanten Substraten und daher unter sehr künstlichen Bedingungen statt.

Im allgemeinen wird angenommen, daß spezialisierte Parasitoidenarten in ihrem bevorzugten Habitat bzw. Substrat eine höhere reproduktive Fitness als in alternativen oder gar Fremd-Substraten genießen (Vet & Janse 1984; Poolman Simons et al. 1992). Auch wenn *N. vitripennis* nur in Relation zu *D. cavus* als „spezialisiert“ zu definieren ist, also kein Spezialist im strengen Sinne darstellt, so demonstriert der vorliegende Versuch doch vor allem ihre enorme Überlegenheit im Nesthabitat. Diese Überlegenheit manifestiert sich im „Alternativsubstrat Späne“ bereits abgeschwächt, da hier der limitierende Einfluß der Konkurrenzart ansteigt.

In der Freilanduntersuchung zeigt sich, im Gegensatz zum Laborversuch, daß *D. cavus* von den insgesamt ausgebrachten Proben eine *N. vitripennis* ebenbürtige oder gar höhere Anzahl erfolgreich nutzte, wenn auch mit signifikant weniger parasitierten Wirten pro Probe. Hierbei ist natürlich zu berücksichtigen, daß in den Freilandnistkästen beide Arten nicht immer zur selben Zeit und in gleich großer Anzahl in den Kästen vertreten sind wie im manipulierten Laborversuch, sich also die natürlichen Abundanzfaktoren zum Vorteil von *D. cavus* auswirken. Auch Aspekte der individuellen Aufenthaltsdauer im jeweiligen Nest, welche im Versuch ausgeschlossen waren, können im Gelände erheblich zur Minderung des Konkurrenzdruckes beitragen.

Rosset (1987) zeigt z.B. alternative Strategien zweier *Muscidifurax*-Arten hinsichtlich der Ausnutzung eines gegebenen Wirtsangebotes auf. Die effizientere Spezies, welche eine kürzere Zeit pro Wirtsbelegung benötigt, parasitiert so viele Wirte wie möglich pro Standort. Im Gegensatz dazu verläßt die Konkurrenzart, die einen höheren zeitlichen Aufwand pro Wirt betreibt, einen „patch“ relativ schnell nach Parasitierung von nur wenigen Wirten, um einen neuen Standort aufzusuchen. Ähnliche divergierende Strategien zwischen Arten mit überlappenden Wirtsspektren belegen auch Vos et al. (1998). Die prinzipielle „Ortstreue“ der einzelnen Weibchen an einem attraktiven „patch“ ist also ein zusätzlicher Faktor, der im Freiland sicher hineinspielt, im abgegrenzten Laborversuch allerdings ausfiel. Die Zusammensetzung des jeweiligen Substrates, Alter und Größe des „patches“, die Anzahl von konkurrierenden Individuen sowie die Dichte und Qualität der Wirte sind Faktoren, welche über die Anwesenheitsdauer einer Parasitoidenart entscheiden (van Lenteren 1991) und sich im abgeschlossenen Experiment nicht entsprechend auswirken konnten.

Außerdem läßt die Abundanz von *N. vitripennis* im Freiland in der zweiten Saisonhälfte auffällig nach, wohingegen diejenige von *D. cavus* noch bis zum Herbst ungeschmälert erhalten bleibt oder gar noch ansteigt, wie schon gezeigt wurde. Insofern spiegelt der Laborversuch eine mögliche Situation innerhalb des gesamten Nestangebotes und der Probenzeit wider, wie er etwa in der Phase größter Artkonfrontation von Anfang Juni bis Mitte August auftreten könnte, wenn die meisten der von beiden Arten gleichzeitig parasitierten Proben registriert werden (vgl. Abb. 2 und Abb. 10).

Unter den im Versuch erzeugten Bedingungen übertrifft *N. vitripennis* die polyphage Art jedoch immens in der Anzahl parasitierter Wirte und erzeugter Nachkommen, was wiederum auf die engere Wirtsgruppenbindung hinweist. Diese äußert sich in schnellerer und effektiverer Wirtsfindung und -parasitierung, auch mittels einer vertikal gründlicheren Dispersion im (Nest-)Habitat. Ob diese viel bessere Ausnutzung des Wirtsangebotes sowie eine effektivere Wirtssuche auch olfaktorisch zu begründen sind, soll im Anschluß diskutiert werden.

Obwohl vermutet wurde, daß das in Relation zu *D. cavus* tiefere Eindringen ins Nistmaterial von *N. vitripennis* nicht vorrangig olfaktorisch bedingt ist, sondern ein davon unabhängiges, fundiertes Suchverhalten darstellt, so mögen entsprechende Präferenzen und Sinnesleistungen das Vordringen im Habitat doch steuern oder optimieren. Möglich wäre dies zum Beispiel auch durch Registrierung wirtseigener Kaiomone. Zur Abstimmung dieses Gesamtbildes sind also im Folgenden die Artunterschiede bezüglich olfaktorischer Präferenzen zu betrachten.

Zum Abschluß (4.5.) sollen dann die folgenden Aussagen mit den bisher getroffenen in Einklang gebracht werden.

4.4. Olfaktometerversuche

4.4.1. Konzeption, Funktionsweise und Gebrauch des Olfaktometers

In der Vergangenheit sind für die Aufdeckung von olfaktorischen Präferenzen von Parasitoiden verschiedene Olfaktometermodelle verwendet worden. Die gängigsten seien hier genannt: Y- und T-Olfaktometer (Stafford et al. 1984; Sereno & Neves 1994; van Baaren & Nénon 1996; Bertschy et al. 1997; Morgan & Hare 1998; Sullivan et al. 2000; Pettersson 2001), sowie Airflow-Olfaktometer mit vier Kammern bzw. vier Armen (Vet et al. 1983; van Alphen et al. 1991; Schröder 1997; Couty et al. 1999; Glinwood et al. 1999). Gelegentlich werden auch die Laufmuster der einzelnen Parasitoidenweibchen bei Präsenz eines attraktiven Substrates auf einer Versuchsfläche festgehalten und analysiert (Edwards 1954; Vet et al. 1983; Vet & Papaj 1992). Die Konzeption des vorliegenden Olfaktometermodells wurde durch Arbeiten von Vogel (1969), Jones et al. (1981) und Finch (1986) angeregt. Es bietet gegenüber anderen Konstruktionen, wie Y-Olfaktometern, einige Vorzüge:

Die Problematik bei Y- und T-Olfaktometern, die sich durch eine limitierende Weggabelung und einer an dieser Stelle erzwungenen Entscheidung ergibt, tritt hier, auf einer ebenen, ungeteilten Beobachtungsfläche, nicht auf. Bei Y-Olfaktometern stellen sich einerseits Turbulenzen und Vermischungen der Duftströme an der entsprechenden Röhrengabelung ein, andererseits haben in dieser Situation kleine Parasitoide Schwierigkeiten, chemotaktisch eindeutig zu reagieren; einmal in eine der Röhren hineingelaufen, sind sie bezüglich ihrer Verhaltensflexibilität „gefangen“ (Vet et al. 1983). Dies wird in vorliegendem Modell vermieden: Die Wespen können sich auf der Beobachtungsfläche weiträumig verteilen und werden zur Datenerhebung nicht in begrenzte Gänge (Röhrchen, Kanülen etc.), welche die Bewegungsfreiheit einschränken, gelockt. Eine eingeschlagene Wegrichtung kann jederzeit und nach allen Seiten hin wieder aufgegeben werden, eine Umorientierung stets ungehindert erfolgen. Auch das Abfliegen in die Weite der Versuchskammer sowie das Verlassen der Versuchsfläche sind jederzeit möglich. Orthokinese und Klinokinese bzw. Klinotaxis (vgl. 4.4.2.1.) können sich hier relativ uneingeschränkt entfalten. Außerdem fällt ein Weibchen, dessen Reaktion einmal registriert wurde, nicht als Objekt für die weitere Datenerhebung aus, sondern bleibt weiterhin am laufenden Versuchsdurchgang beteiligt. Die in der vorliegenden Apparatur gemessene, mittlere Luftströmungsgeschwindigkeit von 0,4 m/s vor der Beobachtungsfläche ist z.B. mit einer Angabe von Cortesero et al. (1993) für den Luftstrom (0,5 m/s) in dortigen Olfaktometerversuchen vergleichbar. Eine Datenerhebung sowohl nach der in einem Sektor verbrachten Zeit in Sekunden als auch nach der Anzahl der jeweiligen Frequentierungen führten z.B. auch van Baaren & Nénon (1996) mit zwei Parasitoidenspezies durch.

Beide angewendeten Methoden zur Datengewinnung sind äußerst zeitaufwendig. In der Phase der Vorversuche wurde schnell offenkundig, daß sich bei jeder der zwei Arten aufgrund ihrer hohen Lauf- und Dispersionsaktivitäten auf der Beobachtungsfläche statische, kumulare Verteilungsmuster nicht deutlich ausbilden, so wie es vielleicht bei weniger aktiven und hektischen Versuchstieren der Fall wäre. Es entstehen aufgrund der hohen Unruhe und Laufgeschwindigkeiten der Weibchen keine optisch regelmäßigen, sich wiederholenden „Ballungszentren“ vor den Substratröhren, die dauerhaft oder voraussagbar bestehen bleiben.

Die Dispersion erscheint meist eher diffus, die Präferenzen werden erst bei Erhebung größerer Datenmengen über extensivere Zeitspannen offenkundig. Eine zunächst geplante statistische Auswertung fotografisch festgehaltener Verteilungsmuster mußte daher verworfen werden. Diese können zwar durch den Einsatz von großen Individuenmengen temporär erzeugt werden (vgl. Abb. 77) und zur optischen Veranschaulichung der Präferenzen dienen, letztere sind in dieser Form aber nur schwierig zu verifizieren und statistisch auszuwerten. Kaum legitim wäre es schließlich, die sich zumeist nur kurzfristig einstellenden „geballten“ Verteilungsmuster selektiv aus dem ansonsten eher diffusen, uneinheitlichen Bild herauszugreifen und als Beweise für die Präferenzen anzuführen. Der zeitintensivere Weg der Erhebung exakter Meßdaten wie Häufigkeiten und Zeitspannen schien hier verlässlichere und gültigere Ergebnisse zu liefern.

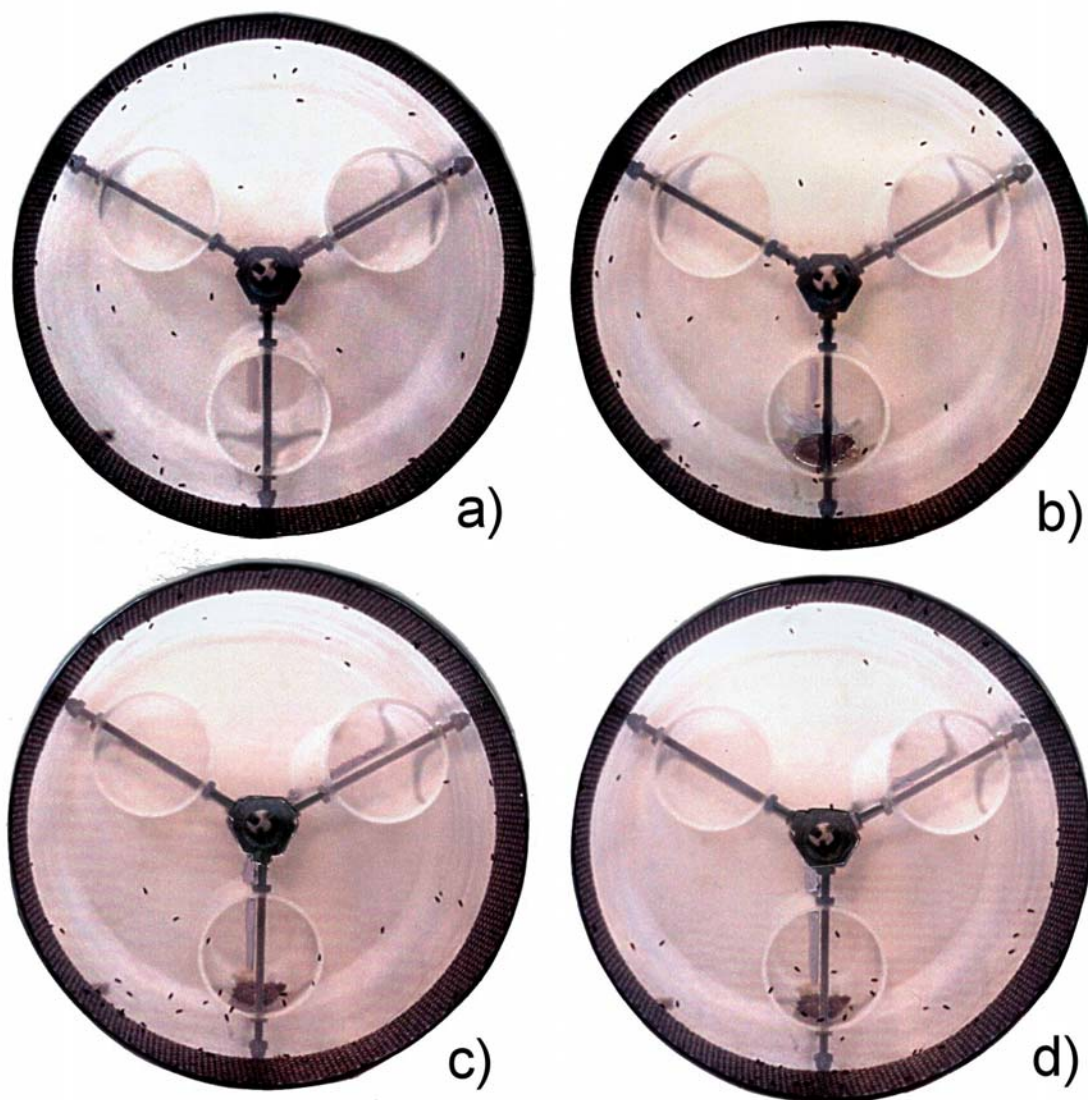


Abb. 77: Verteilungsmuster von *N. vitripennis* auf der Beobachtungsfläche im Olfaktometer. a) Diffuse Verteilung bei drei leeren Substratröhren. b) Einführung eines attraktiven Substrates (Puparien von *C. vomitoria*) in die untere Substratröhre. c) Allmähliche Konzentration der Weibchen im unteren Bereich der Beobachtungsfläche. d) Einfinden mehrerer Weibchen im attraktiven Kreissektor.

4.4.2. Auszählreihen nach Frequenz der Sektorenüberschreitung

4.4.2.1. Allgemeine Tendenzen und Verhaltensweisen

Bei dieser Auswertungsmethode stellte sich heraus, daß die *N. vitripennis*-Weibchen bei 5 der 6 Substratkombinationen insgesamt signifikant häufiger die Kreissektoren überliefen als die *D. cavus*-Weibchen. Der Gesamtmittelwert der Überläufe beträgt für *N. vitripennis* ca. 1908, der für *D. cavus* ca. 1434 ($p < 0,001$), wenn die Kombination 3 ausgeschlossen wird. Letztere stellt eine Ausnahme dar, bei welcher *D. cavus* die Konkurrenzart in der Gesamtzahl der Überquerungen weit übertraf. Für dieses aberrante Resultat kann keine plausible Erklärung gegeben werden. In der Substratkombination (Nistmaterial Meise-Aas-Kontrolle) kann nicht die Ursache liegen, da *N. vitripennis* sowohl auf das Meisen-Nistmaterial wie auch auf das Aas in anderen Kombinationen mit weitaus mehr Überläufen reagierte, *D. cavus* jedoch mit weniger. Da Temperatur, Alter und die Anzahl der eingesetzten Weibchen stets gleich gehalten waren, müssen die Hintergründe in nicht rekonstruierbaren anderen, inneren oder äußeren Einflüssen zu suchen sein. In der 3. Kombination entsprechen jedoch die jeweiligen spezifischen Präferenzen der Arbeitshypothese. Daher zeigt sich, daß die absolute Zahl der Überläufe pro Art hier kein ausschlaggebender Faktor ist. Auch, wenn die Spezies insgesamt weniger oder vermehrt über die Sektoren liefen als im Durchschnitt, so bleiben doch ihre Präferenzen konstant. Insgesamt sollte bei Betrachtung der absoluten Meßwerte der innerartliche Vergleich als aussagekräftiger angesehen werden als der interspezifische, da letzterer durch generelle, nicht näher bestimmbare Aktivitätscharakteristika beider Arten beeinflußt wird. Diese sind nicht unbedingt mit der betreffenden Substratkombination in Beziehung zu setzen. Daher wurden zusätzlich statistische und grafische Vergleiche der prozentualen innerartlichen Anteile für die einzelnen Substrate berücksichtigt. Bei diesen Prozentwerten sind nicht erklärbare Aktivitätsunterschiede zwischen den Spezies ausgeklammert, und ein unverzerrter Artvergleich wird somit ermöglicht.

Im allgemeinen ist die meist größere Gesamtzahl der Sektorenüberläufe für *N. vitripennis* durch das Verhalten der Weibchen im Olfaktometer zu erklären. Als Artcharakteristikum wurde bei diesem Versuch immer wieder registriert, daß die Weibchen von *N. vitripennis*, hatten sie einen attraktiven Sektor überlaufen, nur wenige Zentimeter hinter dessen Rand ihren Weg abbrachen, stutzten und auffällig mit den Fühlern in der Luft trillerten. Hierbei drehten sich die Weibchen, vermutlich irritiert durch den plötzlich schwächeren olfaktorischen Reiz, häufig um sich selbst und sondierten die Luft. Sehr oft kam es mehr oder weniger sofort zu einer Kehrtwendung um 180° und einer direkten, linearen Rückkehr in den betreffenden Sektor, was dann als neuer Wert protokolliert wurde. Ein identisches Verhalten von *N. vitripennis* an den Grenzen attraktiver Bereiche konnten auch Edwards (1954) und Wylie (1958) in anderen Olfaktometermodellen registrieren; für eine andere Parasitoidenart beschreiben es auch Vet et al. (1983). Dieses Umkehren an den Abgrenzungen eines geruchsattraktiven Feldes ist als Klinotaxis zu bezeichnen, dagegen die nach einer olfaktorischen Stimulation allgemein gesteigerte Laufaktivität als Orthokinese (Vet et al. 1983; Bell 1986; Jones 1986; Kennedy 1986). Beides ist in diesem Versuch von Bedeutung und wirkt sich bei *N. vitripennis* offenbar stärker aus als bei *D. cavus*. Somit erklärt sich die allgemein höhere Anzahl von Sektorenüberschreitungen durch *N. vitripennis* vor allem durch

den bedeutenden Anteil an „Rückkehrern“ in die betreffenden Sektoren. Bei *D. cavus* wurde im Laufe der Versuchsreihen ein anderes Verhalten als typisch diagnostiziert: Deren Weibchen liefen im Vergleich zu denjenigen von *N. vitripennis* eher in stoßweisen, längeren Schüben über die Beobachtungsfläche. Dabei wurden häufig zuerst größere Abschnitte rasch zurückgelegt, bevor es zu einem Verharren kam, das dann relativ lange anhalten konnte und mit reglosem Sitzen oder Putzverhalten verbracht wurde. Im Gegensatz dazu blieben die *N. vitripennis*-Weibchen relativ dauerhaft in Bewegung. Jedoch konnte bei ihnen ein insitierendes Verhalten auf derselben Stelle im jeweiligen attraktiven Kreissektor beobachtet werden, wobei sie mit Hilfe ihrer Mandibeln an dem Gazestoff zu nagen schienen, vielleicht um sich Zugang zu der potentiellen Wirtsquelle zu verschaffen. Bei *D. cavus*-Weibchen wurde dieses Verhalten nicht beobachtet. Nach dem Verlassen eines attraktiven Sektors war auch bei ihnen häufig ein „verunsichertes“ Verharren und Prüfen mit den Fühlern zu beobachten, wobei sie sich ebenfalls um sich selbst drehten. Allerdings führten diese Momente der Orientierung seltener als bei *N. vitripennis* zur unmittelbaren Umkehr in die Abgrenzungen des zuvor verlassenen Kreissektors, also zu Klinotaxis. Dies mag darin begründet sein, daß die *D. cavus*-Weibchen in dem Moment, als ihnen die Minderung der jeweiligen olfaktorischen Reizung „auffiel“, aufgrund ihrer raschen, stoßartigen Laufweise von dem betreffenden Sektor schon zu weit entfernt waren. Somit konnte der konsequente Rückweg möglicherweise nicht mehr rekonstruiert werden. Vielleicht deutet dieser qualitative ethologische Unterschied auf ein besseres räumliches Gedächtnis oder eine generell höher entwickelte olfaktorische Sensibilität von *N. vitripennis* hin.

Eine im Nahbereich, also nach der Ankunft im Wirtsareal eintretende Stimulation durch substrat- oder wirtseigene Infochemikalien führt bei Parasitoiden häufig zu einer erhöhten, intensiven Suchaktivität im Substrat. Als Folge einer solchen Stimulation kommt es zu einer Fixierung auf das jeweilige Wirtsareal („arrestment“; van Alphen et al. 1984; Jones 1986; van Veen & van Wijk 1987). Hierbei werden Verhaltensaspekte wie Orthokinese (Laufgeschwindigkeit) und Klinokinese (Anzahl der Kehrtwendungen) bzw. Orthotaxis und Klinotaxis (wenn zur Duftquelle gerichtet) angeregt (Jones 1986; Kennedy 1986; Vet & Papaj 1992). Spezialisiertere Parasitoidenarten werden durch charakteristische Düfte der Wirte und des Habitates stimuliert, während Generalisten diesbezüglich eine größere Reaktionsbreite aufweisen, dafür aber unspezifischer zwischen den flüchtigen Stoffen diskriminieren (Waage 1979; Vet & van Opzeeland 1984). Beides ist für die hier betrachteten Arten zu bestätigen, wie im Folgenden für einzelne Substrate belegbar ist.

4.4.2.2. Präferenzuntersuchung bei verschiedenen Substratkombinationen

In der **1. Substratkombination** mit Meisen-Nistmaterial sowie 20 mittelalten *C. vomitoria*-Puparien konnten wichtige, divergierende Artpräferenzen nachgewiesen werden (vgl. Abb. 49), welche zuvor entwickelte Arbeitshypothesen bestätigen. *N. vitripennis* bevorzugte höchst signifikant den Sektor des Meisen-Nistmaterials gegenüber demjenigen der 20 *C. vomitoria*-Puparien. Daraus läßt sich schließen, daß das von dem Habitat ausgehende olfaktorische Attraktans auf *N. vitripennis* eine größere Anziehungskraft ausübt als die unmittelbar den Wirtsindividuen entströmenden Kairomone. Dies erscheint plausibel, muß im Freiland doch zuallererst die Bruthöhle oder der Nistkasten aufgespürt werden, wobei der Duft von

Nistmaterial naturgemäß auch die (ehemalige) Präsenz von Jungvögeln und damit von *Protocalliphora*-Wirtspuppen indiziert. Die Zahl von 20 *C. vomitoria*-Puparien wurde als für ein Vogelnest bzw. einen Nistkasten angemessene Menge gewählt. Merino & Potti (1995) ermittelten für insgesamt 68 Nester des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) einen Median von 16 Puppen der Vogelblutfliege *Protocalliphora azurea* pro Nest, mit einem Maximum von 60 Puppen. Hurtrez-Boussés et al. (1997) geben für Nester der Blaumeise (*Parus caeruleus*) pro Küken eine durchschnittliche Zahl von 13,5 Maden von *Protocalliphora azurea* und *Protocalliphora falcozi* Séguy (vereint) an, bezeichnen den Befall jedoch als extrem hoch. Johnson & Albrecht (1993) untersuchten die Parasitierung von Jungvögeln einer Zaunkönigsart durch *Protocalliphora* sp. Sie definieren eine Anzahl von 1-2 Maden pro Jungvogel (bei einem Alter von ca. 12 Tagen) als leichten Befall, eine Menge von mindestens 10 Maden pro Jungvogel als schweren Befall. Es wurde ein Gesamtmittelwert von ca. 42 Maden pro Nest berechnet. Unter Berücksichtigung dieser verschiedenen Angaben schien eine Konzentration von 20 Puparien in der Substratröhre als geeignet (unter 4.4.3. wird aber auch der Einsatz von nur 10 *C. vomitoria*-Puparien vergleichend diskutiert). Sereno & Neves (1994) setzten in Olfaktometerversuchen mit *Spalangia endius* 30 Puparien von *Musca domestica* ein, welche deutlich kleiner sind als diejenigen von *C. vomitoria*.

Der Puparien-Sektor wurde höchst signifikant häufiger überlaufen als der Kontrollsektor; dies zeigt, daß die Wirtspuparien einen für *N. vitripennis*-Weibchen attraktiven Duft verbreiten. Außerdem wird dadurch die Vermutung gestützt, daß sie diesen auch aus relativ größerem Abstand wahrzunehmen vermögen. Das gilt offenbar auch für die *D. cavus*-Weibchen.

Wodurch der für die Wirtspuparien charakteristische Geruch entsteht, bleibt unsicher. Er könnte einerseits vom Nähr- bzw. Umgebungssubstrat der Larven herkommen, also von Aas, Exkrementen, verfaulenden organischen Materialien et cetera. Andererseits sind aber auch auf der Cuticula der Maden lokalisierte Kairomone zu erwägen, die dann später auch oder gar verstärkt der Oberfläche des Pupariums entströmen würden.

Cortesero et al. (1993) zeigten durch Olfaktometerversuche mit *Eupelmus vuillei* (Eupelmidae), daß die Larven und Puppen eines Samenkäfers (*Bruchidius* sp.) auch ohne Geruchsprägung durch das Nährsubstrat (Pflanzensamen) olfaktorisch hochattraktiv wirkten, die Duftkomponenten also von den Wirten selbst ausgingen. Rostás et al. (1998) wiesen die olfaktorische Lockwirkung von Infochemikalien auf dem Integument der Präpuppen einer Buschhornblattwespe (Diprionidae) auf *Dahlbominus fuscipennis* Zetterstedt (Eulophidae) nach, während der Kokon selbst unattraktiv blieb. Sick (1993) stellte eine olfaktorisch positive Reaktion von Brutparasitischen Kuckucksbienen der Gattung *Sphecodes* auf Cuticulaextrakte ihrer Wirte fest und nennt als Quelle der Kairomone wirtseigene Drüsen.

Edwards (1954) bestreitet nach Olfaktometerversuchen mit *N. vitripennis*, unter Verwendung der Wirte *Musca domestica* sowie *Calliphora* sp., daß der attraktive Geruch von den Fliegenpuparien selbst ausgeht. Er stellte eine äußerst positive Reaktion der *N. vitripennis*-Weibchen auf das Nährsubstrat der Maden fest, wenn letztere bereits im Substrat gefressen hatten, nicht jedoch auf rein bakteriell angegriffenes Fleisch. Wurden die Maden vor ihrer Verpuppung gründlich gesäubert und gewaschen, so resultierte später keine Reaktion der Weibchen auf die Wirtspuparien. Edwards behauptet daher, daß sich *N. vitripennis* lediglich am Geruch des Nährsubstrates der Maden oder der Abbauprodukte im Fleisch, die im Zuge

der larvalen Nahrungsaufnahme entstehen, orientiert und nicht am Eigengeruch der Puparien. Daß die attraktive Wirkung des von Fliegenmaden bereits genutzten Nährsubstrates besonders von deren Ausscheidungen bzw. Stoffwechselprodukten bestimmt wird, vermutet außerdem Wylie (1958). Er schließt sich der Feststellung an, daß die Puparien lediglich aufgrund der Geruchsprägung im Nährmedium, inklusive den Produkten der larvalen Fraßaktivität, olfaktorisch attraktiv sind. Schröder (1997) kommt zu ähnlichen Schlußfolgerungen, wie auch Stafford et al. (1984) für einen anderen Puppenparasitoiden von nekrophagen Fliegen, *Spalangia endius*. Möglich wäre, daß vor allem (oder nur) die Kombination von wirtseigenen Kairomonen mit dem Geruch des spezifischen Substrates eine positive Reaktion bewirkt oder aber die Fraßaktivität der Maden dem Substrat entscheidende Komponenten hinzufügt. Letztere könnten chemische Abbauprodukte oder auch Exkremente sein. Diese dienen häufig als Attraktans für Parasitoidenweibchen, denn sie lassen sich für den Wirt im Gegensatz zu anderen, möglicherweise als Folge des Feinddrucks coevolutiv reduzierten Signalen (z.B. durch larvale Fortbewegung hervorgerufene Vibrationen) kaum vermeiden (Godfray 1994).

Daß Parasitoidenweibchen von den Stoffwechselprodukten ihrer Wirte zum Habitat gelockt werden, ist in vielen Biotopen bekannt. Zum Beispiel wird *Diaeretiella rapae* (Curtis) (Aphidiidae) vor allem durch den Honigtau einer Blattlausart zu deren Wirtspflanze gelockt (Shaltiel & Ayal 1998), der Eiparasitoid *Oomyzus gallerucae* (Fonscolombe) (Eulophidae) durch die Exkremente von Blattkäfern, den Imagines der Wirtsart (Meiners & Hilker 1997). Die Fraßaktivität von Fliegenmaden im Nahrungssubstrat erhöhte auch die olfaktorische Reaktion von *Spalangia endius* gegenüber einem Medium, in dem keine Fraßaktivität stattfand (Stafford et al. 1984), was mit Edwards Ergebnissen übereinstimmt.

Die Aussage von Edwards soll hier dennoch kritisch hinterfragt werden. Davon abgesehen, daß er nur Tests mit wenigen Weibchen durchführte und dann unverhältnismäßig hohe Prozentwerte statistisch miteinander verglich, erscheint die Unterscheidung ökologisch auch letztlich irrelevant: Im Freiland, d.h. im Vogelnest, in Aas, in Exkrementen oder anderen Biochorien, findet eine Säuberung der Larven vor der Verpuppung niemals statt. Somit sind die Puparien unter natürlichen Bedingungen immer mit dem Duft des larvalen Nährsubstrates oder der eigenen Stoffwechselprodukte und Ausscheidungen vor der Verpuppung behaftet, unabhängig davon, wie weit sich die Maden für letztere vom Nährsubstrat entfernt haben.

Woher genau der attraktive Geruch der Wirtspuparien stammt, ist letztlich nur von chemisch-analytischem, nicht aber ökologisch-ethologischem Interesse. Für die vorliegende Untersuchung stammten die Maden aus dem Zoohandel, so daß deren Nährmedium nicht separat getestet werden konnte. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß dieses bei den untersuchten Parasitoiden eine dem Aas (vgl. 3. Substratkombination) nicht unähnliche Reaktion provozieren würde. Gegen Edwards Aussage spricht ferner der Befund in der 6. Kombination; die Argumentation findet sich an entsprechender Stelle. Auf eine direkte Gegenüberstellung von Maden und Puparien im Olfaktometer wurde daraufhin, auch wegen der ökologischen Irrelevanz, verzichtet. Auch wenn gezeigt würde, daß eine positive Reaktion der Wespen ebenso auf die Maden wie auf die Puparien erfolgt, wäre damit nicht geklärt, ob dafür vorrangig Duftkomponenten der larvalen Stoffwechselprodukte oder des Nährsubstrates selbst verantwortlich sind. Ob allerdings Stoffwechselprodukte der Larven vor der Verpuppung den Duft ausmachen, der dann im Puppenstadium an der Puparienwand erhalten bleibt, oder ob der Geruch durch den Verpuppungsvorgang selbst erzeugt bzw. verstärkt wird, ist eine

physiologische und biochemische Frage und für die vorliegende ökologische Thematik nicht relevant. Biologisch wäre jedenfalls nicht verständlich, wenn die Weibchen eher auf die Fliegenmaden als auf die Puparien reagieren würden, es sei denn, sie wären auf die Parasitierung von sehr jungen Puppen angewiesen (vgl. aber 6. Kombination).

Sereno & Neves (1994) erzielten mit *Spalangia endius* in einem Y-Olfaktometer sowohl mit Maden als auch mit Puparien von *Musca domestica* signifikant positive Reaktionen, ohne daß sich zwischen den Stadien Präferenzen offenbarten. Dies wiederum spräche für eine Prägung durch Stoffwechselprodukte des larvalen Stadiums, deren attraktive Komponenten an der Puparienwand erhalten bleiben.

Die Weibchen von *D. cavus* zeigten bei dieser Substratkombination gänzlich anders gelagerte Präferenzen. Es ergab sich im deutlichen Gegensatz zu *N. vitripennis* kein signifikanter Unterschied zwischen Kontrolle und Meisen-Nistmaterial. Dies bestätigt die Hypothese, daß *D. cavus*-Weibchen nicht oder nur geringfügig auf die vom Nistmaterial ausgehenden Duftkomponenten reagieren und ihre regelmäßige Abundanz in Nistkästen auf andere Lockreize oder generell abweichende Strategien bei der Habitatfindung zurückzuführen ist.

Die Präsenz von Aas in den Nistkästen kann dies allerdings nicht ausschließlich sein, da *D. cavus* auch ebenso in Nestern ohne tote Jungvögel oder gar in ganz leeren Nistkästen auftritt. Es bleibt also festzustellen, daß *D. cavus* im Gegensatz zur Konkurrenzart offenbar nicht vom Nistmaterial angelockt wird.

Weil die polyphage Art auf die Wirtspuparien sehr gut reagierte, ist die Behauptung, *D. cavus* würde sich im Vergleich zu *N. vitripennis* generell kaum olfaktorisch orientieren, nicht haltbar. Auf die bloßliegenden Fliegenpuparien wurde von *D. cavus* sogar mit signifikant mehr Überläufen reagiert als von *N. vitripennis*. Dies ist aber darin begründet, daß das Nistmaterial als Alternativsektor für *N. vitripennis* attraktiver war. In anderen Kombinationen überliefen die *N. vitripennis*-Weibchen den Pupariensektor sehr viel häufiger als diejenigen von *D. cavus* (vgl. Abb. 52, 58 und 64).

Hier wären bereits folgende Aussagen zu treffen: *N. vitripennis* wird vor allem durch den Geruch des Nistmaterials in die Kästen bzw. Bruthöhlen gelockt, da sie evolutiv stark an die ornithoparasitischen Vogelblutfliegen angepaßt ist. Die initiale Fernwirkung von spezifischen Duftemissionen des Wirtssubstrates auf Parasitoidenweibchen belegen z.B. auch Vet (1985), van Alphen et al. (1991) oder Powell et al. (1998).

D. cavus jedoch, als Art mit einem sehr breiten Wirtsspektrum, reagiert unspezifisch auf den Geruch von Aggregationen potentieller Wirte, wie es für Generalisten zu erwarten ist (Waage 1979; Hedlund et. al 1996; van Baaren & Nénon 1996; Bertschy et al. 1997; Steidle & Scholler 1997). Die insgesamt sehr signifikanten Unterschiede zwischen den Artpräferenzen, die sich auch prozentual deutlich darstellen (vgl. Abb. 50 und 51), weisen auf eine olfaktorisch-ethologisch begründete Verminderung der interspezifischen Konkurrenz hin.

In der **2. Substratkombination** wurde statt Nistmaterial von Meisen, das hauptsächlich aus Moos, Tierhaaren und Wolle besteht, Material aus Feldsperlingsnestern eingesetzt. Dieses weist deutlich andere Bausubstanzen als Meisennester auf und besteht vor allem aus Federn, Halmen, Pflanzenstengeln, Zweigen und Stroh (Henze 1983; Glutz & Bauer 1997). Insgesamt gleicht das Erscheinungsbild (vgl. Abb. 52) demjenigen der 1. Kombination. Wieder präferiert

N. vitripennis signifikant das Nistmaterial vor den bloßliegenden *C. vomitoria*-Puparien und beide Substrate höchst signifikant vor der Kontrolle.

Bei *D. cavus* dominieren dagegen erneut die Überläufe des Wirtspupariensektors. Wieder besteht zwischen Nistmaterial und Kontrolle kein signifikanter Unterschied. Die generell für die 1. Kombination getroffenen Aussagen gelten also auch für das Feldsperlingsnest als Habitat. Insgesamt ist die Differenz zwischen Nistmaterial und Wirtspuparien jedoch bei beiden Arten nicht derart ausgeprägt wie in der 1. Kombination.

Dies äußert sich auch im statistischen Gesamtvergleich der prozentualen Häufigkeiten und deren Darstellung (vgl. Abb. 53 und 54). Die Präferenzen erscheinen nicht derart reziprok wie in der Kombination mit Meisen-Nistmaterial. Somit resultiert beim Sperlingsnest auch keine Gesamtsignifikanz für den Artvergleich mittels der sechs Prozentwerte, was bei der 1. Kombination der Fall war. Möglicherweise werden die Jungvögel der Meisenarten häufiger und intensiver von *Protocalliphora*-Maden befallen als diejenigen des (Feld-)Sperlings. In der vorliegenden Literatur werden hierzu keine Vergleiche gezogen.

Hinsichtlich der Freilandabundanzen konnte in vorliegender Untersuchung keine definitive Präferenz von *N. vitripennis* für Meisen- vor Sperlingsnestern nachgewiesen werden (vgl. 4.2.3.1.), was aber an der zu geringen Abundanz des Feldsperlings in den beiden Saisons begründet sein mag. Es wäre daher denkbar, daß von dem Meisennest stärkere und für *N. vitripennis*-Weibchen attraktivere olfaktorische Reize ausgehen als vom Feldsperlingsnest (vgl. 4.4.3., dort direkte Gegenüberstellung der beiden Nesttypen). Dies wäre einerseits dem verwendeten Baumaterial zuzuschreiben, das bei Meisen vielleicht geruchsintensive Stoffe wie Schafwolle, Viehhaare o.ä. enthält, andererseits auch der bei Meisen prinzipiell höheren Anzahl von Jungvögeln (Glutz & Bauer 1993a und 1997). Auch wäre nicht auszuschließen, daß sich der Geruch der Jungvögel und ihrer Ausscheidungen im Moos des Meisennestes stärker und dauerhafter erhält oder einprägt als im eher spröden, härteren Nistmaterial des Feldsperlings.

In der **3. Substratkombination** mit Meisen-Nistmaterial und Aas trat der schon erwähnte Ausnahmefall auf, daß die *D. cavus*-Weibchen hinsichtlich der Sektorenüberläufe insgesamt sehr viel aktiver waren als die *N. vitripennis*-Weibchen. Dies kann nicht begründet werden. Bei Betrachtung der Abb. 55 zeigt sich allerdings, daß die zu erwartenden Präferenzen durch diese quantitative Abweichung nicht beeinflußt wurden. Bei *N. vitripennis* wurde erneut signifikant das Nistmaterial bevorzugt, das Aas aber auch deutlich gegenüber der Kontrolle. Somit wäre dem Aas hier der Stellenwert der bloßliegenden Wirtspuparien in den vorigen beiden Kombinationen zuzuschreiben. Wiederum ist das Nistmaterial attraktiver als das nicht obligat an das Nesthabitat gebundene Alternativsubstrat. Auch die innerartlichen Verhältnisse bei *D. cavus* sind denen der zwei vorigen Kombinationen vergleichbar. Zwischen Kontrolle und Nistmaterial besteht erneut kein signifikanter Unterschied. Letzteres übte daher offenbar nicht die geringste Anziehung auf die *D. cavus*-Weibchen aus. Hingegen ist die auffällige Reaktion auf das Aas höchst signifikant zu sichern.

Obwohl der unmittelbare Artvergleich hier, wie auch in den anderen Kombinationen, mit Vorsicht zu interpretieren ist (s.o.), so sei doch herausgestellt, daß *N. vitripennis* trotz der ausnahmsweise insgesamt geringeren Aktivität beim Nistmaterial *D. cavus* höchst signifikant hinsichtlich der Überquerungsfrequenz übertrifft.

Viel deutlicher und valider werden die Präferenzunterschiede jedoch wieder beim prozentualen Artvergleich (Abb. 56 und 57), der im Gesamttest auch eine Signifikanz ergibt. Bei *N. vitripennis* machen die Überläufe des Nistmaterial-Sektors fast 50 % der Gesamtzahl aus, bei *D. cavus* dagegen nur 27 %. Hingegen differieren die beiden Arten bezüglich des Aassektors prozentual betrachtet nicht sehr voneinander (*N. vitripennis* 36 %, *D. cavus* 44 %). Dies überrascht nicht, treten beide Spezies doch auch gemeinsam in anderen Habitaten bzw. Biochorien auf, wie z.B. in Viehexkrementen und Aas (Fabritius & Klunker 1991; Smith & Rutz 1991a; Floate et. al 1999).

Schröder (1997) stellt für *N. vitripennis* zwei morphologisch und ökologisch verschiedene Ökotypen fest, einen Nesttyp und einen Aastyp. Beim Vergleich beider genetisch nicht unterscheidbarer Ökotypen in einem Airflow-Olfaktometer kamen als Substrate Nistmaterial, Aas und Fliegenpuparien zum Einsatz. Es konnten jedoch keine signifikanten Präferenzen und Unterschiede zwischen den Ökotypen gefunden werden.

In vorliegender Arbeit reagiert dagegen der *N. vitripennis*-Nesttyp signifikant auf Aas, wenn auch schwächer als auf das Nistmaterial. Die Speziation bzw. räumliche Separation der zwei von Schröder aufgestellten Ökotypen sind vermutlich noch nicht derart fortgeschritten, daß sie sich mittels olfaktorisch unterschiedlicher Reaktionen nachweisen ließen. Es wäre auch nicht verständlich, wenn der *N. vitripennis*-Nesttyp keine Reaktion auf Aas zeigte. Da Aas, bedingt durch die Mortalität der Jungvögel, häufig in den Nestern anfällt und weitere potentielle, nekrophage Wirte anlockt (Mason 1944; Wylie 1958; Häusler & Topp 1996), wäre ein Ignorieren des entsprechenden Attraktans für die nidicole *N. vitripennis*-Population ein hoher Reproduktionsverlust und eine unnötige Einschränkung des Wirtsspektrums im Vogelnest. Auch könnten tote Jungvögel ein Indikator für die Präsenz von *Protocalliphora*-Puppen im Nest sein, da ein hoher Befall durch Vogelblutfliegen die Mortalität der Küken erhöht (vgl. Zitate in 4.2.1.1.). Somit deutet Aasgeruch aus einem Nistkasten für *N. vitripennis*-Weibchen vielleicht auch darauf hin, daß ihre Hauptwirte zahlreich im betreffenden Nest zu finden sind.

Bei der **4. Substratkombination**, in der Aas und Wirtspuparien miteinander getestet wurden, ergibt sich zwischen den Arten erstmals ein einheitlicheres Bild (vgl. Abb. 58). Bei *N. vitripennis* besteht kein Präferenzunterschied zwischen Aas und den Wirtspuparien, was darauf hindeuten könnte, daß hier ähnliche Semiochemikalien wirksam sind. Dies könnte doch zu der Annahme führen, daß der den Puparien anhaftende Geruch vom Nährsubstrat der Maden (mit-)bestimmt wird, welches faulender organischer Substanz entspricht, also vielleicht auch dem Aas ähnelt. Beide Substrate werden auffällig und höchst signifikant der Kontrolle vorgezogen.

Letzteres trifft auch, sogar im noch höheren Maße, auf *D. cavus* zu. Hier liegt eine höchst signifikante Bevorzugung des Aases auch gegenüber den 20 Wirtspuparien vor. Daraus kann die Aussage abgeleitet werden, daß für *D. cavus*-Weibchen die vom Biochorium bzw. Habitat ausgehende Lockwirkung höher sein kann als diejenige von den Wirtsubjekten selbst, was in der 1. und 2. Kombination, jeweils mit Nistmaterial als für das Habitat repräsentatives Substrat, nicht der Fall ist. Ob sich daraus auch eine engere Bindung von *D. cavus* an das Aashabitat als an das Vogelnest ableiten läßt, ist nicht sicher einzuschätzen. Hierfür mangelt es an aussagekräftigen, quantitativen Daten zum Auftreten von *D. cavus* an Aas.

Werden im Artvergleich die prozentualen Verteilungen bei dieser Kombination betrachtet (vgl. Abb. 59 und 60), so zeigt sich, daß *N. vitripennis* zwar einen höheren Prozentsatz bei den Wirtspuparien bzw. *D. cavus* beim Aas aufweist, insgesamt jedoch keine Signifikanz zwischen den prozentualen Verteilungen bei den Arten vorliegt.

Wie bereits erwähnt, besteht das Kohl- und Blaumeisennest zum Großteil aus von den Altvögeln eingesammeltem Laubmoos. Mit der **5. Substratkombination** sollte geprüft werden, ob die Wirkung des Meisen-Nistmaterials vom pflanzlichen Baumaterial selbst oder eher von der Geruchsprägung durch das Brutgeschäft bzw. die Jungvögel her stammt. Zu diesem Zwecke wurde das getrocknete Laubmoos mit dem Meisen-Nistmaterial im Olfaktometertest verglichen. Das Ergebnis bei *D. cavus* ist mit den Resultaten bei der 1. und 3. Kombination zu vereinen. Das Meisen-Nistmaterial hatte erneut keine attraktive Wirkung auf die Weibchen, ebenso wenig wie das getrocknete Laubmoos. Es resultieren keine Signifikanzen. Wird die prozentuale Verteilung dargestellt (vgl. Abb. 63), so ergibt sich das Bild von drei nahezu identischen Kreisausschnitten, so als seien alle drei Röhren ungefüllt gewesen. Das Meisen-Nistmaterial wurde nur minimal (um ca. 3 %) häufiger frequentiert.

Für *N. vitripennis* ist die Diskrepanz zwischen Meisen-Nistmaterial und der Kontrolle zugunsten des Substrates immens. Im Sektor für das Nistmaterial wurden fast 50 % aller Überläufe registriert (vgl. Abb. 62). Doch auch das Laubmoos übte eine höchst signifikant attraktive Wirkung auf die *N. vitripennis*-Weibchen aus und wurde mehr als 270 mal häufiger frequentiert als die Kontrolle (vgl. Abb. 61), mit insgesamt 33 % der Gesamtzahl von Überschreitungen durch die Art. Es läßt sich also festhalten, daß die hochattraktive olfaktorische Lockwirkung von Meisen-Nistmaterial auf *N. vitripennis*-Weibchen auf mehrere Duftkomponenten zurückzuführen ist. Zum einen spielt der reine Geruch des getrockneten pflanzlichen Materials, also der dominierenden Bausubstanz, hierbei wahrscheinlich eine Rolle. Er macht, wenn die experimentellen Ergebnisse zugrunde gelegt werden, schätzungsweise 35 % der Gesamtwirkung aus. Zum anderen besteht die höchst wirksame Zusatzkomponente, die dem getrockneten Moos fehlt, vermutlich aus Kairomonen von diversen animalischen Quellen: Stoffwechselprodukte von Alt- und Jungvögeln, tierische Bestandteile im Nistmaterial (Haare, Fell, Wolle etc.), womöglich auch eine Vielzahl von Semiochemikalien, welche durch Aktivität, Entwicklung und Zersetzung der vielfältigen nidicolen Arthropodenfauna aller trophischen Gilden beigesteuert werden.

Bei der **6. Substratkombination** ergibt sich die größte Übereinstimmung zwischen den Parasitoidenarten. Beide zeigten eine sehr deutliche und höchst signifikante Präferenz für die alten, fortentwickelten *C. vomitoria*-Puparien vor den sehr jungen Puparien (vgl. Abb. 64). Letztere wurden wiederum von beiden Arten höchst signifikant häufiger frequentiert als die Kontrolle. Während sich die Spezies bezüglich des Kontrollsektors nicht signifikant unterscheiden, wurden die beiden Aggregationen von Wirtspuparien von *N. vitripennis* öfter aufgesucht als von *D. cavus*. Dies ist vermutlich zum Großteil bedingt durch den hohen Anteil der „Rückkehrer“ bei erstgenannter Art (vgl. 4.4.2.1.) als Folge gesteigerter Klinotaxis und Orthokinese unter Einfluß eines Stimulans. Beim prozentualen Artvergleich (vgl. Abb. 65 und Abb. 66) ähneln sich die Kreisdiagramme jedoch sehr, so daß auch keine Gesamtsignifikanz resultiert. Nach diesem Resultat ist für beide Arten anzunehmen, daß der von den

Wirtspuparien ausgehende Geruch mit zunehmender Reife bzw. Fortentwicklung der Puppen verstärkt wird. Daher müßten ältere Puparien im Nistmaterial oder auch in anderen Substraten olfaktorisch besser zu lokalisieren sein als junge Puparien. Dies wäre biologisch nur sinnvoll, wenn sich ältere Fliegenpuppen physiologisch für die Parasitierung und Ernährung bzw. erfolgreiche Entwicklung der Parasitoidenlarven besser eignen würden als junge, wenig differenzierte und noch sehr weichhäutige Puppen.

Ein bereits früher durchgeführter Versuch zur Alterspräferenz mit denselben Arten (Schlein 1998) sei hier herangezogen. In diesem wurden (pro Petrischale jeweils 5) sowohl 24 Stunden als auch 120 Stunden alte Puppen von *C. vomitoria* jeweils 5 Weibchen von beiden Arten gleichzeitig zur Parasitierung angeboten. Von insgesamt 135 erfolgreich parasitierten Puppen (alle übrigen waren verfrüht abgestorben, ohne daß später Parasitoide daraus schlüpften) waren zuvor 66 % als alt, lediglich 34 % als jung kategorisiert worden. Es ergab sich für beide Spezies eine höchste Signifikanz zugunsten der alten Wirtspuppen. Dies bedeutet, daß mehr junge Puppen verfrüht (also ohne späteren Parasitierungserfolg der Parasitoide) abstarben als alte. Das Alter der eingesetzten Wirtspuppen hatte jedoch für beide Arten keinen signifikanten Einfluß auf die durchschnittlichen Schlupfraten pro Puparium. Auch fiel das Gesamtverhältnis der drei möglichen Schlupfereignisse pro Puparium (nur *N. vitripennis*, nur *D. cavus* oder beide) zwischen den zwei Alterskategorien nicht signifikant unterschiedlich aus. In diesem Versuch zeigte sich, daß der Parasitierungserfolg beider Arten bei älteren Fliegenpuppen gesicherter ist als bei jungen. Dies könnte an der noch zu weichhäutigen, empfindlichen Konsistenz der sehr jungen Puppen liegen. Im Falle einer Parasitierung sterben diese eventuell zu früh ab, so daß später die auch in Freilandproben häufig zu registrierenden, verhärteten, undifferenzierten Relikte in Puparien entstehen, an denen keine Spuren von Parasitierungen mehr ersichtlich sind. Vielleicht werden die Eier oder Junglarven der Parasitoide dann in der weichen, zerfallenden Masse des Wirtskörpers eingeschlossen und vernichtet.

Rivers & Denlinger (1994) geben an, daß der Reproduktionserfolg von *N. vitripennis* von der Reaktion der Fliegenpuppe auf den Anstich abhängt. Diese Reaktion wiederum sei altersabhängig. Zwei Tage alte Puppen von *Sarcophaga bullata* Parker starben nach dem Anstich sofort ab, während 3-9 Tage alte Puppen in verlangsamer bzw. paralysierter Entwicklung verblieben, jedoch zunächst überlebten. Wenn das Risiko, daß die abgelegten Eier oder Junglarven zugrunde gehen, in jungen Puparien größer wäre als in alten, so wäre eine auch olfaktorisch indizierte Präferenz für letztere sehr sinnvoll und der reproduktiven Fitness des Weibchens förderlich. Wylie (1962) stellte allerdings fest, daß das „host-feeding“ der Weibchen nach dem Anstich von jungen Puppen (<2 Tage) zu höherer Fruchtbarkeit und Lebensdauer führt als von älteren Puppen. Aufgrund der noch weichhäutigen, verletzlichen Konsistenz der Jungpuppen erscheint dies verständlich. Außerdem wurde eine raschere Entwicklung auf jungen als auf alten Puppen festgestellt (Wylie 1964; Rivers & Denlinger 1995). In einer anderen Studie (Wylie 1963) wurde eine höhere Mortalität der weiblichen Nachkommen von *N. vitripennis* in älteren als jüngeren (<48 h) Puparien registriert. Dies wird allerdings als Folge von höherem Grad an Superparasitismus in alten Puparien interpretiert, so daß letztlich doch eine Anstichpräferenz der alten Puppen vorliegen müßte. Chabora & Pimentel (1966) erstellten schließlich eine Altersreihe von *Musca domestica*-Puppen hinsichtlich des Parasitierungserfolges von *N. vitripennis*. Von dem Alter mit höchster „Erfolgsquote“ ausgehend, nennen sie eine Abfolge von 2, 3, 1, 4 und 5 Tagen.

Rivers & Denlinger (1995) registrierten erfolgreiche Parasitierungen erst in Puparien, die älter als 2 Tage waren. Die Angaben sind hier also kontrovers, und die mit eigenen Daten belegte bessere Eignung von älteren Puppen kann anhand der Literatur nicht konsequent bestätigt werden.

Nochmals soll an dieser Stelle auf die Arbeit von Edwards (1954) eingegangen werden, in der festgestellt wird, daß von den Wirtspuparien bzw. Puparienhüllen keine eigenen olfaktorischen Lockreize ausgehen, sondern diese nur sekundär vom Nahrungssubstrat der Maden herkommen. Träfe dies ausschließlich zu, so wäre nicht verständlich, wieso die jungen Puparien im Olfaktometer deutlich weniger frequentiert werden als die alten. Da die Larvalzeit und somit der Aufenthalt im Nährmedium bei jungen Puparien zeitlich nicht weit zurückliegen, müßten diese noch stärker vom Attraktans aromatisiert sein als ältere Puparien und die Parasitoidenweibchen daher zu intensiveren Reaktionen stimulieren. Dies ist jedoch nicht der Fall. Außerdem wurden die für vorliegende Arbeit eingesetzten *C. vomitoria*-Maden aus dem Handel bereits in trockenen Füllspänen ohne erhaltenen Kontakt zum Nährmedium geliefert. Für den Einsatz im vorliegenden Versuch wurden sie isoliert in Petrischalen der Reifung überlassen, so daß die alten Puparien nicht länger als die jungen in einem vielleicht „geruchsprägenden“ Substrat aufbewahrt waren. Daß von den Puparien selbst, wie Edwards behauptet, absolut keine Duftwirkung ausgeht, ist also in Frage zu stellen.

Tucker & Leonard (1977) lösten mit Hilfe von n-Hexan Kairomone von den Puppenhüllen dreier Schmetterlingsarten ab. *Brachymeria intermedia* (Nees) (Chalcididae) reagierte auf alle drei Extrakte sehr gut, jedoch nicht auf Duftkomponenten, die von den Larven, den Exuvien, der Spinnseide oder dem Nährsubstrat der Raupen abgewaschen wurden. Die Präferenzen für die den Puppenoberflächen entstammenden Kairomone entsprachen denjenigen bei der Parasitierung der Wirtsarten. Dem Integument entstammende organische Stoffe wurden analysiert und aufgelistet.

Unabhängig von der Frage, ob der Pupariengeruch primär durch die Prägung im Nährsubstrat hervorgerufen wird oder nicht, ist hier das Faktum entscheidend, daß die Wirte olfaktorisch vom Habitat isoliert registriert werden können, und zwar von beiden Arten. Der relevante Duft haftet den Puparien dauerhaft an und macht sie daher bei der Wirtssuche von Parasitoiden selbst zur Quelle von chemischen Lockstoffen. Das könnte also auch dann gelten, wenn sich die Fliegenmaden aus dem Habitat bzw. Nährsubstrat zur Verpuppung in andere, tiefere Bereiche, z.B. in die Tiefe des Nestes oder bei anderen Biochorien in den Boden, in Mist o.ä., zurückgezogen haben. In der Literatur wird dagegen häufig angegeben, daß bei *N. vitripennis* allein der Geruch des Habitates für die olfaktorische Orientierung ausschlaggebend ist, die im Habitat verstreuten Wirtspuparien jedoch darin per Zufall gefunden oder erst in einem minimalen Abstand olfaktorisch registriert werden können (Jacobi 1939; Edwards 1954; Wylie 1958; Whiting 1967), also nur durch Kontaktkairomone oder taktile Reize. Dies wäre mit den sehr hohen Parasitierungsraten im Laborversuch unter 4.3. nur bedingt zu vereinbaren, bei welchem *N. vitripennis* auch die tief verborgenen Wirte sowohl in Spänen als auch im Nistmaterial zu einem sehr großen Anteil aufspürte. Reine „Zufallsfunde“ gerade in 5 cm Tiefe scheinen anhand des Volumens der Substrate und der relativ geringen Menge von 5 eingesetzten Weibchen eher unwahrscheinlich, auch wenn sie nicht ausgeschlossen werden können. Zufallsaspekte spielen bei der Wirtssuche von Parasitoiden im jeweiligen Wirtshabitat zwar eine Rolle, sind aber selten allein entscheidend

(Vinson 1976). Die Weibchen vieler Parasitoidenarten, welche bewegliche Wirte (z.B. Larven) nutzen, orientieren sich bei der Wirtsfindung durch Vibrotaxis (Vinson 1976; Glas & Vet 1983; Godfray 1994; van Dijken & van Alphen 1998; Fischer et al. 2001; Hanks et al. 2001). Da diese Möglichkeit im Falle der hier betrachteten Fliegenpuparien ausscheiden dürfte, wäre es nicht verständlich, wenn zusätzlich auch noch eine durch wirtseigene Kairomone chemotaktisch unterstützte Wirtsfindung entfallen würde.

Außerhalb des Habitates sind also wahrscheinlich auch die Wirte selbst, durch den der Puparienwand anhaftenden Duft, olfaktorisch zu lokalisieren. Genauer zu klären ist dagegen noch die Frage, ob sie auch *innerhalb* eines spezifischen Substrates olfaktorisch ausgemacht werden können. Denkbar wäre schließlich, daß der Geruch des Nistmaterials (bzw. des Aases, Dunges etc.) so intensiv ist, daß die von den Wirten selbst ausgehende, geringe Duftkomponente darin nicht mehr „aufgeschlüsselt“ werden kann bzw. überdeckt wird. Dieser Aspekt wird in 4.4.3. behandelt, da dort Kombinationen aus Nistmaterial und Wirtspuparien getestet wurden. Eine Konkurrenzminderung infolge unterschiedlicher Alterspräferenzen für das gemeinsam genutzte Wirtsstadium, wie sie z.B. Ryoo et al. (1996) für zwei Arten der Pteromalidae schildern, liegt beim vorliegenden Artpaar vermutlich nicht vor: Beide Spezies präferieren ältere Puparien.

4.4.2.3. Bispezifischer Ansatz

In diesem Ansatz, der bezüglich der Substratwahl mit der 1. Kombination unter 4.4.2.2. identisch ist, wurden beide Arten gleichzeitig in der Versuchskammer des Olfaktometers getestet. Die daraufhin auf der Beobachtungsfläche vor den Substratröhren erstmals erzeugte interspezifische Konfrontation der Weibchen hatte, wie deutlich gezeigt werden kann, keinen nachweisbaren Einfluß auf die Präferenzen (vgl. Abb. 67). Die prozentualen Anteile (vgl. Abb. 68 und 69) weichen nur minimal von den Ergebnissen der Ansätze ab, in denen die Weibchen jeweils nur mit Artgenossinnen in der Versuchskammer waren (vgl. Tab. 25). Die erstaunliche prozentuale Übereinstimmung bekräftigt einerseits die aufgedeckten, sich nahezu reziprok auswirkenden Artunterschiede (*N. vitripennis* bevorzugt das Nistmaterial, *D. cavus* die bloßen Wirtspuparien) aufs neue, andererseits wird bestätigt, daß die Auszählung der Überläufe korrekt ausgeführt wurde und die Anzahl eingesetzter Weibchen, zumindest innerhalb dieser Größenordnung (15:20), sowie die interspezifische Vermischung offenbar keine Auswirkung auf die olfaktorisch begründete Laufaktivität haben. Erwähnt sei jedoch, daß bei den monospezifischen Ansätzen die *N. vitripennis*-Weibchen insgesamt höchst signifikant mehr Überläufe aufwiesen als diejenigen von *D. cavus* (ca. 59 %:41 %), im gemischten Ansatz waren die Häufigkeiten jedoch nahezu gleich (50 %:50 %).

Hieraus wäre zu folgern, daß sich die *N. vitripennis*-Weibchen durch die Präsenz von *D. cavus* in ihrer Aktivität einschränken ließen. Dies hatte jedoch nicht den geringsten Einfluß auf die Präferenzen. Wie schon im Vorfeld gesagt, sind die Vergleiche der absoluten Häufigkeiten zwischen den Arten in dieser Versuchsreihe kritisch zu sehen. Definitive Schlußfolgerungen sollten eher aus dem prozentualen Artvergleich gezogen werden.

Für die fünf übrigen Substratkombinationen wurde lediglich der monospezifische Einsatz beider Spezies gewählt, auch wenn dies den doppelten experimentellen Zeitaufwand erforderlich machte. Das synchrone Protokollieren der Überläufe gleich zweier Arten erwies

sich aber als zu kompliziert, um im größeren Ausmaß fortgeführt zu werden. Der Einsatz von 15-20 Weibchen gleichzeitig ist jedoch notwendig, um innerhalb der gewählten Versuchsdauer eine große Datenmenge zu gewinnen, zumal immer vereinzelt Weibchen länger pausieren und daher sporadisch „ausfallen“. Mit Einsatz von lediglich einzelnen Weibchen wäre zwar auch ein intraspezifischer Einfluß bzw. Gedrängefaktor sicher auszuschließen gewesen, der Zeitaufwand für die Gewinnung einer vergleichbar großen Datenmenge wäre jedoch enorm. Da die vorliegende Arbeit vorrangig auf die Aufdeckung von Artunterschieden und nicht von intraspezifischen Wechselwirkungen ausgerichtet ist, wäre der immense Zeitaufwand gegenüber dem zu erwartenden geringen Erkenntnisgewinn nicht angemessen gewesen.

4.4.3. Aufenthaltsdauer in den Kreissektoren

Das Messen der Aufenthaltsdauer in attraktiven Zonen innerhalb eines Olfaktometers (von anderem Aufbau) wurde z.B. bereits von Cortesero et. al (1993) und van Baaren & Nénon (1996) erfolgreich mit anderen Parasitoidenarten ausgeführt. Werden die Daten für sämtliche Substrate vereinigt, so zeigt sich, daß die *N. vitripennis*-Weibchen durchschnittlich ca. 25 Sekunden länger vor den Substratröhren verweilten als die *D. cavus*-Weibchen. Wird jedoch nur die Kontrolle betrachtet (vgl. Tab. 26), so ergibt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Arten. Dieser Befund belegt, daß sich die Weibchen von *N. vitripennis* lediglich in olfaktorisch attraktiven Sektoren länger als *D. cavus* aufhielten. Vielleicht deutet dies auf eine generell ausgeprägtere olfaktorische Sensibilität, Orientierung und Beurteilungskapazität dieser Spezies hin. Eine stärkere Ausprägung von Klinotaxis bei *N. vitripennis* hatte im vorliegenden Versuch jedoch sicherlich Einfluß auf die längere Aufenthaltsdauer vor den betreffenden Substraten.

Die durchgeführte Varianzanalyse für die Aufenthaltsdauer in Sekunden deckte eine jeweils höchste Signifikanz nicht nur für die Haupteffekte Spezies und Substrat, sondern auch für die Wechselwirkung zwischen diesen auf. Die zwischen den Arten insgesamt unterschiedliche Aufenthaltsdauer wurde soeben diskutiert. Die divergierenden Wirkungen der Substrate auf die Aufenthaltsdauer der Parasitoidenweibchen im allgemeinen belegt die verschiedene Natur der Duftstoffe, die von den eingesetzten Substraten ausgehen. Die Wechselwirkung jedoch zeigt an, daß sich die Duftwirkungen der eingesetzten Substrate auf die zwei Parasitoidenarten unterschiedlich auswirken. Letzteres wird in der Abb. 70, die eine Gesamtübersicht über die Reaktionen auf alle elf Substrate und die Kontrolle bietet, sehr deutlich aufgezeigt. In sämtlichen Substratproben, bei denen Nistmaterial beteiligt war, übertrifft die mittlere Aufenthaltsdauer der *N. vitripennis*-Weibchen diejenige der *D. cavus* bei weitem und höchst signifikant (vgl. Tab. 26). Hierbei konnte bei Verwendung von Meisen-Nistmaterial eine für beide Arten höhere Reaktion hervorgerufen werden als bei Material aus Sperlings- oder Starennestern (vgl. Abb. 72).

In Abb. 71 sind die unmittelbaren Differenzen der Mittelwerte zwischen beiden Arten für alle Substrate dargestellt. Am größten ist der Artunterschied bei allen Proben, die Nistmaterial von Meisen oder Feldsperling beinhalten. Eine relativ schwache Reaktion war jedoch auch bei *N. vitripennis* zu registrieren, wenn Staren-Nistmaterial getestet wurde, so daß die Differenz zwischen beiden Arten hier deutlich geringer ausfällt. Während *N. vitripennis* höchst

signifikant und bedeutend länger sowohl vor dem Meisen- als auch dem Sperlingsnistmaterial verweilt als vor dem Substrat aus Starennestern, besteht bei *D. cavus* (trotz der im allgemeinen nur sehr geringen Mittelwerte) eine Signifikanz nur zwischen Meisen- und Sperlingsnest. Eine Ursache dafür, warum das Staren-Nistmaterial für *N. vitripennis* weniger attraktiv wirkt, könnte dessen im Vergleich zum Meisen- und Sperlingsnest temporär höherer Feuchtigkeitsgehalt sein. Wylie (1958) stellte bei einem Olfaktometerversuch mit *N. vitripennis* deren Präferenz für trockene gegenüber feuchten Luftströmungen fest und schließt daraus, daß die Weibchen ihre Wirte in trockeneren Habitaten (<50 %) suchen. Dies harmonisiert mit Schröders (1997) Resultat, daß der an Vogelnester gebundene Ökotyp von *N. vitripennis* eine Präferenz für trockenere Substrate (ca. 19 % relativer Luftfeuchte) aufweist. Auch wäre möglich, daß Stare seltener von *Protocalliphora* spp. befallen werden und sich dies coevolutiv auch auf die Präferenz von *N. vitripennis* ausgewirkt hat. Mason (1944) gibt an, daß das Starennest aufgrund seines hohen Fäkaliengehaltes für *Protocalliphora*-Arten von nur geringem Interesse ist und bezeichnet den Star diesbezüglich als „alien host“. Bennett & Whitworth (1991) beschreiben eine ansteigende pupale Mortalität von *Protocalliphora* spp. bei hoher Luftfeuchtigkeit. Stare verwenden außerdem für den Nestbau Pflanzenmaterial, das abweisend auf Pathogene und Ektoparasiten wirkt (Clark 1991). Ob dies jedoch auch für *Protocalliphora* spp. (und daher *N. vitripennis*) gilt, ist zweifelhaft. Anhand der vorliegenden Freilanddaten ist eine Ablehnung der Starenester nicht ersichtlich, da *N. vitripennis* in 9 von 10 Starennestern auftrat (vgl. 3.1.3.1.). Es muß dabei jedoch erwähnt werden, daß das Starennest im Saisonverlauf eine bedeutende Austrocknung erfährt, so daß sich, nach Ausflug der Jungvögel, eine rapide Verminderung der Luftfeuchtigkeit im Nistkasten einstellen dürfte.

Die Ergebnisse demonstrieren eindeutig, daß die Präsenz von *N. vitripennis* im Nesthabitat olfaktorisch primär durch das pure Nistmaterial zu begründen ist. Jedoch kann die Lockwirkung dieses Attraktans durch die zusätzliche Präsenz von Aas und vielleicht auch, allerdings wohl eher im Nahbereich, von Wirtspuparien im Nistmaterial verstärkt werden. Beide Substrate erzielen schließlich auch separat sehr gute Reaktionen; ob die Puparien nekrophager Fliegen dabei sekundär durch den Aasgeruch attraktiv werden oder eigene Kaiomone emittieren, ist hierbei letztlich nicht entscheidend.

Erstmals wurden in diesem Versuch jedoch auch Kombinationen aus Nistmaterial mit 20 Wirtspuparien oder mit Aas getestet. Die Mittelwerte für diese Kombinationen unterscheiden sich jedoch bei *N. vitripennis* nie signifikant von denen für das pure Nistmaterial und bewirken nur geringfügige Steigerungen (vgl. Tab. 27). Hierin zeigt sich, daß bei *N. vitripennis* das Nistmaterial als solches die wesentliche Hauptkomponente bei der initialen olfaktorischen Orientierung darstellt. Jedoch wirkt sich der Eigengeruch der Wirte bzw. des Aases im Nistmaterial verstärkend aus, womit gezeigt wird, daß dieser auch innerhalb des Nistmaterials von den Weibchen registriert wird. Schon Mason (1944) weist darauf hin, daß die Präsenz von Aas, d.h. toten Jungvögeln, im Nistmaterial die olfaktorische Attraktivität für *N. vitripennis* erheblich verstärken dürfte.

Bei *D. cavus* ist bemerkenswert, daß im Gegensatz zur Konkurrenzart die Mittelwerte für die Kombinationen mit Nistmaterial immer signifikant geringer ausfallen als diejenigen für 20 Puparien oder das Aas allein. Daraus läßt sich auch schließen, daß *D. cavus* die Duftkomponente der im Nistmaterial verborgenen Substrate mit ihrem Geruchssinn nur

unzureichend erkennen kann, möglicherweise, weil diese durch dominantere chemische Emissionen des Nistmaterials überdeckt werden. Dies wäre auch in Beziehung zu setzen zu den vorigen signifikanten Befunden, daß in der Tiefe des Nistmaterials verborgene Wirte von *D. cavus* seltener lokalisiert werden als von *N. vitripennis* (vgl. 4.2. und 4.3.). Einen ähnlichen Fall beschreiben Jacob & Evans (2000), in dem für Weibchen aus der Gattung *Bathyplectes* (Ichneumonidae) der (erlernte) Geruch von honigtauproduzierenden Blattläusen von demjenigen der Wirtspflanze überdeckt wird, während die Kaiomone der Wirte separat gute Reaktionen erzielen. Eine „gröbere“ olfaktorische Wahrnehmung von *D. cavus* im Vergleich zu *N. vitripennis* wird durch diesen Befund indiziert. Bei letzterer liegen die Mittelwerte für die Kombinationen aus Meisen-Nistmaterial und Aas bzw. Fliegenpuparien stets signifikant höher als für die Werte des separaten Aases bzw. der Puparien. Beim Sperlingsnistmaterial jedoch war durch den Gehalt an 20 Puparien keine Steigerung der Reaktion zu erzielen, was wieder bestätigt, daß das Meisen-Nistmaterial allgemein präferiert wird (vgl. 4.4.2., 1. und 2. Substratkombination).

In der Literatur finden sich viele Fälle, in denen erst ein Gemisch von Duftstoffen des Habitates und der Stadien der Wirtsorganismen positive olfaktorische Reaktionen der Parasitoidenweibchen auslöst. Grasswitz (1998) erzielte z.B. in Windtunnel-Versuchen positive Reaktionen einer *Aphidius*-Art (Aphidiidae) nur auf einen Duftkomplex von Blattläusen und Wirtspflanze, nicht jedoch auf die separaten Komponenten. Couty et al. (1999) zeigen für eine Spezies aus der Gattung *Leptopilina* (Eucoilidae), einen Parasitoiden von *Drosophila* spp. an Früchten, ebenfalls die Wirksamkeit von solchen Substrat-Wirtkomplexen: Positive Reaktionen in einem Olfaktometer gingen lediglich von einer Kombination aus befallenen Früchten mit Spuren der Imagines aus. Die Aromen der Früchte allein bzw. die Präsenz der Jungstadien hatten keine Reaktion zu Folge. Auch reagierten die Weibchen nicht auf den Komplex von Imagines und Pilzen als Eiablagesubstrat. Sullivan et al. (2000) wiesen olfaktorische Reaktionen von *Roptrocercus xylophagorum* (Ratzeburg) (Pteromalidae) lediglich für Rindenmaterial von *Pinus* sp. nach Befall bzw. Fraß des Borkenkäfers *Ips grandicollis* Eichhoff nach. Separate Larven oder Puppen des Wirtes sowie unbefallenes Rindenmaterial provozierten keine Reaktionen. Weitere Fälle belegen Camors & Payne (1972), van Alphen et al. (1984), van Veen & van Wijk (1987), van Alphen et al. (1991), Bogahawatte & van Emden (1996), Eben et al. (2000) oder Pettersson (2001). Diese Beispiele zeigen, daß Parasitoidenarten auf sehr spezielle Zusammensetzungen von Duftkomponenten spezialisiert sein können, die sowohl das Habitat bzw. Nährsubstrat ihrer Wirte als auch deren Präsenz (z.B. durch flüchtige Botenstoffe, die erst im Zuge der Fraßtätigkeit der Wirtsindividuen freigesetzt oder von deren Ausscheidungen emittiert werden) selbst indizieren. Im Falle von (unerfahrenen) *N. vitripennis*-Weibchen kann hier lediglich festgestellt werden, daß der Gehalt von Wirten im Nistmaterial die Reaktion leicht verstärken kann, das Substrat selbst aber das Hauptattraktans darstellt.

Bei allen übrigen Substraten, in denen kein Nistmaterial verwendet wurde, fallen die Differenzen zwischen den Spezies weitaus geringer aus (vgl. Abb. 71). Eine angenäherte Übereinstimmung findet sich im Falle des Aases, auf welches beide Arten sehr positiv reagierten. Dies spricht für ihr gemeinsames Auftreten auch außerhalb der Nistkästen in Aas-Biochorien, außerdem dafür, daß auch tote Jungvögel in den Nistkästen eine beträchtliche Lockwirkung ausüben und hier eine interspezifische Konkurrenzsituation zu erwarten ist.

Letzteres wird auch deutlich für die Kombination aus Meisen-Nistmaterial und Aas, für das sowohl bei *N. vitripennis* als auch bei *D. cavus* innerhalb der Nistmaterial-Substrate der jeweils höchste Mittelwert zu registrieren ist (vgl. Abb. 73). Die positive olfaktorische Wirkung von Aas bzw. faulendem Fleisch auf *N. vitripennis* wird in der Literatur kontrovers dargestellt. Laing (1937) stellte eine positive Reaktion von *N. vitripennis* auf altes, verwesendes Fleisch fest, Jacobi (1939) und Edwards (1954) jedoch nicht. Wylie (1958) registrierte in Olfaktometerversuchen keine unmittelbare Reaktion auf Aas und vermutete, daß die Habitatwahl der *N. vitripennis*-Weibchen entweder von den durch Madenfraß erzeugten Abbauprodukten im Fleisch ausgeht oder aber von Ausscheidungen der Fliegenlarven selbst. Da die in vorliegender Arbeit verwendeten toten Jungvögel zum Zeitpunkt ihres Einsammelns nicht offensichtlich von nekrophagen Fliegen befallen waren, scheidet diese Möglichkeit hier weitgehend aus.

Es kann vermutet werden, daß derartige widersprüchliche Angaben z.T. auch auf das variierende Alter der eingesetzten Weibchen zurückzuführen sind. Als Beispiel sei angeführt, daß Sereno & Neves (1994) lediglich bei 7 Tage alten Weibchen von *Spalangia endius* eine Reaktion auf Hühnerkot feststellten, nicht jedoch bei 24 Stunden alten Versuchstieren. Cortesero et al. (1993) untersuchten *Eupelmus vuilleti* in einem Olfaktometer. Sie erhielten die höchsten Reaktionen mit 4-6 Tage alten Weibchen, während sich die weniger als 3 Tage alten Weibchen als relativ unsensitiv erwiesen. Die stärksten Reaktionen von sehr jungen Weibchen erfaßten dagegen Bertschy et al. (1997) bei Arten aus der Familie Encyrtidae. Der in vorliegender Arbeit gewählte Altersbereich schien, auch anhand eigener Erfahrungen hinsichtlich der Anstichaktivität beider Arten in jahrelangen Zuchten, relevant zu sein. Jedoch muß eingeräumt werden, daß der Alterungsprozeß Variationen der festgestellten Präferenzen bewirken kann (Steinberg et al. 1992).

Relativ geringe Differenzen zugunsten von *N. vitripennis* ergeben sich auch für die 20 bzw. 10 Puparien von *C. vomitoria*, was mit ihrer engeren Wirtsgruppenbindung begründet werden kann. Ein signifikanter Unterschied zwischen den Arten besteht jedoch lediglich bei den 20 Puparien, nicht bei der halbierten Anzahl. Auch wenn im innerartlichen Vergleich bei beiden Spezies keine Signifikanz zwischen den Mittelwerten für die beiden Pupariemengen resultiert (vgl. Tab. 27), scheint sich die Reduktion der Puparienzahl um 50 % lediglich bei *N. vitripennis* auf die Intensität der Reaktion auszuwirken. Dies spricht für die Behauptung, daß *N. vitripennis* Aggregationen von Wirten in einem Kleinhabitat olfaktorisch nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ „beurteilen“ oder gar abmessen kann, während dies für *D. cavus* vielleicht weniger der Fall ist. Eine Erhöhung der chemotaktischen Reaktion mit zunehmender Individuenzahl der Wirte stellten z.B. auch Geervliet et al. (1998) für zwei Arten der Gattung *Cotesia* (Braconidae) fest; diese sind zur Einschätzung der Wirtsdichte, also der Profitabilität des Wirtsareals, befähigt. Eine solche Beurteilungsfähigkeit kann hier auch für *N. vitripennis* vermutet werden.

D. cavus unterscheidet vielleicht „unsensibler“, d.h. nur auf qualitativer Ebene ohne weitere Differenzierung der Duftintensität. Dies wäre für einen Generalisten charakteristisch. Im allgemeinen läßt sich jedoch sagen, daß beide Arten sehr positiv auf den Geruch der Wirtspuparien reagieren. Die dafür verantwortlichen, von den Puparienhüllen ausgehenden Duftstoffe könnten einerseits vom ehemaligen Nährmedium der Maden stammen, andererseits auch wirtseigene Kairomone darstellen. Diese Frage wurde bereits diskutiert (vgl. 4.4.2.).

Ein überraschender Befund ergab sich beim Einsatz von 20 Puppen der Braunen Hausmotte *Hofmannophila pseudospretella* (jeweils im Gespinst). Da deren Raupen zuvor aus den eingesammelten Nestern gewonnen wurden und sich in geruchsneutralen Becken verpuppten, ist unwahrscheinlich, daß die Kokons nach Komponenten des Nistmaterials rochen. Dies zeigt sich auch an der nur äußerst geringen Reaktion von *N. vitripennis* auf die Mottenpuppen (vgl. Abb. 74). Da die Reaktion von *D. cavus* jedoch sehr positiv ausfiel, ergibt sich hier erstmals eine deutliche und höchst signifikante Differenz zwischen den Arten zugunsten von *D. cavus* (vgl. Abb. 71). Das Ergebnis verblüfft, da die eingesetzten Weibchen bereits jahrelang über sehr viele Generationen ausschließlich mit *C. vomitoria*-Puppen als Wirte gezüchtet wurden. Im allgemeinen wird unter dieser Voraussetzung bei Parasitoiden von einer äußerst starken Wirtsprägung und -konditionierung ausgegangen (Hastings & Godfray 1999; Rojas et al. 1999). Auch wenn der Mittelwert für die 20 *C. vomitoria*-Puparien bei *D. cavus* höher liegt als für diejenigen von *H. pseudospretella*, so resultiert doch keine Signifikanz zwischen beiden Wirtsgruppen (vgl. Tab. 27), während die für *N. vitripennis* erwartungsgemäß äußerst hoch ist. Das Resultat bestätigt außerdem, daß attraktive Botenstoffe auch von den Wirtsindividuen bzw. Puppen oder Puparien selbst ausgehen können.

Solche Kairomone stellten z.B. auch Tucker & Leonard (1977) sowie Grant & Noblet (1991) für andere Parasitoidenarten von Schmetterlingspuppen fest. Wäre deren Lockwirkung nur durch das entsprechende Nährsubstrat der Larven bedingt, so hätte im vorliegenden Fall eine positive Reaktion von *D. cavus* auch auf das Nistmaterial erfolgen müssen. Dies war jedoch nicht der Fall.

Hierbei muß außerdem bedacht werden, daß die Puparien von *C. vomitoria* die Kokons bzw. Puppen der Motte weit an Größe, Volumen, Oberfläche etc. übertreffen. Dies bekräftigt wiederum die Vermutung, daß die *D. cavus*-Weibchen olfaktorisch, auch quantitativ, weniger different und sensibel reagieren als *N. vitripennis*-Weibchen. Der hohe Grad an Polyphagie und Wirtsunspezifität von *D. cavus* spiegelt sich in diesem Ergebnis wider. Angesichts des sehr breiten Wirtsspektrums brauchen die *D. cavus*-Weibchen olfaktorisch vielleicht nicht näher zwischen den verschiedenen Wirtsgruppen zu differenzieren und reagieren auf unspezifischere Kairomone und Synomone; dies wäre konform mit den Ergebnissen für andere parasitoide Generalisten (Chiri & Legner 1982; Chiri & Legner 1986; Hedlund et al. 1996; van Baaren & Nénon 1996; Bertschy et al. 1997). Eine derart unspezifische olfaktorische Reaktion ist für polyphage Parasitoide von großem Wert, weil damit eine Ausbeutung der generell häufigsten, geeigneten Wirtsarten in verschiedenen Lokalitäten ermöglicht wird (Chiri & Legner 1986). *N. vitripennis* jedoch ist offenbar zur olfaktorischen Unterscheidung von Wirtsgruppen und eventuell sogar von Wirtsmengen befähigt. Aufgrund ihrer Bindung an die Dipterophagie ist dies durchaus verständlich.

Die aus den Nestern gewonnenen Präpuppen und Puppen von zwei Mottenarten (*H. pseudospretella*, *Endrosis sarcitrella*) wurden Weibchen von *D. cavus* in Petrischalen angeboten. Beide Spezies wurden von den Weibchen als Wirte akzeptiert, was anhand der bekannten ausgeprägten Polyphagie und dem erzwungenem Parasitierungsdruck auf engem Raum nicht überrascht. Der Parasitierungserfolg war jedoch nur gering. Es schlüpfen pro Kokon nur vereinzelte Imagines (maximal 5 Individuen). Hierbei muß allerdings, verglichen mit einer *C. vomitoria*-Puppe, die weitaus geringere Masse pro Wirtsindividuum berücksichtigt werden. In Vogelnestern konnte jedoch ein erstaunlicher Gehalt an

Mottenraupen festgestellt werden; demzufolge ist zu behaupten, daß deren Abundanzen bzw. Individuenmengen pro Nest diejenigen der Fliegen um ein Vielfaches übersteigen (Häusler & Topp 1996 und eigene Beobachtung). Sollte diese Wirtsgruppe von *D. cavus* im Nistkasten im hohen Maße genutzt werden, vielleicht auch hyperparasitisch, so wäre dies ein weiterer bedeutender Faktor der Konkurrenzminderung und Nischendifferenzierung zwischen den beiden nidicolen Parasitoidenarten. Über die Parasitierungsintensität von *D. cavus* hinsichtlich der nidicolen Kleinschmetterlinge als Wirtsgilde sind weitere aufklärende Untersuchungen erforderlich, da hier noch keine Daten vorliegen.

Häusler & Topp (1996) registrierten in 56 Nistkästen, die einen sehr starken Mottenbefall aufwiesen, Chalcidoidea nur in 6 Nestern, schlüsseln diese allerdings leider nicht in Arten auf. Es dominierten die Mottenarten *H. pseudospretella*, *E. sarcitrella* sowie *Tineola bisselliella*. Woodroffe (1953) nennt *D. cavus* als Parasitoiden der ebenfalls nidicolen Motte *Tinea columbariella* (Wocke). Es könnte sein, daß unspezifische Kairomone, welche die Präsenz mehrerer Mottenarten oder auch -familien im Nest indizieren, auf *D. cavus* wirken. Ähnliche Fälle für andere polyphage Parasitoide sind bekannt (z.B. Lewis et al. 1971; Chiri & Legner 1982).

Im umfangreichen Wirtsspektrum von *D. cavus* finden sich keine der hier festgestellten nidicolen Motten, jedoch mehrere Arten aus der lepidopterophagen Gattung *Apanteles* bzw. *Cotesia* (Fam. Braconidae; Muesebeck & Dohanian 1927; Bendel-Janssen 1962; Peck 1963; Weseloh 1983; Askew & Shaw 1986). Diese solitären, koinobionten Parasitoide der Raupen von Kleinschmetterlingen sind ebenfalls im Nesthabitat zu finden (Woodroffe 1953; eigene Beobachtung) und könnten dort von *D. cavus* hyperparasitisch genutzt werden. *A. carpatus* (Say) parasitiert zum Beispiel Raupen der auch nidicolen Kleidermotte *Tineola bisselliella*, bevorzugt ältere, verpuppungsreife vor jungen (Plarre 2002), so daß hier eine Attraktivität für *D. cavus* als Hyperparasitoid denkbar wäre.

Die höchst signifikant stärkere Reaktion von *N. vitripennis* auf das getrocknete Laubmoos wurde bereits unter 4.4.2. diskutiert und bestätigt sich hier erneut.

Auf einen Kontrollvergleich mit lediglich einzeln eingesetzten Weibchen wurde in vorliegendem Versuch verzichtet. Schon in 4.4.2.3. zeigte sich, daß die artspezifischen olfaktorischen Präferenzen nicht durch die interspezifische Konfrontation auf der Beobachtungsfläche beeinflusst werden (vgl. Tab. 25). Ferner wurden bei der Erfassung der Aufenthaltsdauer sämtliche Messungen verworfen, in denen eine inter- oder intraspezifische Störung oder Beeinflussung zu beobachten war (vgl. 2.4.4.). Auch wenn bei geringerer Individuendichte auf der Versuchsfläche die mittleren Aufenthaltszeiten vielleicht statistisch länger ausgefallen wären, so kann davon ausgegangen werden, daß dies keinen Einfluß auf die festgestellten Artpräferenzen gehabt hätte. Für eine statistisch vergleichbare Datenmenge mit Einzeltieren wäre ein enormer Zeitaufwand nötig gewesen, zumal einzelne Weibchen zum Teil lange Ruhepausen einlegen oder sich außerhalb der Versuchsfläche verkriechen. Die eingesetzte Menge von je 15 Weibchen schien auch aus diesem Grunde keinen zu hohen Gedrängefaktor zu verursachen und erwies sich nach mehreren Pilotversuchen als optimal, auch weil dadurch eine hohe Gesamtmenge getesteter Individuen impliziert war.

4.4.4. Gesamtbetrachtung der Olfaktometerversuche

Beide für die vorliegende Arbeit gewählten Erfassungsmethoden erwiesen sich als gut geeignet, um die olfaktorischen Präferenzen der Parasitoidenarten statistisch nachzuweisen. Die zwei verschiedenen Methoden der Datengewinnung lieferten im allgemeinen sehr gut vereinbare Ergebnisse. Dies überrascht nicht, da die protokollierten Verhaltensweisen miteinander gekoppelt sind. Zunächst hat es allerdings den Anschein, als müßten sie sich konträr auswirken: Je mehr Überquerungen eines attraktiven Sektors innerhalb der Versuchzeit zu protokollieren sind, desto geringer müßte letztlich die durchschnittliche Aufenthaltsdauer darin ausfallen. Hierbei muß allerdings die Methodik der Datenerhebung genau beachtet werden, welche zeigt, daß beide Erfassungstechniken sehr wohl positiv miteinander korrelieren. Wenn ein Parasitoidenweibchen in einen eben erst verlassenen Sektor innerhalb der gesetzten Frist erneut hineinlief, so wurde die zuvor unterbrochene Messung der Aufenthaltsdauer fortgesetzt. Im Falle des Auszählens der Überquerungen wurde in diesem Falle jedoch ein neuer Wert vermerkt. Die Quote an direkten Rückkehrern wirkte sich also sowohl auf die Aufenthaltsdauer als auch auf die Überquerungshäufigkeit positiv aus. Olfaktorisch hervorgerufene Klinotaxis und Orthokinese beeinflussten vermutlich gleichermaßen die Ergebnisse. Im Folgenden seien die einzelnen mit beiden Erfassungsmethoden geprüften fünf Substrate auf Unterschiede zwischen den Meßmethoden hin diskutiert.

1. **Nistmaterial Meise:** Die äußerst intensive positive Reaktion von *N. vitripennis* sowie die sehr geringe von *D. cavus* ließen sich mit beiden Erfassungsmethoden gut aufzeigen.
2. **Nistmaterial Feldsperling:** Das zum Meisen-Nistmaterial Gesagte gilt auch hier.
3. **20 *C. vomitoria*-Puparien:** Die sehr attraktive Wirkung auf Weibchen beider Spezies ließ sich mit beiden Methoden nachweisen.
4. **Aas:** Wie bei den Wirtspuparien waren die positiven Reaktionen beider Parasitoidenarten mit jeder der zwei Meßmethoden aufzeigbar.
5. **Moos:** Die positive, wenn auch relativ niedrige Reaktion von *N. vitripennis* ließ sich mit beiden Methoden sichern. Bei *D. cavus* stellte sich eine nur minimale Reaktion bei der Zeitmessung sowie keine bei der Ermittlung der Überquerungsfrequenz ein.

Die bestehenden Artpräferenzen können also mit beiden Methoden aufgedeckt werden, außerdem ergeben sich keine Widersprüche zwischen ihnen. Insofern kann davon ausgegangen werden, daß es genügt, die restlichen acht Substrate mit lediglich einer Methode zu testen und daß eine zusätzliche Prüfung mit der jeweils anderen Erfassungsweise im wesentlichen keine neuen Erkenntnisse geliefert hätte. Bei Auszählung der Überquerungsfrequenzen waren dies die jeweils 20 jungen bzw. alten Puparien von *C. vomitoria* (6. Kombination). Da hier lediglich der separate Vergleich innerhalb dieses Substratpaares und nicht die Gegenüberstellung mit sämtlichen übrigen elf Substraten interessierte, wurde die Zählung der Überläufe zur Datenerhebung gewählt.

Die sechs weiteren Substrate wurden lediglich mittels der Zeitmessung getestet. Diese Technik erweist sich insgesamt doch als genauer, was besonders im Bereich von sehr geringen olfaktorischen Reaktionen offenbar wird. Beispiele hierfür sind die Reaktionen von

D. cavus auf Nistmaterial aus Meisen- und Feldsperlingsnestern oder auf Moos. Ein minimaler Unterschied zur Kontrolle ließ sich für diese Substrate nur bei Messung der Aufenthaltsdauer statistisch belegen, nicht jedoch bei Auszählung der Überläufe.

Wie sich ferner erwies, sind bei den Gesamtsummen der Überschreitungen pro Ansatz mehr oder weniger große innerartliche Schwankungen zu registrieren. Allerdings bleiben die grundsätzlichen Artpräferenzen davon unbeeinflusst. Der interspezifische Vergleich innerhalb der Ansätze sowie der intraspezifische zwischen den Ansätzen anhand von absoluten Zahlen wird dadurch jedoch erschwert. Auch wenn die *N. vitripennis*-Weibchen in der Regel deutlich mehr Überläufe pro Kombination zeigten als *D. cavus*-Weibchen, was an einer ausgeprägteren Klinotaxis ersterer oder auch am öfteren reglosen Verharren bzw. Pausieren letzterer liegen mag, so war dies nicht grundsätzlich der Fall (vgl. 3. Kombination). Die Gesamthäufigkeiten in den Ansätzen variierten intraspezifisch z.T. beträchtlich trotz identischer Temperatur, Anzahl sowie gleichem Altersbereich der getesteten Weibchen. Die Laufaktivität beider Arten ist also durch diese festgelegten Parameter nur bedingt auf ein exaktes Gesamtmaß zu regulieren.

Im allgemeinen ist durch eine Vielzahl von Arbeiten belegt, daß Parasitoidenweibchen lernfähig sind und sich ihre olfaktorischen Präferenzen durch Ansticherfahrung an geeigneten Wirten verstärken oder sogar erst hervorrufen lassen. Die Effizienz der Lokalisierung von Wirtsressourcen kann durch Erfahrung beträchtlich vergrößert werden (Poolman Simons et al. 1992; Vet & Papaj 1992; Pérez-Maluf & Kaiser 1998; Steidle 1998). Dies gilt sowohl für flüchtige Stoffe, die vom betreffenden Wirtshabitat ausströmen (z.B. von der Nahrungspflanze der Wirte), als auch für Kairomone, die direkt von Wirtsindividuen oder deren Aggregationen herkommen. Es können aber auch Komplexe von mehreren Botenstoffen als chemische Indikatoren für die Präsenz geeigneter Wirte erlernt werden.

Bei Olfaktometerversuchen wurden daher häufig lediglich Weibchen mit Parasitierungserfahrung eingesetzt, weil von ihnen im allgemeinen eine deutlichere und durch Lernprozesse fundierte olfaktorische Orientierungsfähigkeit für wirtsrelevante Kairomone erwartet wurde, die bei unerfahrenen Weibchen vielleicht fehlt (Vet & Papaj 1992; van Baaren & Nénon 1996; Morgan & Hare 1998; Sullivan et al. 2000). Um initiale olfaktorische Reaktionen aufzudecken, welche vor allem die Habitatwahl lenken, werden jedoch in der Regel unerfahrene Weibchen getestet (Stafford et al. 1984; van Veen & van Wijk 1987; Cortesero et al. 1993; Hedlund et al. 1996; Eben et al. 2000). Schröder (1997) verwendete für Olfaktometertests *N. vitripennis*-Weibchen mit Ansticherfahrung, wobei jedoch keine Präferenzen festgestellt werden konnten.

Die Ergebnisse in vorliegender Arbeit zeigen, daß die grundlegenden olfaktorischen Präferenzen angeboren sind und sich deutliche Reaktionen auch bei Weibchen ohne jede Ansticherfahrung erzielen lassen. Dafür ausschlaggebend mögen jedoch eine zuvor erfolgte Begattung und daher ein zunehmender Eiablagedruck sein (Vet & Dicke 1992). Die Eiproduktion steigt bei *N. vitripennis*-Weibchen innerhalb der ersten 4 Tage rapide an, bleibt dann einige Tage konstant und sinkt schließlich ab einem Alter von 9-10 Tagen wieder (Velthuis et al. 1965). Auch die Fütterung vor Versuchsbeginn schien wichtig, da das Bedürfnis nach Nahrungsaufnahme oft mit dem Verhalten der Wirtssuche konkurriert (Lewis et al. 1990 und 1998).

Gerade weil bekannt ist, daß die Ansticherfahrung an einer bestimmten Wirtsart die späteren olfaktorischen Präferenzen bei der Wirts- und Habitatwahl beeinflusst, sollten in vorliegender Arbeit Weibchen *ohne* eine entsprechende Vorprägung eingesetzt werden, um natürliche olfaktorische Präferenzen bei der primären Habitatbesiedlung aufdecken zu können. Ferner erschienen Weibchen mit Parasitierungserfahrung als weniger geeignet, weil sie sich nach dem „host-feeding“ als allgemein träger, standortfixierter und schwerfälliger erwiesen.

Es muß außerdem auch berücksichtigt werden, daß die jungen Imagines schon beim Schlupfakt hinsichtlich des Wirtes, in dem die Entwicklung durchlaufen wurde, geprägt werden können (Bjorksten & Hoffmann 1995; Hastings & Godfray 1999; Storeck et al. 2000; Vet & Dicke 1992); so daß auch eine polyphage Art schon die zur Zucht verwendete Wirtsart olfaktorisch präferieren kann (Vet 1985). Weibchen beider Arten wären zwar sicher, bei vorausgesetzter Lernfähigkeit, durch entsprechende Ansticherfahrung auf Kaiomone von bestimmten Wirten oder flüchtigen Komponenten von Substraten „künstlich“ zu prägen. Bei *N. vitripennis* ist eine hohe assoziative Lernfähigkeit sogar für das Erkennen von Farben, nach einer „Belohnung“ mit Wirten und Honig, belegt (Oliai & King 2000).

Ein Nachweis von Lerneffekten in dieser Arbeit wäre jedoch zunächst kein Beleg für die natürlichen, im evolutiven Verhaltensrepertoire fundierten olfaktorischen Präferenzen, sondern allenfalls Beweise für die Modifizierbarkeit derselben durch Lernprozesse und Parasitierungserfolg. Jacob & Evans (2000) erzielten im Laboratorium mit einer *Bathyplectes*-Spezies (Ichneumonidae) einen Lernerfolg für wirtsfremde Kaiomone, bestreiten aber dessen Relevanz für Freilandverhältnisse; de Jong & Kaiser (1991) erreichten die erlernte Assoziation eines künstlichen Duftes mit Wirtspräsenz bei einer *Leptopilina*-Art (Eucoilidae).

Wenn sich jedoch in vorliegender Arbeit ausgeprägte Artunterschiede schon mit unerfahrenen Weibchen aufzeigen lassen, so scheint dies im Freiland um so bedeutender zu sein. Die verwendeten *N. vitripennis*-Weibchen reagierten auf das Nistmaterial enorm, obwohl sie mit diesem noch niemals in Kontakt gekommen waren, die *D. cavus*-Weibchen z.B. auf Aas sehr gut, ebenfalls ohne jede manipulierte Vorprägung. Reaktionen auf Stimulantien, die von herausragender Bedeutung im Prozeß der Wirtssuche sind, werden im allgemeinen als stark fixiert und nur wenig variabel angesehen (Vet et al. 1990).

Es scheinen also genetisch fundierte olfaktorische Präferenzen für bestimmte Habitate bzw. deren typische Duftkomponenten vorzuliegen, die bei den Spezies unterschiedlich gewichtet sind, bevor eventuell Abweichungen durch Lernprozesse eintreten. Auch innerhalb von Parasitoidengattungen sind derartige Präferenzunterschiede bekannt. Fabritius & Klunker (1991) nennen ein Beispiel anhand zweier dipterophager *Brachymeria*-Arten (Chalcididae). *B. minuta* (L.) sei ein typischer Fäkalienbesucher, *B. podagrica* (Fabricius) bevorzuge dagegen Aas.

Schröder (1997) leitete aus ihren Ergebnissen die Vermutung ab, daß *N. vitripennis* ursprünglich vom Nesthabitat aus externe Biochorien wie Aas oder Dung besiedelte. Diese Annahme könnte anhand der eigenen Befunde vielleicht geteilt werden (Nistmaterial provozierte stärkere Reaktionen als Aas). Umgekehrt könnte für *D. cavus* bei Ausweitung dieses Gedankenganges angenommen werden, sie stamme primär aus nestfremden Habitaten oder Biochorien und habe das Vogelnest dann sekundär und viel später als *N. vitripennis* besiedelt. Somit wäre ihre Bindung an das habitatspezifische Nistmaterial sowie an die Wirte

Protocalliphora spp. noch viel geringer als bei der evolutiv eng an das Habitat Vogelnest angepassten Konkurrenzart. Derartige Spekulationen über evolutive Prozesse sollten jedoch mit Vorsicht getroffen und betrachtet werden, da sie nur schwierig zu belegen sein dürften und das Versuchsdesign für vorliegende Arbeit nicht auf diese Fragestellung ausgerichtet war. Ob olfaktorische Präferenzen auch die evolutive Abfolge der Erschließung verschiedener Habitate widerspiegeln, also sozusagen die ökologische „Historie“ der Art implizieren, muß anhand vorliegender Daten als nicht hinreichend gestützte Theorie betrachtet werden.

Möglich wäre jedoch, daß eine olfaktorische Reaktion von erfahrenen *D. cavus*-Weibchen auf Nistmaterial, nach Erfolg bei der Wirtssuche innerhalb dieses Substrates, erheblich stärker ausfiele. Entsprechende Reaktionen hätten sich aber vielleicht schon im vorigen Laborversuch (vgl. 4.3.) auswirken müssen. Dort wurden die Weibchen von *D. cavus* nach erfolgreicher Parasitierung der oberflächennahen Puppen, also nach Ansticherfahrung, innerhalb einer Woche offenbar nicht dazu stimuliert, tiefer in das Nistmaterial einzudringen.

Steidle & Scholler (1997) untersuchten das olfaktorische Lernverhalten beim Generalisten *Lariophagus distinguendus* (Förster) (Pteromalidae). Eine ihrer Arbeitshypothesen besagte, daß ein polyphager Parasitoid bei der initialen Habitatwahl von sehr breit gefächerten, allgemeinen Botenstoffen, welche die Präsenz sowohl aller potentieller Wirte als auch deren Wirtspflanzen (= Nährsubstanzen) beinhaltet, reagieren mußte. Diese Hypothese wurde für *L. distinguendus* zwar bestätigt, allerdings konnten sekundär olfaktorische Präferenzen für spezifische Geruchskomplexe durch Lernen und Erfahrung zusätzlich erworben werden. Ähnliche Aussagen zur Bedeutung von Erfahrung treffen z.B. Vet (1985), Hedlund et al. (1996), Morgan & Hare (1998), Vos et. al (1998) und Storeck et al. (2000) für andere polyphage Arten; die Lernfähigkeit von Generalisten wird sogar höher eingeschätzt als diejenige von Spezialisten (Vet & van Opzeeland 1984).

In diesem Zusammenhang sei an die Freilanduntersuchung erinnert, in welcher die *D. cavus*-Weibchen im Laufe der Saison doch zunehmend in das Nistmaterial nachrückten und somit der Unterschied zwischen den Probenlagen abgeschwächt wurde (vgl. Abb. 9 und 16). Daß bei diesem Prozeß Erfahrungs- und Lernaspekte beteiligt sind, kann zumindest nicht ausgeschlossen werden. Poolman Simons et al. (1992) vermuten bei Generalisten, in Relation zu spezialisierten Arten, einen eher allmählichen Lernprozeß zur Einschätzung der Qualität eines Standortes, die dann zu einer besseren Ausnutzung der Ressource führen könnte. Natürlich ist ein entscheidender Faktor hierbei das maximale Alter der *D. cavus*-Weibchen. Ob dieses überhaupt ausreicht, um den beschriebenen langfristigen Effekt im Freiland zu ermöglichen, ist fraglich. Wenn aber prinzipiell angenommen wird, daß im Spätsommer, bei vielleicht stark erhöhter Individuendichte, der Anteil der alten Weibchen mit Ansticherfahrung im Substrat größer ist als im Frühsommer, so erscheint die Beeinflussung durch Lernaspekte plausibel.

Ob Lernprozesse durch Parasitierungserfahrung die aufgezeigten olfaktorischen Präferenzen der hier untersuchten nidicolen Arten modifizieren, verstärken oder verlagern können, ist jedoch eine eigenständige und sehr komplexe ethologische Fragestellung. Diesbezügliche zusätzliche Versuche hätten den Rahmen der vorliegenden Arbeit gesprengt und sollten in Zukunft mit dem nunmehr bewährten Olfaktometermodell separat erfolgen.

4.5. Fazit: Reduktion von interspezifischer Konkurrenz durch Ausweichstrategien bei der Wirtssuche im Vogelnest

Der Zusammenhang von interspezifischer Konkurrenz, Nischendifferenzierung und Koexistenz ist eine in der Ökologie seit langem sehr kontrovers diskutierte Problematik (vgl. z.B. Zwölfer 1979; Abrams 1980; Miller 1980; den Boer 1985; Jermy 1985; Begon et al. 1998). Zu deren Aufklärung können Freiland- und Laboruntersuchungen nur bedingt beitragen. Trotz der immensen Schwierigkeit, interspezifische Konkurrenz und Nischendifferenzierung bei konkreten Fällen in einen kausalen Zusammenhang zu bringen, gilt im allgemeinen als bewiesen, daß Nischendifferenzierung oft die Grundlage für die Koexistenz von Arten ist (Begon et al. 1998). Das in der Ökologie allgemein anerkannte Konkurrenzausschlußprinzip besagt, daß die stabile Koexistenz von zwei konkurrierenden Arten ein Resultat der Differenzierung ihrer realisierten Nischen ist (Begon et al. 1998). Die Gültigkeit dieses Prinzips ist nur schwierig nachzuweisen, aber noch schwieriger zu widerlegen. Allgemein wird im Hinblick auf das Konkurrenzausschlußprinzip bei koexistierenden Arten mit überlappenden Habitatansprüchen eine Nischendifferenzierung erwartet. Diese ist mit dem Prozeß der interspezifischen Konkurrenz häufig ökologisch und evolutionär verbunden. Aussagen hinsichtlich der Ökologie sollten hierbei aber von denjenigen bezüglich der Evolution getrennt werden. Interspezifische Konkurrenz und Nischendifferenzierung sind auch nicht obligat kausal miteinander gekoppelt: Letztere kann auch durch Vorgänge begünstigt werden, die mit ersterer nicht im Zusammenhang stehen. Konkurrenz zwischen Arten muß andererseits auch nicht zwangsläufig zu deren Nischendifferenzierung führen (Begon et al. 1998). Der Nachweis von Artunterschieden belegt also nicht prinzipiell die Existenz und Bedeutung von (ehemaliger) Konkurrenz. Außerdem ist im wesentlichen unbekannt, wie stark eine Nischentrennung in natürlichen Systemen wirklich sein muß, um Koexistenz zu ermöglichen (Jacobs 1985), falls dies in konkreten Fällen überhaupt geklärt werden kann.

Die betreffenden Unterschiede, die sich in vorliegender Arbeit extrinsisch bei der Wirtssuche manifestieren, können sich naturgemäß unabhängig von der mehr oder weniger evidenten Konkurrenz zwischen den beiden Parasitoidenarten entwickelt haben. Es genügt aber festzustellen, daß die beiden nidicolen Spezies aufgrund der gezeigten Divergenzen bei der Wirtssuche und Habitatnutzung koexistieren können, auch wenn eine partielle Überlappung der Ansprüche vorliegt und es vielleicht im Vogelnest sporadisch zu Multiparasitismus in Fliegenpuparien kommt. Für die Aussagen der vorliegenden Arbeit sind also die gegenwärtig zu beobachtenden Artunterschiede bei der Wirtssuche im Vogelnest relevant, weniger, ob die Konkurrenz ursächlich, d.h. „als treibende Kraft“ zu dieser Nischendifferenzierung geführt hat oder nicht. Es ist praktisch unmöglich, eine Nullhypothese aufzustellen, die angibt, was ohne Konkurrenz zu erwarten wäre (Jacobs 1985). Wichtig ist also, den aktuellen Zustand zu beschreiben: Die Arten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Habitatnutzung, so daß eine Koexistenz ermöglicht wird. Für eine solche genügt es, wenn sich die ökologischen Potenzamplituden der konkurrierenden Arten nach Breite und Höhe nicht völlig decken (Müller 1991). Anhand der eigenen Resultate ist dies für *N. vitripennis* und *D. cavus* auszuschließen.

Höchstwahrscheinlich wird eine auf den ersten Blick plausibel erscheinende, doch letztlich wohl nur partiell relevante interspezifische Konkurrenz zwischen den Parasitoiden im Vogelnest durch die divergierenden Präferenzen und Verhaltensweisen eingeschränkt. Einer räumlichen, aber auch zeitlichen Separation konkurrierender Arten kommt oft große Bedeutung zu (Begon et al 1998). Beides ist für das hier untersuchte Konkurrenzpaar tendenziell aufzuzeigen, wenn die Segregation auch nur partiell ist. Auch die ständige Fluktuation der Umwelt ist hierbei bedeutend: Deren räumliche oder zeitliche Heterogenität wirkt stabilisierend auf die Koexistenz von Konkurrenten ein. Neben der Populationsdynamik der konkurrierenden Arten muß außerdem auch die Dynamik der Ressourcen berücksichtigt werden (Begon et al. 1998), in diesem Falle also der relevanten Wirte. Interspezifische Konkurrenz ist im hohen Maße von der Dichte der genutzten Wirte abhängig; die Konkurrenzsituation variiert ständig, so daß einmal die eine, einmal die andere Parasitoidenart begünstigt wird (Pschorn-Walcher 1985). Dies mag auch für das hier betrachtete Artpaar gelten, wie sich im Freiland zum Teil andeutete.

Anhand der enormen Komplexität und der kontroversen Ansichten bezüglich des Zusammenhangs von interspezifischer Konkurrenz, Nischendifferenzierung und Koexistenz ist es aber schwierig, eine ausführliche theoretische Schlußfolgerung, besonders unter Einordnung eigener Ergebnisse, zu ziehen. Es bleibt festzuhalten, daß eine durch divergierende Suchaktivitäten begründete räumliche Separation im Wirtsareal der Konkurrenzvermeidung zwischen Parasitoidenspezies dienen kann (Pschorn-Walcher 1985; Vet & van Opzeeland 1985; van Alphen & Vet 1986; van Dijken & van Alphen 1998). Für die folgende Arbeitsbilanz sei daher die Annahme vorausgesetzt, daß ethologische Artunterschiede im gemeinsam genutzten Habitat des Vogelnestes eine Nischendifferenzierung widerspiegeln und letztere wiederum eine stabile Koexistenz von *N. vitripennis* und *D. cavus* und die Reduktion ihrer interspezifischen Konkurrenz begründet.

Die Abb. 78 und Abb. 79 vereinigen sowohl für *N. vitripennis* als auch für *D. cavus* die zentralen Erkenntnisse der vorliegenden Arbeit sowie deren vermutete Hintergründe und Auswirkungen. Dargestellt ist jeweils der Prozeß der Wirtssuche, ausgehend von der initialen Lokalisierung des Nesthabitates bis hin zum Auffinden der Wirte innerhalb des Substrates. Im unteren Bereich der Grafiken wird das Habitat Vogelnest schematisch-räumlich dargestellt. Die obere ellipsenförmige Hälfte symbolisiert hierbei den Bereich der Nestoberfläche, die untere das Nestinnere. Der hauptsächliche Aktivitätsbereich der Parasitoidenweibchen bei der Wirtssuche im Substrat (dem Nistmaterial) ist jeweils in der Farbe dargestellt, die hier der jeweiligen Spezies zugeordnet wurde (*N. vitripennis*: Rosa; *D. cavus*: Grün).

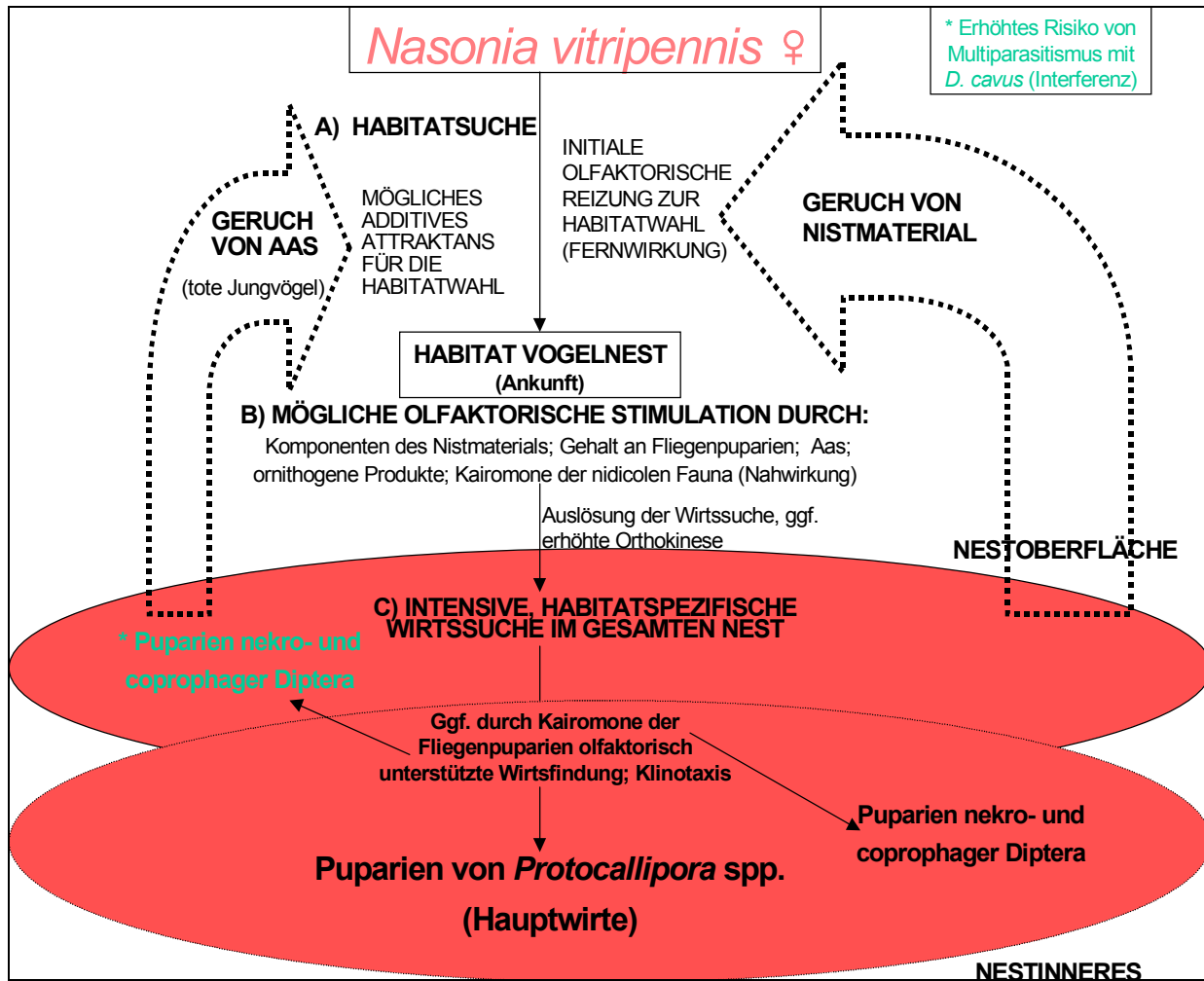


Abb. 78: Schematische Darstellung des Prozesses der Wirtssuche von *N. vitripennis*, von der Habitatwahl bis zur Wirtssuche, im Habitat Vogelnest.

Im Folgenden sei der für *N. vitripennis* schematisierte Prozeß der Wirtssuche beschrieben (vgl. Abb. 78). Es sei darauf hingewiesen, daß diese Beschreibung, wie auch die spätere für *D. cavus*, lediglich für einen anhand der Ergebnisse konstruierten Modellprozeß gilt. Dessen Validität ist unter Freilandbedingungen zwar möglich, aber keineswegs als definitiv oder bewiesen anzusehen. Es handelt sich um eine theoretische, stark verallgemeinerte Darstellung.

A) Befindet sich ein *N. vitripennis*-Weibchen außerhalb eines Nistkastens und ist eiablagebereit, so wirkt zuerst eine initiale olfaktorische Reizung durch den weitreichenden Geruch des Nesthabitates (großer Pfeil rechts) auf die Antennen bzw. Sinneszellen ein. Dieses Gemisch flüchtiger Komponenten entströmt dem Nistmaterial und übt eine anlockende Fernwirkung auf das Weibchen aus. Dieses folgt bei seiner Orientierung, fliegend und eventuell laufend, einem Konzentrationsanstieg der relevanten flüchtigen Chemikalien in der Luft, bis es zur betreffenden Höhlung (dem Nistkasteneingang) gelangt. Die starke Lockwirkung des Nistmaterials geht hierbei sowohl von tierischen als auch von pflanzlichen Bausubstanzen des Nestes, aber auch von ornithogenen Stoffwechselprodukten aus. Ob Kaiomone der nidicolen Arthropodenfauna hierbei auch relevant sind, ist nicht auszuschließen, aber unwahrscheinlich.

Das Duftgemisch wirkt umso attraktiver und eventuell auch weiter, je frischer und je voluminöser die Vogelnester sind. Ersteres gilt vor allem, weil das Ausfliegen der Jungvögel nicht so lange zurückliegt, daß sich die attraktiven Komponenten ihrer Ausscheidungen vollständig aus dem Nistmaterial verflüchtigt hätten. Zweiteres spielt eine Rolle, weil die Ballung von geruchsrelevantem Material bei voluminöseren Nestern größer ist. Sollten sich tote, verwesende Jungvögel in dem Nest befinden, so kommt eventuell noch eine Verstärkung dieser Lockwirkung bei der Habitatbesiedlung durch Aasgeruch hinzu (linker großer Pfeil). Dessen Präsenz ist jedoch im Gegensatz zu derjenigen des Nistmaterialgeruchs nicht obligat. Die initiale olfaktorische Lockwirkung gilt hier vor allem für die Nester von Höhlenbrütern. In den Nestern von freibrütenden Vögeln könnte zwar die Dispersion des Nistmaterialduftes ungehindeter erfolgen, andererseits ist hier, nach dem Brutgeschäft, auch eine schnellere Auslüftung der Nester zu erwarten, was deren Lockwirkung bald schmälern würde.

B) Wenn ein Weibchen am Vogelnest angekommen ist (Mitte der Grafik), so könnte eine Stimulation durch eher nahwirkende, einzelne Duftkomponenten erfolgen. Als solche kommen vor allem im Nistmaterial enthaltene Fliegenpuparien (Wirtsaggregationen), aber auch Aas, spezielle ornithogene Stoffwechselprodukte oder andere unbekannte Bestandteile im Substrat in Frage. Vielleicht spielen hier aber auch taktile Reize, d.h. der direkte Kontakt mit dem Nistmaterial, eine Rolle. Diese Stimulantien lösen nun den Prozeß der eigentlichen Wirtssuche im Habitat aus. Durch eine taktile und/oder olfaktorische Stimulation im Nahbereich wird eventuell eine positive Orthokinese, d.h. eine erhöhte Laufgeschwindigkeit und in diesem Falle gesteigerte Suchintensität im gesamten Nistmaterial, verursacht.

C) Ist nun dieses intensive Suchverhalten im Substrat erst ausgelöst, so läuft es programmatisch und in allen Nestschichten intensiv ab (rosa Färbung des schematischen Nestraumes). Die Dichte bzw. Struktur des Nistmaterials spielt hierbei für die hohe Effizienz der Wirtssuche keine nennenswerte Rolle. Auch sehr dicht komprimiertes Nistmaterial wird mühelos durchdrungen. Da Fliegenpuppen eventuell anhand ihrer von der Puparienhülle ausgehenden Kairomone olfaktorisch registriert werden, erfolgt die Wirtsfindung trotz allgemein hoher Orthokinese und Suchintensität im Nistmaterial wohl nicht nur zufällig, sondern auch chemo- bzw. klinotaktisch. Nicht anzugeben ist jedoch der maximale Abstand, bei welchem die Fliegenpuparien olfaktorisch zu lokalisieren sind. Die Menge der näher beieinander liegenden Wirtsindividuen beeinflusst die Klinotaxis, d.h. eine olfaktorisch begründete Richtungsänderung, positiv.

Entweder zufällig oder durch wirtseigene Kairomone gelenkt, findet das intensiv suchende Weibchen die Mehrheit der im Nest verborgenen Wirte, sowohl im oberflächennahen Bereich als auch in der Tiefe des Nestes (Pfeile im schematischen Nestraum). Diese können auch Puparien von nekro- und coprophagen Fliegen sein, aber vor allem diejenigen der Hauptwirte, *Protocalliphora* spp., welche sich meist tiefer im Nistmaterial verbergen. Für Fliegenpuparien von anderen Arten ist eine auch oberflächennahe Lage wahrscheinlicher. Ist das Wirtspuparium gefunden und taktil registriert, so werden die Prozesse der Wirtsprüfung per Ovipositor sowie der Wirtsakzeptanz (Eiablage) ausgelöst.

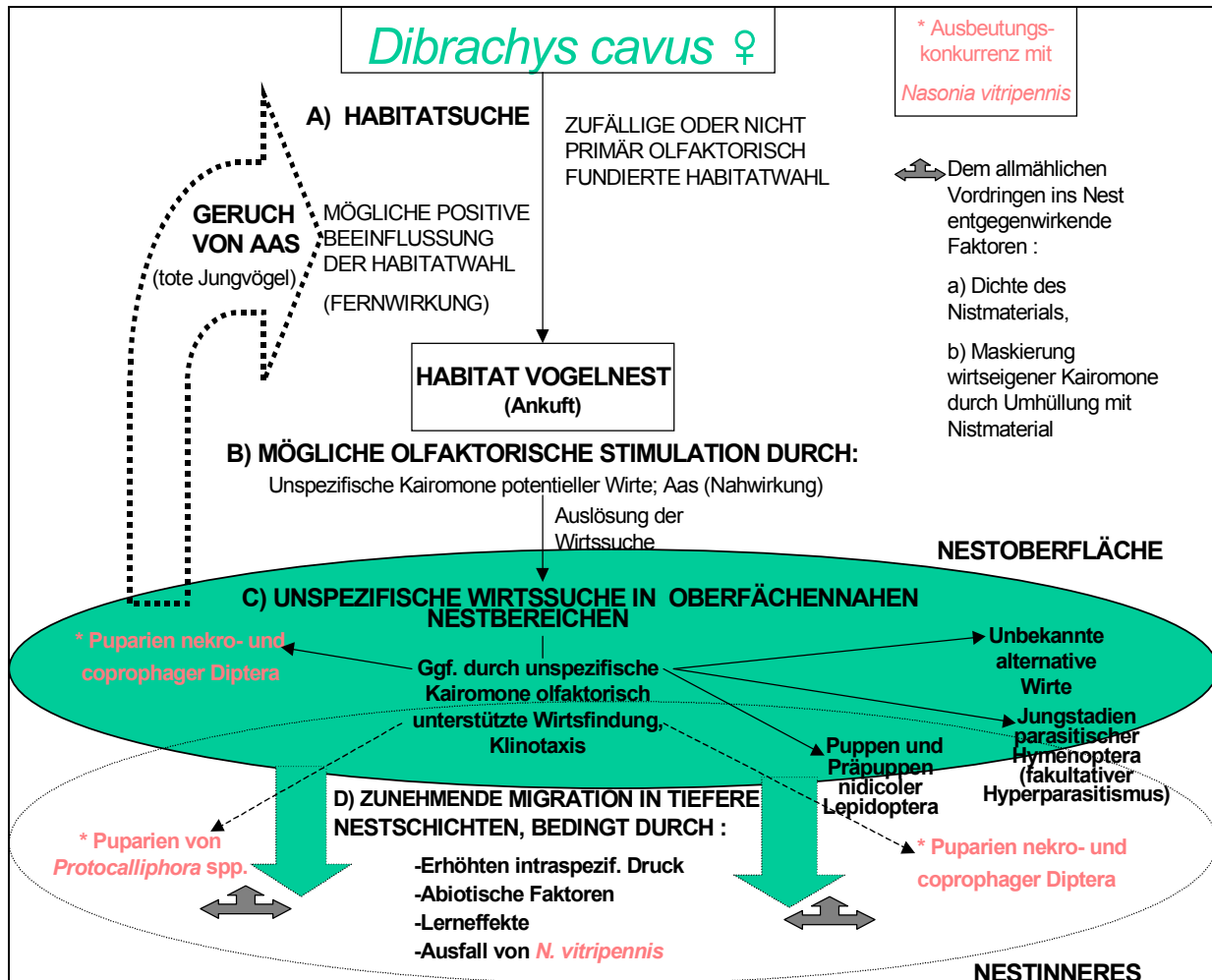


Abb. 79: Schematische Darstellung des Prozesses der Wirtssuche von *D. cavus*, von der Habitatwahl bis zur Wirtsfindung, im Habitat Vogelnest.

Im peripheren Nestbereich besteht während der gesamten Aktivitätszeit von *N. vitripennis* (Ende Mai bis Mitte August) ein erhöhtes Risiko von Multiparasitismus mit den polyphagen, fakultativ räuberischen Larven von *D. cavus* (grüne Schrift). Diese intrinsische Konkurrenz in Fliegenpuparien hat eine erhöhte Mortalität der *N. vitripennis*-Jungstadien zur Folge und somit eine Minderung des Reproduktionserfolges des eiablegenden Weibchens. In tieferen Nestbereichen dagegen genießt das *N. vitripennis*-Weibchen bis zum Hochsommer einen mehr oder weniger konkurrenzfreien Raum (schwarze Schrift für die Wirtsgruppen). Dies gilt um so mehr, je dichter und voluminöser ein Nest gebaut ist. In sehr kompakten Nestern mit hoher Dichte, z.B. im Feldsperlingsnest, ist das Nestinnere besonders gut vor einer interspezifischen Konfrontation abgeschirmt. Sollte die simultane extrinsische Konkurrenz mit eventuell mehreren *D. cavus*-Weibchen in einem einzelnen Nest sehr konzentriert auftreten, so hat das *N. vitripennis*-Weibchen die Option, aktiv in die Tiefe des Nistmaterials auszuweichen. Dort ist dann möglicherweise die intraspezifische Konkurrenz erhöht, was Superparasitismus und damit einhergehend den Anteil von männlichen Nachkommen fördern würde.

Im Anschluß bezieht sich die Beschreibung auf die Abb. 79, in welcher die Wirtssuche entsprechend für *D. cavus*-Weibchen schematisiert dargestellt ist.

A) Bei der Habitatwahl ist eine initiale olfaktorische Reizung durch den Geruch von Nistmaterial nicht ausschlaggebend (Fehlen des großen Pfeiles auf der rechten Seite), letzteres ist also nicht Bedingung bzw. Hauptursache der Fernorientierung und Habitatbesiedlung. Diese erfolgt entweder mehr oder weniger zufällig oder ist durch andere, noch unbekannte Präferenzen, Sinnesleistungen oder abiotische Faktoren bestimmt. Insofern werden größere Nester auch nicht gegenüber den kleineren bevorzugt. Ein fernwirkendes Attraktans stellt jedoch der Geruch von Aas im Vogelnest dar (großer Pfeil links), welcher die Habitatwahl positiv beeinflussen kann. Jedoch ist diese olfaktorische Lockwirkung nicht obligat.

B) Nach Ankunft im Habitat Vogelnest (Mitte der Grafik) könnte eine olfaktorische Stimulation im Nahbereich erfolgen, welche die eigentliche Wirtssuche auslöst. Hierfür kommen die unspezifischen Kairomone potentieller Wirte aus diversen Insektenordnungen in Frage, vielleicht auch deren Stoffwechselprodukte, Exuvien, Kokons etc., oder Aas. Auch taktile Stimulation bei Kontakt mit dem Material ist möglich. Allerdings bewirken diese potentiellen Stimulantien keine derart gesteigerte Orthokinese wie bei *N. vitripennis*, zumindest nicht in der Weise, daß sich die Suchaktivität in kurzer Zeit intensiv auf sämtliche Nestschichten ausdehnt.

C) Die Wirtssuche verläuft zunächst weitgehend oberflächennah bzw. peripher (oberer Nestbereich grün gefärbt). Im Schema soll mit der Färbung jedoch keine radikale, definierte Abgrenzung zum unteren Bereich, dem Nestinneren, assoziiert werden. Einige Weibchen werden auch stets früher in tiefere Nestbereiche vordringen. Die meisten Weibchen parasitieren nun die im eher äußeren Nestbereich lokalisierten Wirte. Diese könnten Puppen von nekro- und coprophagen Fliegen, Präpuppen und Puppen von nidicolen Motten, Jungstadien anderer parasitischer Hymenoptera (fakultativer Hyperparasitismus) oder weitere, noch unbekannte Wirte sein. Die Aktivität der *D. cavus*-Weibchen ist dabei umso mehr auf den relativen Oberflächenbereich konzentriert, je voluminöser, kompakter und dichter die Nester gebaut sind. In Fliegenpuparien besteht jedoch bis zum Hochsommer immer ein sehr hohes Risiko von Multiparasitismus mit *N. vitripennis* (rosa Schrift im schematischen Nestraum). Zwar sind die räuberischen Larven von *D. cavus* bei früher Mehrfachbelegung durch direkte Angriffe überlegen; die ausgesprochen hohe Parasitierungsleistung und Sucheffizienz, die raschere Wirtsausbeutung bzw. schnellere Entwicklung sowie die höheren Schlupfraten von *N. vitripennis* sind jedoch gewichtigere Faktoren, welche die Konkurrenzstärke von *D. cavus* bedeutend abschwächen. Somit sind ihre extrinsische Benachteiligung und Unterlegenheit in bezug auf Ausbeutungskonkurrenz bedeutender einzuschätzen als ihre stadienabhängige intrinsische Dominanz durch Interferenz. An der Nestoberfläche bzw. innerhalb der peripheren Nestschichten kann die Wirtsfindung jedoch ebenfalls durch wirtseigene Kairomone gelenkt bzw. optimiert werden (schwarze Pfeile im schematischen Nestraum). Innerhalb welchen Nahbereiches dies möglich ist, kann nicht angegeben werden. Ein geringerer Grad effizienter Klinotaxis als bei *N. vitripennis* ist möglich. Die Kairomone werden undifferenziert wahrgenommen, d.h. olfaktorisch wird qualitativ, womöglich auch quantitativ, zwischen den einzelnen Wirtsgruppen nicht unterschieden. Wie für einen Generalisten typisch, leiten unspezifische Kairomone zu einer großen Breite potentieller Wirte hin.

Aufgrund der hohen Polyphagie der Larven ist dies biologisch sinnvoll. Eine olfaktorische Beurteilungskapazität der Wirte wäre für das Weibchen unnötig bzw. wurde anhand der polyphagen Ernährung im Laufe der Evolution wahrscheinlich nicht selektiv gefördert.

D) Im Laufe der Saison ist eine zunehmende Ausweitung der Wirtssuche auch in tiefere Nestschichten zu registrieren (senkrechte grüne Pfeile im unteren Bereich), so daß schließlich keine Bevorzugung der Nestoberfläche mehr vorliegt. Diese „Einwanderung“ erfolgt erst im größeren Maße, wenn *N. vitripennis* (phänologisch bedingt) seltener auftritt bzw. inaktiv wird. Vermutbare Gründe für diesen Prozeß sind ein angewachsener intraspezifischer Konkurrenz- bzw. Populationsdruck an der Oberfläche, eine klimatisch bedingte Steigerung der Aktivität und Suchintensität oder ein höherer Anteil von alten Weibchen mit Parasitierungserfahrung im Substrat (Lerneffekte). Dem allmählichen Vordringen ins Nistmaterial wirken jedoch dessen Dichte und Struktur entgegen (kleinere graue „Blockade-Pfeile“ im unteren Bereich). Bei relativer Porösität des Materials und lockerer, schütterer Bauweise wird das Eindringen hingegen begünstigt. Tiefer im Nistmaterial verborgene Wirte werden vielleicht nur ungenügend lokalisiert, da ihre Kairomone durch das dichte Nistmaterial maskiert bzw. abgeschirmt werden. Sie können von *D. cavus* im Nistmaterial offenbar undeutlicher registriert werden als von *N. vitripennis*. Da *N. vitripennis* im inneren Nestbereich zunehmend als Konkurrent ausfällt, ist hier auch eine gesteigerte Parasitierungsleistung an Fliegenpuppen theoretisch möglich. Prinzipiell stünden den *D. cavus*-Weibchen nun auch tiefer im Nistmaterial verborgene Fliegenpuppen als Wirte zur Verfügung, z.B. diejenigen von *Protophthora* spp. In der späteren Saison sind diese jedoch kaum noch vorhanden bzw. überwiegend von *N. vitripennis*-Diapauselarven okkupiert und als Ressource ausgebeutet (gestrichelte Pfeile). Besteht ein Mangel an alternativen Wirten, so wäre in diesem Falle eine Hyperparasitierung der *N. vitripennis*-Diapauselarven in den Fliegenpuparien möglich. Diese führt bei *D. cavus* jedoch nur zu suboptimalem Reproduktionserfolg. Es ist daher zu erwarten, daß andere Wirte in dieser zeitlichen Phase präferiert werden, so daß sich eine metachrone interspezifische Konkurrenz kaum manifestiert.

Die in der Einleitung aufgestellten Arbeitshypothesen konnten weitgehend bestätigt werden. Die Hypothesen 1.-3. werden durch die Resultate der Freilanduntersuchung sowie des Laborexperimentes gestützt, die Hypothesen 4.-6. durch diejenigen der Olfaktometerversuche. Abschließend soll die reale interspezifische Konkurrenz der beiden nidicolen Parasitoidenarten im Nesthabitat eingeschätzt werden.

Hierzu sollen die wichtigsten Faktoren aufgezählt werden, welche zu einer extrinsischen und somit auch intrinsischen Konkurrenzreduktion und zu einer Nischendifferenzierung beitragen.

Hierbei sind zu nennen:

- Eine angedeutete phänologische Inkoinzidenz.
- Divergierende Gebietspräferenzen.
- Unterschiedliche Initialreize für die Habitatwahl.
- Verschieden stark ausgeprägte Orthokinese und / oder Klinotaxis.
- Unterschiedliche Intensitäten und räumliche Entfaltungen der Wirtssuche.

- Daraufhin räumliche Nischenkompartimentierung durch Dispersionsunterschiede im Nestsubstrat.
- Eine hohe Anzahl von alternativen Wirten für *D. cavus* im Nestmilieu, daraufhin eine geringere Bedeutung der mit *N. vitripennis* geteilten Wirtsgruppe in ihrem Wirtsspektrum.
- Die extrinsische Überlegenheit von *N. vitripennis* beim Auffinden und Parasitieren von Fliegenpuppen.
- Eine in der phänologischen Überschneidungsphase bessere Ausnutzung des Nesthabitates und -substrates durch *N. vitripennis* (auch bedingt durch die evolutiv enge Anpassung an die habitatspezifischen Wirte, *Protocalliphora* spp.).
- Die Relativierung der Bedeutung des Nesthabitates für die Populationsdynamik besonders von *D. cavus*, da es vermutlich ein gleichzeitiges Auftreten in anderen Habitattypen oder Biochorien gibt.

Unter Berücksichtigung dieser Punkte erscheint ein intensiver interspezifischer Konkurrenzdruck zwischen den beiden Arten im Vogelnest unwahrscheinlich. Daraufhin wäre die intraspezifische Konkurrenz bedeutend höher einzuschätzen als die interspezifische. Dies läßt vermuten, daß Multiparasitismus und somit eine intrinsische Konkurrenz an denselben Wirtsindividuen relativ selten auftreten, zumindest jedoch keinen bedeutenden populationsregulativen Einfluß ausüben. Vielmehr wird durch die aufgezeigten Aspekte der Nischendifferenzierung eine partielle Nischenüberlappung beider Spezies im Nesthabitat tolerierbar. Zwar gibt es Abschwächungen und Variationen hinsichtlich der einzelnen Faktoren, bei Einschätzung der Konkurrenz muß aber deren summierte Wirkung beurteilt werden. Bei einem Zusammenspiel aller aufgezeigten Faktoren unter natürlichen Verhältnissen ist die stabile Koexistenz beider Arten im Habitat Vogelnest gewährleistet.

5. Zusammenfassung

Nasonia vitripennis und *Dibrachys cavus* (Hymenoptera: Pteromalidae) sind zwei gregäre Ektoparasitoide, die in Vogelnestern Puppen von ornithoparasitischen und nekro- bzw. coprophagen Fliegen parasitieren. Während *D. cavus* äußerst polyphag ist und ein sehr breites Wirtsspektrum aufweist, ist dasjenige von *N. vitripennis* auf Puppen cyclorrhapher Diptera beschränkt. Die natürlichen Hauptwirte von *N. vitripennis* sind hierbei die Puppen der Vogelblutfliegen (*Protocalliphora* spp.). Das Ausmaß der extrinsischen und intrinsischen interspezifischen Konkurrenz sollte im Freiland und in Laborexperimenten anhand von Aspekten der Wirtssuche geklärt werden. Es wurde vermutet, daß die Habitatfindung sowie die Wirtssuche von *N. vitripennis* im Vogelnest enger an das Nistmaterial gebunden sind als bei *D. cavus*. Bezüglich der Wirtssuche in diesem Substrat würde sich dies dahingehend äußern, daß die *N. vitripennis*-Weibchen das Nistmaterial gründlicher durchsuchen als diejenigen von *D. cavus* und daraufhin auch tiefer in das Material vordringen. Olfaktorisch wäre aufgrund der engeren Habitat- und Wirtsgruppenbindung von *N. vitripennis* eine stärkere Reaktion auf das Nistmaterial und die Fliegenpuparien selbst anzunehmen, während *D. cavus* als Generalist olfaktorisch eher unspezifisch einzuschätzen wäre.

Durch Probennahmen in insgesamt 90 Vogelnestern während einer zweisaisonalen Freilanduntersuchung war zunächst die Dispersion beider Arten im Vogelnest aufzuzeigen. Unter den Brutvogelarten dominierten Kohl- und Blaumeise, Feldsperling und Star. In drei Probengebieten wurden jeweils 2 poröse Probenröhrchen pro Nistkasten und Woche eingebracht. Eine Probe wurde jeweils an der Nestoberfläche ausgelegt, eine tief ins Nistmaterial eingebettet. Jedes Röhrchen enthielt 5 Puparien von *Calliphora vomitoria* (Diptera: Calliphoridae). Alle schlüpfenden Imagines waren getrennt nach Geschlechtern auszuzählen sowie sämtliche Wirtspuparien zu sezieren, um abgestorbene Jungstadien oder Diapauselarven zu registrieren. Wesentliche Artunterschiede, die in der ersten Saison aufgedeckt werden können, sind in der zweiten zu verifizieren. Zunächst zeigt sich für beide Spezies, daß ihre Aktivität in den Nistkästen erst zum Ende der Brutperiode, im späten Mai, einsetzt und nicht parallel zum Brutgeschäft stattfindet. Die bedeutendste phänologische Überlappung ereignet sich während der Monate Juni, Juli und (bereits geringer) August. Ein Dominanzwechsel innerhalb dieser Zeit wird in der 1. Saison deutlich: *N. vitripennis* dominiert bis Mitte Juli, danach aber *D. cavus*. Ab Ende Juni produzieren die *N. vitripennis*-Weibchen jedoch zunehmend Diapauselarven. Von *D. cavus* waren keine Diapauselarven zu registrieren. Die 2. Saison erwies sich, vermutlich bedingt durch klimatische Faktoren, für *N. vitripennis* insgesamt als ungünstiger, was auch im Zusammenhang mit der reduzierten Brutaktivität der Vögel stehen dürfte. Gebietspräferenzen werden offenbar: *N. vitripennis* bevorzugt naturbelassenere Gebiete mit dichter Vegetation bzw. Bewaldung, *D. cavus* offenere, nutzungsgeprägtere Flächen. Die Trennung der Werte hinsichtlich der Probenlage im Vogelnest ergibt folgende Befunde: Für *N. vitripennis* resultieren bezüglich der Häufigkeit des Schlupfereignisses, der mittleren Anzahl parasitierter Puppen pro Probe sowie für die Anzahl produzierter Nachkommen pro Probe keine Unterschiede zwischen den Probenlagen. Unter Berücksichtigung von Gewicht und Nesthöhe wurden pro Saison sämtliche Nester, in denen Parasitierungen auftraten, in zwei Klassen unterschiedlicher Nestgröße aufgeteilt.

Auch bei separater Auswertung innerhalb der Nestklassen ergeben sich für *N. vitripennis* keine signifikanten Unterschiede zwischen den Probenlagen. Allerdings ist sie häufiger in den voluminöseren Nestern aktiv. Dies ist möglicherweise mit der hier höheren Quantität an olfaktorisch attraktivem Nistmaterial zu erklären. Ferner ist aufzuzeigen, daß der weitaus größte Teil aller ausgebrachten Proben von der Art gleich paarweise parasitiert wurden. Für *D. cavus* dagegen ergibt sich anhand der Häufigkeit des Schlupfereignisses eine signifikante Bevorzugung der Oberflächenprobe. Innerhalb des Nistmaterials parasitieren *D. cavus*-Weibchen weitaus seltener als diejenigen von *N. vitripennis*. Bei Trennung in die Nestklassen gilt dieses Ergebnis in der 1. Saison nur für die größeren Nester, in der 2. Saison jedoch für beide Klassen. Die mittlere Anzahl parasitierter Wirte pro Röhrchen ist an der Oberfläche stets signifikant höher als im Nistmaterial. Die Zahl produzierter Nachkommen pro Probennahme erweist sich zwar insgesamt als weniger geeignet, um die vorwiegend oberflächennahe Aktivität der *D. cavus*-Weibchen aufzuzeigen, ergibt jedoch ebenfalls einige Signifikanzen zugunsten der Oberfläche. Da in der Mehrheit der Fälle die ausgebrachten Probenpaare pro Nest und Woche nicht vollständig, sondern lediglich diejenigen Proben an der Oberfläche parasitiert wurden, ist auf eine geringere Sucheffizienz von *D. cavus* im Vergleich zu *N. vitripennis* zu schließen. Auch ist die Zahl der Proben, aus denen Imagines beider Spezies schlüpften, an der Nestoberfläche größer als im Nistmaterial. Dies gilt ebenfalls für einzelne Puparien mit Multiparasitismus. Ein höherer extrinsischer und intrinsischer Konkurrenzdruck an der Nestoberfläche ist daraufhin zu vermuten. Erfolgt für beide Probensaisons eine Trennung in zwei zeitliche Perioden, so stellt sich der Unterschied bei *D. cavus* bezüglich der Probenlage hauptsächlich in der ersten Phase dar. Im Hoch- und Spätsommer, wenn die Präsenz von *N. vitripennis* in den Nestern deutlich abnimmt, wird er zusehends schwächer. Dieses zunehmende „Nachrücken“ der *D. cavus*-Weibchen ins Nistmaterial mag mit einer erhöhten intraspezifischen Individuendichte im Habitat, klimatisch oder aber auch durch die Abschwächung der interspezifischen Konkurrenz mit *N. vitripennis* begründbar sein. Auch der höhere Anteil von Weibchen mit Ansticherfahrung im Habitat könnte hier eine Rolle spielen.

N. vitripennis trat entgegen einer vermuteten Höhenpräferenz in niedrig angebrachten Kästen ($\leq 2,0$ m Höhe) regelmäßig auf, wenn diese ein frisches Nest enthielten. *D. cavus* war jedoch signifikant häufiger als *N. vitripennis* in denjenigen Kästen zu finden, die ein vorjähriges Nest beinhalteten. Dies indiziert die enge Bindung letzterer Art an frisches, vermutlich geruchsintensiveres Nistmaterial im Gegensatz zum Generalisten. Die in einer zusätzlichen Woche ausgebrachten Puparien mit Diapauselarven von *N. vitripennis* erwiesen sich im Vergleich zum Primärwirt *C. vomitoria* als für *D. cavus* nur suboptimal nutzbare Ressource.

Die im Freiland relativ grob nachgewiesenen Artunterschiede waren in einem umfangreichen Laborexperiment zu untersuchen. In abdeckbaren Glasbecken wurden drei verschiedene Substrate getestet: Zwei Vogelnesttypen sowie ein Fremdsubstrat, das weder Form und Bausubstanz, noch den Geruch von Nistmaterial aufwies. Für die Simulation des Nesthabitates kamen voluminöse Feldsperlings- und Meisennester zum Einsatz, als Fremdsubstrat Heimtierspäne. Innerhalb dieser Substrate sollten drei vertikale Wirtspositionen erzeugt werden: An der Oberfläche sowie in 2,5 cm oder 5 cm Tiefe.

Pro Schicht wurden 5 Puparien von *C. vomitoria* separat eingebracht: Entweder bloßliegend an der Oberfläche oder senkrecht in das Material auf 2,5 cm bzw. 5 cm Tiefe eingeführt. Letzteres erfolgte mit Hilfe von Stäbchen, an denen jeweils eine Wirtspuppe befestigt war. Für die Dauer von einer Woche wurden von jeder Art 5 Weibchen gemeinsam in die Becken gesetzt sowie zur Kontrolle lediglich 5 Weibchen einer Art separat. Anschließend wurden die Puparien aus den Substraten entfernt und einzeln verwahrt, bis Imagines schlüpften. Diese waren getrennt nach Geschlechtern auszuzählen. Das zusätzliche Sezieren der Puparien diente dem Auffinden abgestorbener Parasitoidenstadien. Im Konkurrenzansatz schlüpften bei einer Stichprobe von 1060 Puparien *N. vitripennis*-Imagines allein aus ca. 88 % der Wirte, während *D. cavus*-Imagines allein sowie beide Arten gemeinsam aus relativ geringen Anteilen schlüpften (ca. 5 % bzw. 7 %). Bei simultaner interspezifischer Konkurrenz mit Möglichkeit zur räumlich-vertikalen Dispersion dominiert die sowohl an das Habitat als auch an die Wirtsgruppe enger adaptierte *N. vitripennis* beträchtlich über die polyphage Konkurrenzart. Die statistische Auswertung erfolgte für die absoluten Häufigkeiten der Schlupfereignisse sowie für die durchschnittliche Zahl schlüpfender Imagines pro Wirtspuparium. Die Konkurrenz manifestierte sich sowohl intrinsisch (bei Multiparasitismus) als auch extrinsisch (zwischen den eingesetzten Weibchen).

Die folgenden Resultate werden zum Teil erst im statistischen Vergleich mit den monospezifischen Kontrollansätzen aufgedeckt. Für *N. vitripennis* ergibt sich an der Oberfläche aller Substrate eine signifikante Reduktion der Schlupfhäufigkeiten sowie der mittleren Schlupfraten pro Puparium. Ein negativer Effekt der Präsenz von *D. cavus* ist also an der Oberfläche nachweisbar, nicht jedoch innerhalb des Materials. Zwischen 2,5 cm und 5 cm Tiefe, wo die betrachteten Werte signifikant höher liegen, resultieren keine Unterschiede. Ferner traten Puparien mit Multiparasitismus am häufigsten an der Oberfläche auf. Interferenz reduzierte hier die Schlupfraten von *N. vitripennis*, da die räuberischen Larven von *D. cavus* Jungstadien des Konkurrenten angreifen und abtöten. Somit ist nur bei *N. vitripennis* eine erhöhte Mortalität von Larven und jungen Puppen nachweisbar: Sie ist innerhalb des Konkurrenzansatzes an der Oberfläche signifikant höher als in den Tiefenstufen, wo der Grad an Multiparasitismus und intrinsischer Konkurrenz geringer war. Im Kontrollansatz ist für die Nachkommen von *N. vitripennis* wiederum insgesamt eine deutlich geringere Mortalität als im Konkurrenzansatz aufzeigbar.

Die Konzentration der Wirtssuche von *D. cavus* auf die Substratoberflächen ist anhand der Häufigkeiten signifikant nachzuweisen. Dieses Verhalten wurde durch die Anwesenheit von der effizienten *N. vitripennis* nicht modifiziert. Der Substratfaktor wirkte sich im Konkurrenzansatz insofern aus, als *N. vitripennis* in den Vogelnestern begünstigt wurde, was auf ihre engere Anpassung an dieses spezielle Habitat schließen läßt. *D. cavus* jedoch erzielte erhöhte Raten, auch in der Tiefe, im Fremdsubstrat der Späne. Wie statistische Unterschiede zum Kontrollansatz offenbaren, liegt bei *N. vitripennis* nicht nur eine intrinsische Limitierung durch Interferenz mit *D. cavus* an der Oberfläche vor, sondern auch eine aktive extrinsische Ausweichstrategie. Die mittleren Schlupfraten sind an der Oberfläche im Vergleich zum Kontrollansatz nicht nur signifikant reduziert, was noch mit intrinsischen Faktoren, wie z.B. der Mortalität nach larvaler Interferenz, erklärt werden kann, sondern im Falle des besonders kompakten Sperlingsnestes auch in 2,5 cm und 5 cm Tiefe signifikant erhöht.

Der Konkurrenzdruck an der Oberfläche des Nestes stimulierte die *N. vitripennis*-Weibchen dazu, die in der Tiefe vor *D. cavus* weitgehend abgeschirmten Wirte mit durchschnittlich mehr Eiern zu belegen. Im Zuge der aktiven Reduktion des Multiparasitismus an der Oberfläche wurde daher ein erhöhter Grad von Superparasitismus in der Nesttiefe erzeugt, der sich weniger limitierend bzw. letal auswirkt. Da mit zunehmendem Grade an Superparasitismus von *N. vitripennis*-Weibchen mehr Männchen produziert werden, ist deren Anteil im Mischansatz im Vergleich zum Kontrollansatz erhöht, besonders in den (weniger konkurrenzgeprägten) Tiefenschichten. Für die polyphage, bei Interferenz überlegene *D. cavus* sind derartige extrinsische Ausweichstrategien nicht aufzuzeigen.

Beim Vergleich der beiden Kontrollansätze werden grundsätzliche, also von interspezifischer Konkurrenz unbeeinflusste Suchstrategien innerhalb der simulierten Habitate offenbar. Die Parasitierungsraten der effizienten *N. vitripennis* verteilen sich gleichmäßig auf alle drei erzeugten Tiefenschichten, d.h. die Intensität der Wirtssuche ist sowohl an der Oberfläche als auch in 2,5 cm und 5 cm Tiefe gleich groß. Dies gilt in allen drei Substraten sowohl für die Häufigkeit parasitierter Wirte als auch für die Mittelwerte schlüpfender Imagines pro Puppe. Ein anderes Bild ergibt sich im Kontrollansatz von *D. cavus*. Trotz fehlender interspezifischer Konkurrenz konnten insgesamt nur ca. 20 % der Gesamtparasitierungsleistung von *N. vitripennis* erreicht werden. Dies korreliert mit der artcharakteristischen, oberflächennahen Wirtssuche der *D. cavus*-Weibchen: Der weitaus größte Teil aller gefundenen bzw. parasitierten Wirte war an der Substratoberfläche ausgelegt worden. Die in der Tiefe verborgenen Wirte wurden nur selten oder gar nicht aufgespürt. In den Spänen liegen hier erneut höhere Werte vor als in den Vogelnestern, d.h. das Eindringen ins Substrat und Auffinden der Wirte scheint für die *D. cavus*-Weibchen in den Spänen materialbedingt erleichtert, in dichteren Nestern wie vom Sperling jedoch erschwert zu sein. Während *N. vitripennis* also das gesamte (simulierte) Habitat hinsichtlich des Wirtsangebotes effektiv auszunutzen vermag, ist die Parasitierungsleistung von *D. cavus* prinzipiell dadurch limitiert, daß sich die Wirtssuche auf oberflächennahe Bereiche konzentriert, was offenbar mit zunehmender Materialdichte verstärkt wird.

Zu klären war nun noch, ob die aufgedeckten unterschiedlichen Freilandabundanzen sowie die Erfolgsquoten und Leistungen bei der Wirtssuche durch divergierende olfaktorische Präferenzen fundiert sind. Hierzu wurden beide Arten sowohl gleichzeitig als auch separat in einem Olfaktometer getestet. Hinter einer zylindrischen Versuchskammer, die von zwei Gazeflächen abgegrenzt wurde, war ein drehbares Gestell aus drei Röhren positioniert, von denen pro Ansatz zwei mit den relevanten Substraten zu füllen waren. Ein Ventilator sorgte für eine kontinuierliche Luftströmung durch die Apparatur. Phototaktisch wurden die eingesetzten Wespen innerhalb der Versuchskammer auf die vertikale Beobachtungsfläche, das GazeNetz vor den Röhren, gelockt, auf der sie sich frei verteilten. Zwei prinzipielle Methoden zur Datenerhebung erwiesen sich als geeignet: Zum einen wurden die Überquerungen der Sektoren durch die eingesetzten Weibchen innerhalb gegebener Zeitspannen ausgezählt, zum anderen die Aufenthaltsdauer einzelner Weibchen innerhalb der Sektoren gemessen. Da die rasche Rückkehr eines Weibchens in den attraktiven Bereich im Falle der ersten Methode einen zusätzlichen Wert ausmachte, bei der zweiten jedoch eine Fortsetzung der Messung, korrelierten beide Erfassungsweisen positiv miteinander.

Zum Einsatz kamen sowohl habitatrelevante Substanzen als auch die Wirte selbst in verschiedenen Qualitäten und Quantitäten. Stellvertretend für das Nesthabitat wurde Nistmaterial aus Meisen-, Feldsperlings- sowie Starennestern verwendet und sowohl pur als auch in Kombination mit darin verborgenen Fliegenpuparien bzw. Aas (2 juvenilen Meisen) getestet. Zusätzlich wurden 20 junge, mittelalte und alte sowie lediglich 10 mittelalte Puparien von *C. vomitoria* separat eingesetzt, außerdem auch Aas allein.

Ferner wurde getrocknetes Laubmoos, das die wesentliche Bausubstanz der Meisennester darstellt, geprüft, außerdem als Alternativwirt 20 Puppen der Braunen Hausmotte *Hofmannophila pseudospretella* (Lepidoptera: Oecophoridae).

Es können höchst signifikante Artunterschiede mit beiden Auswertungsmethoden nachgewiesen werden. Insgesamt stellte sich *N. vitripennis* als aktiver dar. Höhere Grade von Orthokinese und Klinotaxis als bei *D. cavus* wirkten hierbei vermutlich ein. *N. vitripennis* präferierte deutlich alle Proben mit Nistmaterial. Besonders intensive Reaktionen provozierte hier das Material aus Meisennestern sowohl alleine als auch in Kombination mit Fliegenpuparien bzw. Aas. Ebenfalls signifikante, wenn auch in Relation zum Nistmaterial geringere Reaktionen provozierten die separaten Wirtspuparien sowie das Aas. Selbst auf das getrocknete Laubmoos wurde signifikant reagiert, so daß anzunehmen ist, daß die pure pflanzliche Bausubstanz eine attraktive Komponente der Gesamtwirkung ausmacht. Die zusätzlichen Kairomone stellen sich erst durch animalische Quellen, d.h. Vögel und die nidicole Arthropodenfauna, im Nistmaterial ein. Durch die Kombination von Nistmaterial mit Fliegenpuparien oder Aas wird die Intensität der olfaktorischen Lockwirkung leicht gesteigert. Der Geruch des puren Nistmaterials stellt für *N. vitripennis* jedoch das bedeutendste Attraktans dar.

D. cavus dagegen zeigte keine oder nur sehr geringe Reaktionen auf das pure Nistmaterial aller Vogelarten, sowie relativ geringe auf dessen Kombination mit Puparien und Aas. Hingegen wurden positive Reaktionen, die den betreffenden von *N. vitripennis* vergleichbar waren, auf die bloßliegenden Aggregationen von Puparien sowie auf das Aas festgestellt. Das getrocknete Laubmoos war offenbar gänzlich unattraktiv. Das einzige Substrat, bei dem *D. cavus* die Konkurrenzart hinsichtlich der Resonanz weit übertraf, waren die Mottenpuppen. Die Intensität der Reaktion war für bloßliegende Wirtspuparien von *C. vomitoria* bzw. für tote Jungvögel höher als für dieselben in Kombination mit Nistmaterial. Im Gegensatz zu *N. vitripennis* wurden die wirtseigenen Kairomone sowie das Aas offenbar innerhalb des Nistmaterials schwächer registriert. Beide Arten reagierten auf alte Wirtspuparien intensiver als auf junge. Dies spricht dafür, daß es wirtseigene Kairomone gibt, deren Intensität mit ansteigendem Puparienalter offenbar verstärkt wird. Für das Auffinden unbeweglicher Wirte wie Puppen (Ausfall von Vibrotaxis bei der Wirtssuche) wäre dies sinnvoll. Die Quelle der für die Attraktivität der Puparien verantwortlichen Infochemikalien kann jedoch nicht genau bestimmt werden. Die Ergebnisse legen nahe, daß *N. vitripennis* enger an das Nesthabitat angepaßt ist und das Nistmaterial eine olfaktorisch relevante Grundvoraussetzung für ihre Habitatbesiedlung darstellt. *D. cavus* dagegen zeigt unspezifische olfaktorische Präferenzen, die für einen polyphagen Generalisten typisch sind. Dies wird allein daran deutlich, daß trotz einer vermutbaren Konditionierung an den Fliegenwirt im Laufe der langjährigen Zucht kein signifikanter Unterschied der Reaktionen auf Fliegen- oder Mottenpuppen resultiert.

Auch werden quantitative Variationen wahrscheinlich nicht derart differenziert beurteilt wie von *N. vitripennis*. Beide Arten reagieren jedoch intensiv auf Aas, so daß dessen Auftreten in Nistkästen eine interspezifische Konkurrenz erhöhen dürfte, wie sich auch schon im Freiland andeutete. Da unerfahrene Weibchen verwendet wurden, ist die Aussage zu treffen, daß grundlegende olfaktorische Präferenzen, besonders relevant für die initiale Habitatbesiedlung, angeboren sind. Während die Abundanz von *N. vitripennis* im Vogelnest olfaktorisch zu begründen ist, bleibt weiterhin ungeklärt, weshalb dort auch *D. cavus* so häufig auftritt. Die hierfür verantwortlichen Mechanismen bzw. Stimulantien sind offenbar nicht nur olfaktorischer Natur, da das Nistmaterial keine attraktive Wirkung ausübt. Aas könnte die Lockwirkung erhöhen, ist aber keine prinzipielle Voraussetzung für die Besiedlung durch *D. cavus*.

Bei letzterer ist für das Gesamtfazit der Ergebnisse zu bedenken, daß die Puppen cyclorrhapher Fliegen im nidicolon Milieu lediglich einen Teil des gesamten Wirtsspektrums ausmachen sowie Lernprozesse die Effizienz bei der Wirtssuche steigern könnten. Außerdem sind die aufgezeigten Ausweichmechanismen besonders in der Phase der wesentlichen Habitatüberlappung relevant, während sich im Hoch- und Spätsommer für *D. cavus*, nach Wegfall der effizienten *N. vitripennis*, ein „konkurrenzfreier“ Raum erschließt. Welche Wirte dann hauptsächlich parasitiert werden, ist noch nicht anzugeben.

Zum Abschluß werden die Resultate hinsichtlich der unterschiedlichen Dispersion im Vogelnest sowie der olfaktorischen Präferenzen, auch anhand zweier schematischer Darstellungen, miteinander in Einklang gebracht. Das Ausmaß der realen interspezifischen Konkurrenz im Habitat des Vogelnestes wird eingeschätzt. Die aufgezeigten Artunterschiede tragen vermutlich bedeutend zu einer Nischendifferenzierung und somit einer Reduktion der intrinsischen Konfrontation bei. Die interspezifische Konkurrenz wird dadurch wesentlich geringer als die intraspezifische, so daß eine stabile Koexistenz gewährleistet ist. Olfaktorische Mechanismen lenken bzw. verstärken die prinzipiell vorhandenen räumlichen Suchstrategien. Beides befürwortet die Schlußfolgerung, daß die bedeutend besser adaptierte, spezialisiertere *N. vitripennis* das gemeinsam genutzte Wirtsangebot im Vogelnest in allen Straten höchst effizienter auszunutzen vermag als die polyphage *D. cavus*.

6. Danksagung

Meinem Betreuer, Herrn **Prof. Dr. Rudolf Abraham**, danke ich für die Vergabe des Arbeitsthemas sowie für seine kontinuierliche, freundliche Beratung und viele hilfreiche Gespräche und Anregungen im Laufe der Entstehung dieser Arbeit, sowie für deren Begutachtung.

Herrn **Prof. Dr. Hans Strümpel** danke ich für die freundliche Bereitschaft zur Zweitbegutachtung der vorliegenden Arbeit.

Herrn **Dipl.-Biol. Marc Török** danke ich für die intensive, kritische Durchsicht meiner Arbeit und zahlreiche, nützliche Hinweise, sowie für viele persönliche, anregende Diskussionen im Laufe der vergangenen Jahre.

Frau **Dr. Hilke Schröder** danke ich für die Durchsicht meiner Arbeit sowie für ihre Ratschläge und Anregungen während der letzten Jahre.

Herrn **Rudolf Kopplin**, meinem Patenonkel, möchte ich für seine praktische und technisch-handwerkliche Hilfe innerhalb seiner Schulwerkstatt bei der Anfertigung des Olfaktometers danken.

Bei Herrn **Hans-Helmut Dürnberg** und dem **NABU Elmshorn** möchte ich mich für die freundliche Genehmigung, in den Schutzgebieten Stabel und Altenmühlen meine Freilanduntersuchung durchführen zu dürfen, bedanken.

Herrn **Heino Susott** und dem Hamburger **Umweltzentrum Karlshöhe** danke ich für die freundliche Erlaubnis, die im Gebiet vorhandenen Nistkästen für meine Freilanduntersuchung nutzen zu können.

Mein besonderer Dank gilt meinen Eltern, **Dr. Rudolf und Inge Schlein**, für ihre jahrelange und vertrauensvolle, große Unterstützung, ihre Beratung, Anteilnahme, Verlässlichkeit und Hilfe auf jede erdenkliche Weise.

7. Literatur

- Ables, J.R. & Shepard, M. (1974): Responses and competition of the parasitoids *Spalangia endius* and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) at different densities of house fly pupae. – Can. Entomol. 106: 825-830.
- Abraham, R. & König, H. (1977): Der Einfluss der Temperatur auf die Anstichaktivität bei *Nasonia vitripennis* und *Spalangia nigra* (Chalcid.: Pteromalidae). – Entomophaga 22 (3): 299-308.
- Abraham, R. (1984): Über Insekten aus Vogelnestern. – Vogelkundliche Hefte Edertal 10: 7-12.
- Abraham, R. (1985): *Nasonia vitripennis* an insect from bird's nests (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). – Entomol. Gener. 10 (2): 121-124.
- Abrams, P. (1980): Some comments on measuring niche overlap. – Ecology 61 (1): 44-49.
- Abromeit, N. (1999): Untersuchungen zur Wirtssuche der in Vogelnestern lebenden Pteromalidae *Dibrachys* cf. *cavus* (Chalcidoidea, Hymenoptera) in Abhängigkeit von der Höhe. – Diplomarbeit im Fachb. Biol. der Univ. Hamburg: 70 S.
- van Alebeek, F.A.N. & Rojas-Rousse, D. & Leveque, L. (1993): Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. – Entomol. Exp. Appl. 69 (1): 21-31.
- van Alphen, J.J.M. & Van Lenteren, J.C. & Nell, H.W. & Eebes, H. (1984): The response of a polyphagous parasitoid (*Leptopilina heterotoma* (Thomson)) to a kairomone produced by one of its hosts (*Drosophila melanogaster* Meigen). – Neth. J. Zool. 34 (2): 215-219.
- van Alphen, J.J.M. & Vet, L.E.M. (1986): An evolutionary approach to host finding and selection. – In: Waage, J. & Greathead, D. (eds.): Insect Parasitoids. Academic Press, London: 23-61.
- van Alphen, J.J.M. & Nordlander, G. & Eijs, I. (1991): Host habitat finding and host selection of the *Drosophila* parasitoid *Leptopilina australis* (Hymenoptera, Eucoilidae), with a comparison of the niches of European *Leptopilina* species. – Oecologia 87: 324-329.
- Amarasekare, P. (2000): Spatial dynamics in a host-multiparasitoid community. – J. Anim. Ecol. 69 (2): 201-213.
- 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: 225-264.
- Azab, A.K. & Tawfik, M.F.S. & Awadallah, A.K. (1967): Biology of *Nasonia vitripennis* Walker (Hym., Pteromalidae). – Bull. Soc. Entomol. Egypte 51: 469-482.
- van Baaren, J. & Nénon, J.P. (1996): Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. – Entomol. Exp. Appl. 81 (1): 61-69.

- Bai, B. & Mackauer, M. (1991): Recognition of heterospecific parasitism: Competition between aphidiid, *Aphidius ervi*, anaphelinid, *Aphelinus asychis*, parasitoids of aphids (Hymenoptera: Aphidiidae, Aphelinidae). – J. Insect Behav. 4 (3): 333-346.
- Begon, M.E. & Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1998): Ökologie. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, 750 S.
- Bell, W.J. (1986): Responses of arthropods to temporal chemical stimulus changes: simulation of a humidity differential and a pheromone plume. – In: Payne, T.L. & Birch, M.C. & Kennedy, C.E.J. (eds.): Mechanisms in insect olfaction. Clarendon Press, Oxford: 139-148.
- Bendel-Janssen, M. (1962): Ein weiterer Beitrag zur Parasitierung von *Apanteles glomeratus* L. (Hym., Brac.), Parasit in *Pieris brassicae* L. (Lep., Pier.) – Zschr. Pflanzenkrankh. und Pflanzensch. 69: 526-529.
- Bennett, G.F. & Whitworth, T.L. (1991): Studies on the life history of some species of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae). – Can. J. Zool. 69: 2048-2058.
- Bertschy, C. & Turlings, T. C. J. & Belotti, A.C. & Dorn, S. (1997): Chemically-mediated attraction of three parasitoid species to mealybug-infested cassava leaves. – Florida Entomol. 80 (3): 383-395.
- Bjorksten, T.A. & Hoffmann, A.A. (1995): Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma*. – Entomol. Exp. Appl. 76: 49-58.
- den Boer, P.J. (1985): Exclusion, competition or coexistence ? A question of testing the right hypotheses. – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 23: 259-274.
- Bogahawatte, C.N.L. & van Emden, H.F. (1996): The influence of the host plant of diamond-back moth (*Plutella xylostella*) on the plant preferences of its parasitoid *Cotesia plutellae* in Sri Lanka. – Physiol. Entomol. 21: 93-96.
- Bortz, J. & Lienert, G.A. & Boehnke, K. (1990): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. – Springer-Verlag, Berlin u.a., 939 S.
- Bortz, J. (1993): Statistik für Sozialwissenschaftler. – Springer-Verlag, Berlin u.a., 4. Aufl., 753 S.
- Bouton, C.E. & McPherson, B.A. & Weis, A.E. (1980): Parasitoids and competition. – Amer. Nat. 116: 876-881.
- Burks, B. D. (1979): Family Pteromalidae. In : K.V. Krombein, P.D. Hurd Jr., D.R. Smith and B.D. Burks (eds.): Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico. – Smithsonian Institution Press, Washington, Vol. 1: 768-835.
- Burt, E.H. jr. & Chow, W. & Babbitt, G.A. (1991): Occurrence and demography of mites of tree swallow, house wren, and eastern bluebird nests. – In: Loye, J.E. & Zuk, M. (eds.): Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour. Oxford Univ. Press: 104-122.

- Camors, F.B. Jr. & Payne, T.L. (1972): Response of *Heydenia unica* (Hymenoptera: Pteromalidae) to *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) pheromones and a host-tree terpene. – Ann. Entomol. Soc. Amer. 65 (1): 31-33.
- Carter, D.J. (1984): Pest Lepidoptera of Europe (with special reference to the British Isles). – Dr. W. Junk Publishers, Series Entomologica, Dordrecht, 431 S.
- Chabora, P.C. & Pimentel, D. (1966): Effect of host (*Musca domestica* Linnaeus) age on the pteromalid parasite *Nasonia vitripennis* (Walker). – Can. Entomol. 98: 1226-1231.
- Chiri, A.A. & Legner, E.F. (1982): Host searching kairomones alter behavior of *Chelonus* sp. nr. *curvimaculatus*, a hymenopterous parasite of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Saunders). – Environ. Entomol. 11: 452-455.
- Chiri, A.A. & Legner, E.F. (1986): Response of three *Chelonus* (Hymenoptera: Braconidae) species to kairomones in scales of six Lepidoptera. – Can. Entomol. 118: 329-333.
- Clark, L. (1991): The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by European starlings. – In: Loye, J.E. & Zuk, M. (eds.): Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour. Oxford Univ. Press, Oxford: 205-221.
- Collier, T. R. & Hunter, M.S. (2001): Lethal interference competition in the whitefly parasitoids *Eretmocerus eremicus* and *Encarsia sophia*. – Oecologia 129(1): 147-154.
- Cornell, H. & Pimentel, D. (1978): Switching in the parasitoid *Nasonia vitripennis* and its effects on host competition. – Ecology 59(2): 297-308.
- Cortesero, A.M. & Monge, J.P. & Huignard, J. (1993): Response of the parasitoid *Eupelmus vuilleti* to the odours of the phytophagous host and its host plant in an olfactometer. – Entomol. Exp. Appl. 69 (2): 109-116.
- Couty, A. & Kaiser, L. & Huet, D. & Pham-Delegue, M.-H. (1999): The attractiveness of different odour sources from the fruit-host complex on *Leptopilina boulardi*, a larval parasitoid of frugivorous *Drosophila* spp. – Physiol. Entomol. 24: 76-82.
- Darling, D.C. & Werren, J.H. (1990): Biosystematics of *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae): Two new species reared from bird's nests in North America. – Ann. Entomol. Soc. Amer. 83 (3): 352-370.
- Day, W.H. (1969): Biological notes on *Dibrachys cavus*, a secondary parasite attacking parasites (*Bathyplectes* spp.) of the alfalfa weevil in the Eastern United States. – J. Econ. Entomol. 62 (5): 1225-1226.
- Diehl, J. M. & Staufenbiel, T. (2001): Statistik mit SPSS Version 10.0. – Verlag D. Klotz, Eschborn, 1. Aufl., 716 S.
- van Dijken, M.J. & van Alphen, J.J.M. (1998): The ecological significance of differences in host detection behaviour in coexisting parasitoid species. – Ecol. Entomol. 23: 265-270.
- Doutt, R.L. (1959): The biology of parasitic Hymenoptera. – Annu. Rev. Entomol. 4: 161-182.

- Eben, A. & Benrey, B. & Sivinski, J. & Aluja, M. (2000): Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). – Environ. Entomol. 29 (1): 87-94.
- 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.
- Erickson, E.H. & Medenwald, R. (1979): Parasitism of queen honeybee pupae by *Melittobia acasta*. – J. Apic. Res. 18 (1): 73-76.
- Fabritius, K. & Klunker, R. (1991): Die Larven- und Puparienparasitoide von synanthropen Fliegen in Europa. – Merkblätter über angew. Parasitenkunde und Schädlingsbekämpfung Nr.32. Beilage zu Angew. Parasitologie 32 (1): 1-24.
- Finch, S. (1986): Assessing host-plant finding by insects. – In: Miller, J.R. & Miller, T.A. (eds.): Insect-Plant Interactions. Springer series in experimental entomology, Springer Verlag, Heidelberg: 23-63.
- Fischer, S. & Samietz, J. & Wäckers, F.L. & Dorn, S. (2001): Interaction of vibrational and visual cues in parasitoid host location. – J. Comp. Physiol. A 187: 785-791.
- Flanagan, K.E. & West, S.A. & Godfray, H.J. (1998): Local mate competition, variable fecundity and information use in a parasitoid. – Anim. Behav. 56: 191-198.
- Floate, K. & Khan, B. & Gibson, G. (1999): Hymenopterous parasitoids of filth fly (Diptera: Muscidae) pupae in cattle feedlots. – Can. Entomol. 131: 347-362.
- Gauthier, N. & Sanon, A. & Monge, J.P. & Huignard, J. (1999): Interspecific relations between two sympatric species of Hymenoptera, *Dinarmus basalis* (Rond) and *Eupelmus vuilleti* (Craw), ectoparasitoids of the Bruchid *Callosobruchus maculatus* (F). – J. Insect Behav. 12 (3): 399-413.
- Geden, C.J. (1999): Host location by house fly (Diptera: Muscidae) parasitoids in poultry manure at different moisture levels and host densities. – Environ. Entomol. 28 (4): 755-760.
- Geden, C.J. (2002): Effect of habitat depth on host location by five species of parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Chalcididae) of house flies, *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae), in three types of substrates. – Environ. Entomol.: Im Druck.
- Geervliet, J.B.F. & Ariens, S. & Dicke, M. & Vet, L.E.M. (1998): Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). – Biol. Contr. 11 (2): 113-121.
- 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.
- Glas, P.C.G. & Vet, L.E.M. (1983): Host-habitat location and host location by *Diachasma alloeum* Muesebeck (Hym.; Braconidae), a parasitoid of *Rhagoletis pomonella* Walsh (Dipt.; Tephritidae). – Neth. J. Zool. 33 (1): 41-54.

- Glinwood, R.T. & Du, Y.-J. & Powell, W. (1999): Responses to aphid sex pheromones by the pea aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius eadyi*. – Entomol. Exp. Appl. 92 (2): 227-232.
- Glutz, U.N.v.B. & Bauer, K.M. (1993a): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13/I : Passeriformes (Teil 4). 1. Muscicapidae - Paridae. – Aula-Verlag, Wiesbaden, 808 S.
- Glutz, U.N.v.B. & Bauer, K.M. (1993b): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13/I : Passeriformes (Teil 4). 2. Sittidae - Laniidae. – Aula-Verlag, Wiesbaden, 549 S.
- Glutz, U.N.v.B. & Bauer, K.M. (1997): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 14/I : Passeriformes (Teil 5). 1. Passeridae. – Aula-Verlag, Wiesbaden, 303 S.
- Godfray, H.C.J. (1994): Parasitoids behavioral and evolutionary ecology. – Princeton University Press, Princeton, 473 S.
- Gold, C.S. & Dahlsten, D.L. (1983): Effects of parasitic flies (*Protophthora* spp.) on nestlings of mountain and chestnut-backed chickadees. – Wilson Bull. 95: 560-572.
- Gold, C.S. & Dahlsten, D.L. (1989): Prevalence, habitat selection, and biology of *Protophthora* (Diptera: Calliphoridae) found in nests of mountain and chestnut-backed chickadees in California. – Hilgardia 57 (2): 1-19.
- Gontarski, H. (1939): Zur Biologie der Schlupfwespe *Dibrachys cavus* (Walk.). – Zschr. Morphol. Ökolog. Tiere 35 (2): 203-220.
- Gontarski, H. (1941): Die Schlupfwespe *Dibrachys cavus* Walk. als Schädling der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. – Forschg. u. Fortschr. 17 (12): 139-140.
- Graham, M.W.R. de V. (1969): The Pteromalidae of North-Western Europe (Hymenoptera, Chalcidoidea). – Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol. Suppl. 16, London, 908 S.
- Grant, J.F. & Noblet, R. (1991): Response of *Brachymeria ovata* (Hymenoptera: Chalcididae) to live and freezer-stored pupae of *Anticarsia gemmatilis* (Lepidoptera: Noctuidae). – Environ. Entomol. 20: 288-291.
- Grasswitz, T.R. (1998): Effect of adult experience on the host-location behavior of the aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). – Biol. Contr. 12 (3): 177-181.
- Güel, A. (1982): Studies on the biology of *Dibrachys boarmiae* (Walker) (Hymen., Pteromalidae) parasitic on *Galleria mellonella* L. – Z. ang. Entomol. 94: 138-149.
- Häusler, R. & Topp, W. (1996): Vogelnistkästen in städtischen Parkanlagen als Entwicklungsherd für Vorratsschädlinge. – Decheniana-Beihefte (Bonn) 35: 503-509.
- Hanks, L. M. & Millar, J.G. & Paine, T.D. & Wang, Q. & Paine, E.O. (2001): Patterns of host utilization by two parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of the eucalyptus longhorned borer (Coleoptera: Cerambycidae). – Biol. Contr. 21 (2): 152-159.

- Hansell, M. (2000): Bird nests and construction behaviour. – Cambridge University Press, Cambridge, 280 S.
- Hastings, A. & Godfray, H.C.J. (1999): Learning, host fidelity, and the stability of host-parasitoid communities. – Amer. Nat. 153 (3): 295-301.
- Hedlund, K. & Vet, L.E.M. & Dicke, M. (1996): Generalist and specialist parasitoid strategies of using odours of adult drosophilid flies when searching for their larval hosts. – Oikos 77: 390-398.
- Henze, O. (1983): Kontrollbuch für Vogelnistkästen in Wald und Garten. – Selbstverlag Dr. Henze, Überlingen am Bodensee, 361 S.
- Hoebeker, 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. – Ann. Entomol. Soc. Amer. 81 (3): 493-497.
- Hogsette, J.A. & Farkas, R. & Coler, R.R. (1994): Hymenopteran pupal parasites recovered from house fly and stable fly (Diptera: Muscidae) pupae collected on livestock and poultry facilities in northern and central Hungary. – Environ. Entomol. 23 (3): 778-781.
- Hogsette, J.A. & Farkas, R. & Thuróczy, C. (2001): Hymenopteran pupal parasitoids recovered from house fly and stable fly (Diptera: Muscidae) pupae collected on livestock facilities in southern and eastern Hungary. – Environ. Entomol. 30 (1): 107-111.
- Holmes, H.B. (1972): Genetic evidence for fewer progeny and a higher percent(age) of males when *Nasonia vitripennis* (Hym., Pteromalidae) oviposits in previously parasitized hosts. – Entomophaga 17: 79-88.
- Hurtrez-Boussés, S. & Perret, P. & Renaud, F. & Blondel, J. (1997): High blowfly parasitic loads affect breeding success in a Mediterranean population of blue tits. – Oecologia 112: 514-517.
- Jacob, H.S. & Evans, E.W. (2000): Influence of experience on the response of *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a nonaphidophagous parasitoid, to aphid odor. – Biol. Contr. 19 (3): 237-244.
- Jacobi, E.F. (1939): Über Lebensweise, Auffinden des Wirtes und Regulierung der Individuenzahl von *Mormoniella vitripennis* (Walker). – Arch. Néerl. Zool. 3: 197-282.
- Jacobs, J. (1985): Konkurrenz und Einnischung - Hat Konkurrenz um Ressourcen eine evolutionsbiologische Bedeutung für die Artenmannigfaltigkeit der Tiere ? – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 23: 243-258.
- Janssen, A. & van Alphen, J.J.M. & Sabelis, M.W. & Bakker, K. (1995): Odour-mediated avoidance of competition in *Drosophila* parasitoids: the ghost of competition. – Oikos 73: 356-366.
- Jermay, T. (1985): Is there competition between phytophagous insects ? – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 23: 275-285.

- 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, O.T. & Lomer, R.A. & Howse, P.E. (1981): Response of male Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata*, to trimedlure in a wind tunnel of novel design. – *Physiol. Entomol.* 6: 175-181.
- 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: 149-156.
- Jones, T.H. & Turner, B.D. (1987): The effect of host spatial distribution on patterns of parasitism by *Nasonia vitripennis*. – *Entomol. Exp. Appl.* 44: 169-175.
- de Jong, R. & Kaiser, L. (1991): Odor learning by *Leptopilina boulardi*, a specialist parasitoid. – *J. Insect Behav.* 4: 743-750.
- Kennedy, J.S. (1986): Some current issues in orientation to odour sources. – In: Payne, T.L. & Birch, M.C. & Kennedy, C.E.J. (eds.): *Mechanisms in insect olfaction*. Clarendon Press, Oxford: 11-25.
- King, B.H. & Skinner, S.W. (1991): Proximal mechanisms of the sex ratio and clutch size responses of the wasp *Nasonia vitripennis* to parasitized hosts. – *Anim. Behav.* 42: 23-32.
- King, B.H. (1993): Sequence of offspring sex production in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*, in response to unparasitized versus parasitized hosts. – *Anim. Behav.* 45: 1236-1238.
- King, B.H., Crowe, M.L. & Skinner, S.W. (1995): Effects of host density on offspring sex ratios and behavioral interactions between females in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). – *J. Insect Behav.* 8 (1): 89-102.
- King, B.H. (1997): Effects of age and burial of house fly (Diptera: Muscidae) pupae on parasitism by *Spalangia cameroni* and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). – *Environ. Entomol.* 26 (2): 410-415.
- King, P.E. & Rafai, J. (1970): Host discrimination in a gregarious parasitoid *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). – *J. Exp. Biol.* 42: 245-254.
- Kluyver, H.N. (1974): The behavior of great tits toward the parasite *Protocalliphora azurea* (Fall). – *Verh. K. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurk. de Tweede Reeks* 63: 77.
- Laing, J. (1937): Host-finding by insect parasites. 1. Observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. – *J. Anim. Ecol.* 6 (2): 298-317.
- Legner, E.F. & Brydon, H.W. (1966): Suppression of dung-inhabiting fly populations by pupal parasites. – *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 59 (4): 638-651.

- Legner, E.F. (1967): Behavior changes the reproduction of *Spalangia cameroni*, *S. endius*, *Muscidifurax raptor*, and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) at increasing fly host densities. – Ann. Entomol. Soc. Amer. 60 (4): 819-826.
- 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. – Ann. Entomol. Soc. Amer. 60 (2): 462-468.
- Legner, E.F. (1977): Temperature, humidity and depth of habitat influencing host destruction and fecundity of muscoid fly parasites. – Entomophaga 22 (2): 199-206.
- Lei, G. & Hanski, I. (1998): Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation. – J. Anim. Ecol. 67 (3): 422-433.
- van Lenteren, J.C. (1991): Encounters with parasitized hosts: To leave or not to leave a patch. – Neth. J. Zool. 41 (2-3): 144-157.
- Leveque, L. & Monge, J.P. & Rojas-Rousse, D. & van Alebeek, F. & Huignard, J. (1993): Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw.) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond.) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic.) (Coleoptera: Bruchidae). – Oecologia 94: 272-277.
- Lewis, W.J. & Sparks, A.N. & Redlinger, L.M. (1971): Moth odor: A method of host-finding by *Trichogramma evanescens*. – J. Econ. Entomol. 64 (2): 557-558.
- Lewis, W.J. & Vet, L. E.M. & Tumlinson, J.H. & van Lenteren, J.C. & Papaj, D.R. (1990): Variations in parasitoid foraging behavior: Essential element of a sound biological control theory. – Environ. Entomol. 19 (5): 1183-1193.
- Lewis, W.J. & Stapel, J.O. & Cortesero, A.M. & Takasu, K. (1998): Understanding how parasitoids balance food and host needs: Importance to biological control. – Biol. Contr. 11 (2): 175-183.
- Lysyk, T.J. (1995): Parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Ichneumonidae) of filth fly (Diptera: Muscidae) pupae at dairies in Alberta. – J. Econ. Entomol. 88 (3): 659-665.
- Marsh, F.L. (1936): Egg placing by *Dibrachys boucheanus* Ratzeburg. – Can. Entomol. 68: 215-216.
- Marshall, A.G. (1981): The ecology of ectoparasitic insects. – Academic Press, London, 459 S.
- Mason, E.A. (1944): Parasitism by *Protocalliphora* and management of cavity-nesting birds. – Journ. Wildlife Managem. 8 (3): 232-247.
- McKay, T. & Galloway, T.D. (1999): Survey and release of parasitoids (Hymenoptera) attacking house and stable flies (Diptera: Muscidae) in dairy operations. – Can. Entomol. 131 (6): 743-756.
- Medvedev, G.S. (1987): Keys to the insects of the European part of the USSR Vol. III; Hymenoptera Part II. – Oxanian Press PVT.LTD., New Delhi, 1341 S.

- Meiners, T. & Hilker, M. (1997): Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). – *Oecologia* 112 (1): 87-93.
- Merino, S. & Potti, J. (1995): Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling pied flycatchers. – *Oikos* 73: 95-103.
- Meyer, J.A. & Mullens, B.A. & Cyr, T.L. & Stokes, C. (1990): Commercial and naturally occurring fly parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) as biological control agents of stable flies and house flies (Diptera: Muscidae) on California dairies. – *J. Econ. Entomol.* 83 (3): 799-806.
- Micha, S. G. (1995): Die Bedeutung von Semiochemikalien im tritrophischen System aus Hafer (*Avena sativa*), Große Getreideblattlaus (*Sitobion avenae*) und Blattlausparasitoid (*Aphidius uzbekistanicus*). – Univ.-Diss., zugl. Agrarwissenschaftliche Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 150 S.
- Miller, J.C. (1980): Niche relationships among parasitic insects occurring in a temporary habitat. – *Ecology* 61(2): 270-275.
- Miller, J.C. (1983): Ecological relationships among parasites and the practice of biological control. – *Environ. Entomol.* 12: 620-624.
- Mölck, G. (2001): Die Bedeutung von Infochemikalien für die olfaktorische Orientierung des Blattlausparasitoiden *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae) bei der Wirtssuche. – Univ.-Diss., zugl. Agrarwissenschaftliche Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 131 S.
- de Moraes, C.M. & Cortesero, A.M. & Stapel, J.O. & Lewis, W.J. (1999): Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. – *Ecol. Entomol.* 24 (4): 402-410.
- Morgan, D.J.W. & Hare, J.D. (1998): Volatile cues used by the parasitoid, *Aphytis melinus*, for host location: California red scale revisited. – *Entomol. Exp. Appl.* 88 (3): 235-245.
- Müller, H.J. (1991): Ökologie. – Gustav Fischer Verlag, Jena, 2. Aufl., 415 S.
- Muesebeck, C.F.W. & Dohanian, S.M. (1927): A study in hyperparasitism, with particular reference to the parasites of *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg). – *Bull. United States Department of Agriculture* 1487: 1-35.
- Neves, D.P. & de Faria, A.C. (1988) : Depth of *Stomoxys calcitrans* (Diptera, Muscidae) pupae and its microhymenoptera parasitoids in manure. – *Revista Brasil. Biol.* 48 (4): 911-913.
- Oliai, S. E. & King, B.H. (2000): Associative learning in response to color in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). – *J. Insect Behav.* 13 (1): 55-69.

- O'Neil, R.J. & Cate, J.R. (1985): Competition between *Bracon mellitor* (Hymenoptera: Braconidae) and *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae) for their host *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae). – Entomophaga 30: 375-384.
- Pawson, B.M. & Petersen, J.J. & Holtzer, T.O. (1987): Competitive parasitism of house fly pupae (Diptera: Muscidae) by *Muscidifurax zaraptor* and *Urolepis rufipes* (Hymenoptera: Pteromalidae). – J. med. Entomol. 24 (1): 66-70.
- Peck, O. (1963): A catalogue of the nearctic Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera). – Can. Entomol., Suppl. 30, 1092 S.
- Pérez-Maluf, R. & Kaiser, L. (1998): Mating and oviposition experience influence odor learning in *Leptopilina boulardi* (Hymenoptera: Eucoilidae), a parasitoid of *Drosophila*. – Biol. Contr. 11 (2): 154-159.
- Petersen, J.J. & Meyer, J.A. (1983): Host preference and seasonal distribution of pteromalid parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) of stable flies and house flies (Diptera: Muscidae) associated with confined livestock in Eastern Nebraska. – Environ. Entomol. 12: 567-571.
- Petersen, J.J. & Watson, D.W. (1992): Comparison of sentinel and naturally occurring fly pupae to measure field parasitism by pteromalid parasitoids (Hymenoptera). – Biol. Contr. 2: 244-248.
- Pettersson, E.M. (2001): Volatile attractants for three pteromalid parasitoids attacking concealed spruce bark beetles. – Chemoecology 11 (2): 89-95.
- Peus, F. (1960): Zur Kenntnis der ornithoparasitischen Phormiinen (Diptera, Calliphoridae). – Deut. Entomol. Zeitschr. N.F. 7 (3): 193-235.
- Pijls, J.W.A.M. & Van Alphen, J.J.M. (1996): On the coexistence of the cassava mealybug parasitoids *Apoanagyrus diversicornis* and *A. lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae) in South America. – Bull. Entomol. Res. 86 (1): 51-59.
- Plarre, R. (2002): Parasitierungsbiologie von *Apanteles carpatus* (Hymenoptera: Braconidae), eines Parasitoiden an Textilmotten (Lepidoptera: Tineidae). – DGaE-Nachr. 16 (1): 11.
- Poolman Simons, M.T.T. & Suverkropp, B.P. & Vet, L.E.M. & De Moed, G. (1992): Comparison of learning in related generalist and specialist eucoilid parasitoids. – Entomol. Exp. Appl. 64: 117-124.
- Powell, W. & Pennacchio, F. & Poppy, G.M. & Tremblay, E. (1998): Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). – Biol. Contr. 11 (2): 104-112.
- Press, J.W. (1988): Movement of a weevil parasitoid, *Anisopteromalus calandrae* (Howard), within a column of wheat in relation to host location. – J. Agri. Entomol. 5: 205-208.
- Press, J.W. (1992): Comparative penetration efficacy in wheat between the weevil parasitoids *Anisopteromalus calandrae* and *Choetospila elegans* (Hymenoptera: Pteromalidae). – J. Entomol. Sci. 27: 154-157.

- 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). – Environ. Entomol. 12: 1232-1238.
- Pschorn-Walcher, H. (1985): Konkurrenz und Mannigfaltigkeit bei Parasitoiden. – Zeitschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. 23: 286-298.
- Rao, A. & Vinson, S.B. & Gilstrap, F.E. & Michels, G.J. (1999): Response of an aphid parasitoid, *Aphelinus asychis* to its host, plant, host-plant complex, and to malathion. – Entomol. Exp. Appl. 91 (3): 449-457.
- Redolfi, I. & Sanchez, U. & Palacios, M. (1987): Biology and behaviour of *Dibrachys cavus* (Hym.: Pteromalidae) in Peru. – Revista Peru. Entomol. 28: 13-17.
- Rivers, D.B. & Hink, W.F. & Denlinger, D.L. (1993): Toxicity of the venom from *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) toward fly hosts, nontarget insects, different developmental stages, and cultured insect cells. – Toxicon 31: 755-765.
- Rivers, D.B. & Denlinger, D.L. (1994): Developmental fate of the flesh fly, *Sarcophaga bullata*, envenomated by the pupal ectoparasitoid, *Nasonia vitripennis*. – J. Insect Physiol. 40 (2): 121-127.
- Rivers, D.B. & Denlinger, D.L. (1995): Fecundity and development of the ectoparasitic wasp *Nasonia vitripennis* are dependent on host quality. – Entomol. Exp. Appl. 76: 15-24.
- Rivers, D.B. (1996): Changes in 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. – Ann. Entomol. Soc. Amer. 89 (3): 466-474.
- Rogers, C.A. & Robertson, R.J. & Stutchbury, B.J. (1991): Patterns and effects of parasitism by *Protocalliphora sialia* on tree swallow nestlings. – In : Loye, J.E. & Zuk, M. (eds.): Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour. Oxford Univ. Press: 123-139.
- Rojas, M.G. & Morales-Ramos, J.A. & King, E.G. (1999): Response of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae) to its natural host after ten generations of rearing on a factitious host, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). – Environ. Entomol. 28 (1): 137-141.
- Roland, J. & Taylor, P.D. (1997): Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. – Nature 386 : 710-713.
- Rosset, P.M. (1987): Alternative patch-utilization strategies in sympatric parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae). – Environ. Entomol. 16: 481-483.
- Rostás, M. & Dippel, C. & Hilker, M. (1998): Infochemicals influencing the host foraging behaviour of *Dahlbominus fuscipennis*, a pupal parasitoid of the european spruce sawfly (*Gilpinia hercyniae*). – Entomol. Exp. Appl. 86 (3): 221-227.

- Rueda, L.M. & Axtell, R.C. (1985a): Comparison of hymenopterous parasites of house fly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae), pupae in different livestock and poultry production systems. – Environ. Entomol. 14: 217-222.
- Rueda, L.M. & Axtell, R.C. (1985b): Effect of depth of house fly pupae in poultry manure on parasitism by six species of pteromalids. – J. Entomol. Sci. 20: 444-449.
- Rueda, L.M. & Roh, P.U. & Ryu, J.L. (1997): Pupal parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) of filth flies (Diptera: Muscidae, Calliphoridae) breeding in refuse and poultry and livestock manure in South Korea. – J. med. Entomol. 34 (1): 82-85.
- Rutz, D.A. & Scoles, G.A. (1989): Occurrence and seasonal abundance of parasitoids attacking muscoid flies (Diptera: Muscidae) in caged-layer poultry facilities in New York. – Environ. Entomol. 18: 51-55.
- Ryoo, M.I., Yoon, T.J. & Shin, S.S. (1996): Intra- and interspecific competition among two parasitoids of the rice weevil (Coleoptera: Curculionidae). – Environ. Entomol. 25 (5): 1101-1108.
- Salt, G. (1961): Competition among insect parasitoids. – Symp. Soc. Exp. Biol. 15: 96-119.
- Saunders, D.S. (1966): Larval diapause of maternal origin – II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis*. – J. Insect Physiol. 12: 569-581.
- Saunders, D.S. (1973): Thermoperiodic control of diapause in an insect: theory of internal coincidence. – Science 181 (4097): 358-360.
- Schlein, O. (1998): Das Auftreten von den Pteromalidae *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys* cf. *cavus* in Vogelnestern (Chalcidoidea, Hymenoptera). – Diplomarbeit im Fachb. Biol. der Univ. Hamburg: 125 S.
- Schneiderman, H.A. & Horwitz, J. (1958): The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Tritneptis klugii* (Ratzeburg). – J. Exp. Biol. 35: 520-551.
- Schröder, H. (1997): Differenzierung zweier Ökotypen bei *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Berichte aus der Biologie, Univ.-Diss., zugl. Hamburg, Shaker Verlag, Aachen: 125 S.
- Sereno, F.T.P.S. & Neves, D.P. (1994): Substrates which attract *Spalangia endius* (Hymenoptera, Pteromalidae) determined by an olfactometer. – Revista Brasil. Entomol. 38 (2): 447-451.
- Shaltiel, L. & Ayal, Y. (1998): The use of kairomones for foraging decisions by an aphid parasitoid in small host aggregations. – Ecol. Entomol. 23 (3): 319-329.
- Shields, W.M. & Crook, J.R. (1987): Barn swallow coloniality: A net cost of group breeding in the Adirondacks ? – Ecology 68: 1373-1386.
- Shiojiri, K. & Takabayashi, J. & Yano, S. & Takafuji, A. (2001): Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. – Popul. Ecol. 43 (1): 23-29.

- Sick, M. (1993): Auffinden und olfaktorisches Erkennen von Wirtsnestern durch Kuckucksbienen (Gattung *Sphecodes*, Halictidae) und deren verwandtschaftliche Beziehungen zu den Wirtsbienen. – Univ.-Diss., zugl. Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls-Universität Tübingen, 96 S.
- 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. – Bull. Entomol. Res. 89: 263-269.
- Skovgard, H. & Jespersen, J.B. (2000): Seasonal and spatial activity of hymenopterous pupal parasitoids (Pteromalidae and Ichneumonidae) of the house fly (Diptera: Muscidae) on Danish pig and cattle farms. – Environ. Entomol. 29 (3): 630-637.
- Smith, J.P. & Hall, R.D. & Thomas, G.D. (1987): Field parasitism of the stable fly (Diptera: Muscidae). – Ann. Entomol. Soc. Amer. 80: 391-397.
- Smith, L. & Rutz, D.A. & Scoles, G.A. (1989): Influence of habitat and temperature on dispersal behavior of two pteromalid parasitoids of houseflies during an inundative release at a dairy barn. – Med. Vet. Entomol. 3: 169-178.
- Smith, L. & Rutz, D.A. (1991a): Seasonal and relative abundance of hymenopterous parasitoids attacking house fly pupae at dairy farms in central New York. – Environ. Entomol. 20: 661-668.
- Smith, L. & Rutz, D.A. (1991b): Microhabitat association of hymenopterous parasitoids that attack house fly pupae at dairy farms in central New York. – Environ. Entomol. 20: 675-684.
- Stafford, K.C. & Pitts, C.W. & Webb, T.L. (1984): Olfactometer studies of host seeking by the parasitoid *Spalangia endius* Walker (Hymenoptera: Pteromalidae). – Environ. Entomol. 13: 228-231.
- Steidle, J.L.M. & Scholler, M. (1997): Olfactory host location and learning in the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae). – J. Insect Behav. 10 (3): 331-342.
- Steidle, J.L.M. (1998): Learning pays off: influence of experience on host finding and parasitism in *Lariophagus distinguendus*. – Ecol. Entomol. 23 (4): 451-456.
- Steinberg, S. & Podoler, H. & Rosen, D. (1987): Competition between two parasites of the Florida red scale in Israel. – Ecol. Entomol. 12: 299-310.
- Steinberg, S. & Dicke, M. & Vet, L.E.M. & Wanningen, R. (1992): Response of the braconid parasitoid *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals: effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. – Entomol. Exp. Appl. 63: 163-175.
- Storeck, A. & Poppy, G.M. & Van Emden, H.F. & Powell, W. (2000): The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid *Aphidius colemani*. – Entomol. Exp. Appl. 97 (1): 41-46.

van Strien-van Liempt, W.T.F.H. & van Alphen, J.J.M. (1981): The absence of interspecific host discrimination in *Asobara tabida* Nees and *Leptopilina heterotoma* (Thomson), coexisting larval parasitoids of *Drosophila* species. – Neth. J. Zool. 31 (4): 701-712.

van Strien-van Liempt, W.T.F.H. (1983): The competition between *Asobara tabida* Nees von Esenbeck, 1834 and *Leptopilina heterotoma* (Thomson, 1862) in multiparasitized hosts. I. The course of competition. – Neth. J. Zool. 33 (2): 125-163.

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. – Environ. Entomol. 29 (6): 1138-1151.

Tucker, J.E. & Leonard, D.E. (1977): The role of kairomones in host recognition and host acceptance behavior of the parasite *Brachymeria intermedia*. – Environ. Entomol. 6 (4): 527-531.

Ulyett, G.C. (1949): Pupation habits of sheep blowflies in relation to parasitism by *Mormoniella vitripennis*, Wlk. (Hym., Pteromalid.). – Bull. Entomol. Res. 40: 533-537.

van Veen, J.C. & van Wijk, M.L.E. (1987): Parasitization strategy in the non-paralyzing ectoparasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae) towards its common summer host *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae). 1. Host finding acceptance and utilization. – J. Appl. Entomol. 104: 402-417.

Velthuis, H.H.W. & Velthuis-Kluppel, F.M. & Bossink, G.A.H. (1965): Some aspects of the biology and population dynamics of *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Entomol. Exp. Appl. 8: 205-227.

Vet, L.E.M. & van Lenteren, J.C. & Heymans, M. & Meelis, E. (1983): An airflow olfactometer for measuring olfactory responses of hymenopterous parasitoids and other small insects. – Physiol. Entomol. 8: 97-106.

Vet, L.E.M. & van der Hoeven, R. (1984): Comparison of the behavioural response of two *Leptopilina* species (Hymenoptera: Eucoilidae), living in different microhabitats, to kairomone of their host (*Drosophilidae*). – Neth. J. Zool. 34 (2): 220-227.

Vet, L.E.M. & Janse, C.J. (1984): Fitness of two sibling species of *Asobara* (Braconidae: Alysiinae), larval parasitoids of *Drosophilidae* in different microhabitats. – Ecol. Entomol. 9: 345-354.

Vet, L.E.M. & van Opzeeland, K. (1984): The influence of conditioning on olfactory microhabitat and host location in *Asobara tabida* (Nees) and *A. rufescens* (Foerster) (Braconidae: Alysiinae), larval parasitoids of *Drosophilidae*. – Oecologia 63: 171-177.

Vet, L.E.M. (1985): Olfactory microhabitat location in some eucoilid and alysiine species (Hymenoptera), larval parasitoids of Diptera. – Neth. J. Zool. 35(4): 720-730.

Vet, L.E.M. & van Opzeeland, K. (1985): Olfactory microhabitat selection in *Leptopilina heterotoma* (Thomson) (Hym.: Eucoilidae), a parasitoid of *Drosophilidae*. – Neth. J. Zool. 35: 497-504.

- Vet, L.E.M. & Lewis, W.J. & Papaj, D.R. & van Lenteren, J.C. (1990): A variable responses model for parasitoid foraging behaviour. – J. Insect Behav. 3: 471-489.
- Vet, L.E.M. & Wäckers, F.L. & Dicke, M. (1991): How to hunt for hiding hosts: The reliability-detectability problem in foraging parasitoids. – Neth. J. Zool. 41 (2-3): 202-213.
- Vet, L.E.M. & Dicke, M. (1992): Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. – Annu. Rev. Entomol. 37: 141-172.
- Vet, L.E.M. & Papaj, D. R. (1992): Effects of experience on parasitoid movement in odour plumes. – Physiol. Entomol. 17: 90-96.
- 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. – Anim. Behav. 55: 1271-1279.
- Vinson, S.B. (1976): Host selection by insect parasitoids. – Annu. Rev. Entomol. 21: 109-133.
- Vinson, S.B. & Iwantsch, G.F. (1980): Host suitability for insect parasitoids. – Annu. Rev. Entomol. 25: 397-419.
- Vogel, S. (1969): Low speed wind tunnels for biological investigations. – In: Kerkut, G.A. (ed.): Experiments in Physiology and Biochemistry, Vol. 2. Academic Press, London: 295-325.
- Vos, M. & Hemerik, L. & Vet, L.E.M. (1998): Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. – J. Anim. Ecol. 67: 774-783.
- Waage, J.K. (1979): Foraging for patchily distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. – J. Anim. Ecol. 48: 353-371.
- de Wael, L. & de Greef, M. & Van Laere O. (1995): Biology and control of *Melittobia acasta*. – Bee World 76 (2): 72-76.
- Wen, B. & Smith, L. & Brower, J.H. (1994): Competition between *Anisopteromalus calandrae* and *Choetospila elegans* (Hymenoptera: Pteromalidae) at different parasitoid densities on immature maize weevils (Coleoptera: Curculionidae) in corn. – Environ. Entomol. 23 (2): 367-373.
- Wen, B. & Brower, J.H. (1995): Competition between *Anisopteromalus calandrae* and *Choetospila elegans* (Hymenoptera: Pteromalidae) at different parasitoid densities on immature rice weevils (Coleoptera: Curculionidae) in wheat. – Biol. Contr. 5 (2): 151-157.
- Werren, J.H. (1984): Brood size and sex ratio regulation in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Neth. J. Zool. 34 (2): 123-143.

- Weseloh, R.M. (1983): Population sampling method for cocoons of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) parasite, *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae), and relationship of its population levels to predator- and hyperparasite- induced mortality. – Environ. Entomol. 12: 1228-1231.
- Whiting, A.R. (1967): The biology of the parasitic wasp *Mormoniella vitripennis* (*Nasonia brevicornis*) (Walker).- The Quarterly Review of Biology 42 (3): 334-406.
- Whitworth, T.L. (1976): Host and habitat preferences, life history, pathogenicity and population regulation in species of *Protocalliphora* Hough (Diptera: Calliphoridae). – Ph. D. dissertation, Logan, Utah State University, Sz. nicht vorl.
- Whitworth, T.L. & Bennett, G.F. (1992): Pathogenicity of larval *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) parasitizing nestling birds. – Can. J. Zool. 70: 2184-2191.
- Woodroffe, G.E. (1951): A life-history study of the brown house moth, *Hofmannophila pseudospretella* (Staint.) (Lep., Oecophoridae). – Bull. Entomol. Res. 41: 529-553.
- Woodroffe, G.E. (1953): An ecological study of the insects and mites in the nests of certain birds in Britain. – Bull. Entomol. Res. 44: 739-775.
- Wylie, H.G. (1958): Factors that affect host finding by *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera : Pteromalidae). – Can. Entomol. 90: 597-608.
- Wylie, H.G. (1962): An effect of host age on female longevity and fecundity in *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera : Pteromalidae). – Can. Entomol. 94: 990-993.
- Wylie, H.G. (1963): Some effects of host age on parasitism by *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Can. Entomol. 95: 881-886.
- Wylie, H.G. (1964): Effect of host age on rate of development of *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Can. Entomol. 96: 1023-1027.
- Wylie, H.G. (1965a): Effects of superparasitism on *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Can. Entomol. 97: 326-331.
- Wylie, H.G. (1965b): Discrimination between parasitized and unparasitized house fly pupae by females of *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). – Can. Entomol. 97: 279-286.
- Wylie, H.G. (1970): Oviposition restraint of *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) on hosts parasitized by other hymenopterous species. – Can. Entomol. 102: 886-894.
- Wylie, H.G. (1971): Observations on intraspecific larval competition in three hymenopterous parasites of fly puparia. – Can. Entomol. 103: 137-142.
- Wylie, H.G. (1972): Larval competition among three hymenopterous parasite species on multiparasitized housefly (Diptera) pupae. – Can. Entomol. 104: 1181-1190.

Wylie, H.G. (1973): Control of egg fertilization by *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) when laying on parasitized house fly pupae. – Can. Entomol. 105: 709-718.

Zwölfer, H. (1979): Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. – Fortschr. Zool. 25 (2/3): 331-353.

Lebenslauf

- 06.09.1969:** Geburt in Elmshorn bei Hamburg als Sohn von Dr. Rudolf Schlein und Inge Schlein, geb. Weixlbaum.
- 1976:** Einschulung an der Grundschule Klein-Nordende.
- 1980:** Wechsel an die Kooperative Gesamtschule Elmshorn.
- 1989:** Abitur mit der Abschlußnote 1,4.
- WS 1989:** Immatrikulation an der Universität Hamburg zum Studium der Biologie.
- 1991:** Unterbrechung des Biologiestudiums nach dem dritten Fachsemester wegen Einberufung zum Wehrersatzdienst.
- 1991-1992:** Zivildienst (15 Monate) beim NABU Deutschland als Schutzwart des Naturschutzgebietes „Grüner Brink“ auf der Insel Fehmarn.
- WS 1992/93:** Fortsetzung des Biologiestudiums an der Uni Hamburg im 4. Fachsemester.
- 1994:** Fächerwahl für das Biologie-Hauptstudium.
Hauptfach: Zoologie; Nebenfächer: Allgemeine Botanik, Naturschutz.
- 1994-1996:** Studienschwerpunkte im Hauptfach Zoologie: Biologie der Arthropoden, insbesondere der Insekten; Ökologie; Ethologie, Parasitologie.
- 08.07.1996:** Abschluß des Vordiploms (Note im Prüfungsgebiet Biologie: „sehr gut“).
- WS 1996/97:** Meldung zur Diplom-Hauptprüfung.
- 29.05.1997:** Abschluß der mündlichen Diplomprüfungen.
- 30.06.1997:** Beginn mit der Diplomarbeit, Betreuer : Prof. Dr. Rudolf Abraham. Thema: „Das Auftreten von den Pteromalidae *Nasonia vitripennis* und *Dibrachys* cf. *cavus* in Vogelnestern (Chalcidoidea, Hymenoptera)“.
- 27.04.1998:** Diplom mit der Note „sehr gut“ in allen Einzelleistungen und als Gesamtnote.
- WS 1998/99:** Beginn mit der Promotionsarbeit, Betreuer: Prof. Dr. Rudolf Abraham. Thema: „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.“
- 06. 2002:** Fertigstellung der Dissertationsschrift.
- 10.07.2002:** Disputation im Zoologischen Institut und Museum der Universität Hamburg mit dem Resultat „sehr gut“.