

Nistkästen als Lebensraum für Insekten, besonders Fliegen und ihre Schlupfwespen

Rudolf Abraham & Ralph S. Peters

Abraham R & RS Peters 2008: Nestboxes as habitat for insects, especially for flies and their parasitoids. *Vogelwarte* 46: 195 – 205.

The insect fauna from about 500 nest boxes was investigated after the birds had left the nests. The insects were collected out of the nest material or were captured with an emergence trap. All species found belong to the known guilds: Blood sucking parasites, saprophagous species, predators or parasitoids. The foodweb of the cyclorrhaphous flies and their parasitoids is shown as a part of the choriocoenosis in the nests. 32 species of 10 fly families were found. The bird blow fly *Protocalliphora azurea* (Calliphoridae) and its parasitoid *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae) are nidicole species. The parasitoid kills about 40% of the blow fly puparia which is an advantage for the birds. A second blow fly *P. falcozi* was only found in Southern Germany. This species wraps most of the puparia with material of the nest which protects them from parasitism. The unwrapped puparia suffer a similar infestation as *P. azurea*.

Two more parasitoids (*Dibrachys cavus* and *D. lignicola*, Pteromalidae) were found in the puparia of two tachinid flies (*Triarthria setipennis* and *Ocytata pallipes*) which are parasitoids of the common European earwig (*Forficula auricularia*, Forficulidae). The food chain earwig → tachinid fly → *Dibrachys* spp. belongs to another choriocoenosis which describes the fauna of the earwig shelters. It overlaps in the nest box with the choriocoenosis of the nidicole insects.

The catches of fleas (*Ceratophyllus gallinae*, Ceratophyllidae) with an emergence trap show that the adult fleas leave the box during autumn and winter. The new generation emerges in springtime of the following year.

Many species of saprophagous insects live in the nest. They suffer very low parasitism rates. The insects feed on microorganisms and contribute to the destruction of the nest material. Normally this has no effect in nest boxes because these are cleaned whereas the saprophagous species may be important in natural holes. The effect of the keratin feeding White-shouldered House-moth (*Endrosis sarcitrella*, Oecophoridae) is demonstrated.

RA & RSP: Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, 20146 Hamburg,
E-Mail: r.abraham@alice-dsl.de, ralph_peters@hotmail.com

1. Einleitung

In Vogelnestern sind regelmäßig Insekten zu finden. Es sind nicht nur Arten, die parasitisch im Gefieder der Vögel leben wie Federlinge und Lausfliegen, oder die als Blutsauger im Nistmaterial lauern wie Flöhe, Wanzen und Vogelblutfliegen. Diese Parasiten sind bei Ornithologen einigermaßen bekannt (Bezzel & Prinzinger 1990). Die Vogelblutfliegen der Gattung *Protocalliphora* wurden von Lindner in dieser Zeitschrift (1957, 1960) und von Peus (1960) bearbeitet. Peus (1968) hat auch die Flöhe aus Vogelnestern untersucht. Eine Zusammenstellung über den Einfluss der Parasiten auf die Fitness der Vögel wurde von Möller et al. (1990) veröffentlicht.

Nester sind darüber hinaus Aktionszentren (Biochorien) für weitere Insekten aus mehreren Ordnungen, die das Nest auch in anderer Weise nutzen (Lehnert 1933; Eichler 1936; Nordberg 1938; Hicks 1971). Sie werden in der ornithologischen Literatur nicht beachtet, da sie die Vögel nicht schädigen. Sie leben vom Nistmaterial, suchen als Räuber Beutetiere oder benutzen Nester als Unterschlupf. Erstaunlich viele Arten aus Nestern von Höhlenbrütern sind für den Menschen von

Bedeutung, weil sie in Häusern und Lagerräumen zu bekannten Schädlingen geworden sind. Für sie ist eine Wohnung nichts anderes als ein besonders großer Nistkasten, die ökologischen Bedingungen sind in beiden Lebensräumen ähnlich. Wir finden in beiden Staubläuse, die Bettwanze, Motten oder Käfer (Weidner 1993; Häusler & Topp 1996). Diese Hausschädlinge sind intensiv untersucht worden, aber nicht unter dem Aspekt, dass sie Teil einer Choriozönose im Vogelnest sind. Woodroffe (1954) hat zwar Vogelnester als Herde für Schädlinge im Haus untersucht, aber kaum die ökologischen Beziehungen der Arten untereinander oder zu den Vögeln.

Wenn bei Insekten eine Bevorzugung der Nester als Lebensraum deutlich wird und wenn sie dort ihre Nahrung finden, sind sie nidikol, d. h. nestbewohnende Insekten (Berndt & Meise 1958). Die Biochorien werden Jahr für Jahr von den Vögeln als kleine, mehr oder weniger abgeschlossene temporäre Lebensräume für nidikole Tiere geschaffen. An die besonderen ökologischen Bedingungen im Nest sind einige Insekten so angepasst, dass sie weitgehend darauf angewiesen sind. Alle Nest-

insekten können Gilden zugeordnet werden. Der Nachweis von nidikolen Schlupfwespen (Abraham 1984, 1985) als weitere Gilde ließ vermuten, dass Nester komplexe, artenreiche Choriozönosen enthalten. Die Untersuchung aller Arten wäre sehr umfangreich, so dass hier zunächst nur die trophischen Beziehungen von Fliegen (cyclorrhaphe Dipteren) und ihren Schlupfwespen (Parasitoide) untersucht wurden. Es ergab sich, dass dabei auch die Ohrwürmer (Dermaptera) als Wirte von Tachinidae (Diptera) eine Rolle spielen. In der Diskussion werden nicht nur die Untersuchungen des Fliegen-Parasitoiden-Komplexes berücksichtigt, sondern auch saprophage Arten. Unsere Untersuchungen erfolgten bisher nur mit Arten aus Nistkästen.

2. Material und Methoden

Für die Untersuchungen hingen handelsübliche Nistkästen aus Holz oder Holzbeton in Parks, Gärten und Wäldern. Die darin entstandenen Nester verschiedener Vogelarten wurden untersucht. Die meisten Kästen hingen in oder bei Hamburg. Zahlreiche Nester erhielten wir außerdem aus Wäldern bei Bad Arolsen (Hessen) und Bad Mergentheim (Baden-Württemberg), sowie ein einzelnes Nest aus Eberdingen bei Stutt-

gart. Die Insekten in den Nistkästen wurden mit folgenden Methoden nachgewiesen:

Methode 1. Nach dem Ausfliegen der Jungvögel wurde das Nistmaterial mit allem Dreck herausgenommen und in Plastikbeuteln aufbewahrt. Im Labor wurden die Nester zerpfückt, um die Insekten herauszusammeln. Unreife Stadien blieben bis zum Schlüpfen von Imagines in Zuchtgefäßen. Cyclorrhaphe Dipteren sind nach dem Schlüpfen an Hand der leeren Puparien z. T. bis zur Art bestimmbar. An den Schlupflöchern ist zu erkennen, ob sich Fliegen oder Parasitoide entwickelt hatten. Daher wurden leere Puparien ebenfalls gesammelt.

Methode 2. Bei einzelnen Nestern wurde nach der Brutzeit das Ausfliegen der Insekten kontrolliert, indem das komplette Nest in eine Abfangvorrichtung (Photo-Elektor) gelegt wurde. Diese Vorrichtung besteht aus einem lichtdichten Kasten, an dem an einer Seite ein nach unten gebogenes Glasrohr angebracht ist, durch das die Insekten den Kasten zum Licht hin verlassen wollen. Am äußeren Ende des Rohres befindet sich ein Sammelgefäß mit Alkohol. Die Kästen bleiben bis zur nächsten Brutperiode im Freien stehen und werden etwa wöchentlich kontrolliert. Auf diese Weise können die sich im Nest entwickelnden Insekten festgestellt und ihre Schlupfzeiten ermittelt werden.

Glossar

(s. a. Schaefer M 1992: Ökologie, Wörterbücher der Biologie Fischer Jena)

Aggregation: Ansammlung von Individuen einer Art an einer eng begrenzten Stelle, wobei sich die Individuen bei einigen Arten mit Aggregationspheromonen finden.

Biochorion: Kleiner, mehr oder weniger abgeschlossener Teillebensraum innerhalb eines größeren Biotops (z. B. Baumstubben, Vogelnest) mit einer charakteristischen Lebensgemeinschaft.

Choriozönose: Die für ein (→) Biochorion typische Lebensgemeinschaft.

Cyclorrhapha: Die am höchsten entwickelte Gruppe der Fliegen (Brachycera), bei der sich die Larven in der letzten Larvenhaut verpuppen; es entsteht ein Puparium oder Tönnchen.

Detritus: Abgestorbene Substanz aus allen (→) trophischen Ebenen eines Ökosystems.

Diapause: Endogen oder von Außenfaktoren gesteuerte Ruhephase zum Überstehen ungünstiger Zeiten im Lauf eines Jahres.

Diptera: Ordnung der Insekten mit Mücken und Fliegen.

Gregärparasitoid: In einem Wirtsindividuum entwickeln sich mehrere, meist Geschwister eines (→) Parasitoiden.

Imago: (pl. Imagines) Ausgewachsenes Stadium der Insekten am Ende der Entwicklungsreihe Ei, Larve, evtl. Puppe, Imago.

Keratinase: Verdauungsenzym zum Abbau von Keratin.

Nidikola: Tiere, die in Nestern anderer Arten leben und dort Nahrung finden.

Parasitoide: Insekten, die sich in einem Individuum einer anderen Insektenart entwickeln; bei Solitärparasitoiden entwickelt sich ein Parasitoid im Wirt, bei Gregärparasitoiden sind es mehrere. Parasitoide werden von Parasiten unterschieden, weil sie ihren Wirt grundsätzlich abtöten. Sie sind auch keine Räuber, weil sie nur ein Tier abtöten.

polyphag: Allgemein: Die Individuen leben von unterschiedlichen Nahrungsressourcen; bei Parasitoiden können mehrere Arten als Wirte genutzt werden.

Puparium: (→) Cyclorrhapha

pupipar: Bei drei Fliegenfamilien (früher zusammengefaßt als Pupipara) entwickeln sich die Larven im Eileiter des Weibchens, bis sie verpuppungsfähig sind. Alle sind Blutsauger bei Vögeln und Säugern.

Saprophaga: Tiere, die von toter organischer Substanz oder von den darauf wachsenden Mikroorganismen leben.

Solitärparasitoid: In einem Wirtsindividuum entwickelt sich jeweils nur ein Individuum eines (→) Parasitoiden.

subkutan: In diesem Fall: Ein Parasit lebt unter der Haut des Wirtes.

Transfereffizienz: Der Anteil von Energie aus der Nahrung, der beim Energiefluss durch ein Ökosystem auf einer nächsthöheren trophischen Ebene in Form von organischer Substanz erhalten bleibt; meistens sind das etwa 10 %.

trophische Ebene: Eine Gruppe von Arten mit gleicher Ernährungsweise wie z. B. Pflanzenfresser, Fleischfresser oder (→) Saprophage.

Tab. 1: Zahl der pro Vogelart untersuchten Nester und Anteil der Nester mit *Protocalliphora* spp. – Number of studied nests per bird species and proportion of nests with *Protocalliphora* spp.

Vogelart	n	Nester mit Vogelblutfliegen
Meisen/Tits <i>Paridae</i> spp.	421	100 (~23,8 %)
Feldsperlinge/Tree Sparrow <i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)	19	10
Kleiber/Nuthatch <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	19	3
Trauerschnäpper/Pied Flycatcher <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)	18	2
Stare/Starling <i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	9	1
Rotkehlchen/Robin <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	2	1
Gartenbaumläufer/Short-toed Treecreeper <i>Certhia brachydactyla</i> Brehm, 1820	1	1
Zaunkönige/Wren <i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus, 1758)	1	0
Σ	490	118 (~24,1%)

3. Ergebnisse

Mit beiden Verfahren wurden insgesamt mehr als 500 Nester untersucht. Die Verteilung auf die Vogelarten bei den mit Methode 1 untersuchten Nestern zeigt Tab. 1. Die verlassenen Nester der Meisen konnten nicht immer sicher einer Art zugeordnet werden. Die meisten sind von Kohlmeisen (*Parus major*) und Blaumeisen (*P. caeruleus*), einzelne von Sumpfmeisen (*P. palustris*) und Tannenmeisen (*P. ater*). Da ihre Nester im Aufbau ähnlich sind, wurden sie zusammengefasst.

In den Nestern wurden 32 Arten cyclorrhapher Dipteren aus 10 Familien gefunden. Insgesamt wurden dabei mehr als 7600 Puparien ausgewertet. Parasitoide dieser Fliegen sind *Nasonia vitripennis* (Walker, 1836), *Dibrachys cavus* (Walker, 1835), *Dibrachys lignicola* Graham, 1969, *Pachycrepoides vindemmiae* (Rondani, 1875), *Spalangia nigripes* Curtis, 1839 (alle Pteromalidae), *Eurytoma* sp. (Eurytomidae), *Alysia manducator* (Panzer, 1799), eine weitere Alysinae (Braconidae), *Phygadeuon* sp. (Ichneumonidae) und eine Eucilidae indet.

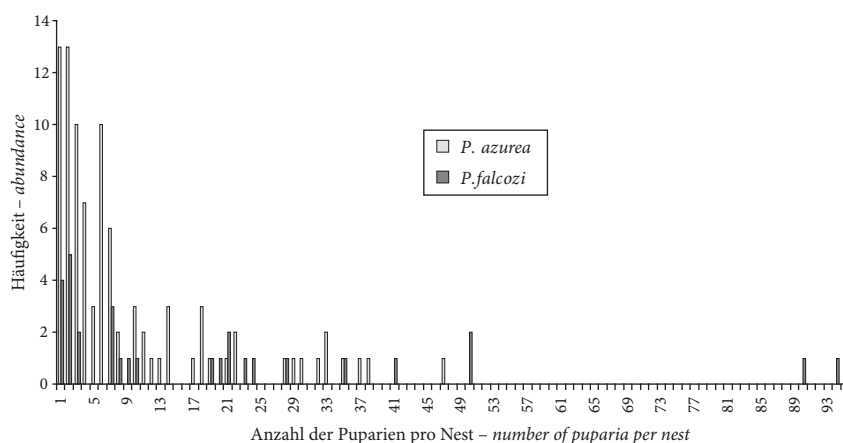
Aus ornithologischer Sicht sind die Vogelblutfliegen von Interesse: Von zwei *Protocalliphora*-Arten (Calliphoridae) wurden insgesamt 1430 Puparien gefunden. Die Zahl der Puparien pro Nest liegt bei *Protocalliphora azurea* (Fallén, 1816) zwischen 1 und 47 und bei *Protocalliphora falcozi* Séguy, 1928 zwischen 1 und 94 (Abb. 1). Niedrige Werte sind

häufig, hohe Werte dagegen selten (Medianwert für *P. azurea* $\bar{x} = 5,5$, für *P. falcozi* $\bar{x} = 8,5$). Die Parasitierungsrate für den Parasitoiden *Nasonia vitripennis* ist bei *P. azurea* sehr hoch (Abb. 2a), bei *P. falcozi* nur dann, wenn die Puparien frei liegen (s. 4.2.) (Abb. 2b).

Mit den Eklektoren können wegen der langen Versuchsdauer von etwa einem Jahr pro Nest die Insekten nur aus einzelnen Nestern abgefangen werden. Bisher wurden 15 Nester untersucht, so dass die Ergebnisse Einzelbeschreibungen der möglichen Nestbesiedlung sind. Einige Nester enthalten sehr viele Insekten, andere sind weitgehend frei. Die Abdichtung der Eklektoren erlaubt zwar eine Erfassung möglichst aller Individuen einer in einem Kasten vorhandenen Art, hat aber zur Folge, dass im Lauf des Versuchs keine weitere Besiedlung mit anderen Arten erfolgen kann, wie das bei einem frei hängenden Nistkasten möglich ist.

Exemplarisch für saprophage Insekten werden die Fänge der Kleistermotten *Endrosis sarcitrella* (Linnaeus, 1758) (Oecophoridae) aus einem Feldsperlingsnest dargestellt (Abb. 3). Das Nest wurde am Tag nach dem Ausfliegen der Jungen der 3. Brut in einen Eklektor gelegt. Der erste Teil der Motten schlüpfte danach im Herbst bis zum Dezember. Ein zweiter Teil folgte im

Abb. 1: Häufigkeit der Puparienzahl pro Nest bei Vogelblutfliegen *Protocalliphora* spp. (helle Säulen: *P. azurea*, dunkle Säulen: *P. falcozi*). – Abundance of the number of puparia per nest in bird blowfly species *Protocalliphora* spp. (light columns: *P. azurea*, dark columns: *P. falcozi*).



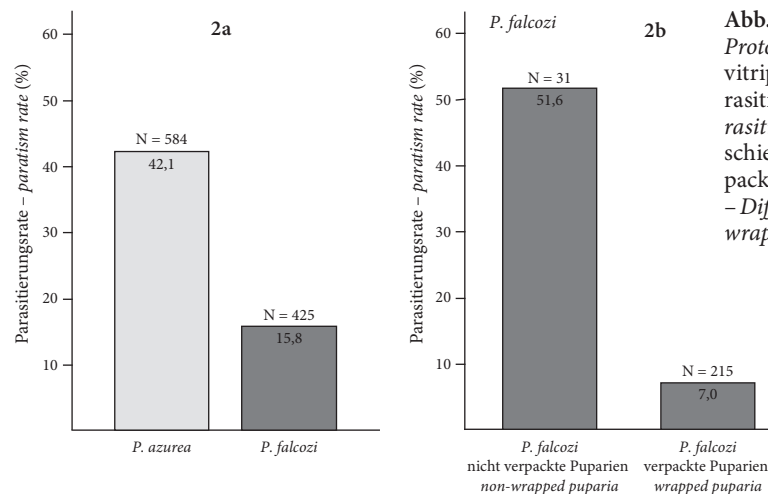


Abb. 2: Parasitierung von *Nasonia vitripennis* in *Protocalliphora*-Puparien. – Parasitism of *Nasonia vitripennis* in puparia of *Protocalliphora*. 2a: Parasitierungsraten bei *P. azurea* und *P. falcozi*. – Parasitism rate of *P. azurea* and *P. falcozi*. 2b: Unterschiede in den Parasitierungsraten bei nicht verpackten und verpackten Puparien von *P. falcozi*. – Differences in parasitism rate of non-wrapped and wrapped puparia of *P. falcozi*.

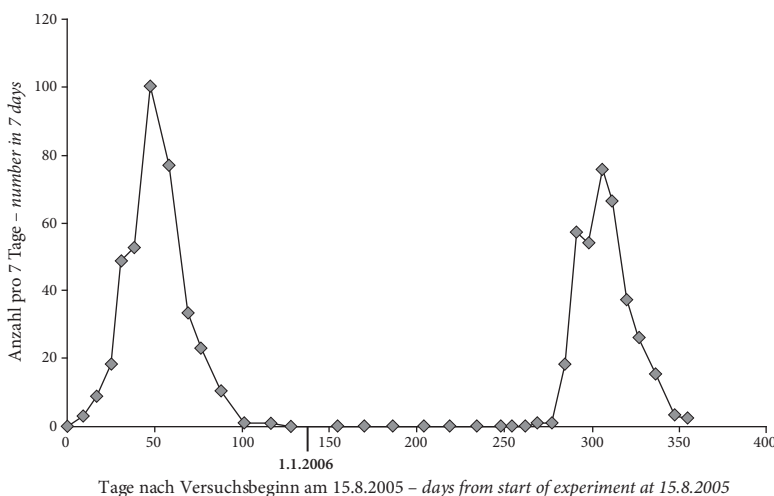


Abb. 3: Eklektorfänge der Kleistermotte (*Endrosis sarcitrella*, Oecophoridae) aus einem Feldsperlingsnest (*Passer montanus*). – Catches of White-shouldered House-moth (*Endrosis sarcitrella*, Oecophoridae) from a Tree Sparrow nest (*Passer montanus*) with an emergence trap.

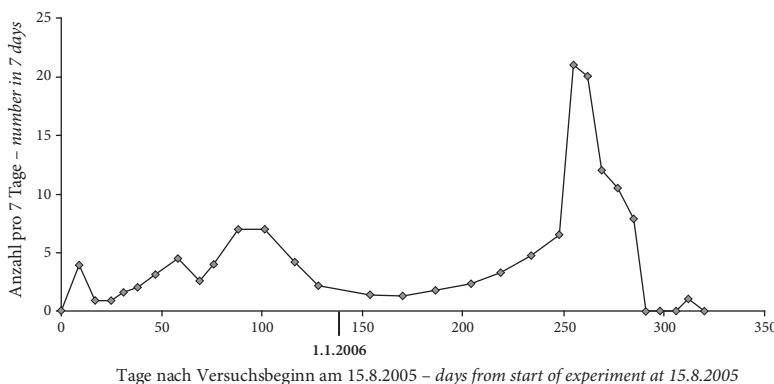


Abb. 4: Eklektorfänge von Vogelflöhen (*Ceratophyllus gallinae*) aus einem Feldsperlingsnest (*Passer montanus*). – Catches of fleas (*Ceratophyllus gallinae*) from a Tree Sparrow nest (*Passer montanus*) with an emergence trap.

nächsten Frühjahr ab Mitte Mai. Insgesamt konnten 813 Motten gefangen werden. Motten dieser Art schlüpfen auch aus einem Nest des Trauerschnäppers und zwar im Herbst ein Individuum und im folgenden Frühjahr 23. Aus einem weiteren Nest des Feldsperlings, das erst im Dezember in einen Eklektor gelegt wurde und das bis dahin feucht geworden war, konnten keine Motten nachgewiesen werden. Es schlüpfen jedoch im folgenden April 215 Fliegen von *Tephroclamyds tarsalis* (Zetterstedt, 1847) (Heleomyzidae, Cyclorrhapha) und 143 Trauermücken (Siaridae, Nematocera). Beide haben saprophage Larven.

Für die Blutsauger werden die Fänge von Vogelflöhen (*Ceratophyllus gallinae* (Schränk, 1803), Siphonaptera) aus dem Nest eines Feldsperlings gezeigt (Abb. 4). Adulte Flöhe begannen einige Zeit nach dem Ausfliegen der Vögel das Nest zu verlassen. Das Gros der neuen Generation erschien im April mit dem Beginn der neuen Brutperiode. Insgesamt wurden in dem Nest 191 Flöhe der beiden Generationen nachgewiesen.

4. Diskussion

4.1 Die Insekten-Gilden im Nistkasten

Das Spektrum der gefundenen Arten spiegelt wider, dass in den Nestern sehr unterschiedliche Ressourcen nutzbar sind, so dass eine Zuordnung zu Gilden möglich ist. Eine vergleichbare Einteilung erfolgte schon durch Lehnert (1933), bei ihm fehlt allerdings die Gilde der Parasitoide. In die Gilden gehören weitere Arthropoden wie z. B. Asseln (Crustacea), Milben und Spinnen (Arachnida), die in dieser Arbeit nicht berücksichtigt wurden.

Die größte Gilde besteht aus **saprophagen Arten**, die von totem organischen Substrat leben. Es besteht aus einer Mischung von Nistmaterial und Nahrungsresten, hinzu kommen Reste der Blutkiele sowie Kot von den Vögeln und den anderen im Nest lebenden Tieren. Der vermeintliche Abfall in den Nestern ist hochwertige Nahrung für die Larven vieler Insekten, z. B. von Motten (Lepidoptera), Flöhen (Siphonaptera) oder Fliegen (Diptera). Bei Käfern (Coleoptera) können außer Larven auch Imagines von toter organischer Substanz fressen. Das schwer verdauliche Keratin von Haaren und Federn kann von einigen Mottenlarven (Tineidae, Oecophoridae) und Käfern (Dermestidae) als Nahrung genutzt werden, weil sie die entsprechenden Keratinasen besitzen. Die Besiedlung wird nach Lehnert (1933) von der Feuchtigkeit beeinflusst. In feuchten bis nassen Nestern fressen besonders Fliegenmaden den Abfall nicht direkt, sondern nutzen die darauf wachsenden Bakterien (Levinson & Levinson 2007). Sie könnten als Gilde der Bakteriophagen abgetrennt werden. Von cyclorrhaphen Dipteren sind nur *Potamia littoralis* Robineau-Desvoidy, 1830 (Muscidae), *Fannia canicularis* (Linnaeus, 1761) (Fanniidae) und *Tephroclamyx tarsalis* (Heleomyzidae) regelmäßig und zum Teil häufig in den Nestern gefunden worden. Auch die Larven der in den Eklektoren gefangenen Nematocera (Diptera) gehören zu diesen saprophagen Arten. Springschwänze (Collembola), Staubläuse (Psocoptera) und viele Käfer (Coleoptera) weiden im weniger feuchten Nistmaterial Schimmelpilze ab.

Wenn gelegentlich Jungvögel absterben, werden deren Reste von Insekten verwertet. Diese könnten als Gilde der **Aasfresser** von den Saprophagen abgetrennt werden. Der Übergang von Aas zu anderem totem organischen Material ist jedoch fließend. An kürzlich gestorbenen Vögeln fressen Maden von Aasfliegen (Calliphoridae und Sarcophagidae) ähnlich wie saprophage Dipteren Fäulnisbakterien. *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 konnte zwar nur in 50 Nestern nachgewiesen werden, erreicht aber als typischer r-Strategie sehr hohe Individuenzahlen. Länger tote Vögel mumifizieren und werden von anderen saprophagen Insekten



Abb. 6: Puparien der Vogelblutfliege *Protocalliphora azurea*. – Puparia of bird blowfly *Protocalliphora azurea*.

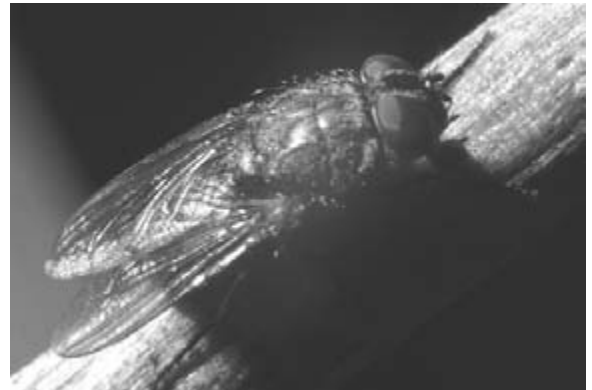


Abb. 5: Weibchen der Vogelblutfliege *Protocalliphora azurea* (Calliphoridae). – Female of bird blowfly *Protocalliphora azurea* (Calliphoridae).

genutzt. Bei den daraufhin untersuchten Nestern waren in 18,7 % der Fälle Reste von toten Vögeln vorhanden.

Eine weitere Gilde in Vogelnestern wird von **räuberischen Arten** gebildet, die das regelmäßige Angebot an Insekten und anderen Arthropoden als Beute nutzen. Viele Käfer gehören hierher. Nidikole Räuber haben wir nicht gefunden und die Arten dieser Gilde haben wir nicht untersucht. Die meisten können überall auf Jagd gehen und dabei auch in die Nester geraten. Saprophage Fliegenlarven und Mottenlarven können zufällig gefundene Larven anderer Arten oder der eigenen Art fressen und sind daher fakultativ Räuber.

Die Gilde der **Blutsauger** enthält Arten, die sehr unterschiedliche Strategien entwickelt haben, um Blut der Vögel zu saugen. Einige kommen nur temporär zu den Wirten wie z. B. Mücken, andere sind stationär und in unterschiedlicher Weise an das Leben bei ihren Wirten angepasst. Flöhe brauchen einen Wirt mit einem geeigneten Nest, in dem ihre Larven saprophag leben. Die Imagines halten sich im Nistmaterial auf und gehen zum Saugen an den Wirt, sie sind nidikol. Sie treiben Brut-



Abb. 7: Das etwa 2 mm lange Weibchen von *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae) beim Anstechen eines Pupariums einer Calliphoridae. Der dünne Legebohrer entspringt an der Basis des Hinterleibes. – The 2 mm female of *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae) puncturing a puparium of a calliphorid fly. The thin ovipositor articulates at base of gaster.

fürsorge, indem sie mehr Blut aufnehmen, als sie selbst brauchen. Es wird unverdaut ausgeschieden, so dass es von ihren Larven und von anderen Saprophagen gefressen werden kann. Bisher konnte in den Nistkästen nur der Vogelfloh (*Ceratophyllus gallinae*, Siphonaptera) nachgewiesen werden, der bei vielen Vogelarten vorkommt. Es wurden nur so viele Individuen bestimmt, bis die bekannte Situation bestätigt war, dass in Nistkästen praktisch nur *C. gallinae* vorkommt. Bei den restlichen Tieren könnten daher Individuen der äußerst seltenen Arten übersehen worden sein (Kutzscher, briefl. Mitteilung). Gleich nachdem die Jungvögel ausgeflogen sind, beginnen die vorhandenen adulten Flöhe das Nest zu verlassen (Abb. 4). Bis in den Winter hinein sind sie aktiv. Es wurde nicht untersucht, ob die einzelnen Flöhe, die während des ganzen Winters auch bei Frost gefangen wurden, Tiere der vorjährigen oder der neuen Generation waren. Die meisten Tiere der neuen Generation überwintern geschützt in Puppenkokons und erscheinen mit dem Beginn der neuen Brutzeit. Die langfristigen Fänge mit dem Eklektor sind eine recht gute Ergänzung zu den von Dorow (1984) aus der Literatur zusammengestellten Befunden über Vogelflöhe und zu seinen eigenen Untersuchungen über die Aktivität der Flöhe in der Zeit direkt nach dem Ausfliegen der Vögel. Weitere blutsaugende Parasiten sind die Imagines der Lausfliegen (Hippoboscidae). Puparien von *Ornithomya avicularia* (Linnaeus, 1758) wurden gelegentlich in den Nestern gefunden. Lausfliegen sind pupipar, d.h. die Weibchen legen verpuppungsreife Larven, besitzen also kein freies Larvenstadium und sind somit als Larve keiner Gilde zuzuordnen.

Nidikol sind die Vogelblutfliegen (*Protocalliphora* spp.) (Abb. 5), bei denen die Maden Blutsauger sind. Sie gehören zur Familie der Schmeißfliegen (Calliphoridae). Die Maden halten sich im Nistmaterial auf und wandern nachts nach oben, bis sie einen Jungvogel erreichen, dessen Haut sie annagen. Das austretende Blut wird von den Larven aufgenommen. Die adulten Fliegen sind harmlose Blütenbesucher. Die Larven verpuppen sich im Schutz des Nistmaterials (zur Biologie von *Protocalliphora* spp. siehe z. B. Gold & Dahlsten 1989; Bennett & Whitworth 1991). Wie bei allen cyclorrhaphen Fliegen liegt die Puppe innerhalb der letzten Larvenhaut (Tönnchen oder Puparium, Abb. 6). Nach wenigen Tagen Puppenruhe schlüpfen die adulten Fliegen und verlassen das Nest. Sie sehen aus wie alle dunklen, leicht metallisch glänzenden Brummer. Es gibt mehrere Arten, von denen *P. azurea* bei vielen Singvögeln parasitiert und bei Hamburg die einzige in Nistkästen gefundene Art ist. Auch in den Nestern aus Bad Arolsen in Nordhessen konnte nur *P. azurea* nachgewiesen werden. In den Nestern aus Bad Mergentheim in Süddeutschland und in einem Nest aus Eberdingen bei Stuttgart fanden wir als zweite Art *P. falcozi*, die wahrscheinlich ausschließlich bei Meisen lebt. Bei Untersuchungen der Nestfauna in Finnland wurde nur *P. azurea* nachgewie-

sen (Eeva et al. 1994). In Polen kommen beide Arten vor (Draber-Monko 1995; Wesołowski 2001). Bei Untersuchungen an Nestern von Blaumeisen auf Korsika wurden ebenfalls beide Arten gefunden, aber gemeinsam ausgewertet (Hurtrez-Boussès et al. 1999). Weitere *Protocalliphora*-Arten sind spezialisiert auf Uferschwalben oder Krähen (Lindner 1957; Peus 1960).

Außer Parasiten, die Blut saugen, leben in Nestern **Parasitoide**, die eine weitere Gilde bilden. Dabei handelt es sich um Schlupfwespen (Hymenoptera), Raupenfliegen (Tachinidae) und Arten der Gattung *Aleochara* (Coleoptera, Staphylinidae). Die Larven dieser Parasitoide entwickeln sich in oder an anderen Insekten und töten im Unterschied zu einem echten Parasiten ihre Wirte in jedem Falle ab. Sie sind häufig an wenige bestimmte Wirte gebunden und selbst auch nidikol, wenn sie ein nidikoles Insekt parasitieren. Die Arten dieser Gilde sind klein bis winzig und werden leicht übersehen. Im Wirt können sie sich einzeln als Solitärparasitoide oder zu mehreren als Gregärparasitoide entwickeln. Ökologisch spielen sie eine große Rolle, wenn sie hohe Parasitierungsraten bei ihren Wirten erreichen. In Vogelnestern ist die Erzwespe *Nasonia vitripennis* (Chalcidoidea, Pteromalidae) nidikol (Abraham 1985; Peters 2007). Sie parasitiert Puparien, hauptsächlich die von Vogelblutfliegen (*Protocalliphora* spp.), aber auch die von anderen Fliegen. Sie entwickelt sich gregär.

Diese kleine Schlupfwespe kann im Labor leicht auf Aasfliegen gehalten werden, so dass sie zu einem gut untersuchten Versuchstier von Ökologen, Genetikern und Systematikern geworden ist. Sie wurde gelegentlich für ein Aastier gehalten, das auch in Vogelnestern vorkommt. Inzwischen ist bekannt, dass die Art eine feste Bindung an Vogelnester hat und nur alternativ in anderen Fliegenpuparien vorkommt. Die Weibchen sind etwa 2 mm lang (Abb. 7), die Männchen sind kleiner und mit ihren kurzen Flügeln flugunfähig. Frühere Untersuchungen zeigen, dass die Weibchen oben in Bäumen Vogelnester suchen (Abraham 1985). Folgende Laborversuche haben ergeben, dass sich die Weibchen olfaktorisch orientieren und Nistmaterial aus benutzten Nestern finden können (Schlein 2002; Peters 2007). In den Nestern suchen die Parasitoide die Puparien der Fliegen, bohren diese mit ihrem Legebohrer an und legen jeweils knapp 20 Eier auf die im Puparium liegende Fliegenpuppe. Die aus den Eiern schlüpfenden Larven fressen gemeinsam an der Puppe, töten sie ab und verpuppen sich selbst in dem Puparium der Fliege. Die durchschnittliche Parasitierungsrate der Vogelblutfliege liegt mit deutlich über 40 % recht hoch (Peters 2007). Wenn sich im Nest an toten Vögeln Aasfliegen entwickelt haben, werden auch deren Puparien parasitiert, mit ebenfalls hohen Parasitierungsraten von etwa 50 %. Auch Puparien der saprophagen *Potamia littoralis* (Muscidae) werden als Wirt akzeptiert. Die kleineren, anders geformten Puparien der Lausfliegen werden von *N. vitripennis* offensichtlich nicht parasitiert.

Aus dem Biochorion Vogelnest können wir hier zwei kurze Nahrungsketten darstellen: Vogel → Vogelblutfliege → *N. vitripennis* bzw. toter Vogel → Aasfliege → *N. vitripennis*.

In den Nestern konnten neben *N. vitripennis* weitere Schlupfwespen regelmäßig gefunden werden, die zur nahe verwandten Gattung *Dibrachys* (Pteromalidae) gehören. Die taxonomische Untersuchung hat ergeben, dass *Dibrachys* mit zwei Arten in den Nestern vorkommt: *D. cavus* und *D. lignicola* (Peters 2007). *D. cavus* ist – anders als *N. vitripennis* – eine ungewöhnlich polyphage Art, über die Biologie von *D. lignicola* war bisher wenig bekannt (Graham 1969). Weder *N. vitripennis* noch die *Dibrachys* spp. konnten von uns in den Wirten der jeweils anderen Gattung nachgewiesen werden. Beide Arten von *Dibrachys* machen *N. vitripennis* keine Konkurrenz (Schlein 2002; Peters 2007).

Bei der Suche nach potentiellen Wirten von *N. vitripennis* und den *Dibrachys*-Arten haben wir in den Nistkästen alle cyclorrhaphen Fliegen untersucht und inzwischen 32 Arten aus 10 Familien festgestellt. Ausführliche Ergebnisse und Diskussion aller Fliegen und Parasitoide liefert Peters (2007). Überraschend zahlreich waren Puparien von Raupenfliegen (Tachinidae) in den Nistkästen. Auch Tachinidae sind Parasitoide, deren

Larven sich wie Schlupfwespen in anderen Insekten entwickeln. Die von uns gefundenen *Triarthria setipennis* (Fallén, 1810) und *Ocytata pallipes* (Fallén, 1820) parasitieren Ohrwürmer (Kuhlmann 1994, 1995; Peters & Abraham 2004). *T. setipennis* ist dabei die deutlich häufigere Art. Für unsere Untersuchungen wurden dadurch Insekten interessant, die die Nistkästen als Versteck für Ruhephasen nutzen. Ohrwürmer versammeln sich im Spätsommer, also nach der Brutzeit der Vögel, in großer Zahl in Verstecken und auch in Nisthöhlen, um von dort aus nachts Nahrung zu suchen. Bis zu 10 % von ihnen sind von den Larven der Raupenfliege parasitiert, deren Puparien sich später außerhalb ihres sterbenden Wirtes im Nistkasten ansammeln. Die *Dibrachys*-Arten nutzen diese Puparien als Wirte. Die Parasitierungsrate ist mit fast 50 % hoch. Für das Nest kann damit eine weitere kurze Nahrungskette angegeben werden: Ohrwurm → Raupenfliegen → *Dibrachys*.

Von den vielen saprophagen Fliegen in den Nistkästen wurden nur die Puparien von *Potamia littoralis* (Muscidae) regelmäßig von *N. vitripennis* parasitiert. Weitere Parasitoide sind bei diesen Wirten selten. Nachweisen konnten wir einzelne Individuen der Pteromalidae *Pachycrepoideus vindemmiae* aus Puparien von Muscidae und *Spalangia nigripes* aus Puparien von Fanniidae. Die

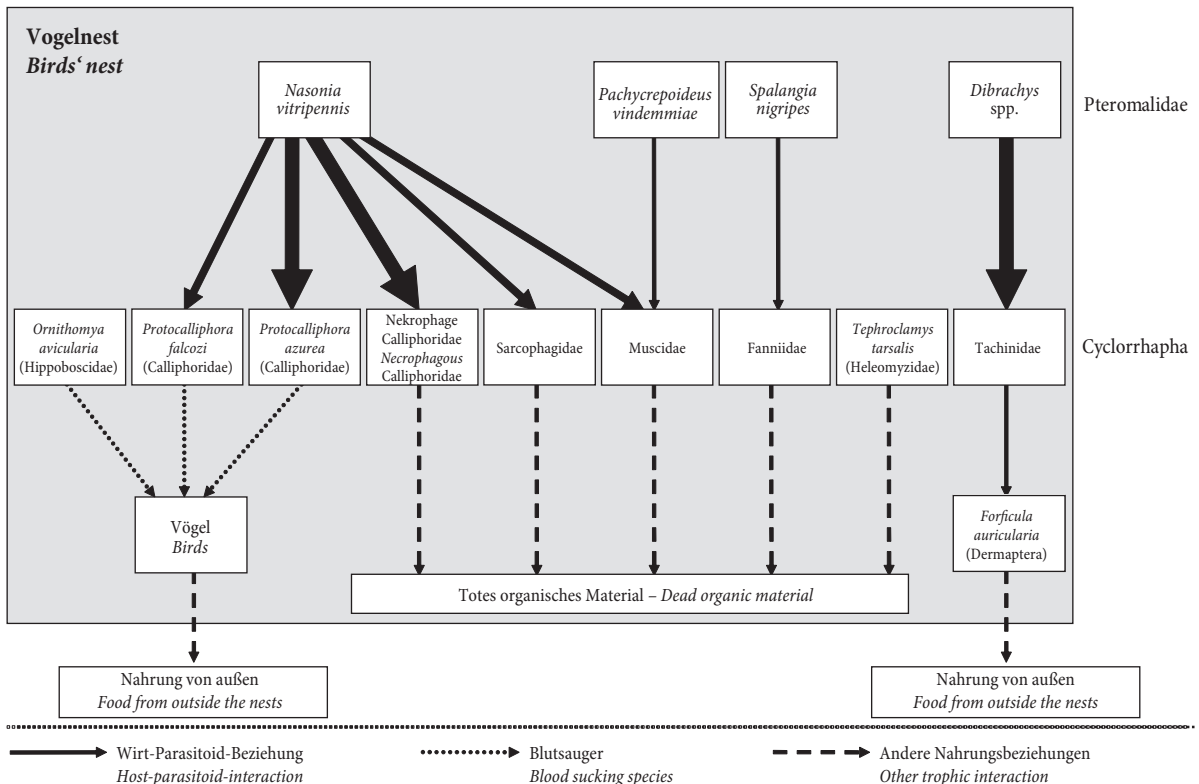


Abb. 8: Trophische Beziehungen zwischen Pteromalidae und Cyclorrhapha in Vogelnestern (verändert nach Abraham et al. 2005). – Trophic interactions between Pteromalidae and Cyclorrhapha in birds' nests (modified from Abraham et al. 2005).

Larven der saprophagen Fliegen leben wahrscheinlich überall in Detritus, besonders aber in der Laubstreu am Boden. Sie nutzen auch kleinere Ansammlungen von toter organischer Substanz und kommen gelegentlich in feuchten Nestern vor. Sie sind auch nicht nidikol. Wahrscheinlich werden sie von Parasitoiden in den Nestern nicht gesucht.

Die Nahrungsbeziehungen aus dem Biochorion Vogelnest, bei denen Dipteren beteiligt sind, werden in Abb. 8 dargestellt. Ein vollständiges und quantifiziertes Bild zeigt Peters (2007). Von den vielen aus Nestern bekannten Insekten wurden im einzelnen Nest jeweils nur einige Arten gefunden, und die Zahl der Individuen pro Art kann von Nest zu Nest stark schwanken.

4.2. Wechselwirkungen mit den Vögeln in der Choriozönose

Nahrungsketten sind sehr vereinfachte Modelle für zwischenartliche Beziehungen, die nur den Faktor Nahrung berücksichtigen. Die komplizierteren Nahrungsnetze zeigen darüber hinaus, ob die einzelnen Ketten durch weitere Arten wie Konkurrenten, Räuber, Parasitoide oder Alternativwirte beeinflusst werden. Die Netze zeigen nicht, ob sich bei den beteiligten Arten Verhaltensweisen entwickelt haben, die als Anpassung - hier an die Choriozönose Vogelnest - gedeutet werden können. Da die Vögel den Lebensraum Nest schaffen und die Insekten sekundär eindringen, soll besonders auf die Bedeutung der Nestfauna für die Vögel eingegangen werden.

Für die Vögel ist ein negativer Einfluss der Vogelblutfliegen (*Protocalliphora* sp.) offensichtlich, während deren Parasitoide *Nasonia vitripennis* von Vorteil sind, weil sie die Fliegen abtöten. Quantitative Untersuchungen zeigen, welche Bedeutung diese Insekten für die Vögel haben. In Norddeutschland konnte eine Art der Vogelblutfliegen, *P. azurea*, nachgewiesen werden. Sie war nur in etwa einem Viertel der Nester zu finden. Die Verteilung auf die verschiedenen Vogelarten zeigt Tab. 1. Die Zahl der Larven pro Nest variiert sehr stark, normal und am häufigsten sind niedrige Werte (Abb. 1) mit einem Medianwert von $\bar{x} = 5,5$. So wenige Larven werden von den Jungvögeln verkraftet. Die niedrige Zahl bietet darüber hinaus für die Fliegen den Vorteil, dass sie sich nicht die Nahrungsgrundlage für die Larven durch das Abtöten der Jungvögel zerstören. Niedrige Eizahlen müssen als eine Anpassung an die nidikole Lebensweise angesehen werden. Sie können entstehen, wenn die Weibchen der Fliegen nach der Ablage von wenigen Eiern das Nest verlassen und ein neues Nest suchen. So werden einerseits die Eier auf mehr Nester verteilt, und andererseits wird es dabei zufällig zu Mehrfachbelegungen einzelner Nester kommen, was die tatsächlich vorhandenen höheren bis hohen Larvenzahlen pro Nest erklären kann (Abb. 1). In der ornithologischen Literatur werden besonders diese Aus-

nahmen beschrieben und der Eindruck vermittelt, dass die Vogelblutfliegen den Tod von Jungvögeln bewirken (z. B. Löhrl 1949; Hurtrez-Boussès et al. 1997). In Amerika scheinen andere *Protocalliphora*-Arten mit sehr hohen Larvenzahlen den Tod vieler Jungvögel zu verursachen (z. B. Johnson 1929; Kenaga 1961). Schon Peus (1960) hat Fehler bei der Bewertung von Fliegenmaden in den Nestern diskutiert. Er hält es für möglich, dass die Maden anderer Fliegen für die von Vogelblutfliegen gehalten wurden. In den erwähnten Arbeiten wird der Einfluss von Parasitoiden, speziell *N. vitripennis*, nicht berücksichtigt. Es fehlen auch Überlegungen, dass der negative Einfluss der Vogelblutfliegen auf die Vögel nur sinnvoll beurteilt werden kann, wenn alle blutsaugenden Arten im Nest wie z.B. Milben, Wanzen, Flöhe und weitere Fliegen mit berücksichtigt werden. Unsere Ergebnisse zeigen, dass in Mitteleuropa die Vogelblutfliegen allein nicht verheerend wirken.

Nasonia vitripennis tötet zwar nicht die am Vogel saugenden Larven der Vogelblutfliege, sondern später deren Puppen, hat aber dennoch eine Bedeutung für die Vögel. Der Parasitoid befällt durchschnittlich 40 % der Puparien und reduziert so die Zahl der Imagines, die in der nächsten Generation ihre Eier in Vogelnestern legen könnten. Eine besondere Verhaltensweise von *N. vitripennis* muss als Anpassung an das Leben in Nestern gedeutet werden. Ihre Larven gehen zum großen Teil schon mitten im Sommer in Diapause. Sie überwintern gut geschützt im Nistmaterial und im Puparium des Wirtes. Sie verpuppen sich im folgenden Frühjahr und schlüpfen daher erst zur nächsten Brutsaison der Vögel. So sind sie bestens mit der Brutzeit vieler Vogelarten synchronisiert. Wir halten auf Grund aller Beobachtungen die Vogelblutfliege für den wichtigsten Wirt von *N. vitripennis*, der einer übermäßigen Parasitierung ausweicht, indem er als Puppe nur so kurz wie unbedingt nötig im Nest bleibt. Den Vorteil einer Überwinterung im Schutz des Nistmaterials kann die Fliege wegen der Parasitoide nicht nutzen.

Die andere Vogelblutfliege *Protocalliphora falcozi* hat einen wirkungsvollen Schutz gegen die Parasitoide entwickelt: Der größte Teil der Larven bildet vor der Verpuppung aus Nistmaterial eine dichte Hülle, in der das Puparium vom Parasitoiden *N. vitripennis* deutlich weniger häufig erkannt und parasitiert werden kann (Abb. 2a). Bei den wenigen nicht verpackten Puparien dieser Art ist die Parasitierungsrate ähnlich wie bei *P. azurea* (Abb. 2b).

Die von uns untersuchten Meisennester bieten ideale Lebensräume für nidikole blutsaugende Insekten. Das scheint auch für die voluminösen Nester der Feldsperlinge zu gelten. Es stellt sich die Frage, ob die Vögel in irgendeiner Weise auf diese Insekten reagieren, und es gibt tatsächlich einige Beobachtungen, die als Abwehrstrategie gedeutet werden können. Dazu gehört z. B. der feste Nestnapf der Singdrossel. Auch andere Drosseln

verarbeiten im Unterbau Schlamm, so dass keine oder nur eine sehr dünne Schicht Polstermaterial als Versteck für Parasiten vorhanden ist. Eine zweite Strategie ergibt sich durch den sehr lockeren Bau des Nestes wie bei Grasmücken oder Ringeltauben. Auch bei Höhlenbrütern gibt es unterschiedliche Nester. Ob die Bauweise Einfluss auf die Parasitenzahl hat, kann an Hand der wenigen von uns untersuchten Nester von z. B. Trauerschnäpper und Kleiber (s. Tab.1) nur vorsichtig vermutet werden. Immerhin sind bei 19 voluminösen Nestern des Feldsperlings 10mal Vogelblutfliegen nachgewiesen worden, bei 19 Nestern des Kleibers und 18 des Trauerschnäppers nur 3- bzw. 2mal. Bei Staren ist bekannt, dass sie stark duftende Pflanzenteile möglicherweise als Repellent gegen Insekten eintragen. Bei Videokamerkontrollen in Nistkästen ist bei Meisen gelegentlich zu beobachten, wie ein Altvogel kopfüber zwischen den Jungen am Nestboden etwas sucht und möglicherweise mit einer Made der Vogelblutfliegen im Schnabel den Kasten verlässt. Ein voluminöses Nest ist für die Wärmeisolation der Eier und Nestlinge von Vorteil, die im Nistmaterial lauernden Blutsauger sind ein Nachteil. Ob die Blutsauger bei der Entstehung der verschiedenen Nesttypen einen Einfluss hatten, ist ein wichtiger Aspekt der Brutbiologie.

Die Blutsauger ihrerseits müssen mit der Situation fertig werden, dass die Vögel plötzlich ausfliegen. Lausfliegen (Hippoboscidae) leben im Gefieder der Vögel und werden mitgenommen. Flöhe (Ceratophyllidae) leben als Imagines im Nest; als typische r-Strategen produzieren sie solange viele Nachkommen, wie sie an den Wirten saugen können. Sie sind gut beweglich und können nach dem Ausfliegen der Vögel aktiv das Nest verlassen (Abb. 4). Sie sind außerhalb der Nester in der Lage, neue Wirte zu finden (Dorow 1984). Anders ist das bei den Larven der Vogelblutfliegen. Sie müssen spätestens mit dem Ausfliegen der Vögel ihre Larvalzeit abgeschlossen haben. Unfertige Larven sterben ab oder bilden verkümmerte Imagines, deren Fortpflanzungserfolg unbekannt, aber mit Sicherheit geringer ist. Die Weibchen der Fliegen müssen in Anpassung an die nidikole Lebensweise ihre Eier rechtzeitig und – wie schon erwähnt – in geringer Zahl ablegen, so dass die Jungvögel nicht gefährdet sind. Eine besondere Anpassung ist bei einer anderen Art entstanden, die von Peus (1960) als eigenständige Gattung *Trypocalliphora* von *Protocalliphora* abgetrennt wurde. Sie enthält nur eine Art *T. braueri*, die subkutan in Jungvögeln parasitiert. Wirte sind hauptsächlich Bodenbrüter und selten Höhlenbrüter und Buschbrüter (Rognes 1984). Bei den Bodenbrütern stellt diese Anpassung sicher, dass ursprünglich im Nest lebende Larven von den Jungvögeln mitgenommen werden, wenn diese das Nest verlassen, bevor sie flügge sind.

Für die Nahrungskette Ohrwurm → Tachinidae → *Dibrachys* lassen sich keine besonderen Beziehungen zu den Vögeln beschreiben. Die Nistkästen bieten nach

der Brutzeit einen Raum für die Aggregation der Ohrwürmer. Solche Verstecke finden sich an vielen Stellen im Lebensraum, und die sich dort versammelnden Insekten gehören zu einer weiteren Choriozönose, die sich in Nistkästen mit der des Vogelnestes überschneidet.

Die folgenden Überlegungen zeigen, dass auch saprophage Insekten für die Vögel eine Bedeutung haben können: Nistkästen sind nach wenigen Bruten voll, wenn sie nicht gereinigt werden. Was in natürlichen Höhlen mit dem Nistmaterial passiert, wurde in Buntspechthöhlen untersucht. Die Spechte selbst (Günther & Hellmann 2005), Sperlingskäuse (Wiesner 2001) und Stare reinigen die Spechthöhlen. Diese Höhlen sind für Kleinvögel wegen der großen Öffnungen offensichtlich wenig geeignet (Günther & Hellmann 2005). Sie brüten mehr in kleineren Höhlungen, die am Baum nach einer Beschädigung durch Fäulnis entstanden sind. Sie werden von den Vögeln offensichtlich nicht gereinigt. Alles pflanzliche Material kann jedoch in den Höhlen zusammen mit Holz des Baumes durch Fäulnisprozesse abgebaut werden. Saprophage Insekten haben dabei zusammen mit anderen Arthropoden wie in der Laubstreu am Boden eine wichtige Funktion. Sie können das Nistmaterial mit ihren kauenden Mundwerkzeugen zerkleinern und fressen, nutzen aber hauptsächlich nur die daran wachsenden Bakterien und Pilze. Unverdauliche Reste scheiden sie als Kotkrümel aus, so dass diese den Mikroorganismen wieder als Nahrungssubstrat zur Verfügung stehen und weiter abgebaut werden. Ist das Material feucht bis nass, überwiegen Larven von Dipteren, die sich bakteriophag ernähren (Levinson & Levinson 2007), an trockenen Stellen sind es viele Käfer, die als Larve und als Imago Schimmelpilze fressen. Sie schaffen gemeinsam mit Staubläusen und Springschwänzen Platz, der dann von Mikroorganismen wieder besiedelt werden kann. Auf diese Weise verschwindet der pflanzliche Anteil des Nistmaterials in trockenen Höhlen langsam, in feuchten Höhlen schneller. Es sind keine typisch nidikolen Arten, weil sie Detritus überall abbauen können.

Wichtig für den Abbau von Nistmaterial sind Insekten, die Keratinasen bilden können und damit das nur langsam abbaubare Polstermaterial aus tierischen Haaren und Federn fressen. Es sind einige Motten (Tineidae und Oecophoridae) und Käfer (Dermestidae), die regelmäßig in Nestern vorkommen. Einzeln umherliegende Mauserfedern und ausgefallene Haare werden von Vögeln als Nistmaterial gesammelt und dadurch zur regelmäßig vorhandenen Ressource für die Insekten, die Keratin nutzen. Dadurch sind diese Arten nidikol. Wie wirksam der Abbau von Keratin sein kann, zeigt ein einzelner Versuch mit einem Eklektor. Aus einem Nest des Feldsperlings schlüpften 813 Kleistermotten (*Endrosis sarcitrella*, Oecophoridae) (Abb. 3). Mit diesen Motten konnte sehr grob ermittelt werden, wie viel Substrat die Larven gefressen haben: Für die 813 Kleister-

motten wurde ein Trockengewicht von 0,63 g ermittelt. Bei einer angenommenen Nahrungsketteneffizienz (trophische Transfereffizienz) von 10 % könnte allein diese Art etwa 6,3 g Trockensubstanz des Nistmaterials gefressen haben. Das Nest aus dem Eklektor enthielt nach dem Versuch nur noch Pflanzenteile, alle Federn und Haare waren vollständig verschwunden.

Alle Untersuchungen sind mit Nestern aus Nistkästen durchgeführt worden, in denen in Bezug auf den Abbau des Nistmaterials andere Bedingungen herrschen als in natürlichen Höhlen. Die Konstruktion der Kästen und ihre Aufhängung garantieren trockene Brutplätze, so dass eine Maximierung des Bruterfolges in den Nestern erreicht wird. Da die Nistkästen nach kurzer Zeit voll mit alten Nestern wären und weil regelmäßig Flöhe auftreten, werden sie mit großer Selbstverständlichkeit gereinigt. Hier wird für die Vögel ein für Menschen gültiger Hygienestandard übernommen und nicht überprüft oder untersucht, ob die ständige Auseinandersetzung der Vögel mit den Arthropoden im Nest eine sich selbst regulierende Choriozönose mit einer widerstandsfähigen Vogelpopulation erhält. Ob die Insekten in dem entnommenen Nest außerhalb der Höhlen überleben und in der Lage sind, in der nächsten Brutsaison neue Nester zu finden, ist weitgehend unbekannt und sicher abhängig von der Deponierung des Nistmaterials. Bei den saprophagen Arten ist gut vorstellbar, dass ein Teil der Larven auf humusreichem Boden oder auf Komposthaufen überleben kann. Das ist auch bei allen im Nistmaterial überwinternden Puppen und Imagines wahrscheinlich. Bei den Blutsaugern sind die Vogelblutfliegen nicht betroffen, weil sie das Nest schon im Sommer als Imagines verlassen und in anderen Verstecken überwintern. Ihre sehr wirkungsvollen Parasitoide, die diapausierenden Larven von *Nasonia vitripennis*, bleiben normalerweise im Nest. Laborzuchten zeigen, dass sich diese Art außerhalb des Nestes bei Nässe und hoher Feuchtigkeit nicht entwickeln kann. Hier wirkt sich die Reinigung der Nester für die Vögel indirekt nachteilig aus. Bei den Flöhen ist es durchaus möglich, dass die Imagines, die im Puppenkokon mit dem Nistmaterial entnommen wurden, überleben können. Nach dem Schlüpfen sind sie in der Lage, Vögel anzuspringen und damit in ein Nest zu gelangen. Eine Empfehlung, Kästen zu reinigen oder nicht zu reinigen, kann es nicht geben. Denn das Dilemma ist, dass bei allen Maßnahmen zum Vorteil einzelner Arten andere Arten benachteiligt werden. Zum Schutz vor Schädlingen empfehlen Häusler & Topp (1996) „in unmittelbarer Umgebung von Häusern hängende Kästen regelmäßig nach jeder Brutperiode zu säubern“.

Von der gesamten und artenreichen Choriozönose Vogelnest sind hier nur Ausschnitte dargestellt, die einerseits die trophischen Beziehungen zwischen Vögeln, Fliegen und parasitischen Hymenopteren berücksichtigen, andererseits die Bedeutung von saprophagen Insekten und Flöhen darstellen. Von vielen weiteren

Arten müssen die Beziehungen zu anderen Arten der Choriozönose noch untersucht werden. Dabei sind z. B. auch räuberische Arten, andere Arthropodengruppen und andere Nesttypen der Vögel zu berücksichtigen.

Dank. Wir danken Herrn Karl Staiber in Bad Arolsen und den Herren Helmut und Frieder Klöpfer in Bad Mergentheim für das Einsammeln und die Übersendung von zahlreichen Nestern aus Nistkästen, sowie Frau Dr. C. Krauskopf für ein Nest aus Eberdingen bei Stuttgart. Herrn C. Kutzscher vom Deutschen Entomologischen Institut, Müncheberg danken wir für die Bestimmung der Flöhe und für Informationen über die Biologie der Vogelflöhe. Herrn Dr. W. Fiedler und einem anonymen Gutachter danken wir für wertvolle Anregungen zum Manuskript.

5. Zusammenfassung

Aus Nistkästen wurden nach dem Ausfliegen der Vögel etwa 500 Nester entnommen und die darin vorhandenen Insekten herausgesucht oder mit einem Eklektor abgesammelt. Die gefundenen Arten lassen sich den in Nestern bekannten Gilden zuordnen: Parasiten, Saprophage, Räuber oder Parasitoide (Schlupfwespen i.w.S. und Raupenfliegen). Für die cyclorrhaphen Dipteren und ihre Parasitoide wird ein Nahrungsnetz als Bild eines Teils der Choriozönose im Vogelnest dargestellt. Es konnten 32 Arten in 10 Familien gefunden werden. Nidikol sind die Vogelblutfliegen (*Protophormia azurea*, Calliphoridae) mit ihrem Parasitoiden (*Nasonia vitripennis*, Pteromalidae), der durchschnittlich 40% der Puparien abtötet und dadurch für die Vögel eine besondere Bedeutung hat. Eine zweite Vogelblutfliegenart (*P. falcipennis*) konnte nur in Süddeutschland gefunden werden. Bei dieser Art ist der größte Teil der Puparien mit einer Hülle aus Nistmaterial vor der Parasitierung geschützt. Die wenigen nicht geschützten Puparien werden ähnlich häufig parasitiert wie die von *P. azurea*. Zwei weitere Parasitoide (*Dibrachys cavus* und *D. lignicola*, Pteromalidae) konnten in Puparien von Raupenfliegen (*Triarthria setipennis* und *Ocytata pallipes*, Tachinidae) gefunden werden, die ihrerseits als Parasitoide in Ohrwürmern (*Forficula auricularia*, Forficulidae) leben. Die Arten der Nahrungskette Ohrwurm → Raupenfliege → *Dibrachys* gehören zu einer anderen Choriozönose, die sich in Verstecken bildet und sich im Nistkasten mit der der Nester überschneidet. Bei den Flöhen (*Ceratophyllus gallinae*, Ceratophyllidae) konnte das Verlassen des Nestes nach dem Ausfliegen der Jungvögel bis zur folgenden Brutsaison mit einem Eklektor ermittelt werden. Im Herbst erscheinen zunächst die im Nest vorhandenen adulten Flöhe, im folgenden Frühjahr die Individuen der neuen Generation.

Die in Nistkästen gefundenen saprophagen Insekten werden erstaunlich wenig parasitiert. Sie fressen Mikroorganismen und sind am Abbau des Nistmaterials beteiligt. In Nistkästen spielen sie allerdings eine untergeordnete Rolle, weil das Nistmaterial normalerweise entfernt wird. Es wird diskutiert, dass sie in natürlichen Höhlen eine Bedeutung beim Abbau des Nistmaterials haben. Die Wirkung der Keratin fressenden Arten, die Haare und Federn abbauen, wird an Hand von Fängen der Kleistermotte (*Endrosis sarcitrella*, Oecophoridae) gezeigt.

Literatur

- Abraham R 1984: Über Insekten aus Vogelnestern. Vogelkundliche Hefte Edertal 10: 7-11.
- Abraham R 1985: *Nasonia vitripennis* an insect from birds' nests (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). Entomologia Generalis 10(2): 121-124.
- Abraham R, Krogmann L & Peters R 2005: Ökologische und systematische Untersuchungen an Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). Faunistisch-Ökologische Mitteilungen 8(9/10): 353-361.
- Bennett GF & Whitworth TL 1991: Studies on the life history of some species of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae). Canadian Journal of Zoology 69: 2048-2058.
- Berndt R & Meise W 1958: Naturgeschichte der Vögel, Bd 1. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Bezzel E & Prinzing R 1990: Ornithologie. Ulmer, Stuttgart.
- Dorow W 1984: Der Befall von Meisennestern mit Flöhen (Siphonaptera) und Vogelblutfliegenlarven (Diptera, *Protocalliphora*). Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt.
- Draber-Monko A 1995: *Protocalliphora azurea* (Fall.) (Diptera, Calliphoridae) and other insects found in nests of sparrows, *Passer domesticus* (L.) and *Passer montanus* (L.) in the vicinity of Warsaw. International Studies of Sparrows 22: 3-10.
- Eeva T, Lehikoinen E & Nurmi J 1994: Effects of ectoparasites on breeding success of great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient. Canadian Journal of Zoology 72, 624-635.
- Eichler W 1936: Vogelnester und ihre Bewohner. Vogelzug 7(2): 88-89.
- Gold CS & Dahlsten DL 1989: Prevalence, habitat selection, and biology of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) found in nests of mountain and chestnut-backed chickadees in California. Hilgardia 57: 1-19.
- Graham MWR de V 1969: The Pteromalidae of North-western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea). Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Supplement 16, London.
- Günther E & Hellmann M 2005: Entwicklung und Nachnutzung von Höhlen der Buntspechte (*Dendrocopos*) in den „Segler-Wäldern“ des Harzes. Ergebnisse 20jähriger Untersuchungen an natürlichen Baumhöhlen. Ornithologische Jahresberichte des Museum Heineanum 23: 103-122.
- Häusler R & Topp W 1996: Vogelnistkästen in städtischen Parkanlagen als Entwicklungsherd für Vorratsschädlinge. Decheniana-Beihefte (Bonn) 35: 503-509.
- Hicks EA 1971: Check-list and bibliography on the occurrence of insects in bird's nest. Supplement II. Iowa State Journal of Science 46: 123-338.
- Hurtrez-Boussès S, Perret P, Renaud F & Blondel J 1997: High blowfly parasitic loads affect breeding success in a Mediterranean population of blue tits. Oecologia 112: 514-517.
- Johnson CW 1929: The injury to nestling birds by the larvae of *Protocalliphora*. Annals of the Entomological Society of America 22: 131-135.
- Kenaga EE 1961: Some insect parasites associated with the eastern bluebird in Michigan. Bird-Banding 32(2): 91-94.
- Kuhlmann U 1994: *Ocytata pallipes* (Fallén) (Dipt., Tachinidae), a potential agent for the biological control of the European earwig. Journal of Applied Entomology 117: 262-267.
- Kuhlmann U 1995: Biology of *Triarthria setipennis* (Fallén) (Diptera: Tachinidae), a native parasitoid of the European earwig, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae), in Europe. The Canadian Entomologist 127: 507-517.
- Lehnert W 1933: Beobachtungen über die Biocenose der Vogelnester. Ornithologische Monatsberichte 41(6): 161-166.
- Levinson H & Levinson A 2007: Bakteriophagie mancher Arten der Dungkäfer (Scarabaeinae, Coleoptera) und Deckelschlüpfer (Cyclorrhapha, Diptera). DGaE Nachrichten 21(1): 27-32.
- Lindner E 1957: Vogelblutfliegen (Protocalliphora, Calliphorinae, Diptera). Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Systematik und Biologie. Vogelwarte 19(2): 84-90.
- Lindner E 1960: Noch einmal: Vogelblutfliegen (Phormiini, Calliphorinae, Diptera). Vogelwarte 20(4): 291-292.
- Löhl H 1949: Über Verluste im Nest kleinerer Höhlenbrüter durch Fliegenmaden und andere Ursachen. Vogelwarte 2: 59-63.
- Møller AP, Allander K & Dufva R 1990: Fitness effects of parasites on passerine birds: a review. NATO ASI Series G 24: 269-280.
- Nordberg S 1936: Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. Acta Zoologica Fennica 21: 1-168.
- Peters R 2007: Interaktionen zwischen Wirten und Parasitoiden: Nahrungsnetzstruktur, Wirtsspektren und Wirtsfindung am Beispiel der Arten aus Vogelnestern (Insecta: Diptera: Cyclorrhapha und Hymenoptera: Chalcidoidea). Dissertation im Department Biologie der Universität Hamburg.
- Peters R & Abraham R 2004: Interactions Between Parasitoid Hymenoptera (Chalcidoidea: Pteromalidae) and Diptera: Cyclorrhapha in Nests of Cavity-nesting Birds. Entomologia Generalis 27(2): 133-141.
- Peus F 1960: Zur Kenntnis der ornithoparasitischen Phormiinen (Diptera, Calliphoridae). Deutsche Entomologische Zeitschrift N.F. 7(3): 193-235.
- Peus F 1968: Zur Kenntnis der Flöhe Deutschlands II. Faunistik und Ökologie der Vogelflöhe (Insecta, Siphonaptera). Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik 95: 571-633.
- Rognes K 1984: Revision of the bird-parasitic blowfly genus *Trypocalliphora* Peus, 1960 (Diptera: Calliphoridae). Entomologica Scandinavica 15: 371-382.
- Schlein O 2002: Nischendifferenzierung und Reduktion von interspezifischer Konkurrenz zwischen den Parasitoiden *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) und *Dibrachys cavus* (Walker 1835) (Hymenoptera: Pteromalidae) bei der Wertsuche in Vogelnestern. Dissertation im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Weidner H 1993: Bestimmungstabellen der Vorratsschädlinge und des Hausungeziefers Mitteleuropas. Fischer, Stuttgart, Jena, New York.
- Wesolowski T 2001: Host-parasite interactions in natural holes: Marsh tits (*Parus palustris*) and blow flies (*Protocalliphora falcozi*). Journal of Zoology 255: 495-503.
- Wiesner J 2001: Die Nachnutzung von Buntspechthöhlen unter besonderer Berücksichtigung des Sperlingskauzes in Thüringen. Abhandlungen und Berichte aus dem Museum Heineanum 5 (Sonderheft): 79-94.
- Woodroffe GE 1954: An ecological study of the insects and mites in the nests of certain birds in Britain. Bulletin of Entomological Research 44: 739-772.