

**Fouragierstrategien, Ressourcennutzung und
Mortalitätsrisiken von Blattlausparasitoiden:
Der Einfluss von Habitatsdiversität und
Wirtsvorkommen**

**Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
an der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth**

**vorgelegt von
Manuela Weinbrenner
aus Roth**

Bayreuth, Juni 2004

Dissertation aus dem Lehrstuhl für Tierökologie I der Universität Bayreuth.

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth genehmigten Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.).

1. Gutachter: PD Dr. W. Völkl
2. Gutachter: Prof. Dr. K. H. Hoffmann

Tag des wissenschaftlichen Kolloquiums: 17. September 2004

Gefördert durch Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft DFG
Fördernummer DFG: Vo 628/ 5-1

*Alles auf der Erde
lässt sich finden,
wenn man nur zu suchen
sich nicht verdrießen lässt.*

*Philemon
griechischer Dichter
~ 361 - 263 v. Chr.*

Inhaltsverzeichnis

1.	EINLEITUNG	3
2.	MATERIAL	10
2.1	Generelle Charakteristika des Systems	10
2.2	Untersuchte Systeme	12
2.2.1	Untersuchte Systeme mit dem Primärparasitoiden <i>Aphidius tanacetarius</i>	12
2.2.2	Untersuchte Systeme mit dem Primärparasitoiden <i>Aphidius absinthii</i>	13
2.2.3	Untersuchte Systeme mit dem Primärparasitoiden <i>Aphidius ervi</i>	13
2.2.4	Untersuchte Systeme mit dem Hyperparasitoiden <i>Dendrocerus carpenteri</i>	14
2.2.5	Untersuchte Systeme mit einem Predator	15
3.	METHODEN	16
3.1	Herkunft, Zucht und Haltung des Tier- und Pflanzenmaterials	16
3.2	Generelle Methoden	17
3.3	Interspezifischer Vergleich von Parasitoidenarten mit unterschiedlicher Wirtsspezialisierung: Suchverhalten, Ressourcennutzung und Mortalitätsrisiko	20
3.4	Versuche zum Fouragierverhalten und zur Ressourcennutzung von Blattlausparasitoiden	21
3.4.1	Einfluss der Wirtsdichte	21
3.4.2	Einfluss der Wirtsverteilung: Aggregation von Wirtskolonien.....	22
3.4.3	Einfluss der Befallszeit der Wirtspflanzen von den Blattlauskolonien.....	24
3.4.4	Einfluss des Pflanze-Wirt-Systems und der Vorerfahrung der Parasitoidenweibchen	24
3.4.5	Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes	26
3.5	Versuche zum Einfluss von Mehлтаubefall der Wirtspflanzen auf das Fouragierverhalten von <i>A. ervi</i>.....	28
3.6	Versuche zur Naherkennung von <i>A. ervi</i>	30
3.6.1	Versuche auf der Pflanze: Einfluss des abiotischen Faktors Regen unter seminaturalen Bedingungen	31
3.6.2	Versuche in der Petrischale: Spezifizierung des Einflusses einer nassen Wirtskutikula	32
3.7	Versuche zum Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen.....	34
3.7.1	Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Einfluss der Wirtsverfügbarkeit.....	35
3.7.2	Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes	36
3.7.3	Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Einfluss der Spinnennetzanordnung.....	36
3.7.4	Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Interspezifischer Vergleich.....	37
3.8	Statistische Analyse.....	39
4.	ERGEBNISSE	40
4.1	Einfluss der Wirtsdichte	40
4.1.1	Aufenthaltszeiten.....	40
4.1.2	Erschließung des Bestandes.....	46
4.1.3	Ressourcennutzung: Such- und Parasitierungserfolg.....	49
4.2	Einfluss der Wirtsverteilung auf das Fouragierverhalten von <i>A. ervi</i>.....	54

4.3	Einfluss der Befallszeit der Pflanzen durch die Wirtskolonien	58
4.4	Einfluss des Pflanze – Wirt – Systems auf das Fouragierverhalten von <i>A. ervi</i>.....	59
4.5	Einfluss der Vorerfahrung auf das Fouragierverhalten und den Parasitierungserfolg von <i>A. ervi</i>	64
4.5.1	Fouragierverhalten	64
4.5.2	Sucherfolg	67
4.5.3	Parasitierungserfolg	69
4.6	Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes	71
4.6.1	Aufenthaltszeiten.....	71
4.6.2	Erschließung des Bestandes.....	74
4.6.3	Ressourcennutzung: Such- und Parasitierungserfolg.....	80
4.7	Der Einfluss von Mehлтаubefall der Wirtspflanzen auf das Fouragierverhalten von <i>A. ervi</i>.....	84
4.8	Aspekte der Wirtserkennung: Naherkennungsmechanismen von <i>A. ervi</i>	90
4.8.1	Aspekte der Wirtserkennung bei Konfrontation mit gewaschenen versus trockenen <i>A. pisum</i> in der Petrischale	90
4.8.2	Einfluss einer nassen Wirtskutikula: Aspekte der Wirtssuche und Wirtserkennung von <i>A. ervi</i> auf der Pflanze	94
4.9	Das Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen für fouragierende Parasitoide	96
5.	DISKUSSION	101
5.1	Die Einflussebene der Wirte auf das Fouragierverhalten und die Ressourcennutzung von Parasitoidenweibchen	101
5.1.1	Der Einfluss der Wirtsdichte	101
5.1.2	Der Einfluss der Wirtsverteilung: Aggregation von Wirtskolonien.....	109
5.1.3	Die Bedeutung der Dauer des Blattlausbefalls für den Induktionsprozess zur Emission von Pflanzenduftstoffen	111
5.2	Die Einflussebene der Pflanze auf das Fouragierverhalten und die Ressourcennutzung von Parasitoidenweibchen	111
5.2.1	Der Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes aus Wirts- und Nichtwirtsarten ...	111
5.3	Die Einflussebene der Parasitoide.....	120
5.3.1	Das Fouragierverhalten und Ressourcennutzung der unterschiedlichen Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung.....	120
5.3.2	Der Einfluss der Erfahrung mit spezifischen Pflanze – Wirt – Systemen auf das Fouragierverhalten von Parasitoidenweibchen	124
5.4	Externe Einflüsse auf das tritrophische System: Pilzbefall der Pflanzen, Wettereffekte und Risiken durch polyphage Predatoren	126
5.4.1	Der Einfluss von Mehлтаubefall der Wirtspflanzen auf das Fouragierverhalten von <i>A. ervi</i>	126
5.4.2	Der Einfluss einer nassen Blattlauskutikula auf die Wirtserkennung von <i>A. ervi</i>	129
5.4.3	Das Mortalitätsrisiko für fouragierende Parasitoide durch Netzspinnen	132
6.	AUSBLICK	136
7.	ZUSAMMENFASSUNG	137
8.	SUMMARY	141
9.	LITERATURVERZEICHNIS	144

1. Einleitung

Der Reproduktionserfolg von Schlupfwespen ist aufgrund der parasitoidischen und stationären Lebensweise während der Larvalentwicklung direkt an die Fähigkeit der adulten, freilebenden Weibchen gekoppelt, Wirte zur Eiablage zu lokalisieren. Eine der wichtigsten Determinanten für das Fortbestehen einer Parasitoidenart ist daher ein effizientes Suchverhalten in Raum und Zeit (Godfray, 1994; Jervis & Kidd, 1996; Mackauer & Völkl, 1993; Murphy & Völkl, 1996). Die Wirtssuche der Weibchen muss sowohl an die komplex strukturierte Umgebung als auch an die zeitlichen und räumlichen Abundanzfluktuationen ihrer Wirte angepasst sein. Blattlausparasitoide gehören vorwiegend zur Familie der Aphidiidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) und parasitieren ausschließlich Blattläuse (Homoptera: Aphidoidea). Ihre Ressourcen weisen meist eine ephemere und durch Koloniebildung der Blattläuse und die Aggregation der Kolonien (Godfray, 1994) eine geklumpfte Verteilung auf. Diese ist zudem durch das Vorkommen von Wirtspflanzen determiniert. Das zeitlich und räumlich begrenzte Auftreten der Wirte bedingt zwei generelle Strategien für Parasitoide (Price, 1980). Einerseits besteht die Möglichkeit, als Generalist durch ein breites Wirtsspektrum relative Unabhängigkeit von Populationsschwankungen einzelner Wirtsarten zu erreichen (Hassell, 1986; Southwood & Comins, 1976). Spezialisten dagegen sind auf eine oder wenige Wirtsarten angewiesen und müssen deshalb in der Lage sein, Fluktuationen in deren Verfügbarkeit zu tolerieren. Dies wird unter anderem durch die Synchronisation mit dem Wirtszzyklus und eine hohe Eikapazität gewährleistet (Hassell & Waage, 1984; Price, 1973, 1974).

Bei dem Suchverhalten zur Lokalisation von potentiellen Wirten handelt es sich um einen hierarchischen und sukzessiv ablaufenden Prozess (Bell, 1990; Green & Ayal, 1998; Hassell & Southwood, 1978; Völkl, 1994). Zunächst muss ein geeignetes Habitat aufgefunden werden, in dem daraufhin eine Wirtspflanze und auf einer solchen die Wirtskolonie lokalisiert werden müssen. Nach einer erfolgreichen Wirtssuche geht die direkte Parasitoid-Wirt-Interaktion vonstatten. Dieses sogenannte "host-handling" beinhaltet die Wirtserkennung und die Beurteilung auf dessen Eignung zur Eiablage sowie die daraus resultierende Wirtsakzeptanz oder Ablehnung (Doutt, 1959; Turlings et al., 1991; Vinson, 1991). Sämtliche Schritte dieser Abfolge sind Voraussetzung für eine erfolgreiche Parasitierung (= Eiablage). Angesichts einer variablen und komplex gestalteten Umwelt ist für die Wirtsfindung eine Orientierung der Parasitoidenweibchen anhand von unterschiedlichen Signalen aus den einzelnen räumlichen Ebenen notwendig. Sowohl bei der Fernorientierung (Habitats- und Wirtspflanzenlokalisierung) als auch bei der Nahorientierung (Lokalisation der Wirtskolonie auf einer befallenen Pflanze) folgen Blattlausparasitoide hauptsächlich olfaktorischen Stimuli, deren Quelle die Pflanze, die Wirte selbst oder der "Wirt-Pflanze-Komplex" sein kann

(Pennacchio et al., 1994). Insbesondere die Spezifität wirtsinduzierter Pflanzenduftstoffe spielt in diesem Zusammenhang eine entscheidende Rolle (Du et al., 1998; Guerrieri et al., 1993; Powell et al., 1998). Volatile Pflanzeninhaltsstoffe sind für die Orientierung von Parasitoiden über weite und mittlere Distanzen oftmals bedeutsamer als direkt von den Herbivoren abgegebene Substanzen (Steinberg et al., 1993; Tumlinson et al., 1993; Vet & Dicke, 1992). Als Attraktanzien für Parasitoide gelten insbesondere solche flüchtigen Pflanzenduftstoffe, die infolge des Herbivorenbefalls von der Pflanze produziert und emittiert werden (Dicke, 1997; Dicke & Sabelis, 1988; Turlings et al., 1990). Zum Teil wird dieser chemische Prozess als "SOS-Ruf" zur Anlockung von Feinden des Feindes der infizierten Pflanze gedeutet (Whitman, 1988). Auch wenn sich vermehrt Hinweise einer aktiven Rolle der Pflanze in multitrophischen Interaktionen finden (Karbon & Baldwin, 1997), könnte andererseits eine Nutzung solcher Stoffe erfolgen, die allein aufgrund der Beschädigung von Pflanzenzellen oder zur Abschreckung der Herbivoren freigesetzt werden. Prinzipiell funktioniert die duftstoffgesteuerte Wirtslokalisation unabhängig davon, ob sich die Emission bestimmter Volatile durch Pflanzen als Mittel der Anlockung von Predatoren beziehungsweise Parasitoiden der Herbivoren entwickelt hat oder ob die Feinde der Pflanzenschädlinge sich den Abwehrmechanismus der Pflanzen zunutze gemacht haben (Vet, 1999). Entscheidend ist vielmehr die Spezifität der Duftstoffe, um als Orientierungshilfe innerhalb einer auf bestimmte Arten gerichteten Wirtssuche Anwendung finden zu können. Im direkten Anschluss an den Kontakt mit einer Wirtskolonie reagieren viele Arten zusätzlich auf visuelle, taktile und gustatorische Reize.

Demzufolge beruht die Orientierung von Parasitoiden neben physikalischen Faktoren zu einem großen Teil auf chemischen Stimuli (Rao et al., 1999; Vinson, 1991). Chemische Stoffe, die als Mediator zwischen verschiedenen Organismen wirken und somit zu Interaktionen führen, werden als "Semiochemikalien" bezeichnet (von griechisch *semeion*: Zeichen, Signal). Innerhalb der gleichen Spezies handelt es sich dabei um Pheromone, der interspezifischen Kommunikation dienende Stoffe sind dagegen sogenannte "Allelochemikalien" (Agelopoulos et al., 1999). Eine Klassifikation der Allelochemikalien erfolgt in Abhängigkeit von dem Nutzen beziehungsweise dem Schaden, zu welchem die betreffende Interaktion jeweils für den Sender und den Empfänger des chemischen Reizes führt. Demgemäß bedeuten "Allomone" für den Sender nützliche, für den Empfänger jedoch nachteilige Auswirkungen. Umgekehrt verhält es sich für "Kairomone" mit einem vorteilhaften Effekt auf den Empfänger und einem Schaden für den Sender. Das durch "Synomone" hervorgerufene Verhalten stellt für beide beteiligten Interaktionspartner einen Vorteil dar (Nordlund, 1981; Quicke, 1997).

Aufgrund ihrer Attraktionswirkung auf natürliche Feinde wie Predatoren und Parasitoide von Pflanzenschädlingen können in diesen multitrophischen Beziehungsgefügen vermittelnde

Semiochemikalien innerhalb von Programmen zur biologischen Schädlingsbekämpfung Verwendung finden (Pickett, 1998; Powell, 1998) und somit einen wichtigen Baustein für den Einsatz von Nützlingen innerhalb eines ökologisch orientierten, integrierten Pflanzenschutzes liefern.

Spezifische Semiochemikalien können durch evolutive Adaption der Parasitoidenweibchen zur Orientierung innerhalb der Wirtssuche genutzt werden. Demnach sind angeborene Komponenten verantwortlich für die Erkennung und Präferenzen gegenüber bestimmten chemischen Stoffen (Turlings et al., 1993b). Auf Ebene der Individuen tritt außerdem assoziatives Lernen beziehungsweise die Erfahrung mit bestimmten Reizen von Wirtspflanzen und Wirten hinzu, was die Effizienz der Lokalisierung verfügbarer Ressourcen erheblich steigert (Vet et al., 1991), indem das Vermögen erweitert wird, aus einer enormen Vielzahl an in der Umwelt verfügbaren chemischen Signalen die treffenden auszulesen. Das erlaubt weiterhin eine Anpassung von Präferenzen gegenüber spezifischen Wirtssystemen an die momentane Angebotssituation. Aufgrund von hochentwickelten Sinnesorganen sind Parasitoidenweibchen nicht nur in der Lage, äußerst komplexe Duftbouquets zu identifizieren, sondern können ebenfalls zwischen sehr ähnlichen Substanzverbindungen diskriminieren (Turlings et al., 1993).

Sowohl das Vorkommen von potentiellen Wirtspflanzen als auch die Dichte und Verteilung der Wirte bestimmen wesentlich die Signalverfügbarkeit in einem Gebiet. Allerdings nehmen zahlreiche andere Faktoren großen Einfluss auf dieses multiple Gefüge. So vermögen Witterungsbedingungen wie Regen, Wind oder Tau die Reizerkennung innerhalb der Wirtssuche und des Parasitierungsverhaltens entscheidend zu beeinträchtigen (Schwörer & Völkl, 2001), was letztlich auch Auswirkungen auf die Populationsdynamik der Parasitoide erzeugt (Weisser et al. 1997).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene Einflüsse auf das Such-, Erkennungs- und Parasitierungsverhalten sowie auf die Ressourcennutzung von Blattlausparasitoiden auf höherer räumlicher Ebene untersucht. Das Fouragieren auf höherer räumlicher Ebene beinhaltet nicht nur die Suche auf einer bereits lokalisierten Wirtspflanze, sondern ebenfalls zwischen Pflanzen eines Bestandes. Über die eingeschränkte Suche im Nahbereich auf befallenen Einzelpflanzen liegt ein weites Netz an Erkenntnissen vor (Übersicht bei: Godfray, 1994; Quicke, 1997), während kaum gesicherte Informationen im Hinblick auf die Orientierung zwischen einzelnen Pflanzen und auf die Fernerkennung von geeigneten Wirtspflanzen sowie insbesondere auf die Suche unter Freilandbedingungen bestehen (Casas, 1989; Jones et al., 1996; Sullivan & Völkl, 1999; Völkl, 1994; Weisser & Völkl, 1997). In der vorliegenden Arbeit lieferte ein semi-natürlicher Ansatz durch Verwendung eines bezüglich Größe und Zusammensetzung definierten Pflanzenbestandes

unter standardisierten äußeren Bedingungen die Grundlage zu einer Simulation von freilandähnlichen Gegebenheiten. Die Untersuchung des Einflusses der generellen Anwesenheit und der Dichte der Wirte erfolgte in uniformen, aus einer Art zusammengesetzten Pflanzenbeständen, um die Variation der Versuchssituation auf Faktoren, die von den Wirten selbst ausgehen beziehungsweise von diesen induziert werden, zu beschränken. Dabei kann ein Einfluss der Wirtsdichte auf den Such- und Parasitierungserfolg von Parasitoiden auf unterschiedlichen Wirkungsmechanismen beruhen. Zum einen emittieren stark befallene Wirtspflanzen in Relation zu schwach befallenen mehr herbivoren-induzierte volatile Inhaltsstoffe, die den Parasitoiden bei der Wirtslokalisierung als Synomone dienen können (Du et al., 1998; Micha & Wyss, 1995). Sofern Stoffe des Wirtes selbst eine Rolle spielen, stehen bei einem höheren Wirtsangebot gleichsam vermehrt solche Kairomone zur Verfügung. Andererseits führt eine höhere Verfügbarkeit an Wirten selbst bei einer auf Zufall basierenden Suche zu größerem Erfolg (van Roermund & van Lenteren, 1995; van Roermund et al., 1997). Neben der Dichte nimmt die Verteilung der Wirte in einem bestimmten Areal Einfluss insbesondere auf die Suchstrategie von Schlupfwespenweibchen, indem sowohl das Zeitbudget für die Suche auf einer Pflanze als auch die gewählte Distanz zwischen angesteuerten Pflanzen darauf abgestimmt werden. Erfahrung und jüngst zurückliegende Sucherfolgserlebnisse des Individuums einerseits und evolutive Adaption der Parasitoidenart auf der anderen Seite bilden die Grundlage für eine dem betreffenden System angepasste Fouragierstrategie. Dies berücksichtigt die momentane Situation wie auch ein regelhaftes Auftreten in Bezug auf eine aggregierte versus gleichmäßige Verteilung der entsprechenden Wirtsarten im Freiland.

Dem Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes liegt die potentielle Fähigkeit von fouragierenden Parasitoiden zur Differenzierung zwischen Wirts- und Nichtwirtspflanzen zugrunde. Die Relevanz von Pflanzen, insbesondere deren volatilen Inhaltsstoffe, nimmt innerhalb der Wirtslokalisierung eine beträchtliche Dimension ein. Angesichts der Konfrontation mit einer komplexen Umwelt, welche zum größten Teil keine Aussicht auf Erfolg (= ein Zusammentreffen mit einem Wirt) bietet, macht eine überzufällige Ansteuerung von geeigneten Pflanzenarten unabdingbar. Die Erfüllung dieses Erfordernisses für die Reproduktion der Parasitoide kann einerseits auf einer Erkennung von Wirtspflanzen beruhen. Eine andere Möglichkeit stellt ein Meideverhalten gegenüber Nichtwirtsarten dar, das aktive wie passive Komponenten enthalten kann, indem entweder eine Wahrnehmung in Kombination mit einer gezielten Ablehnung vorliegt oder es handelt sich um ein passives Meiden durch das Unvermögen, Nichtwirtspflanzen wahrzunehmen (Agelopoulos, 1999). In jedem Fall sind sowohl bestimmte Faktoren der Pflanze allein als auch wirts-induzierte Volatile von hoher Bedeutung für die Wirtssuche von Blattlausparasitoiden (Dicke, 1999; Du et al., 1996; Vet & Dicke, 1992). Zur Untersuchung dieser Wirkmechanismen wurden in der

vorliegenden Arbeit verschiedene Konstellationen aus Wirts- und Nichtwirtspflanzenarten bezüglich der jeweiligen Parasitoidenart verwendet. Der alleinige Anteil der Pflanze wurde in Beständen ohne Anwesenheit von Wirten getestet, während der Einfluss des Pflanze-Wirt-Komplexes unter Simulation einer gemäß Dichte und Distribution standardisierten Wirtsverfügbarkeit erhoben wurde. Insgesamt soll dies einen detaillierten Einblick in das Fouragierverhalten von Parasitoiden auf höherer räumlicher Ebene gewähren und hiermit einen Beitrag zur Spezifizierung von Strategien zur Lokalisation und Utilisation von Ressourcen zur Reproduktion von Parasitoidenweibchen leisten.

Da die Erfahrung der Parasitoide mit einem spezifischen System und das Erlernen von Faktoren, die mit dem Wirt assoziiert sind, wesentliche Veränderungen und damit verbundene Effizienzsteigerungen in der Wirtssuche hervorruft (Keasar et al., 2001; Vet et al., 1991), wurden Auswirkungen der Vorerfahrung mit dem versuchseigenen beziehungsweise mit einem versuchsfremden Pflanze-Wirt-System einander gegenübergestellt.

Bei multitrophischen Interaktionen mit hierarchischem Charakter wirken sich Einflüsse auf jeder beliebigen Stufe auf die anderen Glieder des Systems aus und damit auch auf die Ausgangsebene selbst zurück. Die Pflanze als erste trophische Ebene bildet die Grundlage für die vielfältigen Wechselbeziehungen in Wirt-Parasitoid-Systemen. Veränderungen und Qualitätsmerkmale der Pflanze stellen daher maßgebliche Faktoren nicht nur für die direkt betroffene, nächsthöhere Ebene der Herbivoren dar, sondern auch für sämtliche aufbauenden Abhängigkeiten dieses komplexen Gefüges. Auf diese Weise ist ebenfalls die Populationsdynamik der Parasitoide daran gebunden. In diesem Zusammenhang wurde der Einfluss einer häufigen Erkrankung, dem Befall der Pflanzen mit Echtem Mehltau (*Erysiphe trifolii* Greville var. *trifolii*), auf das Fouragier- und Parasitierverhalten von Blattlausparasitoiden analysiert. Die Infizierung von Wirtspflanzen mit diesem Pilz kann auf variable Weise in das System eingreifen, wobei mechanische wie auch physiologische Effekte vertreten sind, die indirekt über die Pflanze selbst oder über die Wirte, aber auch direkt auf der Ebene der Parasitoide ihre Wirkung entfalten können.

Ogleich sich das Hauptaugenmerk der vorliegenden Arbeit auf Aspekte der Wirtssuche und der Ressourcennutzung von Blattlausparasitoiden richtet, wurde außerdem eine Detailfrage der Wirtserkennung betrachtet. Innerhalb der direkten Parasitoid-Wirt-Interaktion sind bestimmte Stimuli der Wirte für die Erkennung und die Beurteilung der Eignung zur Eiablage sowie letztlich für die Wirtsakzeptanz durch das Parasitoidenweibchen von Bedeutung. Diese Mechanismen unterstehen dem Einfluss abiotischer Bedingungen (Schwörer & Völkl, 2001), wie beispielsweise des Regens, indem nasse Blattläuse nicht zur Eiablage herangezogen werden (Fink & Völkl, 1995). Weiterhin behindert Regen die Dispersion der Parasitoide und reduziert deren Fouragieraktivität, was insgesamt zu einer erheblichen Abhängigkeit des

Reproduktionserfolges der Schlupfwespen von den vorherrschenden klimatischen Verhältnissen führt. Durch die Simulation verschiedener Witterungsbedingungen wie Regen, Nebel oder Tau können somit nicht nur Rückschlüsse auf die Mechanismen der Wirtserkennung gezogen werden, sondern ebenfalls Hinweise für die Abschätzung des Eiablageerfolges und infolgedessen wesentliche Aspekte zur Populationsdynamik von Parasitoiden gegeben werden. Dies trägt weiterhin zu einer Anpassung der unter Laborbedingungen gewonnenen Erkenntnisse an realitätsnahe Bedingungen bei und begegnet der häufigen Gefahr einer Überschätzung der Lebensreproduktivität von Parasitoidenweibchen durch standardisierte, "gute" Bedingungen, die weder ungünstige abiotische Faktoren noch Feinde oder Konkurrenten um die selben Ressourcen in die Betrachtung einbeziehen. Unter diesem Blickwinkel stehen gleichsam die Untersuchungen zum Mortalitätsrisiko, die neben ihrem Nettoaussagegehalt zudem eine weitere Angleichung der unter optimalen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse an die Realität ermöglichen.

Die tatsächlich erreichte Fekundität von Parasitoidenweibchen hängt von vielen Faktoren ab. Neben einer individuellen Suchstrategie und verschiedenen Aspekten der Populationsebene von Wirten und Parasitoiden hat die Mortalitätsrate adulter Weibchen erhebliche Auswirkungen auf ihre Fitness (Heimpel et al., 1997). Potentielle Quellen der Mortalität sind unter anderem ungünstige abiotische Bedingungen (DeBach et al., 1955; Fink & Völkl, 1995; Roitberg et al., 1992, 1993), extremer Nahrungsmangel (Heimpel & Collier, 1996; Jervis et al., 1996) und Predation (Rees & Onsager, 1982; Rosenheim et al., 1995; Völkl, 1992; Völkl & Mackauer, 1993). Spinnennetze stellen für hymenoptere Parasitoide eines der wesentlichen Mortalitätsrisiken bei der Suche auf höherer räumlicher Ebene dar (Rosenheim, 1998; Völkl & Kraus, 1996). Einen eigenen Themenkomplex der vorliegenden Arbeit bildete deshalb die Erfassung des Mortalitätsrisikos fouragierender Schlupfwespen durch Netzspinnen. Sowohl das spezifische Such- und insbesondere das Flugverhalten als auch Strategien zur Ressourcenlokalisierung können die Sterberate beeinflussen, indem mit steigender Effizienz eine Risikoreduktion einhergeht (Weisser et al., 1994). Daneben spielen Größe, Morphologie und weitere Verhaltensmuster, wie beispielsweise Geschwindigkeit der Bewegungen und Agilität der potentiellen Beutetiere, eine Rolle. Während die Mortalitätsrisiken nach Auffinden einer Ressource verhältnismäßig gut untersucht sind (Übersicht bei: Godfray, 1994; Quicke, 1997), liegen über solche Risiken bei der Wirtssuche von Parasitoiden zwischen Pflanzen eines Bestandes kaum Erkenntnisse vor (Völkl, 1994; Völkl & Kraus, 1996). Insbesondere sind keine quantitativen Studien verfügbar. Deshalb zielte die vorliegende Arbeit auf eine quantitative Erfassung der Mortalität durch netzbauende Spinnen von fouragierenden Parasitoiden ab.

Als übergeordnete Fragestellung wurde für alle Hauptkomplexe der vorliegenden Arbeit ein interspezifischer Vergleich von Parasitoidenarten mit unterschiedlich ausgeprägter

Wirtsspezialisierung angestrebt, um aus dieser Eigenschaft resultierende Differenzen innerhalb der Strategien zur Wirtsfindung und zur Reproduktion aufzuweisen. In Kombination mit den Abundanzverhältnissen der entsprechenden Wirte hängt weiterhin auch die Ressourcennutzung wesentlich von dem Grad an Spezialisierung ab. In der Regel standen Primärparasitoidenarten mit jeweils unterschiedlich großem Wirtskreis im Vordergrund. Als hochspezialisierte Art fand *Aphidius tanacetarius*, als oligophage Art *Aphidius absinthii* und als polyphage Art *Aphidius ervi* Verwendung, um sie einander vergleichend gegenüber zu stellen. Zur Betrachtung, inwiefern eine artspezifische Suchstrategie das Mortalitätsrisiko beeinflusst, wurde neben den Primärparasitoiden *A. ervi* und *A. absinthii* ebenfalls die Hyperparasitoidenart *Dendrocerus carpenteri* einbezogen.

Der Vergleich von Parasitoidenarten mit unterschiedlich großem Wirtsspektrum umfasste die drei Hauptfragestellungen der vorliegenden Arbeit. Erstens lag der interspezifische Vergleich der Untersuchung des Fouragierverhaltens und Parasitierungserfolges von Blattlausparasitoiden unterschiedlicher Spezialisierung in Abhängigkeit von der generellen Wirtsverfügbarkeit und von der Wirtsdichte in einem einheitlichen Bestand aus einer Wirtspflanzenart zugrunde. Dies trägt zu einer Analyse der Bedeutung von Reizen des Wirtes beziehungsweise von wirts-induzierten volatilen Pflanzenduftstoffen innerhalb der Orientierung von Parasitoiden bei.

Im Vergleich verschiedener Parasitoidenarten wurde als zweiter Hauptaspekt das Such- und Parasitierverhalten in Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Bestandes aus Wirts- und Nichtwirtspflanzenarten betrachtet. Bedeutende Faktoren in der Erkennung von potentiellen Wirts- als auch von Nichtwirtspflanzen können dadurch beleuchtet werden. Zudem wird eine Abschätzung der Suchzeit ohne potentiellen Erfolg zur Eiablage und damit "verlorener" Lebenszeit der Weibchen möglich.

Als dritter Bereich des interspezifischen Vergleichs wurde eine quantitative Erfassung des Mortalitätsrisikos durch Netzspinnen durchgeführt. Das Prädationsrisiko durch Spinnen für fouragierende Parasitoide auf höherer räumlicher Ebene wurde in Abhängigkeit von der generellen Wirtsverfügbarkeit, der Konstellation des Pflanzenbestandes und von der Anordnung der Spinnennetze in Relation zu den Wirtskolonien erfasst.

Insgesamt diente dies dem Zweck, Unterschiede zwischen Generalisten und Spezialisten hinsichtlich ihrer Strategien zur Lokalisation, Erkennung und Parasitierung von Wirten auf höherer räumlicher Ebene zu charakterisieren und Muster der Utilisation von Ressourcen zur Reproduktion von Parasitoidenweibchen aufzudecken sowie den Einblick in die Populationsdynamik im Feld zu erweitern.

2. Material

2.1 *Generelle Charakteristika des Systems*

Den Untersuchungen dieser Arbeit lag das multitrophische System Pflanze – Phytophage – Primärparasitoid – Hyperparasitoid – Predator beziehungsweise Teilausschnitte aus diesem zugrunde. Die einzelnen trophischen Ebenen sind komplex miteinander verwebt, wobei die Konsequenzen aus den Interaktionen häufig nicht nur die jeweils anderen Bereiche betreffen, sondern gleichfalls auf die auslösenden Stufen selbst zurückwirken.

Die Pflanze stellt die primäre trophische Ebene dar und dient den Phytophagen als Nahrungsgrundlage. Für Blattläuse ist in dieser Hinsicht insbesondere der zuckerhaltige Phloemsaft von Bedeutung. Die Rolle der Pflanzen für die dritte trophische Ebene, in diesem Fall repräsentiert durch die Primärparasitoide, besteht einerseits in einem Refugium, in welchem sich Wirte zur Eiablage befinden. Im Folgenden wird deshalb auch von Wirtspflanze gesprochen, sofern diese bezüglich eines Parasitoiden ein natürlicher Saugort einer Wirtsblattlausart ist. Dagegen handelt es sich um eine Nichtwirtspflanze, wenn diese grundsätzlich, das heißt unabhängig von einer momentanen Verfügbarkeit, keine Wirtsblattlausart eines betreffenden Parasitoiden beherbergt. Zum anderen bietet die Pflanze verschiedene Stimuli, welche von Parasitoiden zur Orientierung und Lokalisation eines Wirtsvorkommens genutzt werden können (Übersicht bei: Dicke, 1999; Turlings et al., 1993b, 1995; Vet & Dicke, 1992). Visuelle Reize stehen den tagaktiven Schlupfwespen dabei kontinuierlich zur Verfügung, während olfaktorische Stimuli zum Teil additiv durch mechanische Beschädigung der Pflanze und/ oder Speichelinjektion von Herbivoren freigesetzt werden können. Solcherart emittierte volatile Pflanzenduftstoffe werden als Attraktanzien für Parasitoide diskutiert (Turlings et al., 1998), weshalb die Anlockung von Feinden des Feindes als durch die Schädlinge selbst induzierte Abwehrstrategie von Pflanzen gilt (Dicke et al., 1990; Karban & Baldwin, 1997; Turlings et al., 1990).

Das Vorkommen von Wirtspflanzen an sich ist essentiell für die Reproduktion von Parasitoiden phytophager Wirte, während Häufigkeit und Verteilung erheblichen Einfluss auf den Parasitierungserfolg nehmen dürften. Ein Pflanzenbestand ist je nach Zusammensetzung aus Wirts- und Nichtwirtspflanzen und häufigem beziehungsweise vereinzelt sowie aggregiertem versus gleichverteiltem Vorkommen von Wirtspflanzen jeweils qualitativ unterschiedlich zu beurteilen.

Die sekundäre trophische Ebene der phytophagen Blattläuse (Homoptera: Aphididae) dient den Primärparasitoiden (tertiäre trophische Ebene) aus den Familien der Aphidiidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) und Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) als Wirte zur

Eiablage und Larvalentwicklung. Bezüglich der Parasitierung sind als maßgebliche Faktoren der Wirte unter anderem deren Dichte und Verteilung an Pflanzen sowie deren Abundanzschwankungen im Jahresverlauf von Bedeutung. Daneben reduziert das Abwehrverhalten vieler Blattlauspezies, welches mechanischer Art sein kann (Kicken nach dem Feind, Fallenlassen oder Abwandern von der Pflanze) oder auf chemischen Mitteln beruht (Abgabe von Siphoniensekret und von Alarmpheromonen als deren flüchtige Komponente), den Eiablageerfolg von Parasitoiden.

Bei den innerhalb der vorliegenden Arbeit untersuchten Primärparasitoiden handelt es sich ausschließlich um solitäre, koinobionte, endoparasitische Arten aus der Familie der Aphidiidae, die Blattläuse als Wirte zur Larvenentwicklung nutzen. Je Blattlaus wird lediglich ein Ei abgelegt, vorzugsweise in das zweite oder dritte Larvenstadium des Wirtes (Mackauer, 1986, 1990; Sequeira & Mackauer, 1992; Starý, 1970). Eine chemische Markierung der Wirte bei der Eiablage dient dazu, Superparasitismus weitgehend zu vermeiden (Mackauer, 1990; Mackauer et al., 1996). Aus dem in die Leibeshöhle des Wirtes applizierten Ei schlüpft nach zirka drei Tagen das erste Larvenstadium des Parasitoiden, welches sich zunächst von der Hämolymphe seines Wirtes ernährt. Auch die Nahrung des zweiten Larvenstadiums basiert auf Hämolymphe und Gonaden, so dass die Entwicklung des Wirtes weiterläuft und unter Umständen bis zum Adulti erfolgen kann. Ab dem dritten Larvenstadium werden die inneren, lebenswichtigen Organe des Wirtes verzehrt, in dem schließlich verbleibenden Wirtsintegument findet die Verpuppung statt. Innerhalb dieser sogenannten Blattlausmumie (Starý, 1970) vollzieht sich die Metamorphose zum adulten Parasitoiden, der zum Schlupf mit seinen Mandibeln ein Loch in die Mumienhülle schneidet. Die adulten Tiere sind freilebend, nichtparasitisch und ernähren sich vorwiegend von Honigtau und extrafloralem Nektar. Bei den untersuchten Parasitoiden handelt es sich um Arten mit arrhenotoker und bisexueller Fortpflanzungsstrategie (Mackauer & Völkl, 1993), das heißt aus befruchteten Eiern gehen Weibchen, aus unbefruchteten Eiern Männchen hervor (Gauld & Bolton, 1987; Godfray & Hardy, 1993).

Die Wirtssuche von Parasitoidenweibchen läuft als hierarchischer Prozess ab (Bell, 1990; Green & Ayal, 1998; Hassell & Southwood, 1978; Völkl, 1994), bei dem zwischen Fern- und Nahorientierung unterschieden wird. Als erster Schritt muss ein Habitat mit Wirtspflanzen gefunden und anschließend eine geeignete Pflanze angesteuert werden. Letztlich sind die Wirte selbst zu lokalisieren. Das spezifische Fouragierverhalten zur Lokalisation von Wirten auf einer Pflanze kann je nach Parasitoidenart variieren. Trifft der Parasitoid auf eine Blattlaus, erfolgen zunächst Mechanismen zur Erkennung und Beurteilung der Eignung als Wirt, bevor die betreffende Blattlaus akzeptiert und zur Eiablage herangezogen wird.

Die Breite des Wirtsspektrums ist bei den einzelnen untersuchten Parasitoiden sehr verschieden ausgeprägt und reicht von monophagen bis zu polyphagen Arten.

Dementsprechend variiert in der Regel die Anzahl an unterschiedlichen Wirtspflanzenarten, allerdings wird dieser Effekt durch die Wirtsspezialisierung der Blattläuse zusätzlich modifiziert.

Bei einem tritrophischen Gefüge dieser Art handelt es sich allerdings nicht um ein abgeschlossenes System. Hyperparasitoide als Repräsentanten der quartären trophischen Ebene nutzen die Larven der Primärparasitoide als Wirte, indem das Ei bei ektoparasitischen Formen auf beziehungsweise bei endoparasitischen Hyperparasitoiden in die Wirtslarve gelegt wird, nachdem sie der in der Blattlausmumie beziehungsweise parasitierten Blattlaus befindlichen Primärparasitoidenlarve ein Gift appliziert haben.

Auf nächsthöherer Stufe betreffen Predatoren die Wirts-, Primärparasitoid- und Hyperparasitoidenebene nicht nur direkt in unterschiedlichem Ausmaß, vielmehr spielen hier indirekte Einflüsse auf die jeweils anderen Ebenen und damit verbundene Populationsschwankungen eine bedeutende Rolle. Die von Predatoren ausgehende Bedrohung für eine bestimmte Art kann demnach auf verschiedenen Ebenen angreifen. Mögliche Einflussgrößen sind nicht nur durch biotische Faktoren vertreten, sondern weiten sich ebenfalls auf abiotische Bedingungen wie beispielsweise Wettereffekte aus, welche die einzelnen trophischen Ebenen in unterschiedlicher Weise betreffen.

2.2 Untersuchte Systeme

2.2.1 Untersuchte Systeme mit dem Primärparasitoiden *Aphidius tanacetarius*

Bei *Aphidius tanacetarius* (MACKAUER) handelt es sich um eine hochspezialisierte Primärparasitoidenart, die als einzigen Wirt die Blattlausart *Metopeurum fuscoviride* (STROYAN) zur Eiablage nutzt und somit als monophag zu bezeichnen ist. Dies gilt auch bezüglich potentiell in Frage kommender Wirtspflanzenarten, da das Vorkommen von *M. fuscoviride* auf *Tanacetum vulgare* (LINNÉ) beschränkt ist. Der Gemeine Rainfarn (*T. vulgare*) gehört zu den Korbblütengewächsen (Asteraceae) und ist häufig an Wegen, Dämmen, Waldrändern und auf Ruderalflächen zu finden. Zuweilen bildet diese Pflanzenart lockere Bestände aus. Als Inhaltsstoffe besitzt der Rainfarn ätherische Öle und Bitterstoffe. Alle Blattlausarten, die an dieser Pflanze leben, unterliegen in ihrem Auftreten saisonalen Schwankungen, wobei das Vorkommen von *M. fuscoviride* im Jahresverlauf zunimmt und vermehrt eine weitere sehr häufige Art, *Macrosiphoniella absinthii*, verdrängt (Völkl & Fischer, Weinbrenner, unpubl. Daten). Dies steht in engem Zusammenhang mit der

Vergesellschaftung von *M. fuscoviride* mit mutualistischen Ameisen (z. B. *Lasius niger*). Während der Vegetationsperiode ist diese monophage, monözische Art daher in großen Mengen zu finden, wobei sie im Frühjahr bevorzugt am Stängel saugt, mit wachsender Verholzung der Pflanze den Ort der Nahrungsaufnahme jedoch auf die Triebspitzen und die Ausleger der Doldenblüten verlegt.

Sowohl das hohe Maß an Spezialisierung als auch die Abhängigkeit der Wirtsblattlaus von Ameisenbelauf bedingen die Such- und Parasitierungsstrategie der Schlupfwespenart *A. tanacetarius*. Wie nahezu alle *Aphidius*-Arten zeigt auch dieser Parasitoid ein ausgeprägtes Dispersionsverhalten und nutzt lediglich einen Teil der innerhalb einer lokalisierten Kolonie zur Verfügung stehenden Wirte zur Eiablage. Die Anwesenheit von Ameisen beeinflusst die Erfolgsrate von *A. tanacetarius* negativ (Mackauer & Völkl, 1993, Schwörer, 2002). Diese Parasitoidenart verfügt nicht über das Mittel der chemischen Mimikry und wird daher bei der Interaktion mit einer Ameise stets von dieser attackiert (Völkl 1996).

2.2.2 Untersuchte Systeme mit dem Primärparasitoiden *Aphidius absinthii*

Dem oligophagen Primärparasitoiden *Aphidius absinthii* (MARSHALL, 1896) stehen mehrere Wirtsarten zur Verfügung (Starý, 1976). Innerhalb der vorliegenden Arbeit wurde die Blattlausart *Macrosiphoniella absinthii* (LINNÉ) als Wirt ausgewählt. Hiermit treten als Wirtspflanzenarten *Tanacetum vulgare*, *Artemisia vulgaris* L. (Gemeiner Beifuß) und *Achillea millefolium* (Gemeine Schafgarbe) in den Vordergrund. Als Versuchspflanzen fanden allerdings lediglich die beiden erstgenannten Arten Verwendung. Diese zwei Pflanzenarten sind an Wegrändern, im Ödland, auf Unkrautfluren und Ruderalflächen sehr häufig anzutreffen. Da *M. absinthii* keine mutualistische Vergesellschaftung mit Ameisen zeigt, nimmt die Verfügbarkeit dieser Wirtsart im saisonalen Verlauf ab und wird am Rainfarn schließlich von der durch Ameisenbelauf geschützten Art *M. fuscoviride*, welche nicht zu den Wirtsarten von *A. absinthii* zählt, weitgehend verdrängt. Am Beifuß lässt sich das Phänomen der Verdrängung nicht beobachten (Weinbrenner & Völkl, unpubl.).

2.2.3 Untersuchte Systeme mit dem Primärparasitoiden *Aphidius ervi*

Der polyphage Primärparasitoid *Aphidius ervi* (HALIDAY, 1834) verfügt über ein relativ großes Wirtsspektrum und kann demnach zahlreiche Blattlausspezies potentiell zur Eiablage nutzen. Da diese auf verschiedenen Pflanzen aus mehreren Familien auftreten (Starý, 1973; Pennacchio, 1990), ist auch der Wirtspflanzenkreis von *A. ervi* vergleichsweise vielfältig. Im

natürlichen Interaktionszusammenhang ist die holozyklische, monözische und polyphage Blattlausart *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) einer der Hauptwirte von *A. ervi*. Diese Wirtsart besitzt einen weiten Verbreitungskreis auf Pflanzen aus der Familie der Fabaceae (Starý, 1970, 1976). Zu den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Wirtspflanzenarten von *A. pisum* zählen *Vicia faba* (Ackerbohne), *Trifolium pratense* L. (Rotklee) und *Trifolium repens* L. (Weißklee).

Unter den Wirtspflanzen von *A. pisum* befindet sich ein hoher Anteil an für den Menschen bedeutsamen Kulturpflanzen. Insbesondere in Monokulturen aus einer Wirtspflanzenart stellen Blattläuse einen ökonomisch relevanten Risikofaktor dar, indem in solchen einheitlichen Agrarkulturen das explosionsartige Wachstum der Schädlingspopulation aufgrund einer reichen Nahrungsbasis und ohne räumliche Ausbreitungsbarrieren erfolgen kann. Als natürlicher Gegenspieler wurde deshalb *A. ervi* innerhalb der biologischen Schädlingsbekämpfung zur spezifischen Eindämmung von *A. pisum* eingesetzt (Mackauer & Kambhampati, 1986; Milne, 1986; Starý, 1995). Die beiden untersuchten Kleearten haben neben ihrer wirtschaftlichen Bedeutung als Futterpflanze oder in der Honigproduktion auch ein häufiges natürliches Vorkommen auf Wiesen und an Wegen. Das Spektrum an möglichen Wirten für *A. ervi* umfasst jedoch nicht ausschließlich Blattlausarten auf Fabaceen, sondern beinhaltet ebenfalls verschiedene Spezies auf Gramineen, wie beispielsweise *Sitobion avenae* (FABRICIUS) auf *Triticum aestivum* (Weizen). *S. avenae* ist eine wirtswechselnde Blattlausart, die während der Sommerperiode auf Vertretern der Familie Gramineae auftritt. Für Getreide-Monokulturen (u.a. Weizen) stellt diese Art einen bedeutenden Schädling dar und wird von *A. ervi* in hohem Ausmaß als Wirtsorganismus genutzt.

2.2.4 Untersuchte Systeme mit dem Hyperparasitoiden *Dendrocerus carpenteri*

Dendrocerus carpenteri (CURTIS) (Hymenoptera: Megaspilidae) ist ein weitverbreiteter Hyperparasitoid von Blattlausschlupfwespen (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). Es handelt sich um eine ektoparasitische, solitäre und synovigene Art. Wie viele andere Hyperparasitoiden ist auch *D. carpenteri* ein Generalist mit einem großen Wirtsspektrum von etwa 40 Wirtsarten (Chow & Mackauer, 1999; Gauld & Bolton, 1988; Sullivan, 1987), welche wahrscheinlich alle zumindest eine oder mehrere ökologische und physiologische Eigenschaften gemeinsam haben. Diese Eigenschaften bilden die Grundlage für die Eignung als Wirt zur Eiablage. Dennoch ist dadurch die Möglichkeit, Präferenzen gegenüber bestimmten Wirten zu zeigen, nicht ausgeschlossen. Bei *D. carpenteri* sind die Präferenzen allerdings mehr durch das Entwicklungsstadium als die Art des Wirtes geprägt. Parasitiert

werden das letzte Larvenstadium, die Präpuppe und teilweise die Puppe der Primärparasitoiden. Lediglich Wirte in bereits mumifizierten Blattläusen werden akzeptiert (Chow & Mackauer, 1999). Vor der Eiablage injiziert das Weibchen mit dem Ovipositor der Larve ein Gift, durch die Wand der Mumie hindurch (Boccino & Sullivan, 1981; Höller et al., 1994). Aufgrund einer relativ kurzen Lebenserwartung als auch einer geringen Eikapazität ist die "life-time fecundity" (Lebens-Reproduktivität) von *D. carpenteri* Weibchen mit zirka 75 Eiern vergleichsweise klein (Le Ralec, 1991; Walker & Cameron, 1981). Fouragierverhalten und Ressourcennutzung dieser häufig vorkommenden Hyperparasitoidenart sind gut untersucht (z. B.: Chow & Mackauer, 1999; Höller et al., 1994; Sullivan & Völkl, 1999; Völkl et al., 1995; Walker & Cameron, 1981).

2.2.5 Untersuchte Systeme mit einem Predator

Die Predation durch Raubarthropoden, neben Raubwanzen und Raubfliegen insbesondere durch Netzspinnen, hat enorme Auswirkungen auf das Mortalitätsrisiko der Parasitoiden bei ihrer Suche auf höherer räumlicher Ebene (Rosenheim, 1998). Die charakteristischen Fangnetze von Spinnen dienen der Erbeutung von Nahrung, wobei im Luftraum befindliche Netze hauptsächlich auf Fluginsekten abzielen. Somit stellen sie für die Schlupfwespen, welche per Flug zwischen verschiedenen Pflanzen wechseln, ein bedeutendes Risiko dar (Völkl & Kraus 1996, Weisser & Völkl 1996). Diese Art der Dispersion ist jedoch erforderlich zur Erschließung von Ressourcen bezüglich Nahrung und Eiablagestätten. Auch wenn das spezifische Flugmuster durchaus Unterschiede in Abhängigkeit von der Parasitoidenart zeigt, so trifft doch das generelle Kriterium des Pflanzenwechsels per Flug auf alle untersuchten Schlupfwespenarten zu (*Aphidius ervi*, *Aphidius absinthii*, *Aphidius tanacetarius*, *Dendrocerus carpenteri*). Das Verhalten adulter Parasitoide hat sich unter dem Selektionsdruck von betreffenden Predatoren evolviert (Rosenheim, 1998) und dürfte sowohl in Abhängigkeit der Wirtsspezialisierung als auch des trophischen Levels Unterschiede aufweisen. Diese können jedoch nicht nur auf differenzierten Verhaltensweisen und Suchstrategien, sondern ebenfalls auf anatomischen und morphologischen Eigenschaften der Schlupfwespen beruhen.

Um das Risiko der Mortalität während der Dispersion besser abschätzen zu können, wurde in der vorliegenden Arbeit deshalb der Einfluss von netzbauenden Baldachinspinnen (Araneae: Linyphiidae) auf die Überlebensrate der vier genannten Parasitoidenarten untersucht. Die untersuchten Spinnen erreichen im Sommer im natürlichen Lebensraum der Parasitoide oft hohe Dichten, insbesondere in Hochstaudenbeständen mit Rainfarn und Beifuß.

3. Methoden

3.1 Herkunft, Zucht und Haltung des Tier- und Pflanzenmaterials

Das verwendete Tier- und Pflanzenmaterial (Wirtsblattläuse, Parasitoiden, Hyperparasitoid und Wirts- wie Nichtwirtspflanzen) wurde durch eigens zu diesem Zweck aufgebaute Zuchten bereitgestellt. Die Zucht erfolgte in Klimakammern ($20 \pm 1^\circ\text{C}$, $50 \pm 10\%$ relative Luftfeuchtigkeit, 3000 Lux, 16:8 L:D), wobei Pflanzen vor Blattlausbefall und Blattläuse vor Parasitierung sowie Parasitoide vor Hyperparasitierung durch entsprechende räumliche Trennung bewahrt wurden. Die Pflanzen wurden entweder aus Saatgut gezogen (*V. faba*, *T. pratense*, *T. aestivum*, *P. pratense*) oder im Freiland als junge Pflanze ausgegraben und im klimatisierten Gewächshausabteil großgezogen (*T. vulgare*, *A. vulgaris*). Adulte Blattläuse wurden im Freiland in der Umgebung von Bayreuth gesammelt und in Zucht gebracht (Tab. 1). Zum Erhalt von unparasitierten Wirten wurden adulte Blattläuse aus Freilandkolonien auf Pflanzen im Labor transferiert und nach der Produktion von Nachkommen wieder entfernt. Obwohl eine langfristige Haltung bei *M. fuscoviride* und bei *M. absinthii* aufgrund der Schwierigkeiten bei der Haltung der Wirtspflanze nur bedingt möglich ist, konnte dieses Verfahren dennoch bei allen Arten Anwendung finden. Für Versuche wurden frühestens die Nachkommen der zweiten Generation verwendet, um unparasitierte Wirte bei Versuchsbeginn garantieren zu können.

Tab. 1: Systeme auf denen die Zucht der Blattläuse und der Parasitoide basierten.

	Zuchtsubjekt	Wirt-System
Blattläuse	<i>Metopeurum fuscoviride</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
	<i>Macrosiphoniella absinthii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia faba</i> (+ z. T. <i>Trifolium pratense</i>)
Primär-parasitoide	<i>Aphidius tanacetarius</i>	<i>Tanacetum vulgare</i> + <i>Metopeurum fuscoviride</i>
	<i>Aphidius absinthii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i> + <i>Macrosiphoniella absinthii</i>
	<i>Aphidius ervi</i>	<i>Vicia faba</i> + <i>Acyrtosiphon pisum</i>
Hyper-parasitoid	<i>Dendrocerus carpenteri</i>	<i>Vicia faba</i> + <i>Acyrtosiphon pisum</i> – Mumien mit <i>Aphidius ervi</i>

Die Parasitoide wurden innerhalb ihrer Blattlausmumien im Freiland gesammelt und teils zur Zucht verwendet, teils aber auch sofort in den Experimenten eingesetzt (*A. tanacetarius*). Sämtliche Parasitidenzuchten erfolgten innerhalb von Klimakammern in mit Gazegittern bespannten Holzzuchtkästen. Das erforderliche Pflanzenmaterial wurde regelmäßig erneuert, die Wirtspopulation gegebenenfalls durch Zugabe von unparasitierten Blattläusen reguliert. Um das Alter und weitere Faktoren der in den Versuchen eingesetzten Schlupfwespen standardisieren zu können, wurden Mumien aus der Zucht oder aus dem Freiland bis zu ihrem Schlupf in Gelatinekapseln separiert (Standardisierung siehe Abschnitt 3.2).

Die Zucht des Hyperparasitoiden *Dendrocerus carpenteri* basierte auf dem Wirtssystem *A. pisum* – *A. ervi*, um eine einheitliche Größe der Testtiere sicherzustellen, da *D. carpenteri* in Abhängigkeit von dem Wirt enorme Größenvariationen aufweist (Mackauer, 1986).

Die verwendeten Predatoren (netzbauende Spinnen aus der Familie Linyphiidae) stellten bezüglich der Herkunft eine Ausnahme dar, da sie nicht gezüchtet, sondern allesamt im Freiland gesammelt und direkt in dem Experimentierfeld angesiedelt wurden.

3.2 Generelle Methoden

Die Experimente fanden im Zeitraum Oktober 2000 bis Oktober 2002 statt. Durchführungsort war ein Gewächshausabteil der Universität Bayreuth, in dem als Versuchsbedingungen eine Temperatur von $20 \pm 1^\circ\text{C}$, eine relative Luftfeuchtigkeit von $60 \pm 10\%$ und Tageslicht herrschten.

Die an den Versuchen beteiligten Pflanzen und Tiere wurden standardisiert. Alle Einzelpflanzen einer Art wurden zu diesem Zweck hinsichtlich ihres Entwicklungsstadiums, ihrer Größe (= Höhe) und Struktur (wie Anzahl der Blätter, Anzahl der Blütentriebe) möglichst einheitlich gehalten. Es wurden gezielt sowohl unbefallene als auch mit einer Blattlauskolonie besetzte Pflanzen verwendet. Zur Erzeugung einer infizierten Versuchspflanze wurden, auf einem entsprechend jüngeren Stadium, 4 - 8 Tage vor ihrem Einsatz 2 - 3 adulte Blattläuse zur Reproduktion gebracht. Die quantitative Standardisierung der erzeugten Kolonie erfolgte zirka 1 Tag vor dem Experiment, indem die Adulti und überzählige Individuen entfernt wurden. Sofern nicht anders angegeben waren bei Versuchsstart somit alle wirtsbesetzten Pflanzen bereits seit mindestens 2 Tagen mit einer entsprechenden Anzahl an Wirten infiziert, wodurch die potentielle Produktion und Emission herbivoren-induzierter volatiler Pflanzenduftstoffe ermöglicht wurde, welche als Kairomone die Wirtssuche von Parasitoiden beeinflussen könnten (Du et al., 1996). In den Experimenten wurden Blattläuse des zweiten bis dritten Larvenstadiums eingesetzt, da diese

von Parasitoidenweibchen (*A. ervi*) zur Eiablage präferiert werden (Mackauer, 1986; Sequeira & Mackauer, 1992). Es fanden ausschließlich unparasitierte Wirte Verwendung. Um einen eventuellen Einfluss der Farbmorphe bei *A. pisum* zu vermeiden, wurde lediglich die grüne Morphe genutzt. Zur Verifizierung von erfolgreichen Eiablagen wurden die Blattläuse im Anschluss an das Experiment separat auf einer Wirtspflanze für 5 – 7 Tage aufbewahrt und anschließend seziiert. Nach dieser Zeitspanne ist die Entwicklung der Parasitoidenlarve so weit fortgeschritten, dass ihre Identifikation unter mikroskopischer Ansicht eindeutig erfolgen kann. Das Vorhandensein einer Larve zeigt den Parasitierungserfolg an.

Als Testtiere wurden standardisierte Parasitoidenweibchen verwendet, um präexperimentale Einflüsse zu minimieren (Minkenberg et al., 1992; Völkl & Mackauer, 1990; Weisser, 1994). So waren alle eingesetzten Parasitoide 3 - 4 Tage alt, verpaart und hatten - sofern nicht anders angegeben – Erfahrung für 36 – 48 Stunden mit dem versuchseigenen Pflanze-Wirt-System. Indem die Weibchen 24 Stunden vor Versuchsbeginn wieder von den Wirten getrennt wurden, konnte der Aufbau eines ausreichenden Eidrucks bewirkt werden. Da das Fouragierverhalten von Parasitoiden in Abhängigkeit von ihrem nutritiven Zustand variiert (Bai & Mackauer, 1990), diente zur Standardisierung des Fütterungszustandes die kontinuierliche Versorgung mit Honiglösung während der gesamten Zeit vom Schlupf bis kurz vor dem Versuchseinsatz. Sämtliche Testweibchen hatten nur einmalige Verwendung, wurden einzeln getestet und standen während des gesamten Versuchsdurchlaufs unter kontinuierlicher Beobachtung. Dabei wurden die Verhaltensparameter "Suchen", "Rasten", "Putzen", "Sondieren", "Pflanzenwechsel per Flug", "Pflanzenwechsel per Laufen" und "Nahrungsaufnahme" sowie mehrere Aspekte der Interaktion mit Wirten ("host-handling") unterschieden und mit jeweils zugehöriger Dauer sukzessive aufgenommen. Drei verschiedene Arten von Wirtskontakt konnten ausgemacht werden. Einerseits die rein physische Berührung ohne jegliches Anzeichen eines Ovipositionsversuchs, zum anderen die sogenannte Attacke (= Eiablageversuch), bei welcher der Ovipositor nach vorne gebogen und eine Blattlaus zu stechen versucht wird, ohne jedoch ein Ei zu applizieren und schließlich die erfolgreiche Eiablage (= Parasitierung).

Insgesamt gab es in bezug auf den Versuchsraum drei verschiedene Arten von Experimentdesigns. Erstens Versuche in einem Bestand aus Pflanzen, zweitens auf einer Einzelpflanze und schließlich in der Petrischale. Für die meisten Versuche der vorliegenden Studie stellte das Experimentierfeld einen zirka 2 m² großen, aus Einzelpflanzen zusammengesetzten Bestand dar. Als "uniformer"/ "einheitlicher" Bestand wird ein solcher bezeichnet, der aus lauter Pflanzen der gleichen Art besteht, während die Kombination verschiedener Arten (≥ 2) einen "gemischten"/ "diversen"/ "oligofloralen" Bestand ergibt. Die Einzelpflanzen eines Bestandes standen zwar dicht nebeneinander angeordnet, besaßen

jedoch keinen Kontakt untereinander, so dass ein Wechsel zwischen Pflanzen nicht auf direktem Weg, sondern ausschließlich entweder durch einen Flug oder durch Laufen über den Erdboden erfolgen konnte. Durch die Erfassung der Pflanzenwechsel ergibt sich die Anzahl an besuchten Pflanzen, wobei sowohl zwischen unbefallenen und infizierten Exemplaren als auch zwischen Wirts- und Nichtwirtsarten differenziert wurde. Bezogen auf eine bestimmte Parasitoidenart wird im Folgenden zwischen "Wirtspflanzen" und "Nichtwirtspflanzen" unterschieden. Um eine Wirtspflanzenart handelt es sich, wenn diese potentiell Wirtsblattläuse der betreffenden Schlupfwespe beherbergen kann, unabhängig von der momentanen Befallssituation der Pflanze. Auf Nichtwirtspflanzenarten trifft dieses Kriterium nicht zu, das heißt auf einer solchen können generell keine Wirte der betreffenden Parasitoidenart vorkommen.

In dem Pflanzenbestand wurden die Weibchen auf einer zentral gelegenen, bei genereller Wirtsverfügbarkeit auf einer befallenen Pflanze entlassen, welche im Folgenden als "Freilassungspflanze" bezeichnet wird. Der genaue Freilassungsort befand sich am Stängel 1 – 2 cm unterhalb des ersten Blattstiels. Das Entlassen des Testweibchens definierte den Versuchsbeginn. Die Versuchsdauer ergab sich jeweils aus der Aufenthaltszeit des einzelnen Testparasitoiden in der Experimentierarena. Für den Pflanzenbestand existierten zwei Möglichkeiten des Verlassens des Versuchsraums, entweder durch einen vertikalen Abflug auf eine Pflanze des Umgebungsgrüns oder durch einen Abflug in Richtung der Gewächshausdecke. Bei den Experimenten auf einer Einzelpflanze ist die Versuchsdauer entsprechend durch die Zeit von der Freilassung bis zum Verlassen der Pflanze durch das Testtier festgesetzt. Lediglich bei den Versuchen mit einer Petrischale als Versuchsraum konnte die Dauer des Experiments nicht auf dem Verhalten der Parasitoide basieren, da das Verlassen des Raums nicht möglich war, und wurde stattdessen auf 15 Minuten festgesetzt. Dies entspricht bei *Aphidius ervi* der durchschnittlichen Aufenthaltszeit auf einer *Vicia faba*-Pflanze. Zur Simulation möglichst natürlicher Bedingungen ("semi-natürlich") wurden um den Versuchsbestand beziehungsweise um die Versuchspflanze weitere Wirtspflanzen gruppiert. Dieses "Umgebungsgrün" sollte eine unrealistisch lange Arretierung der Parasitoide in dem Versuchsareal verhindern (vgl. Schwörer & Völkl 2001). Um eine Orientierung anhand potentieller wirts-induzierter Synomone grundsätzlich zu ermöglichen, wurde mit Hilfe eines Ventilators ein horizontaler, gerichteter und leichter Luftstrom erzeugt.

3.3 Interspezifischer Vergleich von Parasitoidenarten mit unterschiedlicher Wirtsspezialisierung: Suchverhalten, Ressourcennutzung und Mortalitätsrisiko

Zwischen verschiedenen Arten von Blattlausparasitoiden (Primärparasitoiden) bestehen teilweise große Differenzen bezüglich ihres Wirtsspektrums, das heißt es steht ihnen eine unterschiedliche Bandbreite an potentiell nutzbaren Blattlausarten zur Eiablage zur Verfügung. Hochspezialisierte Arten nutzen lediglich eine einzige Wirtsart und werden demzufolge als monophag bezeichnet. Demgegenüber können sogenannte oligophage einige und polyphage Parasitoide eine Vielzahl von Blattlausarten zur Entwicklung ihrer Nachkommen verwenden. Mit einem erweiterten Kreis an potentiellen Wirten steigt in der Regel auch der Variationsreichtum der Wirtspflanzen. Viele polyphage Parasitoidenarten sind in der Lage, ihre Wirte auf Pflanzen aus den unterschiedlichsten Familien zu finden. Sowohl die sekundären Inhaltsstoffe als auch die herbivoren-induzierten Abwehrstoffe dieser Pflanzen, welche den Parasitoiden als Indizien der Wirtsanwesenheit dienen können (Dicke, 1999; Turlings et al., 1993, 1995; Vet & Dicke, 1992), dürften hier gleichfalls ein weites Spektrum aufweisen.

Der Grad an Spezialisierung könnte erhebliche Auswirkungen auf die Suchstrategie der Parasitoiden und den auf diesem Verhalten basierenden Sucherfolg nehmen sowie letztlich auch die Ressourcennutzung wesentlich beeinflussen. Deshalb wurden die Arten *A. tanacetarius* (monophag), *A. absinthii* (oligophag) und *A. ervi* (polyphag) einander bezüglich der im Folgenden erläuterten Aspekte gegenübergestellt. Der Einfluss des Wirtsspektrums der verschiedenen Parasitoidenarten wurde dabei als übergeordnete Fragestellung betrachtet. Eine Übersicht diesbezüglich verwendeter Wirtssysteme liefert Tab. 2.

Tab. 2: Aufstellung der verwendeten Wirtssysteme bezüglich der untersuchten Primärparasitoidenarten.

Parasitoidenart	Wirt	Wirtspflanze
<i>Aphidius tanacetarius</i>	<i>Metopeurum fuscoviride</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>Aphidius absinthii</i>	<i>Macrosiphoniella absinthii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Artemisia vulgaris</i>
<i>Aphidius ervi</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i> <i>Sitobion avenae</i>	<i>Vicia faba</i> , <i>Trifolium pratense</i> <i>Triticum aestivum</i>

3.4 Versuche zum Fouragierverhalten und zur Ressourcennutzung von Blattlausparasitoiden

3.4.1 Einfluss der Wirtsdichte

Ein Einfluss der Wirtsdichte auf den Such- und Parasitierungserfolg von Parasitoiden kann auf unterschiedlichen Wirkungsmechanismen beruhen. Zum einen emittieren stark befallene Wirtspflanzen in Relation zu schwach befallenen mehr herbivoren-induzierte volatile Inhaltsstoffe (Du et al., 1998; Micha & Wyss, 1995), die den Parasitoiden bei der Wirtslokalisierung als Synomone dienen können, andererseits führt eine höhere Verfügbarkeit an Wirten selbst bei einer auf Zufall basierenden Suche zu größerem Erfolg (van Roermund & van Lenteren, 1995; van Roermund et al., 1997).

Primärparasitoiden von Blattläusen können von der aus ihrer Sicht wirts-induzierten Produktion volatiler Abwehrsubstanzen der Pflanze profitieren, indem sie diese Stoffe zur Lokalisierung wirtsbesetzter Pflanzen nutzen. Dieser Aspekt der Orientierung von Schlupfwespen dürfte wesentlich in Abhängigkeit von dem Grad an Spezialisierung variieren. Deshalb wurde zur Betrachtung des Einflusses der Wirtsdichte ein interspezifischer Vergleich verschiedener Parasitoidenarten angestrebt, um Unterschiede zwischen jeweils einer mono-, oligo- und polyphagen Parasitoidenart in dieser Hinsicht festzustellen. Mit zunehmender Variation an nutzbaren Blattlausarten geht in der Regel ebenfalls eine steigende Zahl verschiedener Wirtspflanzen einher. Grundsätzlich stellt sich hiermit den Generalisten durch mehrere potentielle Wirtspflanzenarten das Problem eines breiten Spektrums an Synomonen, während Spezialisten möglicherweise gezielt auf bestimmte Pflanzenduftstoffe reagieren könnten.

Zur Untersuchung der Auswirkungen der Blattlausdichte auf höherer räumlicher Ebene, dienten uniforme Bestände aus jeweils einer Wirtspflanzenart als Versuchsarena. Drei Wirtsdichteklassen wurden simuliert. Im ersten Ansatz waren keine Wirte anwesend. Bei genereller Wirtsverfügbarkeit waren stets sieben räumlich gleichmäßig verteilte Pflanzen des Bestandes mit einer Blattlauskolonie besetzt, die Individuenstärke der Kolonien betrug in der ersten zirka 10 und in der zweiten Simulationsbedingung zirka 20 Tiere. Insgesamt waren somit keine oder 70 oder 140 Wirte in dem Bestand vorhanden.

Als einziges Versuchssystem steht für die hochspezialisierte Parasitoidenart *Aphidius tanacetarius* lediglich dessen eine Wirtsart *Metopeurum fuscoviride* auf der Wirtspflanze *Tanacetum vulgare* zur Verfügung. Als oligophage Art wurde *Aphidius absinthii* mit dem Wirt *Macrosiphoniella absinthii* auf der Wirtspflanze *Tanacetum vulgare* getestet, während als polyphage Art *Aphidius ervi* mit *Acyrtosiphon pisum* als Wirt auf *Trifolium pratense* ausgewählt wurde.

Die folgende Tabelle (Tab. 3) gibt eine Übersicht über die getesteten Systeme zum Einfluss der Wirtsdichte und die jeweils zugehörige Anzahl an Versuchswiederholungen.

Die standardisierten Parasitoidenweibchen wurden einzeln getestet, wobei sie bei genereller Anwesenheit von Blattläusen auf einer wirtsbesetzten, in jedem Fall auf einer zentral im Versuchsareal gelegenen Pflanze entlassen und während des gesamten Experiments beobachtet wurden.

Tab. 3: Synopsis der Testsysteme zum interspezifischen Vergleich zwischen *A. tanacetarius*, *A. absinthii* und *A. ervi* in Abhängigkeit von der Wirtsdichte.

Parasitoidenart	Pflanze-Wirt-System	Wirtsdichte	n
<i>Aphidius tanacetarius</i>	<i>Tanacetum vulgare</i> – <i>Metopeurum fuscoviride</i>	keine Wirte	12
		~ 10 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	20
		~ 20 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	20
<i>Aphidius absinthii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i> – <i>Macrosiphoniella absinthii</i>	keine Wirte	20
		~ 10 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	20
		~ 20 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	20
<i>Aphidius ervi</i>	<i>Trifolium pratense</i> – <i>Acyrtosiphon pisum</i>	keine Wirte	15
		~ 10 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	16
		~ 20 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	15

3.4.2 Einfluss der Wirtsverteilung: Aggregation von Wirtskolonien

Neben der Wirtsdichte als entscheidende Einflussgröße, ist ebenso deren Verteilung innerhalb eines Pflanzenbestandes von Bedeutung für das Fouragierverhalten, den Sucherfolg und die Ressourcenutilisation von Parasitoidenweibchen. Da lokal verfügbare Aggregationen von Pflanzen mit je einer Wirtskolonie im Gegensatz zu einzelnen, weitläufig verstreut liegenden wirtsbesetzten Pflanzen vielmals charakteristisch für die natürliche Situation sind, ursächlich zurückzuführen auf die Populationsdynamik der Blattläuse, könnte eine dementsprechende Adaption der Suchstrategien im Laufe der Evolution der Primärparasitoiden erfolgt sein.

Außerdem dürfte sich das quantitativ unterschiedliche Angebot emittierter volatiler Pflanzenduftstoffe als Hinweis und Attraktants für die fouragierenden Schlupfwespen auswirken. Erfolgt eine Orientierung anhand solcher Substanzen, ist eine gerichtete Bewegung durch die Aggregation von infizierten Pflanzen als erleichtert anzunehmen, indem die Stärke des Reizes durch Kumulation wesentlich erhöht wird (Konzentrationseffekt). Ein gezieltes und sicheres Lokalisieren von wirtsbesetzten Einzelpflanzen birgt dagegen deutlich mehr Schwierigkeiten in sich. Beispielsweise eine zu geringe Konzentration oder Verwirbelungen beziehungsweise windbedingte Versetzungen der Duftspur können in dieser Hinsicht Probleme bereiten. Weiterhin dürften sich Unterschiede im Abstand zwischen den verfügbaren wirtsbesetzten Pflanzen deutlich auf deren Frequentierung durch die Parasitoide auswirken (Distanzeffekt) (Wang & Keller, 2003).

Zur Erhebung des Einflusses der Wirtsverteilung wurde ein Vergleich verschiedener Aggregationsmuster durchgeführt. Die zugehörigen Experimente basierten auf dem tritrophischen System aus dem Primärparasitoiden *A. ervi* in uniformen *V. faba* Beständen mit *A. pisum* als Wirtsart. Zur Behandlung von Detailfragen, für welche kein interspezifischer Vergleich durchgeführt wurde, fiel die Wahl innerhalb der vorliegenden Arbeit durchgängig auf diese Wirt-Parasitoid-Kombination, aufgrund ihrer Eignung als Modellsystem für Verhaltensstudien an Blattlausparasitoiden (z. B. Battaglia et al., 2000; Pennacchio et al., 1999). Sowohl die Struktur des Pflanzenbestandes, aufgebaut aus 36 Pflanztöpfen mit jeweils fünf Einzelpflanzen, als auch die Größe der vierblättrigen Bohnen sowie Saugort und Altersstruktur der *A. pisum* Kolonien aus jeweils zirka zehn Individuen variierte nicht. Verändert wurde lediglich die Platzierung einer in allen Simulationsbedingungen konstanten Anzahl an kolonietragenden Bohnenpflanzen innerhalb des Versuchsareals (jeweils sieben Stück). Bei somit stets gleicher Wirtsdichte im Gesamtfeld wurden drei unterschiedliche Verteilungsmuster erzeugt. Zum einen bildeten alle vorhandenen wirtsbesetzten Pflanzen eine einzelne große Aggregation aus 7 benachbarten *V. faba*, im Zentrum des Experimentierraumes positioniert. Diese Verteilungsform der Blattlauskolonien wird im Folgenden als "Muster 1 x 7" bezeichnet. Eine andere Art der Wirtsverteilung beinhaltete zwei kleinere lokale Anhäufungen von infestierten Pflanzen, welche sich aus vier beziehungsweise drei *V. faba* zusammensetzten und daher als "Muster 4 + 3" benannt wurde. Die beiden Aggregationen bildeten dabei etwa die gleiche Distanz zur Begrenzungslinie des Versuchsareals wie zu dessen Mittelpunkt aus, so dass ihr Abstand voneinander möglichst groß ausfiel, ohne sich jedoch im Außenbereich des Bestandes zu befinden. Eine der *V. faba* aus der 4er-Gruppe diene in diesem Ansatz als Freilassungspflanze der Testweibchen. Als Vergleichsbasis wurde ein entsprechender Versuch mit gleichmäßig in dem Bestand verteilten Wirtskolonien durchgeführt. Diese nichtaggregierte Verteilungsform erhielt die Bezeichnung "Muster 7 x 1". Eine zentrumsnah

gelegene wirtsbesetzte Bohnenpflanze wurde als Ausgangspunkt der Parasitoide gewählt. Die Anzahl der Versuchswiederholungen betrug 15 für jede der drei Simulationsbedingungen, wobei die einzeln getesteten *A. ervi* Weibchen während des gesamten Durchlaufs einer kontinuierlichen Beobachtung unterlagen.

3.4.3 Einfluss der Befallszeit der Wirtspflanzen von den Blattlauskolonien

Die Orientierung anhand volatiler Pflanzenduftstoffe ist ein bedeutsamer Aspekt innerhalb der Wirtssuche von Blattlausparasitoiden. Erst einige Zeit nach Beginn der Infestation der Pflanze mit Herbivoren werden solche, der Pflanzenabwehr dienende Substanzen emittiert (Du et al., 1998), da der Produktionsprozess durch den Schädlingsbefall induziert wird und einige Zeit bis zur Freisetzung der spezifischen Volatile benötigt. Deshalb wurden in den übrigen Versuchsansätzen stets Pflanzen eingesetzt, die bereits seit 2 - 3 Tagen mit Wirten besetzt waren. Um jedoch den Einfluss der Befallsdauer der Wirtspflanzen auf den Fouragier- und Eiablageerfolg zu untersuchen, wurden *A. ervi* Weibchen in einem Bestand getestet, in dem sowohl seit 2 Tagen als auch seit 2 Stunden infizierte Pflanzen zur Verfügung standen. Es handelte sich dabei um reine *T. pratense* Bestände, in dem 7 gleichmäßig verteilte Pflanzen eine *A. pisum* Kolonie aus zirka 10 Individuen beherbergten. Die Freilassungspflanze der Wespen und drei weitere der wirtsbesetzten Rotkleeplanken wiesen dabei eine präexperimentale Befallszeit von zwei Tagen auf, die drei verbleibenden Exemplare wurden zwei Stunden vor Versuchsbeginn infiziert. Durch dieses simultane Angebot bot sich jedem der Testparasitoiden eine direkte Wahl. Die Anzahl an Versuchsdurchläufen belief sich auf 15 Wiederholungen. Zudem wurde als Vergleich ein Ansatz herangezogen, der sich lediglich darin unterschied, dass hier die präexperimentale Infestationsdauer aller sieben wirtsbesetzten Pflanzen zwei Tage betrug. Dieser Versuch wurde mit 16 Wiederholungen durchgeführt. Da die jeweils relevanten Vergleichsgrundlagen in beiden Fällen nicht die gleichen Anzahlen infizierter Pflanzen aufweisen, wurde für die statistischen Berechnungen der Ausgleich durch einen normierten Wert geschaffen.

3.4.4 Einfluss des Pflanze-Wirt-Systems und der Vorerfahrung der Parasitoidenweibchen

Viele Parasitoidenarten sind nicht auf eine Wirtsart beschränkt, sondern können auf eine mehr oder weniger große Bandbreite an zur Eiablage geeigneten Spezies zurückgreifen. Je nach dem Grad an Spezialisierung spricht man von mono-, oligo- und polyphagen

Parasitoiden, wobei diese Skala von reinen Spezialisten mit nur einer Wirtsart bis zu Generalisten mit einem weiten Spektrum reicht. Für Generalisten bedeutet dies häufig nicht nur, viele Blattlausarten zur Parasitierung heranziehen zu können, sondern sehen sie sich ebenfalls einer großen Variation potentiell möglicher Wirtspflanzenarten gegenübergestellt. Ob generell geeignete Pflanze-Wirt-Systeme alle in gleichem Maße verwendet werden oder Präferenzen zugunsten bestimmter Arten zutage treten, wurde anhand der polyphagen Schlupfwespenart *A. ervi* untersucht. Das Fouragierverhalten und der Parasitierungserfolg wurden für diese Fragestellung in zwei unterschiedlichen Wirtssystemen der Parasitoidenart erhoben und verglichen. Einerseits bestand die Konstellation aus der Blattlausart *A. pisum* in einem Pflanzenbestand aus *T. pratense* (zirka 20 cm hoch). Andernfalls setzte sich das Testsystem aus der Wirtsart *S. avenae* auf *T. aestivum* Pflanzen (zirka 15 – 20 cm hoch) zusammen. Außerdem wurde die Abhängigkeit von der Wirtsdichte erfasst, indem für jedes der Pflanze-Wirt-Systeme drei Dichteklassen simuliert wurden. Entweder waren keine Wirte anwesend oder zirka 10 beziehungsweise zirka 20 Blattläuse auf jeweils sieben gleichförmig verteilten Pflanzen des Bestandes.

Die Bevorzugung einer bestimmten Pflanze-Wirt-Konstellation kann unterschiedliche Ursachen haben. Eine wichtige Rolle könnte dabei die Vorerfahrung der Parasitoidenweibchen einnehmen. Deshalb wurde ein weiterer Versuch in diese Reihe eingegliedert. Bisher erhielten alle Testtiere eine dem Versuchssystem entsprechende Vorerfahrung. Im Gegensatz dazu wurden nun *A. ervi* Weibchen in der Konstellation *T. aestivum* – *S. avenae* eingesetzt, die präexperimental mit der Vorerfahrung aus *V. faba* – *A. pisum* ausgestattet wurden. Dies wurde ausschließlich bei einer Wirtsdichte von 10 Individuen pro Kolonie getestet, als Vergleichsgrundlage diente der entsprechende Ansatz mit der Vorerfahrung *T. aestivum* – *S. avenae*. Die erwünschte Vorerfahrung erhielten die Parasitoiden durch Konfrontation mit dem jeweiligen Pflanze-Wirt-System für 36 bis 48 Stunden, wobei sie allerdings 24 Stunden vor Versuchsbeginn wieder von diesem getrennt aufbewahrt wurden. Da einige Studien belegen, dass ausschließlich die Konditionierung mit dem kompletten Pflanze-Wirt-System eine Verhaltensänderung herbeiführt (Du et al., 1997; Geervliet et al., 1998a; Grasswitz, 1998; Micha & Wyss, 1995), wurden mehrere wirtsbesetzte Pflanzen als Erfahrungsgrundlage verwendet.

Eine Zusammenschau der diesbezüglichen Testsysteme mit der zugehörigen Anzahl an Versuchswiederholungen liefert Tab. 4.

Unabhängig von der versuchsbedingten Vorerfahrung, entstammten allerdings alle verwendeten *A. ervi* Weibchen einer auf dem System *V. faba* – *A. pisum* basierenden Zucht, das heißt sie schlüpfen aus einer *A. pisum* Mumie. Indem diese jedoch vor dem Schlupf in Gelatine kapseln vereinzelt wurden, hatten sie keinen Kontakt mit der Zuchtpflanze.

Tab. 4: Versuchsreihen zum Vergleich des Such- und Parasitierungsverhaltens von *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanze-Wirt-Systems und der Wirtsdichte sowie von ihrer Vorerfahrung.

Wirt-Pflanze-System	Vorerfahrung	Wirtsdichte	n
<i>Trifolium pratense</i> + <i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Trifolium pratense</i> + <i>Acyrtosiphon pisum</i>	keine Wirte	15
		~ 10 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	16
		~ 20 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	15
<i>Triticum aestivum</i> + <i>Sitobion avenae</i>	<i>Triticum aestivum</i> + <i>Sitobion avenae</i>	keine Wirte	16
		~ 10 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	15
		~ 20 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	15
<i>Triticum aestivum</i> + <i>Sitobion avenae</i>	<i>Vicia faba</i> + <i>Acyrtosiphon pisum</i>	~ 10 Wirte auf 7 Pflanzen des Bestandes	15

3.4.5 Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes

Der Lebensraum eines Parasitoiden kann aus vorwiegend einer Wirtspflanzenart bestehen, sogenannte "uniforme" Lebensräume wie beispielsweise Agrarmonokulturen (Getreide-/ Klee-/ Bohnenfelder) oder Kiefernwälder, oder aber kann er eine hohe Diversität aufweisen ("gemischte"/ "oligo-"/ "polyflorale" Lebensräume; z. B. Brachflächen, Magerwiesen). Während Parasitoide in uniformen Pflanzenbeständen aus einer Wirtspflanze bei Suchflügen stets wieder auf einer solchen landen, tritt in gemischten Beständen die Schwierigkeit auf, ebenfalls auf Nichtwirtspflanzen zu treffen. Um die Ressourcennutzung zu optimieren, müssten Parasitoide diese möglichst frühzeitig erkennen und zugunsten von Wirtspflanzen meiden. Eine solche Erkennung könnte entweder bereits vor der Landung auf einer betreffenden Nichtwirtspflanze erfolgen, wodurch der Besuch gänzlich vermieden werden kann, oder nach der Landung, um die Besuchsdauer zumindest möglichst kurz zu halten. Da keine Aussicht auf Erfolg besteht, stellt die Wirtssuche auf Nichtwirtspflanzen verlorene Lebenszeit dar, womit der Vorteil einer schnellen Erkennung potentiell nutzbarer beziehungsweise ungeeigneter Pflanzen deutlich zutage tritt.

Tab. 5: Übersicht über die Testsysteme zum Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes auf das Such- und Parasitierungsverhalten von *A. tanacetarius* (monophag), von *A. absinthii* (oligophag) und von *A. ervi* (polyphag).

Potentielle Wirtspflanzenarten und Wirtsblattlausarten, bezogen auf die jeweils angegebene Parasitoidenart, sind unterstrichen.

Art der Konstellation des Pflanzenbestands	Parasitoidenart	Wirt-Pflanze-System	n
"uniform" aus 1 Wirtspflanzenart	<i>A. tanacetarius</i>	<u>Metopeurum fuscoviride</u> auf <u>Tanacetum vulgare</u>	20
	<i>A. absinthii</i>	<u>Macrosiphoniella absinthii</u> auf <u>Tanacetum vulgare</u>	20
	<i>A. ervi</i>	<u>Acyrtosiphon pisum</u> auf <u>Trifolium pratense</u>	16
"oligofloral" aus 2 Wirtspflanzenarten	<i>A. absinthii</i>	<u>Macrosiphoniella absinthii</u> auf <u>Tanacetum vulgare</u> + <u>Artemisia vulgaris</u>	20
	<i>A. ervi</i>	<u>Acyrtosiphon pisum</u> auf <u>Vicia faba</u> + <u>Trifolium pratense</u>	15
"oligofloral" aus 1 Wirts- und 2 Nichtwirts- pflanzenarten	<i>A. tanacetarius</i>	<u>Metopeurum fuscoviride</u> auf <u>Tanacetum vulgare</u> + <u>Macrosiphoniella absinthii</u> auf <u>Artemisia vulgaris</u> + <u>Trifolium pratense</u>	20
	<i>A. absinthii</i>	<u>Macrosiphoniella absinthii</u> auf <u>Tanacetum vulgare</u> + <u>Acyrtosiphon pisum</u> auf <u>Trifolium pratense</u> + <u>Phleum pratense</u>	20
	<i>A. ervi</i>	<u>Acyrtosiphon pisum</u> auf <u>Trifolium pratense</u> + <u>Macrosiphoniella absinthii</u> auf <u>Tanacetum vulgare</u> + <u>Phleum pratense</u>	16

Innerhalb der Wahrnehmung der Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen können von diesen produzierte sekundäre Inhaltsstoffe und herbivoren-induzierte volatile Pflanzenduftstoffe eine Rolle spielen. Die direkte Konfrontation beim tatsächlichen Vorfinden von Nichtwirtspflanzen stellt eine andere Möglichkeit dar. Unabhängig von der Art und Weise der Erkennung, kann die Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen Einfluss auf die Fouragierstrategie der Parasitoide nehmen, wobei hier Unterschiede zwischen Generalisten und Spezialisten als wahrscheinlich anzunehmen sind. Deshalb wurde ein interspezifischer Vergleich zwischen Parasitoiden unterschiedlicher Spezialisierung in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes vorgenommen. Hierbei wurde das Suchverhalten und der

Parasitierungserfolg von *A. ervi* als polyphager, *A. absinthii* als oligophager Parasitoid und *A. tanacetarius* als monophager Art jeweils in uniformen und gemischten Lebensräumen getestet. Uniforme Versuchsfelder bestanden aus einer auf die entsprechende Schlupfwespenart bezogene Wirtspflanzenart (siehe Tab. 5). Gemischte Bestände wurden in zwei Ausprägungen gestaltet. Die erste, eine Kombination aus jeweils zwei Wirtspflanzenarten, wies somit gleichsam ausschließlich potentiell geeignete Pflanzen auf, während sich die andere aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzenarten zusammensetzte. Da die monophage Art *A. tanacetarius* nur eine Wirtspflanzenart besitzt, entfällt hier das Design mit der Konstellation aus zwei Wirtsarten. Zur Untersuchung des Einflusses der Zusammensetzung des Pflanzenbestandes wurde die Wirtsdichte konstant gehalten, indem jeweils 7 Wirtspflanzen des Bestandes mit 10 – 15 Blattläusen besetzt und in gleichmäßiger Verteilung angeordnet waren. Zur Induktion volatiler Pflanzenduftstoffe der Nichtwirtspflanzen, waren hiervon ebenfalls sieben Exemplare mit einer Kolonie aus Nichtwirtsblattläusen (bezogen auf den betreffenden Testparasitoiden) infiziert. Welche Blattlausarten verwendet wurden und welche Pflanzen infiziert waren gibt Tab. 5 wieder. Außerdem sind in Tab. 5 die jeweiligen Testsysteme und die Anzahl der Wiederholungen aufgeführt.

Bei der Freilassungspflanze der Testparasitoiden handelte es sich innerhalb dieser Versuchsreihen stets um eine kolonietragende Wirtspflanze (der in Tab. 5 erstgenannten Art), welche sich etwa im Zentrum des Versuchsareals befand.

3.5 Versuche zum Einfluss von Mehltaubefall der Wirtspflanzen auf das Fouragierverhalten von *A. ervi*

Echter Mehltau (Mycobionta: Ascomycetes, Erysiphales) ist eine häufig auftretende Pilzkrankung vieler Pflanzenarten. Einerseits bewirkt der Befall mit diesem Pilz eine deutliche Veränderung der Pflanzenoberfläche, aufgrund der Ausbildung eines Oberflächenmycels. Die große Anzahl an Sporen (Konidien) geben der Pflanze ein mehlbestäubtes Aussehen. Neben diesem mechanischen Effekt beeinflussen physiologische Faktoren den Zustand der befallenen Pflanze. Der Pilz bildet sogenannte Haustorien (Saugfortsätze) aus, welche in die Epidermiszellen des Wirtes eindringen und der Pflanze Nährstoffe entnehmen. Dies bedeutet Stress für die Pflanze, was zu komplexen Änderungen in deren Stoffwechsel führt, einschließlich der Induktion von chemischen Abwehrstoffen (Rostás & Hilker, 2002). Mehltau und Herbivoren könnten indirekt interagieren, indem sie die Eignungsqualität ihrer gemeinsamen Wirtspflanze beeinflussen (Rostás & Hilker, 2002). Sowohl durch die Bildung und Emission volatiler Pflanzenduftstoffe infolge der

Abwehrreaktion der befallenen Pflanze als durch den Einfluss auf die Herbivoren – beispielsweise Blattläuse – kann ebenfalls das Fouragierverhalten von Predatoren beziehungsweise Parasitoiden dieser Pflanzenschädlinge bedingt sein. Dies kommt zustande, da in der Orientierung von suchenden Blattlausparasitoiden volatile Pflanzenduftstoffe eine bedeutende Rolle spielen, insbesondere bei großen und mittleren Distanzen zum Zielobjekt. Innerhalb der Nahorientierung dienen olfaktorische Stimuli des Wirtes und visuelle Eindrücke der Wirtsfindung von Parasitoiden. Der Befall mit Mehltau kann demnach auf variable Weise in das tritrophische System eingreifen. Die Suche der Schlupfwespe könnte mechanisch behindert sein durch die mycel- und konidienbedeckte Oberfläche der Pflanze. Zudem könnten Schwierigkeiten aus dem Kontakt mit den feinen Sporen resultieren, wobei insbesondere die Antennen und Mundwerkzeuge beziehungsweise die Beine und Flügel betroffen sein dürften. Probleme innerhalb der Perzeption einerseits und Behinderungen der Fortbewegung des fouragierenden Parasitoiden zum anderen könnten in Folge der Kontamination mit den Pilzsporen auftreten. Insgesamt können demnach mehrere Ebenen der Wirtssuche der Parasitoidenweibchen betroffen sein. Während die Veränderung der Oberflächenstruktur der Pflanze zu einer Beeinflussung des Fouragierverhaltens auf der Einzelpflanze führen kann, würde eine geänderte Zusammensetzung der emittierten volatilen Pflanzenduftstoffe das Suchverhalten zwischen verschiedenen Pflanzen betreffen.

Zur Untersuchung des Einflusses von Ephememem Mehltau auf das Such- und Parasitierungsverhalten von Parasitoiden wurde das System *A. ervi* – *A. pisum* – *T. pratense* herangezogen. Als Experimentierareal diente ein Pflanzenbestand aus gleichstrukturierten, zirka 20 cm hohen Rotkleepflanzen. Um eine Infektion der Versuchspflanzen mit Mehltau zu erzeugen, wurden Sporen von *Erysiphe trifolii* Greville var. *trifolii* (Mycobionta: Ascomycetes, Erysiphales) von konidientragenden *T. pratense*, in der Umgebung von Bayreuth gesammelt, auf diese transferiert. Eine neue Pilzkolonie mit Sporenbefall entwickelt sich unter geeigneten Bedingungen innerhalb von sechs Tagen. Es wurden ausschließlich Pflanzen mit einer sichtbaren Infestation eingesetzt.

Das Verhalten der *A. ervi* Weibchen wurde in drei verschiedenen Befallssituationen des Mehltaupilzes untersucht:

- (I) Befall aller Pflanzen des Bestandes.
- (II) Kein Befall aller Pflanzen des Bestandes als Kontrollansatz, d.h. nur gesunde Pflanzen wurden verwendet.
- (III) Befall derjenigen Pflanzen des Bestandes ohne Wirte, d.h. Wirtskolonie tragende Pflanzen waren gesund.

Um darüber hinaus in diesem Zusammenhang den Einfluss der generellen Verfügbarkeit von Blattläusen zu testen, wurde in den unterschiedlichen Befallsituationen sowohl die

Abwesenheit von Wirten als auch deren Verfügbarkeit simuliert. Im Falle der Anwesenheit von Wirten waren sieben gleichmäßig verteilte Pflanzen des Bestandes mit einer Kolonie aus zirka 10 Blattläusen bestückt. Die gesunden Pflanzen des Ansatzes III beherbergten entweder durchgehend Wirte oder durchgehend keine Wirte und befanden sich an den entsprechenden Stellen im Bestand wie die wirtsbesetzten Pflanzen in Ansatz I beziehungsweise II. Eine Übersicht über die durchgeführten Versuchsansätze in Bezug auf den Einfluss einer Mehltauinfektion der Wirtspflanzen auf den Such- und Parasitierungserfolg von *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Wirtsverfügbarkeit gibt die folgende Tabelle.

Tab. 6: Synopsis der Versuchsansätze zum Einfluss des Befalls der Wirtspflanzen mit Ephememem Mehltau auf das Fouragierverhalten und den Parasitierungserfolg von *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Wirtsverfügbarkeit.

	Mehltaubefall	Wirtsverfügbarkeit	n
(I)	Befall aller Pflanzen des Bestandes	keine Wirte	17
		~ 10 <i>A. pisum</i> auf 7 Pflanzen des Bestandes	17
(II)	kein Befall	keine Wirte	15
		~ 10 <i>A. pisum</i> auf 7 Pflanzen des Bestandes	16
(III)	Befall von Pflanzen ohne Wirte; Pflanzen mit Wirtskolonie gesund	keine Wirte	15
		~ 10 <i>A. pisum</i> auf 7 Pflanzen des Bestandes	15

3.6 Versuche zur Naherkennung von *A. ervi*

Nach dem Auffinden einer Wirtspflanze spielen innerhalb der Orientierung von Schlupfwespenweibchen zur Lokalisation einer Wirtskolonie olfaktorische Stimuli der Wirte eine entscheidende Rolle (Paul et al., 2002; Singer, 1998; Turlings et al., 1995). Diese haben neben optischen und taktilen Stimuli gleichfalls Anteil an den Erkennungs-, Beurteilungs- und Akzeptanzmechanismen, die während der direkten Interaktion mit einem Wirt ablaufen. Außerdem unterstehen diese Mechanismen dem Einfluss abiotischer Faktoren (Fink & Völkl, 1995; Schwörer & Völkl, 2001). Regen behindert einerseits die Dispersion von Parasitoiden und reduziert ihre Fouragieraktivität, zum anderen ist die Erkennung beziehungsweise die Akzeptanz von nassen Blattläusen gemindert. Je mehr Regen ein Parasitoidenweibchen erlebt, desto geringer dürfte dessen "life-time-reproductivity" ausfallen. Fink & Völkl (1995) wiesen nach, dass *Aphidius rosae* auch im Anschluss an Regen die nassen Wirte nicht zur

Eiablage heranzieht. Inwiefern die erfolgreiche Parasitierung bei *A. ervi* von Regen beziehungsweise einer wasserbenetzten Wirtskutikula abhängt, wurde im Rahmen dieses Kapitels untersucht (vgl. auch Weinbrenner & Völkl, 2002). Um sowohl Aufschlüsse über diese Abhängigkeit als auch über die Wirtserkennung von Blattlausparasitoiden zu erhalten, wurden verschiedene Versuchsdesigns mit in Wasser gewaschenen Blattläusen entworfen. Zunächst wurden in diesem Zusammenhang das Fouragierverhalten und die Wirtserkennungsmechanismen der *A. ervi* Weibchen unter seminatürlichen Bedingungen auf Einzelpflanzen getestet. Detaillierte Betrachtungen wurden in Versuchen in der Petrischale – einem weitaus artifiziielleren System – vorgenommen.

3.6.1 Versuche auf der Pflanze: Einfluss des abiotischen Faktors Regen unter seminatürlichen Bedingungen

Zur Erhebung des Einflusses nasser Blattläuse auf das Fouragierverhalten und das "host-handling" von *A. ervi* Weibchen dienten einzelne, zirka 25 cm hohe *V. faba* Pflanzen mit zwei Blattpaaren als Versuchsraum. Auf dem oberen Blattpaar befand sich eine *A. pisum* Kolonie aus zirka 10 Individuen des zweiten beziehungsweise dritten Larvenstadiums. Um eine seminatürliche Situation wie in einem Pflanzenbestand zu erschaffen, wurden um die Versuchspflanze sechs weitere getopfte Bohnenpflanzen angeordnet, die allerdings keine Wirte beherbergten. Die *A. ervi* Weibchen wurden unterhalb des unteren Blattpaares am Stängel der Versuchspflanze entlassen und kontinuierlich beobachtet bis sie die Pflanze verlassen haben. Die Dauer des Experiments war auf diese Weise durch die Fouragierzeit auf der Testpflanze festgelegt. Neben der gesamten Aufenthaltszeit wurden als Parameter die Zeit bis zum ersten Wirtskontakt, die Anzahl an Eiablageversuchen (= Attacken) und an rein physischen Kontakten mit einem Wirt erhoben, mit jeweiliger Zeitangabe. Die Anzahl an erfolgreichen Eiablagen wurde durch Sektion der Blattläuse nachgewiesen.

Um den Einfluss von Regen beziehungsweise anderen abiotischen Faktoren wie Nebel oder Tau, welche die gleichen Konsequenzen nach sich ziehen, auf das Such- und Parasitierungsverhalten von Parasitoiden zu untersuchen, wurden vier verschiedene Versuchsdesigns an Einzelpflanzen entwickelt. Zwei verschiedene Methoden dienten zur Erzeugung nasser Wirte.

- (I) Die zehn *A. pisum* wurden von der Versuchspflanze genommen und sorgfältig, aber vorsichtig innerhalb einer Petrischale in Wasser gewaschen. Hierzu wurden sie mit einer Pinzette mindestens zwei Minuten lang durch und teilweise unter das Wasser gezogen, so dass sie von allen Seiten nass waren. Anschließend wurden die solchermaßen "gebadeteten" Blattläuse zurück auf die unbehandelte *V. faba*

transferiert, übrige Wassertropfen wurden mit Zellstoff abgesaugt. Überträgt man diese simulierte Bedingung auf das Freiland, so könnte sie der Situation im Anschluss an einen starken Landregen entsprechen, bei der die Blattläuse von Tropfen überlaufen werden, jedoch keine Tropfen auf der Pflanze zurückbleiben, da diese sich sammeln und abfließen (n = 20).

- (II) Die gesamte Versuchspflanze wurde mitsamt der *A. pisum* Kolonie mit feinen Wassertröpfchen besprüht, so dass bei Versuchsbeginn einerseits die Blattläuse nass waren, andererseits sich kleine Wassertropfen auf der Pflanze befanden. Sofern sich Blattläuse dabei als Reaktion auf die Beregnung von der Pflanze fallen ließen, wurden sie an ihren ursprünglichen Saugort zurückgesetzt. Solche Bedingungen sind in der Natur beispielsweise bei leichtem Sprühregen, aber auch bei Nebel oder Tau anzutreffen (n = 15).
- (III) Als Kontrollansatz wurden bei ansonsten gleichen Bedingungen ebenfalls unbehandelte *A. pisum* auf einer trockenen *V. faba* dargeboten (n = 21).
- (IV) Um das Verhalten von *A. ervi* in Abwesenheit von Wirten als weitere Vergleichsbasis zu erhalten, wurden die Schlupfwespen auch auf unbehandelten Pflanzen ohne Wirte getestet (n = 15)

Um die unter halbnatürlichen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse zu spezifizieren, wurden Detailspekte der Wirtserkennung in Petrischalenversuchen betrachtet.

3.6.2 Versuche in der Petrischale: Spezifizierung des Einflusses einer nassen Wirtskutikula

Zur näheren Untersuchung des Effekts einer nassen Blattlauskutikula auf die Erkennung und Bewertung der Wirte durch die Parasitoidenweibchen und in Folge dessen auf die Eignung und Nutzung zur Eiablage dienten drei verschiedene Experimentdesigns, welche alle eine Petrischale (Ø 9 cm) als Versuchsraum verwendeten.

- (I) In einem ersten Ansatz standen zehn gewaschene (Behandlung siehe 3.6.1 → I) *A. pisum* zur Verfügung. Hierzu wurden Blattläuse des zweiten und dritten Larvenstadiums eine Stunde vor Versuchsbeginn von ihrer Wirtspflanze genommen, aber erst kurz vor ihrem Versuchseinsatz der Wasserbehandlung ausgesetzt und gleichmäßig in der Petrischale verteilt. Im direkten Anschluss daran erfolgte der Versuchsbeginn (n = 21). Um zu testen, ob und gegebenenfalls nach welcher Zeit gewaschene Blattläuse von den Parasitoiden wieder als Wirte erkannt und akzeptiert werden, diente prinzipiell das gleiche Verfahren, jedoch wurden die *A. pisum* nach der Behandlung erst für bestimmte Zeitintervalle in der

Petrischale belassen bevor der Versuch gestartet wurde. Diese "Trocknungsphasen" betragen 15/ 30/ 45 Minuten. Für jedes dieser drei Zeitintervalle wurden 15 Versuchswiederholungen vorgenommen.

Als Kontrollansätze wurden die gleichen Versuche mit unbehandelten, d.h. trockenen *A. pisum* durchgeführt (im direkten Anschluss an die Wasserbehandlung eingesetzt: n = 23; 45 Minuten nach der Behandlung eingesetzt: n = 15).

- (II) Das zweite Design war als Wahlversuch angelegt, bei dem den Parasitoidenweibchen simultan fünf gewaschene und fünf unbehandelte *A. pisum* angeboten wurden. Auf diese Weise konnte jedes der Testindividuen zwischen nassen und trockenen Blattläusen zur Eiablage wählen. Dies diente zusätzlich der Standardisierung der Testtiere dazu, die potentielle Variabilität und unterschiedliche Motivation der einzelnen Parasitoidenweibchen auszuschließen, indem jedes der Versuchstiere Präferenzen zeigen kann. Um sowohl während des Experiments als auch zur separaten Weiterzucht die Wirte mit unterschiedlicher Behandlungsart auseinander halten zu können, wurden Blattläuse des zweiten beziehungsweise des dritten Larvenstadiums jeweils einer der beiden Behandlungen zugewiesen. Diese Zuteilung erfolgte abwechselnd, um einen eventuellen Einfluss der Wirtsgröße zu vermeiden, obwohl in Vorversuchen kein Unterschied im Parasitierungsverhalten von *A. ervi* Weibchen zwischen diesen beiden Larvenstadien festgestellt werden konnte. Der Wahlversuch wurde mit 20 Versuchswiederholungen durchgeführt.
- (III) Das Phänomen, dass gewaschene *A. pisum* zunächst nicht erkannt beziehungsweise nicht zur Eiablage herangezogen, nach einer bestimmten Zeit jedoch wieder parasitiert werden, führte zu einem weiteren Versuch, um mögliche Ursachen zu beleuchten. Zur Evaluierung, ob das Ignorieren nasser Wirte an chemischen Substanzen liegt, die bei intensivem Kontakt mit Wasser abgewaschen oder in entscheidender Weise verändert, nach einiger Zeit jedoch von der Blattlaus nachsynthetisiert werden, wurden *A. ervi* Weibchen mit toten Blattläusen konfrontiert. Zu diesem Zweck wurden *A. pisum* des dritten Larvenstadiums innerhalb von Eppendorf-Kapseln durch 10-minütiges Eintauchen in Flüssigstickstoff getötet und anschließend fünf Minuten lang bei Zimmertemperatur in einer Petrischale aufgetaut. Jeweils zehn solchermaßen vorbehandelte Wirte wurden in den folgenden Versuchen eingesetzt. Die Blattläuse wurden entweder nach dem Auftauen gewaschen (siehe 3.6.1 → I) oder ansonsten unbehandelt verwendet. Diesbezüglich erfolgten vier verschiedene Behandlungen der Wirte: (a) tote, trockene *A. pisum*, die direkt

(weitere fünf Minuten) nach dem Auftauen den Parasitoidenweibchen angeboten wurden ($n = 15$), (b) tote, trockene *A. pisum*, welche eine Stunde nach dem Auftauen eingesetzt wurden ($n = 15$), (c) tote, gewaschene *A. pisum*, fünf Minuten nach der Wasserbehandlung verwendet ($n = 15$) und (d) tote, gewaschene *A. pisum*, eine Stunde nach der Wasserbehandlung verwendet ($n = 15$). Da tote Tiere nicht in der Lage sind, Stoffe zu synthetisieren, dürften die gewaschenen Wirte hier auch nach einer Stunde nicht parasitiert werden, falls bestimmte abwaschbare/ wasserlösliche und nachproduzierbare Substanzen verantwortlich für die Wirtserkennung sind.

In die Petrischale wurde bei allen Behandlungsarten jeweils ein einzelnes *A. ervi* Weibchen entlassen und kontinuierlich beobachtet. Das Versuchsgefäß blieb währenddessen verschlossen, so dass es kein "natürliches" Ende des Experiments durch Aufgabe des Terrains durch die Schlupfwespe gab. Die Versuchsdauer war deshalb auf 15 Minuten festgesetzt. Als Verhaltensparameter der Testweibchen wurden die Zeit bis zum ersten Wirtskontakt, die Anzahl an Attacken und an physischen Kontakten sowie deren zeitliche Einordnung erfasst. In den Experimenten mit lebenden *A. pisum* wurden erfolgreiche Eiablagen durch späteres Sezieren der Blattläuse identifiziert, während dies bei Versuch (III) mit toten Wirten nicht möglich war. In diesem Fall wurden tatsächliche Eiablagen durch direkte Beobachtung identifiziert. Von einem erfolglosen Versuch kann eine Eiablage durch ein ruckartiges Zurückziehen des Ovipositors nach 1- bis 2-sekündiger Insertion des Blattlausleibes unterschieden werden (Völkl, 1994; Völkl & Mackauer, 2000).

3.7 Versuche zum Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen

Spinnennetze stellen für hymenoptere Parasitoide eines der wesentlichen Mortalitätsrisiken bei der Suche nach Wirten in einem Pflanzenbestand dar (Völkl & Kraus, 1996; Rosenheim, 1998). Im Rahmen dieser Studie wurde eine quantitative Erfassung dieses Risikos in Abhängigkeit von der Wirtsdichte, der Konstellation des Pflanzenbestandes und der Anordnung der Spinnennetze angestrebt. Als übergeordnete Fragestellung wurde ein Vergleich der Parasitoidenarten *A. ervi*, *A. absinthii* und *D. carpenteri* durchgeführt.

Zu diesem Zweck wurden die Schlupfwespen in zirka 2 m² große Bestände aus Pflanzen gleicher Höhe und Struktur eingesetzt, welche jeweils vier gleichmäßig verteilte Spinnennetze enthielten. Durch Freilassen von mehreren, in der freien Natur gesammelten kleinen Radnetzspinnen wurde diese Dichte und Verteilung erreicht. Überzählige Netze wurden mit den zugehörigen Spinnen vor dem Versuch entfernt. Zur Festsetzung der simulierten Spinnennetzdichte (1 – 2 Netze pro Quadratmeter) wurde diese vorab an

mehreren Orten in der Umgebung der Universität Bayreuth erhoben. Sofern die Pflanzenart aufgrund mangelnder Stabilität bei Wind Probleme beim Netzbau bereitete und demzufolge von den Spinnen in nur geringem Maße angenommen wurde, dienten dünne Holzstöckchen als strukturelle Bauhilfen. Dies ermöglichte zudem eine deutlich bessere Steuerung der Ortswahl der Spinnen zu ihrer Ansiedlung, um eine gleichförmige Verteilung der Netze in dem Pflanzenbestand hervorzurufen.

3.7.1 Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Einfluss der Wirtsverfügbarkeit

Die generelle Anwesenheit von Wirten könnte sich durch Änderungen der Gesamtaufenthaltszeit in einem Pflanzenareal oder verschiedener anderer Parameter im Fouragierverhalten der Blattlausparasitoiden auf deren Mortalitätsrisiko auswirken. Insbesondere die dadurch bedingte unterschiedliche Frequentierung von Pflanzen durch Suchflüge zwischen einzelnen Pflanzen dürfte von entscheidender Bedeutung sein. Der Einfluss der Verfügbarkeit von Wirten wurde für die Primärparasitoidenart *A. ervi* sowohl in uniformen Beständen aus der Wirtsart *T. pratense* als auch in einer oligofloralen Zusammensetzung aus *T. pratense* und den Nichtwirtsarten *T. vulgare* und *P. pratense* getestet. Hierbei wurden in beiden Bestandstypen jeweils entweder keine Wirte angeboten oder eine Wirtsdichte von zirka zehn *A. pisum* auf sieben gleichmäßig verteilten Rotkleepflanzen des Versuchsfeldes simuliert.

Tab. 7: Methodische Versuchsansätze zum Mortalitätsrisiko von *A. ervi* durch Netzspinnen in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes und von der Wirtsverfügbarkeit.

Pflanzenbestandstypus	Wirtsverfügbarkeit	n
uniform aus <i>T. pratense</i>	keine Wirte	40
	7 Rotkleepflanzen mit je ~ 10 <i>A. pisum</i> , gleichmäßig im Pflanzenbestand verteilt	40
oligofloral aus <i>T. pratense</i> , <i>T. vulgare</i> , <i>P. pratense</i>	keine Wirte	40
	7 Rotkleepflanzen mit je ~ 10 <i>A. pisum</i> , gleichmäßig im Pflanzenbestand verteilt	40

Standardisierte *A. ervi* Weibchen wurden einzeln auf einer zentral positionierten, wirtsbesetzten Pflanze in den Versuch entlassen und standen während des gesamten

Durchlaufs unter kontinuierlicher Beobachtung. Das Versuchsende war entweder durch das Verlassen des Versuchsgebietes beziehungsweise durch das Sterben in einem der vier Spinnennetze charakterisiert. Außer den einzelnen Verhaltensparametern wurden jeweils Art und Anzahl der Pflanzenwechsel und die Art des Versuchsendes im zeitlichen Verlauf erfasst. Pro Versuchsansatz wurden 40 Wiederholungen durchgeführt.

Im Hinblick auf die anderen untersuchten Arten *A. absinthii* und *D. carpenteri* erfolgte die Erhebung dieses Faktors lediglich ohne direkte Verhaltensbeobachtung der einzelnen Testtiere (siehe Abschnitt 3.7.4). Tab. 7 gibt eine Übersicht über die Experimente zu den verschiedenen Einflüssen des Mortalitätsrisikos mit den jeweiligen Anzahlen der Wiederholungen.

3.7.2 Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes

Aufgrund von Präferenzen gegenüber bestimmten Pflanzenarten und eine dementsprechende Verhaltensausrichtung und Suchstrategie der Parasitoiden beziehungsweise durch die Auswirkungen der Verfügbarkeit volatiler Pflanzenduftstoffe von Wirt-/ Nichtwirtspflanzen, kann ein Einfluss auf die Sterberate der Parasitoide durch Netzspinnen entstehen. Zur Untersuchung von Effekten der Pflanzenart wurden *A. ervi* Weibchen zwei verschiedenen Konstellationen des Pflanzenbestandes ausgesetzt, jeweils mit beziehungsweise ohne die Anwesenheit von Wirten (siehe Abschnitt 3.4.5). Die erste Zusammensetzung beinhaltete dabei ausschließlich potentielle Wirtspflanzen der Art *T. pratense* und wird daher als uniformer Bestand bezeichnet. Die zweite Versuchsanordnung bestand aus einer Pflanzenkombination aus *T. pratense* als Wirtsart und aus *T. vulgare* und *P. pratense* als Nichtwirtsarten. Für jede dieser Testsituationen wurden 40 Wiederholungen vorgenommen. Die Versuchsansätze mit der jeweiligen Anzahl durchgeführter Wiederholungen sind in Tab. 7 zusammengestellt.

3.7.3 Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Einfluss der Spinnennetzanordnung

Im Gegensatz zu den gleichmäßig, jedoch ansonsten zufällig angeordneten Spinnennetze, wurde für sie in diesem Ansatz jeweils die Position direkt hinter einer Blattlauskolonie gewählt, bei ebenfalls gleichförmiger Verteilung in dem Versuchsgebiet. Dies diente der

Untersuchung, ob in Abhängigkeit von der Attraktivität der Wirtskolonien, sich die Fangrate der Spinnen bei einer solchen "tückischen" Anordnung erhöht zeigt. Dieser Einfluss wurde für *A. ervi* Weibchen wiederum sowohl in uniformen als auch in gemischten Beständen erhoben. Abgesehen von der Anordnung der Spinnennetze herrschten die gleichen Simulationsbedingungen wie in den beiden zuvor beschriebenen Versuchen (siehe Abschnitt 3.7.1 und 3.7.2). In beiden Bestandstypen wurden zur Erfassung der Abhängigkeit von der Spinnennetzanordnung jeweils 40 Versuchswiederholungen gestartet. In dieser Hinsicht relevante Versuchsanordnungen sind in Tab. 8 dargestellt.

Tab. 8: Methodische Versuchsansätze zum Mortalitätsrisiko von *A. ervi* durch Netzspinnen in Abhängigkeit von der Anordnung der Spinnennetze in dem Pflanzenbestand. Wirtspflanzenarten von *A. ervi* sind durch Unterstreichen kenntlich gemacht.

Pflanzenbestandstypus	Wirts-Verfügbarkeit	Spinnennetz-anordnung	n
uniform aus <u><i>T. pratense</i></u>	7 Rotkleepflanzen mit je ~ 10 <i>A. pisum</i> , gleichmäßig im Pflanzenbestand verteilt	gleichmäßige, zufällige Verteilung	40
		"tückische" Anordnung, hinter Blattlauskolonie	40
oligofloral aus <u><i>T. pratense</i></u> , <i>T. vulgare</i> , <i>Phleum pratense</i>		gleichmäßige, zufällige Verteilung	40
		"tückische" Anordnung, hinter Blattlauskolonie	40

3.7.4 Das Mortalitätsrisiko von Parasitoiden: Interspezifischer Vergleich

Für alle untersuchten Einflussgrößen des Mortalitätsrisikos durch Netzspinnen wurde ein interspezifischer Vergleich zwischen den Primärparasitoidenarten *A. ervi* und *A. absinthii* sowie der Hyperparasitoidenart *D. carpenteri* durchgeführt. Dies zielte einerseits auf die Bestimmung der Anfälligkeit der einzelnen Arten ab, den Spinnen ins Netz zu gehen, um die diesbezügliche Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung der Parasitoide zu erheben. Zu diesem Zweck wurden die polyphage Art *A. ervi* mit einem sehr breiten Spektrum an potentiellen Wirtsarten und die oligophage Art *A. absinthii* mit nur wenigen zur Eiablage geeigneten Wirtsarten herangezogen. Somit sollen Differenzen zwischen Generalisten und Spezialisten aufgezeigt werden. Auf der anderen Seite könnten sich Unterschiede in der Suchstrategie von Arten verschiedener trophischer Ebenen auf diesen Faktor auswirken.

Deshalb wurde der Vergleich auf die Hyperparasitoidenart *D. carpenteri* ausgeweitet, die den beiden Primärparasitoidenarten *A. ervi* und *A. absinthii* gegenübergestellt wurde.

Dieser interspezifische Vergleich wurde ebenfalls sowohl in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes als auch von der Verfügbarkeit von Wirten in dem Versuchsfeld getestet. Alle drei Parasitoidenarten wurden dazu in uniformen Beständen aus einer Wirtspflanzenart und andererseits oligofloralen Kombinationen aus sowohl Wirts- als auch Nichtwirtspflanzen ausgesetzt. Die einheitliche Form bestand für *A. ervi* und für *D. carpenteri* aus Rotkleepflanzen, für *A. absinthii* aus Rainfarnpflanzen. Als diverse Pflanzenzusammenstellung wurde für alle untersuchten Schlupfwespenarten die gleiche Konstellation aus Rotklee, Rainfarn und Lieschgras verwendet.

Tab. 9: Methodische Ansätze zur Erfassung des Mortalitätsrisikos durch Netzspinnen verschiedener Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes und der Verfügbarkeit von Wirten.

Wirtspflanzenarten bezüglich der jeweiligen Parasitoidenart sind durch Unterstreichen kenntlich gemacht.

Parasitoidenart	Pflanzenbestandstypus	Wirtsverfügbarkeit	n
<i>A. ervi</i>	uniform aus <u><i>T. pratense</i></u>	ohne Wirte	40
		7 Pflanzen mit je ~ 10 <i>A. pisum</i>	40
	oligofloral aus <u><i>T. pratense</i></u> , <i>T. vulgare</i> , <i>P. pratense</i>	ohne Wirte	40
		7 Rotkleepflanzen mit je ~ 10 <i>A. pisum</i>	40
<i>A. absinthii</i>	uniform aus <u><i>T. vulgare</i></u>	ohne Wirte	40
		7 Pflanzen mit je ~ 10 <i>M. absinthii</i>	40
	oligofloral aus <i>T. pratense</i> , <u><i>T. vulgare</i></u> , <i>P. pratense</i>	ohne Wirte	40
		7 Rainfarnsprosse mit je ~ 10 <i>M. absinthii</i>	40
<i>D. carpenteri</i>	uniform aus <u><i>T. pratense</i></u>	ohne Wirte	40
		7 Pflanzen mit je ~ 10 Mumien von <i>A. pisum</i> mit einer <i>A. ervi</i> Larve	40
	oligofloral aus <u><i>T. pratense</i></u> , <i>T. vulgare</i> , <i>P. pratense</i>	ohne Wirte	40
		7 Pflanzen mit je ~ 10 Mumien von <i>A. pisum</i> mit einer <i>A. ervi</i> Larve	40

Jeder der Bestandstypen wurde einerseits unter Abwesenheit von Wirten als Basis herangezogen, um den reinen Einfluss der Pflanzen in den Vordergrund zu rücken. Andererseits wurde jeweils eine Wirtsdichte von zirka zehn Blattläusen pro Kolonie auf sieben Pflanzen des Experimentierfeldes simuliert, da die Emission charakteristischer Pflanzenduftstoffe erst durch die Herbivoren-Induktion zustande kommt. Als Wirtsarten dienten *A. pisum* für *A. ervi* Weibchen und *M. absinthii* für *A. absinthii* sowie von *A. ervi* parasitierte und mumifizierte *A. pisum* für die hyperparasitoidischen *D. carpenteri*. Ein Vergleich zwischen den entsprechenden Ansätzen mit beziehungsweise ohne Wirtsverfügbarkeit kann Aufschluss über die Rolle der Wirte sowie wirtsinduzierter volatiler Pflanzenduftstoffe geben. Die zugehörigen experimentellen Anordnungen und die jeweilige Anzahl der Versuchswiederholungen sind in Tab. 9 zusammengestellt.

Um im Hinblick auf die statistische Analyse eine höhere Anzahl an getesteten Parasitoidenweibchen zu erhalten, basierte dieser Versuch nicht auf einer kontinuierlichen Beobachtung von Einzeltieren. Stattdessen wurden pro Art und Ansatz 4 x je 10 standardisierte Schlupfwespen in der Mitte des Pflanzenareals freigelassen. Die Kontrolle der Spinnennetze erfolgte alle zehn Minuten. Dieser Zeitabschnitt gewährleistete eine sichere Feststellung von gefangenen Wespen. Aufgrund der innerhalb anderer Versuche ermittelten Aufenthaltszeiten der Parasitoiden in dem Versuchsgebiet, wurde eine Gesamtkontrollspanne der Netze von drei Stunden festgesetzt. Erfasst wurden neben der Anzahl gestorbener Parasitoide das betroffene Zeitintervall und die Lage des Spinnennetzes.

3.8 Statistische Analyse

Die statistische Auswertung folgt den in Sachs (1999, 9. Auflage), Sokal & Rohlf (1995, 3. Auflage) und Freedman et al. (1998, 3. Auflage) beschriebenen Verfahren. Das Signifikanzniveau wurde vorab auf $\alpha < 0,05$ festgelegt. Als post-hoc-Tests zur Lokalisierung der statistischen Unterschiede fanden im Falle der Einfaktoriellen ANOVA der Bonferroni-Test, bei der Kruskal-Wallis-ANOVA das Tukey-Kramer-Verfahren Anwendung. Gegebenenfalls wurde bei dem Mann-Whitney U-Test (MWU-Test) nach Bonferroni korrigiert. Sofern nicht anders deklariert, entsprechen die in Text, Tabellen und Abbildungen angegebenen Werte dem Mittelwert \pm Standardfehler. Der Stichprobenumfang der statistischen Analysen, im Folgenden als n angegeben, entspricht der jeweils im Versuch eingesetzten Anzahl an untersuchten Testtieren.

Die statistische Analyse erfolgte unter Zuhilfenahme der Computerprogramme Statistica 6.0 und Winstat 3.1 für Windows.

4. Ergebnisse

4.1 Einfluss der Wirtsdichte

Sowohl die generelle Verfügbarkeit als auch die Dichte der Wirte in dem Fouragierraum führten zu beträchtlichen Effekten bei der Wirtssuche und dem Reproduktionserfolg der Parasitoidenweibchen. In Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung resultierten deutliche Unterschiede zwischen der monophagen Art *A. tanacetarius*, der oligophagen Art *A. absinthii* und der polyphagen Art *A. ervi*.

4.1.1 Aufenthaltszeiten

Die Aufenthaltszeit der Parasitoiden an einem bestimmten Ort kann dessen Ausmaß an Attraktivität widerspiegeln. Dies kann sowohl großräumig mit der Betrachtung der Gesamtverweildauer im Pflanzenbestand als auch im Fokus auf Einzelpflanzen erfolgen. Für die Aufenthaltszeit im Gesamtbestand zeigte sich im interspezifischen Vergleich eine signifikante Differenz zwischen der polyphagen Parasitoidenart *A. ervi* (2812 ± 239 Sekunden) und der hochspezialisierten Art *A. tanacetarius* (4114 ± 351 Sekunden), während die bezüglich der Wirtsspezialisierung intermediäre Art *A. absinthii* (3503 ± 243 Sekunden) für diesen Faktor gleichfalls eine Zwischenstellung einnahm (Einfaktorielle ANOVA: $F = 4,90$; $fg = 2$; $p = 0,0086$. Abb. 1). Je eingeschränkter das Spektrum an Wirten und damit verknüpft auch an Wirtspflanzen ausfällt, desto länger verweilen die Weibchen der entsprechenden Parasitoidenart in einem uniformen Pflanzenbestand aus einer Wirtspflanzenart.

Weiterhin wird die Aufenthaltszeit der Parasitoidenweibchen wesentlich von der Verfügbarkeit und Dichte der Wirte beeinflusst. Insgesamt resultierten hinsichtlich der Gesamtaufenthaltszeit in Abhängigkeit von Parasitoidenspezies und Wirtsdichte signifikante Unterschiede (Einfaktorielle ANOVA: $F = 6,66$; $fg = 8$; $p < 0,0001$. Abb. 2). Der intraspezifische Vergleich der einzelnen Parasitoidenarten zeigt für *A. tanacetarius* und *A. absinthii* das gleiche Muster, nämlich signifikant höhere Aufenthaltszeiten mit steigender Wirtsdichte (Einfaktorielle ANOVA. *A. tanacetarius*: $F = 6,69$; $fg = 2$; $p = 0,0012$; *A. absinthii*: $F = 7,74$; $fg = 2$; $p = 0,0011$. Abb. 2). Dabei war diese Tendenz bei *A. tanacetarius* stärker ausgeprägt. Für *A. ervi* ergab sich lediglich ein Effekt hinsichtlich der generellen Anwesenheit von Wirten, nicht jedoch bezüglich der beiden oberen Dichteklassen (Einfaktorielle ANOVA. *A. ervi*: $F = 4,17$; $fg = 2$; $p = 0,0222$. Abb. 2).

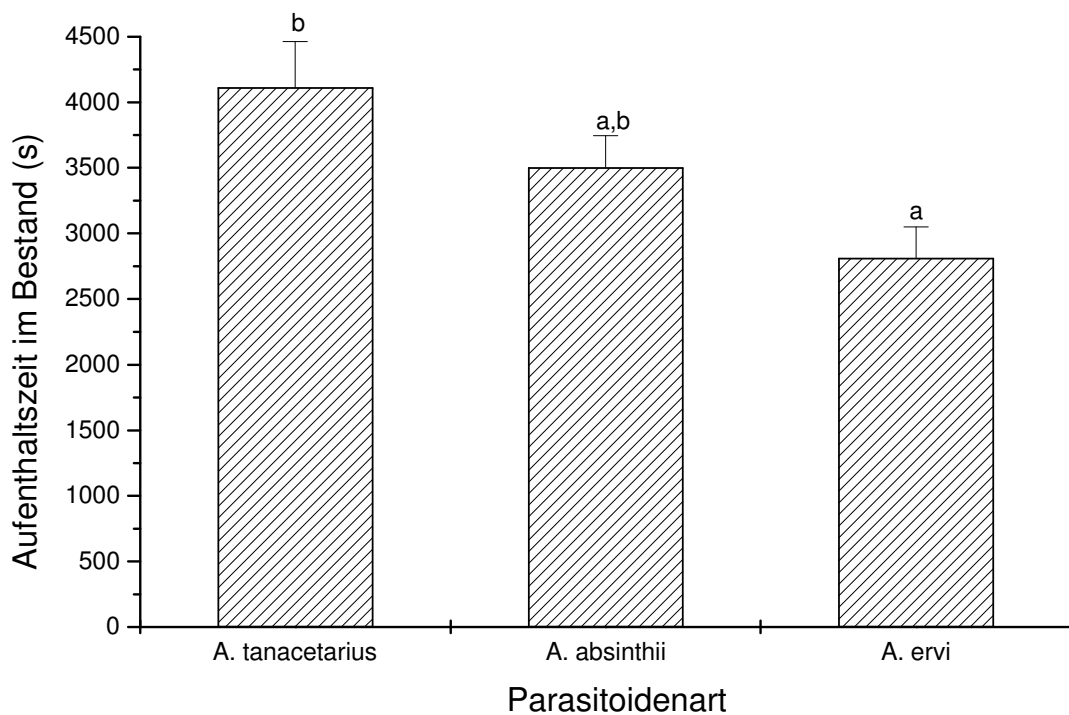


Abb. 1: Aufenthaltszeiten der untersuchten Parasitoidenarten im Pflanzenbestand (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei einem Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

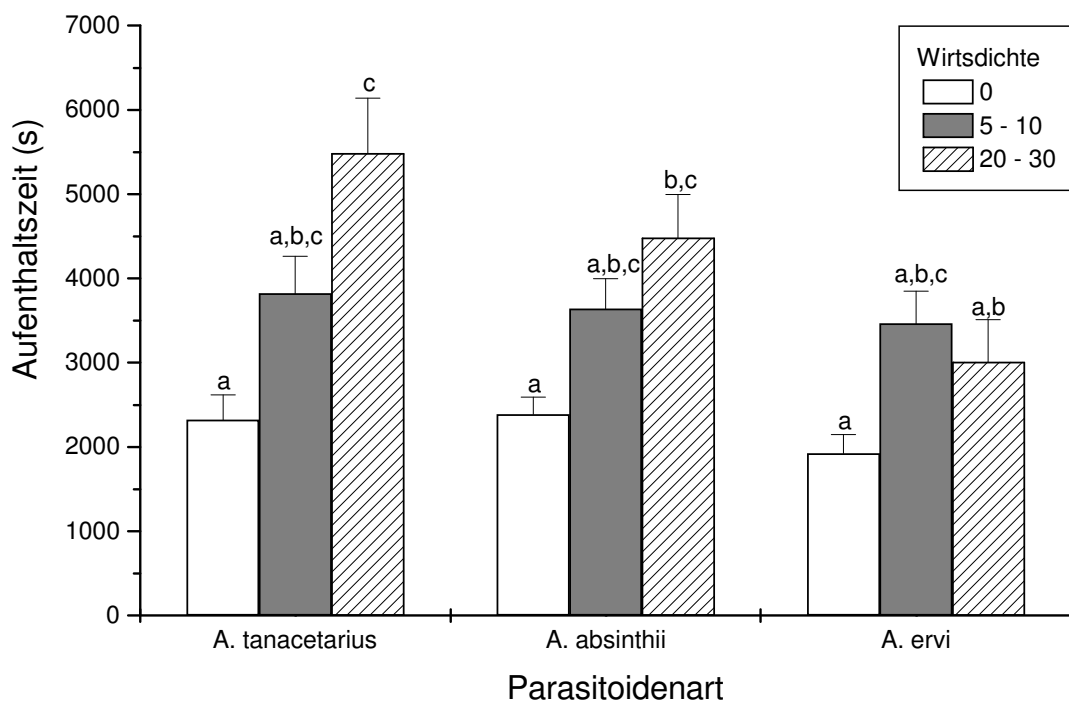


Abb. 2: Interspezifischer Vergleich verschiedener Parasitoidenarten für die Gesamtaufenthaltszeit im Pflanzenbestand in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich sowohl in Abhängigkeit der Wirtsdichte (innerhalb der Arten) als auch zwischen den Arten nicht bei einem Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Der Differenzierungsgrad für die Reaktion auf die Wirtsdichte stieg demnach mit zunehmender Spezialisierung der Parasitoiden. Verfügbarkeit und teilweise auch zunehmende Dichte von Wirten stellten somit Faktoren dar, welche sich fördernd auf die Dauer des Aufenthalts in einem Pflanzenareal auswirken.

Im Hinblick auf die Besuchszeiten auf Einzelpflanzen des Bestandes ergaben sich hauptsächlich interspezifische Effekte. Die unterschiedlichen Wirtsdichteklassen hatten lediglich geringfügig Einfluss. Abb. 3 veranschaulicht den Vergleich zwischen den Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Einfaktorielle ANOVA: $F = 15,49$; $fg = 8$; $p < 0,0001$).

Aufgrund der relativen Einheitlichkeit innerhalb der Parasitoidenarten (siehe Abb. 3), wurden die folgenden Detailanalysen für diesen Parameter unabhängig von der Wirtsdichte durchgeführt. Analog den Gesamtaufenthaltszeiten im Pflanzenbestand stieg die durchschnittliche Verweildauer auf Einzelpflanzen mit zunehmender Spezialisierung der Parasitoiden an, wobei der graduelle Anstieg zwischen allen Arten signifikant ausgeprägt war (Einfaktorielle ANOVA: $F = 48,56$; $fg = 2$; $p < 0,00001$. Abb. 4). So verweilten *A. ervi* Weibchen $261,9 \pm 36,4$ Sekunden auf Einzelpflanzen, gefolgt von *A. absinthii* mit $700,2 \pm 27,5$ Sekunden. Vergleichsweise am längsten blieb mit $879,5 \pm 62,0$ Sekunden *A. tanacetarius*.

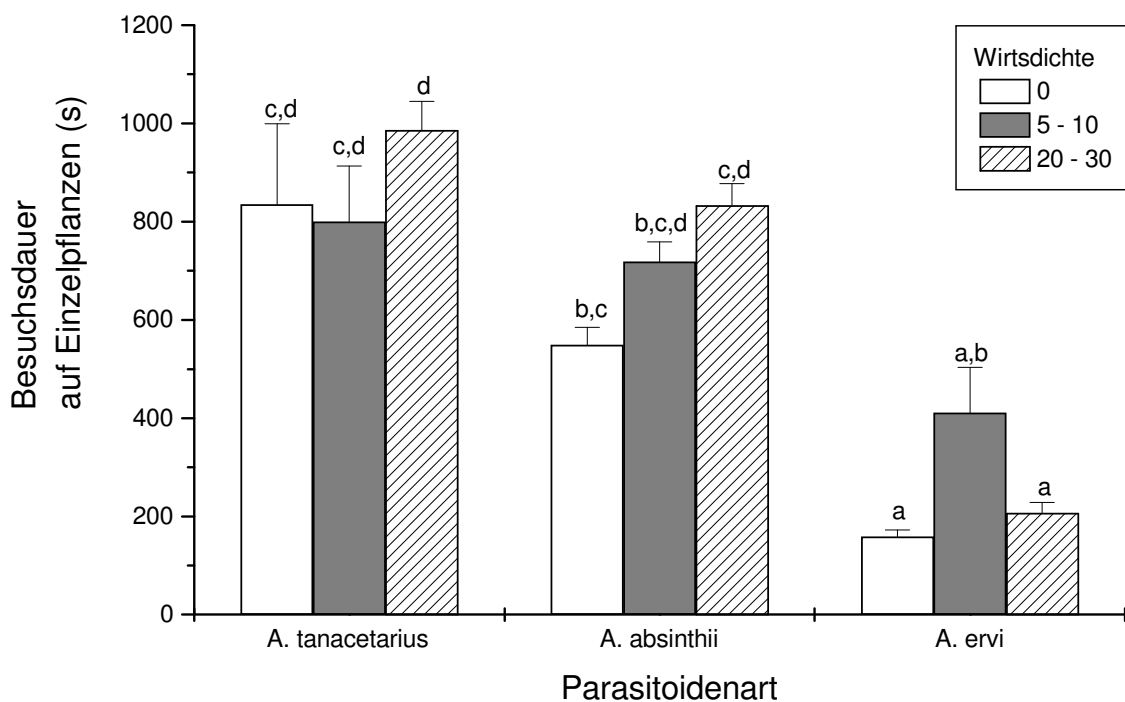


Abb. 3: Interspezifischer Vergleich für die durchschnittlichen Aufenthaltszeiten auf sukzessiv besuchten Einzelpflanzen des Pflanzenbestandes in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich sowohl innerhalb der Arten als auch zwischen den Arten nicht bei einem Signifikanzniveau von $p < 0,05$ (ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

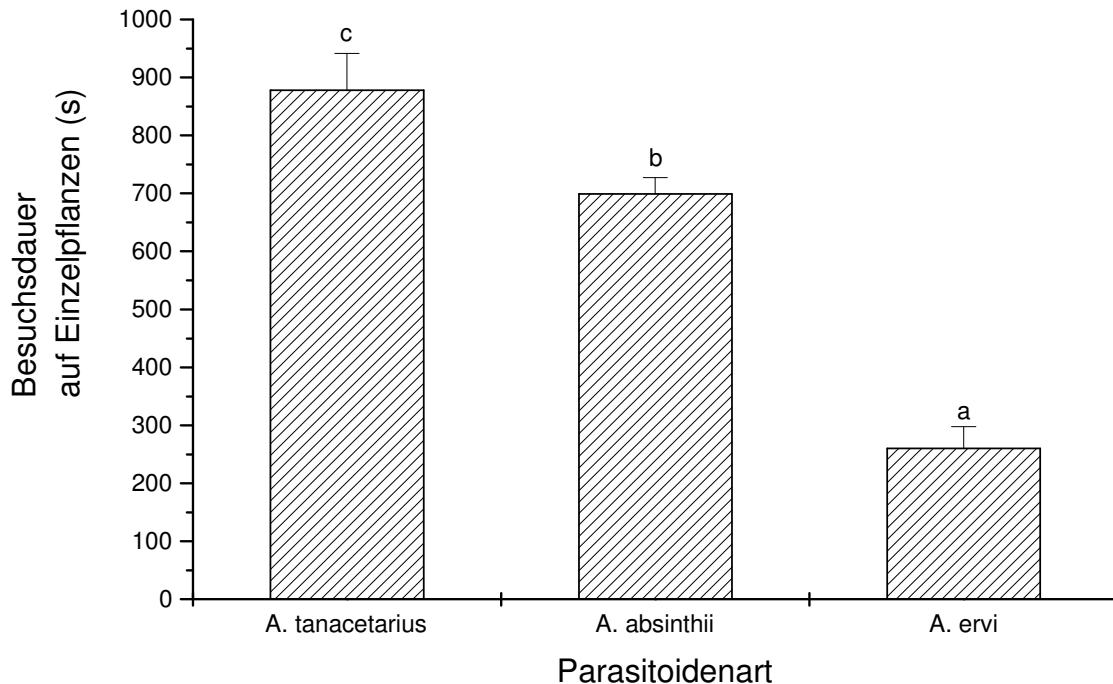


Abb. 4: Aufenthaltszeiten der untersuchten Parasitoidenarten auf sukzessiv besuchten Einzelpflanzen des Bestandes (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei einem Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Bei differenzierter Betrachtung von Pflanzen, welche eine Wirtskolonie beherbergten und solchen ohne Wirte, resultierten unter der Voraussetzung von genereller Wirtsverfügbarkeit im Bestand sowohl für *A. absinthii* als auch für *A. ervi* höhere Aufenthaltszeiten auf wirtsbesetzten Einzelpflanzen. Dieser Effekt war allerdings lediglich für *A. absinthii* signifikant, bei *A. tanacetarius* dagegen nicht nachweisbar (Mann-Whitney U-Test¹. *A. tanacetarius*: $U = 877,0$; $n = 40$; $p = 0,229$; *A. absinthii*: $U = 537,5$; $n = 40$; $p = 0,0058$; *A. ervi*: $U = 425,5$; $n = 31$; $p = 0,2194$. Abb. 5).

Bei *A. ervi* sank die durchschnittliche Besuchszeit auf sukzessiv besuchten Pflanzen kontinuierlich ab (Pearson Korrelation: $r = -0,404$; $n = 106$; $p < 0,00001$. Abb. 6). Im Gegensatz dazu blieben die Besuchsdauern bei *A. absinthii* (Pearson Korrelation: $r = -0,087$; $n = 103$; $p < 0,192$. Abb. 7) und *A. tanacetarius* (Pearson Korrelation: $r = 0,049$; $n = 116$; $p < 0,302$. Abb. 8) relativ konstant.

¹ Im Folgenden wird der Mann-Whitney U-Test unter der Abkürzung MWU-Test geführt.

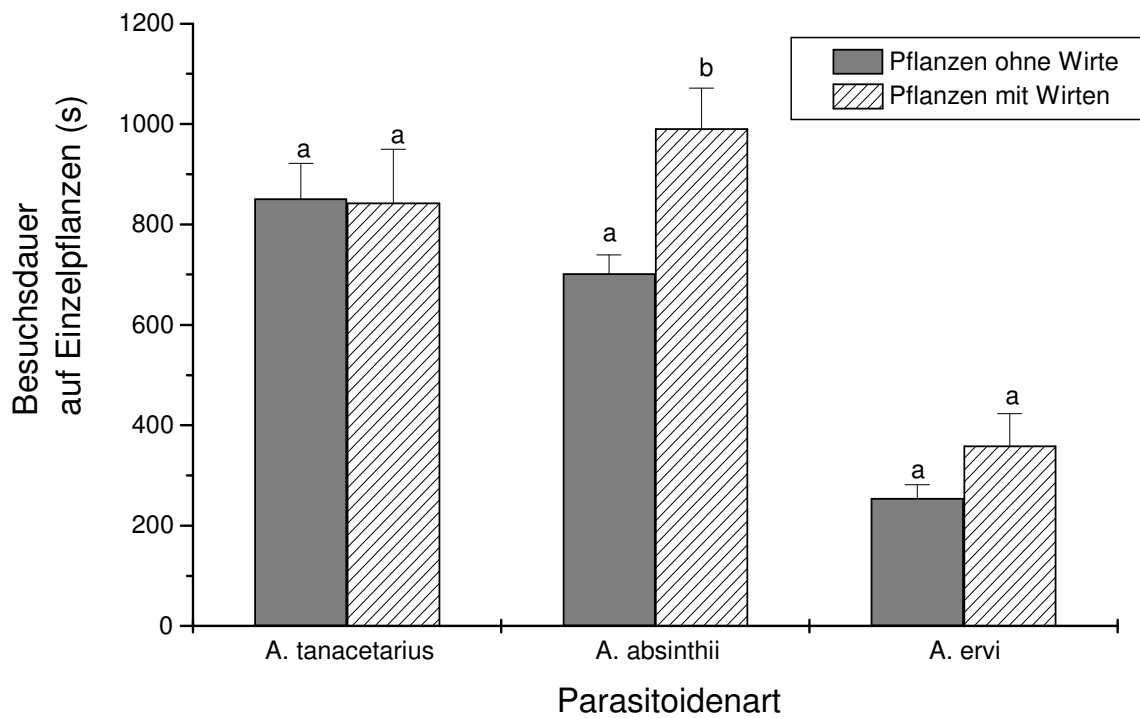


Abb. 5: Unterschiede in der Besuchsdauer von wirtslosen beziehungsweise wirtsbesetzten Pflanzen für die drei untersuchten Parasitoidenarten (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb einer Art nicht bei einem Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-Test).

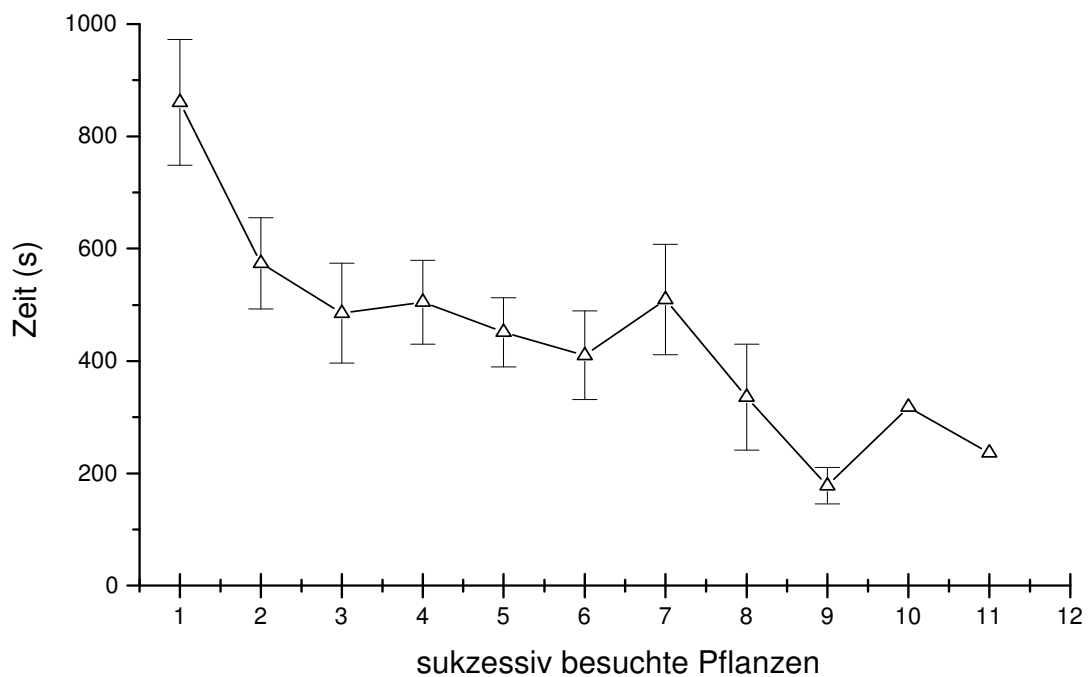


Abb. 6: Durchschnittliche Besuchsdauer von *A. ervi* auf sukzessiv besuchten Pflanzen während des Aufenthalts in dem Versuchsfeld bei der Wirtsdichteklasse mit 10 Blattläusen pro Kolonie (Mittelwert \pm Standardfehler).

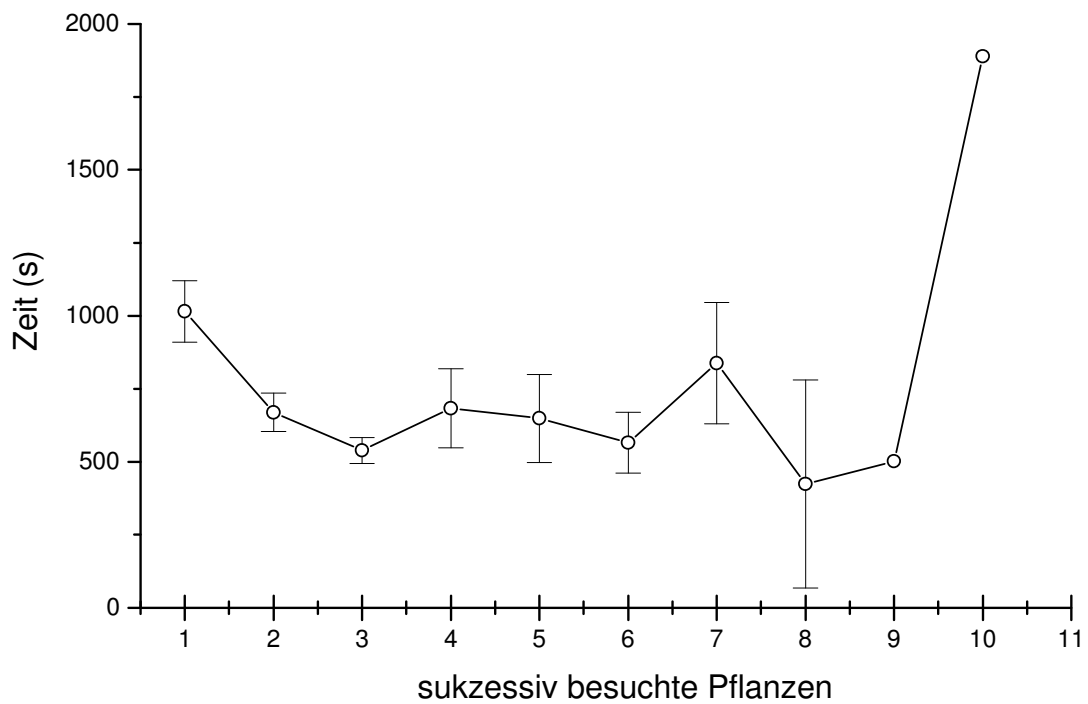


Abb. 7: Durchschnittliche Besuchszeit von *A. absinthii* auf sukzessiv besuchten Pflanzen während des Aufenthalts in dem Versuchsfeld bei der Wirtsdichteklasse mit 10 Blattläusen pro Kolonie (Mittelwert \pm Standardfehler). Für acht oder mehr Pflanzen liegen nur Einzelbeobachtungen vor.

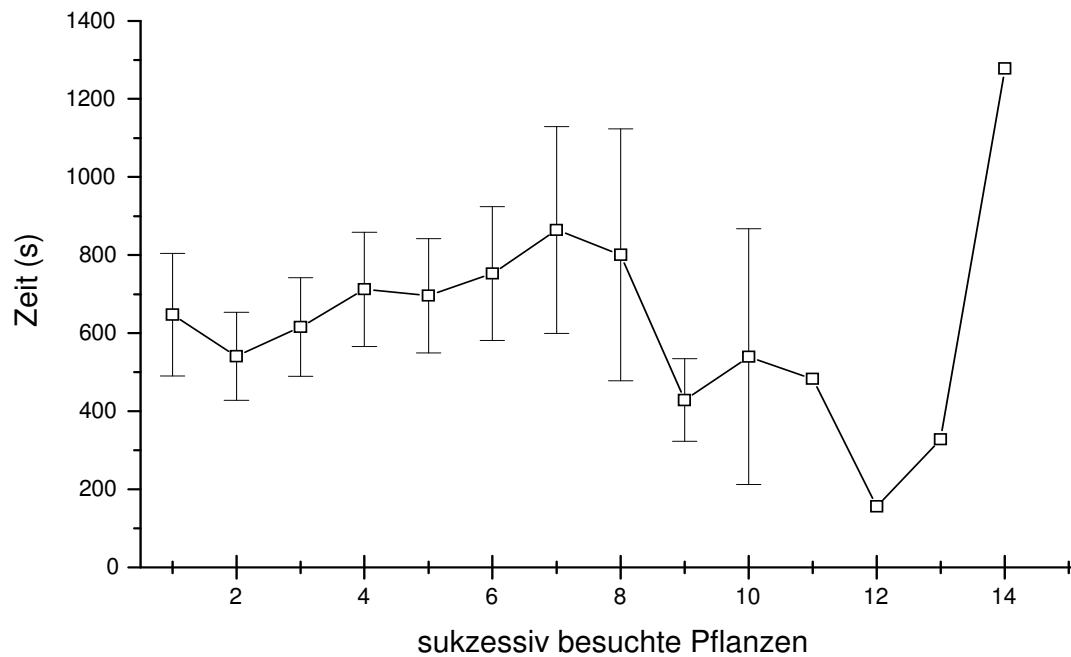


Abb. 8: Durchschnittliche Besuchszeit von *A. tanacetarius* auf sukzessiv besuchten Pflanzen während des Aufenthalts in dem Versuchsfeld bei der Wirtsdichteklasse mit 10 Blattläusen pro Kolonie (Mittelwert \pm Standardfehler).

Einzeltiere der Arten *A. tanacetarius* und *A. absinthii*, die viele Pflanzen besuchten und dadurch insgesamt lange in der Versuchsarena verweilten, hatten zum Ende ihres Aufenthalts hin vergleichsweise hohe Besuchszeiten.

4.1.2 Erschließung des Bestandes

Die Erschließung des Pflanzenbestandes durch den Parasitoiden kann auf quantitativer und qualitativer Ebene analysiert werden. Erstere umfasst die Anzahl an Pflanzen, die innerhalb der Versuchsarena besucht wurde, während der zweite Gesichtspunkt das Verhältnis von angesteuerten Pflanzen mit beziehungsweise ohne Wirte in Relation zu deren Häufigkeit im Bestand betrifft.

Intraspezifische Differenzen bestehen nicht für die Anzahl besuchter Pflanzen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Eine Ausnahme bildete in diesem Zusammenhang allerdings *A. tanacetarius*, da Weibchen dieser Art im Schnitt weniger Pflanzen bei Wirtsabwesenheit ansteuerten (Kruskal-Wallis-ANOVA. *A. tanacetarius*: $H = 6,58$; $fg = 2$; $p = 0,0373$; *A. absinthii*: $H = 1,47$; $fg = 2$; $p = 0,48$. Einfaktorielle ANOVA. *A. ervi*: $F = 1,11$; $fg = 2$; $p = 0,3388$. Abb. 9).

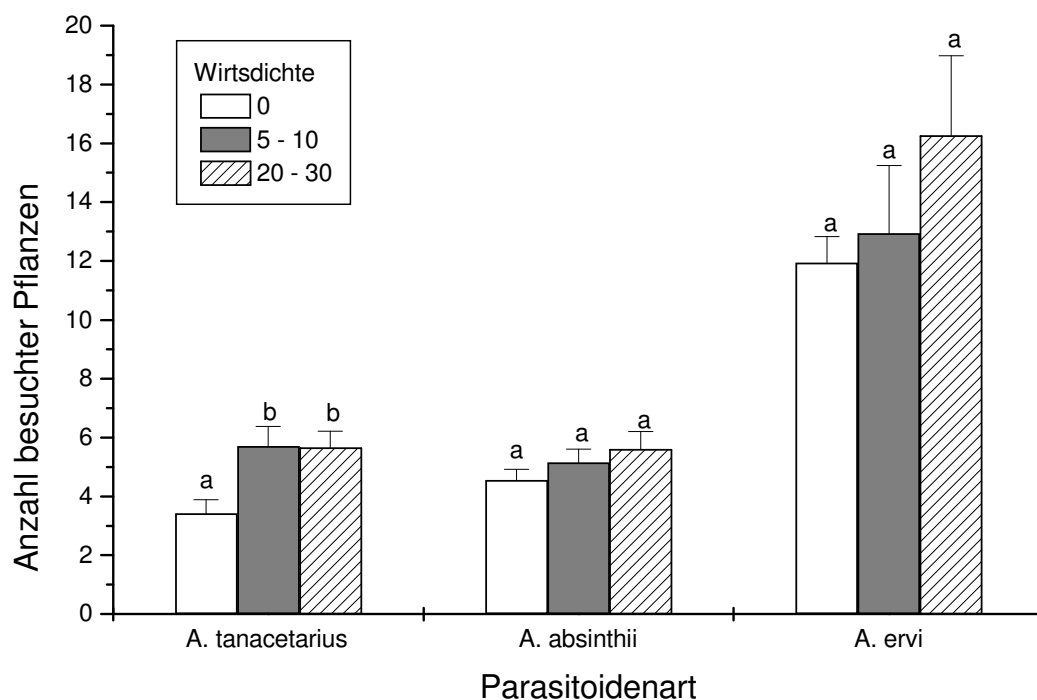


Abb. 9: Quantitative Erschließung des Pflanzenbestandes durch die einzelnen Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Arten nicht bei $p < 0,05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren/ ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Interspezifisch unterscheidet sich *A. ervi* signifikant von den beiden anderen Arten, indem von diesem Parasitoiden weitaus mehr Pflanzen pro Zeiteinheit frequentiert wurden (Einfaktorielle ANOVA: $F = 48,78$; $fg = 2$; $p < 0,00001$. Abb. 10).

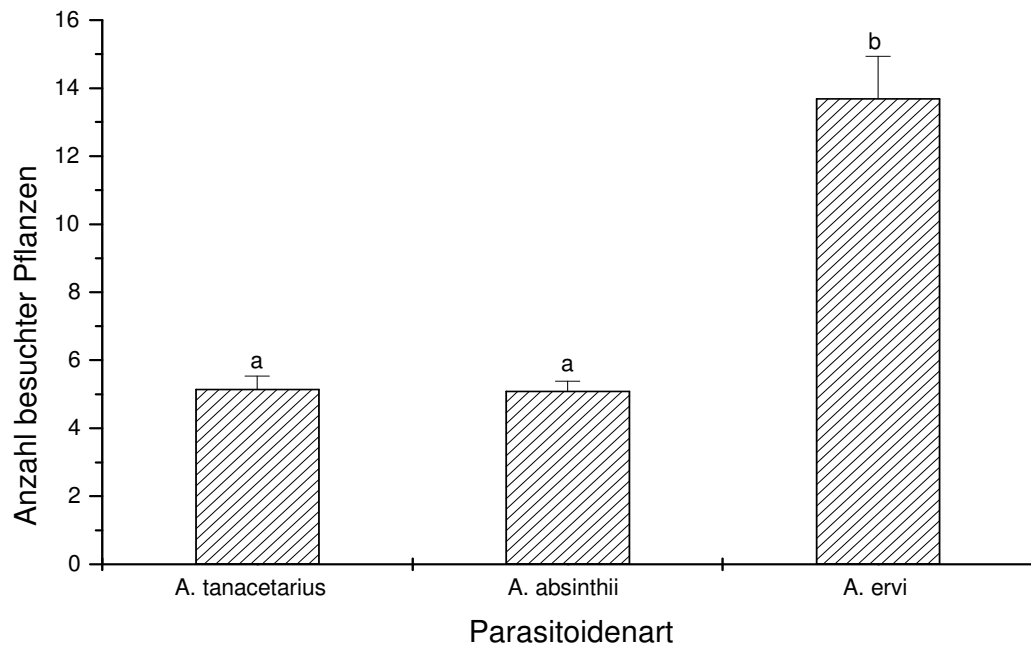


Abb. 10: Quantitative Erschließung des Pflanzenbestandes durch die einzelnen Parasitoidenarten (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0.05$ (ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

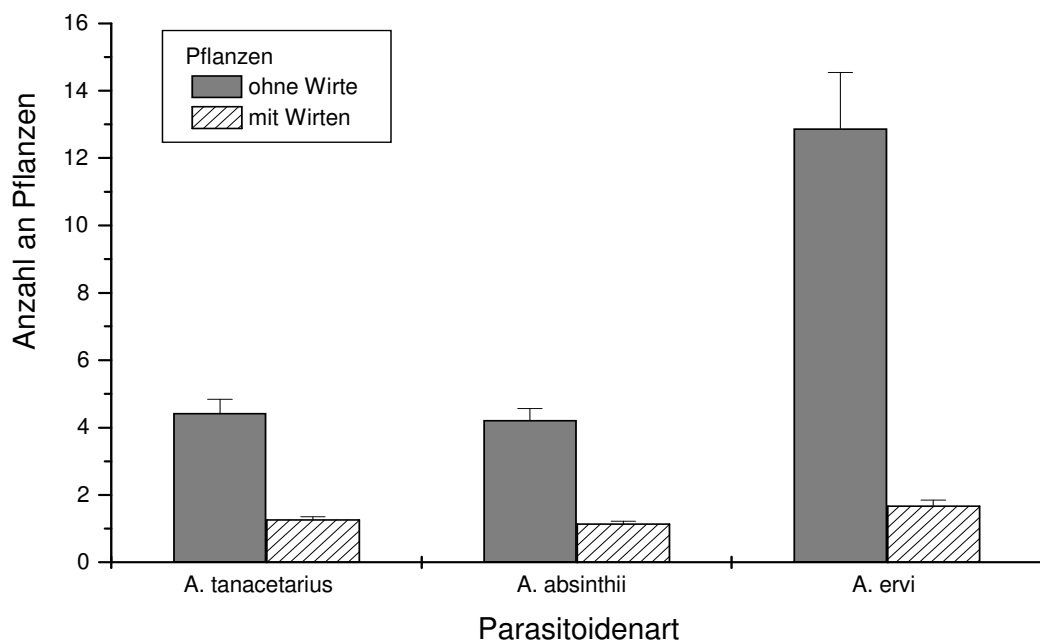


Abb. 11: Unterschiede in der Besuchshäufigkeit von wirtslosen beziehungsweise wirtsbesetzten Pflanzen für die drei untersuchten Parasitoidenarten (Mittelwert \pm Standardfehler). Die Balken unterscheiden sich jeweils innerhalb einer Art bei einem Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-Test).

Das zweite entscheidende Kriterium der Erschließung des Bestandes umfasst die Frage, ob Pflanzen mit Wirten häufiger angesteuert werden als solche ohne Wirte. Ein auf den im Versuch beobachteten Frequenzen beruhender Vergleich ergibt sowohl zwischen als auch jeweils innerhalb der Parasitoidenarten hochsignifikante Differenzen (Mehrfaktorielle ANOVA. 1. Faktor (Pflanzen ohne/ mit Wirten): $F = 111,41$; $fg = 1$; $p < 0,00001$; 2. Faktor (Parasitoidenart): $F = 31,62$; $fg = 2$; $p < 0,000001$. Abb. 11).

Angesichts des wesentlich geringeren Angebots an wirtsinduzierten Pflanzen belegt dies jedoch keineswegs eine Präferenz gegenüber Pflanzen ohne Wirte. Wird die Anzahl besuchter Pflanzen beider Kategorien in Relation zu ihrer jeweiligen Verfügbarkeit gesetzt, war tatsächlich sowohl bei *A. tanacetarius* als auch bei *A. absinthii* der Besuch von wirtsbesetzten Pflanzen in beiden Dichteklassen signifikant häufiger, während für *A. ervi* kein solcher Unterschied nachgewiesen werden konnte (Tab. 10).

Tab. 10: Qualitative Erschließung des Pflanzenbestandes durch die einzelnen Parasitoidenarten. Test auf überzufällig häufiges Finden von Pflanzen mit Wirten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Häufigkeit mW/mWoFP - oW: Pflanzen mit Wirten/ Pflanzen mit Wirten ohne die Freilassungspflanze werden signifikant häufiger bzw. seltener besucht als Pflanzen ohne Wirte relativ zu deren Verfügbarkeit (Wilcoxon-Test, $p < 0,05$; n.s. = nicht signifikant).

oW: ohne Wirte

mW: mit Wirten

	Verfügbare Pflanzen oW	Ø Besuchte Pflanzen oW	Verfügbare Pflanzen mW	Ø Besuchte Pflanzen mW	Häufigkeit mW - oW	Häufigkeit mWoFP - oW
<i>A. tanacetarius</i>						
• 0 Wirte	60	3,42	0	--	--	--
• 5-10 Wirte	53	4,55	7	1,20	häufiger	seltener
• 20-30 Wirte	53	4,30	7	1,35	häufiger	seltener
<i>A. absinthii</i>						
• 0 Wirte	60	4,55	0	--	--	--
• 5-10 Wirte	53	4,00	7	1,15	häufiger	seltener
• 20-30 Wirte	53	4,45	7	1,15	häufiger	seltener
<i>A. ervi</i>						
• 0 Wirte	72	11,93	0	--	--	--
• 5-10 Wirte	65	11,44	7	1,50	n.s.	seltener
• 20-30 Wirte	65	14,40	7	1,87	n.s.	seltener

Allerdings muss dieses Ergebnis stark relativiert werden, da bei ausschließlicher Betrachtung aller weiterer Besuche ohne der Freilassungspflanze, welche stets Wirte beherbergte, bei keiner Parasitoidenart eine solche Häufung sondern ein gegenläufiger Effekt auftrat, unabhängig von der Dichteklasse (Wilcoxon-Test: $Z = -8,77$, $n = 111$, n.s. bei $p < 0,05$).

Tab. 10). Von einer gezielten Ansteuerung von mit Wirtskolonien besetzten Pflanzen in einem uniformen Habitat aus Wirtspflanzen kann demnach nicht ausgegangen werden.

4.1.3 Ressourcennutzung: Such- und Parasitierungserfolg

Der Einfluss der Wirtsdichte kann beim Eiablageerfolg von Parasitoidenweibchen an verschiedenen Punkten ansetzen. Innerhalb der Wirtssuche kann die unterschiedliche Menge an freigesetzten volatilen Pflanzenduftstoffen zum Tragen kommen, wobei in diesem Zusammenhang auch die Befallsdauer der Pflanzen durch die Blattläuse in die Betrachtung einbezogen werden muss. Nach dem Auffinden einer befallenen Pflanze kann die Wirtsdichte auf dieser die Wahrscheinlichkeit der Entdeckung der Kolonie beeinflussen. Schließlich hängt die Ressourcennutzung innerhalb einer Kolonie zwar durchaus von deren Größe ab, wird jedoch durch andere Faktoren, wie Parasitierungsstrategie des Parasitoiden oder Abwehrverhalten der Wirte erheblich mitbestimmt.

Mit dem Auffinden von wirtsbesetzten Pflanzen sind die Kriterien für Sucherfolg nicht ausreichend erfüllt, da dies lediglich ein Schritt des Gesamtprozesses ist, dem jedoch das Lokalisieren der Wirte auf einer betreffenden Einzelpflanze folgen muss, um den Bedingungen für Sucherfolg gerecht zu werden. Der generelle Sucherfolg der Testtiere, welcher eine Aussage darüber macht, ob ein Parasitoid während des Versuches überhaupt Wirte lokalisiert hat, blieb jedoch von der Wirtsdichte unbeeinflusst (MWU-Test. *A. tanacetarius*: $U = 190,0$; $n = 40$; $p = 0,3184$; *A. absinthii*: $U = 200,0$; $n = 40$; $p = 0,4904$; *A. ervi*: $U = 129,5$; $n = 31$; $p = 0,3021$). Dagegen bestand diesbezüglich zwischen den Parasitoidenarten ein erheblicher Unterschied (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 29,89$; $fg = 1$; $p < 0,00001$). Die spezialisierten Arten *A. tanacetarius* und *A. absinthii* hatten mit durchschnittlich 12,5% und 20% relativ geringe Sucherfolgsquoten, von denen sich der polyphage Parasitoid *A. ervi* mit einem deutlich höheren Erfolg von durchschnittlich 80,6% signifikant abhob (Tab. 11). In den meisten Fällen erfolgte der Sucherfolg auf der Freilassungspflanze (Tab. 11).

Der Parameter des generellen Sucherfolgs der Tiere spiegelt allerdings einzig die qualitativ erfolgte Lokalisation wider, unabhängig von der Häufigkeit des Sucherfolges einzelner Parasitoiden. Im Folgenden wird der quantitative Aspekt illuminiert. Insgesamt ergab sich in gleicher Weise kein Einfluss der Wirtsdichte auf die Anzahl an lokalisierten Wirtskolonien und wiederum eine wesentliche interspezifische Differenz (Einfaktorielle ANOVA: $F = 11,64$; $fg = 5$; $p < 0,00001$. Abb. 12).

Tab. 11: Interspezifischer Vergleich bezüglich des generellen Sucherfolges der untersuchten Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Unterschiedliche Buchstaben indizieren signifikante Unterschiede zwischen den Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte bei $p < 0,05$ (Tukey-Kramer-Verfahren).

	n	genereller Sucherfolg	Sucherfolg auf der Freilassungspflanze	Sucherfolg auf weiteren Pflanzen
A. tanacetarius				
5-10 Wirte	20	10% ^a	10%	0
20-30 Wirte	20	15% ^a	15%	0
A. absinthii				
5-10 Wirte	20	20% ^a	20%	0
20-30 Wirte	20	20% ^a	20%	5%
A. ervi				
5-10 Wirte	16	81,25% ^b	81,25%	0
20-30 Wirte	15	80% ^b	73,33%	33,33%

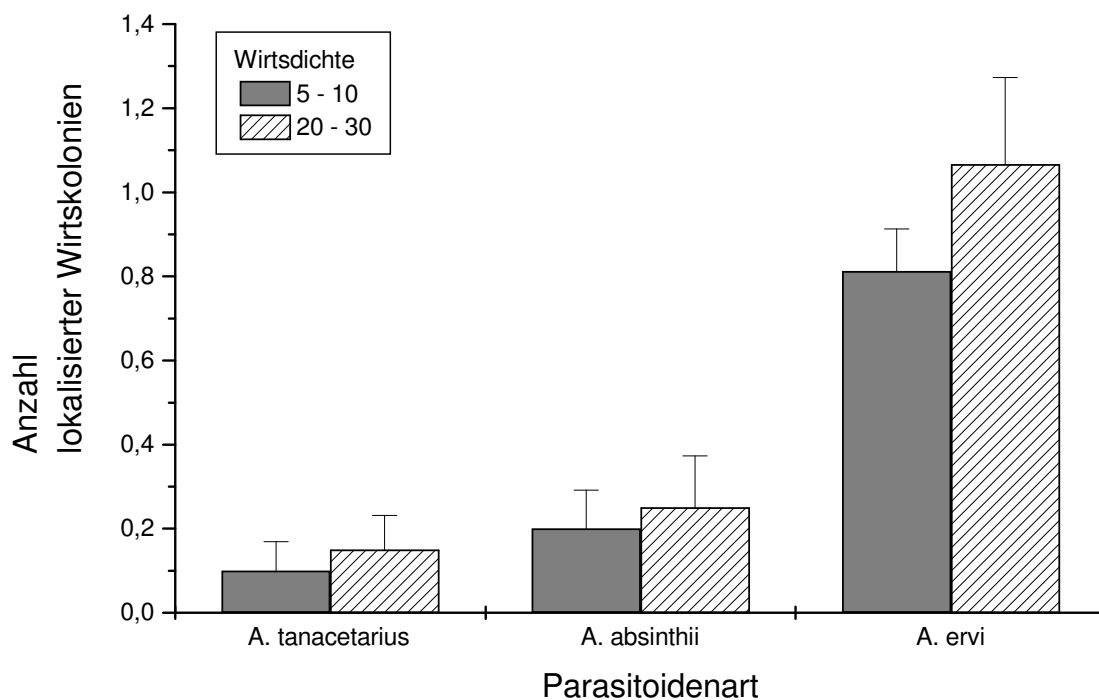


Abb. 12: Interspezifischer Vergleich aller Testparasitoide während ihres Aufenthaltes im Versuchsbestand hinsichtlich der durchschnittlichen Anzahl lokalisierter Wirtskolonien in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler).

Obwohl in 10 bis 27 % der Fälle eine weitere Pflanze mit Wirten besucht wurde (Tab. 12), konnten die Wirtskolonien selbst sehr selten lokalisiert werden. Der weitaus größte Anteil an lokalisierten Wirtskolonien entfiel auf die Freilassungspflanze (siehe Tab. 11).

Tab. 12: Prozentualer Anteil an besuchten Pflanzen mit Wirten (ohne Freilassungspflanze) bei verschiedenen Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte.

Parasitoidenart	Dichteklasse	Anteil besuchter Pflanzen mit Wirten
<i>A. tanacetarius</i>	5 - 10 Wirte pro Kolonie	10 %
	20 - 30 Wirte pro Kolonie	25 %
<i>A. absinthii</i>	5 - 10 Wirte pro Kolonie	10 %
	20 - 30 Wirte pro Kolonie	10 %
<i>A. ervi</i>	5 - 10 Wirte pro Kolonie	12,5 %
	20 - 30 Wirte pro Kolonie	26,7 %

Letztendlich lässt sich der Reproduktionserfolg von Schlupfwespenweibchen an ihrem Ovipositionsverhalten festmachen. Bei Lokalisation einer Kolonie wurden in keinem Fall alle verfügbaren Individuen parasitiert. Dies konnte teilweise auf das beobachtete Abwehrverhalten der Blattläuse zurückgeführt werden, sich in Gegenwart von Predatoren oder Parasitoiden von der Pflanze fallen zu lassen. Die Parasitierungsrate der monophagen Art *A. tanacetarius* war unabhängig von der Wirtsdichte sehr gering (MWU-Test: $U = 199,0$; $n = 40$; $p = 0,4793$. Abb. 13). Im Vergleich dazu zeigte *A. absinthii* bei höherer Wirtsdichte eine deutliche, jedoch nicht signifikante Steigerung des Eiablageerfolges (MWU-Test: $U = 184,5$; $n = 40$; $p = 0,2633$. Abb. 13). Am stärksten war die Zunahme bei *A. ervi* ausgeprägt. Bei dieser Art wurden bei höherer Wirtsverfügbarkeit signifikant mehr Eier gelegt (MWU-Test: $U = 62,0$; $n = 31$; $p = 0,0096$. Abb. 13). Dieses Muster lässt sich hauptsächlich auf den größeren Sucherfolg auf Einzelpflanzen, zu geringen Teilen jedoch ebenfalls auf eine höhere Anzahl lokalisierter Kolonien zurückführen (Abb. 12 und Abb. 13).

Der interspezifische Vergleich des quantitativen Reproduktionserfolges förderte lediglich einen signifikanten Unterschied innerhalb der zweiten Dichteklasse zutage, indem sich *A. ervi* Weibchen signifikant erfolgreicher erwiesen (Einfaktorielle ANOVA: $F = 9,45$; $fg = 2$; $p = 0,0003$. Abb. 13). In der unteren Wirtsdichte waren dagegen keine statistisch relevanten Unterschiede zwischen den Arten zu verzeichnen (Einfaktorielle ANOVA: $F = 2,46$; $fg = 2$; $p = 0,095$. Abb. 13). Eine Veranschaulichung der durchschnittlichen Anzahlen an Eiablagen derjenigen Weibchen, die Sucherfolg hatten und somit zumindest eine Attacke gestartet haben, bietet Abb. 14.

In Entsprechung mit dem quantitativen Eiablageerfolg führte die Anzahl an vorgenommenen Attacken zu einem analogen Muster (Abb. 15). Lediglich die Amplitude zeigte sich verschoben, indem ein wesentlich höherer Anteil an Attacken gestartet als Eier gelegt wurden.

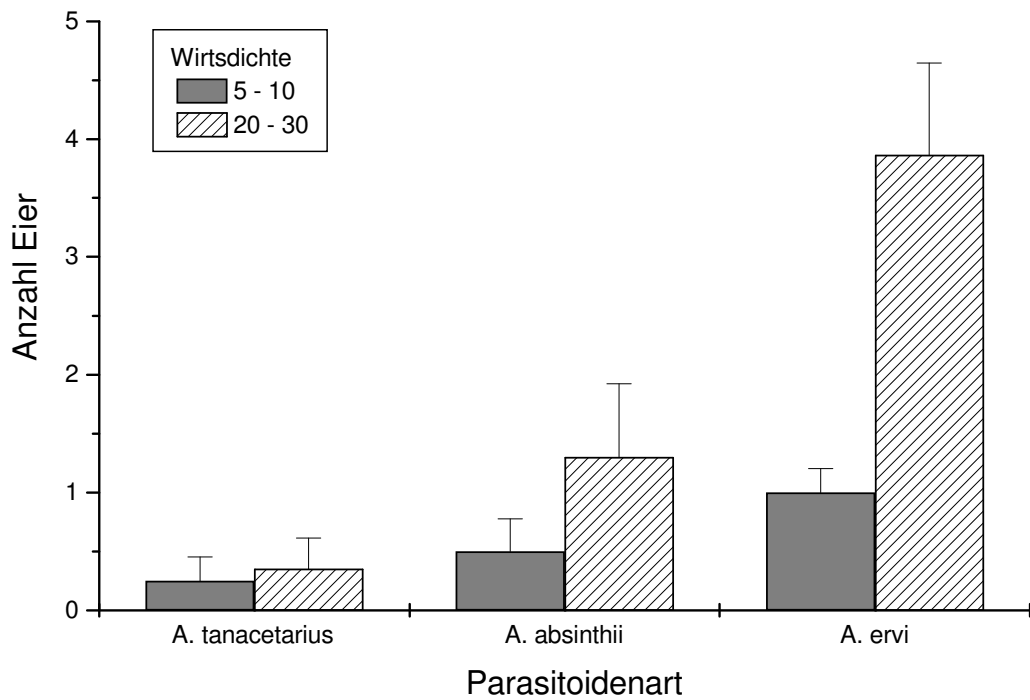


Abb. 13: Vergleich der verschiedenen Parasitoidenarten bezüglich des durchschnittlichen quantitativen Eiablageerfolges aller Testtiere in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Die signifikanten Unterschiede sind im Text ausgewiesen.

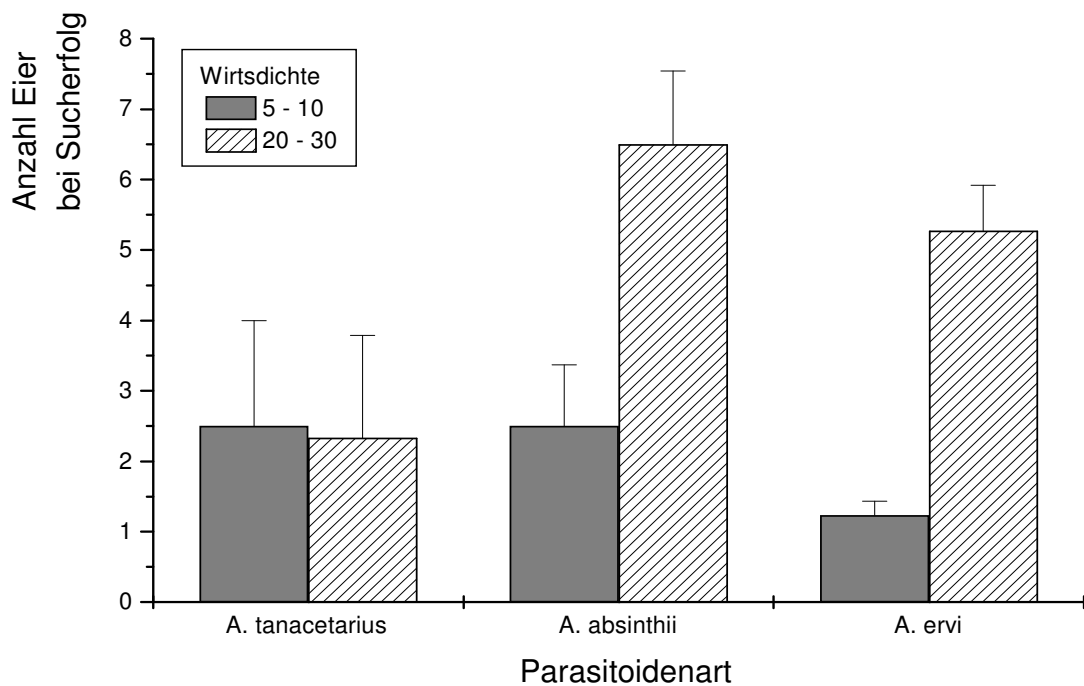


Abb. 14: Anzahlen an Eiablagen von den Parasitoidenweibchen mit generellem Sucherfolg in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler).

Demgemäß mündeten nicht alle Eiablageversuche schließlich in eine erfolgreiche Deposition eines Eies. Für die untersuchten Parasitoidenarten ähnelte sich das Verhältnis von erfolgreichen Eiablagen zu Attacken qualitativ, indem sich dieses bei größeren Blattlauskolonien zugunsten der Parasitoide verschob. Eine Ausnahme bildete diesbezüglich *A. tanacetarius* (Tab. 13 und Abb. 16).

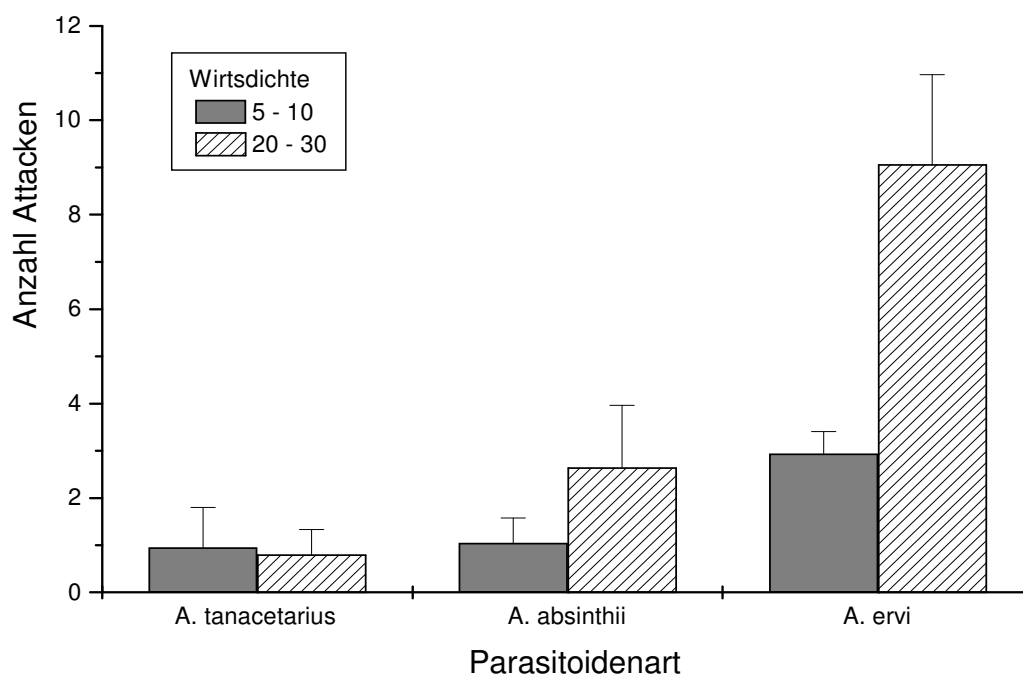


Abb. 15: Vergleich der verschiedenen Parasitoidenarten bezüglich der Anzahl vorgenommener Ovipositionsversuche in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler).

Tab. 13: Der prozentuale Anteil an Attacken, die in eine erfolgreiche Eiablage mündeten von den Parasitoiden mit generellem Eiablageverhalten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte und von der Parasitoidenart (Mittelwert \pm Standardfehler). Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA).

Parasitoidenart	Wirtsdichte	Verhältnis erfolgreicher Eiablagen zu Attacken (%)	
<i>A. tanacetarius</i>	5 – 10 Wirte pro Kolonie	$36,8 \pm 13,2^a$	$\emptyset 34,7 \pm 10,1^a$
	20 – 30 Wirte pro Kolonie	$33,3 \pm 16,7^a$	
<i>A. absinthii</i>	5 – 10 Wirte pro Kolonie	$40,0 \pm 13,8^a$	$\emptyset 45,2 \pm 6,8^a$
	20 – 30 Wirte pro Kolonie	$50,3 \pm 3,2^a$	
<i>A. ervi</i>	5 – 10 Wirte pro Kolonie	$30,5 \pm 4,3^a$	$\emptyset 38,6 \pm 3,8^a$
	20 – 30 Wirte pro Kolonie	$48,1 \pm 5,5^a$	

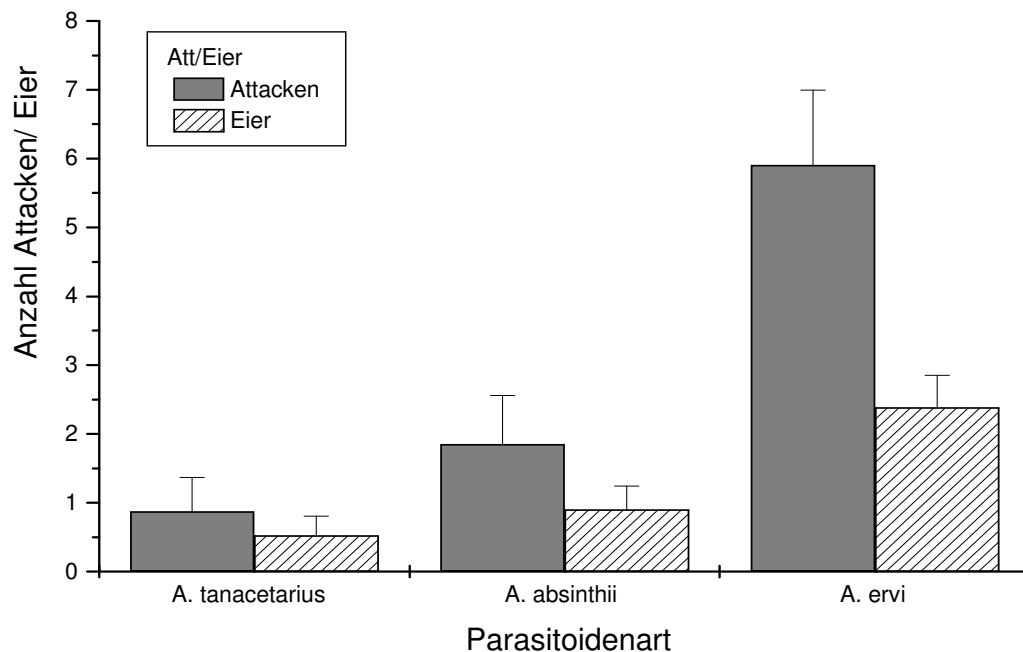


Abb. 16: Das Verhältnis von erfolgreichen Eiablagen zu Attacken der Parasitoiden mit generellem Eiablageverhalten (Mittelwert \pm Standardfehler). Die Balken unterscheiden sich jeweils innerhalb einer Art bei einem Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA).

Ebenfalls in quantitativer Hinsicht resultierten für dieses Verhältnis keine signifikanten Unterschiede zwischen den Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 10,20$; $fg = 5$; $p = 0,0697$. Tab. 13 und Abb. 16).

4.2 Einfluss der Wirtsverteilung auf das Fouragierverhalten von *A. ervi*

Das Fouragierverhalten und die Ressourcennutzung von *A. ervi* Weibchen variierten erheblich unter dem Einfluss der Verteilung der Wirtskolonien in dem artenheitlichen Pflanzenbestand aus *V. faba*. Bei jeweils gleicher Anzahl an wirtsbesetzten Pflanzen und einer konstanten Koloniegröße von zirka zehn Blattläusen pro Pflanze kam eine Aggregation der Pflanzen mit Wirtskolonien (Muster 1 x 7) der Suchstrategie von *A. ervi* entgegen. Die simulierte Konstellation mit zwei kleineren Anhäufungen (Muster 4 + 3) nahm eine Zwischenstellung ein. Die gleichmäßige Verteilung von kolonietragenden Bohnenpflanzen in dem Bestand bedeutete für fouragierende Parasitoidenweibchen die ungünstigste Situation im Hinblick auf ihren Such- und Parasitierungserfolg.

Sofern die Gesamtaufenthaltszeit in dem Pflanzenbestand als Indikator für die Attraktivität auf die Schlupfwespen herangezogen werden kann, spiegelt sich diese Verteilung ebenfalls in diesem Faktor wider.

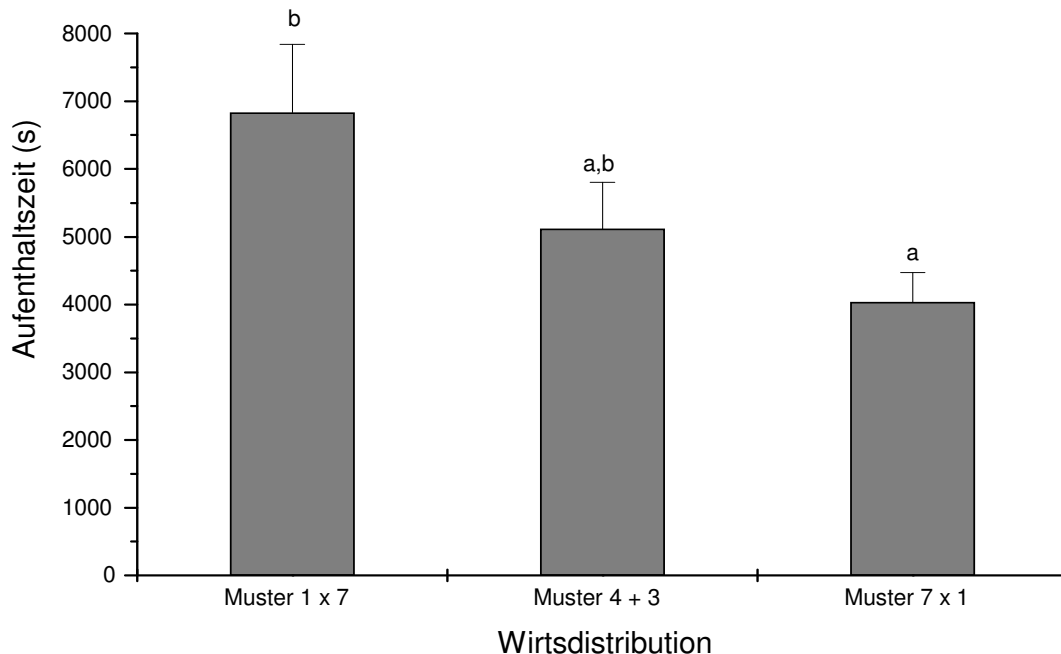


Abb. 17: Mittlere Aufenthaltszeit von *A. ervi* Weibchen in uniformen Pflanzenbeständen aus *V. faba* in Abhängigkeit von der Wirtsdistribution (*A. pisum*). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA).

Muster 1 x 7: Aggregation von sieben wirtsbesetzten Pflanzen.

Muster 4 + 3: zwei Aggregationen von vier beziehungsweise drei wirtsbesetzten Pflanzen.

Muster 7 x 1: gleichmäßige Distribution von sieben wirtsbesetzten Pflanzen innerhalb des Versuchsareals.

Am längsten verweilten *A. ervi* Weibchen bei einer Aggregation aller sieben wirtsbesetzten Pflanzen, im Mittel 6832 Sekunden. Demgegenüber zeigte sich die Aufenthaltszeit bei einer gleichmäßigen Distribution mit durchschnittlich 4038 Sekunden signifikant reduziert, das Muster 4 + 3 stand mit 5114 Sekunden dazwischen (Einfaktorielle ANOVA: $F = 3,52$; $fg = 2$; $p = 0,03861$. Abb. 17 und Tab. 14).

Hinsichtlich der Besuchsdauer der Parasitoiden auf der ersten Pflanze ergaben sich keine entscheidenden Differenzen in Abhängigkeit von den verschiedenen Distributionsmustern (Einfaktorielle ANOVA: $F = 0,19$; $fg = 2$; $p = 0,82723$. Tab. 14).

Bei der Erschließung des Bestandes blieb zwar die Anzahl an besuchten Bohnenpflanzen ohne Wirte unbeeinflusst von der Verteilung der Blattlauskolonien (Einfaktorielle ANOVA: $F = 0,41$; $fg = 2$; $p = 0,66347$. Tab. 14), die Lokalisation von weiteren wirtsbesetzten Pflanzen unterschied sich dagegen quantitativ in signifikantem Ausmaß (Einfaktorielle ANOVA: $F = 4,94$; $fg = 2$; $p = 0,01182$. Abb. 18 und Tab. 14). Es konnten erheblich mehr

kolonietragende Pflanzen angefliegen werden, wenn eine Aggregation des Musters 1 x 7 vorlag. Zwei zerteilte Anhäufungen förderten wiederum eine Mittelstellung zutage. Am geringsten fiel der Sucherfolg von Pflanzen mit Wirten unter der Simulationsbedingung der gleichmäßigen Verteilung aus (Tab. 14). In Konfrontation mit dem Wirtsdistributionsmuster 4 + 3 hatten die Parasitoide hauptanteilig Erfolg in jener Pflanzenaggregation, in welche sie zu Versuchsbeginn entlassen wurden. 73% aller Testtiere, die dieser Versuchssituation ausgesetzt waren, hatten generellen Sucherfolg. Lediglich insgesamt 20% der Weibchen konnten eine kolonietragende *V. faba* der zweiten Aggregation auffinden und ein einziges der Tiere hatte dort letztendlich Sucherfolg, das heißt lokalisierte eine der zugehörigen Blattlauskolonien. Unter dem Einfluss einer gleichförmigen Distribution der infestierten Pflanzen wurde von 13,3% der *A. ervi* Weibchen neben der Freilassungspflanze eine weitere *V. faba* mit einer Blattlauskolonie detektiert, erfolgreiches Kontaktieren der Wirte blieb hier jedoch allein auf die Freilassungspflanze beschränkt.

Obwohl die Anzahl vorgenommener Attacken von durchschnittlich 3,7 (Muster 7 x 1) über 4,8 (Muster 4 + 3) bis hin zu 5,9 (Muster 1 x 7) mit zunehmender Aggregation deutlich anstieg, zeigte sich dieser Trend dennoch nicht statistisch signifikant (Einfaktorielle ANOVA: $F = 1,25$; $fg = 2$; $p = 0,29708$. Tab. 14). Entsprechendes traf auf die in analoger Weise ausgebildete Tendenz für den quantitativen Eiablageerfolg zu (Einfaktorielle ANOVA: $F = 1,30$; $fg = 2$; $p = 0,28296$. Tab. 14).

Demnach konnte in der simulierten Situation zwar eine Steigerung des Lokalisationserfolges auf Ebene der Pflanzen nachgewiesen werden, es kam jedoch zu keiner signifikant höheren Ressourcennutzung in diesem räumlich begrenzten Areal.

Tab. 14: Verschiedene Parameter der untersuchten *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Wirtsdistribution (Mittelwert \pm Standardfehler).

Die signifikanten Unterschiede sind im Text ausgewiesen.

Muster 1 x 7: Aggregation von sieben wirtsbesetzten Pflanzen.

Muster 4 + 3: zwei Aggregationen von vier beziehungsweise drei wirtsbesetzten Pflanzen.

Muster 7 x 1: gleichmäßige Distribution von sieben wirtsbesetzten Pflanzen innerhalb des Versuchsareals.

Wirts-distribution	n	Aufenthalts-zeit im Bestand (s)	Besuchs-zeit auf 1. Pflanze (s)	Anzahl besuchter Pflanzen ohne Wirte	Anzahl besuchter Pflanzen mit Wirten	Anzahl an Attacken	Anzahl an Eiablagen
Muster 1 x 7	15	6832 \pm 1012	1137 \pm 165	7,0 \pm 0,76	1,93 \pm 0,24	5,93 \pm 1,19	2,60 \pm 0,60
Muster 4 + 3	15	5114 \pm 693	1105 \pm 122	7,0 \pm 0,73	1,53 \pm 0,16	4,80 \pm 1,08	2,26 \pm 0,58
Muster 7 x 1	15	4038 \pm 434	1029 \pm 81	6,2 \pm 0,65	1,13 \pm 0,09	3,73 \pm 0,56	1,47 \pm 0,26

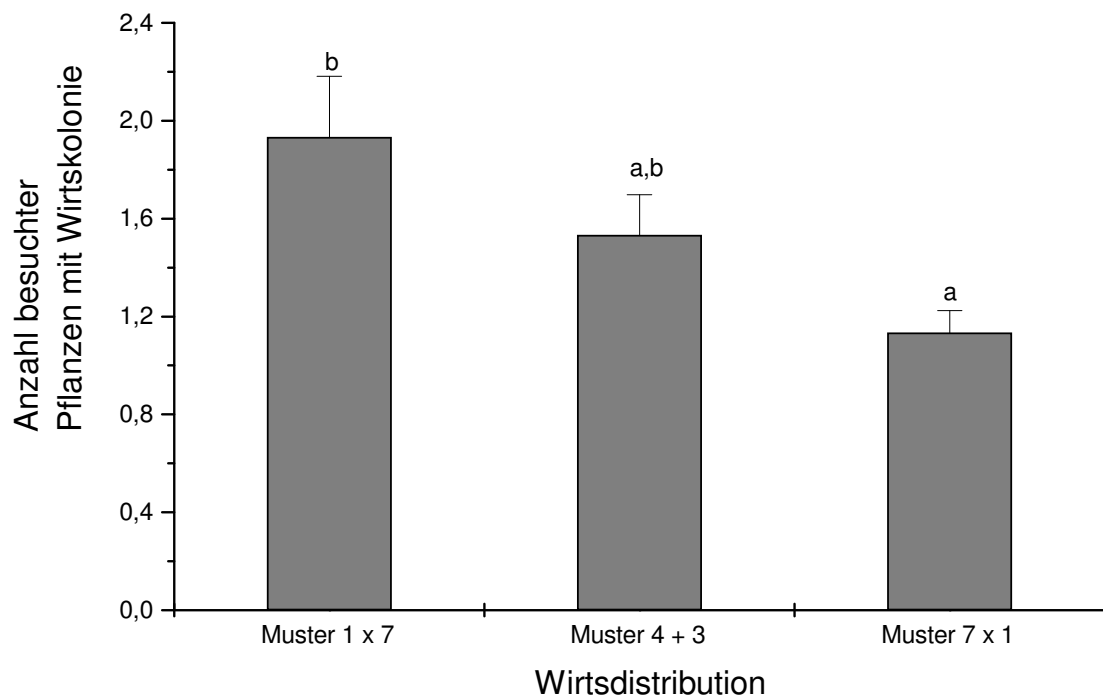


Abb. 18: Quantitative Darstellung der im Mittel besuchten Pflanzen mit einer Wirtskolonie von *A. ervi* Weibchen in uniformen Pflanzenbeständen aus *V. faba* in Abhängigkeit von der Wirtsdistribution (*A. pisum*). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA).

Muster 1 x 7: Aggregation von sieben wirtsbesetzten Pflanzen.

Muster 4 + 3: zwei Aggregationen von vier beziehungsweise drei wirtsbesetzten Pflanzen.

Muster 7 x 1: gleichmäßige Distribution von sieben wirtsbesetzten Pflanzen innerhalb des Versuchsareals.

Der Kontakt mit Wirten auf einer bestimmten Pflanze führte zu einer verstärkten Suche in deren Umgebung. In der Regel starteten die Schlupfwespen kurze Flüge, um auch die Nachbarpflanzen ausgeprägt in Augenschein zu nehmen. Erst aufgrund mehrerer Misserfolge beziehungsweise einer längeren Periode ohne weiteren Wirtkontakt, verkürzten sich die Besuchsdauern wieder und die Parasitoiden strebten ferner liegende Pflanzen an. Dieser Aspekt einer Suchstrategie erwies sich als charakteristisch für *A. ervi* Weibchen.

4.3 Einfluss der Befallszeit der Pflanzen durch die Wirtskolonien

Die Dauer des Befalls der Pflanzen durch die Blattlauskolonien könnte wesentliche Unterschiede in dem Fouragierverhalten und dem Lokalisierungserfolg wirtsbesetzter Pflanzen hervorrufen, indem volatile Pflanzenduftstoffe erst nach einer bestimmten Zeit des Saugens produziert und freigesetzt werden.

A. ervi Weibchen zeigten allerdings weder ein unterschiedliches Verhalten, noch Differenzen im Such- und Parasitierungserfolg in Abhängigkeit davon, ob sich die Wirte bei Versuchsbeginn bereits seit zwei Tagen oder seit zwei Stunden auf der Pflanze befanden. So blieben die Aktivitätsmuster, repräsentiert durch die einzelnen Zeitanteile der beobachteten Verhaltensparameter "Suche", "Putzen", "Rasten", "Sondieren" und "Laufen auf der Erde", unbeeinflusst von der Infestationszeit durch die Blattläuse (Tab. 15 und Tab. 16). Insgesamt ergab sich in dieser Hinsicht gleichfalls keine Relevanz für die gesamte Aufenthaltszeit im Pflanzenbestand (MWU-Test: $U = 142,5$; $n = 31$; $p = 0,18687$).

Tab. 15: Vergleich der Aktivitätsmuster von *A. ervi* Weibchen zwischen präexperimentalen Befallsdauern der wirtsbesetzten Pflanzen von zwei Tagen beziehungsweise von zwei Stunden, repräsentiert durch die Zeitanteile in Sekunden (s) der beobachteten Verhaltensparameter (Mittelwert \pm Standardfehler). Innerhalb der Spalten unterscheiden sich Werte mit gleichem Buchstaben nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney-U-Test).

Befalls-Dauer	"Suche" (s)	"Putzen" (s)	"Rasten" (s)	"Sondieren" (s)	"Laufen auf Erde" (s)
seit 2 Tagen	2282 \pm 266 ^a	644 \pm 174 ^b	241 \pm 39 ^c	143 \pm 27 ^d	96 \pm 38 ^e
seit 2 Stunden	2162 \pm 249 ^a	337 \pm 57 ^b	258 \pm 50 ^c	151 \pm 25 ^d	143 \pm 50 ^e

Tab. 16: Statistischer Vergleich der Verhaltensparameter von *A. ervi* zwischen den präexperimentalen Infestationsdauern der wirtsbesetzten Pflanzen von zwei Tagen beziehungsweise von zwei Stunden (Mann-Whitney-U-Test).

Aktivität	U	n	p
"Suche"	139,0	32	0,33204
"Putzen"	144,5	32	0,26042
"Rasten"	128,5	32	0,48493
"Sondieren"	117,0	32	0,34586
"Laufen (Erde)"	105,0	32	0,19505

Dem entsprechend verhielt es sich bezüglich der Anzahl vorgenommener Ovipositionsversuche (MWU-Test: $U = 89,0$; $n = 31$; $p = 0,10668$) und in Folge dessen

ebenso hinsichtlich der erfolgreichen Eiablagen (MWU-Test: $U = 59,5$; $n = 31$; $p = 0,08208$). Die Frequentierung der Pflanzen, welche sich in der Anzahl der Pflanzenwechsel widerspiegelt, bildete in diesem Zusammenhang keine Ausnahme (MWU-Test: $U = 116,0$; $n = 31$; $p = 0,43689$).

Insbesondere die Lokalisation von weiteren Pflanzen mit einer Wirtskolonie nach Verlassen der Freilassungspflanze ist zur Untersuchung des Einflusses der Befallsdauer der Pflanzen von hoher Bedeutung¹. Jedoch resultierten diesbezüglich gleichfalls für den Lokalisationserfolg von wirtsbesetzten Pflanzen keine Differenzen. Dies hatte einerseits im direkten Vergleich der unterschiedlichen Infestationsdauern innerhalb eines Versuchsansatzes Gültigkeit, bei dem den Parasitoiden simultan seit zwei Tagen und seit zwei Stunden infizierte Pflanzen angeboten wurden (MWU-Test: $U = 105,0$; $n = 15$; $p = 0,36747$). Das heißt, die einzelnen *A. ervi* Weibchen zeigten keine Präferenz und hatten keinen gesteigerten Sucherfolg gegenüber einer der beiden Infestationszeiten. Zum anderen bestätigte sich diese Unabhängigkeit von der Saugdauer der Wirtsblattläuse beim Vergleich der Parasitoidenweibchen, denen entweder Pflanzen zur Verfügung standen, welche seit zwei Tagen oder seit zwei Stunden befallen waren (MWU-Test: $U = 112,0$; $n = 31$; $p = 0,368$).

Demnach spielte die präexperimentale Infestationszeit der Pflanzen durch die Blattläuse bei einer Koloniegröße von zirka zehn Individuen pro Pflanze keine bedeutende Rolle innerhalb des Fouragierverhaltens und –erfolges von *A. ervi* in uniformen Rotkleebeständen.

4.4 Einfluss des Pflanze – Wirt – Systems auf das Fouragierverhalten von *A. ervi*

Die Pflanze – Wirt – Konstellation des Fouragiertraumes stellte einen entscheidenden Faktor für verschiedene Aspekte des Verhaltens und somit schließlich auch für den Parasitierungserfolg der Schlupfwespen dar. *A. ervi* Weibchen wiesen deutliche Unterschiede in ihrem Fouragierverhalten in Abhängigkeit von dem betreffenden Versuchssystem auf.

In dem System aus Weizenpflanzen (*T. aestivum*) und der Großen Getreideblattlaus (*S. avenae*) als Wirtsart war die Aufenthaltszeit der Parasitoide in dem Gesamtbestand relativ gering, und zwar unabhängig von der Wirtsdichte (Einfaktorielle ANOVA: $F = 2,02$; $fg = 2$; $p = 0,14453$. Abb. 19).

¹ Anmerkung: Zur Durchführung dieses Vergleichs wurden die Besuchshäufigkeiten von Pflanzen (seit zwei Tagen beziehungsweise seit zwei Stunden befallen) jeweils in Relation zu der tatsächlichen Verfügbarkeit gesetzt. Dieser normierte Wert, auf eine gleiche Pflanzenanzahl bezogen, wurde für die statistische Auswertung herangezogen.

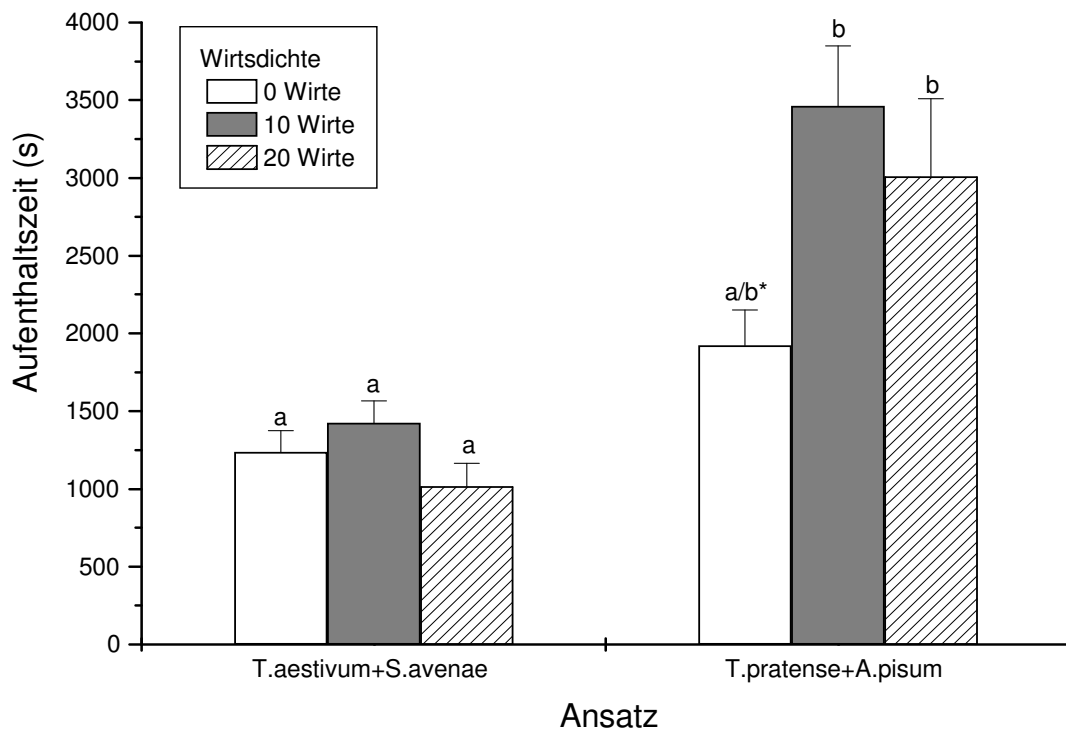


Abb. 19: Aufenthaltszeit der *A. ervi* Weibchen in den unterschiedlichen Testsystemen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$, innerhalb der Wirtsdichteklassen (* \rightarrow b) beziehungsweise innerhalb der Wirtssysteme (* \rightarrow a).

Dagegen gliederte sich die insgesamt erheblich höhere Verweildauer (s. u.) in der Konstellation aus *T. pratense* und der Blattlausart *A. pisum* in Abhängigkeit von der Wirtsdichte auf, indem die Weibchen den Bestand bei Abwesenheit von Wirten am schnellsten verließen (Einfaktorielle ANOVA: $F = 4,17$; $fg = 2$; $p = 0,02218$. Abb. 19. * \rightarrow a). Bei genereller Verfügbarkeit von Blattläusen existierten keine Differenzen zwischen den beiden Dichteklassen. Der Vergleich der beiden Pflanze – Wirt – Systeme ergab im Hinblick auf die gesamte Aufenthaltszeit der Schlupfwespenweibchen Unterschiede innerhalb aller Wirtsdichteklassen. Am geringsten fiel diese Differenz bei Abwesenheit von Wirten aus (MWU-Test: $U = 62,0$; $n = 30$; $p = 0,01093$. Abb. 19. * \rightarrow b). Wesentlich deutlicher unterschieden sich diesbezüglich die Systeme bei mittlerer (MWU-Test: $U = 16,0$; $n = 31$; $p < 0,0001$) und bei hoher Wirtsdichte (MWU-Test: $U = 28,0$; $n = 30$; $p < 0,001$. Abb. 19). Ein analoges Muster resultierte für die mittlere Besuchszeit auf den Einzelpflanzen des Bestandes (Einfaktorielle ANOVA: $F = 3,37$; $fg = 5$; $p = 0,00796$).

Infolgedessen ergaben sich hinsichtlich der Wirtsdichte für die beiden Systeme inverse Häufigkeiten insgesamt besuchter Pflanzen (Abb. 20). Befanden sich die Schlupfwespen in dem Testsystem aus Weizen und *S. avenae*, sank die Anzahl besuchter Pflanzen mit

steigender Wirtsdichte. Umgekehrt verhielt es sich diesbezüglich in der Pflanze-Wirt-Konstellation aus *T. pratense* und *A. pisum*.

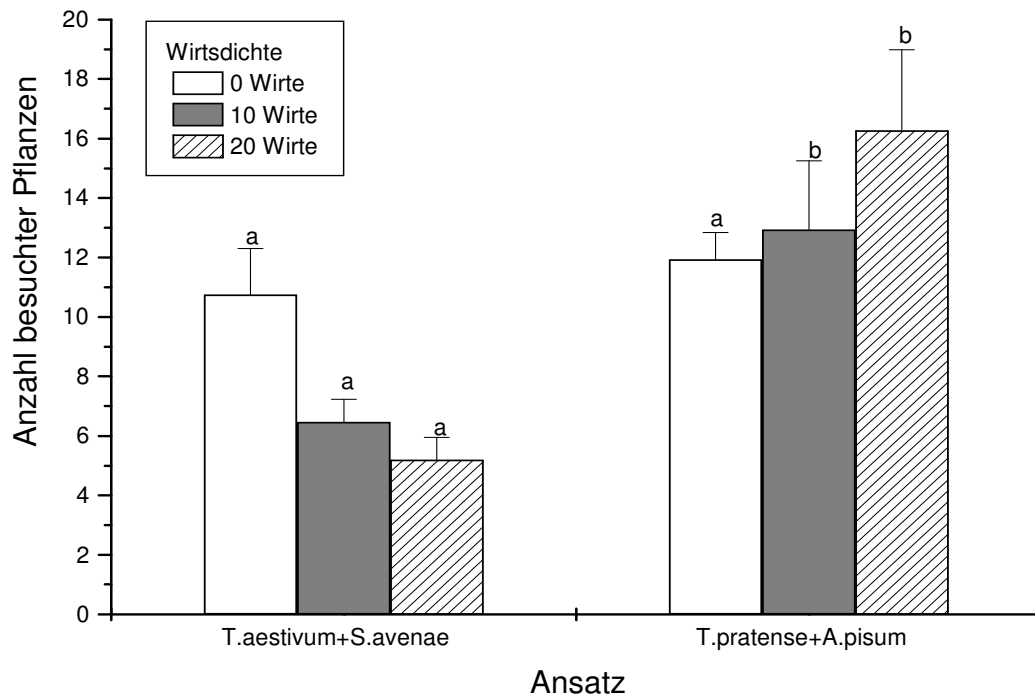


Abb. 20: Quantitative Erschließung der beiden Versuchssysteme durch *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Wirtsdichteklassen nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

Quantitativ unterscheiden sich die beiden Systeme nicht für frequentierte Pflanzen bei Abwesenheit von Wirten (MWU-Test: $U = 96,5$; $n = 31$; $p = 0,17595$. Abb. 20), während bei Wirtsverfügbarkeit jeweils im Rotkleebestand signifikant mehr Pflanzen angesteuert wurden (Wirtsdichteklasse 10 Individuen pro Kolonie. MWU-Test: $U = 60,5$; $n = 31$; $p = 0,00913$. Wirtsdichteklasse 20 Individuen pro Kolonie. MWU-Test: $U = 30,5$; $n = 30$; $p < 0,001$. Abb. 20).

Die Fähigkeit, abgesehen von der Freilassungspflanze weitere Pflanzen mit einer Wirtskolonie zu lokalisieren, blieb unbeeinflusst von der Wirtsdichte, sowohl in dem Pflanze-Wirt-System aus Weizen und *S. avenae* (MWU-Test: $U = 105,0$; $n = 30$; $p = 0,2748$) als auch in jenem aus Rotklee und *A. pisum* (MWU-Test: $U = 92,5$; $n = 30$; $p = 0,11082$). Insgesamt war diese Fähigkeit in dem Weizenbestand äußerst gering ausgeprägt, es konnten kaum wirtsbesetzte Pflanzen angefliegen werden. Signifikant besser gelang dies den *A. ervi* Weibchen in der *T. pratense* – *A. pisum* – Konstellation, und zwar jeweils in beiden Dichtesimulationen (Wirtsdichteklasse 10 Individuen pro Kolonie. MWU-Test: $U = 89,5$;

$n = 31$; $p = 0,03992$. Wirtsdichteklasse 20 Individuen pro Kolonie. MWU-Test: $U = 63,5$; $n = 30$; $p = 0,0074$. Abb. 21).

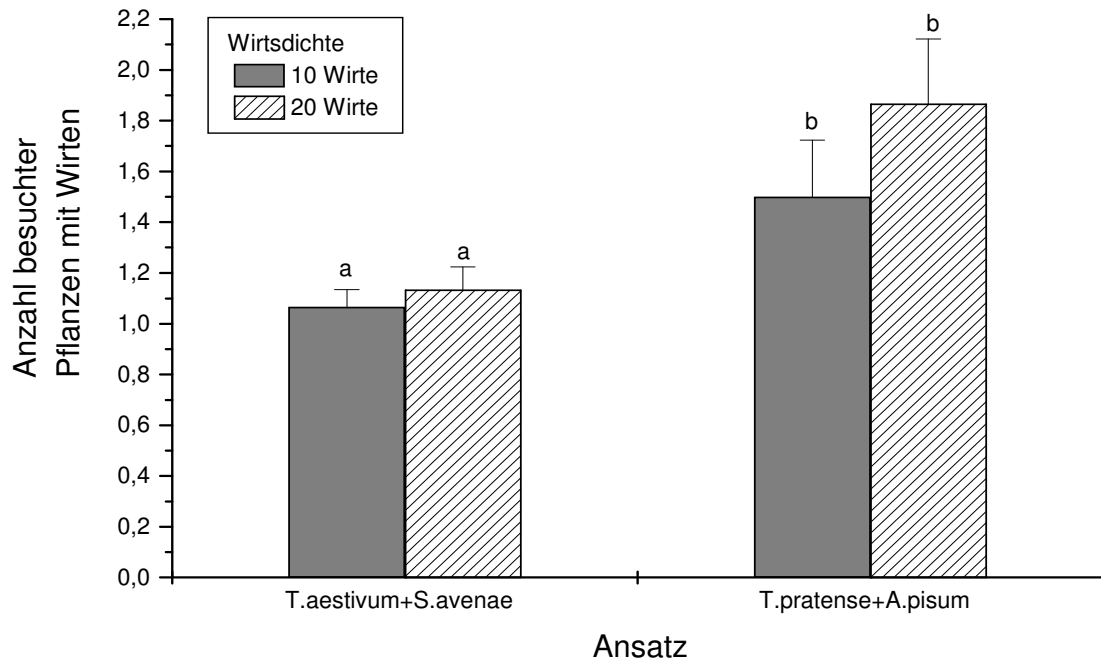


Abb. 21: Anzahl besuchter wirtsbesetzter Pflanzen (Mittelwert \pm Standardfehler) von *A. ervi* Weibchen in den unterschiedlichen Wirtssystemen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Wirtsdichteklassen nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

Innerhalb des *T. aestivum* – *S. avenae* – Systems unternahmen die Parasitoiden-weibchen auch bei höherer Wirtsverfügbarkeit nicht mehr Ovipositionsversuche als bei geringer Dichte der Blattläuse (MWU-Test: $U = 120,5$; $n = 30$; $p = 0,34595$). Demgegenüber unterschied sich die Anzahl an Attacken in dem Rotkleebestand durchaus in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (MWU-Test: $U = 70,5$; $n = 31$; $p = 0,02425$). Systemabhängig attackierte *A. ervi* in beiden Wirtsdichteklassen eine erheblich größere Anzahl an *A. pisum* auf Rotklee als an *S. avenae* auf Weizen (Wirtsdichteklasse 10 Individuen pro Kolonie. MWU-Test: $U = 53,0$; $n = 31$; $p = 0,00303$. Wirtsdichteklasse 20 Individuen pro Kolonie. MWU-Test: $U = 42,0$; $n = 30$; $p < 0,001$. Abb. 22). Allgemein erfolgten im *T. aestivum* – Feld lediglich sehr wenige Attacken, zumeist auf der Freilassungspflanze der Testtiere. Deutlich erhöht zeigte sich dieser Faktor hingegen in dem System aus *T. pratense* und *A. pisum* (Einfaktorielle ANOVA: $F = 13,53$; $fg = 3$; $p < 0,000001$).

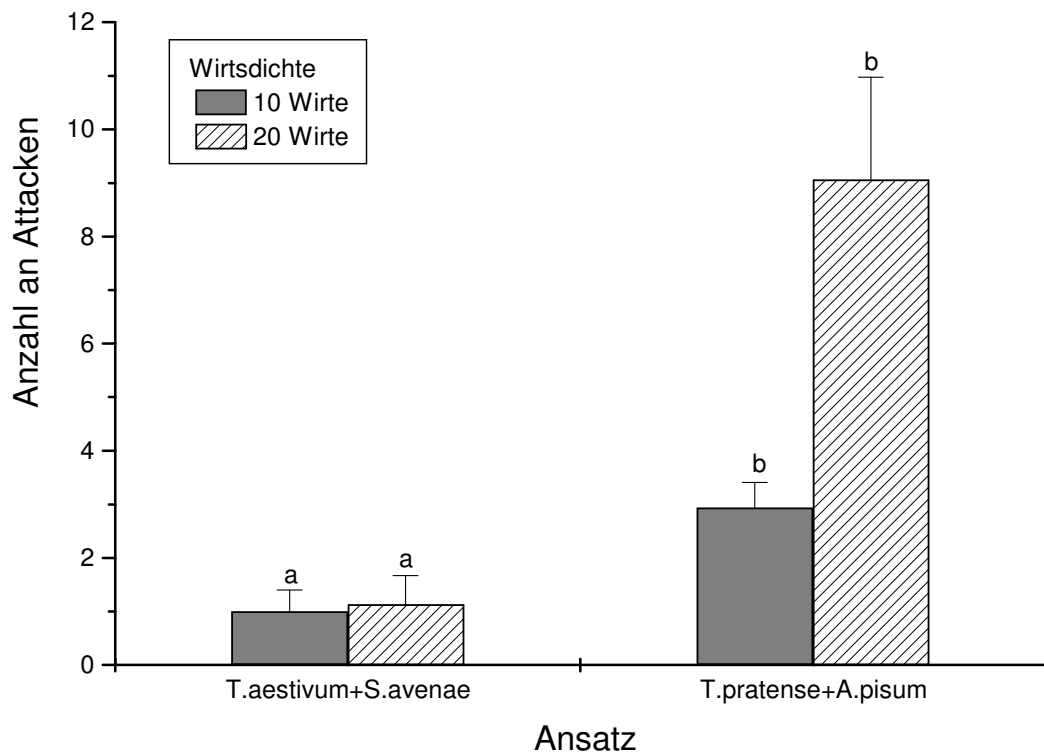


Abb. 22: Anzahl an Attacken der *A. ervi* Weibchen (Mittelwert \pm Standardfehler) in den unterschiedlichen Wirtssystemen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Wirtsdichteklassen nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

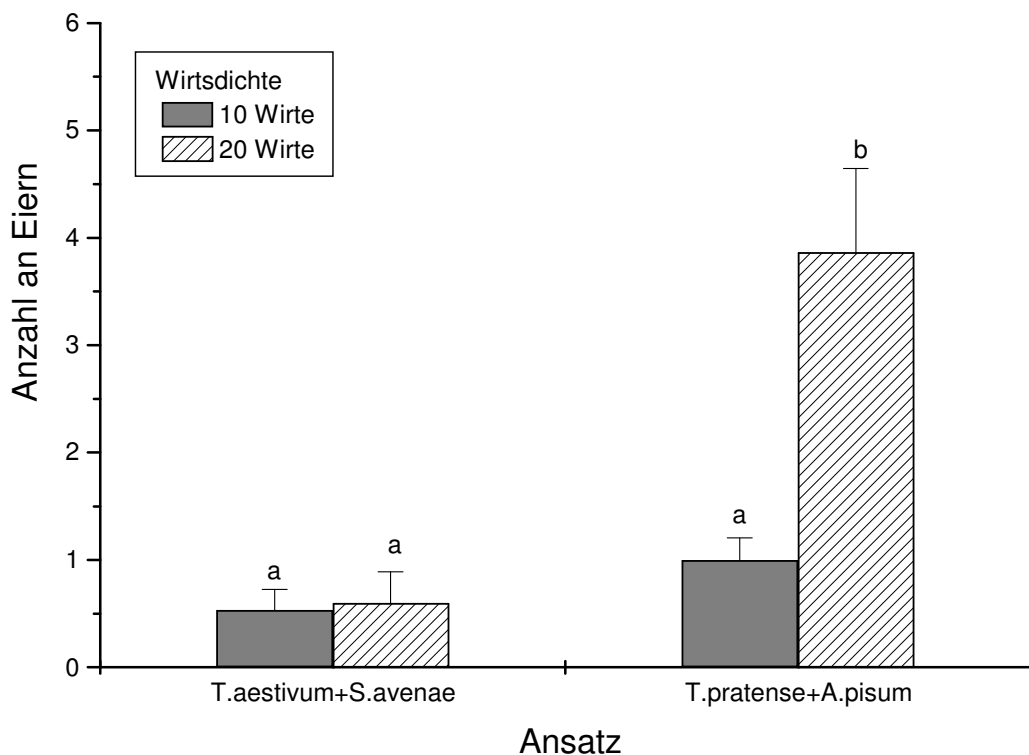


Abb. 23: Anzahl an erfolgreichen Eiablagen der *A. ervi* Weibchen (Mittelwert \pm Standardfehler) in den unterschiedlichen Wirtssystemen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich jeweils innerhalb der Wirtsdichteklassen und innerhalb der Versuchssysteme nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

Ein dem entsprechendes Verhältnis ergab sich für die Anzahl an erfolgreichen Eiablagen (Einfaktorielle ANOVA: $F = 13,30$; $fg = 3$; $p < 0,00001$). Diesbezüglich nahm die Wirtsdichte im Weizenbestand keinen Einfluss (MWU-Test: $U = 120,5$; $n = 30$; $p = 0,34567$. Abb. 23). Im *T. pratense* – *A. pisum* – System stieg demgegenüber der Parasitierungserfolg mit zunehmender Wirtsdichte wesentlich an (MWU-Test: $U = 62$; $n = 31$; $p = 0,00962$. Abb. 23). Allerdings resultierte bei einer Blattlausdichte von zirka zehn Individuen pro Kolonie kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Systemen (MWU-Test: $U = 81,5$; $n = 31$; $p = 0,05076$. Abb. 23), wobei auch diese Differenz tendenziell eine Parallelität zu den Ovipositionsversuchen aufwies. Wiederum analog zu der Anzahl an Attacken differierten die beiden Pflanze – Wirt – Konstellationen erheblich hinsichtlich der Eiablagerate innerhalb der höheren Wirtsdichteklasse (MWU-Test: $U = 42,5$; $n = 30$; $p < 0,001$. Abb. 23). Der prozentuale Anteil an Attacken, die in eine erfolgreiche Eiablage mündeten, erwies sich im System aus *T. aestivum* + *S. avenae* mit durchschnittlich $60,0 \pm 7,4\%$ höher als im *T. pratense* – *A. pisum* – System mit durchschnittlich $38,6 \pm 3,8\%$ (MWU-Test: $U = 189,5$; $n = 34$; $p < 0,001$).

4.5 Einfluss der Vorerfahrung auf das Fouragierverhalten und den Parasitierungserfolg von *A. ervi*

Die Vorerfahrung von Parasitoidenweibchen durch Konfrontation mit einer bestimmten Pflanze-Wirt-Konstellations nahm wesentlichen Einfluss auf die Beurteilung und das Verhalten in einer aktuellen Situation. Bekannten Systemen¹ wurde der Vorrang gegeben, während in unbekanntem Terrain² das Fouragierverhalten der Schlupfwespen sich dahingehend verändert zeigte, dass sowohl die Suchintensität als auch der letztendliche Parasitierungserfolg erheblich reduziert waren.

4.5.1 Fouragierverhalten

Bezogen auf die räumliche Einheit des Experimentierfeldes, in diesem Fall ein Weizenfeld mit *S. avenae* als Wirtsblattlaus, war die Aufenthaltszeit der *A. ervi* Weibchen in dem unbekanntem System (d.h. mit der Vorerfahrung in dem System aus *V. faba* und *A. pisum*)

¹ In bekannten Systemen entspricht die Pflanze-Wirt-Konstellations der Vorerfahrung derjenigen in der Versuchssituation

² In unbekanntem Systemen basiert die Vorerfahrung auf einer anderen Pflanze-Wirt-Konstellations als in der Versuchssituation verwendet

signifikant verkürzt gegenüber solchen mit der dem Versuchssystem entsprechenden Vorerfahrung (MWU-Test: $U = 217,0$; $n = 30$; $p < 0,00001$. Abb. 24). Das heißt bei Vorfinden einer der tierimmanenten Erfahrung entsprechenden Pflanze-Wirt-Konstellation verweilen die Parasitoide länger in dem Versuchsareal, begaben sich dagegen in einer fremden Umgebung vergleichsweise früh auf die fernorientierte Suche nach neuen Pflanzenbeständen. Dies wurde durch Flüge über größere Distanzen hinweg erreicht.

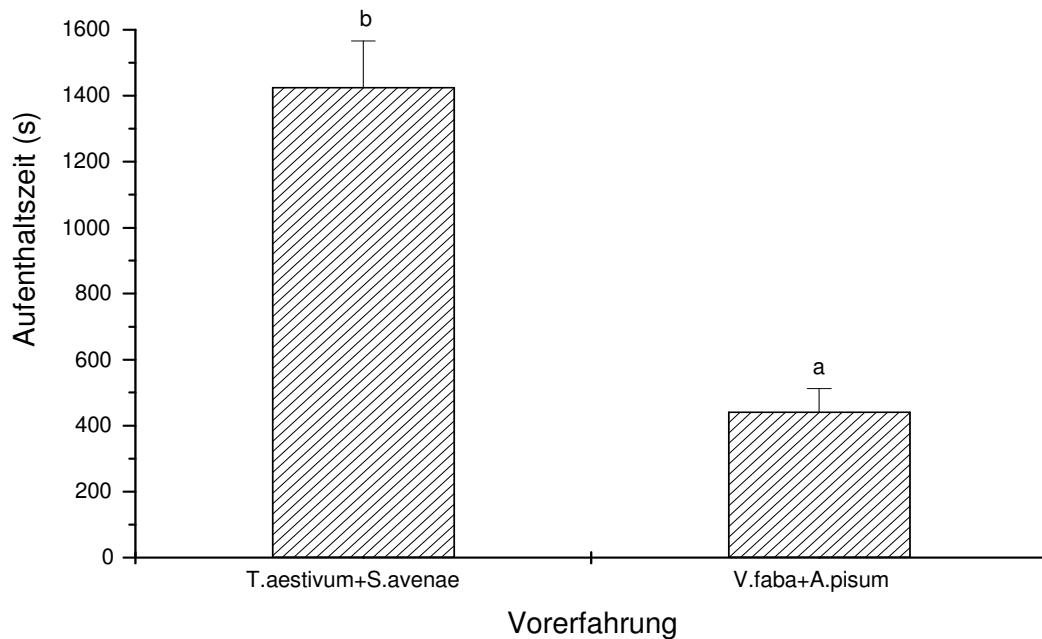


Abb. 24: Aufenthaltszeit von *A. ervi* Weibchen (Mittelwert \pm Standardfehler) in Versuchsfeldern des Systems *Triticum aestivum* und *Sitobion avenae* in Abhängigkeit von der Vorerfahrung. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

T. aestivum + *Sitobion avenae*: Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*
V. faba + *A. pisum*: Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrthosiphon pisum*

Im Gegensatz zu der Vorerfahrung hatte die Wirtsdichte in diesem Kontext keinen relevanten Einfluss auf die Gesamtaufenthaltszeit der Parasitoidenweibchen (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 4,14$; $fg = 2$; $p = 0,12603$. Abb. 25).

Innerhalb der Versuchsarena erwies sich die durchschnittliche Besuchsdauer auf sukzessiv angesteuerten Einzelpflanzen gleichfalls unabhängig von der Wirtsdichte (Einfaktorielle ANOVA: $F = 0,26$; $fg = 2$; $p = 0,77521$). In Abhängigkeit von der Vorerfahrung besuchte *A. ervi* die Einzelpflanzen in einem unbekanntem System etwas kürzer als in einer bekannten Umgebung (MWU-Test: $U = 173,5$; $n = 30$; $p = 0,00569$. Abb. 26). Die einzelnen Pflanzen wurden demnach bei systemfremder Vorerfahrung weniger zeitintensiv abgesucht.

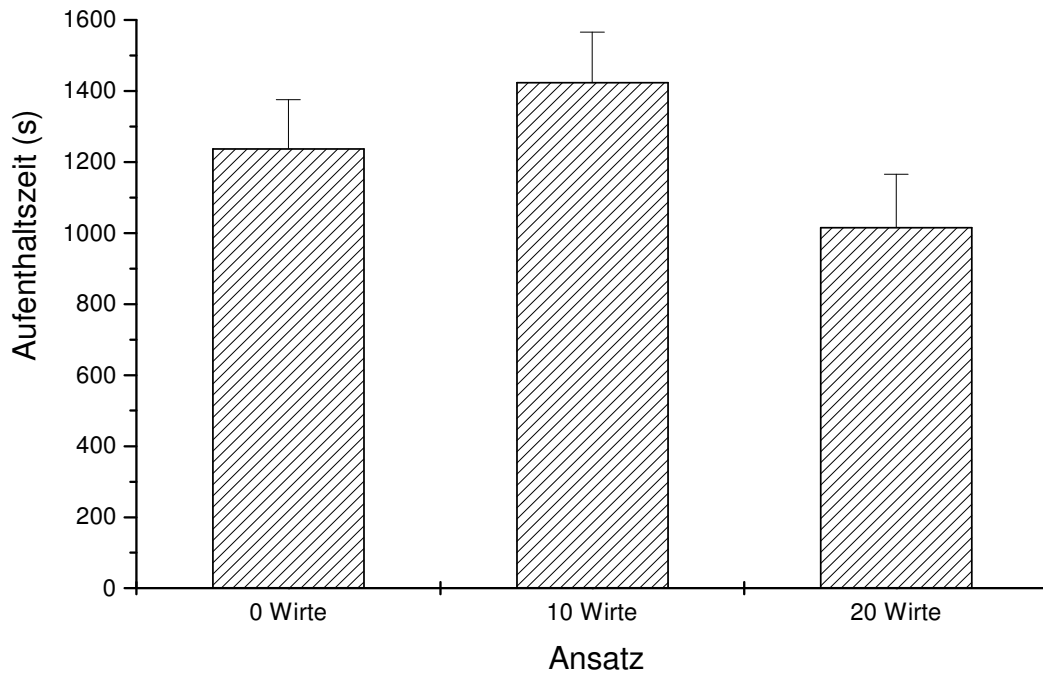


Abb. 25: Einfluss der Wirtsdichte (*Sitobion avenae*) auf die Aufenthaltszeit von *A. ervi* Weibchen (Mittelwert \pm Standardfehler) in Beständen aus *Triticum aestivum* bei dem Versuchssystem entsprechender Vorerfahrung.

0 Wirte: keine Wirte anwesend

10 Wirte: Wirtsdichteklasse mit einer Koloniegröße von etwa 10 Blattläusen

20 Wirte: Wirtsdichteklasse mit einer Koloniegröße von etwa 20 Blattläusen

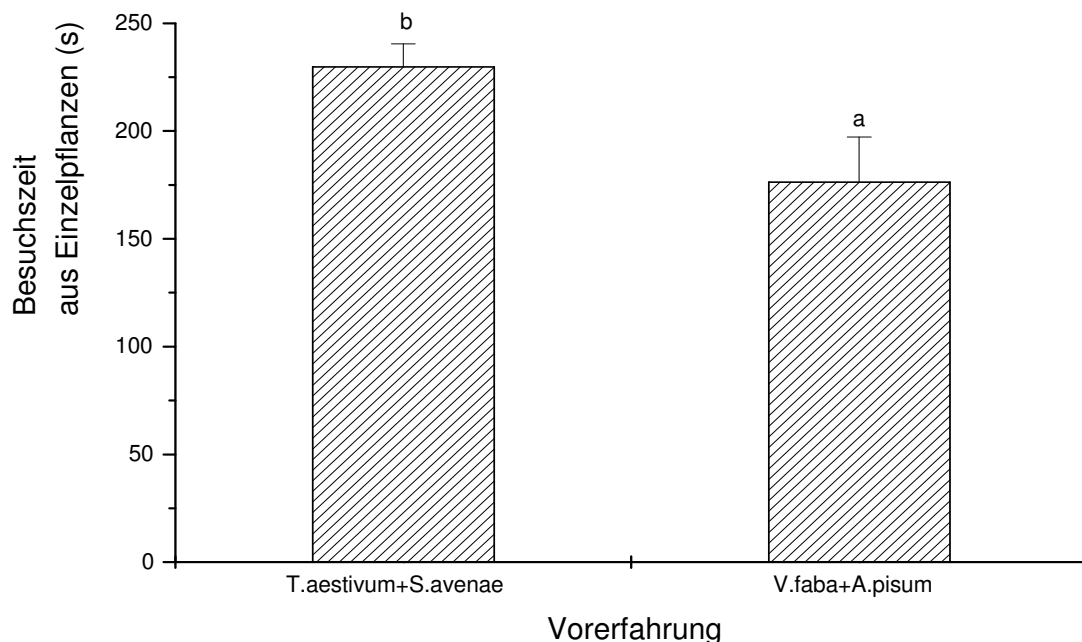


Abb. 26: Besuchszeiten von *A. ervi* Weibchen auf Einzelpflanzen (Mittelwert \pm Standardfehler) in Versuchsfeldern des Systems *Triticum aestivum* und *Sitobion avenae* in Abhängigkeit von der Vorerfahrung. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

T. aestivum + *Sitobion avenae*: Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*

V. faba + *A. pisum*: Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrtosiphon pisum*

Gleichsam erwies sich die Anzahl insgesamt besuchter Pflanzen bei Konfrontation mit der unbekanntem Pflanze-Wirt-Konstellation signifikant reduziert (MWU-Test: $U = 119,5$; $n = 30$; $p < 0,001$. Abb. 27). Bei Verlassen des Versuchsareals hatten die Parasitoidenweibchen mit systemfremder Erfahrung dadurch quantitativ weniger Pflanzen nach Wirten abgesucht.

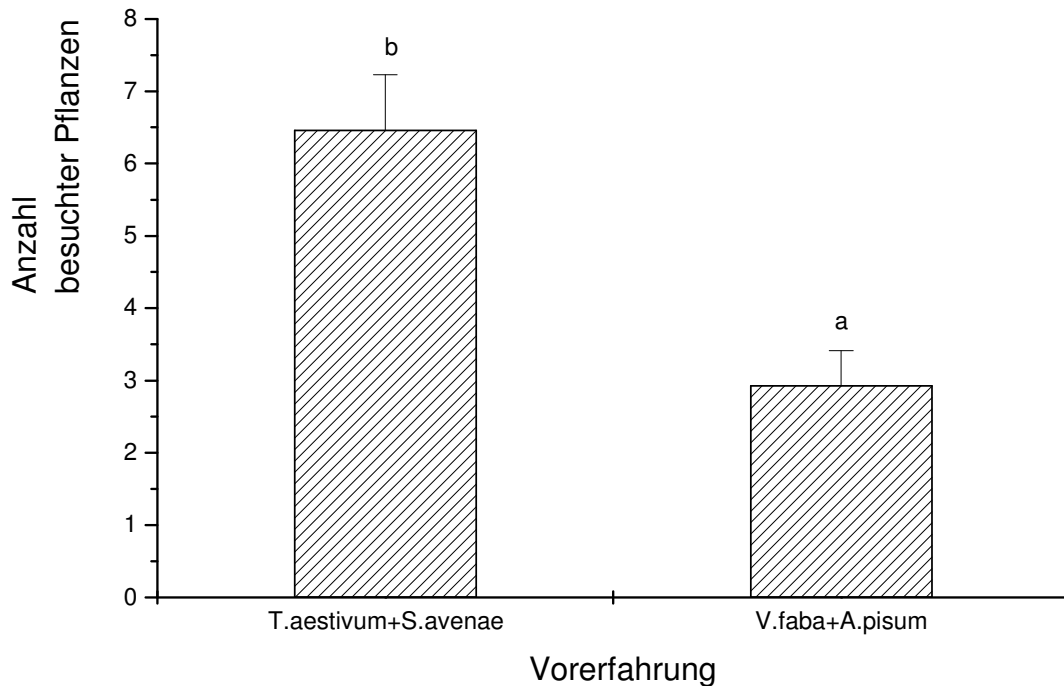


Abb. 27: Quantitative Erschließung des Weizenbestandes durch die *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Vorerfahrung. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

T. aestivum + *Sitobion avenae*: Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*
V. faba + *A. pisum*: Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrtosiphon pisum*

Weiterhin zeigte sich die Anzahl an besuchten Pflanzen beeinflusst, indem in Abwesenheit von Wirten signifikant mehr Pflanzen frequentiert wurden (Einfaktorielle ANOVA: $F = 6,95$; $fg = 2$; $p = 0,00241$). Zwischen den beiden Wirtsdichteklassen mit Wirtsverfügbarkeit resultierte diesbezüglich kein entscheidender Unterschied.

4.5.2 Sucherfolg

Bei qualitativer Differenzierung zwischen Pflanzen ohne beziehungsweise mit Wirten zeigte sich ein relativ geringer Erfolg, abgesehen von der Freilassungspflanze weitere wirtsbesetzte Pflanzen aufzusuchen. Auf dieser Ebene ist das Lokalisieren der Blattlauskolonie selbst noch nicht entscheidend. Die Art der Vorerfahrung spielte in dieser Hinsicht bei *A. ervi* Weibchen

in reinen Weizenbeständen keine Rolle. In beiden Fällen der Vorerfahrung vermochten jeweils nur 6,7% der Tiere eine weitere blattlaustragende Pflanze zu lokalisieren (Tab. 17). Der Einfluss der Wirtsdichte bewirkte eine Steigerung dieser Fähigkeit mit wachsender Koloniegröße. Mit zweifacher Anzahl an Blattläusen pro Kolonie verdoppelte sich mit 13,3% auch der Anteil an Weibchen, welche mindestens eine weitere befallene Pflanze finden konnten (Tab. 17).

Tab. 17: Prozentsatz der *A. ervi* Weibchen, die außer der Freilassungspflanze eine weitere Pflanze mit Wirten besucht haben, unabhängig vom Lokalisieren der Blattlauskolonie.

WD: 10 → Wirtsdichteklasse mit einer Koloniegröße von etwa 10 Blattläusen

WD: 20 → Wirtsdichteklasse mit einer Koloniegröße von etwa 20 Blattläusen

VE: *T.a* + *S.a* → Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*

VE: *V.f* + *A.p* → Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrtosiphon pisum*

Ansatz	n	Prozentsatz der Weibchen, die weitere Pflanze mit Wirten besucht haben
WD:10, VE: <i>T.a</i> + <i>S.a</i>	15	6,67%
WD:20, VE: <i>T.a</i> + <i>S.a</i>	15	13,3%
WD: 10; VE: <i>V.f</i> + <i>A.p</i>	15	6,67%

Der tatsächliche Sucherfolg der Parasitoiden ist erst durch einen nächsten Schritt im Fouragierverhalten gewährleistet. Nach Aufsuchen einer Pflanze mit Wirten, muss die darauf befindliche Wirtskolonie lokalisiert werden. Der generelle Sucherfolg blieb mit 40% der Weibchen bei der Simulationsbedingung von etwa 10 Blattläusen pro Kolonie und 26,7% bei höherer Dichteklasse wiederum unabhängig von der Wirtsdichte (MWU-Test: $U = 127,5$; $n = 30$; $p = 0,22315$. Tab. 18).

Tab. 18: Der Anteil an *A. ervi* Weibchen mit generellem Sucherfolg und mit weiteren lokalisierten Wirtskolonien in Abhängigkeit von der Wirtsdichte und von der Vorerfahrung. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

WD: 10 → Wirtsdichteklasse mit einer Koloniegröße von etwa 10 Blattläusen

WD: 20 → Wirtsdichteklasse mit einer Koloniegröße von etwa 20 Blattläusen

VE: *T.a* + *S.a* → Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*

VE: *V.f* + *A.p* → Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrtosiphon pisum*

Ansatz	n	Prozentsatz der Weibchen mit generellem Sucherfolg	Prozentsatz der Weibchen mit 2 lokalisierten Kolonien
WD:10, VE: <i>T.a</i> + <i>S.a</i>	15	40% ^b	6,67%
WD:20, VE: <i>T.a</i> + <i>S.a</i>	15	26,6% ^b	6,67%
WD: 10; VE: <i>V.f</i> + <i>A.p</i>	15	6,67% ^a	0%

Im Gegensatz dazu hatten *A. ervi* Weibchen mit systemfremder Vorerfahrung eine vergleichsweise deutlich geringere Sucherfolgsquote (MWU-Test: $U = 18,0$; $n = 30$; $p = 0,01691$. Tab. 18). Unter dieser Vorbedingung erfolgte die Lokalisation von Wirten ausschließlich auf der Freilassungspflanze, keine weitere Kolonie konnte erschlossen werden. Auch bei systemeigener Vorerfahrung der Parasitoiden resultierte für die weitere Erschließung von Wirtskolonien, jeweils mit 6,7% aller Weibchen, lediglich ein geringer Erfolg, unabhängig von der Wirtsdichte im Bestand. In jedem Fall wurde höchstens eine zweite und nicht mehr Kolonien entdeckt.

4.5.3 Parasitierungserfolg

Trotz insgesamt sehr geringem Parasitierungserfolg konnte in Abhängigkeit von der Vorerfahrung ein statistisch relevanter Unterschied sowohl für die Anzahl erfolgter Attacken als auch für die Eiablagerrate verzeichnet werden. Angesichts unbekannter Pflanze-Wirt-Konstellationen starteten die *A. ervi* Weibchen quantitativ weniger Attacken (MWU-Test: $U = 149,0$; $n = 30$; $p = 0,02047$. Abb. 28) und entsprechend war der Eiablageerfolg vermindert (MWU-Test: $U = 151,0$; $n = 30$; $p = 0,01526$. Abb. 28).

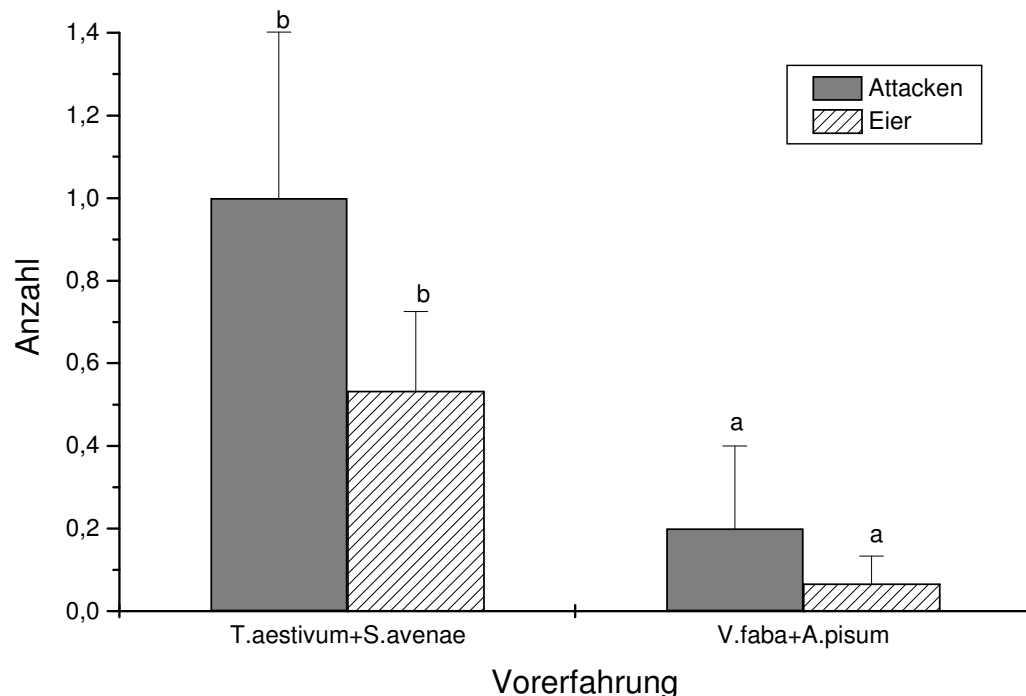


Abb. 28: Anzahl vorgenommener Attacken und resultierende erfolgreiche Eiablagen in Weizenbeständen durch die *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit von der Vorerfahrung. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Kategorien "Attacken"/ "Eier" nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-Test).

T. aestivum + *Sitobion avenae*: Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*
V. faba + *A. pisum*: Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrtosiphon pisum*

Ein Einfluss der Wirtsdichte ergab sich in diesem Zusammenhang weder hinsichtlich des Ovipositionsverhaltens (MWU-Test: $U = 120,5$; $n = 30$; $p = 0,34595$) noch des Parasitierungserfolges der Testweibchen (MWU-Test: $U = 120,5$; $n = 30$; $p = 0,34567$). Die durchschnittlichen Anzahlen an Attacken beziehungsweise Eiablagen unter der Bedingung von generellem Sucherfolg, in Abhängigkeit von einerseits Vorerfahrung und Wirtsdichte zum anderen, sind Tab. 19 zu entnehmen.

Tab. 19: Anzahl an Attacken beziehungsweise an Eiern der *A. ervi* Weibchen mit generellem Sucherfolg (Mittelwert \pm Standardfehler).

WD: 10 \rightarrow Wirtsdichteklasse mit einer KoloniegroÙe von etwa 10 Blattläusen

WD: 20 \rightarrow Wirtsdichteklasse mit einer KoloniegroÙe von etwa 20 Blattläusen

VE: *T.a* + *S.a* \rightarrow Vorerfahrung mit dem System *Triticum aestivum* + *Sitobion avenae*

VE: *V.f* + *A.p* \rightarrow Vorerfahrung mit dem System *Vicia faba* + *Acyrtosiphon pisum*

Ansatz	n	Anzahl an Attacken bei Sucherfolg	Anzahl an Eiablagen bei Sucherfolg
WD:10, VE: <i>T.a</i> + <i>S.a</i>	6	2,5 \pm 0,62	1,33 \pm 0,21
WD:20, VE: <i>T.a</i> + <i>S.a</i>	4	4,25 \pm 0,75	2,25 \pm 0,48
WD: 10; VE: <i>V.f</i> + <i>A.p</i>	1	3,0	3,0

Signifikante Differenzen resultierten jeweils nicht (Attacken: Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 2,61$; $fg = 2$; $p = 0,27057$. Eier: Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 3,37$; $fg = 2$; $p = 0,18562$). Aufgrund der verbleibenden kleinen Stichprobenzahl sind die statistischen Angaben in diesen beiden Fällen allerdings von beschränktem Aussagewert.

4.6 Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes

Die Konstellation des Fouragierraumes wirkte sich durch die unterschiedliche Verfügbarkeit von Wirts- und Nichtwirtspflanzen¹ in erheblichem Maß auf die Wirtssuche und Ressourcennutzung der untersuchten Parasitoidenarten aus.

4.6.1 Aufenthaltszeiten

Die Gesamtaufenthaltsdauer in der Versuchsarena wurde durch die Zusammensetzung des Bestandes aus unterschiedlichen Pflanzenarten beeinflusst. Sowohl im uniformen als auch im artenreichen, sich aus zwei Wirtspflanzenarten zusammensetzenden Pflanzenbestand standen den fouragierenden Schlupfwespen ausschließlich Wirtspflanzen zur Verfügung. Jeder Suchflug innerhalb des Versuchsareals führte damit immer wieder zu einer Landung auf einer potentiell Wirte beherbergenden Pflanze. Dies trifft nicht auf den artenreichen, aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzen bestehenden Bestand zu, in dem weiterhin vergleichsweise weniger Wirtspflanzen pro Fläche vorhanden waren. Diese Faktoren beeinflussen den Grad an Attraktivität, den ein bestimmter Patch auf ein Parasitoidenweibchen ausübt. Die gesamte Aufenthaltszeit der Versuchstiere in einem Pflanzenbestand definierter Art und Größe dient als ein wesentlicher Indikator für dessen Wert.

Der Vergleich der unterschiedlichen Pflanzenbestandstypen hinsichtlich der Verweildauer im Gesamtbestand ergab für alle drei untersuchten Parasitoidenarten jeweils das gleiche Muster. Es zeichnete sich eine leichte Steigerung der durchschnittlichen Aufenthaltszeit vom uniformen zum artenreichen, aus zwei Wirtspflanzen bestehenden Lebensraum ab, die jedoch statistisch nicht signifikant war. Dagegen resultierten aus der Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen kürzere Verweildauern, wobei dieser Effekt lediglich bei *A. ervi* signifikant (*A. ervi*. Einfaktorielle ANOVA: $F = 5,83$; $fg = 2$; $p = 0,00566$), bei den beiden anderen Arten nur tendenziell ausfiel (*A. tanacetarius*. MWU-Test: $U = 270,0$; $n = 40$; $p = 0,0583$. *A. absinthii*. Einfaktorielle ANOVA: $F = 1,60$; $fg = 2$; $p = 0,2109$. (Abb. 29).

¹ Ob es sich um Wirts- oder Nichtwirtsarten handelt, bezieht sich jeweils auf die betrachtete Parasitoidenart. Dies hat für die Blattläuse wie für die Pflanzen Gültigkeit.

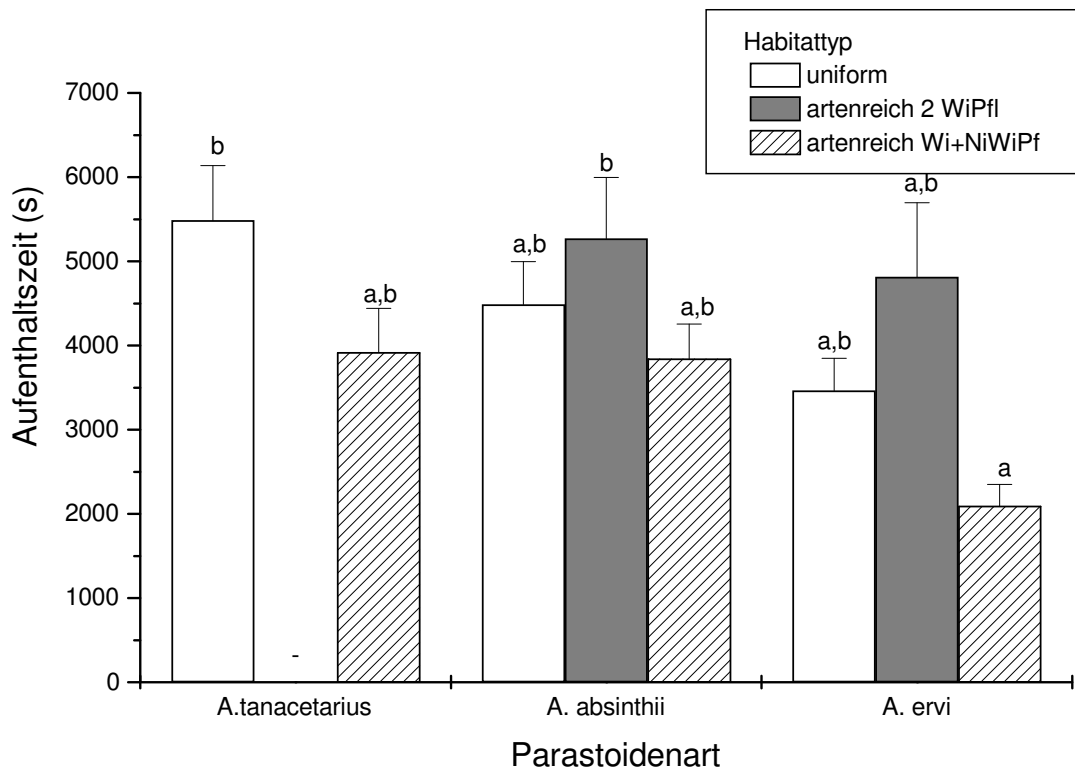


Abb. 29: Interspezifischer Vergleich bezüglich der Aufenthaltszeit im Pflanzenbestand in Abhängigkeit von der Habitatstruktur (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich sowohl zwischen den Ansätzen als auch zwischen den Arten nicht mit $p < 0.05$ (ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Habitattypen: uniform = Lebensraum aus einer Wirtspflanzenart

artenreich 2WiPfl = Lebensraum aus zwei Wirtspflanzenarten

artenreich Wi+NiWiPfl = Lebensraum aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzenarten

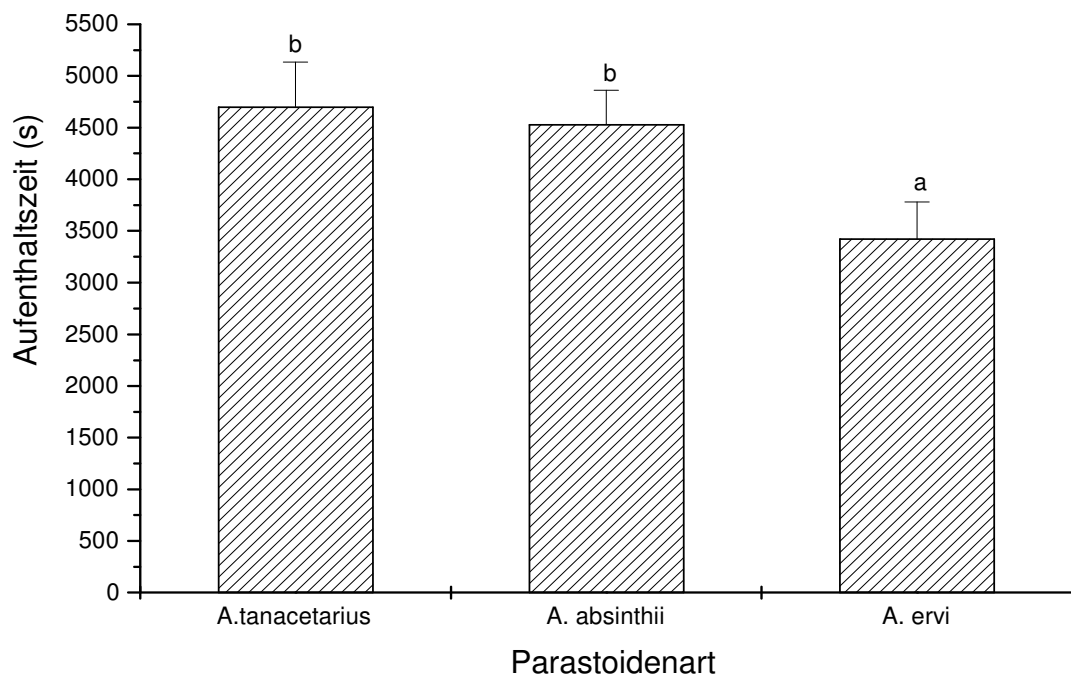


Abb. 30: Interspezifischer Vergleich bezüglich der Aufenthaltszeit im Pflanzenbestand zwischen den untersuchten Parasitoidenarten *A. tanacetarius*, *A. absinthii* und *A. ervi* (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis- ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren).

Als entscheidende interspezifische Differenz kristallisierte sich heraus, dass mit zunehmend eingeschränktem Wirtskreis der Parasitoiden gesteigerte Aufenthaltszeiten einhergehen. Die beiden spezialisierten Arten hoben sich mit einer Zeit von durchschnittlich 4702 ± 431 Sekunden (*A. tanacetarius*) beziehungsweise 4533 ± 329 Sekunden (*A. absinthii*) signifikant von dem Generalisten *A. ervi* (3426 ± 356 Sekunden) ab (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 9,28$; $fg = 2$; $p = 0,00964$. Abb. 30). Bezüglich dieses Parameters besteht demnach eine allgemeine Differenz zwischen dem untersuchten Generalisten und den Spezialisten.

Ebenfalls spiegelt die Aufenthalts- und Suchzeit auf Einzelpflanzen in Abhängigkeit von der Bestandszusammensetzung Unterschiede zwischen verschiedenen Fouragierstrategien wider. Für die durchschnittlichen Besuchsdauern auf Einzelpflanzen eines Bestandes zeichnete sich das gleiche Muster wie für die Gesamtzeiten ab. Allerdings resultierten diesbezüglich keine intraspezifischen Unterschiede aufgrund der Pflanzensammensetzung (*A. tanacetarius*. MWU-Test: $U = 260,5$; $n = 40$; $p = 0,05085$. *A. absinthii*. Einfaktorielle ANOVA: $F = 2,68$; $fg = 2$; $p = 0,07753$. *A. ervi*. Einfaktorielle ANOVA: $F = 1,89$; $fg = 2$; $p = 0,16395$. Abb. 31).

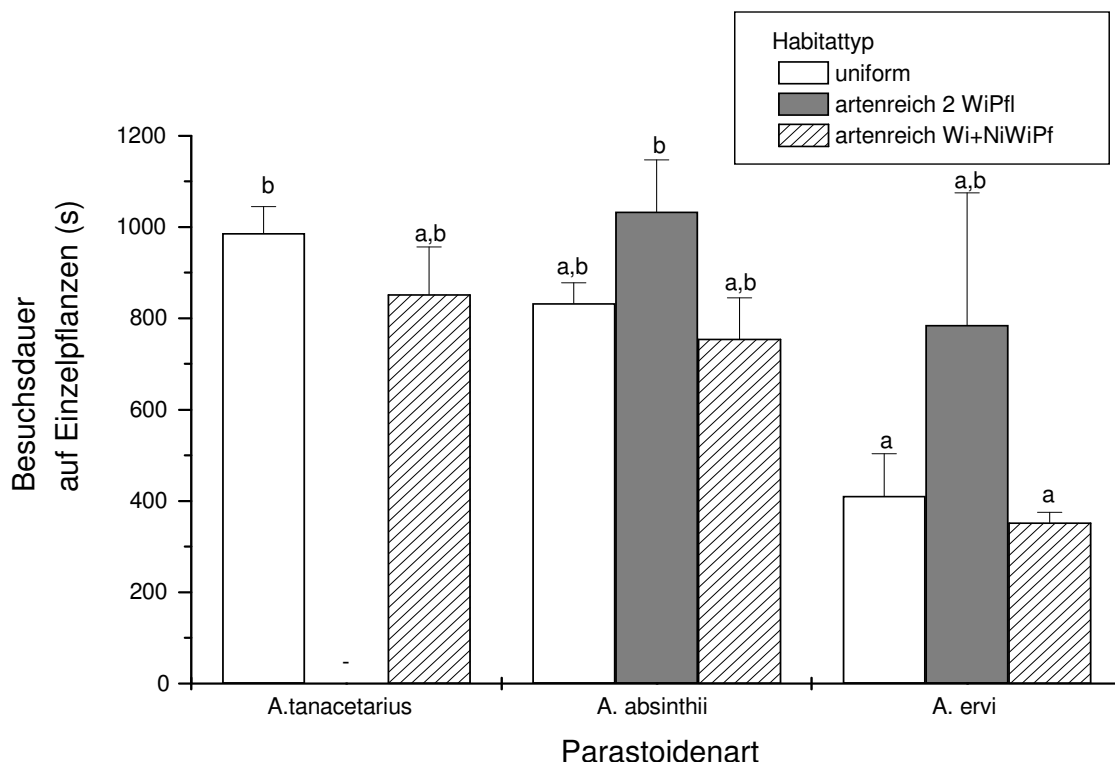


Abb. 31: Interspezifischer Vergleich bezüglich der durchschnittlichen Aufenthaltszeit im Pflanzenbestand in Abhängigkeit von der Habitatstruktur (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0,05$ (ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Habitattypen: uniform = Lebensraum aus einer Wirtspflanzenart

artenreich 2WiPfl = Lebensraum aus zwei Wirtspflanzenarten

artenreich Wi+NiWiPfl = Lebensraum aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzenarten

Ebenso analog verweilten die beiden spezialisierten Parasitoidenarten insgesamt signifikant länger auf Einzelpflanzen des Bestandes als die polyphage Art *A. ervi* (Einfaktorielle ANOVA: $F = 9,24$; $fg = 2$; $p = 0,000167$).

Die qualitativen Analysen bezüglich des Aufenthalts auf Wirtspflanzen beziehungsweise Nichtwirtspflanzen erfolgen in Abschnitt 4.6.2 dieses Kapitels. Zu diesem Zweck wurden Differenzen im Verhalten der Parasitoidenweibchen zum einen gegenüber Wirtspflanzen und Nichtwirtspflanzen, zum anderen gegenüber befallenen und unbefallenen Wirtspflanzen betrachtet.

4.6.2 Erschließung des Bestandes

Je nach Zusammensetzung des Pflanzenbestandes aus den verschiedenen Pflanzenarten erfolgte dessen Erschließung durch die einzelnen Parasitoidenarten auf unterschiedliche Art und Weise. Das manifestierte sich in der Anzahl an besuchten Pflanzen und dem Verhältnis der Landungen auf Wirts- beziehungsweise Nichtwirtspflanzen sowie in der zeitlichen und räumlichen Abfolge von Suchflügen zwischen einzelnen Pflanzen des Versuchsfeldes.

A. tanacetarius und *A. absinthii* besuchten einheitlich vergleichsweise wenige Pflanzen, unabhängig von der Konstellation des Pflanzenbestandes (*A. tanacetarius*. MWU-Test: $U = 231,0$; $n = 40$; $p = 0,19815$. *A. absinthii*. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 0,032$; $fg = 2$; $p = 0,98436$. Abb. 32). Die insgesamt wesentlich höhere Anzahl besuchter Pflanzen (Einfaktorielle ANOVA (Anzahl Pflanzen nach Parasitoidenart): $F = 15,93$; $fg = 2$; $p < 0,0001$) wird demgegenüber bei der polyphagen Art *A. ervi* durch den Einfluss der Pflanzenzusammenstellung stark aufgegliedert (*A. ervi*. Einfaktorielle ANOVA: $F = 4,11$; $fg = 2$; $p = 0,02313$. Abb. 32).

In Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen frequentierte *A. ervi* generell nur unbedeutend mehr Pflanzen als die anderen Spezies, jedoch erheblich mehr in Beständen aus Wirtspflanzen, wobei im uniformen Areal die höchsten Werte erreicht wurden (Abb. 32 und Tab. 20).

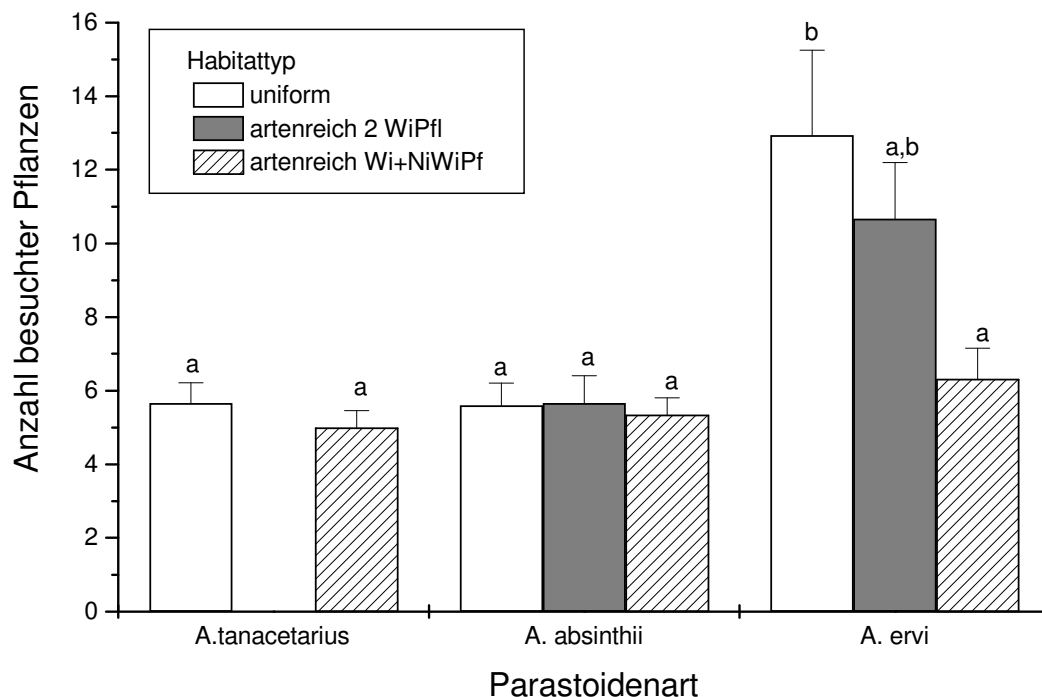


Abb. 32: Quantitative Erschließung des Pflanzenbestandes der verschiedenen Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Habitatstruktur (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Habitattypen: uniform = Lebensraum aus einer Wirtspflanzenart
 artenreich 2WiPfl = Lebensraum aus zwei Wirtspflanzenarten
 artenreich Wi+NiWiPfl = Lebensraum aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzenarten

Tab. 20: Interspezifischer Vergleich für die Anzahl durchschnittlich besuchter Pflanzen des Versuchsbestandes pro Testweibchen (Mittelwert \pm Standardfehler). Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Einfaktorielle ANOVA, $p < 0,05$).

Parasitoidenart	n	Anzahl besuchter Pflanzen
<i>Aphidius tanacetarius</i>	40	5,3 \pm 0,37 ^a
<i>Aphidius absinthii</i>	60	5,5 \pm 0,35 ^a
<i>Aphidius ervi</i>	47	10,0 \pm 1,03 ^b

Innerhalb der folgenden qualitativen Analyse des Einflusses der Bestandszusammensetzung aus verschiedenen Pflanzenarten wird nicht nur zwischen wirtsbesetzten und unbefallenen Pflanzen unterschieden, sondern insbesondere der Vergleich von Wirts- beziehungsweise

Nichtwirtspflanzen angestrebt. In dieser Hinsicht standen interspezifische Differenzen im Verhalten bei Konfrontation mit Nichtwirtspflanzen im Vordergrund. Für diese Analyse wurde deshalb ausschließlich der dritte Pflanzenbestandtypus aus sowohl Wirts- als auch Nichtwirtspflanzen herangezogen.

Abb. 33 präsentiert die anteilige Einordnung der Gesamtaufenthaltszeit im Versuchsfeld in die drei Kategorien "Wirtspflanzen ohne Wirte", "Wirtspflanzen mit Wirten" und "Nichtwirtspflanzen". Generell wurde von allen untersuchten Parasitoidenarten sehr wenig Zeit auf Nichtwirtspflanzen verbracht (Einfaktorielle ANOVA: $F = 19,70$; $fg = 8$; $p < 0,00001$). Eine Abstufung dessen erfolgte wiederum gemäß der Bandbreite des Wirtsspektrums, indem die Aufenthaltszeit auf Nichtwirtspflanzen mit dem Grad an Spezialisierung abnahm. Die polyphage Art *A. ervi* verbrachte insgesamt signifikant mehr Zeit auf Nichtwirtspflanzen als die beiden Arten mit kleinem Wirtskreis (Einfaktorielle ANOVA: $F = 6,38$; $fg = 2$; $p = 0,00329$). Die zugehörigen Absolutwerte für die einzelnen Parasitoidenarten sind in Tab. 21 zusammengestellt.

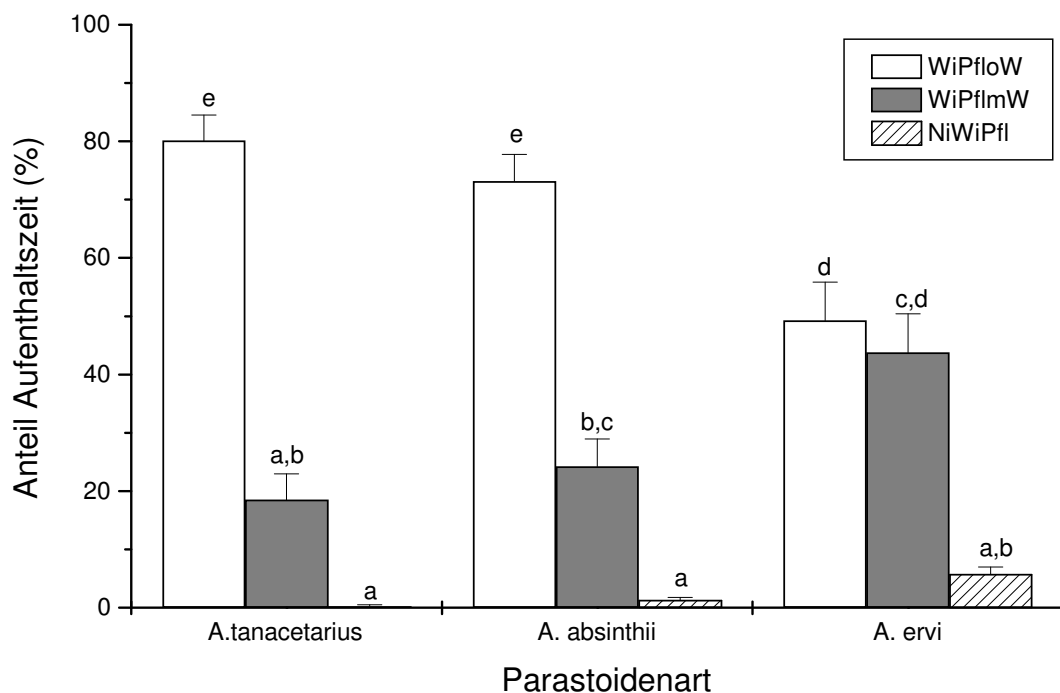


Abb. 33: Prozentuale Anteile der Gesamtaufenthaltszeit im Versuchsfeld auf Wirtspflanzen ohne Wirte (WiPfloW), Wirtspflanzen mit Wirten (WiPflmW) und Nichtwirtspflanzen (NiWiPfl) bezüglich der untersuchten Parasitoidenarten. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0.05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Tab. 21: Werte (Mittelwert \pm Standardfehler) und prozentuale Anteile der Gesamtaufenthaltszeit der verschiedenen Pflanzenkategorien, jeweils innerhalb der untersuchten Parasitoidenarten in den unterschiedlichen Pflanzenbestandstypen.

Parasitoidenart	Pflanzenbestandstyp	n	Zeit auf Wirtspflanzen ohne Wirte (s)	Anteile Zeit auf Wirtspflanzen ohne Wirte (%)	Zeit auf Wirtspflanzen mit Wirten (s)	Anteile Zeit auf Wirtspflanzen mit Wirten (%)	Zeit auf Nichtwirtspflanzen (s)	Anteile Zeit auf Nichtwirtspflanzen (%)
<i>Aphidius tanacetarius</i>	uniform (1 Wirtspflanze)	20	4190 \pm 607	73,7 \pm 3,9%	1292 \pm 164	26,3 \pm 3,9%	--	--
	Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	20	2927 \pm 320	80,7 \pm 4,4%	970 \pm 420	18,9 \pm 4,4%	24 \pm 19	0,4 \pm 0,2%
<i>Aphidius absinthii</i>	uniform (1 Wirtspflanze)	20	3277 \pm 452	69,7 \pm 4,7%	1210 \pm 181	30,3 \pm 4,7%	--	--
	2-Wirtspflanzen-Bestand	20	3909 \pm 610	68,6 \pm 6,5%	1361 \pm 262	31,4 \pm 6,5%	--	--
	Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	20	2787 \pm 344	73,7 \pm 4,6%	1008 \pm 252	24,7 \pm 4,7%	50 \pm 18	1,6 \pm 0,5%
<i>Aphidius ervi</i>	uniform (1 Wirtspflanze)	16	2715 \pm 348	78,3 \pm 5,8%	646 \pm 118	21,7 \pm 5,8%	--	--
	2-Wirtspflanzen-Bestand	15	2709 \pm 805	54,0 \pm 7,5%	1973 \pm 462	46,0 \pm 7,5%	--	--
	Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	16	1093 \pm 157	49,6 \pm 6,6%	832 \pm 144	44,3 \pm 6,6%	154 \pm 42	6,1 \pm 1,2%

Dieses Muster ergab sich aus der Kombination zweier Hauptphänomene. Zum einen flog *A. ervi* auch Nichtwirtspflanzen zu einem relativ hohen Anteil an, während solche von den spezialisierteren Arten weitgehend von vorneherein gemieden wurden, am extremsten von den monophagen *A. tanacetarius* Weibchen (Einfaktorielle ANOVA (Anzahl besuchter Nichtwirtspflanzen gruppiert nach Parasitoidenart): $F = 17,23$; $fg = 2$; $p < 0,00001$. Abb. 34 und Abb. 33). Allerdings verbrachten *A. ervi*-Weibchen auf Nichtwirtspflanzen im Durchschnitt erheblich weniger Suchzeit als auf Wirtspflanzen. Auf diese Weise minimierte sich die verlorene Lebenszeit in ungeeignetem Terrain auch bei dem Generalisten. Diese Strategie wird anhand der durchschnittlichen Besuchsdauern von Einzelpflanzen in Abb. 35 ersichtlich. Außerdem zeigt sich, dass die Fähigkeit, Nichtwirtspflanzen gegebenenfalls möglichst frühzeitig wieder zugunsten von Wirtspflanzen zu verlassen, nicht auf die polyphage Art beschränkt war. Diese traf ebenfalls auf die untersuchten Spezialisten zu. Im Falle des aufgrund des Meideverhaltens ohnehin seltenen Ereignisses, sich auf einer Nichtwirtspflanze zu befinden, konnten alle untersuchten Arten zusätzlich die Besuchszeit dort gleichermaßen sehr kurz halten (Besuchsdauer auf Nichtwirtspflanzen, gruppiert nach Parasitoidenart: Einfaktorielle ANOVA: $F = 1,43$; $fg = 2$; $p = 0,2478$. Abb. 35 und Tab. 22).

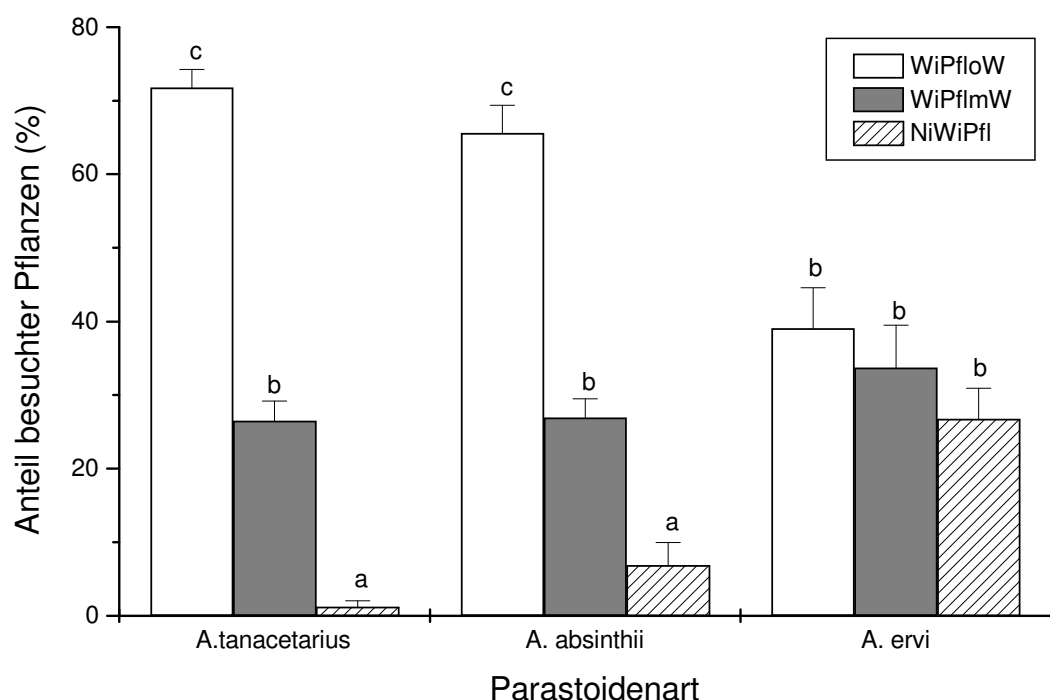


Abb. 34: Anteilige Besuchsfrequenzen auf unbefallenen Wirtspflanzen (WiPflW) und auf wirtsbesetzten Wirtspflanzen (WiPflmW) sowie auf Nichtwirtspflanzen (NiWiPfl) der drei Parasitoidenarten *A. tanacetarius*, *A. absinthii* und *A. ervi*. Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

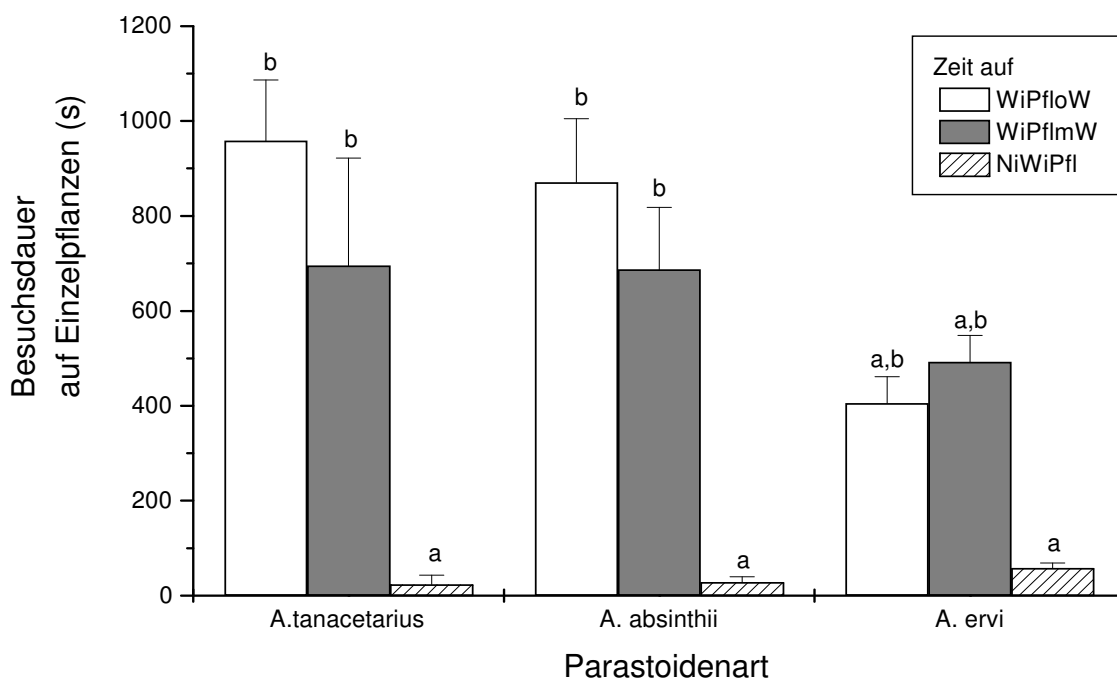


Abb. 35: Durchschnittliche Besuchsdauern auf unbefallenen Wirtspflanzen (WiPfloW) und auf wirtsbesetzten Wirtspflanzen (WiPflmW) sowie auf Nichtwirtspflanzen (NiWiPfl) der drei Parasitoidenarten *A. tanacetarius*, *A. absinthii* und *A. ervi* (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0.05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Die Verteilung von Landungen auf Wirts- beziehungsweise Nichtwirtspflanzen und von Pflanzen ohne beziehungsweise mit Wirten ist in Tab. 22 und Tab. 23 bezüglich aller Pflanzenbestandstypen dargestellt.

Tab. 22: Qualitative Anteile (in %) der von *A. tanacetarius*, *A. absinthii* und *A. ervi* besuchten Pflanzen aus Wirtspflanzen ohne beziehungsweise mit Wirten und Nichtwirtspflanzen (Mittelwert \pm 95.0% Vertrauensintervall).

	n	Wirtspflanzen ohne Wirte (%)	Wirtspflanzen mit Wirten (%)	Nichtwirtspflanzen (%)
<i>Aphidius tanacetarius</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	20	72,69 \pm 4,99	27,32 \pm 4,99	--
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	20	72,05 \pm 5,20	26,74 \pm 5,64	1,21 \pm 1,78
<i>Aphidius absinthii</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	20	75,19 \pm 5,96	24,81 \pm 5,96	--
2-Wirtspflanzen-Bestand	20	70,33 \pm 9,62	29,67 \pm 9,62	--
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	20	65,93 \pm 7,92	27,17 \pm 5,47	6,90 \pm 6,54
<i>Aphidius ervi</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	16	80,76 \pm 12,16	19,24 \pm 12,16	--
2-Wirtspflanzen-Bestand	15	76,86 \pm 13,26	23,14 \pm 13,26	--
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	16	39,24 \pm 11,77	33,84 \pm 12,36	26,92 \pm 8,99

Tab. 23: Quantitative Anteile der von *A. tanacetarius*, *A. absinthii* und *A. ervi* besuchten Pflanzen aus Wirtspflanzen ohne beziehungsweise mit Wirten und Nichtwirtspflanzen (Mittelwert \pm Standardfehler).

	n	Anzahl an Wirtspflanzen ohne Wirte	Anzahl an Wirtspflanzen mit Wirten	Anzahl an Nichtwirtspflanzen
<i>Aphidius tanacetarius</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	20	4,3 \pm 0,51	1,4 \pm 0,11	--
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	20	3,8 \pm 0,42	1,2 \pm 0,08	0,1 \pm 0,06
<i>Aphidius absinthii</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	20	4,5 \pm 0,55	1,2 \pm 0,11	--
2-Wirtspflanzen-Bestand	20	4,4 \pm 0,66	1,3 \pm 0,12	--
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	20	3,7 \pm 0,39	1,4 \pm 0,13	0,4 \pm 0,15
<i>Aphidius ervi</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	16	11,4 \pm 2,48	1,5 \pm 0,22	--
2-Wirtspflanzen-Bestand	15	9,1 \pm 1,47	1,5 \pm 0,17	--
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	16	2,7 \pm 0,50	1,6 \pm 0,16	2,0 \pm 0,44

4.6.3 Ressourcennutzung: Such- und Parasitierungserfolg

Eine unterschiedliche Verfügbarkeit an Wirts- und Nichtwirtspflanzen wirkte sich in entscheidender Weise auf den Such- und Eiablageerfolg von Parasitoidenweibchen aus. In Abhängigkeit von der Pflanzenzusammensetzung und der Wirtsspezialisierung ergaben sich erhebliche Unterschiede zwischen den Parasitoidenarten, insbesondere zwischen dem Generalisten und den Spezialisten.

Wie erfolgreich das Fouragierverhalten eines Blattlausparasitoidenweibchens ist, manifestiert sich zunächst in dem Ausmaß, in welchem Wirtskolonien aufgefunden werden und letztendlich in der Anzahl parasitierter Wirte.

Der generelle Sucherfolg, definiert als Lokalisation mindestens einer Blattlaus (kolonie) durch das Parasitoidenweibchen, zeigte sich nur geringfügig durch die Art des Pflanzenbestandes beeinflusst. Vielmehr resultierten für diesen Faktor bedeutende Unterschiede im interspezifischen Vergleich der untersuchten Schlupfwespen. Die monophage Art *A. tanacetarius* erreichte mit 15% Sucherfolg im uniformen Pflanzenbestand und 10% bei Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen eine geringe Erfolgsquote, unabhängig von der Pflanzenzusammensetzung des Versuchsareals (MWU-Test: $U = 210,0$; $n = 40$; $p = 0,31843$. Tab. 24). Insbesondere angesichts der methodischen Vorgabe, bei Versuchsstart stets auf eine Pflanze mit Wirten entlassen zu werden, war der Sucherfolg äußerst niedrig. Kaum höhere Werte erzielte *A. absinthii* mit 15-20% je nach Lebensraumtyp, ebenfalls

unbeeinflusst von der Zusammensetzung des Pflanzenbestandes (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 0,22$; $fg = 2$; $p = 0,89631$. Tab. 24). Deutlich setzt sich die polyphage Art *A. ervi* mit einem sehr viel höheren Sucherfolg von den beiden anderen Parasitoiden ab (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 51,36$; $fg = 2$; $p < 0,00001$).

In Abhängigkeit von der Pflanzenkonstellation fiel der generelle Sucherfolg von *A. ervi* mit 100% in Beständen aus zwei Wirtspflanzenarten und mit rund 81% in uniformem Umfeld aus einer Wirtspflanzenart wesentlich höher aus als in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen, dort reduzierte sich die Erfolgsquote auf 50% (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 10,85$; $fg = 2$; $p = 0,00439$. Tab. 24).

Die meisten Fälle der Lokalisation einer Blattlauskolonie ereigneten sich auf der Freilassungspflanze. Weitere Sucherfolge der Parasitoidenweibchen waren selten.

Da die erste Pflanze eine gute Vergleichsgrundlage bietet, indem gleiche Voraussetzungen für jedes Testtier herrschten, ist in Tab. 24 ebenfalls der Sucherfolg auf der Freilassungspflanze in Abhängigkeit von der Pflanzenzusammensetzung für die drei untersuchten Parasitoidenarten dargestellt.

Tab. 24: Der Anteil der einzelnen Parasitoidenarten mit generellem Sucherfolg und mit Sucherfolg auf der ersten Pflanze in Abhängigkeit von der Pflanzenbestandszusammensetzung. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Parasitoidenarten nicht bei $p < 0,05$ (*A. tanacetarius*: Mann-Whitney U-Test. *A. absinthii* und *A. ervi*: Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren).

	n	Sucherfolg	Sucherfolg auf 1. Pflanze
<i>A. tanacetarius</i>			
uniform (1 Wirtspflanze)	20	15 ± 8,1% ^a	10 ± 6,8%
Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	20	10 ± 6,8% ^a	5 ± 4,6%
<i>A. absinthii</i>			
uniform (1 Wirtspflanze)	20	20 ± 9,1% ^a	20 ± 9,1%
2-Wirtspflanzen-Bestand	20	15 ± 8,1% ^a	10 ± 6,8%
Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	20	20 ± 9,1% ^a	20 ± 9,1%
<i>A. ervi</i>			
uniform (1 Wirtspflanze)	16	81,25 ± 10,0% ^b	81,25 ± 10,0%
2-Wirtspflanzen-Bestand	15	100% ^b	93,75 ± 6,2%
Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	16	50 ± 12,0% ^a	43,75 ± 12,8%

Unter der Voraussetzung von generellem Sucherfolg starteten die betreffenden *A. tanacetarius* Weibchen allgemein wenige Attacken, unabhängig von der Zusammensetzung des Pflanzenbestandes (MWU-Test: $U = 2,0$; $n = 5$; $p = 0,2819$. Abb. 36).

Die Ovipositionsversuche der oligophagen Art *A. absinthii* dagegen sanken mit zunehmender Diversität des Lebensraumes und fielen in gemischten Beständen aus Wirts- und Nichtwirtspflanzen am geringsten aus, wenn man alle besuchten Pflanzen mit Wirten betrachtet. Allerdings waren diese Abstufungen lediglich tendentiell ausgeprägt (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 5,93$; $fg = 2$, $p = 0,0516$). Der Generalist *A. ervi* attackierte in Beständen aus zwei Wirtspflanzen mehr Blattläuse als in uniformen aus einer Pflanzenart, jener aus Wirts- und Nichtwirtspflanzen bildete diesbezüglich eine Zwischenstellung (*A. ervi*. Einfaktorielle ANOVA: $F = 5,65$; $fg = 2$; $p = 0,00776$).

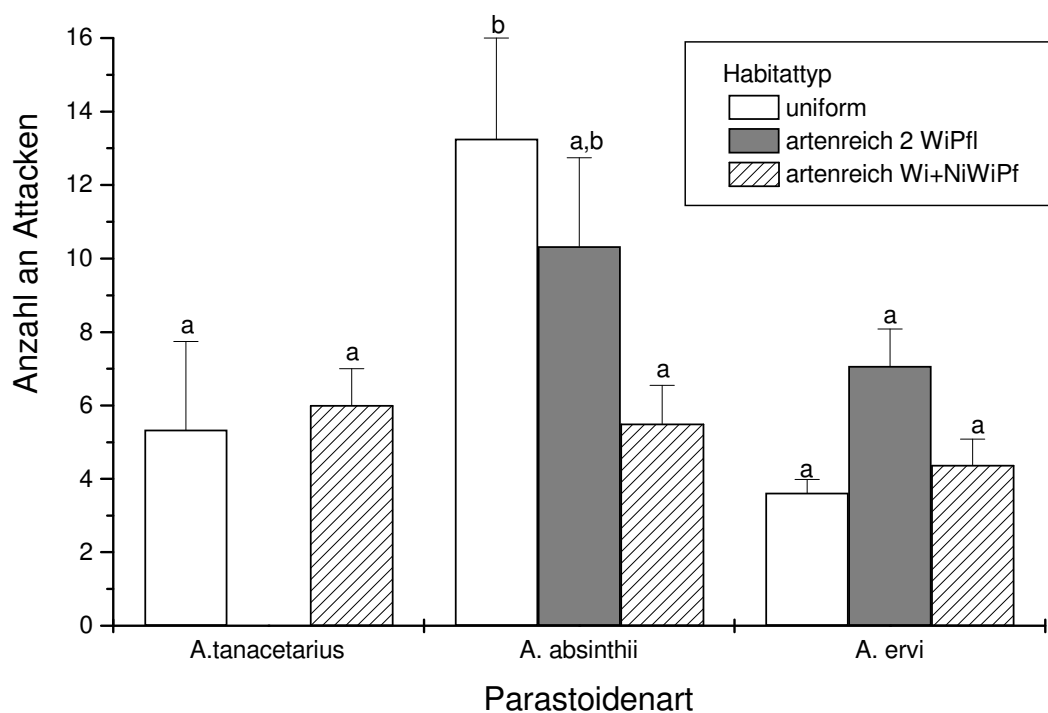


Abb. 36: Interspezifischer Vergleich für die Anzahl an Attacken bei den Parasitoidenweibchen mit generellem Sucherfolg in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0,05$ (*A. tanacetarius*: MWU-Test. *A. absinthii*: Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren. *A. ervi*: Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Habitattypen: uniform = Lebensraum aus einer Wirtspflanzenart
 artenreich 2WiPfl = Lebensraum aus zwei Wirtspflanzenarten
 artenreich Wi+NiWiPfl = Lebensraum aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzenarten

Aufgrund des relativ konsistenten Verhältnisses der Attacken, die in erfolgreiche Eiablagen mündeten, bei allen Parasitoidenarten (Tab. 25), ergab sich für den Parasitierungserfolg in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes und der Parasitoidenart das gleiche Muster wie für vorgenommene Ovipositionsversuche (Kruskal-Wallis-ANOVA:

H = 22,61; fg = 7; p = 0,00199. Abb. 37). Bei Sucherfolg werden von *A. tanacetarius* durchschnittlich $2,4 \pm 0,8$ Eier gelegt, unabhängig von der Art des Pflanzenbestandes. Von *A. absinthii* Weibchen wurden $4,6 \pm 0,7$ erfolgreiche Eiablagen vorgenommen, während *A. ervi* mit $1,7 \pm 0,2$ die geringste Anzahl an Eiern pro lokalisierter Kolonie legte (Tab. 25).

Tab. 25: Anzahl an Attacken und an erfolgreichen Eiablagen der Parasitoidenweibchen mit generellem Sucherfolg in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes (Mittelwert \pm Standardfehler) sowie der prozentuale Anteil an Attacken, der in eine erfolgreiche Eiablage mündete.

	n	Anzahl an Attacken	Anzahl erfolgreicher Eiablagen	Anzahl an Eiern/ Anzahl an Attacken (in %)
<i>Aphidius tanacetarius</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	3	$5,3 \pm 2,4$	$2,3 \pm 1,4$	$33,3 \pm 16,6$
Wirts+Nichtwirtspflanzen-Bestand	2	$6,0 \pm 1,0$	$2,5 \pm 0,5$	$41,4 \pm 1,4$
<i>Aphidius absinthii</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	4	$13,3 \pm 2,7$	$6,5 \pm 1,0$	$50,3 \pm 3,2$
2-Wirtspflanzen-Bestand	3	$10,3 \pm 2,4$	$5,0 \pm 1,1$	$48,4 \pm 3,8$
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	4	$5,5 \pm 1,0$	$2,5 \pm 0,6$	$44,2 \pm 6,6$
<i>Aphidius ervi</i>				
uniform (1 Wirtspflanze)	13	$3,6 \pm 0,3$	$1,2 \pm 0,2$	$30,5 \pm 4,3$
2-Wirtspflanzen-Bestand	15	$7,1 \pm 1,0$	$2,2 \pm 0,2$	$32,1 \pm 2,1$
Wirts+Nichtwirtspfl.bestand	8	$4,4 \pm 0,7$	$1,5 \pm 0,3$	$30,9 \pm 5,3$

Während bei *A. ervi* der Pflanzenbestandstypus diesbezüglich ebenfalls keinen Einfluss nahm, hatten *A. absinthii* Weibchen den höchsten Erfolg in uniformen Beständen, in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen resultierte eine signifikante Reduktion des Parasitierungserfolges (Abb. 37).

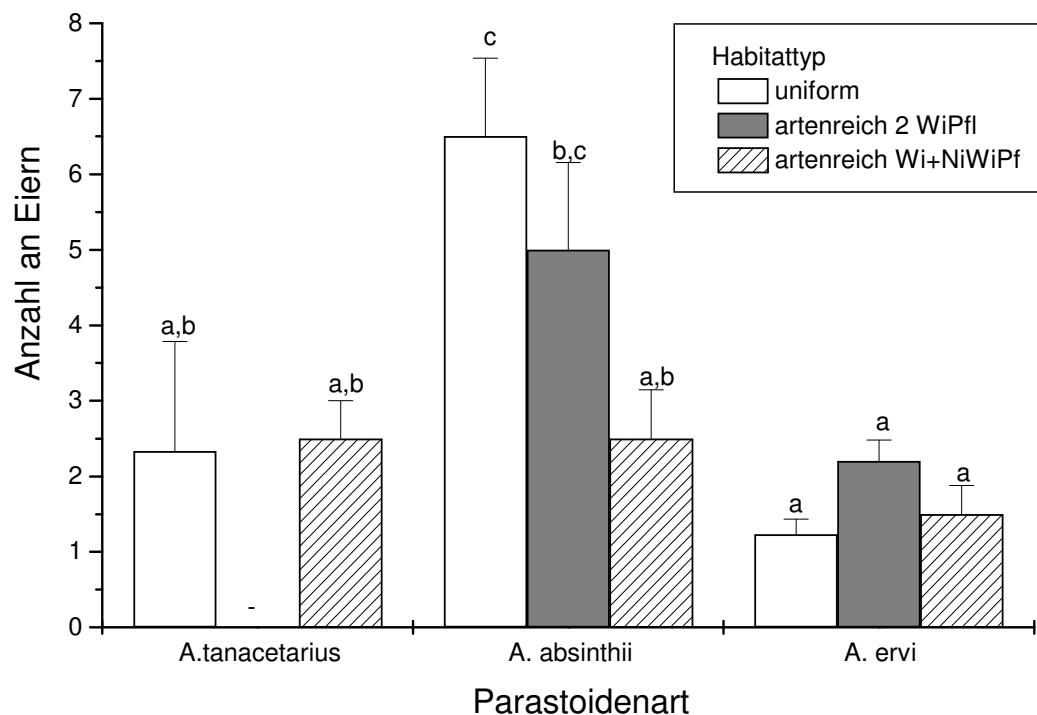


Abb. 37: Interspezifischer Vergleich für den quantitativen Parasitierungserfolg von den Parasitoidenweibchen mit generellem Sucherfolg in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht mit $p < 0.05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Habitattypen: uniform = Lebensraum aus einer Wirtspflanzenart
 artenreich 2WiPfl = Lebensraum aus zwei Wirtspflanzenarten
 artenreich Wi+NiWiPfl = Lebensraum aus einer Wirts- und zwei Nichtwirtspflanzenarten

4.7 Der Einfluss von Mehltaubefall der Wirtspflanzen auf das Fouragierverhalten von *A. ervi*

Mehltaubefall der Wirtspflanzen wirkte sich in verschiedenen Ausprägungen auf die einzelnen Aspekte des Fouragierverhaltens der Parasitoidenart *A. ervi* aus. Für die Aufenthaltszeit im gesamten Pflanzenbestand zeichnete sich bei einem Vergleich der sich entsprechenden Wirtsdichteklassen ein signifikanter Unterschied zwischen dem gesunden und dem komplett befallenen Versuchsfeld ab. Die Parasitoide verweilten wesentlich kürzer in Anwesenheit von Mehltau (Dichteklasse 0 Wirte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 13,88$; $fg = 2$; $p = 0,00097$. Dichteklasse 10 Wirte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 6,21$; $fg = 2$; $p = 0,04489$. Abb. 38). Der gemischte Bestand, größtenteils aus pilzbefallenen und zu einem geringen Anteil aus gesunden Pflanzen zusammengesetzt, lieferte diesbezüglich tendenziell ein intermediäres Ergebnis. In Anwesenheit von Wirten ergab sich weder zu dem gesunden

noch zu dem befallenen Ansatz ein Unterschied, während sie bei genereller Wirtsabwesenheit, verglichen mit dem komplett erkrankten Areal, länger blieben (Abb. 38).

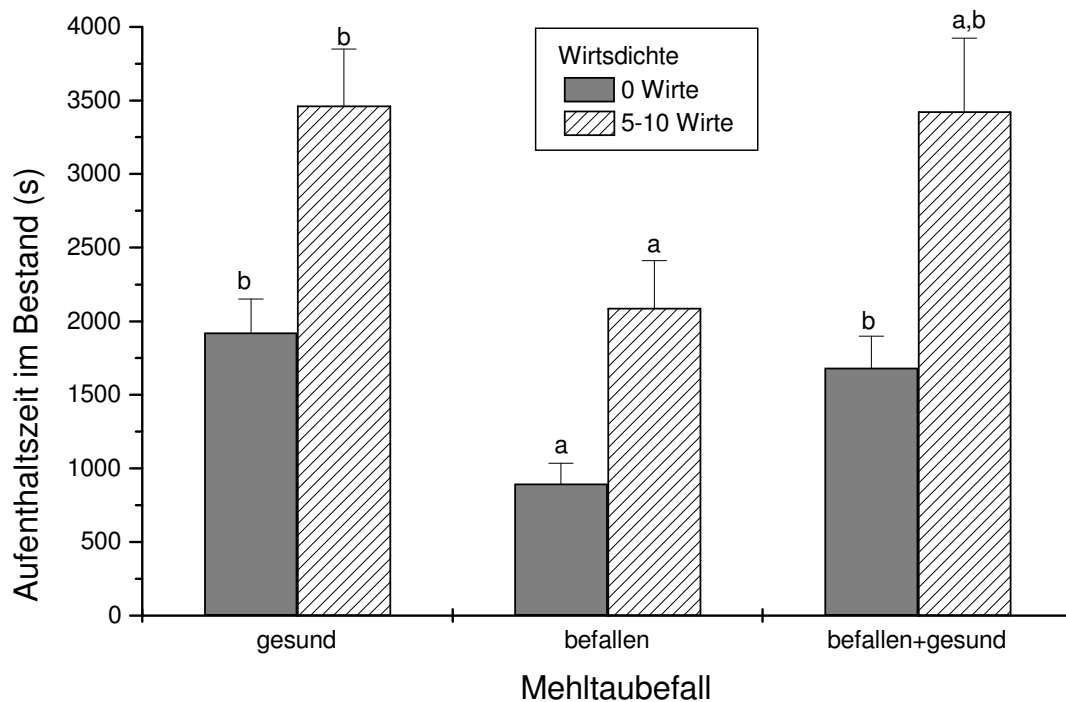


Abb. 38: Gesamtaufenthaltszeit im Pflanzenbestand von *A. ervi* Weibchen in Abhängigkeit verschiedener Ausprägungen von Mehltaubefall und von der Wirtsdichte (Mittelwert ± Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich in Abhängigkeit des Mehltaubefalls (d.h. innerhalb jeweils einer Wirtsdichteklasse) nicht bei $p < 0,05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren).

Der Einfluss der Wirtsdichte war eindeutig. Für jeden der Mehltau-Behandlungstypen resultierte zwischen den beiden Wirtsdichteklassen eine signifikante Differenz hinsichtlich der Gesamtaufenthaltszeit, indem diese bei Wirtsverfügbarkeit jeweils stark erhöht war (Gesunder Bestand: MWU-Test: $U = 43,0$; $n = 31$; $p = 0,00116$. Befallener Bestand: MWU-Test: $U = 64,0$; $n = 34$; $p = 0,00277$. Teilweise befallener Bestand: MWU-Test: $U = 48,0$; $n = 30$; $p = 0,00373$. Abb. 38).

Der Vergleich von durchschnittlichen Aufenthaltszeiten auf sukzessiv besuchten Einzelpflanzen des Kleebestandes läuft nicht konform mit dem von Gesamtverweildauern. Zwar erwies sich der gleiche Effekt, in genereller Anwesenheit von Wirten länger zu bleiben als in Beständen ohne Wirte (Gesunder Bestand: MWU-Test: $U = 39,0$; $n = 31$; $p = 0,00068$. Befallener Bestand: MWU-Test: $U = 96,0$; $n = 34$; $p = 0,0474$. Teilweise befallener Bestand: MWU-Test: $U = 46,0$; $n = 30$; $p = 0,0029$. Abb. 39). Jedoch konnten in diesem Zusammenhang keine mehltauinduzierten Effekte gefunden werden (Dichteklasse 0 Wirte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 1,99$; $fg = 2$; $p = 0,14813$. Dichteklasse 10 Wirte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 0,21$; $fg = 2$; $p = 0,80953$. Abb. 39).

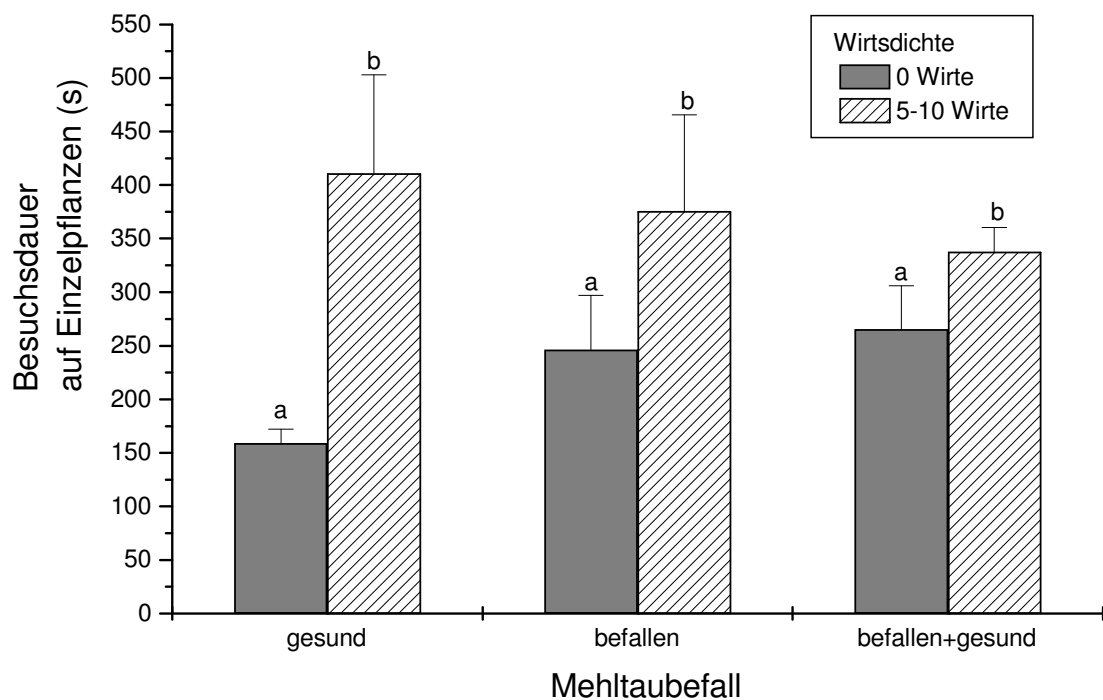


Abb. 39: Durchschnittliche Besuchszeiten von *A. ervi* auf Einzelpflanzen des Pflanzenbestandes in verschiedenen Mehltaubefallssituationen und in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der einzelnen Mehltaubefallstypen nicht bei $p < 0,05$ (Mann-Whitney-U-Test).

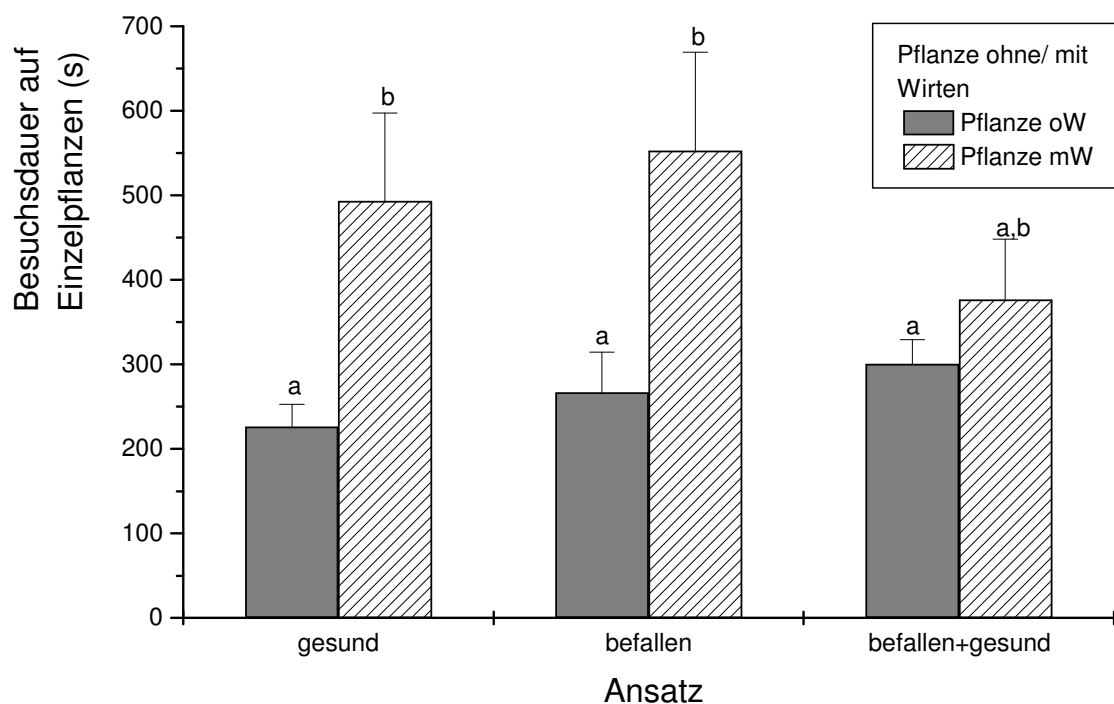


Abb. 40: Besuchszeiten von *A. ervi* auf wirtslosen bzw. wirtsbesetzten Einzelpflanzen des Pflanzenbestandes in verschiedenen Mehltaubefallssituationen (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

Betrachtet man des weiteren Einzelpflanzen ohne Wirtskolonie im Vergleich zu wirtsbesetzten, fielen Besuche auf Ersteren wesentlich kürzer aus (Einfaktorielle ANOVA: $F = 4,33$; $fg = 5$; $p = 0,001$. Abb. 40).

Die Konsequenzen einer Mehltauinfektion der Wirtspflanzen erstreckten sich ebenfalls auf das Ausmaß an Exploration des Fouragiergebietes durch die Parasitoiden. Auf rein quantitativer Ebene spiegelt sich dies in der Anzahl besuchter Pflanzen während des Aufenthalts in der Versuchsarena wider. Die meisten Pflanzen wurden im gesunden, die wenigsten im befallenen Bestand angesteuert, wobei die Wirtsdichte hierbei keine entscheidende Rolle spielte (Gesunder Bestand: MWU-Test: $U = 136,0$; $n = 31$; $p = 0,26291$. Befallener Bestand: MWU-Test: $U = 96,0$; $n = 34$; $p = 0,04583$. Teilweise befallener Bestand: MWU-Test: $U = 77,5$; $n = 30$; $p = 0,0727$. Abb. 41). Wiederum nahm das gemischte Design eine Zwischenstellung ein. Statistisch relevante Unterschiede in Abhängigkeit von den Mehltaubefallstypen werden aus Abb. 41 ersichtlich (Dichteklasse 0 Wirte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 19,75$; $fg = 2$; $p < 0,0001$. Dichteklasse 10 Wirte. Einfaktorielle ANOVA: $F = 2,69$; $fg = 2$; $p = 0,07864$).

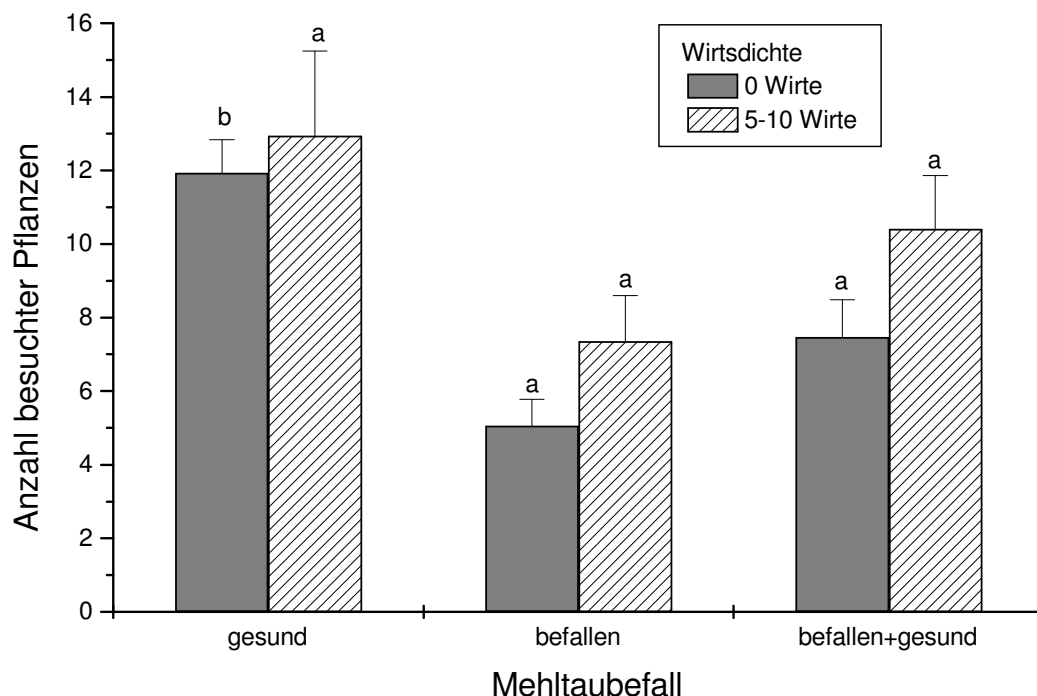


Abb. 41: Quantitative Erschließung des Pflanzenbestandes durch *A. ervi* in verschiedenen Mehltaubefallssituationen und in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich in Abhängigkeit des Mehltaubefalls nicht bei $p < 0,05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren).

Für die qualitative Differenzierung zwischen der Anzahl an Besuchen auf wirtsbesetzten und unbefallenen Pflanzen, in Beständen mit genereller Präsenz von Wirten, produzierte der Pilzbefall jeweils keine signifikanten Unterschiede (Pflanzen ohne Wirte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 3,59$; $fg = 2$; $p = 0,16605$. Pflanzen mit Wirten. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 0,71$; $fg = 2$; $p = 0,70061$. Abb. 42). Die Fähigkeit weitere wirtsinduzierte Pflanzen zu lokalisieren, war demnach nicht durch Mehltaubefall beeinträchtigt. Dass Pflanzen mit Wirten im Verhältnis zu solchen ohne Wirte seltener aufgesucht wurden, muss angesichts der jeweils verschiedenen Verfügbarkeit im Versuchsareal relativiert werden.

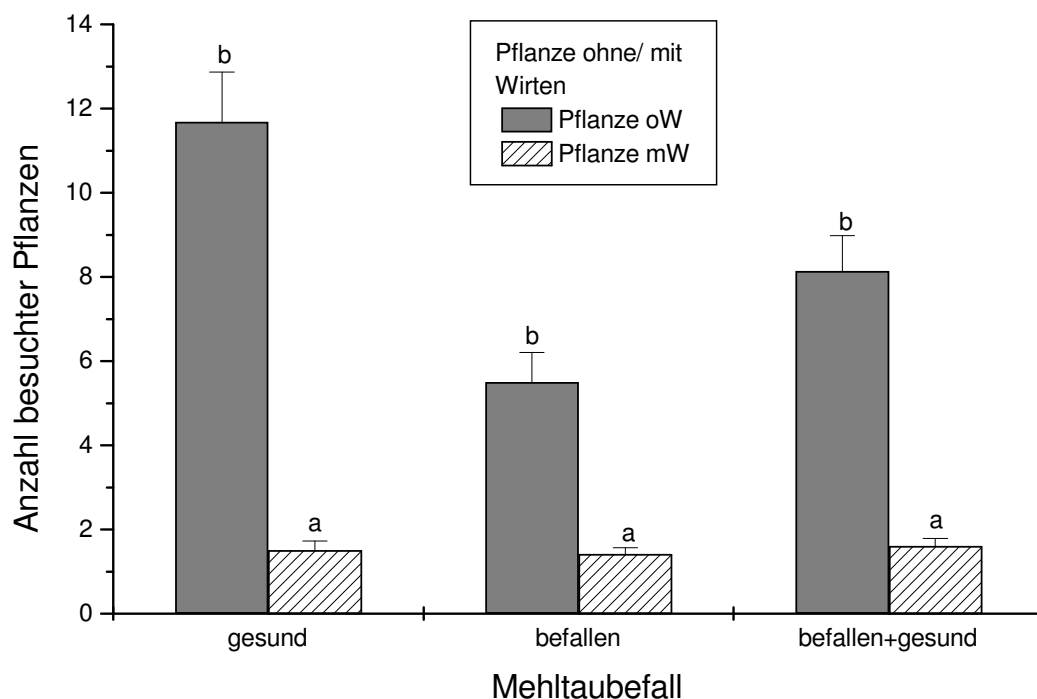


Abb. 42: Frequentierung von wirtslosen bzw. wirtsbesetzten Einzelpflanzen des Pflanzenbestandes durch *A. ervi* in verschiedenen Mehltaubefallssituationen (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich in Abhängigkeit des Mehltaubefalls nicht bei $p < 0,05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA).

Um den Einfluss von Mehltau auf fouragierende Parasitoiden zu beleuchten, ist als entscheidender Faktor die Nutzung verfügbarer Ressourcen¹ zu betrachten. In dieser Hinsicht wurden deshalb nur die Ansätze mit genereller Wirtsanwesenheit analysiert. Den größten Sucherfolg hatte *A. ervi* im teilinfizierten Pflanzenbestand ($93,3 \pm 6,7\%$), verglichen mit relativ gleicher Effizienz von $81,3 \pm 10,0\%$ im gesunden und $82,4 \pm 9,5\%$ im befallenen Bestand. Für die Fähigkeit, Wirte generell zu lokalisieren, hatte die Pilzerkrankung der Pflanzen demnach keine Relevanz (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 1,08$; $fg = 2$; $p = 0,58194$).

¹ Anmerkung: Diese unterliegt der unweigerlichen Beeinflussung durch die methodische Vorgabe, dass die Parasitoiden bei genereller Wirtsverfügbarkeit stets auf wirtsbesetzten Pflanzen freigelassen wurden.

Auf den effektiven Reproduktionserfolg von Parasitoidenweibchen mit Sucherfolg nahm der Pilzbefall ebenfalls keinen signifikanten Einfluss. Weder für vorgenommene Attacken noch für erfolgreiche Eiablagen folgten quantitative relevante Unterschiede (Attacken. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 0,09$; $fg = 2$; $p = 0,95635$. Eier. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 0,40$; $fg = 2$; $p = 0,82065$. Abb. 43).

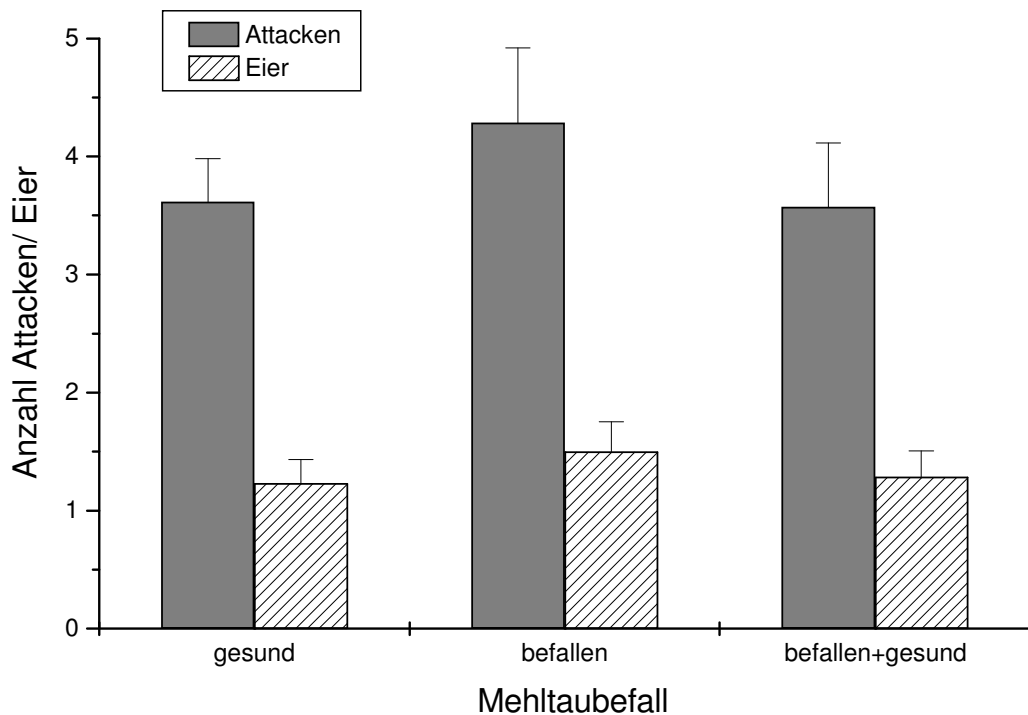


Abb. 43: Eiablageversuche und –erfolg von *A. ervi* bei generellem Sucherfolg in verschiedenen Mehltaubefallssituationen und in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler).

Gemäß einer Analyse der verschiedenen Verhaltenskomponenten verbrachten die Parasitoiden, unabhängig vom Versuchsdesign, durchschnittlich $80,6 \pm 9,3\%$ mit "Suchen", $25,0 \pm 2,1\%$ mit "Putzen", $3,9 \pm 0,4\%$ mit "Sondieren" und $3,9 \pm 1,9\%$ mit "Laufen auf der Erde" (Mittelwert \pm Standardfehler). Die in dieser Hinsicht auffallendste Differenz zwischen den einzelnen Mehltaubefallstypen ergab sich für den Vergleich der prozentualen Anteile des Verhaltensaspekts "Putzen". Dieser war angesichts einer Konfrontation mit Mehltau in signifikanter Weise erhöht (Einfaktorielle ANOVA: $F = 4,66$; $fg = 2$; $p = 0,01185$. Abb. 44), wobei keine Differenz zwischen komplett und teilweise infizierten Beständen folgte. Generelle Wirtsverfügbarkeit hatte diesbezüglich keine Bedeutung (Einfaktorielle ANOVA: $F = 2,80$; $fg = 2$; $p = 0,09758$).

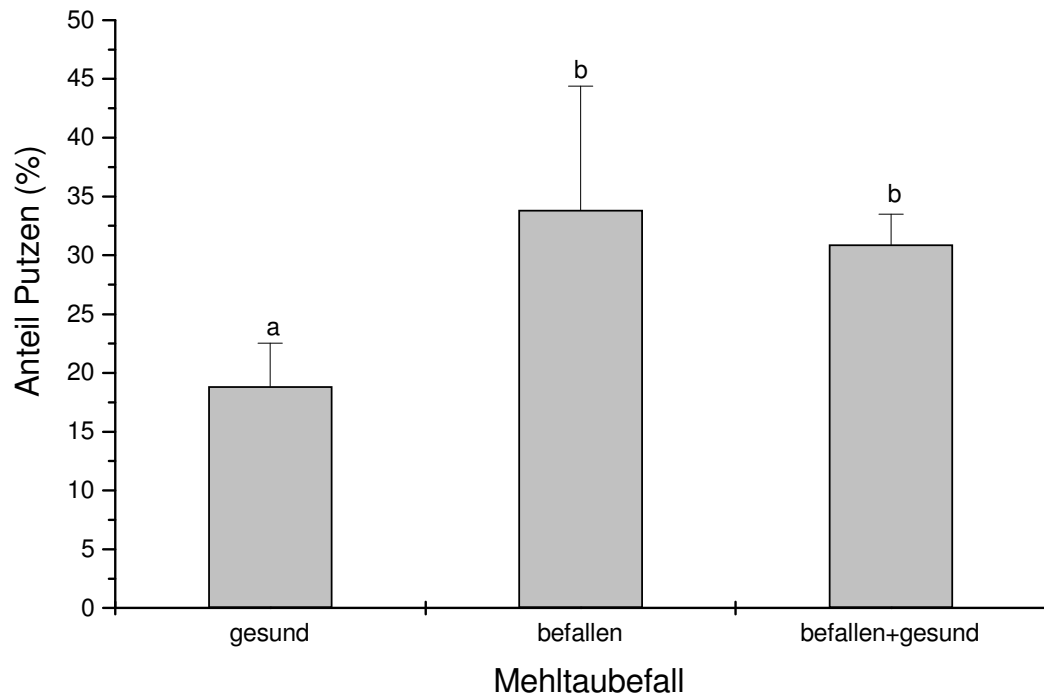


Abb. 44: Prozentualer Anteil der Verhaltenskomponente „Putzen“ von *A. ervi* in verschiedenen Mehltaubefallssituationen und in Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

4.8 Aspekte der Wirtserkennung: Naherkennungsmechanismen von *A. ervi*

4.8.1 Aspekte der Wirtserkennung bei Konfrontation mit gewaschenen versus trockenen *A. pisum* in der Petrischale

Die Versuche in der Petrischale bieten einen detaillierten Einblick in einen Ausschnitt der Naherkennung der untersuchten Schlupfwespenart *A. ervi*. Das in erheblichem Ausmaß reduzierte Eiablageverhalten gegenüber nassen Wirten konnte innerhalb dieses Versuchssystems spezifiziert werden.

Angesichts trockener beziehungsweise gewaschener – und anschließend verschieden langen Trocknungszeiten ausgesetzter – *A. pisum* zeigten *A. ervi* Weibchen keinen signifikant unterschiedlichen Grad an Aktivität. Dies kann sowohl für die Zeit bis zum ersten generellen Wirtkontakt, als auch durch die Anzahl allgemeiner Kontakte mit Wirten belegt werden. Durchschnittlich 121 ± 12 Sekunden verstrichen bis zu einem ersten Kontakt zwischen Parasitoidenweibchen und einer Blattlaus (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 7,772$;

fg = 4; p = 0,100). Im Vergleich zum Kontrollansatz mit unbehandelten *A. pisum* resultierte für die Anzahl an Gesamtkontakten in keinem Fall eine signifikante Differenz. Innerhalb der Behandlungen bildeten diesbezüglich die gewaschenen Wirte, welche nach 45 Minuten eingesetzt wurden, eine einzige Ausnahme, indem sie sich durch eine höhere Anzahl an Kontakten signifikant von den Ansätzen "gewaschen" und "gewaschen + 15 Minuten" absetzten (Tab. 26).

Tab. 26: Aspekte des Fouragierverhaltens von *A. ervi* bei Konfrontation mit trockenen beziehungsweise gewaschenen *A. pisum*. Die Anzahl an Gesamtkontakten, an Attacken und an erfolgreichen Eiablagen ist jeweils als Wert pro 15 Minuten angegeben (Mittelwert \pm Standardfehler). Der Anteil an Attacken errechnet sich aus dem Verhältnis von Attacken zu Gesamtkontakten, während sich der Anteil an Eiablagen aus dem Quotient Eiablagen/ Attacken ergibt. Die Minutenangabe in der Designbezeichnung bezieht sich auf das Zeitintervall zwischen dem Waschen der Wirte und dem Versuchsbeginn. Werte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Spalten nicht bei $p < 0,05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren).

Design	n	Anzahl an Gesamtkontakten	Anzahl an Attacken	Anteil an Attacken	Anzahl an Eiablagen	Anteil an Eiablagen
Gewaschen	15	20.9 \pm 3.8 ^a	2.1 \pm 1.5 ^{a,b}	0.08 \pm 0.04 ^a	0.5 \pm 0.4 ^a	0.25 \pm 0.05 ^a
Gewaschen + 15 Min	11	21.6 \pm 2.7 ^a	6.2 \pm 1.2 ^{b,c}	0.26 \pm 0.04 ^b	1.9 \pm 0.3 ^a	0.27 \pm 0.03 ^a
Gewaschen + 30 Min	14	31.4 \pm 3.7 ^{a,b}	12.8 \pm 1.8 ^{c,d}	0.42 \pm 0.03 ^c	4.0 \pm 0.6 ^b	0.33 \pm 0.03 ^a
Gewaschen + 45 Min	17	41.3 \pm 2.9 ^b	19.4 \pm 1.2 ^{d,e}	0.48 \pm 0.01 ^c	5.9 \pm 0.4 ^b	0.30 \pm 0.01 ^a
Trocken (Kontrolle)	15	30.4 \pm 3.6 ^{a,b}	22.9 \pm 2.4 ^e	0.77 \pm 0.03 ^d	5.7 \pm 0.4 ^b	0.27 \pm 0.01 ^a

Bei zwar gleicher grundsätzlicher Aktivität hatte die Behandlung der Wirte dennoch maßgeblichen Einfluss auf das Eiablageverhalten von *A. ervi* Weibchen. Zum einen attackierte *A. ervi* trockene *A. pisum* wesentlich häufiger als sofort nach dem Waschen eingesetzte Blattläuse (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 41,57$; fg = 4; $p < 0,00001$. Tab. 26 und Abb. 45). Analog trifft dies auf die Anzahl tatsächlich gelegter Eier zu (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 42,81$; fg = 4; $p < 0,00001$. Tab. 26 und Abb. 45).

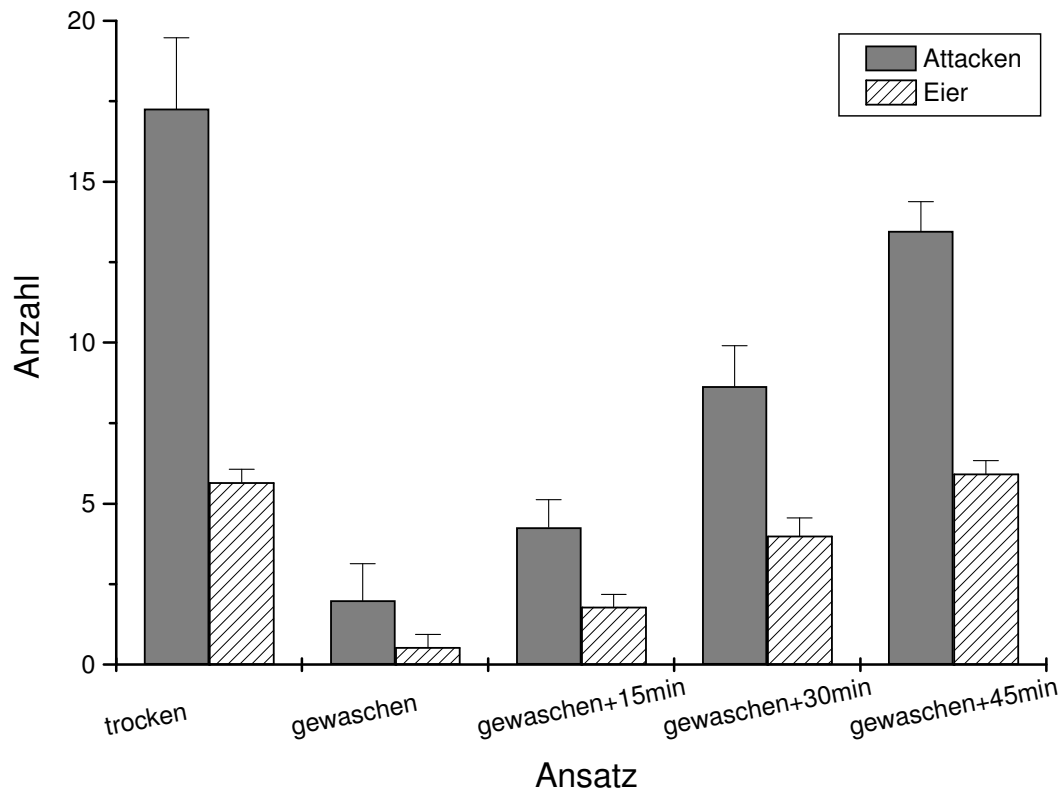


Abb. 45: Anzahl an Attacken beziehungsweise an Eiern von *A. ervi* in der Petrischale gegenüber von unbehandelten ("trocken") und gewaschenen *A. pisum* (Mittelwert \pm Standardfehler). Die Minutenangabe in der Ansatzbezeichnung bezieht sich auf das Zeitintervall zwischen dem Waschen der Wirte und dem Versuchsbeginn. Signifikante Unterschiede sind in Tab. 26 ausgewiesen.

Sowohl die Anzahl an Attacken als auch an erfolgreichen Eiablagen stieg kontinuierlich mit dem Zeitintervall zwischen Waschen und dem Versuchsbeginn an. Nach 45-minütiger Trocknungsperiode wurden gewaschene Wirte wieder in gleichem Maße attackiert wie unbehandelte *A. pisum* (Tab. 26 und Abb. 45), womit bereits nach relativ kurzer Zeit (< 1 Stunde) keine Präferenz mehr besteht, unbehandelte Wirte zu parasitieren. Dass gewaschene Blattläuse in signifikant geringerem Ausmaß von *A. ervi* Weibchen erkannt beziehungsweise akzeptiert wurden, stellt demnach keinen persistenten Effekt dar, sondern ist zeitabhängig reversibel. In entsprechend zeitkorrelierter Weise ergab sich ein signifikanter Anstieg des Anteils Attacken an Gesamtkontakten (Tab. 26), während der Anteil an erfolgreichen Eiablagen im Verhältnis zu vorgenommenen Attacken keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen aufwies (Tab. 26). Diese Nichtentsprechung macht deutlich, dass im Wirtserkennungs- beziehungsweise Akzeptanzmechanismus von Parasitoidenweibchen Faktoren vor der Oviposition selbst eine entscheidende Rolle spielen. Zur Identifikation der Ursachen des Ignorierens nasser Blattläuse als Wirte, sei es aufgrund Nichterkennung oder mangels Akzeptanz, konnte der Einsatz toter *A. pisum* Aufschluss geben. Mittels flüssigem Stickstoff getötete Wirte wurden von *A. ervi* durchaus attackiert,

allerdings vergleichsweise weniger als lebende (MWU-Test: $U = 170$; $n = 27$; $p = 0,003$). Zwischen toten, sofort getesteten *A. pisum* und solchen, die erst eine Stunde später präsentiert wurden, bestand in dieser Hinsicht keine Differenz (Abb. 46). In gewaschene tote Wirte wurde gleichfalls signifikanter seltener ein Eiablageversuch vorgenommen als in trockene tote Blattläuse. Außerdem resultierte kein signifikanter Unterschied mehr zwischen gewaschenen und unbehandelten Wirten, welche jeweils nach einer Stunde eingesetzt wurden (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 27,87$; $fg = 3$; $p < 0,00001$. Abb. 46).

Beim gleichzeitigen Angebot trockener und gewaschener *A. pisum* innerhalb des Wahlversuches konnten diese Ergebnisse unabhängig von Variabilität und unterschiedlicher Motivation der einzelnen Testweibchen bestätigt werden. In Entsprechung mit dem vorherigen Experiment ohne direkte Wahlmöglichkeit, resultierten keine generell unterschiedlichen Aktivitätsintensitäten gegenüber trockenen versus gewaschenen Blattläusen, weder für die Zeit bis zum ersten Kontakt noch für die Anzahl an Gesamtkontakten (Tab. 27).

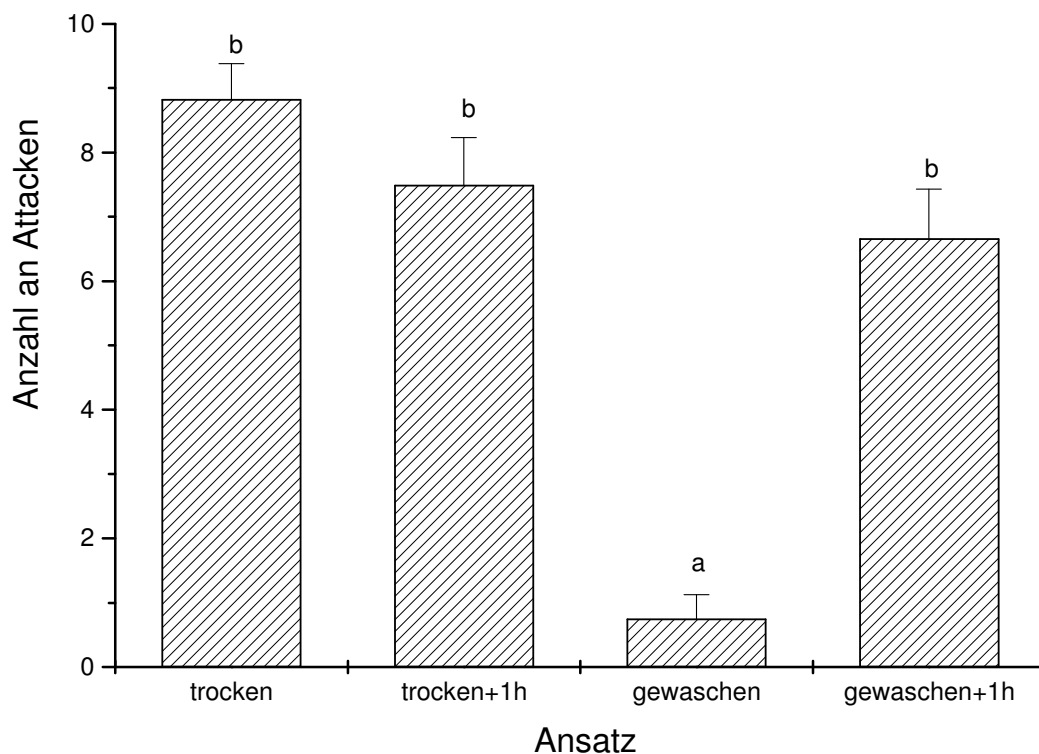


Abb. 46: Anzahl an Attacken von *A. ervi* in der Petrischale gegenüber von toten *A. pisum* unterschiedlicher Behandlung (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Kruskal-Wallis-ANOVA + Tukey-Kramer-Verfahren).

"trocken": tote, unbehandelte *A. pisum*, Versuchseinsatz sofort nach dem Auftauen

"trocken+1h": tote, unbehandelte *A. pisum*, Versuchseinsatz 1 Stunde nach dem Auftauen

"gewaschen": tote, gewaschene *A. pisum*, Versuchseinsatz sofort nach dem Auftauen

"gewaschen+1h": tote, gewaschene *A. pisum*, Versuchseinsatz 1 Stunde nach dem Auftauen

Tab. 27: Fouragier- und Eiablageverhalten von *A. ervi* bei gleichzeitiger Konfrontation mit trockenen und gewaschenen *A. pisum* im Wahlversuch (Mittelwert \pm Standardfehler). Werte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich innerhalb der Zeilen nicht bei $p < 0,05$ (Wilcoxon-Test).

	Gewaschene Wirte	Trockene Wirte
Zeit bis zum ersten Wirtskontakt (s)	180 \pm 2 ^a	120 \pm 26 ^a
Anzahl an Gesamtkontakten	13.7 \pm 1.2 ^a	11.5 \pm 1.0 ^a
Anzahl an Attacken	2.4 \pm 0.5 ^a	9.3 \pm 0.8 ^b
Anzahl an Eiablagen	0.5 \pm 0.2 ^a	3.45 \pm 0.25 ^b
Parasitierungsrate	0.10 \pm 0.04 ^a	0.69 \pm 0.05 ^b

In einer solchen Situation startete *A. ervi* analog häufiger Attacken gegenüber unbehandelten Wirten und legten signifikant mehr Eier in diese als in gewaschene. Zieht man Manly's Beta (Manly, 1974) als Präferenzindex heran, wird die Bevorzugung trockener *A. pisum* ebenfalls ersichtlich (trockene *A. pisum*: Manly's Beta = 0,915 \pm 0,032; gewaschene *A. pisum*: Manly's Beta = 0,085 \pm 0,031; Wilcoxon-Test: $Z = -5,688$; $n = 40$; $p < 0,001$. Tab. 27).

4.8.2 Einfluss einer nassen Wirtskutikula: Aspekte der Wirtssuche und Wirtserkennung von *A. ervi* auf der Pflanze

Zwischen den beiden Simulationsbedingungen nasser Wirte auf Einzelpflanzen, das heißt entweder gewaschene *A. pisum* auf trockener *V. faba* oder besprühte *V. faba* mit ebenso besprühten *A. pisum*, und den unbehandelten Wirten auf ebensolcher Pflanze zeichneten sich deutliche Unterschiede ab. Die Aufenthaltszeit auf einer Pflanze wies den höchsten Wert für den Kontrollansatz mit trockenen Wirten auf, es bestand jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen den drei Behandlungen bezüglich dieses Parameters (trockene *A. pisum*: 830 \pm 123 Sekunden; gewaschene *A. pisum*: 510 \pm 168 Sekunden; besprühte *A. pisum*: 679 \pm 119 Sekunden. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 2,930$; $fg = 2$; $p = 0,231$).

Der Sucherfolg¹ dagegen war auf Pflanzen mit trockenen Wirten signifikant erhöht (71%), im Vergleich zu 52% auf Pflanzen mit gewaschenen *A. pisum* und 26% auf den wasserbesprühten Pflanzen. Zudem benötigten *A. ervi* Weibchen signifikant mehr Zeit, um ihre Wirte auf besprühten *V. faba* zu lokalisieren (370 \pm 109 Sekunden) als auf trockenen

¹ Sucherfolg ist hier definiert als der Anteil an Wespen, welche mindestens einen Wirt gefunden, die Blattlauskolonie also lokalisiert haben.

Pflanzen (trockene Wirte: 150 ± 39 Sekunden; gewaschene Wirte: 186 ± 29 Sekunden. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 7,418$; $fg = 2$; $p = 0,024$).

Für die Anzahl an rein physischen Kontakten zwischen Parasitoid und Wirt resultierte kein signifikanter Unterschied zwischen den drei Behandlungen ($4,8 \pm 0,5$ Kontakte. Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 3,869$; $fg = 2$; $p = 0,144$). Unter seminatürlichen Bedingungen erfolgten statistisch weniger Kontakte als in den Petrischalenversuchen (MWU-Test: $U = 797,5$; $n = 58$; $p < 0,0001$). Nicht nur die Suchbedingungen sind auf den großräumigeren und komplexer strukturierten Pflanzen erschwert, sondern tritt in dieser Hinsicht des weiteren das Abwehrverhalten der Blattläuse erfolgsreduzierend hinzu. Je nach Behandlungsart ließ sich ein erheblich höherer Anteil an trockenen *A. pisum* im Gegenzug zu einer Parasitoidenattacke von der Pflanze fallen ($76 \pm 14\%$) als an besprühten ($24 \pm 13\%$) oder gewaschenen Blattläusen ($8 \pm 2\%$). Diese Verteidigungsstrategie ist in Petrischalen genauso unterbunden wie ein Dispersionsverhalten.

Im Gegensatz zur Anzahl an Kontakten attackierte *A. ervi* auch auf Pflanzen trockene *A. pisum* signifikant häufiger als gewaschene beziehungsweise besprühte Wirte (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H = 15,550$; $fg = 2$; $p < 0,001$). Das gleiche Muster folgt für die Anzahl an erfolgreichen Eiablagen (Einfaktorielle ANOVA: $F = 10,11$; $fg = 2$; $p < 0,001$. Abb. 47).

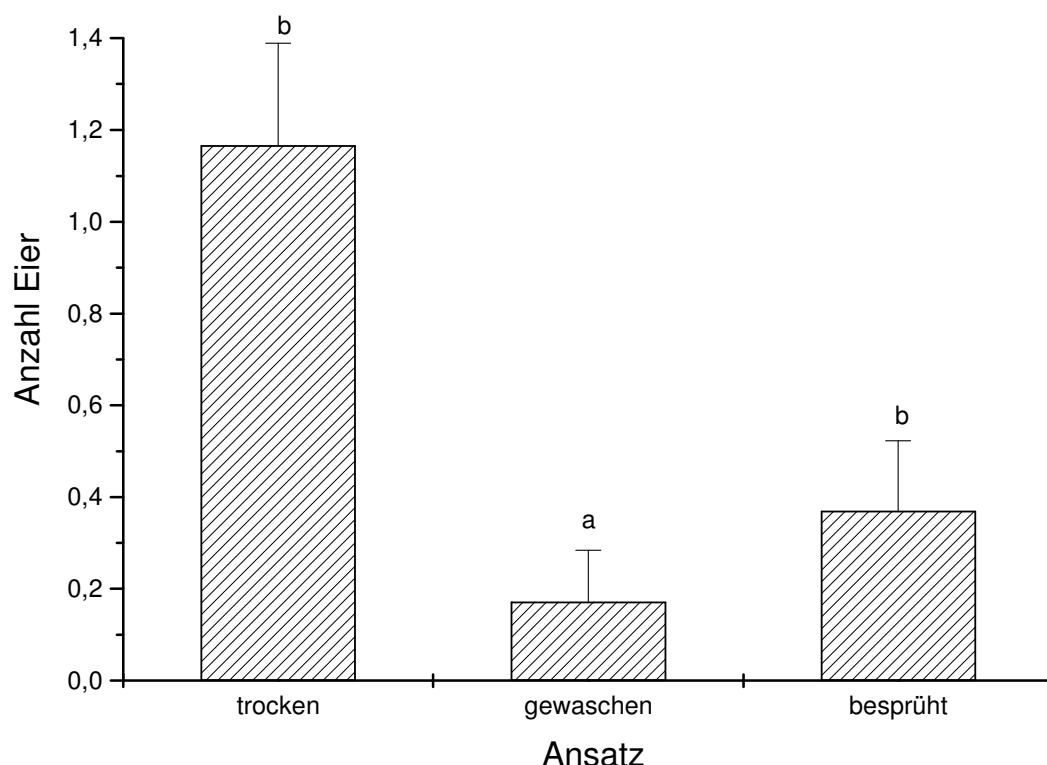


Abb. 47: Parasitierungserfolg von *A. ervi* Weibchen auf *V. faba* Pflanzen mit einer *A. pisum* Kolonie (Mittelwert \pm Standardfehler). Balken mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht bei $p < 0,05$ (Einfaktorielle ANOVA + Bonferroni-post-hoc-Test).

"trocken": Kontrollansatz mit unbehandelten Wirten auf unbehandelter Pflanze

"gewaschen": gewaschene Wirte auf unbehandelter Pflanze

"besprüht": Wirte und Pflanze mit Wasser besprüht

Analog zur Anzahl an Gesamtkontakten ergab sich auf Pflanzen im Vergleich mit Petrischalen eine signifikant geringere Anzahl an Eiablagen (MWU-Test: $U = 255$; $n = 32$; $p < 0,001$), ebenfalls als Konsequenz des Blattlausabwehrverhaltens.

4.9 Das Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen für fouragierende Parasitoide

Spinnennetze stellten ein beträchtliches Mortalitätsrisiko für fouragierende Parasitoide dar. Insbesondere die Suchflüge zwischen verschiedenen Pflanzen mancher Schlupfwespenarten waren mit einer relativ hohen Wahrscheinlichkeit verbunden, ein tödliches Ende in einem Spinnennetz zu finden.

Die Sterberate von *A. ervi* Weibchen variierte nur geringfügig unter dem Einfluss von Wirtsdichte und der Zusammensetzung des Pflanzenbestandes. Mit Werten je nach Versuchsbedingung zwischen 2,5% und 7,5% Sterblichkeit in jeweils höchstens 3 Stunden Versuchszeit nahm das Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen generell immense Ausmaße an (Tab. 28). Die Landung im Beutenetz einer Spinne erfolgte nahezu ausschließlich im Rahmen von Suchflügen zwischen zwei Pflanzen. Dennoch vollführten die Weibchen, die den Versuch lebend beendeten, durchschnittlich mehr Flüge ($\bar{x} 6,9 \pm 0,19$) als die nicht Überlebenden ($\bar{x} 4,3 \pm 0,58$) (MWU-Test: $U = 1955$; $n = 240$; $p < 0,001$), da der Tod in einem Spinnennetz in der Regel einen vorzeitigen Abbruch des Fouragierens in dem Pflanzenbestand bedeutete. Der Anteil der Suchflüge, welche einen tödlichen Verlauf nahmen, an der Gesamtmenge aller Flüge betrug hierbei zwischen 0,31% und 1,16% (Tab. 28). Durchschnittlich einer von zirka 180 Suchflügen endete somit für *A. ervi* Weibchen in einem der Spinnennetze. Die jeweiligen Einzelwerte bezüglich der Versuchsansätze sind der Tab. 28 zu entnehmen.

Die Mortalitätsrate der Parasitoidenweibchen erwies sich als unabhängig von der simulierten Blattlausdichte. Sowohl im uniformen Bestand aus einer Pflanzenart mit jeweils 5% toten *A. ervi*, als auch in der oligospezifischen Pflanzenzusammensetzung (MWU-Test: $U = 820,0$; $n = 80$; $p = 0,27934$) resultierten keine Unterschiede in Abhängigkeit von der Wirtsverfügbarkeit.

Gleichsam stellte die Konstellation des Pflanzenbestandes in dieser Hinsicht keine entscheidende Einflussgröße dar. Bei Abwesenheit von Wirten wurde in beiden Pflanzenbestandsarten eine Sterblichkeitsrate von 5% erreicht, ein statistisch relevanter Unterschied erfolgte auch bei Wirtsverfügbarkeit nicht (MWU-Test: $U = 820,0$; $n = 80$; $p = 0,27934$. Tab. 28).

Tab. 28: Die Mortalitätsrate in Spinnennetzen von *A. ervi* Weibchen und der Anteil der Suchflüge, die zum Tode führten, in Abhängigkeit von der Wirtsdichte, von der Zusammensetzung des Pflanzenbestandes und der Netzanordnung.

Wirtsdichteklasse 0: keine Wirte anwesend.

Wirtsdichteklasse 10: 7 Kolonien mit je 10 Blattläusen im Bestand.

Versuchsansatz	n	Mortalitätsrate der Parasitoiden	Anteil der tödlich endenden Suchflüge
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	5%	0,94% (jeder 107. Flug)
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	5%	0,71% (jeder 140. Flug)
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10, "tückische" Spinnennetzanordnung	40	7,5%	1,16% (jeder 86. Flug)
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	5%	0,81% (jeder 124. Flug)
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	2,5%	0,31% (jeder 324. Flug)
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10, "tückische" Spinnennetzanordnung	40	2,5%	0,34% (jeder 295. Flug)

Selbst die Spinnennetzanordnung, einerseits gleichmäßig verteilte Netze, zum anderen stets in nächster Nachbarschaft zu einer Blattlauskolonie angebrachte Netze, erzeugte keine Wirkung auf das Mortalitätsrisiko der fouragierenden Schlupfwespen. Zwar wurde im uniformen Bestand bei der "tückischen" Spinnennetzanordnung mit 7,5% toten *A. ervi* insgesamt die höchste Fangrate der Spinnen erzielt, nahm jedoch vergleichsweise keine statistisch abgesetzte Stellung ein (MWU-Test: $U = 780,0$; $n = 80$; $p = 0,32312$). Im oligofloralen Bestand stellte sich diese besondere Anordnung als unerheblich heraus, es resultierten jeweils gleich viele Landungen in einem der Netze (Tab. 28).

Diejenigen *A. ervi* Weibchen, welche während des Versuchs den Tod in einem der Spinnennetze gefunden haben, besuchten bis zu diesem Zeitpunkt je nach Ansatz im Mittel 4 bis 7 verschiedene Pflanzen und unternahmen 3,0 bis 6,5 Suchflüge (Tab. 29). Den Spinnen zum Opfer fielen sie nach durchschnittlich 1376 bis 2852 Sekunden (Tab. 29). Aufgrund der sich ergebenden äußerst kleinen Stichprobenanzahlen an gestorbenen Testweibchen werden an dieser Stelle keine statistischen Angaben ausgewiesen.

Die entsprechenden Vergleichsdaten der überlebenden Parasitoiden sind in Tab. 30 dargestellt. Bevor die *A. ervi* Weibchen das Experimentierfeld von selbst verlassen hätten, endete ihr Fouragierweg vorzeitig durch Sterben in einem Spinnennetz. Demzufolge waren sowohl die Aufenthaltszeit gegenüber den überlebenden Testtieren erheblich reduziert, als auch die Anzahlen an besuchten Pflanzen sowie an gestarteten Suchflügen deutlich vermindert.

Tab. 29: Mittlere Aufenthaltszeit, Anzahl besuchter Pflanzen und gestarteter Suchflüge (Mittelwerte) jener *A. ervi* Weibchen, die während des Versuchs gestorben sind, bis zu der Landung in einem der Spinnennetze.

Wirtsdichteklasse 0: keine Wirte anwesend.

Wirtsdichteklasse 10: 7 Kolonien mit je 10 Blattläusen im Bestand.

Versuchsansatz	n	Aufenthaltszeit bis zum Tod (s)	Anzahl besuchter Pflanzen	Anzahl an Suchflügen
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 0	2	1376	4	4,5
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10	2	2233	7	6,5
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10, "tückische" Spinnennetzanordnung	3	1859	4	3,3
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 0	2	1411	4	3,0
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10	1	1809	4	3,0
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10, "tückische" Spinnennetzanordnung	1	2852	5	6,0

Tab. 30: Mittlere Aufenthaltszeit, Anzahl besuchter Pflanzen und gestarteter Suchflüge (Mittelwerte \pm Standardfehler) der überlebenden *A. ervi* Weibchen bis zu dem Verlassen des Versuchsareals.

Wirtsdichteklasse 0: keine Wirte anwesend.

Wirtsdichteklasse 10: 7 Kolonien mit je 10 Blattläusen im Bestand.

Versuchsansatz	n	Aufenthaltszeit (s)	Anzahl besuchter Pflanzen	Anzahl an Suchflügen
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 0	38	2223 \pm 165	5,7 \pm 0,34	5,4 \pm 0,39
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10	38	2797 \pm 219	7,3 \pm 0,39	7,0 \pm 0,54
Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10, "tückische" Spinnennetzanordnung	37	2653 \pm 175	6,8 \pm 0,29	6,7 \pm 0,39
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 0	38	2102 \pm 117	7,0 \pm 0,35	6,4 \pm 0,40
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10	39	3393 \pm 267	7,9 \pm 0,36	8,2 \pm 0,50
Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10, "tückische" Spinnennetzanordnung	39	3301 \pm 258	7,2 \pm 0,41	7,4 \pm 0,49

Tab. 31: Interspezifischer Vergleich der Parasitoidenarten *A. ervi*, *A. absinthii* und *D. carpenteri* im Hinblick auf ihre Mortalitätsraten durch Netzspinnen in Abhängigkeit von der Wirtsdichte und der Konstellation des Pflanzenbestandes.

Wirtsdichteklasse 0: keine Wirte anwesend.

Wirtsdichteklasse 10: 7 Kolonien mit je 10 Blattläusen im Bestand.

Parasitoidenart	Versuchsansatz	n	Mortalitätsrate
<i>Aphidius ervi</i>	Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	2,5%
	Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	5%
	Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	5%
	Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	2,5%
<i>Aphidius absinthii</i>	Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	2,5%
	Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	2,5%
	Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	7,5%
	Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	5%
<i>Dendrocerus carpenteri</i>	Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	0%
	Uniformer Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	0%
	Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 0	40	0%
	Oligofloraler Bestand, Wirtsdichteklasse 10	40	0%

Der Vergleich von drei Schlupfwespenarten im Hinblick auf ihre Anfälligkeit, im Netz einer Spinne zu sterben, lieferte erhebliche Unterschiede zwischen den Primärparasitoiden *A. ervi* und *A. absinthii* auf der einen Seite und gegenüberstehend dem Hyperparasitoiden *D. carpenteri*. Nachdem die beiden Faktoren Wirtsdichte und Konstellation des Pflanzenbestandes nicht nur bei *A. ervi*, sondern gleichfalls bei den anderen untersuchten Arten keinen Einfluss nahmen (Tab. 31), verbleibt hier als entscheidenden Kriterium der Vergleich der einzelnen Schlupfwespenarten.

Während sich zwischen den beiden Primärparasitoidenarten *A. ervi* und *A. absinthii* keine statistisch relevante Differenz ergab, sondern lediglich eine leichte Steigerung von 3,75% Sterblichkeit für *A. ervi* zu 4,38% für *A. absinthii*, hob sich der Hyperparasitoid *D. carpenteri* eindeutig ab, indem diese Art in keinem Fall den Tod in einem Spinnennetz fand. Selbst bei Kontakt mit beziehungsweise Passierflug durch ein Netz bestand kein Mortalitätsrisiko für *D. carpenteri*. Der Vergleich der Arten förderte demnach keine Abhängigkeit der

Sterblichkeitsrate durch Netzspinnen von der Breite des Wirkkreises zutage, jedoch eine beträchtliche Differenz zwischen Parasitoiden unterschiedlicher trophischer Ebenen. Nicht nur das Such- und Flugverhalten der jeweiligen Parasitoidenart, sondern insbesondere auch der Körperbau und die Wendigkeit sowie Geschwindigkeit der Wespen wirkten sich auf die Höhe dieses Risikos aus.

Zusatzversuche zeigten außerdem, dass selbst direkt in Netze geworfene *D. carpenteri* sich nur äußerst selten darin verfangen und sich auch dann noch zu einem Großteil wieder befreien konnten. Entsprechende Versuche mit den beiden anderen Arten bestätigten die ermittelten relativ hohen Mortalitätsraten. Während sich *A. absinthii* zudem in keinem Fall aus einem Netz beziehungsweise Befestigungsfaden befreien konnte, gelang es *A. ervi* in sehr geringer Anzahl auf diese Weise dem Tod zu entgehen.

5. Diskussion

Das Fouragierverhalten und die Ressourcennutzung von Parasitoidenweibchen werden wesentlich durch bestimmte Faktoren der Wirte determiniert. Als wichtige Einflussgrößen stehen diesbezüglich sowohl die Dichte als auch die Verteilung der Wirtsblattläuse im Vordergrund der vorliegenden Arbeit. Allerdings stellen die Wirte lediglich relativ kleine und daher schwer wahrnehmbare Einheiten im Raum dar, so dass ebenfalls die Rolle der Wirtspflanzen bei der Lokalisation von Wirten zur Eiablage an Bedeutung gewinnt. Dieser Aspekt zeigt den Einfluss der Verfügbarkeit von Wirts- beziehungsweise Nichtwirtspflanzenarten auf die Suchstrategien der Parasitoiden auf. Beide Komponenten des Pflanze-Wirt-Komplexes sind entscheidend für die Emission spezifischer Stimuli, die der Orientierung der Parasitoidenweibchen innerhalb der Wirtsart dienen. Neben Faktoren der Wirte und der Pflanzen beeinflussen auch bestimmte Eigenschaften der Parasitoiden selbst die Wirtssuche. In Abhängigkeit von der Größe des Wirtskreises der betreffenden Parasitoidenart unterscheiden sich die Fouragierstrategien in erheblicher Weise. Außerdem kann das Suchverhalten der Weibchen aufgrund von Erfahrungswerten verändert und damit an äußere Gegebenheiten angepasst werden. Schließlich führen externe Einflüsse zu weitgehenden Modifikationen des tritrophischen Systems aus Pflanze-Wirtsblattlaus-Parasitoid. In dieser Hinsicht kommen verschiedene abiotische Faktoren zum Tragen, aber auch Krankheitserreger oder Arten, die Konkurrenz- beziehungsweise Predationsdruck auf die Parasitoiden ausüben.

Dementsprechend werden im Folgenden die verschiedenen Einflüssebenen der Wirte, der Pflanzen und der Parasitoiden sowie externer Größen in bezug auf das Fouragierverhalten von Blattlausparasitoiden diskutiert.

5.1 Die Einflüssebene der Wirte auf das Fouragierverhalten und die Ressourcennutzung von Parasitoidenweibchen

5.1.1 Der Einfluss der Wirtsdichte

Die Dichte der Wirte stellt einen wesentlichen Faktor für die Populationsdynamik von Parasitoid-Wirt-Systemen dar, wobei insbesondere für nicht-eilimitierte Parasitoidenarten eine höhere Verfügbarkeit an Wirten pro räumlicher Einheit die Möglichkeit zur vermehrten

Reproduktion bietet. Der Einfluss der Wirtsdichte auf das Suchverhalten und die Ressourcennutzung von Parasitoidenweibchen kann auf unterschiedlichen Phänomenen beruhen. Die zugehörigen Einzelfaktoren und teilweise auch deren Kombination können dabei in ihrer jeweiligen Bedeutung für die verschiedenen hierarchischen Stufen des Wirtslokalisationsprozesses variieren. Insgesamt dürfte die Wirtsdichte in einem bestimmten Areal die Wahrscheinlichkeit, Wirtskolonien zu entdecken, wesentlich determinieren. Zunächst dürfte eine höhere Dichte an Wirten selbst bei einer auf reinem Zufall basierenden Suche der Parasitoide zu einer höheren Erfolgsquote führen, da mit wachsender Zahl an Blattläusen in einem Gebiet die Wahrscheinlichkeit steigt, mit einem Wirt zusammenzutreffen (van Roermund & van Lenteren, 1995; van Roermund et al., 1997). Indem die Wirtsdichte in den Experimenten dieser Arbeit ausschließlich über die Größe der Blattlauskolonien manipuliert wurde, bei gleichbleibender Anzahl an Kolonien im Versuchsbestand, ist angesichts der nachgewiesenen hohen Wirkung der Dichteänderungen von tatsächlichen und nicht von allein zufälligen Effekten auszugehen. Die ursächlichen Wirkungsmechanismen können in der Fähigkeit der Parasitoide liegen, spezifische Merkmale der Wirte selbst und/ oder wirtsinduzierte Pflanzenduftstoffe für sich zu nutzen. Auch wenn mit steigender Wirtsdichte die lokale Konzentration an von den Wirten ausgehenden Kairomonen und damit ebenfalls deren Wahrnehmbarkeit ansteigt, bleiben solche Orientierungsindizien auf die nähere Umgebung der Kolonie beschränkt und können innerhalb der Fernorientierung wahrscheinlich keine ausschlaggebende Rolle einnehmen. Auf Ebene einer wirtsbefallenen Pflanze kann jedoch bei geringer Distanz zwischen der suchenden Schlupfwespe und ihren Wirten eine Attraktion durch Kairomone auftreten (Paul et al., 2002; Singer, 1998; Turlings et al., 1995), welche demnach bei erhöhter Wirtsdichte auch eine Steigerung erfahren könnte. Da die phytophagen Insekten lediglich relativ kleine Signaleinheiten in einer reichen und komplexen Reizumgebung darstellen, bleibt insgesamt der kairomonale Einfluss der Wirte stark begrenzt (Vet et al., 1995).

Eine weitaus größere Bedeutung wird in diesem Zusammenhang den wirtsinduzierten, volatilen Pflanzenduftstoffen beigemessen, die innerhalb der Orientierung von Parasitoidenweibchen zur Lokalisation von Eiablagemöglichkeiten in erheblichem Maße beitragen (Übersicht bei: Dicke, 1999; Dicke et al., 1997; Vet & Dicke, 1992; Turlings et al., 1993b, 1995; Takabayashi & Dicke, 1996. Siehe auch Kapitel 5.2). Die Produktion und Emission dieser Volatile stellen die Antwort der Pflanze auf den Schädlingsbefall dar (Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990; Paré & Tumlinson, 1997). Aufgrund eines stärkeren Befalls der Pflanze mit Herbivoren wird bei einigen Arten eine höhere Antwort durch vermehrte Produktion und Emission der spezifischen Duftmoleküle hervorgerufen (Micha & Wyss, 1995; Du et al., 1998). Diese Maßnahme der Pflanzenabwehr unterliegt folglich in ihrer quantitativen Regulierung der Wirtsdichte. Mit steigender Konzentration an Synomonen

dürfte auf diese Weise die Attraktivität eines betreffenden Areals anwachsen, sofern sie den Parasitoidenweibchen als Indikatoren der Wirtsanwesenheit dienen. Die Versuche zur Untersuchung des Einflusses der Wirtsdichte in uniformen Pflanzensammensetzungen aus einer Wirtspflanzenart erwiesen, dass sich mit höheren Befallsraten die Bestände attraktiver gestalten. Indem die Aufenthaltszeit der Parasitoide in einer räumlichen Einheit als repräsentativer Indikator für deren Attraktivität gewertet wird, gibt die jeweilige Verweildauer in den standardisierten Versuchsflächen Aufschluss über die Abhängigkeit von der Wirtsdichte. In unterschiedlicher Ausprägung ergab sich mit wachsender Wirtsdichte für jede der untersuchten Schlupfwespenarten eine höhere Aufenthaltszeit in dem Pflanzenbestand. Steigende Aufenthaltszeiten mit zunehmender Wirtsdichte konnten bei vielen unterschiedlichen Parasitoidenarten nachgewiesen werden (Chow, 2000; Galis & van Alphen, 1981; Nelson & Roitberg, 1995; van Alphen & Galis, 1983; Waage, 1979). Während für die beiden bezüglich ihres Wirtskreises spezialisierteren Arten *A. tanacetarius* und *A. absinthii* pro höherer Dichteklasse eine Steigerung der Aufenthaltszeit einherging, resultierte für die polyphage Art *A. ervi* lediglich ein positiver Effekt für die generelle Anwesenheit von Wirten, nicht jedoch zwischen den beiden oberen Dichteklassen. Am stärksten zeichnete sich dieses Muster bei der monophagen Art *A. tanacetarius* ab. Wang & Keller (2002) zeigten den gleichen Effekt der Wirtsdichte bei *Diadegma semiclausum* (monophag) im Vergleich mit *Cotesia plutellae* (oligophag) auf, beides Parasitoiden des Larvenstadiums von *Plutella xylostella*. Die stärkere Reaktion des Spezialisten gegenüber der des Generalisten spiegelte sich bei diesem System nicht nur in den Aufenthaltszeiten auf allen Pflanzen und auf Einzelpflanzen, sondern ebenfalls in der Anzahl besuchter Pflanzen sowie in dem Eiablageerfolg der Parasitoide wider. Durch den arretierenden Effekt einer hohen Wirtsdichte auf die Parasitoiden innerhalb eines Wirtspflanzenbestandes ist weitergehend ein Hinweis auf den ersten Schritt der Wirtssuche gegeben, welcher unter natürlichen Bedingungen der in den Versuchen simulierten Situation vorausgehen muss. Denn mit wachsender Wirtsdichte kann gleichsam eine höhere Attraktion von einem betreffenden Habitatsausschnitt ausgehen, indem beispielsweise die als Orientierungsfaktoren verwendeten Stimuli den Parasitoiden vermehrt zur Verfügung stehen. Obgleich auch generell die Tendenz, ein Areal aus Wirtspflanzen, zu verlassen mit zunehmender Wirtsspezialisierung deutlich sank, bilden die interspezifischen graduellen Unterschiede in den Steigerungsraten der Aufenthaltszeit einen Hinweis auf die Empfindlichkeit gegenüber der Wirtsdichte. Das heißt, die Parasitoiden reagierten mit zunehmender Wirtsspezialisierung diffiziler auf diesen Faktor. Im zwischenartigen Vergleich zeigte sich eine höhere Beständigkeit der Spezialisten gegenüber einem potentiell geeigneten Gebiet, denn je spezialisierter der Parasitoid, desto länger verweilten sie in einem Bestand aus Wirtspflanzen. Der Vorteil einer solchen "Treue" liegt in dem engen

Wirtspflanzenkreis und dem daraus resultierenden selteneren Vorkommen von potentiellen Eiablageplätzen begründet. Ein einmal gefundenes Wirtspflanzenareal wird nicht mehr so schnell aufgegeben. Der Rainfarn als einzige Wirtspflanze von *A. tanacetarius* tritt häufig in kleineren Gruppierungen auf, zwischen denen große Abstände liegen können. Die Dispersion von Parasitoiden unterliegt erheblichen Risiken, biotischer (Rosenheim, 1998; Völkl & Kraus, 1996; Weisser et al., 1994. Siehe auch Abschnitt 5.4.3) und abiotischer Art (Schwörer, 2001), so dass das verfrühte Aufgeben eines nutzbaren Patches hohe Energie- und Reproduktionseinbußen nach sich zieht sowie mit einem gesteigerten Mortalitätsrisiko einhergeht.

Auf die durchschnittliche Besuchszeit von Einzelpflanzen des Bestandes hatte die Wirtsdichte zwar insgesamt keinen Einfluss, bei qualitativer Differenzierung zwischen befallenen und unbefallenen Pflanzen erwies sich jedoch, dass erheblich mehr Zeit auf die infizierten Pflanzen verwendet wurde. Allerdings beschränkte sich dieser Effekt auf die Arten *A. absinthii* und *A. ervi*, *A. tanacetarius* dagegen besuchte Pflanzen unabhängig von der Befallssituation im Mittel gleich lang. Die vergleichsweise längere Besuchsdauer der erstgenannten Arten kann wiederum durch einen Attraktivitätseffekt erklärt werden, während die Ursache der Gleichbehandlung von dem Spezialisten in der unterschiedslosen Emission von Duftstoffen von befallenen und unbefallenen Rainfarn liegen könnte (Prof. Seifert, Universität Bayreuth, persönliche Mitteilung). Analog zu den Gesamtaufenthaltszeiten im Bestand resultierten auch höhere mittlere Besuchsdauern der sukzessiv aufgesuchten Pflanzen mit zunehmendem Grad an Wirtsspezialisierung.

Die Betrachtung der Besuchsdauern auf Einzelpflanzen des Bestandes bezieht sich hauptsächlich auf die Lokalisation von Blattlauskolonien auf dieser Ebene, während die Analyse zur Erschließung des Bestandes durch die Parasitoiden den Sucherfolg bezüglich des gesamten Versuchsareals betrifft, wobei die Anzahlen an besuchten Pflanzen die Vergleichsgrundlage bilden. Intraspezifisch blieb die Anzahl an insgesamt angesteuerten Pflanzen unabhängig von der Wirtsdichte, mit der Ausnahme des Parasitoiden *A. tanacetarius*, der bei genereller Abwesenheit von Wirten weniger Rainfarnsprosse besuchte. Der interspezifische Vergleich lieferte wesentlich höhere Besuchsfrequenzen für *A. ervi* als für *A. absinthii* und *A. tanacetarius*, das heißt mit zunehmender Spezialisierung reduzierte sich die Zahl besuchter Pflanzen pro Zeiteinheit. Erheblich aussagekräftiger gestaltet sich die qualitative Unterscheidung zwischen wirtsfreien und infizierten Pflanzen in Relation zu deren jeweiliger Verfügbarkeit im Bestand. Sowohl *A. tanacetarius* als auch *A. absinthii* steuerten verhältnismäßig mehr Pflanzen mit Wirten an als solche ohne Wirte, für *A. ervi* dagegen resultierte kein Unterschied. Allerdings erwies sich dies in hohem Maße bedingt durch die Freilassungspflanze, die stets Wirte beherbergte. Aufgrund der insgesamt geringen Besuchsfrequenzen bei den spezialisierteren Parasitoidenarten, wog der

anteilmäßige Einfluss der Freilassungspflanze schwer, während sich für *A. ervi* ein Ausgleich durch die größere Anzahl angeflogener Pflanzen ergab. Unter Ausschluss der ersten Pflanze resultierte sogar ein gegenläufiger Effekt, so dass von einer gezielten Ansteuerung von wirtsbesetzten Pflanzen in uniformen Beständen aus einer Wirtspflanzenart nicht gesprochen werden kann und zwar weder bei dem Generalisten noch bei den Spezialisten. Unter Freilandbedingungen scheint sich die Unterscheidung von befallenen und wirtsfreien Pflanzen und damit eine gezielte Präferenz gegenüber wirtsbesetzten Pflanzen erheblich schwieriger zu gestalten, als dies für die Suche im Olfaktometer beziehungsweise Windkanal (z. B. Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990) gezeigt werden konnte. Für *A. ervi* wiesen Du et al. (1998) und Powell et al. (1998) in Olfaktometer- beziehungsweise Windkanalstudien nach, dass von der Wirtsblattlaus *A. pisum* befallene Bohnenpflanzen (*V. faba*) gegenüber unbefallenen eindeutig bevorzugt aufgesucht werden. Die gerichtete Orientierung der Tiere soll anhand von herbivoren-induzierten volatilen Pflanzeninhaltsstoffen erfolgen. Die beiden artifiziellen Systeme bilden jedoch lediglich einen Ausschnitt aus der Wirklichkeit, der viele Faktoren unberücksichtigt lässt, mit der Folge eines begrenzten Aussagewertes der solcherart gewonnenen Erkenntnisse. In natürlichen Habitaten erhalten fouragierende Parasitoide beispielsweise keinen streng gerichteten Luftstrom von einer einzigen Duftquelle, sondern sehen sich Verwirbelungen und möglicherweise auch Signalquellen aus unterschiedlichen Richtungen ausgesetzt. Die Präzision der Orientierung erleidet infolgedessen erhebliche Beeinträchtigungen. Bereits in dem innerhalb dieser Arbeit verwendeten halbnatürlichen Ansatz, bei dem sich die Weibchen im Gewächshaus frei in einem flächigen Bestand aus Pflanzen bewegen konnten, kommt ein solcher direkter Attraktionseffekt befallener Pflanzen nicht zustande. Dies läuft konsistent mit der Studie von Schwörer & Völkl (2001).

Der generelle Sucherfolg der Parasitoidenweibchen, das heißt ob ein betreffendes Tier während des Versuchs überhaupt Wirtskontakt mit mindestens einem Ovipositionsversuch hatte, zeigte sich ebenfalls dichte-unabhängig. Dennoch bestanden zwischen den Parasitoidenarten große Differenzen, indem *A. ervi* in dieser Hinsicht die beste und *A. tanacetarius* die geringste Quote aufwies, *A. absinthii* hatte in Entsprechung des Grades an Wirtsspezifität eine Zwischenstellung inne. Der Erfolg verteilte sich dabei nicht gleichmäßig auf alle wirtsbesetzten Pflanzen, sondern trat gehäuft auf der Freilassungspflanze auf. Dies entspricht der durch die methodische Vorgabe bedingten statistischen Wahrscheinlichkeit. Mit dem Auffinden von wirtsbesetzten Pflanzen ist jedoch der Suchprozess noch nicht vollendet und der folgende Schritt in der Hierarchie der Wirtslokalisierung nach der Landung auf einer infizierten Pflanze war abhängig von der Situation und von Vorerfahrungen der Parasitoide. Obwohl auf der ersten Pflanze die Wirte vergleichsweise häufig lokalisiert werden konnten, war dieses Sucherfolgserlebnis deutlich

seltener bei folgenden infizierten Pflanzen, wobei zudem lediglich 10 - 27% der Weibchen eine weitere blattlaustragende Pflanze besuchten. Gemäß ihrer Fouragierstrategie wechselten zumindest für *A. ervi* Phasen einer erhöhten mit einer verminderten Wahrscheinlichkeit, die Wirte auf einer angesteuerten Pflanze auch zu finden, da in Abhängigkeit von dem zeitlichen Abstand zu einem vorhergegangenen Erfolgsereignis und von den Distanzen der Suchflüge eine Pflanze mehr oder weniger intensiv abgesucht wird (siehe auch Abschnitt 5.3.1).

In bezug auf das Ovipositionsverhalten hatte die Dichte der Wirte bei *A. tanacetarius* keinen Einfluss. Demgegenüber nahm die quantitative Nutzung der Blattlauskolonie durch *A. absinthii* mit wachsender Wirtsdichte zu. Noch stärker fiel dieser Effekt bei dem Parasitoiden *A. ervi* aus. Dieses Muster war zum großen Teil zurückzuführen auf den höheren Erfolg auf den Einzelpflanzen, indem die einzelnen Kolonien vermehrt ausgenutzt wurden, zu einem geringen Teil wirkte sich aber auch eine gestiegene Anzahl an gefundenen Kolonien aus. Insgesamt resultierte dadurch für *A. ervi* ein Einfluss der Wirtsdichte auf den Parasitierungserfolg, der bei hoher Wirtsdichte eine signifikante Zunahme verzeichnete. Ein entsprechender Effekt konnte weder für *A. absinthii* noch für *A. tanacetarius* nachgewiesen werden, vorwiegend wegen einer allgemein sehr geringen Anzahl an Ovipositionen. Dass eine erfolgreich lokalisierte Blattlauskolonie, unabhängig von der Parasitoidenart, nur teilweise parasitiert wurde, kann mehreren Ursachen zugeschrieben werden. Einen bedeutsamen Faktor stellt in dieser Hinsicht die Parasitierungsstrategie vieler *Aphidius*-Arten dar, Eier nicht in zu großer Häufung zu deponieren (vgl. Mackauer & Völkl 1993, Völkl 1996). Als Grund hierfür kann das infolge lokal gehäufte Gelege ansteigende Gefahrenpotential für die Nachkommenschaft durch Predatoren oder Hyperparasitoide angeführt werden, weil dadurch die Evolution in Richtung der genannten Eiablagestrategie wirken würde. Demgemäß tendieren die Parasitoide dazu, das Risiko zu streuen anstatt die Eier in dichteabhängiger Art und Weise zu positionieren (den Boer, 1968). Diesem Muster folgend werden nur wenige Eier pro Kolonie gelegt, um anschließend eine neue Ressource aufzusuchen. Außerdem spielen Verteidigungsstrategien der Wirte in diesem Zusammenhang eine bedeutende Rolle. Dies kommt zustande, indem die Abwehr nicht auf die betroffenen Individuen beschränkt bleibt, welche sich gegen Predatoren und Parasitoide durch Stoßen mit den Beinen wehren beziehungsweise dispergieren oder sich von der Pflanze fallen lassen und somit den Feinden entkommen können. Denn mit spezifischen flüchtigen Bestandteilen des Siphoniensekrets, das gleichfalls gegen Parasitoide eingesetzt wird, um deren Körperanhänge zu verkleben, wird die Ebene des Individuums überschritten. Die Volatile dienen als Alarmpheromone, deren funktionelle Folge das Fallenlassen weiterer Blattläuse derselben Kolonie ist (Losey & Denno, 1998). Durch diese Art des Abwehrverhaltens der Wirte ist weiterhin eine wesentliche Einschränkung der

Dichteabhängigkeit bedingt, da trotz erhöhter Verfügbarkeit nicht verhältnismäßig mehr Blattläuse zur Eiablage herangezogen werden können. Von Individuen einer Kolonie abgegebene Alarmpheromone ergehen als Warnung auch an alle zu diesem Zeitpunkt unbetroffenen Mitglieder im Nahbereich der Emissionsquelle. Im Rahmen der simulierten Koloniegrößen stellte dieser Mechanismus mit wachsender Anzahl an Mitgliedern eine verhältnismäßig effizientere Verteidigung im Sinne der gesamten Blattlauskolonie dar, was einen Beitrag zur Erklärung des verminderten Einflusses der Dichte leistet. In enger Verbindung damit steht die Abhängigkeit des Dichteeffekts von der Mobilität der Wirte, indem diese durch die Möglichkeit zur Dispersion oder zum Ausweichen bei einer Attacke erheblich eingeschränkt wird (Stiling, 1987).

Im Hinblick auf die Populationsdynamik von solitären Parasitoiden besteht zwar grundsätzlich eine Abhängigkeit von der Wirtsdichte (Starý, 1969), gründend in der Natur der Interaktion zwischen Parasitoid und Wirt. Auf ein Wirtsindividuum kommt ein Parasitoid. Dennoch kann für Wirt-Parasitoid-Systeme von Insekten keine prinzipielle Relation zu der Wirtsdichte hergestellt werden, wie aus dem Review von Stiling (1987) über 171 Studien zur Dichteabhängigkeit ersichtlich wird. Lediglich in 25% der Fälle resultierte eine dichteabhängige Parasitierung, für 23% ergab sich ein umgekehrter Einfluss der Wirtsdichte und bei 52% hatte dieser Faktor keinen Effekt. Die Ursache liegt darin, dass die Wirtsdichte als isolierter Einflussfaktor höchstens unter standardisierten Bedingungen im Labor, nicht jedoch in einer natürlichen Umgebung auftritt. Stattdessen ist sie in das komplexe Gefüge anderer Faktoren eingegliedert. Dazu zählen beispielsweise Klimabedingungen, das Wirken von Predatoren und Hyperparasitoiden sowie bestimmte Eigenschaften der Parasitoide selbst, wie Größe des Wirtskreises, Reproduktionskapazität oder Dispersionsverhalten (Starý, 1969). Auch die Selbstregulation der Wirtspopulation wirkt sich auf diese Interaktion aus, insbesondere durch Dispersion bei Blattlausarten mit fakultativer Migration während des Entwicklungszyklus. Durch das gesamte Zusammenspiel erfährt der Dichteeffekt unter Freilandbedingungen oftmals erhebliche Verschleierungen. Zusammenfassend haben Parasitoide zwar Einfluss auf die Regulierung der Wirtspopulation und sind demnach dichteabhängig, sie sind jedoch lediglich Teil eines Gesamtsystems aus vielen unterschiedlichen Einflussfaktoren. Deshalb lässt sich der Effekt wahrscheinlicher experimentell unter Ausschaltung aller übrigen Faktoren nachweisen, da das Fouragierverhalten der Parasitoide durch den Wegfall der für das Freiland charakteristischen Störfaktoren keiner Begrenzung mehr unterliegt (Stiling, 1987). Außerdem erhält in dieser Hinsicht der Einsatz von Parasitoiden als dichteregulierende Maßnahme im Rahmen des integrierten Pflanzenschutzes eine neue Dimension. Denn im angewandten Bereich reduziert sich die Vielzahl an Einflussfaktoren oftmals, da Agrarökosysteme in der Regel und Monokulturen im Besonderen eine deutlich geringere Komplexität aufweisen als dies bei

natürlichen Habitaten der Fall ist. Als weiteres Anwendungsgebiet weisen Gewächshäuser ebenfalls eine verhältnismäßig reduzierte Situation auf, was die Prognostizierbarkeit von Maßnahmen erhöht. Insgesamt bleibt jedoch die Vorhersage von Erfolg bei Programmen zur biologischen Bekämpfung von Herbivoren stets riskant (Murdoch et al., 1985) und der Grundsatz der biologischen Schädlingsbekämpfung, dass natürliche Feinde ihr Verhalten an die herrschenden Dichteverhältnisse anpassen, womit ein Anstieg der Wirtsdichte eine zunehmende Parasitierung zur Folge hätte (Huffaker et al., 1971), kann durch zahlreiche Einwirkungen erheblich beeinträchtigt werden.

Weiterhin variiert die Einflussgröße der Wirtsdichte in Abhängigkeit einiger Charakteristika der Parasitoide als auch der Wirte. Laut Stiling (1987) sollte sie sich stärker auf Parasitoide von monophagen als von polyphagen Wirten auswirken, da aufgrund des eingeschränkten Wirtspflanzenkreises die Wirtsvorkommen leichter auffindbar sind. In analoger Weise betrifft dies die Gegenüberstellung von mono- beziehungsweise polyphagen Parasitoiden. Als Grund wird angeführt, dass monophage Parasitoide schnell auf die Dichte ihres einzigen Wirtes reagieren, während polyphage Parasitoide eher auf die durchschnittliche Gesamtdichte von allen Wirten reagieren könnten (Huffaker et al., 1971; Stiling, 1985), wodurch sich die Regulierung einer Wirtsart bei letzteren abschwächen würde. Allerdings bestehen bei polyphagen Parasitoidenarten oftmals Präferenzen gegenüber bestimmten Wirtssystemen. Als Folge können auch hier dichteabhängige Interaktionen durch Adaption auf einzelne Wirtsarten auftreten. In bezug auf die arretierende Wirkung entsprechend der steigenden Attraktivität eines Bestandes bei höherer Wirtsdichte konnte diese Hypothese bestätigt werden. Dieser Effekt war bei dem monophagen Parasitoiden *A. tanacetarius* am stärksten ausgeprägt. Der Erfolg von den Parasitoiden mit engem Wirtsspektrum ließ sich dagegen nicht in analoger Weise steigern.

Fazit: Ob Parasitoiden einen regulierenden Faktor für eine Wirtspopulation darstellen und ob die Interaktionsgrößen dichteabhängig sind, unterliegt einer Vielzahl an Bedingungen. Anstelle von verallgemeinerten Aussagen tritt deshalb die Beleuchtung einiger Zusammenhänge aus unterschiedlichen Blickwinkeln. Aus Perspektive der Parasitoide ist ein positiver Effekt einer steigenden Wirtsdichte zu verzeichnen. Die Wahrscheinlichkeit der Wirtsfindung nimmt zu, indem das lohnendere Areal durch spezifische Signale kenntlich ist, mit der Folge eines räumlich arretierenden Effekts auf die Weibchen. Insgesamt wird in einem Pflanzenbestand zeitintensiver foragiert, in dem quantitativ mehr Wirte verfügbar sind. Dieses Muster zeichnete sich für Parasitoide mit höherer Wirtsspezialisierung stärker ab, das heißt die Spezialisten reagierten ausgeprägter auf die Wirtsdichte. Außerdem könnte sich ein langfristiger Einfluss einstellen, der die Ebene der Fitness einzelner Parasitoide übersteigt. Im Sinne einer Art Vorsorge könnte die höhere Wirtsdichte eine bessere Ausgangssituation für nachkommende Generationen bedeuten. Schließlich haben

Parasitoide nicht die Intention, Wirtspopulationen vollkommen zum Erliegen zu bringen, da diese Strategie ihren eigenen Untergang implizieren würde. Es kann dementsprechend eher von einer Nivellierung als von einer Ausschaltung von Wirtsvorkommen ausgegangen werden. Aus Sicht der Wirte nehmen Parasitoide oftmals keinen dichteabhängigen regulierenden Faktor ein. Demnach zeigt sich die Mortalität der Wirte durch Parasitoide und auch durch Predatoren unabhängig von der Dichte der Wirte (Romstöck-Völkl, 1990). Bedingung hierfür ist allerdings, dass der Anstieg der Wirtsdichte aufgrund größerer Kolonien und nicht durch eine höhere Anzahl an Kolonien in einem bestimmten Gebiet zustande kommt¹. Für phytophage Insekten existiert bezüglich der Dichteabhängigkeit vielmehr ein "bottom-up" Effekt, das heißt von der darunter befindlichen trophischen Ebene der Wirtspflanze (Stiling, 1988). Zumindest hat die Wirtspflanze in dieser Hinsicht einen deutlich stärkeren Einfluss als die natürlichen Feinde der Herbivoren, welche ihren Beitrag als "top-down" Regulatoren leisten.

5.1.2 Der Einfluss der Wirtverteilung: Aggregation von Wirtskolonien

Nicht nur die Dichte, sondern ebenfalls die Verteilung der Wirte in einem bestimmten Areal stellte einen bedeutenden Einflussfaktor für den Such- und Eiablageerfolg der Parasitoidenweibchen dar. Vorhandensein und Größe von Wirtsaggregationen sowie der Abstand zwischen den einzelnen Wirtsvorkommen wirkten sich maßgeblich auf das Fouragier- und Parasitierverhalten von *A. ervi* aus.

In den Versuchen mit einer gleichmäßigen Verteilung der Wirtskolonien in dem Pflanzenbestand zeigte sich, dass die untersuchten Parasitoidenarten bevorzugt auf einer benachbarten Pflanze landen. Insbesondere nach Sucherfolgserlebnissen war dies der Fall. Erst nach dem Besuch mehrerer Pflanzen ohne Wirtskontakt wurde ein Flug über eine weitere Distanz zurückgelegt und von diesem Punkt an wiederholt sich das Muster. Deshalb erzeugte die uniforme Verteilungsform verhältnismäßig geringe Fundraten von Blattlauskolonien. Im Gegensatz dazu resultierte ein signifikant höherer Erfolg bei einer Aggregation der Kolonien auf jeweils benachbarten Pflanzen. Angesichts eines geklumpten Vorkommens der Wirtskolonien konnten sowohl mehr befallene Pflanzen lokalisiert werden als auch insgesamt ein höherer Eiablageerfolg verzeichnet werden. Allerdings blieb dieser durch das spezifische Ressourcennutzungsmuster von *A. ervi* Weibchen restriktiert, bei dem nur ein geringer Teil der verfügbaren Wirte parasitiert wird (Mackauer, 1990). Dies trifft auf eine Vielzahl von Primärparasitoiden zu (Rosenheim & Mangel, 1994). Die Verteilungsform

¹ Innerhalb der Versuche der vorliegenden Arbeit erfolgte die Simulation der Wirtsdichte durch Variation der Koloniegöße bei gleicher Anzahl an Wirtskolonien in dem Pflanzenbestand.

mit einer großen Aggregation erwies sich am günstigsten für fouragierende *A. ervi* Weibchen. Mit zunehmend diffuser Verteilung verschlechterte sich die Situation für die Parasitoide. Erklärbar sind diese Zusammenhänge durch die Verteilung der Wirte im Freiland, die typischerweise aggregiert ist (Godfray, 1994; Houston & McNamara, 1986). Viele Blattlausarten treten nicht nur kleinräumig (Koloniebildung), sondern ebenfalls großräumig (Verteilung der Kolonien in einem Pflanzenbestand) geklumpt auf (Boeve & Weiss, 1998). Aufgrund dieser Verteilung potentieller Eiablagemöglichkeiten hat sich im Laufe der Evolution eine spezifische Suchstrategie herausgebildet (s. o.). Ovipositionaler Wirtkontakt bewirkt eine Verhaltensänderung der Parasitoidenweibchen. Es resultieren artabhängig entweder kürzere oder längere Aufenthaltszeiten in dem betreffenden Patch (Driessen & Bernstein, 1999). Weiterhin wird dies durch die Wirtsdichte determiniert, wobei eine insgesamt geringere Verfügbarkeit kürzere Verweildauern nach sich zog. Für *A. ervi* intensiviert sich durch Erfolg die Suche im Nahbereich (Nelson & Roitberg, 1995). Das quantitative Wirtsangebot wird aufgrund von Ovipositionen sowie anhand der Kairomon- und Synomonkonzentration beurteilt. Im Sinne eines optimalen Fouragierverhaltens (Charnov, 1976; Stephens & Krebs, 1986) fällt die Entscheidung, einen Patch zu verlassen (Übersicht bei van Alphen & Vet, 1986), durch gehäufte Konfrontation mit bereits parasitierten Wirten (Driessen & Bernstein, 1999; Nelson & Roitberg, 1995; Wajnberg et al., 2003) und mit wachsender Suchzeit ohne Erfolg seit der letzten Eiablage (Wang & Keller, 2003). Die anschließend angesteuerten, meist benachbarten Pflanzen wurden ebenfalls intensiver abgesucht, als Pflanzen ohne vorherigen Eiablageerfolg. Erst nach einiger Suchzeit ohne Wirtkontakt schwächte sich dies ab und es folgte ein Flug über eine größere Distanz. Ein solches "Zeitmanagement" ist in Anbetracht von zeit- und nicht eilimitierten Parasitoiden eine notwendige und effizienzsteigernde Einrichtung. Als Indiz für die Attraktivität eines Raumes, kann die gesamte Aufenthaltszeit in den unterschiedlichen Pflanzenbeständen dieses Resultat bestätigen. Wesentlich länger als bei gleichförmiger Distribution blieben die Tiere bei einer Klumpung aller wirtsbesetzten Pflanzen, die Form mit zwei entsprechend kleineren Aggregationen nahm wiederum eine Zwischenstellung ein.

Insgesamt steht das Ergebnis im Einklang mit der generellen Hypothese des "marginal value theorem" (Charnov, 1976), dass ein Parasitoid mit steigender Distanz zwischen den einzelnen Wirtsvorkommen länger in einem betreffenden Patch bleiben und mehr Wirte parasitieren sollte (Wang & Keller, 2003).

5.1.3 Die Bedeutung der Dauer des Blattlausbefalls für den Induktionsprozess zur Emission von Pflanzenduftstoffen

Weiterhin benötigt die Pflanze im Rahmen der Herbivorenabwehr einige Zeit für die Produktion und Emission der Volatile nachdem ein Befall auftritt. Sofern die Orientierung von Parasitoidenweibchen von diesen flüchtigen Duftstoffen abhängt (Du et al., 1996; Du et al., 1998; Powell et al., 1998), kann eine gezielte Lokalisation der Wirte erst nach dieser Phase erfolgen. In dem untersuchten System aus mit *A. pisum* infizierten Rotkleeplanzen scheinen zwei Stunden für die Induktion des chemischen Prozesses auszureichen. Es resultierten keine merklichen Unterschiede im Vergleich mit seit zwei Tagen befallenen Beständen. Dennoch wurden in den übrigen Experimenten ausschließlich Pflanzen mit der längeren Infestationszeit eingesetzt, da die entsprechende Zeitspanne vom Befall bis zur Emission spezifischer Inhaltsstoffe je nach Pflanzen- und Schädlingsart sowie durch die Befallsintensität variieren kann. Ab erstmaliger Emission werden die Duftsignale hauptsächlich während des Tages ausgeschüttet. Dies könnte auf einer zeitlichen Abstimmung auf die tagaktiven natürlichen Feinde der Pflanzenschädlinge beruhen (Turlings et al., 1995).

5.2 Die Einflussebene der Pflanze auf das Fouragierverhalten und die Ressourcennutzung von Parasitoidenweibchen

5.2.1 Der Einfluss der Konstellation des Pflanzenbestandes aus Wirts- und Nichtwirtsarten

Für Parasitoide von phytophagen Wirten setzt sich ein Habitatsausschnitt aus Pflanzenarten, die potentiell Wirte beherbergen (Wirtspflanzen), und aus Pflanzenarten, die keine Futterstätte für Wirtstiere darstellen (Nichtwirtspflanzen) sowie aus zur Eiablage irrelevanten Elementen zusammen. In Abhängigkeit von der Konstellation dieser Teilelemente und von der tatsächlichen Verfügbarkeit von Wirtsorganismen auf den betreffenden Pflanzen variiert der Anteil an potentiellen Eiablageplätzen bezüglich einer Parasitoidenart. Die individuelle Fitness einzelner Parasitoidenweibchen und damit die Populationsdynamik der jeweiligen Art dürften angesichts einer komplexen Umwelt durch den quantitativen Anteil geeigneter Systemkomponenten und deren räumlicher Verteilung in erheblicher Weise geprägt sein. Eine aktuelle Fouragierarena eines Parasitoiden kann aus vorwiegend einer oder wenigen Wirtspflanzenarten bestehen. In diesem Fall handelt es sich um sogenannte "uniforme" Habitatsausschnitte, die insbesondere durch die Gestaltung des Menschen von Agrarbau-

und Waldwirtschaftsflächen in Form von Monokulturen entstehen. Als Beispiele können an dieser Stelle Getreide- und Luzernfelder oder Kiefernwälder angeführt werden, welche jeweils für eine Vielzahl an Blattlausarten und deren hymenoptere Parasitoide als Lebensraum dienen. Ohne menschliche Einflussnahme zeichnet sich die Natur meist durch eine höhere Diversität aus und es entstehen Abschnitte, die sich sowohl aus Wirts- als auch Nichtwirtspflanzenarten zusammensetzen. Solche "artenreiche" oder "oligoflorale" Bereiche sind beispielsweise Magerwiesen, Brachflächen oder Wald- und Wegesränder. Während fouragierende Parasitoide in einheitlichen Beständen aus einer Wirtspflanze bei Suchflügen stets wieder auf einer potentiell geeigneten Pflanze landen, tritt in gemischten Beständen die Schwierigkeit hinzu, ebenfalls auf Nichtwirtspflanzen zu treffen. Deshalb erweist es sich in einer komplexen Umwelt für die Schlupfwespen als vorteilhaft, entweder Wirtsarten direkt erkennen beziehungsweise Nichtwirtsarten meiden zu können, da die Suchzeit auf letzteren als verlorene Lebenszeit der Parasitoide angesehen werden kann und damit die Fitness der Tiere beeinträchtigt. Den Besuch von Nichtwirtspflanzen unterlassen beziehungsweise möglichst frühzeitig abbrechen zu können, steht daher im Sinne, das Fouragierverhalten zu optimieren.

Da sich entsprechend des Grades an Wirtsspezialisierung der Parasitoide auch die Anzahl an Wirtspflanzenarten ändert, spielt diese Eigenschaft der Schlupfwespen in diesem Kontext eine große Rolle. Für monophage Parasitoide ist die theoretische Wahrscheinlichkeit, auf eine Wirtspflanze zu treffen, vergleichsweise geringer, mit steigender Generalisierung der Tiere erhöht sie sich. Indem Parasitoide in der Regel auf einer Wirtspflanze oder zumindest in der Nähe eines Wirtspflanzenvorkommens aus ihrer Blattlausmumie schlüpfen, relativiert sich dieser rein statistische Wert.

Das direkte Vorfinden von Nichtwirtspflanzen beziehungsweise die Wahrnehmung deren volatiler Duftstoffe könnte Einfluss auf die Fouragierstrategie der Parasitoide nehmen, wobei Unterschiede zwischen Generalisten und Spezialisten gut möglich sind. Deshalb wurde für das Suchverhalten und den Parasitierungserfolg ein interspezifischer Vergleich in Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung der Blattlausparasitoide angestellt.

Insgesamt stellen Allelochemikalien einen entscheidenden Faktor bei der Lokalisation des Wirtshabitats und der Wirte von Parasitoiden dar (Vinson, 1991; Vet & Dicke, 1992). Die Orientierung der Parasitoide erfolgt zu einem wesentlichen Anteil anhand von herbivoren-induzierten, volatilen Pflanzenemissionen, insbesondere bei mittleren und großen Distanzen ist die olfaktorische Komponente vorrangig.

Dass die Bedeutung der Pflanze innerhalb der Wirtssuche von Blattlausparasitoiden überhaupt so hoch gehandelt wird, liegt an dem Wahrnehmbarkeits-Verlässlichkeits-Dilemma (Vet et al., 1991, 1995), dem Parasitoide bei der Lokalisation ihrer Wirte ausgesetzt

sind. Die zur Verfügung stehenden Informationen von Wirt oder Pflanze besitzen jeweils nur eine der beiden Qualitäten. Die Wirte selbst beziehungsweise direkte Faktoren dieser weisen zwar eine hohe Verlässlichkeit auf, sind jedoch aufgrund ihrer geringen Größe in Relation zu dem gesamten Fouragierraum schwer wahrnehmbar, so dass sich die Orientierung nicht allein auf Indizien der Wirte stützen kann. Insbesondere betrifft dies die Fernorientierung. Obgleich von den Wirtspflanzen an sich stets Volatile ausgesendet werden (Schoonhoven et al., 1998; Visser, 1986) und diese Emissionen im Gegensatz zu den Wirten gut wahrnehmbar sind, bieten sie als indirekte Informationsquelle jedoch keine verlässliche Angabe über die tatsächliche Anwesenheit von Wirtstieren. Sowohl die Wirte als auch die Pflanzen stellen jeder für sich daher keinen entscheidenden Faktor innerhalb der Fernorientierung der Parasitoide dar (Guerrieri et al., 1993). Aus diesem Dilemma führen mehrere Teillösungen. Mit der Verwendung herbivoren-induzierter Synomone der Pflanze ergibt sich eine tritrophische Lösung. Zahlreiche Pflanzenarten reagieren auf den Befall mit Herbivoren nicht nur mit einer relativ zu ihrer Biomasse höheren Freisetzung von Volatilen (Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990) und sind dadurch leichter wahrnehmbar (Vet & Dicke, 1992), sondern außerdem mit der Produktion und Emission einer spezifischen Duftstoffkomposition, welche den Parasitoiden zur Orientierung dienen können (Übersicht bei: Dicke, 1994; Dicke & Vet, 1999; Turlings et al., 1993; Vet & Dicke, 1992). Dabei werden olfaktorische Komponenten freigesetzt, die nicht in der Emission intakter Pflanzen enthalten sind (De Moraes et al., 1998; Dicke et al., 1990; Dicke & Vet, 1999; Takabayashi et al., 1991; Turlings et al., 1990). Die Spezifität der Pflanzenduftstoffe bezieht sich weitergehend einerseits auf die Art der Beschädigung, wodurch sich das Duftbouquet erheblich unterscheidet, je nachdem ob eine rein mechanische Schadensursache oder Herbivorenfrass vorliegt (Boland et al., 1999; Dicke et al., 1990; Paré & Tumlinson, 1997; Takabayashi & Dicke, 1996; Tumlinson et al., 1999; Turlings et al., 1990). In Folge von mechanischen Verletzungen des grünen Pflanzengewebes emittieren Pflanzen sogenannte "green leaf volatiles" (Whitman & Eller, 1990). Die Saugaktivität von Blattläusen führt dagegen nicht zu derartigen Beschädigungen (Prado & Tjallingii, 1994; Tjallingii & Hogen Esch, 1993), außerdem sind sie nur von kurzer Dauer (Steinberg et al., 1993), weshalb für Blattlausparasitoiden diese Duftstoffkomponente keine bedeutende Rolle spielen dürfte (Micha & Wyss, 1995). Die Antwort der Pflanze auf die Phytophagen ist weitaus komplexer als die reine Reaktion auf eine Verletzung des Gewebes, da spezifische, mit den Schädlingen assoziierte Substanzen als Auslöser reaktiver Mechanismen fungieren (Alborn et al., 1997; Korth & Dixon, 1997; Sticher et al., 1997; Turlings et al., 1993). Auf diese Weise sind beispielsweise bestimmte Stoffe im Speichel der Pflanzenschädlinge anteilig verantwortlich für die spezifische Antwort der betroffenen Pflanze (Karban & Baldwin, 1997; Tumlinson et al., 1999; Turlings et al., 1993a). Darin liegt zum anderen die spezifische

Antwort bezüglich der jeweiligen Schädlingsart begründet (Du et al., 1998; Turlings et al., 1998). Indem das emittierte Duftbouquet sowohl pflanzen- als auch herbivoren-spezifisch ist (Dicke, 1994; Dicke & Takabayashi, 1991; Meiners et al., 2000; Turlings et al., 1993), erhalten die durch Wirtsinduktion neu produzierten Stoffe ebenfalls das Prädikat der Verlässlichkeit für suchende Parasitoide. Zudem werden diese Volatile über einen längeren Zeitraum hinweg von der Pflanze abgegeben und sind entsprechend verfügbar (Dicke, 1994; Turlings et al., 1991). Die induzierten Pflanzenemissionen vermitteln demzufolge herbivoren-spezifische Informationen, welche für entsprechende Parasitoidenarten nutzbar sind. Für viele Arten wird berichtet, zwischen einer wirtsbefallenen Pflanze und einer unbefallenen Pflanze der gleichen Art unterscheiden zu können (De Moraes et al., 1998; Du et al., 1998). Allerdings besteht dieser tritrophe Funktionszusammenhang der Synomonproduktion nicht grundsätzlich bei allen Pflanzenarten (Dicke et al., 1999). Beim Rainfarn beispielsweise scheint eine solche aktive Abwehrstrategie nicht gegeben zu sein, zumindest resultieren aus der Emissionsanalyse keine Unterschiede zwischen befallenen und unbefallenen Sprossen (Prof. Seifert, persönl. Mitt.). Hingegen muss in diesem Zusammenhang dem methodischen Einwand von Pickett (1990, et al., 1998) Beachtung geschenkt werden, welcher in der Nachweisbarkeit emittierter Duftstoffe mittels elektrophysiologischer Analyse kombiniert mit gaschromatographischer Spektrometrie Grenzen sieht. Eventuell vorhandene Differenzen können möglicherweise zwar nicht aufgezeigt werden, jedoch durch das sensible chemosensorische System von Arthropoden ausgewertet werden. Die Wahrnehmbarkeit pflanzlicher Volatile erfährt weiterhin bei vielen Arten eine Steigerung, indem die Antwort der Pflanze systemisch erfolgt. Auf diese Weise werden Synomone nicht nur von dem betroffenen Pflanzenteil, sondern von der gesamten Pflanze freigesetzt (Dicke et al., 1990, 1993; Guerrieri et al., 1999; Potting et al., 1995; Röse et al., 1996; Turlings & Tumlinson, 1992). Teilweise produzieren sogar nichtbetroffene Nachbarpflanzen Abwehrstoffe, welche die Attraktion von Feinden der Schädlinge bewirken, das heißt die systemische Antwort weitet sich auf andere, konspezifische Pflanzen aus (Arimura et al., 2000; Chamberlain et al., 2001; Dicke et al., 1990; Karban & Baldwin, 1997). Dieser Mechanismus beruht auf der Aufnahme von über die Luft transformierten Emissionskomponenten befallener Pflanzen und liefert somit ein Beispiel für interpflanzliche Kommunikation. Der Eigenschutz der Pflanzen erfolgt demnach unter Umständen auf einer breiteren Basis als auf der von Einzelpflanzen. Im Hinblick auf das Fouragierverhalten von Parasitoidenweibchen kann sich diese Strategie positiv auf die Pflanzen auswirken, da die sichere Lokalisation befallener Einzelpflanzen ohnehin in der Regel nicht gewährleistet ist und sich auf diese Weise die Wahrscheinlichkeit der Parasitierung der Herbivoren erhöht, indem zunächst mehr Parasitoiden angelockt werden und weiterhin deren Arretierung in dem Bereich gesteigert wird.

Viele Verhaltensstudien belegen die Orientierung anhand von phytophagen-induzierten Pflanzenvolatile zur Lokalisation der Wirte (Übersicht bei: Dicke & Vet, 1999; Sabelis et al., 1999; Takabayashi & Dicke, 1996; Turlings et al., 1995). Die Attraktionswirkung auf Parasitoidenweibchen konnte dabei nicht nur in geschlossenen Systemen nachgewiesen werden (Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990), sondern ebenfalls durch semi-natürliche Ansätze (Janssen, 1999; Steinberg et al., 1992) und Feldstudien (Drukker et al., 1995; De Moraes et al., 1998) bestätigt werden. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit weisen jedoch auf einige Schwierigkeiten hin, denen die Parasitoide bei der Wirtssuche im Freiland im Vergleich zu der Situation im Olfaktometer beziehungsweise im Windkanal ausgesetzt sind. Die Bedeutung der Pflanzenduftstoffe erfährt dadurch keine Einschränkung, doch wirkt sich ein komplexeres Bedingungsgefüge negativ auf den Such- und Parasitierungserfolg der Schlupfwespen aus. Welche der bisher bekannten 20 – 200 emittierten Pflanzenduftstoffe (Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990, 1995) für die gerichtete Orientierung der Parasitoide verantwortlich sind, ist nur für einzelne Systeme bekannt. Mittels eines kombinierten methodischen Ansatzes aus einer elektrophysiologischen, chemosensorischen Analyse und Gaschromatographie kann die auslösende Wirkung bestimmter Substanzen überprüft werden. Du et al. (1998) konnten als attraktive Substanzen für *A. ervi* 6-Methyl-5-Hepten-2-on, Linalol, (E)- β -Ocimen, (E)- β -Farnesen und andere aus der Emission von *A. pisum* besetzten *V. faba* Pflanzen bestimmen. Die zwei Komponenten 6-Methyl-5-Hepten-2-on und Geraniumsäure fehlten dagegen in der Duftemission von nichtwirts-besetzten *V. faba* und können folglich als entscheidende Faktoren innerhalb der Orientierung von *A. ervi* angesehen werden, obwohl sie in anderen Versuchen gleichzeitig als Repellent wirkten (Völkl et al. 1994, Hübner & Dettner 1999). Aus Sicht der Methodenwahl können daher artifizellere Verfahren zur Klärung von Detailspekten dienen, bieten jedoch keinen ausreichenden Ersatz für die Erforschung der Tiere in möglichst natürlichem Kontext, da mit der Vereinfachung in der Regel Verfälschungen einhergehen.

Die Erfahrung der Tiere spielt bei der Lokalisation von Wirtspflanzen eine wichtige Rolle (siehe Abschnitt 5.3.2). Nicht nur spezifische volatile Pflanzeninhaltsstoffe können gelernt werden, sondern auch Nebenprodukte der Wirt-Pflanze-Interaktion, wie beispielsweise die Ausscheidungen der Wirte (Fukushima et al., 2001), im Falle von Blattläusen Honigtauabscheidungen. Insgesamt fungieren gelernte Faktoren als Hilfe innerhalb der Erkennung geeigneter Pflanzen, welche in einer komplex gestalteten Umwelt lokalisiert werden müssen, um Eiablagestätten zu finden und damit den Reproduktionserfolg der Parasitoidenweibchen zu sichern. Assoziatives Lernen als wichtigste Lernform bei hymenopteren Parasitoiden (Turlings et al., 1993) weist durch die Möglichkeit der Verlinkung verlässlicher mit wahrnehmbaren Stimuli einen weiteren Weg aus dem Wahrnehmbarkeits-

Verlässlichkeits-Dilemma auf (Vet et al., 1995). Die Parasitoidenweibchen erlernen beim Kontakt mit ihren Wirten durch Assoziation bestimmte flüchtige Emissionen aus dem Pflanze-Wirt-Komplex. Voraussetzung für eine Attraktionswirkung der spezifischen Volatile ist daher die Erfahrung mit dem gesamten Wirtssystem (Micha & Wyss, 1995), aber auch angeborene Komponenten sind in dem Zusammenspiel erforderlich (Turlings et al., 1993). Die Erfahrung beeinflusst das Fouragierverhalten nicht nur durch die Variabilität der Antwort und durch Änderungen von Präferenzen zur zeitabhängigen Adaption an das momentan verfügbare Wirtsangebot, sondern ebenso durch Erweiterung der verwendeten Stimuli, indem ursprünglich bedeutungslose Reize mit Information belegt werden (Beta-Konditionierung). Dass Parasitoide neue Reize erlernen können, wiesen Lewis & Tumlinson (1988) für olfaktorische Stimuli nach und Wäckers & Lewis (1994) für visuelle Stimuli. Außerdem kann Erfahrung die Änderung der Antwort gegenüber bestimmten Reizen bewirken, sofern eine Belohnung beziehungsweise keine Belohnung erfolgt (Alpha-Konditionierung). Als belohnend kann beispielsweise die Durchführung einer erfolgreichen Oviposition empfunden werden (Vet et al., 1995).

Im Rahmen der Tests zur Untersuchung des Einflusses der Pflanzenbestandszusammensetzung hatten alle Parasitoidenweibchen Erfahrung mit dem entsprechenden Wirtssystem, so dass die Reaktion mit Hilfe gelernter Faktoren potentiell ermöglicht war.

Die Gesamtaufenthaltsdauer in der Versuchsarena kann durch die Habitatstruktur beeinflusst werden, indem einerseits ein artenreicher Pflanzenbestand einen geringeren Grad an Attraktivität für ein Parasitoidenweibchen aufweist, da weniger potentielle Wirtspflanzen pro Fläche zur Verfügung stehen und es somit rentabler wäre, dort weniger Zeit zu verbringen. Andererseits könnte mehr Zeitinvestition nötig sein, um Wirtspflanzen ausfindig zu machen. Die gegenseitige Abschwächung dieser beiden Effekte könnte bei den beiden spezialisierteren Arten *A. tanacetarius* und *A. absinthii* dafür verantwortlich sein, dass keine intraspezifischen Unterschiede bezüglich der mittleren Gesamtaufenthaltszeiten resultierten. Dies kann aber ebenso gut auf andere Ursachen zurückgeführt werden, wie beispielsweise dass für sie die Anwesenheit von Wirtspflanzen an sich ein ausreichendes Kriterium für eine intensive Untersuchung des Gebietes darstellen könnte. Dagegen reagierte *A. ervi* in Gegenwart von Nichtwirtspflanzen mit vergleichsweise geringeren Aufenthaltszeiten. Eine Erklärungsmöglichkeit besteht darin, dass der polyphage Parasitoid den oligofloralen Bestand aufgrund der Nichtwirtspflanzen als weniger attraktiv beurteilt und ihn verlässt, ohne die darin befindlichen Ressourcen zu nutzen, obwohl stets gleich viele Wirte zur Verfügung standen. Die Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen kann direkt über deren Besuch oder indirekt via volatiler Pflanzenduftstoffe indiziert werden. Auch wenn dieser Effekt lediglich bei

A. ervi signifikant ausgebildet war, bestand dennoch generell die Tendenz von zunehmenden Aufenthaltszeiten vom uniformen zum oligofloralen Wirtspflanzenbestand, während sie in Gegenwart von Nichtwirtspflanzen reduziert war. Längere Aufenthaltszeiten im Bestand aus zwei Wirtspflanzenarten im Vergleich zu dem aus nur einer Art könnte die geringere Attraktivität von Monokulturen widerspiegeln, welche unter anderem mangels Alternativwirte beziehungsweise adäquater Futterquellen für adulte Parasitoide entsteht (Powell, 1986). Beim Vergleich der Arten zeigt sich eine Differenz zwischen dem Generalisten und den beiden Spezialisten, indem mit abnehmendem Wirtskreis gesteigerte Aufenthaltszeiten einhergehen. Ein Areal, in dem Wirtspflanzen verfügbar sind, wird als umso lohnender betrachtet und deshalb länger besucht, je geringer die Auswahl an Wirten und zugehörigen Pflanzen ist. In analoger Weise spiegelt sich dieses Muster auf der Ebene von den Einzelpflanzen wider, jedoch ergaben sich hier keine intraspezifischen Unterschiede der Besuchsdauern in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes.

Um das Fouragierverhalten näher zu charakterisieren, ist die Erschließung des Habitatausschnitts durch die Weibchen sowohl in quantitativer als in qualitativer Sicht von großer Wichtigkeit. Rein quantitativ betrachtet besuchten *A. tanacetarius* und *A. absinthii* unabhängig von der Bestandszusammensetzung relativ wenig Pflanzen. *A. ervi* frequentierte in Anwesenheit von Nichtwirtsarten zwar ähnlich viele Pflanzen, in Beständen ausschließlich aus Wirtspflanzen hingegen fiel die Anzahl angeflogener Pflanzen deutlich höher aus. Die Gegenwart von Nichtwirtspflanzen hat demnach negative Konsequenzen für den polyphagen Parasitoiden, da die Erschließung eines betreffenden Areals eingeschränkt ist und folglich die Wahrscheinlichkeit auf Erfolg sinkt. Aufschlussreicher für die jeweiligen Fouragierstrategien der einzelnen Parasitoidenarten gestaltet sich die qualitative Analyse unter Differenzierung zwischen Wirts- und Nichtwirtspflanzen (siehe Abschnitt 5.3.1). Während *A. ervi* auch Nichtwirtspflanzen zu einem vergleichsweise hohen Anteil anflieg, konnten diese von den spezialisierteren Arten von vorneherein gemieden werden, am extremsten von dem monophagen *A. tanacetarius*. Dies deutet auf einen starken Einfluss von volatilen pflanzenspezifischen Komponenten bei der Fernsuche (zwischen Pflanzen) hin, und weniger auf die Bedeutung von wirtsinduzierten Stoffen. Allerdings vermochte auch *A. ervi* auf Nichtwirtspflanzen deutlich weniger Suchzeit zu verbringen als auf Wirtspflanzen. Außerdem verweilte *A. ervi* als einzige der untersuchten Arten tendentiell längere Zeit auf blattlaus-besetzten als auf unbefallenen Pflanzen. Dass dies bei den anderen Schlupfwespen nicht der Fall war, kann eventuell auf den Mangel an Unterschieden im Duftangebot ihrer Wirtspflanze *T. vulgare* zurückgeführt werden, denn unabhängig von der Befallssituation resultiert das gleiche Muster der Duftstoffabgabe (Prof. Seifert, persönl. Mitt.). Die Ursache des erheblich verringerten Sucherfolgs angesichts der bloßen Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen im Bestand liegt vermutlich darin, dass die

Einzelpflanzen unter diesem Umstand allgemein schneller wieder verlassen wurden und dadurch die Wahrscheinlichkeit sinkt, eine vorhandene Blattlauskolonie zu lokalisieren.

Eine unterschiedliche Pflanzenzusammensetzung dürfte sich auf den Such- und Parasitierungserfolg von Parasitoidenweibchen auswirken, indem dieser in Lebensräumen mit ausschließlich Wirtspflanzenarten potentiell höher ist. Im Falle der Meidung von Nichtwirtspflanzen spielt dieser negative Effekt eine verminderte Rolle. Dies kommt als Grund in Betracht, dass die Ressourcennutzung bei allen untersuchten Parasitoidenarten unabhängig von der Konstellation des Fouragierraumes erfolgte.

Insgesamt tragen die großen interspezifischen Differenzen in Abhängigkeit von der Konstellation des Pflanzenbestandes weiterhin zum Verständnis der unterschiedlichen Suchstrategien bei (siehe auch Abschnitt 5.3.1). Die Spezialisten konzentrieren sich hauptsächlich darauf, ausschließlich Wirtspflanzen aufzusuchen, während auf den Generalisten die allgemein gehandelte These zutrifft, die Wirte in der Regel auch zu lokalisieren, sobald sie sich auf einer Pflanze mit Wirten befinden. Diese Fähigkeit erfährt jedoch in Gegenwart von Nichtwirtspflanzen eine deutliche Einschränkung (s. o.).

Obgleich in unterschiedlicher Ausprägung, die hohe Bedeutung der Pflanze innerhalb des Fouragierverhaltens war allen untersuchten Parasitoidenarten eigen. In tritrophischem Zusammenhang wirkt sich die Pflanze als erste trophische Ebene auf alle nachgeschalteten Ebenen aus. Je nach Reichweite werden diese Effekte in die Kategorien "direkte" beziehungsweise "indirekte" Mechanismen eingeordnet (Price et al., 1980). Der direkte Einfluss auf die Herbivoren entsteht aufgrund einer Abwehrstrategie, bei der die Pflanze durch physiologische Veränderungen die nutritive Qualität für die betreffende Insektenart herabsetzt (Baldwin, 1988; Karban & Myers, 1989; Stout et al., 1998). Der indirekte Weg führt über die Nützlinge, hier haben sich komplexe Wirkmechanismen im Laufe der Evolution herausgebildet. Ein Beispiel stellt diesbezüglich die Nutzung von herbivoren-induzierten Pflanzenduftstoffen durch die Parasitoiden zur Lokalisierung von Ressourcen zur Eiablage dar (Turlings et al., 1991, 1998; Dicke et al., 1993; Rose et al., 1998). Mitglieder der dritten trophischen Ebene greifen auf Signale der ersten Ebene zurück, die allerdings ihre spezifischen Charakteristika und somit ihre Bedeutung und Verwendbarkeit für die Parasitoiden erst durch den Einfluss der zweiten Ebene erhalten. Dies wird als indirekte Abwehr der Pflanze bezeichnet, da durch die Emission von volatilen, olfaktorischen Reizen natürliche Feinde der Pflanzenschädlinge angelockt werden und auf diesem Wege der Pflanze zunutze kommen (Vet & Dicke, 1992; Agrawal, 1999). Im Vergleich zu Pradatoren bieten Parasitoide einen zwar zeitverzögerten, aber nachhaltigeren Schutz für die Pflanzen, da aus jeder vertilgten Blattlaus ein neuer Nützing hervorgeht. Dennoch hat selbst die Parasitierung durch koinobionte Schlupfwespen auch einen sofort wirksamen positiven Effekt

auf die Fitness der Pflanze, indem sich die Nahrungsaufnahme bei parasitierten Wirten gegenüber von gesunden erheblich reduziert zeigt (Guillot & Vinson, 1973; Harvey et al., 1999; Turlings & Fritzsche, 1999). Für eine ko-evolutorische Beziehung zwischen Wirtspflanze und Parasitoid und damit verbunden von einer aktiven Rolle der Pflanze sprechen sich, aufgrund der Neuproduktion und Emission von spezifischen Duftkompositionen, verschiedene Autoren aus (Mattiacci et al., 1994; Paré & Tumlinson, 1997; Turlings et al., 1995; Vinson, 1998).

Im Hinblick auf den Einsatz von Parasitoiden in der biologischen Schädlingsbekämpfung ergeben sich aus der hohen Relevanz olfaktorischer Reize für die Orientierung der Schlupfwespen zur Lokalisation ihrer Wirte verschiedene Schlussfolgerungen. Um ein Zielareal für die Nützlinge möglichst attraktiv zu gestalten und diese darin zu arretieren, können zusätzliche chemische Duftkomponenten dienen. Die spezifischen, herbivoren-induzierten Pflanzenduftstoffe weisen im natürlichen Wirkzusammenhang zwar die größte Attraktion auf die Antagonisten der Pflanzenschädlinge auf, da sie jedoch durch assoziatives Lernen zustande kommen, können gleichfalls ursprünglich fremde Stimuli mit Bedeutung belegt und auf diese Weise in Lockstoffe verwandelt werden (siehe Abschnitt 5.3.2). Die vorherige Konditionierung der Nutzinsekten kann im Rahmen eines integrierten Pflanzenschutzes zu einer merklichen Effizienzsteigerung führen.

Durch manipulative Verstärkung der von dem Pflanze – Wirt – Komplex ausgehenden Stoffkonzentration kann außerdem eine zeitliche Verschiebung des natürlichen Interaktionsprozesses erzeugt werden, um das verzögerte Erscheinen der Antagonisten der Phytophagen auf ein Minimum zu beschränken, mit der Folge das Bekämpfungspotential der Parasitoide zu steigern. Durch diese Synchronisation des Nützlings mit seiner Wirtspopulation wird eine unverzügliche Gegenmaßnahme bereits in der Initialphase des Schädlingsbefalls erreicht und wirkt somit im Sinne einer optimalen Schadenbegrenzung. Der Einsatz von spezifischen Semiochemikalien zur effizienzsteigernden Beeinflussung von Nutzinsekten kann insgesamt eine ökologisch orientierte Alternative zu synthetischen Schädlingsbekämpfungsmitteln mit Breitbandwirkung bieten.

5.3 Die Einflussebene der Parasitoide

5.3.1 Das Fouragierverhalten und Ressourcennutzung der unterschiedlichen Parasitoidenarten in Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung

Die großen Unterschiede im Fouragierverhalten und Parasitierungserfolg zwischen Primärparasitoidenarten mit einem engen beziehungsweise breiten Wirtsspektrum weisen auf generell verschiedene Suchstrategien zur Lokalisation von geeigneten Eiablagemöglichkeiten hin. Theoretisch erwächst mit steigender Spezialisierung die Notwendigkeit der Spezifität von Informationen über Identität, lokale Verfügbarkeit und qualitative Eignung der Wirte (Vet et al., 1993). Die Evolution von Fouragiertaktiken steht in direktem Zusammenhang mit der Gesamtheit an potentiell nutzbaren Pflanze-Wirt-Systemen bezüglich einer Wespenart. Über diesen Pool ist auch der verfügbare Informationsgehalt festgelegt (Vet & Dicke, 1992), wobei bei einem kleinen Wirtskreis die Signale sehr spezifisch sind. Für Generalisten dagegen steht eine weite Auswahl an Informationen zur Verfügung (Cortesero et al., 1997). Mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad der möglichen Wirtspflanzen und Wirte steigt die Variationsbreite der entsprechenden Kairomone und Synomone, zudem sind sekundäre Inhaltsstoffe und wirtsinduzierte Pflanzenduftstoffe in der Regel sowohl pflanzen- als auch herbivorenspezifisch (Dicke, 1994; Dicke et al., 1990; Karban & Baldwin, 1997; Turlings et al., 1993). Spezialisierte Parasitoiden dürften daher vergleichsweise spezifischere Signale zur Orientierung heranziehen, was im Vergleich des Spezialisten *Leptopilina boulardi* und des Generalisten *Leptopilina heterotoma* gezeigt werden konnte (Vet et al., 1993). Allerdings ist die Fähigkeit limitiert, auf spezifische Stimuli der Wirte zu reagieren (Turlings et al., 1995), wesentlich verlässlicher können Parasitoide zwischen induzierten Duftbouquets verschiedener Pflanzenarten differenzieren (Takabayashi et al., 1991; Dicke & Takabayashi, 1991; Turlings et al., 1993). Demgemäß scheinen Parasitoide bei der Fernorientierung zwar verschiedene Pflanzen auseinanderhalten zu können, jedoch zum Teil nicht unterschiedliche Wirtsarten auf ein und derselben Pflanzenart (Geervliet et al., 1996; Turlings et al., 1995). Das Erlernen von charakteristischen Faktoren des Wirtssystems kann in dieser Hinsicht insbesondere für polyphage Parasitoide als Hilfe dienen, sich in der Vielzahl an potentiellen Informationen auf die momentan verfügbaren zu konzentrieren. Durch die Wahrscheinlichkeit, mehr Erfahrungen mit häufig auftretenden Wirtssystemen zu sammeln, kann eine spezifischere Antwort und damit eine Effizienzsteigerung erfolgen. Aber auch Spezialisten können von dem Lernverhalten profitieren, da die angeborenen Komponenten zumindest bei einigen Arten keine spezifische Differenzierbarkeit auf der Wirtsebene garantieren (Geervliet et al., 1996).

Bei der Wirtssuche der untersuchten Parasitoidenarten führten in Abhängigkeit von dem Grad an Wirtsspezialisierung unterschiedliche Strategien zum Erfolg. In Entsprechung der jeweiligen Größe des Wirtsspektrums ergaben sich enge Parallelen zwischen den beiden spezialisierteren Arten, während diese sich deutlich von dem Generalisten unterschieden. Ebenfalls entsprechend der Wirtsspezialisierung, nahm die oligophage Art *A. absinthii* in der Regel eine intermediäre Stellung zwischen den beiden anderen Arten ein, jedoch mit Tendenz zu der monophagen Spezies. Von den Spezialisten wurden beinahe ausschließlich Wirtspflanzenarten angefliegen, Nichtwirtsarten konnten weitestgehend von vorneherein gemieden werden. Am extremsten traf dies auf die hochspezialisierte Parasitoidenart *A. tanacetarius* zu, einen geringfügig höheren Anteil von ungeeigneten Pflanzen steuerte die oligophage Art *A. absinthii* an. In dem seltenen Falle, dass trotzdem eine Landung auf einer Nichtwirtspflanze erfolgte, zeigten beide Wespenarten zusätzlich die Fähigkeit, diese sehr schnell wieder zu Gunsten einer Wirtspflanze zu verlassen. Die Besuchszeiten beschränkten sich jeweils auf ein wesentlich kürzeres Intervall als auf potentiell Wirte tragenden Pflanzen. Die Kombination dieser beiden Verhaltensweisen erzeugt ein Minimum an Suchzeit auf Pflanzen ohne jegliche Erfolgsaussicht. Bei der Ursache dieser relativ strikten Beschränkung auf Wirtspflanzen kann es sich entweder um die aktive Erkennung dieser oder um ein Meideverhalten gegenüber von ungeeigneten Pflanzen handeln. Da die Wirtspflanze von *A. tanacetarius* (Rainfarn) und auch die in den Experimenten verwendeten von *A. absinthii* (Rainfarn, Beifuss) ein stark ausgeprägtes, charakteristisches Duftstoffangebot besitzen, können sich die Parasitoide eventuell in ihrer Orientierung darauf stützen, was die Hypothese einer direkten Erkennung unterstreicht. Für Spezialisten bietet sich eine höhere Wahrscheinlichkeit, dass ein spezifisches Charakteristikum ihres Wirtssystems existiert, das sie zur Lokalisation nutzen können. Im Kontrast zu der beachtlich hohen Fundrate von Wirtspflanzen wurden die Wirte selbst nur zu einem geringen Anteil gefunden. Selbst bei der Suche auf einer wirtsbesetzten Pflanze hielt sich der Erfolg stark in Grenzen und weitere kolonietragende Pflanzen konnten in keiner Weise gezielt angesteuert werden. Die Begründung liegt möglicherweise darin, dass kein Unterschied in der Duftemission von befallenen und unbefallenen Rainfarnpflanzen besteht und zwar weder bei *M. fuscoviride* noch bei *Macrosiphiniella* sp. (Prof. Seifert, persönl. Mitt.). Insbesondere bezüglich der hochspezialisierten Art *A. tanacetarius* und analog für *A. absinthii* in etwas abgemindertem Ausmaß rückte die entscheidende Rolle der Wirtspflanze in den Vordergrund des Fouragierverhaltens (vgl. Geervliet et al., 1996). Zusammenfassend dürfte demnach das spezifische Duftbouquet volatiler, sekundärer Pflanzeninhaltsstoffe als Orientierungsstimulus fungieren, die Bedeutung von wirtsinduzierten Stoffen bleibt im Fall dieser spezialisierten Parasitoidenarten aus, wodurch Wirtspflanzen sehr gut, Wirte dagegen in der Fernorientierung nur schlecht aufgefunden werden.

Die Strategie des untersuchten Generalisten *A. ervi* unterscheidet sich kennzeichnend von den Spezialisten. Für polyphage Parasitoidenarten erweitert sich in der Regel nicht nur der Kreis an nutzbaren Blattlausarten zur Eiablage, sondern sehen sie sich ebenfalls einer großen Variation potentiell möglicher Wirtspflanzenarten gegenübergestellt. Zwar besteht theoretisch die Möglichkeit, dass alle Wirtssysteme die für ihre Eignung entscheidenden Faktoren gemeinsam haben und sich damit subjektiv für den betreffenden Parasitoiden überhaupt nicht unterscheiden. Aufgrund einer Vielzahl an Wirtssystemen, welche einerseits nah verwandte, aber gleichfalls Wirte und Wirtspflanzen aus unterschiedlichen Familien (Mono- wie Dikotyledonen) umfassen, steht jedoch vermutlich kein gemeinsamer Nenner als Merkmal aller Wirte von *A. ervi* zur Verfügung. Eine darauf basierende Strategie bleibt somit außer Betracht. Darauf begründet sich unter Umständen das Unvermögen, Nichtwirtspflanzenarten von einem Besuch grundsätzlich auszuschließen. Solche ungeeigneten Pflanzen wurden nur zu einem geringfügig niedrigeren Anteil besucht als Wirtspflanzenarten, der Besuch konnte im Gegensatz zu den Spezialisten nicht generell vermieden werden. Jedoch vermochten die fouragierenden Weibchen stattdessen die Aufenthaltszeit auf den Nichtwirtsarten im Vergleich zu Wirtsarten äußerst kurz zu halten, wodurch sich die verlorene Suchzeit minimiert.

Der Sucherfolg von Schlupfwespenweibchen, das heißt Kontakt mit Wirten, ist ein einschneidendes Ereignis, das innerhalb der Fouragierstrategie zu Änderungen im Verhalten führte. Zunächst erhöhte sich die Suchaktivität im Nahbereich auf der betreffenden Pflanze, erst bei gehäuftem Zusammentreffen mit bereits parasitierten Wirten wurde dieser Patch verlassen und meistens eine benachbarte Pflanze angefliegen, welche intensiver abgesucht wurden als ohne vorherigen Wirtskontakt. Auf erneuten Sucherfolg folgten in analoger Weise weitere Flüge über kurze Distanzen. Anhaltende Perioden erfolglosen Suchens dagegen ließen die Wespen größere Distanzen zurücklegen, nachdem die Suchzeiten auf den Einzelpflanzen sich wieder reduziert hatten. Die Pflanze, die im Anschluss an einen Flug über eine verhältnismäßig weite Strecke angesteuert wird, wurde wieder zeitintensiver abgesucht. Dieses Muster begünstigt eine aggregierte Form der Wirtsverteilung (siehe Abschnitt 5.1.2) und beschleunigt das Überwinden von Gebietsausschnitten ohne Wirtsvorkommen. Obgleich sich daraus ebenfalls das "Übersehen" von Kolonien ergibt. Sehr ähnliche strategische Muster zur Wirtslokalisierung konnten für den Generalisten *Cotesia glomerata* nachgewiesen werden (Vos et al., 1998). Mehrere Eiablagen in einem betreffenden Patch lassen die Tendenz, die Pflanze zu verlassen, sinken. Sobald dieser Parasitoid zwei oder mehr Wirtskontakte hatte, reduzierte sich diese Tendenz bei folgenden Besuchen von Pflanzen.

Das Fouragierverhalten von *A. ervi* führte trotz unspezifischer Stimuli zu einem insgesamt höheren Erfolg als das der spezialisierteren Arten. Zum einen kann dies auf den hohen

Sucherfolg auf Pflanzen mit einer Wirtskolonie zurückgeführt werden, denn die Parasitoidenart *A. ervi* lief konform mit der Annahme, dass nach Auffinden einer wirtsbesetzten Pflanze dort auch die Wirte selbst in der Regel detektiert werden. Außerdem wird das weite Spektrum potentieller Wirtssysteme von *A. ervi* nicht uneingeschränkt in seiner Gesamtheit gleichermaßen verwendet, sondern zeigt teils angeborene teils erlernte Vorlieben für bestimmte Wirte. Prägnante Erfahrungen mit spezifischen Pflanze-Wirt-Systemen resultieren in zeitabhängigen, das heißt nicht persistenten sondern flexiblen Präferenzen (siehe Abschnitt 5.3.2), welche man auch als Art zeitweise Spezialisierung betrachten könnte. Mit zunehmendem Wirtskreis stieg die Plastizität der Fouragierstrategien an, was bereits für andere Parasitoidenarten nachgewiesen werden konnte (Vos et al., 1998; Wang & Keller, 2002; Wiskerke & Vet, 1994). Weiterhin zeigten Powell et al. (1998) die Möglichkeit verschiedener Abstammungslinien, sogenannte "strains", einer Art auf, die aufgrund von genetisch festgelegten Strukturen bestimmte Wirtssysteme präferieren. Einzelne Tiere einer polyphagen Parasitoidenart würden demzufolge lediglich einen bestimmten Ausschnitt nutzen, obwohl potentiell eine größere Bandbreite an Wirten zur Eiablage geeignet wäre.

Dies trägt unterstützend zu der Hypothese bei, dass Fouragierstrategien von Parasitoiden durch den Grad an Spezialisierung geformt werden, sowohl im Hinblick auf den Kreis ihrer Wirte als auch auf deren Wirtspflanzen. Im Vergleich zu Generalisten sollten demnach Parasitoiden mit eingeschränkter Wirtsauswahl über spezifischere Präferenzen gegenüber Pflanze-Wirt-Komplexen verfügen, aufgrund von einer starren Antwort auf spezifische Faktoren der Wirt-Pflanze Interaktion (Vet & Dicke, 1992; Wang & Keller, 2002; Wiskerke & Vet, 1994). Der von den selben Autoren prophezeite höhere Erfolg der spezialisierten Arten *Cotesia rubecula* und *Diadegma semiclausum* konnte allerdings keine direkte Entsprechung bei *A. tanacetarius* finden. Zwar hatten die Weibchen auf Ebene der Pflanze vergleichsweise bessere Erfolgsquoten, nicht jedoch im Hinblick auf die Wirte selbst.

Auch hinsichtlich des Flugmusters bestehen konsistente Variationen in Abhängigkeit von der Parasitoidenart. Während der Wechsel zwischen verschiedenen Pflanzen des Bestandes bei *A. tanacetarius* durch Flugmanöver über die Ebene Pflanzenspitzen hinweg und wieder nach unten an die Zielpflanze erfolgte, verblieb *A. ervi* beim Flug ungefähr in einer Höhe und bewegte sich eher innerhalb des Bestandes.

Auch auf Ebene der Einzelpflanze unterschied sich das Suchmuster deutlich zwischen dem Generalisten *A. ervi* und den spezialisierten Arten *A. absinthii* und *A. tanacetarius*. Insbesondere *A. tanacetarius* suchte eine betreffende Wirtspflanze nicht intensiv per Fuß ab, wie dies auf *A. ervi* zutrifft, sondern unternahm kurze Flüge zwischen den einzelnen Blättern, unterbrochen von relativ langen Perioden des antennalen Sondierens, während dessen sich

die Tiere durch Drehung um sich selbst in alle Richtungen wendeten. Dadurch verbrachten die Weibchen häufig viel Zeit auf einzelnen Fiederblättern. Teilweise und speziell innerhalb von Kolonien wurde die Pflanze ebenfalls abgelaufen.

5.3.2 Der Einfluss der Erfahrung mit spezifischen Pflanze – Wirt – Systemen auf das Fouragierverhalten von Parasitoidenweibchen

Spezifische Vorerfahrungen verbunden mit assoziativem Lernen (Konditionierung) bestimmter Faktoren eines Pflanze-Wirt-Systems beeinflussen in erheblichem Maße das Fouragier- und Parasitierverhalten von Schlupfwespenweibchen in einer aktuellen Situation (z. B.: Du et al., 1997; Geervliet et al., 1998a; Grasswitz, 1998; Grasswitz & Paine, 1993; Guerrieri et al., 1997; Iizuka & Takasu, 1998; Poppy et al., 1997; Potting et al., 1999; Steidle et al., 2001; Vet et al., 1990; Wäckers & Lewis, 1994. Übersicht bei: Godfray, 1994; Turlings et al., 1993b; Vet et al., 1995). Variabilität im Verhalten von Parasitoiden wird, neben der genetischen Konstitution und physiologischem Zustand, unter bestimmten Umweltbedingungen durch Erfahrung erhalten (Vet et al., 1990, 1995). Die Erfahrungsbildung erfolgt multisensorisch. Sowohl verschiedene olfaktorische Stimuli als auch visuelle Reize (Wäckers & Lewis, 1999) sind maßgeblich daran beteiligt, mit einer Dominanz der Duftkomponenten. Den höchsten Effekt erzielt das Zusammenspiel der Faktoren (Wäckers & Lewis, 1994).

Die Testweibchen schlüpften zwar stets aus *A. pisum* Mumien, erhielten jedoch keinen Kontakt mit der Zuchtpflanze, sondern ausschließlich mit den unterschiedlichen Systemen zur jeweiligen Vorerfahrung. Trotz Prägung auf Komponenten der Mumie der Zuchtart (Hastings & Godfray, 1999), wurde die Präferenz gegenüber bestimmten Pflanze-Wirt-Systemen durch Erfahrung mit einer anderen Wirtsart in diese Richtung verschoben. Eine solche Prägung erfolgt durch das aktive Schlüpfen der Wespe aus einer spezifischen Mumie sowie durch antennalen Kontakt mit einer solchen. Indem die Mumienhülle Duftstoffe und weitere Substanzen der Wirte enthält, können diesbezügliche Erfahrungen innerhalb des Lokalisationsprozesses der ersten Wirte eines geschlüpften Weibchens dienlich sein. Wiederholte Erfahrungen während des ovipositionalen Wirtkontakts im weiteren Laufe der Reproduktionsphase der Parasitoide bieten zusätzlich eine Anpassung an die situative Verfügbarkeit von Wirten und hiermit auch ein Instrument zur Effizienzsteigerung der Fortpflanzung (Keasar et al., 2001; Vet et al., 1991). Verhaltensänderungen aufgrund von Erfahrungen nehmen für Generalisten einen höheren Stellenwert ein als für Spezialisten (Geervliet et al., 1998a). Obwohl für polyphage Parasitoide eine große Bandbreite an Wirten nutzbar ist, bestehen oftmals native Präferenzen gegenüber spezifischen Wirtssystemen, die

durch Lernprozesse zeitabhängig modifizierbar sind, um in der Vielzahl an möglichen Stimuli Relevanzen festzulegen. Auch wenn sich die angeborenen Komponenten stärker auswirken als konditionierte, erweisen sich diese dennoch nicht starr, sondern sind durch weitere prägnante Erfahrungen formbar. Als maßgeblicher Faktor darf die Angebotssituation in diesem Zusammenhang nicht außer Betracht gelassen werden. Bei gleichzeitiger Verfügbarkeit bleiben Präferenzen für eine bestimmte Wirtsart teilweise trotz Vorerfahrung mit einem anderen Wirt bestehen (Chow & Mackauer, 1992). Stand jedoch einzig die anfangs nicht-präferierte Art zur Verfügung, stellte sich mit entsprechender Erfahrung eine Erfolgssteigerung ein. Starke Präferenzen verhalten sich persistent (Bjorksten & Hoffmann, 1998) beziehungsweise weniger variabel (Vet et al., 1990), neue Erfahrungen lösen diese nicht vollkommen ab, sondern erweitern lediglich das Spektrum nutzbarer Wirte. Nach welcher Zeit neue Assoziationen wieder verblassen hängt von dem Reizangebot ab, das für einen Parasitoiden seit der entsprechenden Erfahrung präsent ist, als Durchschnittswerte für das Verschwinden des Gelernten werden 48 Stunden angegeben (Fukushima et al., 2001; Kainoh, 1997).

Ein weiterer ausschlaggebender Gesichtspunkt des assoziativen Lernens von fouragierenden Parasitoiden ist die Lösung des Dilemmas von Erkennbarkeit und Verlässlichkeit der vorhandenen Reize. Die Wirte selbst weisen zwar höchst verlässliche Stimuli auf, sind aber äußerst schwer zu orten. Dagegen bieten Stimuli der Pflanze zwar eine gute Orientierungshilfe, haben jedoch keine reliable Aussagekraft über die tatsächliche Anwesenheit von Wirten. Assoziatives Lernen ermöglicht, verlässliche und erkennbare Faktoren zu verlinken (Vet et al., 1995). Durch Herbivoren-Induktion produzierte und emittierte Pflanzenduftstoffe zeichnen sich aufgrund ihrer Spezifität als Reize zur Wirtslokalisierung aus. Im Vergleich zu Ei- oder Pupalparasitoiden von phytophagen Insekten nimmt das Lernen von den Pflanzen entstammenden Stoffen bei Larvalparasitoiden beziehungsweise bei Parasitoiden von adulten Wirten eine höhere Bedeutung ein (Vet et al., 1995), da bei deren Art von Fressverhalten die chemischen Substanzen vermehrt freigesetzt werden. Aus diesem Grund tritt assoziatives Lernen am häufigsten bei Vertretern der beiden letztgenannten Parasitoidenkategorien auf (Turlings et al., 1992).

Die Fähigkeit, zu lernen und das Verhalten aufgrund von Informationen aus der Umwelt zu justieren, ist nicht nur der Wespe allein von Vorteil, sondern kann dem Einsatz von natürlichen Feinden in der biologischen Schädlingsbekämpfung zunutze gemacht werden. Die Intention, Nützlinge in einem bestimmten Areal zu halten, birgt im Freiland erhebliche Schwierigkeiten in sich. Durch spezifische Erfahrungen vor ihrem Einsatz lässt sich diese Aufenthaltszeit deutlich steigern. So verweilten die *A. ervi* Weibchen in dem unbekanntem System signifikant kürzer als in einer der Vorerfahrung entsprechenden Konstellation. In fremdem Terrain wechselten die Weibchen früher zu einer fernorientierten Suche, was sich

ebenfalls in der Zunahme der Flugdistanz spiegelt. Der Einfluss der Vorerfahrung ist jedoch nicht auf die örtliche Arretierung der Tiere beschränkt, sondern weitet sich auf eine Intensivierung der Suche innerhalb des erlernten Systems aus, da außerdem eine höhere Anzahl an Pflanzen nach Wirten abgesucht wurde. Analog verwendeten die Wespen auch auf Ebene der Einzelpflanzen vergleichsweise mehr Zeit. Als entscheidendes Kriterium hatten die Parasitoide bei systemimmanenter Vorerfahrung letztlich einen größeren Eiablageerfolg. Insgesamt trägt die flexible Anpassung an tatsächlich verfügbare Ressourcen wesentlich zu einer erfolgreichen Fouragierstrategie bei.

Für eine wirksame Vorbehandlung im Rahmen des integrierten Pflanzenschutzes ist das gesamte Pflanze-Wirt-System in möglichst natürlicher Form von Bedeutung, da die Parasitoide empfindlich auf dem Menschen unzugängliche, sehr feine Änderungen der Duftzusammensetzung reagieren. Das während der Erfahrungsphase bei Erfolgserlebnissen in Form von Wirtkontakten repräsentative Duftbouquet sollte demnach mit jenem im Zielraum übereinstimmen. Auch die Dauer der Erfahrungsperiode muss auf die Nützlingsart abgestimmt sein, um einen Lernprozess zu erzielen. Unter Beachtung dieser Umstände kann selbst im Feld eine Zunahme der Trefferquote der ausgesetzten Parasitoide durch eine Art vorheriges Lernprogramm im Labor demonstriert werden (Papaj & Lewis, 2003). Dies eröffnet weitere Möglichkeiten, wie beispielsweise die Anwendung von ursprünglich fremden Duftstoffen, auf welche die Nutzinsekten vorab konditioniert werden (Iizuka & Takasu, 1998; Kerguelen & Cardé, 1998; Wäckers & Lewis, 1999).

5.4 Externe Einflüsse auf das tritrophische System: Pilzbefall der Pflanzen, Wettereffekte und Risiken durch polyphage Predatoren

5.4.1 Der Einfluss von Mehлтаubefall der Wirtspflanzen auf das Fouragierverhalten von *A. ervi*

Der Befall des Wirtspflanzenbestandes mit Mehltau veranlasste die *A. ervi* Weibchen dort wesentlich kürzer zu verweilen. Ebenfalls beeinträchtigt erwies sich das Ausmaß an Exploration des Versuchsgebietes, indem in Anwesenheit von Mehltau erheblich weniger Pflanzen abgesucht wurden. Beides spiegelt eine reduzierte Attraktionswirkung im Vergleich zu gesunden Beständen wider. Das deutet darauf hin, dass der Qualitätszustand der Pflanzen bestimmte Entscheidungen¹ des Fouragierverhaltens von Parasitoiden beeinflusst.

¹ "Entscheidung" wird hier nicht im Sinne einer bewussten Handlung gebraucht

Verschiedene Mechanismen liegen dieser komplexen, mehrere trophische Ebenen umfassenden Interaktion zugrunde. Zum einen verändert sich durch das ausgebildete Pilzmyzel die Oberflächenstruktur von infizierten Pflanzen, in Folge dessen die Schlupfwespen sowohl in ihrer Suche behindert werden als auch die Erkennung der Wirtspflanzen eine Verminderung erfahren kann. Auch innerhalb der Fernorientierung zur Ansteuerung von Wirtspflanzen kann eine Erkrankung der Pflanzen von hoher Bedeutung sein, da die Pflanze im Rahmen einer Abwehrreaktion die Produktion und Emission spezifischer Substanzen einleitet (Rostás & Hilker, 2002). Die geringere Anzahl besuchter Wirtspflanzen bei Mehltaubefall könnte demnach auf Änderungen im Duftstoffmuster zurückgeführt werden.

Betroffen war nicht nur das Suchverhalten im Gesamtbestand, sondern ebenfalls das auf Einzelpflanzen. Der Verhaltensanteil Putzen war bei Mehltaubefall signifikant erhöht. Dies gibt Aufschluss über einen direkten Effekt des Pilzes auf die Parasitoide. Durch Fouragieren auf einer infizierten Pflanze kommen die Tiere in Kontakt mit den feinen Sporen, die innerhalb von Konidien als mehligartiger Überzug die Pflanzenoberfläche bedecken. Dabei bleibt es unvermeidlich, dass die Wespe bereits nach kurzer Zeit Sporen mit sich führt. Bestimmte Körperteile werden deshalb vermehrt geputzt, um deren Funktion intakt zu halten. Insbesondere zählten hierzu die Antennen, Mundwerkzeuge, Flügel und Beine. Häufige Unterbrechungen der Suche, in denen sich die Weibchen putzten sowie intensive Phasen der Reinigung zeugten von dieser "Wartungsaktivität", die sowohl die Wahrnehmungsfähigkeit als auch die Mobilität der Parasitoide jederzeit gewährleistet und auf einem möglichst hohen Standard erhält.

Die physiologisch bedingte Reduktion der Pflanzenqualität durch die kontinuierliche Entnahme von Nährstoffen über die Haustorien des Pilzes birgt Konsequenzen für die einzelnen trophischen Ebenen. Zwischen dem Pilz und den Herbivoren könnte eine indirekte und möglicherweise additive Interaktion bezüglich des Zustandes der gemeinsamen Wirtspflanze bestehen (Rostás & Hilker, 2002). Für den Sucherfolg von Wirtskolonien und die quantitative Parasitierungsrate ergab hingegen sich keine Beeinträchtigung durch den Pilzbefall. Allerdings bezieht sich dies ausschließlich auf vorgenommene Eiablagen, nicht jedoch auf die tatsächliche Schlupfrate der Nachkommenschaft. Aufgrund von Folgeerscheinungen der Pflanzenqualität, in Form einer mittelfristigen Reduzierung der Wirtsqualität (Stadler, 1995), könnte die Reproduktion in befallenen Beständen dennoch vermindert sein. Außerdem entsteht ein indirekter Einfluss eventuell, indem sich die Entwicklungszeit der Herbivoren auf pilzbefallenen Pflanzen verlängert und solche Pflanzen als Fress- wie als Reproduktionsort vermieden werden (Rostás & Hilker, 2002). Unter Umständen reduziert sich ebenso das Überleben und verzögert sich die Entwicklung der Parasitoidenlarven (Bultman et al., 2003). Ursächlich ist dies verschiedenen Alkaloiden

zuzuschreiben, die der Pilz produziert. Bei der Beurteilung der Wirte resultierten keine ersichtlichen Differenzen, denn die Wespenweibchen zeigten zumindest in diesem Stadium der Erkrankung keine Ablehnung von Wirten, sofern sie auf welche trafen. Dennoch kann über indirekte Wirkmechanismen durch Beeinflussung der Wirtsqualität die Entwicklung und damit auf längerfristige Sicht auch das Populationswachstum der Parasitoide beeinflusst werden (Kramarz & Stark, 2003).

Im Rahmen eines effektiven integrierten Pflanzenschutzes sind den netzartig verwebten Interaktionen der einzelnen Systemkomponenten Beachtung zu schenken, um eine optimale Anwendung ohne gegenseitige Beeinträchtigungen der erzielten Effekte anzustreben. Änderungen eines Teiles setzen sich auf variable Weise in den verschiedenen Ebenen fort und können somit auch zu unerwünschten Wirkungen führen. Das gleichzeitige Vorgehen gegen zwei oder mehrere Schadorganismen von Pflanzen, wie beispielsweise gegen den simultanen Befall von Mehltau und Blattläusen, kann Schwierigkeiten in sich bergen, indem dies konträre Wechselwirkungen hervorruft. Allgemein werden Nichtziel-Organismen, wie beispielsweise Predatoren und Parasitoide von Herbivoren, oftmals durch Pflanzenschutzmittel erheblich beeinträchtigt (Candolfi et al., 1999; Jansen, 1996; Kakakhel, 1998). Häufig sind die Herbivorenvertilger sogar weitaus empfindlicher gegenüber der Giftwirkung als die Zielspezies (Kramarz & Stark, 2003). Letztlich geht mit einer chemischen Schädlingsbekämpfung auch auf Populationsebene eine maßgebliche Reduktion der Parasitoide einher (Longley et al., 1997). Neben letalen Effekten modifizieren Pestizide physiologische und Verhaltensparameter der Nützlinge (Delpuech et al., 1998). Longley & Jepson (1996) fanden beispielsweise einen negativen Einfluss des Insektizids Deltamethrin auf *Aphidius rhopalosiphi*. Unter Exposition dieses Mittels zeigte diese Primärparasitoidenart kürzere Aufenthaltszeiten, häufigeres Putzen und weniger Rasten. Ein Fungizideinsatz gegen Mehltaubefall schränkt die biologische Blattlausbekämpfung mit Hilfe von Parasitoiden in erheblichem Maße ein. Insbesondere die gebräuchliche Verwendung von Netzschwefel hat sehr negative Auswirkungen auf die Nutzinsekten. Obwohl sie in diesem Zusammenhang überwiegen, sind nicht ausschließlich schädigende Effekte zu erwarten. Rao et al. (1999) berichteten von einer Steigerung der Attraktivität der Pflanzen durch deren Behandlung mit dem Insektizid Malathion. Eindirektionale Lösungen sind in derart komplexen Gefügen nicht verfügbar. Die Koordinierung von Maßnahmen ist erforderlich und nicht nur direkte, sondern insbesondere weiterhin folgende Konsequenzen eines jeden Eingriffs in das natürliche Interaktionsnetz müssen einer genauen Prüfung unterzogen werden.

5.4.2 Der Einfluss einer nassen Blattlauskutikula auf die Wirtserkennung von *A. ervi*

Im Anschluss an die Lokalisation einer Blattlauskolonie folgt die Wirtserkennung als nächster Schritt eines erfolgreichen Fouragierprozesses (Vinson, 1976, 1998). Die Erkennung und Akzeptanz der Wirte werden durch olfaktorische, visuelle, taktile und gustatorische Stimuli ausgelöst, die in ihrer Bedeutung für bestimmte Parasitoidenarten erheblich variieren können (Godfray, 1994; Mackauer, 1996). Innerhalb der Nahorientierung zeigten *A. ervi* Weibchen gegenüber nassen *A. pisum* ein deutlich reduziertes Parasitierungsverhalten. Im Vergleich zwischen gewaschenen und trockenen Blattläusen ergab sich zwar weder ein Unterschied für die generelle Aktivität der Testtiere noch für die Gesamtanzahl der Wirtskontakte, jedoch ein sehr deutlicher bezüglich der Qualität der Kontakte. Während bei trockenen *A. pisum* ein Zusammentreffen mit hoher Wahrscheinlichkeit in eine Eiablage mündete, blieb es in der Regel bei den nassen Wirten bei einem rein physischen Kontakt ohne Attacke. Diesem Muster folgten auch die verifizierten Eiablageraten. Daraus ist ersichtlich, dass entweder die Erkennung beziehungsweise die Akzeptanz von nassen Wirten signifikant gemindert ist. Das Verhalten der Parasitoide spricht mehr für eine Minderung der Erkennung, da die gewaschenen *A. pisum* regelrecht ignoriert und nicht nach einer Prüfung auf ihre Eignung zur Eiablage abgelehnt wurden. Im Normalfall wird eine Blattlaus vor der Parasitierung einer solchen Beurteilung unterzogen, wobei sie intensiv mit den Antennen betastet und mit dem Ovipositor beprobt wird (Mackauer, 1996; Michaud & Mackauer, 1994). Die Zeit bis zu einem ersten Kontakt kann dieses Resultat untermauern. Generell resultierte hierfür keine Differenz, die erste Attacke wurde allerdings bei unbehandelten *A. pisum* wesentlich früher vorgenommen. Insgesamt war dieses Phänomen nicht von Dauer. So wurden die gewaschenen *A. pisum* bereits eine Stunde nach ihrer Behandlung wieder uneingeschränkt als Wirte herangezogen. Ursächlich kann das Ignorieren in Verbindung mit der zeitabhängigen Wiedernutzung von gewaschenen Wirten auf verschiedenen Mechanismen beruhen. Da die Erkennung nicht auf einem einzigen Faktor basieren muss - es tragen sicherlich viele Reize dazu bei - stellt sich die Frage nach dem letztendlich entscheidenden Auslöser, wobei dieser auch ein Zusammenspiel mehrerer essentieller Stimuli sein kann. Obgleich das Wasser von den gebadeten Blattläusen mit Zellstoff abgesaugt wurde, könnte es an einem noch bestehenden, sehr dünnen Wasserfilm auf der Wirtskutikula liegen, der mit der Zeit verdunstet. Die Bedeckung oder Veränderung der für die Erkennung verantwortlichen Faktoren können als Folge auftreten. Für einen solchen Verdunstungsprozess spricht außerdem, dass das Ausmaß an Parasitierung mit der Dauer des Trocknens kontinuierlich zunahm. Eine andere Möglichkeit besteht in bestimmten, der Erkennung dienenden chemischen Substanzen, die zunächst durch die Behandlung abgewaschen und innerhalb einer Stunde nachsynthetisiert wurden. Dabei müsste es sich

um wasserlösliche Stoffe handeln. Die Versuche mit toten *A. pisum* richten sich allerdings gegen eine Resynthesierung von relevanten Substanzen, da die gewaschenen Wirte ebenfalls unter diesen Bedingungen eine Stunde nach der Behandlung wieder zur Eiablage verwendet wurden. Da tote Blattläuse nicht in der Lage sein können, Stoffe herzustellen, ist die verminderte Erkennung nicht auf abgewaschene chemische Verbindungen zurückzuführen.

Die Wirtserkennung ist vorwiegend durch Kairomone determiniert, die in geringer Distanz wirksam sind und dem Wirtsindividuum zugeordnet werden können. Innerhalb einer dichten Kolonie könnten sonst keine Differenzierungen erfolgen. Insbesondere der Wahlversuch zeigt diesen Sachverhalt auf, da bei einem größeren Ausbreitungsradius von Erkennungsstoffen kein Unterschied zwischen den beiden simultan verfügbaren Behandlungsarten resultieren dürfte. Als direkt auf, in oder um den Wirt gelagerte Charakteristika kommen verschiedene Substanzen aus den einzelnen sensorischen Bereichen in Betracht. In der Epikutikula sind artspezifische Kohlenwasserstoffmuster enthalten (Lockey, 1984; Lockey & Metcalfe, 1988; Singer, 1998), die als Kairomone der Wirtserkennung dienen können (Paul et al., 2002; Singer, 1998). Infolge der Veränderung der Kohlenwasserstoffkomposition könnte die Erkennung vermindert werden. Aufgrund der Resultate bei den toten Blattläusen, besteht diese Möglichkeit nur unter der Bedingung einer Rückführung in die ursprüngliche Form ohne aktive Synthetisierung durch die Blattlaus. Visuelle Stimuli sind bei manchen Parasitoidenarten an der Wirtserkennung beteiligt. Für *Aphidius rhopalosiphii* (Ankersmith et al., 1986) und *A. ervi* (Battaglia et al., 1995, 2000; Michaud & Mackauer, 1994) wurde ein Einfluss der Blattlausfarbe nachgewiesen, während in den Erkennungsprozess anderer Arten wie *Praon pequodorum*, *Ephedrus californicus* oder *Monoctonus crepidis* keine visuellen Faktoren eingebunden zu sein scheinen (Michaud & Mackauer, 1995; Mackauer et al., 1996). Das reflektierte Spektrum des Lichts könnte zwar bei den gewaschenen Wirten verändert sein, jedoch scheint es in dem Bereich zu liegen, der von *A. ervi* erkannt wird (Goff & Nault, 1984; Battaglia et al., 2000). Vielmehr sind hinsichtlich der Erkennung chemische Signale der Blattlauskutikula von entscheidender Bedeutung, die vor dem Ovipositorkontakt wirksam und über die Antennen wahrnehmbar sind (Michaud & Mackauer, 1994). Als olfaktorische Reize werden hierbei unter anderen Alarmpheromone der Wirte diskutiert (Battaglia et al., 1993; Grasswitz & Paine, 1993; Micha & Wyss, 1996; Montgomery & Nault, 1977; Pennacchio et al., 1994). Durch die Versuche mit toten Wirten als auch durch Studien mit Exuvien von *A. pisum* (Powell et al., 1998) werden diese als Hauptfaktor entkräftet, wie alle von den Blattläusen produzierten Substanzen. Darunter fallen neben dem Siphoniensekret als Kontaktkairomon auch die Honigtauabscheidungen, die außerdem kein spezifisches Charakteristikum darstellen (Budenberg, 1990; Grasswitz, 1998b), sondern lediglich einen Hinweis auf die Anwesenheit von Blattläusen bieten. Mit den

Wirten assoziierte chemische Reize wirken arretierend auf fouragierende Parasitoidenweibchen, indem sie zu einer intensivierten Suche im Nahbereich führen (Hoffmeister et al., 2000). Sexualpheromone der Wirte bieten höchstens zusätzliche Informationen (Glinwood & Powell, 1999; Glinwood et al., 1998).

Als wahrscheinlichste Erklärung verbleiben bestimmte chemische Eigenschaften der Wirte selbst, die durch Wassereinwirkung ihre Wahrnehmbarkeit verlieren. Strukturmerkmale der Wirtskutikula, wie beispielsweise spezifische kutikuläre Kohlenwasserstoffmuster, sind direkt am Wirt durch "Abtasten" mit den Antennen erfassbar. Entweder werden die verantwortlichen Charakteristika durch das Wasser lediglich bedeckt oder aufgrund ihrer Polarität durch die Wassereinwirkung verändert, so dass der Wasserfilm als liquide Barriere die Erkennung durch die Parasitoide verhindert.

Diese Zusammenhänge konnten sowohl in der Petrischale als auch auf Einzelpflanzen nachgewiesen werden. Der seminaturliche Ansatz bietet zusätzlich Differenzierungsmöglichkeiten zwischen verschiedenen Wetterverhältnissen und die simulierten Bedingungen sind auf das Freiland übertragbar. Die gewaschenen Blattläuse kommen der Situation im Anschluss an starken Land- oder Gewitterregen nahe, bei dem alles abgewaschen wird, die Tropfen allerdings gesammelt von der Pflanze ablaufen. Die mit Wasser bestäubte Pflanze entspricht Sprühregen, Nebel oder Tau. Demnach weitet sich die Tragweite der Resultate über Schlechtwetterbedingungen hinaus auf sehr viele Tage im Jahr aus.

Die Ergebnisse von Petrischale und Einzelpflanze für den Vergleich zwischen unbehandelten und nassen Wirten verhalten sich analog zueinander. Auf Ebene der Naherkennung dürfte demnach auch das artifizielle Testsystem reliable Aussagen zutage fördern. Bei der Angabe von Zahlenwerten ist jedoch Vorsicht geboten, denn trotz Erhalt von prinzipiell sich entsprechenden Ergebnissen, folgte eine Verschiebung der Amplitude der Absolutwerte. Anhand dieses Beispiels verdeutlicht sich die Schwierigkeit quantitativer Abschätzungen für das Freiland auf der Grundlage von Laborversuchen. In dem untersuchten Fall entsteht die mangelnde Übertragbarkeit durch das Abwehrverhalten der Blattläuse, das in der Petrischale wesentliche Einschränkungen erfährt. Während sie sich in Folge von Störungen von der Pflanze fallen lassen (Losey & Denno, 1998), konnte diese Abwehrstrategie in der Petrischale keine Anwendung finden. Darauf ist die dort resultierende höhere Eiablagereate zurückzuführen, hinzu kommt der Faktor des geschlossenen Systems, bei dem die Dispersion der Testweibchen aus dem Versuchsgebiet ausgeschlossen ist. Die Zwischenstellung der besprühten, wirtsbesetzten Pflanze basiert auf mehreren Grundlagen. Zwar wurden die solcherart behandelten Blattläuse häufiger zur Eiablage angenommen als gewaschene, was auf die reduzierte Intensität des Wasserkontakts zurückgeführt werden kann. Daraus ergab sich eine stark verminderte Parasitierungsrate, im Vergleich zu einer

kaum erfolgenden Oviposition in nasse *A. pisum*. Andererseits wurden die Wirte schlechter gefunden, weil die auf der Pflanze befindlichen Tropfen die Suche behinderten.

Ebenfalls in dem Wahlversuch, bei dem auf Individuenebene direkte Entscheidungen ermöglicht wurden, präferierten die Weibchen eindeutig trockene *A. pisum* zur Eiablage. Demzufolge änderten Motivation oder Variabilität der einzelnen Tiere in keiner Weise diese klare Vorliebe.

Diese beträchtlichen Einflüsse auf die Wirtserkennungsmechanismen erweitern den Blick auf die Bedeutung bestimmter abiotischer Bedingungen für den Reproduktionserfolg von Parasitoidenweibchen. Nicht nur das Fouragierverhalten wird bei Regen durch eine Verminderung der Dispersion beeinflusst (Schwörer, 2001), ebenfalls wird weitergehend der Erkennungsmechanismus durch eine nasse Wirtskutikula in erheblichem Maße eingeschränkt. Auf nasse Wirte zu treffen, dürfte in unseren Breitengraden im Normalfall ein relativ häufiges Ereignis sein. Auf vielen Pflanzen (z. B. *Medicago sativa*, *Cytisus scoparius*, *Melilotus alba*) sitzen die *A. pisum* an der Triebspitze (Börner, 1952) und werden an diesen exponierten Stellen vom Regen regelrecht abgewaschen. Das Zeitintervall bis zur Wiedererkennung kann sich außerdem durch von den Tests abweichende Luftfeuchtigkeit und Temperaturbedingungen verlängern. Aber selbst in regenarmen Perioden treten mit Nebel und Tau weitere Verursacher nasser Blattläuse in Erscheinung. Die Auswirkungen auf die Populationsdynamik der Schlupfwespen in Abhängigkeit von klimatischen Verhältnissen nehmen allein unter diesen Aspekten beachtliche Dimensionen an.

5.4.3 Das Mortalitätsrisiko für fouragierende Parasitoide durch Netzspinnen

Für Parasitoide in Frage kommende Mortalitätsrisiken unterscheiden sich in der Regel wesentlich zwischen der Larvalentwicklungsphase und der Phase der freilebenden Adulti. Während der Entwicklung innerhalb des Wirtes fallen die Schlupfwespen einerseits indirekt Blattlauspredatoren zum Opfer, welche zumindest bis zur Mumifizierung parasitierte und unparasitierte Blattläuse gleichermaßen annehmen (Meyhöfer & Klug, 2002), andererseits sind sie durch Hyperparasitoiden direkt betroffen. Abiotische Faktoren, wie niedrige Temperaturen, Regen und Wind, können sich auf beide Stadien auswirken (DeBach et al., 1955; Fink & Völkl, 1995; Roitberg et al., 1992, 1993; Schwörer, 2001), was auch auf viele polyphage Predatoren zutrifft. Für fouragierende Parasitoide besteht eine große Bandbreite an Mortalitätsrisiken ("travel mortality"), wobei Netzspinnen neben Raubarthropoden eines der erheblichsten Gefahrenpotentiale darstellen (Rosenheim, 1998; Völkl & Kraus, 1996). Insbesondere die Dispersion der Schlupfwespen auf höherer räumlicher Ebene zur

Erschließung neuer Ressourcen birgt Risiken in sich. Indem Spinnennetze hauptsächlich auf den Fang von Fluginsekten abzielen, sind speziell solche Parasitoidenarten betroffen, die den Wechsel zwischen Pflanzen vorwiegend per Flug vornehmen. Alle in dieser Hinsicht untersuchten Arten (*A. absinthii*, *A. ervi*, *D. carpenteri*) zählen dazu.

Eine artspezifische Suchstrategie beziehungsweise artspezifische Charakteristika beeinflussen in variabler Weise das Risiko, in einem Spinnennetz zu landen (Völkl & Kraus, 1996; Völkl & Kroupa, 1997). Grundsätzlich geht mit einer effektiven und schnellen Ressourcenlokalisierung eine Reduzierung der Mortalität während der Wirtssuche einher, indem sich die Zeitintervalle zwischen dem Auffinden von Wirten verkürzen (Weisser et al., 1994). Dass auch von dem Suchverhalten selbst die Höhe des Risikos abhängt, wird aus folgendem Beispiel unterschiedlicher Flugmuster ersichtlich. Während *Pauesia unilachni*, ein Parasitoid von *Schizolachnus pineti* an Kiefern, bei den Suchflügen innerhalb einer Kiefer sehr häufig in Spinnennetze ging und starb, führten die U-förmigen Suchflüge von *Aphidius rosae* an Rosenbüschen zu einer erheblichen Verminderung dieser Mortalitätsursache (Völkl, 1994; Völkl & Kraus, 1996).

A. ervi Weibchen unterlagen unabhängig von Wirtsverfügbarkeit und von der Pflanzenbestandszusammensetzung einer durchschnittlichen Mortalitätsrate von 3,75%, im Schnitt endete jeder 180. Suchflug tödlich. *A. absinthii* wies demgegenüber mit 4,38% ein geringfügig gesteigertes Risiko auf. In Anbetracht der relativ kurzen Versuchszeit von höchstens drei Stunden, unterstreichen diese Sterbewahrscheinlichkeiten die hohe Relevanz von Spinnennetzen als Mortalitätsfaktor für fouragierende Primärparasitoiden. Obwohl weder eine Abschätzung der Lebenserwartung von Parasitoiden aufgrund des komplexen Gefüges aus vielen weiteren Mortalitätseinflüssen noch die anteilige Einordnung dieses einzelnen Risikos in dasselbe möglich ist, veranschaulichen diese Werte dennoch die immense Bedeutung allein dieses einen Sterberisikos. Weiterhin können durch Simulation einer im Freiland auf mehreren Flächen nachgewiesenen Spinnennetzdichte zwar realitätsnahe Durchschnittswerte erzeugt werden, doch bleibt die Mortalität stets der Variabilität des situativen Predationsdrucks unterlegen. In bezug auf die quantitative Erfassung der Sterberate durch Netzspinnen auf höherer räumlicher Ebene ergab sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Primärparasitoidenarten *A. ervi* und *A. absinthii*, jedoch in beachtlichem Ausmaß zwischen den Primär- und dem Hyperparasitoiden *D. carpenteri*. In klarem Gegensatz zu der hohen Sterberate der Primärparasitoiden bei Suchflügen, bedeuteten Netzspinnen kaum eine Gefahr für *D. carpenteri*. Einerseits Verhaltensaspekte, zum anderen morphologische Kriterien führten zu der großen Differenz in der Mortalitätsrate. So zeigte *D. carpenteri* eine vergleichsweise weitaus höhere Wendigkeit und Geschwindigkeit der Bewegungen. Außerdem vermindert ihr gedrungener, kompakter Körperbau mit kurzen Flügeln, Antennen und Beinen in Relation zu den langgliedrigeren

Primärparasitoiden das Risiko, sich in einem Netz zu verfangen. Es resultierten keine erheblichen Unterschiede zwischen dem Generalisten *A. ervi* und der bezüglich des Wirkkreises spezialisierteren Art *A. absinthii*. Die Mortalitätsrate wurde demnach kaum durch den Grad der Wirtsspezialisierung einzelner Primärparasitoidenarten geprägt, die Abhängigkeit von den morphologischen Kriterien erwies sich in dieser Hinsicht als viel entscheidender, erkennbar an der deutlichen Differenz zwischen *Aphidius*-Arten und *D. carpenteri*.

Weder in Abhängigkeit von der generellen Wirtsverfügbarkeit noch von der Konstellation des Pflanzenbestandes variierte das Mortalitätsrisiko in signifikanter Weise. Zumindest die experimentelle Auswahl an Pflanzenarten hatte keinen Effekt auf die Wahrscheinlichkeit, in einem der Netze zu landen. Auch die Anordnung der Spinnennetze in örtlicher Relation zu den Blattlauskolonien nahm keinen eindeutigen Einfluss. Selbst die scheinbar günstige Lage eines Netzes in direkter Nachbarschaft zu einer Blattlauskolonie verhalf den Spinnen zu keinem größeren Beuteerfolg. Mit 7,5% in uniformen Pflanzenbeständen wurde zwar die höchste Fangrate erreicht, dies hob sich jedoch nicht signifikant von den anderen Raten ab und konnte außerdem nicht in dem oligofloralen Bestand bestätigt werden.

Die Existenz bestimmter Mortalitätsrisiken übt nicht nur großen Einfluss auf die potentielle Fitness der Schlupfwespen aus, sondern kann ebenfalls in beträchtlichem Ausmaß zu der Evolution spezifischer Fouragierstrategien beitragen (Völkl, 1997; Völkl & Kraus, 1996; Weisser & Völkl, 1997; Weisser et al., 1994). Ein erfolgreiches Suchverhalten zur Lokalisation neuer Ressourcen und deren Nutzung unter Vermeidung von wesentlichen Mortalitätsrisiken sind wichtige Aspekte für die Populationsdynamik von Blattlausparasitoiden, deren Bedeutung sich auch auf den angewandten Bereich erstreckt. Wirt-Parasitoid-Interaktionen stellen kein abgeschlossenes System dar, sondern stehen in unterschiedlichen Abhängigkeiten innerhalb der Dynamik der gesamten Lebensgemeinschaft (Hawkins & Sheehan, 1994). Die resultierenden Mortalitätsraten bei den untersuchten Primärparasitoiden geben Aufschluss über den hohen Einfluss von Predatoren der vierten trophischen Ebene auf die Lebensreproduktivität und damit auf die Populationsdynamik der Schlupfwespen (Heimpel et al., 1997). Unspezialisierte Predatoren allgemein und Spinnen im Besonderen betreffen jedoch gleichfalls die Ebene der Herbivoren, gegen die sie wirkungsvoll innerhalb von Programmen zur biologischen Schädlingsbekämpfung eingesetzt werden können (Riechert & Bishop, 1990; Riechert & Lockley, 1984). Um die Nützlinge nicht gegenseitig auszuspielen, ist auf die spezifische Erbeutungsstrategie der Spinnen zu achten. Netzspinnen stellen ein hohes Gefahrenpotential für die parasitoidischen Nutzinsekten dar, während Jagdspinnen vorwiegend die Schädlingspopulation dezimieren (Riechert & Bishop, 1990). Die Flugfähigkeit ist hierbei ein entscheidendes Kriterium für die Art der

hauptsächlichen Beuteopfer. Innerhalb des multitrophischen Zusammenspiels der vier Ebenen Pflanze – Herbivoren – Parasitoid – Predator ist der Einfluss eines polyphagen Predators stark von dessen Fangstrategie abhängig. Die spezifische Predation von Netzspinnen bewirkt im Hinblick auf die Aphidenpopulation wahrscheinlicher einen Zuwachs als eine Verminderung, da der Fang von fliegenden, hymenopteren Parasitoiden wesentlich höher eingestuft werden muss als der von saugenden Blattläusen und somit das Abundanzverhältnis durch Reduzierung der Schlupfwespen als Gegenspieler zu Gunsten der Herbivoren verschoben wird. Dass Blattlauspopulationen im Falle von *S. avenae* infolge der Predationsaktivität von Spinnen beziehungsweise von Laufkäfern bei simultaner Anwesenheit von Florfliegenlarven als direkte Antagonisten der Pflanzenschädlinge profitieren, konnte analog Dinter (1998) in Petrischalenversuchen als auch in sogenannten Mikrokosmosstudien nachweisen. In welche Richtung sich polyphage Predatoren in dem multitrophischen Gefüge auswirken, hängt in starkem Maße von dem Verhältnis ab, in welchem die beiden vorgeschalteten Ebenen betroffen sind, das heißt ob sich der Predationsdruck vorwiegend gegen die Herbivoren oder die Parasitoiden richtet. Diese Gewichtung ist geprägt durch betreffende Verhaltenscharakteristika und Präferenzen der polyphagen Predatoren.

Spinnen mit Fangnetzen kommen in sehr zahlreichen Pflanzenkonstellationen vor, so dass das multitrophische Wechselwirken von Pflanzen, Herbivoren, Parasitoiden und den Predatoren ein häufig anzutreffendes Szenario darstellt und Netzspinnen einen entscheidenden Regulationsfaktor für fouragierende Parasitoiden ausmachen. Die Ansiedelung verschiedener Spinnen ist lediglich begrenzt steuerbar. Durch Strukturhilfen wird ein Anreiz für Netzspinnen geschaffen, während Mulch und ein zusätzliches Angebot an Blühpflanzen insbesondere die Ansiedelung von Spinnen ohne Fangnetz fördern (Riechert & Bishop, 1990). Ein simultaner Einsatz unterschiedlicher Opponenten von Pflanzenschädlingen ist stets abzuwägen. Das ist umso wichtiger, wenn direkte Interaktionen zwischen den einzelnen Nutzinsekten bestehen, wie im Fall von generalistischen Predatoren, die durch Attackierung der spezialisierteren Schädlingvertilger mehr Schaden anrichten als zur Regulation der Herbivoren im erwünschten Sinne beizutragen (Snyder & Ives, 2001). Eine erhebliche Dezimierung der Population der parasitoidischen Nützlinge (Rosenheim, 1998) kann zwar durch die Artwahl eingeschränkt, aber kaum verhindert werden. Aufgrund ihrer Spezialisierung auf einen zur Larvalentwicklung geeigneten Wirkkreis, sind Parasitoide in der Regel stärkere und verlässlichere Kontrollinstrumente für Schädlingspopulationen als polyphage Predatoren (Hawkins et al., 1997).

6. Ausblick

Die Bearbeitung der Themenkomplexe erfolgte in der vorliegenden Arbeit hauptsächlich unter verhaltensbiologischen Gesichtspunkten. Eine Erweiterung der auf diese Weise gewonnenen Erkenntnisse durch verschiedene chemische und physiologische Analysen kann wertvolle zusätzliche Informationen in Detailfragen liefern. Da sich die Orientierung von Parasitoidenweibchen zu einem großen Teil auf olfaktorische Stimuli stützt, ist einerseits die Bestimmung der maßgeblichen Substanzen des attraktiven Duftbouquets und zum anderen deren erforderliche Konzentration, um eine Antwort hervorzurufen, ein weiterer wichtiger Schritt zur Erforschung von multitrophischen Beziehungsgefügen. Dies leistet nicht nur einen Beitrag zum besseren Verständnis der ökologischen Zusammenhänge, sondern eröffnet ebenfalls variable Möglichkeiten des additiven Einsatzes von spezifischen Semiochemikalien im Rahmen eines integrierten, umweltorientierten Pflanzenschutzes. Insgesamt bildet die Grundlagenforschung die notwendige Voraussetzung für die Entwicklung von effektiven Maßnahmen zur biologischen Schädlingsbekämpfung, indem aus den theoretischen Grundlagen zahlreiche sich ergebende Konsequenzen für den angewandten Bereich aufgezeigt werden.

Zwar richtet sich das Hauptaugenmerk dieser Studie auf die Interaktionen des tritrophischen Systems aus Pflanze, Wirt und Parasitoid, unter Einbeziehung eines Repräsentanten der vierten trophischen Ebene, doch stellt dieses lediglich einen Ausschnitt aus der Wirklichkeit und kein abgeschlossenes System dar. Jede Erkenntnis bedarf der Einordnung in einen größeren Kontext. Deshalb müssen weitere Faktoren sowohl bezüglich der ökologischen Zusammenhänge als auch der Programme zur Herbivorenbekämpfung in die Betrachtung einbezogen werden. Von entscheidender Bedeutung sind in dieser Hinsicht andere trophische Ebenen, wie beispielsweise die Einflussnahme durch Hyperparasitoiden oder Predatoren, aber auch Vertreter der selben Ebene, die um die gleiche Ressource konkurrieren, beeinflussen ein bestimmtes Bezugssystem. Bei Blattlausparasitoiden kommen in einigen Fällen Beeinträchtigungen aus der mutualistischen Beziehung ihrer Wirte mit Ameisen hinzu. Abiotische Faktoren sind diesbezüglich ebenfalls relevante Einflussgrößen. Als solche modifizieren zum Beispiel Wettereffekte und der Einsatz von Insektiziden oder Pestiziden die Bedingungen des multitrophischen Systems.

Insgesamt existiert nicht ein isolierter regulierender Faktor für die Systemkomponente der Schädlingspopulation, sondern wirkt stets ein komplexes Beziehungsgefüge aus einer Vielzahl an Einflüssen zusammen.

7. Zusammenfassung

Die Wirtssuche und das Parasitierverhalten von Blattlausparasitoiden (Hymenoptera: Braconidae) auf höherer räumlicher Ebene zeigten in Abhängigkeit von unterschiedlichen Bedingungen des Habitatausschnittes charakteristische Unterschiede. In dieser Hinsicht spielten die untersuchten Einflussfaktoren Dichte und Verteilung der Wirte, Konstellation des Fouragiertraumes aus Wirts- und Nichtwirtspflanzen, Mehltaubefall der Wirtspflanzen und Predationsdruck durch Spinnen eine bedeutende Rolle. Außerdem resultierten erhebliche Differenzen zwischen Primärparasitoiden mit unterschiedlich großem Wirtsspektrum. Ein interspezifischer Vergleich lieferte diesbezüglich große Parallelen zwischen den beiden untersuchten Spezialisten *Aphidius tanacetarius* (monophag) und *Aphidius absinthii* (oligophag), während sich die Fouragierstrategien und der Reproduktionserfolg von *Aphidius ervi* (polyphag) deutlich von diesen abhob.

Die Wirtsdichte hatte erheblichen Einfluss auf das Fouragier- und Eiablageverhalten der Parasitoidenweibchen. In Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung ergaben sich diesbezüglich unterschiedlich ausgeprägte Strategien:

- Mit zunehmender Wirtsdichte resultierten höhere Aufenthaltszeiten der Parasitoidenweibchen in dem Pflanzenbestand. Dieses Muster zeichnete sich mit steigender Wirtsspezialisierung stärker ab, das heißt die Spezialisten reagierten in höherem Ausmaß auf die Wirtsdichte.
- Sowohl *A. ervi* als auch *A. absinthii* verwendeten auf wirtsbefallene Pflanzen durchschnittlich mehr Suchzeit als auf unbefallene, bei der hochspezialisierten Art *A. tanacetarius* war dies nicht der Fall.
- Beide Spezialisten frequentierten eine geringere Anzahl an Pflanzen als der Generalist *A. ervi*. Dies erfolgte dichte-unabhängig, mit Ausnahme von *A. tanacetarius*-Weibchen, die in Abwesenheit von Wirten weniger Pflanzen besuchten.
- Der Ovipositionserfolg nahm bei *A. ervi* mit wachsender Wirtsdichte zu, während *A. tanacetarius* und *A. absinthii* allgemein eine geringe Eiablagerrate zeigten.
- Generell wurden lokalisierte Blattlauskolonien lediglich zu einem geringen Anteil parasitiert. Dies lag einerseits in der Parasitierungsstrategie der Parasitoide und zum anderen in dem Abwehrverhalten der Wirte begründet.

Neben der Dichte der Wirte nahm ebenfalls deren Verteilung in dem Fouragierraum großen Einfluss auf den Erfolg der Parasitoide:

- Das aggregierte Auftreten von Blattlauskolonien erhöhte den Such- und Parasitierungserfolg von *A. ervi*-Weibchen signifikant gegenüber der uniformen Verteilung. Ursächlich kann dies auf die evolutive Adaption der Parasitoide an die natürliche Verteilungsform ihrer Wirte zurückgeführt werden.

Die Zusammensetzung des Habitatausschnitts aus Wirts- und Nichtwirtspflanzen wirkte sich wesentlich auf die Wirtssuche der Parasitoidenweibchen aus. In Abhängigkeit von der Wirtsspezialisierung folgten unterschiedliche Strategien zur Lokalisation von Ressourcen zur Eiablage:

- Die polyphage Parasitoidenart *A. ervi* reagierte in Gegenwart von Nichtwirtspflanzen mit einer durchschnittlich geringeren Aufenthaltszeit im Gesamtbestand als in reinen Wirtspflanzenbeständen. Tendenziell war dies auch bei den Spezialisten ausgebildet, im Wesentlichen blieben die Aufenthaltszeiten bei *A. tanacetarius* und *A. absinthii* jedoch von der Konstellation des Fouragierraumes unbeeinflusst. Im interspezifischen Vergleich ergaben sich höhere Aufenthaltszeiten mit reduziertem Wirtsspektrum.
- Die Spezialisten besuchten unabhängig von der Konstellation des Pflanzenbestandes eine relativ geringe Anzahl an Pflanzen. *A. ervi* frequentierte in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen ähnlich wenige Pflanzen, jedoch deutlich mehr bei ausschließlicher Verfügbarkeit von Wirtspflanzen.
- Während *A. ervi* auch auf Nichtwirtspflanzen zu einem verhältnismäßig hohen Anteil landete, konnten diese von den Spezialisten weitgehend von vorneherein gemieden werden, am extremsten von der monophagen Art *A. tanacetarius*.
- Allerdings konnte *A. ervi* die Besuchszeit auf Nichtwirtspflanzen gering halten, signifikant kürzer als auf Wirtspflanzen. Diese Fähigkeit besaßen die spezialisierten Parasitoidenarten zusätzlich zu ihrem Meideverhalten gegenüber ungeeigneten Pflanzen.
- Unter diesen Versuchsbedingungen wendete *A. ervi* als einzige der untersuchten Arten mehr Zeit auf infizierte als auf unbefallene Wirtspflanzen auf.
- Der Sucherfolg fiel bei *A. tanacetarius* und *A. absinthii* unabhängig von der Zusammensetzung des Pflanzenbestandes gering aus (*A. tanacetarius*: 15% in Beständen aus Wirtspflanzen, 10% in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen; *A. absinthii*: $\bar{\varnothing}$ 18% in Beständen aus Wirtspflanzen, 20% in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen). Dagegen setzt sich *A. ervi* von den Spezialisten durch eine insgesamt sehr viel höhere Erfolgsquote und durch einen stark reduzierten Sucherfolg in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen ab ($\bar{\varnothing}$ 91% in Beständen aus Wirtspflanzen, 50% in Anwesenheit von Nichtwirtspflanzen).

- Die Anzahl an Eiablagen erwies sich bei *A. tanacetarius*-Weibchen mit generellem Sucherfolg als gering, unbeeinflusst von der Konstellation des Pflanzenbestandes. Bei *A. absinthii* sank die Parasitierungsrate mit zunehmender Diversität des Habitatausschnittes und *A. ervi* hatte in Beständen aus zwei Wirtspflanzenarten den größten Erfolg.

Die Vorerfahrung erzeugte bei *A. ervi* beträchtliche Modifikationen der Wirtssuche:

- Die Vorerfahrung mit dem der Fouragiersituation entsprechenden Pflanze-Wirt-System führte bei *A. ervi* Weibchen zu intensiviertem Suchverhalten und infolgedessen zu einer Erfolgssteigerung in der Parasitierung verfügbarer Wirte.

Der Befall von Wirtspflanzen mit Echtem Mehltau (*Erysiphe trifolii*; Mycobionta: Ascomycetes, Erysiphales) modifizierte das Suchverhalten von Parasitoiden in beträchtlicher Weise:

- Bei Mehлтаubefall resultierten signifikant kürzere Aufenthaltszeiten von *A. ervi*-Weibchen als in gesunden Pflanzenbeständen.
- Die Intensität der Suche war in Anwesenheit von Mehltau deutlich reduziert, indem eine signifikant geringere Anzahl von Pflanzen abgesehen wurde.
- Als direkter Effekt des Mehltaus auf die Parasitoiden zeigte sich die Verhaltenskomponente "Putzen" gegenüber der Suche auf gesunden Pflanzen signifikant erhöht, verursacht durch die Kontamination mit Mehltasporen.

Eine nasse Blattlauskutikula zog erhebliche Beeinträchtigungen der Wirtserkennung von Parasitoidenweibchen nach sich:

- Die Parasitierungsrate von *A. ervi*-Weibchen erwies sich angesichts nasser *A. pisum* signifikant reduziert. Trotz gleicher Anzahl an Kontakten, wurden die nassen Wirte mangels Erkennung nicht zur Eiablage herangezogen.
- Das Phänomen einer erheblichen Reduktion der Parasitierung von nassen Blattläusen verringerte sich kontinuierlich mit der Zeit, so dass die gewaschenen *A. pisum* bereits eine Stunde nach der Behandlung wieder uneingeschränkt als Wirte herangezogen wurden.
- Da das gleiche Phänomen auf gewaschene tote Blattläuse zutraf und diese keine Stoffe nachsynthetisieren können, liegt die Ursache der geminderten Erkennung nicht in abgewaschenen Substanzen, sondern in einer verhinderten Ausbreitung von spezifischen Kairomonen durch einen dünnen Wasserfilm, der im Laufe der Zeit verdunstet.

Das Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen erwies sich für Primärparasitoide von hoher Bedeutung:

- Die Suche auf höherer räumlicher Ebene war für die Primärparasitoidenarten *A. absinthii* und *A. ervi* mit einem hohen Mortalitätsrisiko durch Netzspinnen verbunden, während die Hyperparasitoidenart *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Megaspilidae) dieser Gefahr nicht unterlag.

8. Summary

The searching and parasitization behaviour of female aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) was influenced by a variety of host- and plant-dependent factors, including density and distribution of hosts, availability of host/ non-host plants in the foraging area, fungal disease of host plants, presence of predators and rain. There were also significant interspecific differences dependant on the degree of host-specificity of primary parasitoids. An interspecific comparison showed strong similarities between two specialists, the monphagous *Aphidius tanacetarius* and the oligophagous *Aphidius absinthii*, in contrast to the foraging strategies and reproductive success of the polyphagous *Aphidius ervi*.

Dependency on density of hosts:

- Increasing density of hosts led to significantly higher residence times of parasitoids in the plant canopy. This pattern became more distinct with reduced parasitoid host range, i. e. specialists responded more strongly to the density of hosts.
- Both *A. ervi* and *A. absinthii* spent on average more time searching on host-infested than on uninfested plants; for *A. tanacetarius* this was not the case.
- The two specialists visited a smaller number of plants than the generalist *A. ervi*, independent of host density, with the exception that *A. tanacetarius* visited less plants in absence of hosts.
- The oviposition success of *A. ervi* increased with increasing density of hosts, *A. tanacetarius* and *A. absinthii* generally showed a low parasitization rate.
- Aphid colonies were always parasitized to a limited extent, as a consequence of specific parasitism strategies and the defence behaviour of aphid hosts.

Influence of host distribution:

- The aggregation of host colonies significantly increased the searching and parasitism success of female *A. ervi*, relative to a uniform distribution. This might be caused by evolutionary adaptations to the natural form of host distribution.

Different host and non-host plant species arrangements in the foraging area had a considerable influence on the searching behaviour of female parasitoids. Host range dependency resulted in different strategies for resource location aimed at egg deposition:

- In the presence of non-host plants, relative to the sole availability of host plants, the polyphagous parasitoid *A. ervi* responded with reduced residence times. The same pattern resulted in tendency for *A. tanacetarius* and *A. absinthii*, however the residence

times of the specialists remained essentially independent of the plant composition. Interspecifically, higher residence times occurred with reduced host range.

- Specialist parasitoids visited, independent of canopy composition, a smaller number of plants. The generalist *A. ervi* showed the same frequency of visits in the presence of non-host plants, but visited many more plants when exclusively host plants were available.
- While *A. ervi* also landed on a considerable proportion of non-host plants, specialists were largely able to avoid non-host plants, particularly the monophagous female *A. tanacetarius*.
- However, *A. ervi* had a significantly reduced visiting time on non-host plants, compared to host plant visits. This ability to minimise lost searching time was even more effective in specialists, in addition to their avoidance strategy.
- Under these conditions, only *A. ervi* spent more time on host-infested plants than on aphid-free ones.
- The searching success of both *A. tanacetarius* and *A. absinthii* remained generally low (*A. tanacetarius*: 15% in the host plant canopy, 10% in presence of non-host plants; *A. absinthii*: \approx 18% in host plant canopies, 20% in presence of non-host plants). In contrast to the specialist parasitoids, female *A. ervi* had a much higher searching success, that differed significantly depending on the composition of plants: the searching success of *A. ervi* was considerably reduced when non-hosts were present (\approx 91% in host plant canopies compared to 50% in presence of non-host plants).
- Oviposition success of female *A. tanacetarius* was generally low. In contrast, the parasitization rate of *A. absinthii* decreased with growing plant diversity in the foraging area and *A. ervi* were most successful in canopies composed of two host plant species.

Influence of experience of *A. ervi*:

- Pre-experimental experience with the plant-host-system used in experiments led to an intensification of searching behaviour of female *A. ervi* and an increasing parasitism of available hosts.

A fungus (*Erysiphe trifolii*; Mycobionta: Ascomycetes, Erysiphales) infection of host plants led to major modifications in the searching behaviour of *A. ervi*:

- Compared to healthy plants, *A. ervi* had significant shorter residence times in fungus-infested canopies.
- Confronted by the fungus disease, *A. ervi* showed a reduced searching intensity, as significantly less plants were inspected.

- As a direct effect of the fungus on foraging parasitoids, cleaning behaviour, caused by the contamination with fungus spores, was significantly increased compared to that on healthy plants.

A wet aphid cuticle resulted in a considerable impairment of host recognition in female *A. ervi*:

- The parasitization rate by *A. ervi* of wet aphids compared to dry ones was significantly reduced. Although a similar number of contacts between parasitoids and hosts were observed, wet hosts were not used for egg deposition, presumably due to a lack of host recognition.
- The phenomenon of reduced parasitization of wet aphids diminished with time and one hour after the treatment, aphids were accepted as hosts at the same level as dry aphids.
- This was also true for wet dead aphids, which can not resynthesize any substances. Therefore, the reduced recognition can not be explained by any chemical agent, removed by washing, but might be due to a thin layer of water, preventing the reception of specific kairomones by the parasitoid.

The mortality risk due to web-spinning spiders was extremely important for primary parasitoids:

- The searching behaviour of the primary parasitoids *A. absinthii* and *A. ervi* between plants was connected with a high mortality risk caused by web-spinning spiders. In contrast, spiders were no risk at all for the hyperparasitoid *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Megaspilidae).

9. Literaturverzeichnis

- AGELOPOULOS, N.; BIRKETT, M. A.; HICK, A. J.; HOOPER, A. M.; PICKETT, J. A.; POW, E. M.; SMART, L. E.; SMILEY, D. W. M.; WADHAMS, L. J. & WOODCOCK, C. M. (1999). Exploiting semiochemicals in insect control. *Pestic Science*, 55: 225-235.
- ALBORN, T.; TURLINGS, T. C. J.; JONES, J. H.; STENHAGEN, G.; LOUGHRIN, J. H. & TUMLINSON, J. H. (1997). An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276: 945-949.
- ANKERSMIT, G. W.; BELL, C.; DIJKMAN, H.; MACE, N.; RIETSRTA, S.; SCHRÖDER, J. & DE VISSER, C. (1986). Incidence of parasitism by *Aphidius rhopalosiphi* in colour forms of the aphid *Sitobion avenae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 40: 223-229.
- ARIMURA, G.; OZAWA, R.; SHIMODA, T.; NISHIOKA, T.; BOLAND, W. & TAKABAYASHI, J. (2000). Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406: 512-515.
- ARTHUR, A. P. (1981). Host acceptance. In: Nordlund, D. A.; Jones, R. L. & Lewis, W. J. (Hrsg.). *Semiochemicals: their role in pest control*. John Wiley, New York.
- ASKEW, R. R. (1973). *Parasitic Insects*. Heinemann Educational Books, London.
- ASKEW, R. R. & SHAW, M. R. (1986). Parasitoid communities: their size, structure and development. In: Waage, J. & Greathead, D. (Hrsg.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.
- BAI, B. & MACKAUER, M. (1990). Oviposition and host-feeding patterns in *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) at different aphid densities. *Ecological Entomology*, 15: 9-16.
- BALDWIN, I. T. (1988). Short-term damage-induced increases in alkaloids protect plants. *Oecologia*, 75: 367-370.
- BATTAGLIA, D.; PENNACCHIO, F.; MARINCOLA, G. & TRANFAGLIA, A. (1993). Cornicle secretion of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) as a contact kairomone for the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology*, 90: 423-428.
- BATTAGLIA, D.; PENNACCHIO, F.; ROMANO, A. & TRANFAGLIA, A. (1995). The role of physical cues in the regulation of host recognition and acceptance behaviour of *Aphidius ervi* HALIDAY (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 8: 739-750.
- BATTAGLIA, D.; POPPY, G. M.; POWELL, W.; ROMANO, A.; TRANFAGLIA, A. & PENNACCHIO, F. (2000). Physical and chemical cues influencing the oviposition behaviour of *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 219-227.
- BELL, W. J. (1990). Searching behaviour patterns in insects. *Annual Review of Entomology*, 35: 447-468.
- BELL, W. J. (1991). *Searching behaviour. The behavioural ecology of finding resources*. Chapman & Hall, London.
- BERNASCONI, M.; TURLINGS, T. C. J.; AMBROSETTI, L.; BASSETTI, P. & DORN, S. (1998). Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87: 133-142.
- BJORKSTEN, T. A. & HOFFMANN, A. A. (1998). Plant cues influence searching behaviour and parasitism in the egg parasitoid *Trichogramma nr. brassicae*. *Ecological Entomology*, 23: 355-362.

- BJORKSTEN, T. A. & HOFFMANN, A. A. (1998). Persistence of experience effects in the parasitoid *Trichogramma nr. brassicae*. *Ecological Entomology*, 23: 110-117.
- BLACKMAN, R. L. & EASTOP, V. F. (2000). *Aphids on the world's crops*. J. Wiley & Sons, Weinheim.
- BOCCHINO, F. J. & SULLIVAN, D. J. (1981). Effects of venoms from two aphid hyperparasitoids *Asaphes lucens* and *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Pteromalidae & Megaspilidae) on larvae of *Aphidius smithi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Canadian Entomologist*, 113: 887-890.
- BOEVE, P. J. & WEISS, M. (1998). Spatial distribution and sampling plans with fixed levels of precision for cereal aphids (Homoptera: Aphididae) infesting spring wheat. *Canadian Entomologist*, 130: 67-77.
- BOLAND, W.; KOCH, T.; KRUMM, T.; PIEL, J. & JUX, A. (1999). Induced biosynthesis of insect semiochemicals in plants. In: Chadwick, D. J. & Goode, J. (Hrsg.). *Insect-plant interactions and induced plant defence*. Wiley, Chichester.
- BONSALL, M. B. & HASSEL, M. P. (1998). Population dynamics of apparent competition in a host-parasitoid assemblage. *Journal of Animal Ecology*, 67: 918-929.
- BONSALL, M. B.; HASSEL, M. P. & ASEFA, G. (2002). Ecological trade-offs, resource partitioning, and coexistence in a host-parasitoid assemblage. *Ecology*, 83: 925-934.
- BÖRNER, C. (1952). Aphidae Europae Centralis. *Mitteilungen Thüringer Botanische Gesellschaft*, 4: 1-184.
- BROWN, P. E.; FRANK, C. P.; GROVES, H. L. & ANDERSON, M. (1998). Spectral sensitivity and visual conditioning in the parasitoid wasp *Trybliographa rapae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Bulletin of Entomological Research*, 88: 239-245.
- BUDENBERG, W. J. (1990). Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55: 139-148.
- BUDENBERG, W. J.; POWELL, W. & CLARK, S. J. (1992). The influence of aphids and honeydew on the leaving rate of searching aphid parasitoids from wheat plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63: 259-264.
- BULTMAN, T. L.; MCNEILL, M. R. & GOLGSON, S. L. (2003). Isolate-dependent impacts of fungal endophytes in a multitrophic interaction. *Oikos*, 102: 491-496.
- CANDOLFI, M. P.; BAKKER, F.; CANEZ, V.; MILES, M.; NEUMANN, CH.; PILLING, E.; PRIMIANI, M.; ROMIJN, K.; SCHMUCK, R.; STORCK-WEYHERMÜLLER, S.; UFER, A. & WALTERSDORFER, A. (1999). Sensitivity of non-target arthropods to plant protection products: Could *Typhlodromus pyri* and *Aphidius* spp. be used as indicator species? *Chemosphere*, 39: 1357-1370.
- CASAS, J. (1989). Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. *Ecological Entomology*, 14: 257-265.
- CHAMBERLAIN, K.; GUERRIERI, E.; PENNACCHIO, F.; PETERSSON, J.; PICKETT, J. A.; POPPY, G. M.; POWELL, W.; WADHAMS, L. J. & WOODCOCK, C. M. (2001). Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? *Biochemical Systematics and Ecology*, 29: 1063-1074.
- CHARNOV, E. L. (1976). Optimal foraging. The marginal value theorem. *Theor.Pop.Biol.*, 9: 129-136.
- CHAU, A. & MACKAUER, M. (1997). Dropping of pea aphids from feeding site - a consequence of parasitism by the wasp, *Monoctonus paulensis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83: 247-252.

- CHAU, A. & MACKAUER, M. (2001). Preference of the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) for different aphid species: Female choice and offspring survival. *Biological Control*, 20: 30-38.
- CHESSON, J. (1982). Estimation and analysis of parasitoid search and attack parameters from field data. *Environmental Entomology*, 11: 531-537.
- CHESSON, P. L. & MURDOCH, W. W. (1986). Aggregation of risk: Relationships among host-parasitoid models. *The American Naturalist*, 127: 696-715.
- CHOW, A. & MACKAUER, M. (1992). The influence of prior ovipositional experience on host selection in four species of Aphidiid wasps (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Behavior*, 5.
- CHOW, A. & MACKAUER, M. (1996). Sequential allocation of offspring sexes in the hyperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri*. *Animal Behavior*, 51: 859-870.
- CHOW, A. & MACKAUER, M. (1999). Host handling and specificity of the hyperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri* (Curtis) (Hym., Megaspilidae): importance of host age and species. *Journal of Applied Entomology*, 123: 83-91.
- CHOW, A. (2000). Influence of host distribution on foraging behaviour in the hyperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 57-66.
- CLARK, T. L. & MESSINA, F. J. (1998). Plant architecture and the foraging success of ladybird beetles attacking the Russian wheat aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 153-161.
- CLOUTIER, C.; DUPERRON, J.; TERTULIANO, M. & MCNEIL, J. N. (2000). Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 29-40.
- COMINS, H. N. & HASSEL, M. P. (1979). The dynamics of optimally foraging predators and parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 48: 335-351.
- COOK, R. M. & HUBBARD, S. F. (1979). Adaptive searching strategies in insect parasites. *Journal of Animal Ecology*, 46: 115-125.
- CORTESERO, A. M.; DEMORAES, C. M.; STAPEL, J. O.; TUMLINSON, J. H. & LEWIS, W. J. (1997). Comparisons and contrasts in host-foraging strategies of two larval parasitoids with different degrees of host specificity. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 1589-1606.
- DE FARIAS, A. M. I. & HOPPER, K. R. (1997). Responses of female *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to host and plant-host odors. *Environmental Entomology*, 26: 989-994.
- DE FARIAS, A. M. I. & HOPPER, K. R. (1999). Oviposition behaviour of *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphidiidae) and defense behaviour of their host *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 28: 858-862.
- DEBACH, P.; FISHER, T. W. & LANDI, J. (1955). Some effects of meteorological factors on all stages of *Aphytis lignanensis*, a parasite of the Californian red scale. *Ecology*, 36: 743-753.
- DELPUECH, J.-M.; GAREAU, E.; TERRIER, O. & FOUILLET, P. (1998). Sublethal effects of the insecticide Chlorpyrifos on the sex pheromonal communication of *Trichogramma brassicae*. *Chemosphere*, 36: 1775-1785.
- DEN BOER, B. J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica*, 18: 165-194.
- DICKE, M. & SABELIS, M. W. (1988). How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology*, 38: 148-165.

- DICKE, M.; SABELIS, M. W.; TAKABAYASHI, J.; BRUIN, J. & POSTHUMUS, M. A. (1990). Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3091-3118.
- DICKE, M. (1999). Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91: 131-142.
- DICKE, M. & VAN LOON, J. J. A. (2000). Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 237-249.
- DIXON, A. F. G. (1976). *Biologie der Blattläuse*. Fischer, Stuttgart.
- DIXON, A. F. G. (1998). *Aphid ecology*. Chapman & Hall, London.
- DOUTT, R. L. (1959). The biology of parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 4: 161-182.
- DRIESSEN, G. & BERNSTEIN, C. (1999). Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 68: 445-459.
- DRUKKER, B.; SCUTAREANU, P. & SABELIS, M. W. (1995). Do anthocorid predators respond to synomones from *Psylla*-infested pear trees under field conditions? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77: 193-203.
- DU, Y.-J.; POPPY, G. M. & POWELL, W. (1996). Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behaviour of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 1591-1605.
- DU, Y.-J.; POPPY, G. M.; POWELL, W. & WALDHAMS, L. J. (1997). Chemically mediated associative learning in the host foraging behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 10: 509-522.
- DU, Y.-J.; POPPY, G. M.; POWELL, W.; PICKETT, J. A.; WALDHAMS, L. J. & WOODCOCK, C. M. (1998). Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 24.
- FAGAN, W. F. (2002). Can vertebrate predation alter aggregation of risk in an insect host-parasitoid system? *Journal of Animal Ecology*, 71: 487-496.
- FALABELLA, P.; TREMBLAY, E. & PENNACCHIO, F. (2000). Host regulation of the aphid parasitoid *Aphidius ervi*: the role of teratocytes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 1-9.
- FIELD, S. A. & KELLER, M. A. (1993). Courtship and intersexual signaling in the parasitic wasp *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 6: 737-750.
- FINK, U. (1995). Der Einfluß unterschiedlicher abiotischer Faktoren auf das Suchverhalten und die Ressourcennutzung des Blattlausparasitoiden *Aphidius rosae*. Dissertation, Universität Bayreuth.
- FINK, U. & VÖLKL, W. (1995). The effect of abiotic factors on foraging and oviposition success of the aphid parasitoid, *Aphidius rosae*. *Oecologia*, 103: 371-378.
- FISCHER, M. K.; HOFFMANN, K. H. & VÖLKL, W. (2001). Competition of mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. *Oikos*, 92: 531-541.
- FUKUSHIMA, J.; KAINOH, Y.; HONDA, H. & TAKABAYASHI, J. (2001). Learning of host-infested plant volatiles in the larval parasitoid *Cotesia kariyai*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 341-346.
- GALIS, F. & VAN ALPHEN, J. J. M. (1981). Patch time allocation and search intensity of *Asobara tabida* Nees (Hym.: Braconidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 31: 701-712.

- GAULD, I. D. & BOLTON, B. (1988). The Hymenoptera. Oxford University Press, Oxford.
- GEERVLiet, J. B. F.; VET, L. E. M. & DICKE, M. (1996). Innate responses of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) to volatiles from different plant-herbivore complexes. *Journal of Insect Behavior*, 9: 525-538.
- GEERVLiet, J. B. F.; VREUGDENHIL, A. I.; DICKE, M. & VET, L. E. M. (1998a). Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 241-252.
- GEERVLiet, J. B. F.; ARIENS, S.; DICKE, M. & VET, L. E. M. (1998b). Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 11: 113-121.
- GERLING, D. H.; ROITBERG, B. D. & MACKAUER, M. (1990). Instar-specific defense of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*: influence on oviposition success of the hymenopterous parasite *Aphelinus asychis*. *Journal of Insect Behavior*, 3: 501-514.
- GLINWOOD, R. T.; POWELL, W. & TRIPATHI, C. P. M. (1998). Increased parasitization on aphids on trap plants alongside vials releasing synthetic aphid sex pheromone and effective range of the pheromone. *Biocontrol Science and Technology*, 8: 607-614.
- GLINWOOD, R. T.; DU, Y.-J. & POWELL, W. (1999). Responses to aphid sex pheromones by the pea aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius eadyi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92: 227-232.
- GODFRAY, H. C. J. & HARDY, I. C. W. (1993). Sex ratio in haplodiploid insects. In: Wrensch, D. L. & Ebbert, M. A. (Hrsg.). Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. Chapman & Hall, London.
- GODFRAY, H. C. J. (1994). Parasitoids - Behavioural and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- GOFF, A. M. & NAULT, L. R. (1984). Response of the pea aphid parasite *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) to transmitted light. *Environmental Entomology*, 13: 595-598.
- GOHOLE, L. S.; OVERHOLT, W. A.; KHAN, Z. R. & VET, L. E. M. (2003). Role of volatiles emitted by host and non-host plants in the foraging behaviour of *Dentichasmias busseolae*, a pupal parasitoid of the spotted stemborer *Chilo partellus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107: 1-9.
- GONZÁLES, W. L.; FUENTES-CONTRERAS, E. & NIEMEYER, H. M. (1999). Semiochemicals associated to spacing behaviour of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* L. (Hem., Aphididae) to not affect the olfactometric behaviour of the cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphii* De Stefani-Pérez (Hym., Braconidae). *Journal of Applied Entomology*, 123: 413-415.
- GRASSWITZ, T. R. & PAINE, T. D. (1993). Effect of experience on in-flight orientation to host-associated cues in the generalist parasitoid *Lysiphlebus testaceipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 68: 219-229.
- GRASSWITZ, T. R. (1998a). Effect of adult experience on the host-location behavior of the aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). *Biological Control*, 12: 177-181.
- GRASSWITZ, T. R. (1998b). Contact kairomones mediating the foraging behavior of the aphid hyperparasitoid *Alloxysta victrix* (Westwood) (Hymenoptera: Charipidae). *Journal of Insect Behavior*, 11: 539-548.
- GREEN, R. F. & AYAL, Y. (1998). A simple Markov model for the assessment of host patch quality by foraging parasitoids. *Oecologia*, 116: 456-466.
- GRÜNBAUM, D. (1998). Using spatially explicit models to characterize foraging performance in heterogeneous landscapes. *The American Naturalist*, 151: 97-115.

- GUERRIERI, E.; PENNACCHIO, F. & TREMBLAY, E. (1993). Flight behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant and host volatiles. *European Journal of Entomology*, 90: 415-421.
- GUERRIERI, E.; PENNACCHIO, F. & TREMBLAY, E. (1997). Effect of adult experience on in-flight orientation to plant and plant-host complex volatiles in *Aphidius ervi* HALIDAY (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 10: 159-165.
- GUERRIERI, E.; POPPY, G. M.; POWELL, W.; TREMBLAY, E. & PENNACCHIO, F. (1999). Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 1247-1261.
- GUILLOT, F. S. & VINSON, S. B. (1973). Effect of parasitism by *Cardiochiles nigripes* on food consumption and utilization by *Heliothis virescens*. *Journal of Insect Physiology*, 19: 2072-2082.
- HARMON, J. P.; LOSEY, J. E. & IVES, A. R. (1998). The role of vision and color in the close proximity foraging behavior of four coccinellid species. *Oecologia*, 115: 287-292.
- HARVEY, J. A.; JERVIS, M. A.; GOLS, R.; JIANG, N. & VET, L. E. M. (1999). Development of the parasitoid, *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) in *Pieris rapae* and *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae) evidence for host regulation. *Journal of Insect Physiology*, 45: 173-182.
- HASSEL, M. P. & WAAGE, J. (1984). Host-parasitoid population interactions. *Annual Review of Entomology*, 29: 89-114.
- HASSEL, M. P. (1986). Parasitoids and population regulation. In: Waage, J. & Greathead, D. (Hrsg.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.
- HASSELL, M. P. & SOUTHWOOD, T. R. E. (1978). Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 75-98.
- HASSELL, M. P. (2000). *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- HASTINGS, A. & GODFRAY, H. C. J. (1999). Learning, host fidelity, and the stability of host-parasitoid communities. *The American Naturalist*, 153: 295-301.
- HAVILL, N. P. & RAFFA, K. F. (2000). Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. *Ecological Entomology*, 25: 171-179.
- HAWKINS, B. A.; CORNELL, H. V. & HOCHBERG, M. E. (1997). Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78: 2145-2152.
- HEIMPEL, G. E. & COLLIER, T. R. (1996). The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biological Reviews*, 71: 373-400.
- HEIMPEL, G. E.; ROSENHEIM, J. A. & MANGEL, M. (1997). Predation on adult *Aphytis* parasitoids in the field. *Oecologia*, 110: 346-352.
- HEMPTINNE, J.-L.; DOUMBIA, M. & DIXON, A. F. G. (2000). Assessment of patch quality by ladybirds: Role of aphid and plant phenology. *Journal of Insect Behavior*, 13: 360.
- HOFFMEISTER, T. S.; ROITBERG, B. D. & LALONDE, R. G. (2000). Catching Ariadne by her thread: how a parasitoid exploits the herbivore's marking trails to locate its host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 77-85.
- HOUSTON, A. I. & MCNAMARA, J. M. (1996). The influence of mortality on the behaviour that maximizes reproductive success in a patchy environment. *Oikos*, 47: 267-274.

- HÖLLER, C.; WILLIAMS, H. J.; VINSON, S. B. & WITT, D. (1994). Evidence of the external use of juvenile hormone for host marking and regulation in a parasitic wasp, *Dendrocerus carpenteri*. *Journal of Insect Physiology*, 40: 317-322.
- HUFBAUER, R. A. (2002). Aphid population dynamics: does resistance to parasitism influence population size? *Ecological Entomology*, 27: 25-32.
- HUFFAKER, C. B.; MESSENGER, P. S. & DEBACH, P. (1971). The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. In: Huffaker, C. B. (Hrsg.). *Biological control*. Plenum, New York, New York.
- HÜBNER, G. & DETTNER, K. (1999). Hyperparasitoid defense strategies against spiders: the role of chemical and morphological protection. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 67-74.
- IIZUKA, T. & TAKASU, K. (1998). Olfactory associative learning of the pupal parasitoid *Pimpla luctuosa* Smith (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Insect Behavior*, 11: 743-760.
- IVES, A. R.; SCHOOLER, S. S.; JAGAR, V. J.; KNUTESON, S. E.; GRBIC, M. & SETTLE, W. H. (1999). Variability and parasitoid foraging efficiency: a case study of pea aphids and *Aphidius ervi*. *The American Naturalist*, 154: 652-673.
- JAENIKE, J. (2002). Time-delayed effects of climate variation on host-parasite dynamics. *Ecology*, 83: 917-924.
- JANSEN, J.-P. (1996). Side effects of insecticides on *Aphidius rhopalosiphii* (Hym.: Aphidiidae) in laboratory. *Entomophaga*, 41: 37-43.
- JANSSEN, A. (1999). Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 191-198.
- JANSSEN, A.; SABELIS, M. W. & BRUIN, J. (2002). Evolution of herbivore-induced plant volatiles. *Oikos*, 97: 134-138.
- JERVIS, M. A. & KIDD, N. A. C. (1996). *Insect natural enemies*. Chapman & Hall, London.
- JERVIS, M. A.; KIDD, N. A. C. & HEIMPEL, G. E. (1996). Parasitoid adult feeding behaviour and biological control - a review. *Biocontrol News Information*, 17: 11-26.
- JONES, T. H.; GODFRAY, H. C. J. & HASSEL, M. P. (1996). Relative movement patterns of a tephritid fly and its parasitoid wasps. *Oecologia*, 106: 317-324.
- KAKAKHEL, S. A.; AHAD, K.; AMJAD, M. & HASSAN, S. A. (1998). The side effects of pesticides on *Diaretiella rapae*, a parasitoid of the turnip aphid (*Lipaphis erysimi*). *Anzeiger für Schädlingskunde*, 71: 61-63.
- KAMIL, A. C.; KREBS, J. R. & PULLIAM, H. R. (1987). *Foraging behavior*. Plenum Press, New York & London.
- KARBAN, R. & MYERS, J. H. (1989). Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 331-348.
- KARBAN, R. & BALDWIN, I. T. (1997). *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago.
- KEASAR, T.; NEY-NIFLE, M.; MANGEL, M. & SWEZEY, S. (2001). Early oviposition experience affects patch residence time in a foraging parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98: 123-132.
- KERGUELEN, V. & CARDÉ, R. T. (1998). Flight toward a learned odor and factors inducing landing of female *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae), a parasitoid of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Insect Behavior*, 11: 221-234.

- KORTH, K. L. & DIXON, R. A. (1997). Evidence for chewing insect-specific molecular events distinct from a general wound response in leaves. *Plant Physiology*, 115: 1299-1305.
- KRAMARZ, P. & STARK, J. (2003). Population level effects of cadmium and the insecticide imidacloprid to the parasitoid, *Aphidius ervi* after exposure through its host, the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Biological Control*, 27: 310-314.
- LERALEC, A. (1991). Les Hymenopteres Parasitoides; Adaptions de l'Appareil Reproducteur Femelle. Morphologie et Ultrastructure de l'Ovaire et de l'Óvopositeur. Dissertation, Université de Rennes I.
- LESTER, P. J. & HOLTZER, T. O. (2002). Patch and prey utilisation behaviours by *Aphelinus albipodus* and *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphelinidae and Aphidiidae) on Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *Biological Control*, 24: 183-191.
- LI, C.; ROITBERG, B. D. & MACKAUER, M. (1992). The search pattern of a parasitoid wasp, *Aphelinus asychis*, for its host. *Oikos*, 65: 207-212.
- LONGLEY, M. & JEPSON, P. C. (1996). The influence of insecticide residues on primary parasitoid and hyperparasitoid foraging behaviour in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81: 259-269.
- LONGLEY, M.; JEPSON, P. C.; IZQUIERDO, J. & SORTHERTON, N. (1997). Temporal and spatial changes in aphid and parasitoid populations following applications of deltamethrin in winter wheat. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83: 41-52.
- LOSEY, J. E. & DENNO, R. F. (1998). The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behavior. *Ecological Entomology*, 23: 53-61.
- LOU, Y.-G. & CHENG, J.-A. (2001). Host-recognition kairomone from *Sogatella furcifera* for the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 101: 59-67.
- LUKIANCHUK, J. L. & SMITH, S. M. (1997). Influence of plant structural complexity on the foraging success of *Trichogramma minutum*: a comparison of search on artificial and foliage models. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 84: 221-228.
- MACKAUER, M. & STARÝ, P. (1967). World Aphidiidae. Le Francois, Paris.
- MACKAUER, M. (1986). Growth and developmental interactions in some aphids and their hymenopterous parasites. *Journal of Insect Physiology*, 32: 275-280.
- MACKAUER, M. (1990). Host discrimination and host suitability in *Aphidius smithii* (Hymenoptera: Aphidiidae). In: Lowe, A. D. (Hrsg.). Perspectives in aphid biology. Entomological Society of New Zealand, Christchurch.
- MACKAUER, M. & VÖLKL, W. (1993). Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? *Oecologia*, 94: 339-350.
- MACKAUER, M. & KAMBHAMPATI, S. (1996). Structural changes in the parasitoid guild attacking the pea aphid in North America. In: Hodek, I. (Hrsg.). Ecology of Aphidophaga. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- MACKAUER, M.; MICHAUD, J. P. & VÖLKL, W. (1996). Host choice by aphidiid wasps: host recognition, host quality and host value. *Canadian Entomologist*, 128: 959-980.
- MANLY, B. F. J. (1974). A model for certain types of selection experiments. *Biometrics*, 30: 281-294.
- MASSONNET, B.; SIMON, J.-C. & WEISSER, W. (2002). Metapopulation structure of the specialized herbivore *Macrosiphoniella tanacetaria* (Homoptera, Aphididae). *Molecular Ecology*, 11: 2511-2521.

- MATTIACCI, L.; VINSON, S. B.; WILLIAMS, H. J.; ALDRICH, J. R. & BIN, F. (1993). A long-range attractant kairomone for egg parasitoid *Trissolcus basalus*, isolated from defensive secretion of its host, *Nezara viridula*. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 959-972.
- MATTIACCI, L.; DICKE, M. & POSTHUMUS, M. A. (1994). Induction of parasitoid attracting synomone in brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 2229-2247.
- MAYHEW, P. J.; ODE, P. J.; HARDY, I. C. W. & ROSENHEIM, J. A. (1998). Parasitoid clutch size and irreversible evolution. *Ecology Letters*, 1: 139-141.
- MCBRIEN, H. & MACKAUER, M. (1990). Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius smithi* and *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 56: 145-153.
- MCBRIEN, H. & MACKAUER, M. (1991). Decision to superparasitize based on larval survival: competition between aphid parasitoids: *Aphidius smithi* and *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59: 145-150.
- MEINERS, T.; WESTERHAUS, C. & HILKER, M. (2000). Specificity of chemical cues used by a specialist egg parasitoid during host location. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 151-159.
- MEYHÖFER, R. & CASAS, J. (1999). Vibratory stimuli in host location by parasitic wasps. *Journal of Insect Physiology*, 45: 967-971.
- MEYHÖFER, R. & HINDAYANA, D. (2000). Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 115-122.
- MEYHÖFER, R. & KLUG, T. (2002). Intraguild predation on the aphid parasitoid *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae): mortality risks and behavioral decisions made under the threats of predation. *Biological Control*, 25: 239-248.
- MICHA, S. G. & WYSS, U. (1995). Bedeutung von Pflanzenduftstoffen bei der Wirtssuche von *Aphidius uzbekistanicus* (Hymenoptera, Aphidiidae), eines Parasitoiden der Großen Getreideblattlaus (*Sitobion avenae*). *Gesunde Pflanzen*, 47: 300-307.
- MICHA, S. G. & WYSS, U. (1996). Aphid alarm pheromone (E)- β -farnesene: a host finding kairomone for the aphid primary parasitoid *Aphidius uzbekistanicus* (Hymenoptera: Aphidiinae). *Chemoecology*, 7: 132-139.
- MICHAUD, J. P. & MACKAUER, M. (1994). The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps: I. Comparison between three *Aphidius* parasitoids of the pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 70: 273-283.
- MICHAUD, J. P. & MACKAUER, M. (1995). The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps: II. Comparison between *Ephedrus californicus*, *Monoctonus paulensis* and *Praon pequodorum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74: 267-275.
- MILNE, W. M. (1986). The establishment and dispersal of *Aphidius ervi* in bluegreen aphid populations on lucerne in New South Wales, Australia. In: Hodek, I. (Hrsg.). *Ecology of Aphidophaga*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- MINKS, A. K. & HARREWIJN, P. (1987). *Aphids, their biology, natural enemies and control*. World crop pests 2A. Elsevier, Amsterdam.
- MINKS, A. K. & HARREWIJN, P. (1988). *Aphids, their biology, natural enemies and control*. World crop pests 2B. Elsevier, Amsterdam.
- MINKS, A. K. & HARREWIJN, P. (1989). *Aphids, their biology, natural enemies and control*. World crop pests 2C. Elsevier, Amsterdam.

- MONDOR, E. B. & ROLAND, J. (1997). Host locating behaviour of *Leschenaultia exul* and *Patelloa pachypyga*: two tachinid parasitoids of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 85: 161-168.
- MONDOR, E. B. & ROITBERG, B. D. (2000). Individual behaviour and population dynamics: lessons from aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 75-81.
- MONDOR, E. B. & ROITBERG, B. D. (2000). Has the attraction of predatory Coccinellids to cornicle droplets constrained aphid alarm signaling behavior? *Journal of Insect Behavior*, 13: 321-329.
- MONTGOMERY, M. E. & NAULT, L. R. (1977). Comparative response of aphids to the alarm pheromone, (E)- β -farnesene. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 22: 236-242.
- MURDOCH, W. W.; CHESSON, J. & CHESSON, P. L. (1985). Biological control in theory and practice. *The American Naturalist*, 125: 344-366.
- MURPHY, S. T. & VÖLKL, W. (1996). Population dynamics and foraging behaviour of *Diaeretus leucopterus* Haliday (Hymenoptera: Braconidae), and its potential for the biological control of pine damaging *Eulachnus* spp. (Homoptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 86: 397-405.
- MÜLLER, C. B. & GODFRAY, H. C. J. (1998). The response of aphid secondary parasitoids to different patch densities of their host. *BioControl*, 43: 129-139.
- MÜLLER, C. B. & BRODEUR, J. (2002). Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control*, 25: 216-223.
- NELSON, J. M. & ROITBERG, B. D. (1995). Flexible patch time allocation by the leafminer parasitoid, *Opius dimidiatus*. *Ecological Entomology*, 20: 245-252.
- NGI-SONG, A. J.; OVERHOLT, W. A.; NAJAGI, P. G. N.; DICKE, M.; AYERTEY, J. N. & LWANDE, W. (1996). Volatile infochemicals used in host and host habitat location by *Cotesia flavipes* CAMERON and *Cotesia sesamiae* CAMERON (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of stemborers on Gramineae. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 307-323.
- NINKOVIC, V.; ABASSI, S. A. & PETTERSSON, J. (2001). The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biological Control*, 21: 191-195.
- NORDLUND, D. A. (1981). Semiochemicals: A review of the terminology. In: Nordlund, D. A.; Jones, R. L. & Lewis, W. J. (Hrsg.). Semiochemicals, their role in pest control. Wiley, New York.
- OLSON, A. C.; IVES, A. R. & GROSS, K. (2000). Spatially aggregated parasitism on pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, caused by random foraging behavior of the parasitoid *Aphidius ervi*. *Oikos*, 91: 66-76.
- OTTO, M. & MACKAUER, M. (1998). The developmental strategy of an idiobiont ectoparasitoid, *Dendrocerus carpenteri*: influence of variations in host quality on offspring growth and fitness. *Oecologia*, 117: 353-364.
- PAPAJ, D. R. & PROKOPY, R. J. (1989). Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34: 315-350.
- PAPAJ, D. R. & LEWIS, A. C. (2003). Insect learning. Ecological and evolutionary perspectives. Chapman & Hall, New York.
- PARÉ, P. W. & TUMLINSON, J. H. (1997). Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 385: 30-31.
- PAUL, A. V. N.; SINGH, S. & SINGH, A. K. (2002). Kairomonal effect of some saturated hydrocarbons on the egg parasitoids, *Trichogramma brasiliensis* (Ashmed) and *Trichogramma exiguum*, Pinto, Platner and Oatman (Hym., Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology*, 126: 409-416.

- PENNACCHIO, F. (1990). The Italian species of the genus *Aphidius* Nees (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). *Bollettino Laboratorio Entomologia Agraria Filippo Silvestri*, 46: 75-106.
- PETERSEN, M. K. & HUNTER, M. S. (2002). Ovipositional preference and larval-early adult performance of two generalist lacewing predators of aphids in pecans. *Biological Control*, 25: 101-109.
- PETRESCU, A. S.; MONDOR, E. B. & ROITBERG, B. D. (2001). Subversion of alarm communication: Do plants habituate aphids to their own alarm signals? *Canadian Journal of Zoology*, 79: 737-740.
- PICKETT, J. A. (1990). Gas chromatography-mass spectrometry in insect pheromone identification: three extreme case histories. In: McCaffery, A. R. & Wilson, I. D. (Hrsg.). *Chromatography and isolation of insect hormones and pheromones*. Plenum Press, New York.
- PICKETT, J. A.; WADHAMS, L. J. & WOODCOCK, C. M. (1998). Insect supersense. Mate and host location by insects as model systems for exploiting olfactory interactions. *The Biochemist-August*, 1998: 8-13.
- PICKETT, J. A. (1998). Semiochemicals in integrated crop management: commercial prospects. *Pestic Science*, 54: 290-291.
- POECKE, R. M. P.; ROOSJEN, M.; PUMARINO, L. & DICKE, M. (2003). Attraction of the specialist parasitoid *Cotesia rubecula* to *Arabidopsis thaliana* infested by host or non-host herbivore species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107: 229-236.
- POLGÁR, L. A. & HARDIE, J. (2000). Diapause induction in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 21-27.
- POPPY, G. M.; POWELL, W. & PENNACCHIO, F. (1997). Aphid parasitoid response to semiochemicals - genetic, conditioned or learnt? *Entomophaga*, 42: 193-199.
- POTTING, R. P. J.; VET, L. E. M. & DICKE, M. (1995). Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: the role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 525-539.
- POTTING, R. P. J.; VERMEULEN, N. E. & CONLONG, D. E. (1999). Active defence of herbivorous hosts against parasitism: Adult parasitoid mortality risk involved in attacking a concealed stem-boring host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91: 143-148.
- POTTING, R. P. J.; POPPY, G. M. & SCHULER, T. H. (1999). The role of volatiles from cruciferous plants and pre-flight experience in the foraging behaviour of the specialist parasitoid *Cotesia plutellae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93: 87-95.
- POULIN, R. (1998). *Evolutionary ecology of parasites*. Chapman & Hall, London.
- POWELL, W. & ZHANG, Z. L. (1983). The reactions of two cereal aphid parasitoids *Aphidius uzbekistanicus* and *Aphidius ervi* to host aphids and their food plants. *Physiological Entomology*, 8: 439-444.
- POWELL, W. (1986). Enhancing parasitoid activity in crops. In: Waage, J. & Greathead, D. (Hrsg.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.
- POWELL, W.; DECKER, U. M. & BUDENBERG, W. J. (1991). The influence of semiochemicals on the behaviour of cereal aphid parasitoids (Hymenoptera). In: Polgár, L. A.; Chambers, R. J.; Dixon, A. F. G. & Hodek, I. (Hrsg.). *Behaviour and impact of Aphidophaga*. SFB Acad. Publ. Bv., The Hague, Netherlands.
- POWELL, W. & WRIGHT, A. F. (1992). The influence of host food plants on host recognition by four aphidiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research*, 81: 449-453.

- 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). *Biological Control*, 11: 104-112.
- POWELL, W. (1998). Semiochemicals to increase parasitism in aphid pest control. *Pestic Science*, 54: 291-293.
- PRADO, E. & TJALLINGII, F. W. (1994). Aphid activities during sieve element punctures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 72: 157-165.
- PRICE, P. W. (1973). Reproductive strategies in parasitoid wasps. *The American Naturalist*, 107: 684-693.
- PRICE, P. W. (1974). Strategies for egg production. *Evolution*, 28: 76-84.
- PRICE, P. W. (1980). Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMPSON, J. N. & WEIS, A. E. (1980). Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 45-65.
- QUICKE, D. L. J. (1997). Parasitic wasps. Chapman & Hall, London.
- RAO, A.; VINSON, S. B.; GILSTRAP, F. E. & MICHELS, G. J. J. (1999). Response of an aphid parasitoid, *Aphelinus asychis* to its host, plant, host-plant complex, and to malathion. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91: 449-456.
- REES, N. E. & ONSAGER, J. A. (1982). Influence of predators on the efficiency of the *Blaesoxipha* spp. parasites of the migratory grasshopper. *Environmental Entomology*, 11: 426-428.
- RIECHERT, S. E. & LOCKLEY, T. (1984). Spiders as biological control agents. *Annual Review of Entomology*, 29: 299-320.
- RIECHERT, S. E. & BISHOP, L. (1990). Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology*, 71: 1441-1450.
- RODRÍGUEZ, M. Á. & HAWKINS, B. A. (2000). Diversity, function and stability in parasitoid communities. *Ecology Letters*, 3: 35-40.
- ROITBERG, B. D.; MANGEL, M.; LALONDE, R. G.; ROITBERG, C. A.; VAN ALPHEN, J. J. M. & VET, L. E. M. (1992). Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioural Ecology*, 3: 156-165.
- ROITBERG, B. D.; SIRCOM, J.; ROITBERG, C. A.; VAN ALPHEN, J. J. M. & MANGEL, M. (1993). Life expectancy and reproduction. *Nature*, 364: 108.
- ROMSTÖCK-VÖLKL, M. (1990). Population dynamics of *Tephritis conura* Loew (Diptera: Tephritidae): Determinants of density from three trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 59: 251-268.
- ROSE, U. S. R.; LEWIS, W. J. & TUMLINSON, J. H. (1998). Specificity of systemically released volatiles as attractants for specialist and generalist parasitic wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 303-319.
- ROSENHEIM, J. A. (1990). Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Annual Entomological Society of America*, 83: 277-286.
- ROSENHEIM, J. A. & MANGEL, M. (1994). Patch leaving rules for parasitoids with imperfect host discrimination. *Ecological Entomology*, 19: 374-380.

- ROSENHEIM, J. A.; KAJA, H. K.; EHLER, L. E.; MAROIS, J. J. & JAFFEE, B. A. (1995). Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological Control*, 5: 303-335.
- ROSENHEIM, J. A. (1998). Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, 43: 421-447.
- ROSTÁS, M. & HILKER, M. (2002). Asymmetric plant-mediated cross-effects between a herbivorous insect and a phytopathogenic fungus. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 223-231.
- RÖSE, U. S. R.; MANUKIAN, R. R.; HEATH, R. R. & TUMLINSON, J. H. (1996). Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves - a systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiology*, 111: 487-495.
- RUTLEDGE, C. E. (1996). A survey of identified kairomones and synomones used by insect parasitoids to locate and accept their hosts. *Chemoecology*, 7: 121-131.
- SABELIS, M. W.; VAN BAALEN, M.; BAKKER, F.; BRUIN, J.; DRUKKER, B.; EGAS, M.; JANSSEN, A.; LESNA, I. K.; PELS, B.; VAN RIJN, P. C. J. & SCUTAREANU, P. (1999). The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In: Olf, H.; Brown, V. K. & Drent, R. H. (Hrsg.). The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. Blackwell Science, Oxford.
- SACHS, L. (1999). Angewandte Statistik. Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Springer Verlag, Berlin.
- SCHEIRS, J. & DEBRUYN, L. (2002). Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant-insect research. *Oikos*, 96: 187-191.
- SCHOONHOFEN, L. M.; JERMY, T. & VAN LOON, J. J. A. (1998). Insect-plant biology: from physiology to evolution. Chapman & Hall, London.
- SCHWÖRER, U.; VÖLKL, W. & HOFFMANN, K. H. (1999). Foraging for mates in the hyperparasitic wasp, *Dendrocerus carpenteri*: impact of unfavourable weather conditions and parasitoid age. *Oecologia*, 119: 73-80.
- SCHWÖRER, U. & VÖLKL, W. (2001). The foraging behaviour of *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) at different spatial scales: resource utilisation and suboptimal weather conditions. *Biological Control*, 21: 111-119.
- SCHWÖRER, U. (2001). Fouragierstrategien und Ressourcennutzung von Blattlausparasitoiden unter ungünstigen abiotischen Bedingungen. Dissertation, Universität Bayreuth.
- SEQUEIRA, R. & MACKAUER, M. (1992). Nutritional ecology of an insect host parasitoid association - the pea aphid-*Aphidius ervi* system. *Ecology*, 73: 183-189.
- SHAH, P. A.; PICKETT, J. A. & VANDENBERG, J. D. (1999). Responses of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) to aphid alarm pheromone. *Physiological and Chemical Ecology*, 28: 983-985.
- SIGSGAARD, L. (2002). A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids role in biological control. *Journal of Applied Entomology*, 126: 101-107.
- SINGER, T. L. (1998). Roles of Hydrocarbons in the recognition system of insects. *American Zoologist*, 38: 394-405.
- SLOGGETT, J. J. & WEISSER, W. (2002). Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oikos*, 98: 323-333.
- SNYDER, W. E. & IVES, A. R. (2001). Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 83: 705-716.

- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1995). Biometry. Freeman, New York.
- SOUTHWOOD, T. R. E. & COMINS, H. N. (1976). A synoptic population model. *Journal of Animal Ecology*, 45: 949-965.
- STARÝ, P. (1969). Density dependence in field populations of *Aphidius ervi* Hal., a parasite of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) in Czechoslovakia (Hym. Aphidiidae; Hom. Aphididae). *Bollettino Laboratorio Entomologia Agraria Filippo Silvestri*, 27: 219-252.
- STARÝ, P. (1970). Biology of aphid parasites with respect to integrated control. In: Junk, W. (Hrsg.). The Hague.
- STARÝ, P. (1973). A review of the *Aphidius*-species (Hymenoptera: Aphidiidae) of Europe. *Annales Zoologicae Botanicae*, 84: 1-81.
- STARÝ, P. (1976). Aphid parasites of the Mediterranean area. Junk, The Hague.
- STARÝ, P. (1995). The fate of released parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) for biological control of aphids in Chile. *Bulletin of Entomological Research*, 83: 633-639.
- STEIDLE, J. L. M.; LANKA, J.; MÜLLER, C. & RUTHER, J. (2001). The use of general foraging kairomones in a generalist parasitoid. *Oikos*, 95: 78-86.
- STEINBERG, S.; DICKE, M. & VET, L. E. M. (1992). Response of the braconid parasitoid *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals: effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63: 163-175.
- STEINBERG, S.; DICKE, M. & VET, L. E. M. (1993). Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 47-59.
- STEPHENS, D. W. & KREBS, J. R. (1986). Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- STICHER, L.; MAUCH-MANI, B. & METRAUX, J. P. (1997). Systemic acquired resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 35: 235-270.
- STILING, P. D. (1985). An introduction to insect pests and their control. Macmillan, London.
- STILING, P. D. (1987). The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology*, 68: 844-856.
- STIREMAN, J. O. (2002). Host location and selection cues in a generalist tachinid parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 103: 23-34.
- 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*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 41-46.
- STOUT, M. J.; WORKMAN, K. V.; BOSTOCK, R. M. & DUFFEY, S. S. (1998). Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, 113: 74-81.
- SULLIVAN, D. J. (1987). Insect hyperparasitism. *Annual Review of Entomology*, 32: 49-70.
- SULLIVAN, D. J. & VÖLKL, W. (1999). Hyperparasitism: multitrophic ecology and behaviour. *Annual Review of Entomology*, 44: 291-315.
- TAKABAYASHI, J.; DICKE, M. & POSTHUMUS, M. A. (1991). Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: Relative influence of plant and herbivore. *Chemoecology*, 2: 1-6.

- TAKABAYASHI, J.; DICKE, M. & VET, L. E. M. (1996). Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore. *Trends in Plant Science*, 1: 109-113.
- TANAKA, C.; KAINOH, Y. & HONDA, H. (2001). Host frass as arrestant chemicals in locating host *Mythimna separata* by the tachinid fly *Exorista japonica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 100: 173-178.
- TAYLOR, A. J.; MÜLLER, C. B. & GODFRAY, H. C. J. (1998). Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behavior*, 11: 297-302.
- TJALLINGII, F. W. & HOGEN ESCH, T. (1993). Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 18: 317-328.
- TUMLINSON, J. H.; LEWIS, W. J. & VET, L. E. M. (1993). Semiochemically mediated foraging behavior in beneficial parasitic insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 22: 385-391.
- TUMLINSON, J. H.; PARÉ, P. W. & LEWIS, W. J. (1999). Plant production of volatile semiochemicals in response to insect-derived elicitors. In: Chadwick, D. J. & Goode, J. (Hrsg.). *Insect-plant interactions and induced plant defence*. Wiley, Chichester.
- TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H. & LEWIS, W. J. (1990). Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251-1253.
- TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H.; ELLER, F. J. & LEWIS, W. J. (1991a). Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58: 75-82.
- TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H.; HEATH, R. R.; PROVEAUX, A. T. & DOOLITTLE, R. E. (1991b). Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 2235-2251.
- TURLINGS, T. C. J. & TUMLINSON, J. H. (1992). Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 89: 8399-8402.
- TURLINGS, T. C. J.; MCCALL, P. J.; ALBORN, H. T. & TUMLINSON, J. H. (1993a). An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. *Chemical Ecology*, 19: 411-425.
- TURLINGS, T. C. J.; WÄCKERS, F. L.; VET, L. E. M.; LEWIS, J. & TUMLINSON, J. H. (1993b). Learning of host finding cues by hymenopterous parasitoids. In: Papaj, D. R. & Lewis, A. C. (Hrsg.). *Insect learning: Ecological and evolutionary perspectives*. Chapman & Hall, New York.
- TURLINGS, T. C. J.; LOUGHRIN, J. H.; MCCALL, P. J.; ROSE, U. S. R.; LEWIS, W. J. & TUMLINSON, J. H. (1995). How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 92: 4169-4174.
- TURLINGS, T. C. J.; BERNASCONI, M.; BERTOSSA, R.; BIGLER, F.; CALDOZ, G. & DORN, S. (1998). The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits: possible consequences for their natural enemies. *Biological Control*, 11: 122-129.
- TURLINGS, T. C. J. & FRITZSCHE, M. E. (1999). Attraction of parasitic wasps by caterpillar-damaged plants. In: Chadwick, D. J. & Goode, J. (Hrsg.). *Insect-plant interactions and induced plant defence*. Wiley, Chichester.
- VAN ALPHEN, J. J. M. & GALIS, F. (1983). Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, 52: 937-952.
- VAN ALPHEN, J. J. M. & VET, L. E. M. (1986). An evolutionary approach to host finding and selection. In: Waage, J. & Greathead, D. (Hrsg.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.

- VAN DER MEIJDEN, E. & KLINKHAMER, P. G. L. (2000). Conflicting interests of plants and the natural enemies of herbivores. *Oikos*, 89: 202-208.
- VAN EMDEN, H. F.; ELEATHERIANOS, I.; ROSE, J.; DOULOUMPAKA, S. & PETTERSSON, J. (2002). Aphid parasitoids detect that an alien plant was present nearby during their development. *Physiological Entomology*, 27: 199-205.
- VAN ROERMUND, H. J. W. & VAN LENTERN, J. C. (1995). Foraging behaviour of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa* on tomato leaflets. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 76: 313-324.
- VAN TOL, R. W. H. M. & VISSER, J. H. (2002). Olfactory antennal responses of the vine weevil *Otiorhynchus sulcatus* to plant volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102: 49-64.
- VAN VEEN, F. J. F.; RAJKUMAR, A.; MÜLLER, C. B. & GODFRAY, H. C. J. (2001). Increased reproduction by pea aphids in the presence of secondary parasitoids. *Ecological Entomology*, 26: 425-429.
- VAN VEEN, F. J. F.; MÜLLER, C. B.; ADRIAANSE, I. C. T. & GODFRAY, H. C. J. (2002). Spatial heterogeneity in risk of secondary parasitism in a natural population of an aphid parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 71: 463-469.
- VET, L. E. M.; LEWIS, W. J.; PAPA, D. R. & VAN LENTERN, J. C. (1990). A variable-response model for parasitoid foraging behaviour. *Journal of Insect Behavior*, 3: 471-490.
- VET, L. E. M.; WÄCKERS, F. L. & DICKE, M. (1991). How to hunt for hiding hosts: The reliability-detectability problem in foraging parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology*, 41: 202-213.
- VET, L. E. M. & DICKE, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37: 141-172.
- VET, L. E. M.; SOKOLOWSKI, M. B.; MACDONALD, D. E. & SNELLEN, H. (1993). Responses of a generalist and a specialist parasitoid (Hymenoptera: Eucoilidae) to Drosophilid larval kairomones. *Journal of Insect Behavior*, 6: 615-624.
- VET, L. E. M.; LEWIS, W. J. & CARDÉ, R. T. (1995). Parasitoid foraging and learning. In: Cardé, R. T. & Bell, W. J. (Hrsg.). *Chemical ecology of insects*. Chapman & Hall, London.
- VET, L. E. M. (1999). Evolutionary aspects of plant-carnivore interactions. In: Chadwick, D. J. & Goode, J. (Hrsg.). *Insect-plant interactions and induced plant defence*. Wiley, Chichester.
- VET, L. E. M. & VAN ALPHEN, J. J. M. (2003). A comparative functional approach to host detection behaviour in parasitic wasps. I. A qualitative study on Eucoilidae and Alysiinae. *Oikos*, 44: 478-486.
- VINSON, S. B. (1976). Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21: 109-133.
- VINSON, S. B. (1984). How parasitoids locate their hosts: A case of insect espionage. In: Lewis, T. (Hrsg.). *Insect communication*. Academic Press, New York.
- VINSON, S. B. (1991). Chemical signals used by parasitoids. *Redia*, 74: 15-42.
- VINSON, S. B.; BIN, F. & VET, L. E. M. (1998). Critical issues in host selection by insect parasitoids. *Biological Control*, 11: 77-78.
- VINSON, S. B. (1998). The general host selection behaviour of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biological Control*, 11: 79-96.
- VISSER, J. H. (1986). Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 121-144.

- VISSER, M. E.; JONES, T. H. & DRIESSEN, G. (1999). Interference among insect parasitoids: a multi-patch experiment. *Journal of Animal Ecology*, 68: 108-120.
- 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. *Journal of Animal Ecology*, 67: 774-783.
- VÖLKL, W. (1992). Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant-attendance? *Journal of Animal Ecology*, 61: 273-281.
- VÖLKL, W. & MACKAUER, M. (1993). Interactions between ants attending *Aphis fabae* spp. *cirsiiacanthoidis* on thistles and foraging parasitoid wasps. *Journal of Insect Behavior*, 6: 301-312.
- VÖLKL, W. (1994). Searching at different spatial scales: the foraging behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius rosae* in rose bushes. *Oecologia*, 100: 177-183.
- VÖLKL, W.; HÜBNER, G. & DETTNER, K. (1994). Interactions between *Alloxysta brevis* (Hymenoptera, Cynipoidea, Alloxystidae) and honeydew-collecting ants: how an aphid hyperparasitoid overcomes ant aggression by chemical defense. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 2901-2915.
- VÖLKL, W.; KRANZ, P.; WEISSER, W. & HÜBNER, G. (1995). Patch time allocation and resource exploitation in aphid primary parasitoids and hyperparasitoids searching simultaneously within aphid colonies. *Journal of Applied Entomology*, 119: 399-404.
- VÖLKL, W. & KRANZ, P. (1995). Nocturnal activity and resource utilization in the aphid hyperparasitoid, *Dendrocerus carpenteri*. *Ecological Entomology*, 20: 293-297.
- VÖLKL, W. & KRAUS, W. (1996). Foraging behaviour and resource utilisation of the aphid parasitoid *Pauesia unilachni*: adaptation to host distribution and mortality risks. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78: 101-109.
- VÖLKL, W. & STADLER, B. (1996). Colony orientation and successful defence behaviour in the conifer aphid, *Schizolachnus pineti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78: 197-200.
- VÖLKL, W. (1997). Interactions between ants and aphid parasitoids: patterns and consequences for resource utilization. *Ecology Studies*, 130: 225-240.
- VÖLKL, W. & KROUPA, A. S. (1997). Effects of adult mortality risks on parasitoid foraging tactics. *Animal Behavior*, 54: 349-359.
- VÖLKL, W. & NOVAK, H. (1997). Foraging behaviour and resource utilization of the aphid parasitoid, *Pauesia pini* (Hymenoptera: Aphidiidae) on spruce: influence of host species and ant attendance. *European Journal of Entomology*, 94: 211-220.
- VÖLKL, W. & STECHMANN, D.-H. (1998). Parasitism of the black bean aphid (*Aphis fabae*) by *Lysiphlebus fabarum* (Hym., Aphidiidae): the influence of host plant and habitat. *Journal of Applied Entomology*, 122: 201-206.
- VÖLKL, W. & SULLIVAN, D. J. (2000). Foraging behaviour, host plant and host location in the aphid hyperparasitoid *Euneura augarus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 47-56.
- VÖLKL, W. (2000). Foraging behaviour and sequential multisensory orientation in the aphid parasitoid, *Pauesia picta* (Hym., Aphidiidae) at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology*, 124: 307-314.
- VÖLKL, W. & MACKAUER, M. (2000). Oviposition behaviour of Aphidiinae wasps (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae): morphological adaptations and evolutionary trends. *Canadian Entomologist*, 132: 197-212.
- VÖLKL, W. (2001). Parasitoid learning during interactions with ants: how to deal with an aggressive antagonist. *Behavioural Ecological Sociobiology*, 49: 135-144.

- WAAGE, J. (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 48: 353-371.
- WAAGE, J. & GREATHEAD, D. (1986). Insect parasitoids. Academic Press, London.
- WAJNBERG, E.; GONSARD, P.-A.; TABONE, E.; CURTY, C.; LEZCANO, N. & COLAZZA, S. (2003). A comparative analysis of patch-leaving decision rules in a parasitoid family. *Journal of Animal Ecology*, 72: 618-626.
- WALKER, G. P. & CAMERON, P. J. (1981). The biology of *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Ceraphronidae) a parasite of *Aphidius* species and field observations of *Dendrocerus* species as hyperparasites of *Acyrtosiphon* species. *N.Z.J.Zool.*, 8: 531-538.
- WANG, X. G. & KELLER, M. A. (2002). A comparison of the host-searching efficiency of two larval parasitoids of *Plutella xylostella*. *Ecological Entomology*, 27: 105-114.
- WANG, X. G. & KELLER, M. A. (2003). Patch time allocation by the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae). I. Effect of interpatch distance. *Journal of Insect Behavior*, 16: 279-293.
- WÄCKERS, F. L. & LEWIS, W. J. (1994). Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (CRESSON). *Biological Control*, 4: 105-112.
- WÄCKERS, F. L.; MITTER, E. & DORN, S. (1998). Vibrational sounding by the pupal parasitoid *Pimpla (Coccygomimus) turionellae*: an additional solution to the reliability-detectability problem. *Biological Control*, 11: 141-146.
- WÄCKERS, F. L. & LEWIS, W. J. (1999). A comparison of color-, shape- and pattern-learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*. *Journal of Comparative Physiology*, 184: 387-393.
- WEINBRENNER, M. (1999). Suchverhalten und Wirtsakzeptanz bei dem Blattlausparasitoiden *Aphidius ervi*. *Zulassungsarbeit, Universität Bayreuth*.
- WEINBRENNER, M. & VÖLKL, W. (2002). Oviposition behaviour of the aphid parasitoid, *Aphidius ervi*: Are wet aphids recognized as hosts? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 103: 51-59.
- WEISSER, W.; HOUSTON, A. I. & VÖLKL, W. (1994). Foraging strategies in solitary parasitoids: the trade-off between female and offspring mortality risks. *Evolutionary Ecology*, 8: 587-597.
- WEISSER, W. (1995). Within-patch foraging behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius funebris*: plant architecture, host behaviour and individual variation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 76: 133-141.
- WEISSER, W. & VÖLKL, W. (1997). Dispersal in the aphid parasitoid, *Lysiphlebus cardui*. *Journal of Applied Entomology*, 121: 23-28.
- WEISSER, W.; BRAENDLE, C. & MINORETTI, N. (1999). Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proc.R.Soc.Lond.B*, 266: 1175-1181.
- WEISSER, W. (2000). Metapopulation dynamics in an aphid-parasitoid system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 83-92.
- WERTHEIM, B.; VET, L. E. M. & DICKE, M. (2003). Increased risk of parasitism as ecological costs of using aggregation pheromones: laboratory and field study of *Drosophila-Leptopilina* interaction. *Oikos*, 100: 269-282.
- WHITMAN, D. W. (1988). Allochemical interactions among plants, herbivores and their predators. In: Letourneau, D. K. & Barbosa, P. (Hrsg.). *Novel aspects of insect plant interactions*. Wiley, New York.

WHITMAN, D. W. & ELLER, F. J. (1990). Parasitic wasps orient to green leaf volatiles. *Chemoecology*, 1: 69-75.

WISKERKE, J. S. C. & VET, L. E. M. (1994). Foraging for solitarily and gregariously feeding caterpillars: a comparison of two related parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 7: 585-603.

WOHLERS, P. (1981). Effects of the alarm pheromone (E)-beta farnesene on dispersal behaviour of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 29: 117-124.

Danksagung

Mein besonderer Dank geht an Herrn Dr. PD Wolfgang Völkl, der mir die Möglichkeit gegeben hat, diese Arbeit anzufertigen und mir dabei die Freiheit gewährt hat, sie nach meinen Vorstellungen durchzuführen und zu gestalten.

Herrn Prof. Dr. Hoffmann danke ich sehr für seine Unterstützung in jeder Hinsicht.

Für die interessanten und anregenden Diskussionen danke ich insbesondere Herrn Prof. Dr. Manfred Mackauer, Herrn Prof. Dr. Wolfgang Weisser, Herrn Prof. Dr. Felix Wäckers und Herrn Dr. Rainer Mayhöfer.

Bei Herrn Dr. Ulrich Schwörer und Herrn Dr. John Sloggett möchte ich mich herzlich für eine hervorragende Zusammenarbeit und ihre große Hilfsbereitschaft bedanken.

Den beiden Gärtnern der Universität Bayreuth, Herrn Rainer Krug und Herrn Jörg Lauterbach, ein herzliches Dankeschön für ihre tatkräftige Unterstützung in den Belangen meiner experimentellen Aufbauten.

Es sei allen Mitgliedern des Lehrstuhls Tierökologie I der Universität Bayreuth für die Erschaffung einer äußerst angenehmen Arbeitsatmosphäre gedankt.

Mein besonderer Dank gilt Christian Meister für sein immerwährendes Interesse und Verständnis sowie seine Unterstützung in jeglicher Hinsicht.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

Weiterhin erkläre ich, dass ich nicht diese oder eine gleichartige Doktorprüfung an einer anderen Hochschule endgültig nicht bestanden habe.

Bayreuth, 02.06.2004

Manuela Weinbrenner