

Der Einfluß des Superparasitismus auf den Massenwechsel der Insekten

HUBERT WILBERT

Laboratorium Prof. Dr. Dr. h. c. H. BLUNCK†, Bonn/Rhein

(Mit 4 Textfiguren)

Inhalt

I. Einleitung	93
1. Begriffsbestimmung	93
2. Fragestellung	95
II. Das Ausmaß des Superparasitismus	96
1. Die Zahl der Larven pro Wirtsraupe bei <i>Apanteles glomeratus</i> (L.)	96
2. Die Abhängigkeit der durchschnittlichen Larvenzahl pro Wirt vom Parasitierungsprozentsatz	98
a) bei Eiablage nach den Zufallsgesetzen	98
b) bei Einfluß zusätzlicher Faktoren	101
3. Die Häufigkeit verschiedener Larvenzahlen pro Wirt in Abhängigkeit vom Parasitierungsprozentsatz	108
4. Der Anteil der Eier, welcher auf mehrfach belegte Wirte entfällt, in Abhängigkeit vom Parasitierungsprozentsatz	111
III. Die Auswirkungen des Superparasitismus auf Wirt und Parasit	112
IV. Der Einfluß des Superparasitismus auf den Massenwechsel	116
1. Allgemeines	116
2. Die Beeinflussung der Lage des Gleichgewichts zwischen Wirt und Parasit .	119
3. Der Einfluß des Superparasitismus bei Populationsänderungen des Parasiten	126
4. Der Einfluß des Superparasitismus bei Populationsänderungen des Wirtes	128
V. Diskussion	131
Zusammenfassung	135
Literatur	136

I. Einleitung

1. Begriffsbestimmung

Bei Untersuchungen der wechselseitigen Beziehungen zwischen den Gliedern einer Biozönose ist in den letzten Jahren der Superparasitismus nur verhältnismäßig wenig beachtet worden. Der Begriff wurde zunächst von W. F. FISKE folgendermaßen definiert: „Superparasitism results when any individual host is attacked by two or more species of primary parasites,

or by one species more than once“ (1910, S. 89). F. STELLWAAG (1921) schloß sich dieser Definition dem Sinne nach an, während H. S. SMITH den Begriff enger faßte, indem er als „multiple parasitism“ die Fälle abtrennte, in denen ein Wirt von Weibchen verschiedener Parasitenarten befallen wird. Seine neue Definition lautete: „Superparasitism is that form of symbiosis occurring when there is a superabundance of parasites of a single species attacking an individual host insect“ (1916, S. 485/486). Sie wurde inhaltlich von F. SCHWERDTFEGER (1957) übernommen. H. S. SMITH scheint allerdings hauptsächlich an solche Fälle gedacht zu haben, in denen so viele Eier auf einen Wirt entfallen, daß sich nicht alle Larven normal entwickeln können. Ausdrücklich wurde diese weitere Einschränkung von G. SALT (1934) vorgenommen, und auch F. J. SIMMONDS betont, Superparasitismus sei „the condition that occurs when a host receives a greater number of individuals of a single species of parasite than it can nourish to produce normal adults“ (1943, S. 15; 1957, S. 361). Diese enge Fassung des Begriffes war aber ursprünglich von W. F. FISKE offenbar nicht beabsichtigt und führt leicht zu einer einseitigen Betrachtungsweise des gesamten Problems. Da die Folgen für den Parasiten außerdem eine sekundäre Erscheinung sind und von verschiedenen Umständen abhängen können, möchte ich mich der Einschränkung der beiden genannten Autoren nicht anschließen. A. D. IMMS (1934) zählt zum Superparasitismus ebenfalls ausdrücklich auch solche Fälle, in denen für die Parasiten keine nachteiligen Folgen entstehen. In gleicher Weise grenzt offensichtlich auch F. BACHMAIER (1958) den Begriff ab. Zwar nennt er bei Superparasitismus die Larven „Konkurrenten auf Leben und Tod“, doch lautet seine Definition lediglich: „Dasselbe Wirtsindividuum ist zufällig (fakultativ) von einer größeren als normalen Zahl von Larven derselben Parasitenart befallen.“ Nach W. SPEYER (1937) liegt Superparasitismus dann vor, wenn „mehrere Parasitenlarven der gleichen Art in einem Wirt leben“ (S. 71).

M. D. HAVILAND (1922a) möchte aus etymologischen Gründen den Terminus „superparasitism“ sogar ganz fallen lassen und durch „epiparasitism“ ersetzen. Ihre Definition umfaßt zudem auch den Multiparasitismus im Sinne von H. S. SMITH, doch hat sich ihr Vorschlag nicht durchgesetzt.

Es gibt drei mögliche Ursachen für ein Vorkommen mehrerer Parasitenlarven der gleichen Art in einem Wirt: 1. Das Parasitenweibchen hat bei seinem Legeakt mehrere Eier abgelegt (Gregärparasiten, siehe F. BACHMAIER, 1958); 2. Der Wirt ist mehr als einmal von Weibchen der gleichen Art belegt worden (Mehrfachbelegung); 3. im Wirt hat eine polyembryonale Vermehrung stattgefunden. Diese drei Möglichkeiten können auch in unterschiedlicher Weise kombiniert sein. Wie weit die verschiedenen Autoren sie unter der Bezeichnung „Superparasitismus“ zusammenfassen möchten, ist nicht immer klar ersichtlich. Während z. B. H. S. SMITH (1916) ausdrücklich auch die Ablage vieler Eier durch ein einzelnes Weibchen zum Superparasitismus zählt, ist es jetzt besonders in der angelsächsischen Lite-

ratur üblich geworden, den Begriff auf die Mehrfachbelegungen zu beschränken. Dieser Gepflogenheit möchte ich mich in Übereinstimmung mit F. BACHMAIER im Folgenden anschließen, weil es unpraktisch erscheint, drei so verschiedene biologische Vorgänge unter einer Bezeichnung zu vereinigen. Superparasitismus im Sinne dieser Arbeit liegt also immer dann vor, wenn auf einen Wirt mehr als ein Legeakt von Weibchen der gleichen Art entfällt, wobei es gleichgültig ist, ob bei jedem dieser Legeakte nur ein Ei (Solitärparasiten) oder viele Eier (Gregärparasiten) abgegeben werden und ob für die Nachkommen nachteilige Folgen daraus erwachsen oder nicht.

2. Fragestellung

Beim Superparasitismus wird der einzelne Wirt von mehr Parasiten befallen, als zu seiner Abtötung notwendig sind, und die überzähligen Tiere könnten bei Vermeidung mehrfacher Belegung eventuell andere Wirte ausschalten. Dementsprechend wird die Erscheinung bisher, soweit es sich bei den Wirten um Schädlinge handelt, meist negativ beurteilt, allerdings in sehr verschiedenem Ausmaß. Während A. J. NICHOLSON (1933) eine praktische Bedeutung nicht anerkennt und S. E. FLANDERS (1947) einen Schaden nur in der durch die zusätzliche Belegung verschwendeten Zeit erblickt, schließt G. SALT (1936) aus seinen Versuchen mit *Trichogramma evanescens* Westw., daß die Zahl der Nachkommen des Parasiten durch Mehrfachbelegungen stark gemindert wird, und E. S. NARAYANAN & R. P. CHAUDHURI schreiben: „The phenomenon of superparasitism is an important factor in the usefulness of an insect parasite“ (1955, S. 649). W. R. THOMPSON, der im Rahmen seiner Arbeiten über den „parasitisme cyclique“ (1922a, b, c, d) auch den Superparasitismus untersuchte (1924, 1929), kommt auf Grund mathematischer Überlegungen zu dem Ergebnis, daß die Ausrottung eines Wirtes durch einen Parasiten nur wenig längere Zeit erfordert, wenn nach den Gesetzen des Zufalls Superparasitismus auftritt, da letzterer erst bei starker Gesamtparasitierung Bedeutung gewinnt. Auch aus einer bereits von W. F. FISKE (1910) veröffentlichten Kurve geht hervor, daß Mehrfachbelegungen erst bei hohem Parasitierungsprozentsatz in großem Ausmaß auftreten. Nun läßt sich aber andererseits aus Formeln von H. BREMER (1929) und W. ZWÖLFER (1930) ableiten, daß der Parasit seinerseits gegenüber anderen Massenwechselfaktoren nur dann Bedeutung besitzen kann, wenn er einen hohen Prozentsatz seiner Wirte vernichtet. Es erscheint deshalb notwendig, zunächst das Ausmaß des Superparasitismus in solchen Fällen zu untersuchen, um auf Grund der dabei gewonnenen Einsichten seine Bedeutung für den Massenwechsel richtig abschätzen zu können.

Bei Gregärparasiten ist die Zahl der je Legeakt abgegebenen Eier meistens nicht konstant. Falls unter den Larven keine großen Altersunterschiede bestehen, läßt sich deshalb nur schwer feststellen, ob der einzelne Wirt mehrfach belegt wurde oder nicht. Da hier außerdem die Folgen wiederholter Eiablage aus mehreren Gründen oft weniger augenfällig sind als bei solitären

Parasiten, wurde die Bedeutung des Superparasitismus bei gregären Arten bisher kaum untersucht. Ein bekanntes Beispiel für einen solchen Parasiten ist die Braconide *Apanteles glomeratus* (L.), welche hauptsächlich *Pieris brassicae* L. und *Aporia crataegi* L., aber auch *Pieris rapae* L. und höchstens in geringem Ausmaß einige weitere Lepidopteren befällt. Eine langandauernde Gradation von *A. crataegi* in Südwestdeutschland (H. BLUNCK & H. WILBERT, im Druck) gab in den vergangenen Jahren Gelegenheit, die Parasitierung dieser Art durch *Ap. glomeratus* zu untersuchen und dadurch Anhaltspunkte für die Bedeutung der Mehrfachbelegungen bei Gregärparasiten zu gewinnen.

Die Durchführung dieser Arbeit wurde durch wiederholte Beihilfen des Bundesernährungsministeriums und der Deutschen Forschungsgemeinschaft wesentlich gefördert. Herrn Prof. BLUNCK bin ich für sein stetes Interesse und für manchen wertvollen Rat bei meinen Untersuchungen zu Dank verpflichtet.

II. Das Ausmaß des Superparasitismus

Will man Einblick in das Ausmaß der Mehrfachbelegungen und ihrer Folgen erhalten, so bedarf es dazu einiger Überlegungen, die auf die Hilfe der Mathematik nicht ganz verzichten können. Ich bin mir dabei bewußt, wie leicht mathematische Formeln bei ihrer Anwendung im Bereich der Biologie zu Fehlschlüssen führen können und wie wenig das Ergebnis theoretischer Überlegung später oft den praktischen Beobachtungen entspricht. Eine solche Diskrepanz beweist aber nur, daß die Ableitung sich auf eine noch ungenügende Kenntnis und Berücksichtigung der meistens sehr komplexen biologischen Zusammenhänge stützt und daß also schon der abstrakte Ansatz mit Fehlern behaftet war. In der Biologie kann deshalb eine mathematische Ableitung niemals endgültige Erkenntnisse vermitteln. Tieferes Eindringen in die biologischen Voraussetzungen wird vielmehr immer wieder dazu führen, daß der Ansatz der mathematischen Überlegung anders und besser gefaßt werden muß. So sind auch die Fragen der quantitativen Beziehungen zwischen Parasit und Wirt niemals ohne Beobachtung und Experiment allein mit Hilfe des Rechenstiftes zu lösen, worauf schon G. SALT (1936) nachdrücklich hingewiesen hat. Andererseits gestattet aber eine vorsichtige Anwendung mathematischer Hilfsmittel beim heutigen Stand unserer Kenntnisse doch bereits einige zusätzliche Einblicke in diese Beziehungen und damit auch eine bessere Beurteilung der Folgen des Superparasitismus für den Massenwechsel.

1. Die Zahl der Larven pro Wirtsraupe bei *Apanteles glomeratus* (L.)

Wie bereits einleitend gesagt wurde, legt das Weibchen von *Apanteles glomeratus* bei jedem Legeakt eine größere Anzahl von Eiern. Die aus schlüpfenden Larven leben gesellig im Innern ihres Wirtes. Über die Anzahl von Tieren, welche sich in einer Raupe entwickeln, gibt es in der Literatur

bereits zahlreiche Angaben, u. a. von C. GAUTIER (1918), ADLER (1918), J. B. GATENBY (1919), F. STELLWAAG (1921), J. FAHRINGER (1928), K. M. SMITH (1931), H. BLUNCK (1944) und A. S. JOHANSSON (1951). Die von diesen Autoren genannten Werte differieren teilweise ein wenig, doch läßt sich insgesamt entnehmen, daß die Zahl der Larven pro Wirt sehr stark schwankt, im Extrem zwischen 1 und etwa 180.

Mehrfach wurde schon vermutet und vereinzelt auch nachgewiesen, daß nicht immer alle in einer Raupe vorhandenen Larven einem einzigen Legeakt entstammen. Das ergab sich leicht bei einem Vergleich mit der Anzahl der pro Anstich abgelegten Eier. G. MARTELLI (1907) zählte 16—34, R. GRANDORI (1911) 4—12, N. O. OLENEV (1925) 6—20, A. G. HAMILTON (1935/1936) bei *Pieris rapae* 13—27 und bei *Pieris brassicae* 2—54 mit einem Durchschnitt von 30,5, H. BLUNCK (1944) 10—20 und A. S. JOHANSSON etwa 30 Eier pro Legeakt. Auch diese Ergebnisse differieren also bei den verschiedenen Autoren. Die Unterschiede lassen sich wahrscheinlich zum Teil aus verschiedenem Umfang des ausgewerteten Materials erklären (je größer das Material, desto weiter liegen natürlich die Extremwerte auseinander). Aber A. S. JOHANSSON hat bereits vermutet, daß die Anzahl der beim einzelnen Anstich abgelegten Eier wohl auch von äußeren Bedingungen abhängig ist. Er schloß das daraus, daß er zu verschiedenen Zeiten etwas unterschiedliche Ergebnisse bekam. Insbesondere dürften der Ernährungszustand der Weibchen sowie Zahl und Zeitpunkt früherer Eiablagen dabei von Bedeutung sein. So hat A. G. HAMILTON (1935/1936) einem Weibchen 10 Jungraupen von *Pieris brassicae* geboten und innerhalb von 50 Minuten alle einmal anstecken lassen. Nur bei den ersten 8 Anstichen wurden Eier abgelegt, und zwar beim ersten am meisten, beim letzten am wenigsten. Der Durchschnitt bei den 8 erfolgreichen Anstichen betrug 24,6 Eier. Es ist also nur sehr begrenzt möglich, aus Laboratoriumsbeobachtungen Schlüsse auf die Verhältnisse im Freiland zu ziehen. Da außerdem fast alle vorliegenden Zahlen bei Arbeiten mit *Pieris brassicae* gewonnen wurden, mir aber im Wesentlichen nur *Aporia crataegi* als Wirt zur Verfügung stand, mußten zunächst durch Untersuchung zahlreicher im Freiland parasitierter Raupen für diese Art vergleichbare Werte gewonnen werden.

Eine große Anzahl von *Aporia*-Raupen wurde deshalb während der im dritten Stadium durchlaufenen Winterdiapause in verschiedenen Bezirken des in der Oberrheinischen Tiefebene gelegenen Befallsgebietes gesammelt und auf Parasitierung geprüft. Da die Eiablage von *Ap. glomeratus* bei *Aporia crataegi* ausschließlich im Sommer erfolgt und die Larven in ihren Wirten überwintern, läßt sich zu dieser Zeit der Befall sehr gut kontrollieren, wenn man die eingesammelten Raupen sezziert. Es stellte sich heraus, daß die Zahl der Larven je Wirtsraupe zwischen 1 und 156 schwankte, aber ein deutliches Maximum aufwies, welches je nach Herkunft der Raupen verschieden war (vgl. Fig. 4). Auch die durchschnittliche Anzahl von Larven je Raupe war unterschiedlich und um so größer, je höher der Prozentsatz

parasitierter Tiere unter den untersuchten Raupen war. Diese Beobachtung deutete darauf hin, daß im Freiland auch bei *A. crataegi* die einzelne Raupe teilweise von mehreren *Apanteles*-Weibchen angestochen wird. Vergleichende Laborexperimente ergaben, daß die Wespen unter den dabei herrschenden Bedingungen (die Zucht erfolgte nach der von H. BLUNCK 1944 beschriebenen Weise) bereits parasitierte Raupen ohne Zögern mit weiteren Eiern belegen. Anzeichen für irgendeine Form der Bevorzugung noch nicht belegter Raupen gab es nicht.

Die Zahl der Eier, welche in den Versuchen durchschnittlich bei einem Anstich abgelegt wurden, betrug etwa 14—15. Da aber dieser Wert nicht als Grundlage zur Auswertung von Freilandbeobachtungen dienen konnte, wurden zur genaueren Klärung 1103 Eiraupen von *A. crataegi* zu einem Zeitpunkt im Freien gesammelt, an dem die Belegung durch *Ap. glomeratus* gerade begonnen hatte. Die Parasitierung betrug erst 4,1%, und Doppelbelegungen waren deshalb noch kaum zu erwarten. Die Sektion der Raupen ergab 2—26 Eier pro parasitierten Wirt mit einem Durchschnitt von etwa 13 Eiern. Diese Zahl liegt im Bereich der Angaben früherer Autoren bei *P. brassicae*, ist aber verhältnismäßig niedrig. Sie wurde jedoch durch eine Anzahl weiterer, bei verschieden starker Parasitierung und an verschiedenen Orten durchgeführter Untersuchungen bestätigt (vergl. auch Fig. 4). Da die Wirtsdichte in fast allen Fällen ziemlich hoch war, hat vielleicht die reichliche Gelegenheit zur Eiablage die Größe der Gelege ein wenig reduziert. Allerdings ist nach S. E. FLANDERS (1942) die Zahl der Eier je Legeakt bei parasitischen Hymenopteren von der Wirtsdichte weitgehend unabhängig.

Alle Auszählungen wurden mit denkbar größter Vorsicht unter einem starken Binokular durchgeführt. Trotz der geringen Größe der Eier (etwa $0,15 \times 0,03$ mm) wurde deshalb höchstens ein verschwindend geringer Prozentsatz von ihnen übersehen, welcher das Ergebnis nicht beeinflußt.

2. Die Abhängigkeit der durchschnittlichen Larvenzahl pro Wirt vom Parasitierungsprozentsatz

a) bei Eiablage nach den Zufallsgesetzen

Wenn sich Parasitenweibchen auf der Suche nach geeigneten Wirten zur Eiablage befinden, so arbeiten sie dabei nicht koordiniert. Der allgemeine Erfolg der Suche hängt zwar von den spezifischen Eigenschaften von Wirt und Parasit ab, doch bleibt es dem Zufall überlassen, wieviele und welche Wirte das einzelne Weibchen findet. Es lassen sich also auf den Vorgang die Zufallsgesetze anwenden, und in Anlehnung an eine Ableitung von R. H. STOR (bei G. SALT, 1932) ist folgende Überlegung durchzuführen:

Wenn die Parasitenweibchen ihre Eier nach den Gesetzen des Zufalls auf N Wirte verteilen, so ist $\frac{1}{N}$ die Wahrscheinlichkeit, daß ein einzelner Wirt von einem bestimmten Legeakt getroffen wird, und $1 - \frac{1}{N}$ die Wahr-

scheinlichkeit dafür, daß ihn dieser Legeakt nicht trifft. Werden nun von allen Parasitenweibchen insgesamt x Eiablagen durchgeführt, so ist die Wahrscheinlichkeit für einen einzelnen Wirt, davon verschont zu bleiben, $= \left(1 - \frac{1}{N}\right)^x$. Die Zahl der Tiere, welche nicht belegt werden, ist demnach $= N \left(1 - \frac{1}{N}\right)^x$, und für die Anzahl y der parasitierten Wirte gilt:

$$y = N - N \left(1 - \frac{1}{N}\right)^x$$

oder
$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^x\right]. \quad (1)$$

Nach dieser Gleichung läßt sich die Zahl parasitierter Wirte errechnen, wenn x Legeakte auf N Wirte nach Zufallsgesetzen verteilt werden. Sie entspricht der von W. R. THOMPSON (1924, S. 77) auf andere Weise abgeleiteten Formel

$$y = N \left(1 - e^{-\frac{x}{N}}\right),$$

welche sich durch einen partiellen Grenzübergang mit $N \rightarrow \infty$ leicht aus Gleichung (1) gewinnen läßt. Dabei ist e die Basis der natürlichen Logarithmen (2,71828...). Ihre experimentelle Bestätigung erhielt diese Formel von THOMPSON durch P. DEBACH & H. S. SMITH (1947), welche die Ergebnisse ihrer Versuche mit *Mormoniella vitripennis* (Walker) als Parasit von *Musca domestica* L. in der Gleichung:

$$y = a(1 - e^{-kx})$$

zusammenfaßten (y = Zahl der entdeckten Wirte; x = Parasitendichte; a = Grenze, die asymptotisch durch y erreicht wird, k = ein Faktor, welcher die Schnelligkeit des Anwachsens von y beeinflusst). Diese Beziehung gibt in anderer Form den gleichen Zusammenhang wieder wie die Formel von THOMPSON; denn der mit steigender Parasitendichte asymptotisch angenäherte Wert a kann ja nur die Gesamtzahl N aller Wirte sein, und die Zahl der Legeakte pro Wirt $\left(\frac{x}{N}\right)$ bei THOMPSON ist bei (hier vorausgesetztem) konstantem N natürlich der Parasitendichte (x bei DEBACH & SMITH) proportional. THOMPSON hatte bei seiner Formel vorausgesetzt, daß die Eier von den Weibchen einzeln abgelegt werden. Sie läßt sich aber auch auf gregäre Parasiten anwenden. Man hat dann unter x nicht die Zahl der Eier, sondern die der Legeakte zu verstehen, wie es bei der Ableitung von Formel (1) bereits geschehen ist. Kennt man nur die Zahl der Eier, so ist diese also vorher durch die durchschnittliche Anzahl der bei einem einzelnen Legeakt abgegebenen Eier zu dividieren.

N und x sind Zahlen, die unter den kontrollierten Bedingungen eines Experimentes bekannt sind oder leicht ermittelt werden können. Handelt es sich aber um Beobachtungen von Freilandpopulationen, so nehmen sie in

der Regel sehr große, in ihrer absoluten Höhe aber nicht mehr bestimmbare Werte an, so daß Formel (1) nicht mehr anzuwenden ist. Um dennoch zu einer mathematischen Aussage zu kommen, seien deshalb zunächst die folgenden neuen Bezeichnungen eingeführt: h_N = Prozentsatz der Parasitierung von N Wirten; k = durchschnittliche Anzahl von Legeakten pro Wirt, bezogen auf die Gesamtzahl aller Wirte; z_N = durchschnittliche Anzahl von Eiablagen pro Wirt bei parasitierten Tieren. Es gilt also:

$$h_N = \frac{100}{N} y, \quad k = \frac{x}{N}, \quad z_N = \frac{x}{y} = \frac{100x}{h_N N}$$

oder

$$z_N = \frac{100}{h_N} k. \quad (2)$$

Aus Formel (1) folgt:

$$\begin{aligned} h_N &= \frac{100}{N} N \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N} \right)^x \right] \\ &= 100 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N} \right)^x \right]. \end{aligned}$$

Aus $k = \frac{x}{N}$ ergibt sich $x = N k$, also:

$$\begin{aligned} h_N &= 100 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N} \right)^{Nk} \right] \\ &= 100 \left[1 - \left(\left(1 - \frac{1}{N} \right)^N \right)^k \right]. \end{aligned}$$

Der Ausdruck $\left(1 - \frac{1}{N} \right)^N$ konvergiert für $N \rightarrow \infty$ gegen e^{-1} . Für die in der Natur vorliegenden großen Wirtspopulationen gilt also mit starker Annäherung:

$$\begin{aligned} \lim_{N \rightarrow \infty} h_N &= h = 100 [1 - (e^{-1})^k] \\ h &= 100 (1 - e^{-k}) \\ &= 100 - \frac{100}{e^k}. \end{aligned} \quad (3)$$

Daraus folgt: $e^k = \frac{100}{100-h}$ und demnach:

$$k = \ln \left(\frac{100}{100-h} \right). \quad (4)$$

Aus Gleichung (2) ergibt sich dann:

$$z = \frac{100}{h} \ln \left(\frac{100}{100-h} \right), \quad (5)$$

wenn $z = \lim_{h_N \rightarrow h} z_N$ ist.

Auf diese Weise erhält man eine Formel für die Abhängigkeit der Anzahl von Eiablagen, welche der einzelne parasitierte Wirt

durchschnittlich erlebt, vom Prozentsatz der Parasitierung in großen Populationen. Das Ausmaß der zusätzlichen Legeakte ist also allein von diesem Prozentsatz abhängig, und dieser wiederum wird vom Zahlenverhältnis zwischen Legeakten und Wirten bestimmt (Gleichung (3)).

Beträgt z. B. der Parasitierungssatz 80 %, so ergibt sich aus

$$z = \frac{100}{80} \ln \left(\frac{100}{100 - 80} \right) = 1,25 \ln 5 = 2,01,$$

daß der einzelne parasitierte Wirt bei dieser Befallsstärke im Durchschnitt rund zweimal belegt wird.

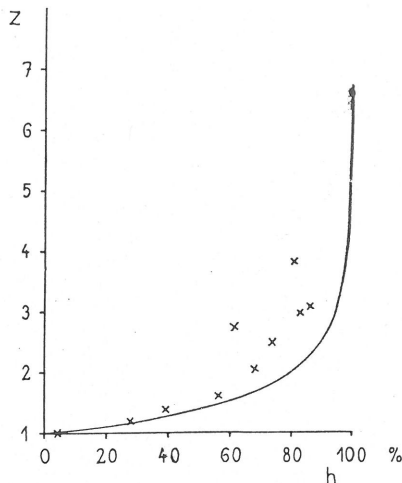


Fig. 1. Abhängigkeit der Anzahl z von Legeakten, welche der einzelne befallene Wirt durchschnittlich erlebt, vom Prozentsatz h der Parasitierung. Die Kurve ist das Bild von Gleichung (5). Die eingezeichneten Punkte entsprechen empirisch ermittelten Werten der Parasitierung von *Aporia crataegi* durch *Apanteles glomeratus*, die aus jeweils mindestens 400 präparierten Raupen gleicher Herkunft gewonnen wurden

Das Bild von Funktion (5) zeigt die Kurve in Fig. 1. Sie steigt für niedrige Prozentsätze zunächst nur wenig an und biegt erst später steil nach oben. Damit macht sie erneut deutlich, daß Mehrfachbelegungen, die nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen erfolgen, erst bei hoher Parasitierung stark zunehmen.

b) bei Einfluß zusätzlicher Faktoren

Den Überlegungen, die zur Ableitung von Formel (5) geführt haben, liegen Voraussetzungen zugrunde, welche in der Natur zweifellos nicht immer erfüllt sind. Zahlreiche Untersuchungen haben z. B. ergeben, daß viele Parasiten die von ihrer Art bereits belegten Wirte unterscheiden und bei der Eiablage meiden können. Unter anderem wurde das beobachtet von M. D. HAVILAND (1922b) bei *Dacnusa areolaris* Nees, C. C. HILL (1926)

bei *Platygaster hiemalis* Forbes, F. S. CHAMBERLIN u. J. N. TENHET (1926) bei *Cardiochiles nigripes* Vier., G. SALT (1932, 1934, 1935, 1936, 1937) bei *Collyria calcitrator* Grav. und *Trichogramma evanescens* Westw., D. C. LLOYD (1939, 1940) bei *Ooencyrtus kuvanae* Howard, *Diadromus collaris* Grav. und *Angitia cerophaga* Grav., F. J. SIMMONDS (1943) bei *Nemeritis canescens* Grav. und (1957) bei *Spalangia drosophilae* Ashm. sowie von E. S. NARAYANAN & R. P. CHAUDHURI (1955) bei *Stenobracon deesae* (Cam.). Nur selten werden aber die bereits belegten Wirte vollständig gemieden. Je mehr das Verhältnis von unparasitierten zu befallenen Tieren zugunsten letzterer verschoben ist, desto stärker neigen die Weibchen meistens zur Mehrfachbelegung (M. G. WALKER, 1937). Auch das Alter des bereits im Wirt enthaltenen Eies oder der Larve ist oft von Bedeutung. G. SALT (1936) schließt deshalb aus seinen Untersuchungen, daß „the discriminative ability of *Trichogramma* is perfect, . . . its restraint, however, is not perfect“ (S. 364). Die Fähigkeit, einen Wirt als parasitiert zu erkennen, kann auch auf eine gewisse Zeit nach dessen Belegung beschränkt sein, wie F. J. SIMMONDS (1943) bei *Nemeritis canescens* nachweisen konnte. Auch eine partielle Vermeidung von Superparasitismus führt aber zu negativen Abweichungen von der theoretisch abgeleiteten Kurve. Wo man derartige Abweichungen feststellt, darf man also auf eine wenigstens begrenzte Fähigkeit der Parasitenweibchen schließen, Mehrfachbelegungen zu vermeiden.

Es gibt allerdings noch eine zweite biologische Tatsache, welche dazu führen kann, daß die Mehrfachbelegungen ein wenig seltener sind, als theoretisch zu erwarten wäre: Viele Wirte leben gesellig, und auch die Raupen des Baumweißlings fressen zur Zeit ihrer Parasitierung durch *Apanteles glomeratus* kolonieweise auf der Oberseite der Blätter. Der Parasit findet in solchen Fällen also immer gleichzeitig eine größere Anzahl von Wirten vor, von denen er mehrere hintereinander belegen kann, wenn sein Vorrat an ausgereiften Eiern dazu ausreicht. Bei *Ap. glomeratus* konnte ich mehrfach beobachten, daß die Wespen mehrere Raupen nacheinander anstachen, wobei allerdings nicht gesichert ist, daß auch in jedem Falle Eier abgelegt wurden. Das Weibchen wählte aber bei den aufeinanderfolgenden Anstichen jeweils verschiedene Raupen, so daß keines der Tiere bei einem Anflug zweimal angestochen wurde. Die der Formel (1) entsprechende Gleichung würde in solchem Falle lauten:

$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{s}{N} \right)^x \right]^s.$$

Dabei ist s die Anzahl der bei einem einzelnen Anflug hintereinander angestochenen verschiedenen Wirte. Solange N eine verhältnismäßig kleine Zahl ist, ergibt sich aus dieser Beziehung, daß die Anzahl der parasitierten Wirte ein wenig größer ist als nach Formel (1), wenn die Gesamtzahl der Legeakte gleich hoch ist. Somit sind die Mehrfachbelegungen etwas seltener als vorher.

Will man aber große Wirtspopulationen berücksichtigen, so gilt folgende Überlegung:

$$\begin{aligned} h_N = \frac{100}{N} y &= 100 \left[1 - \left(1 - \frac{s}{N} \right)^{\frac{x}{s}} \right] \\ &= 100 \left[1 - \left(\left(1 - \frac{s}{N} \right)^N \right)^{\frac{x}{Ns}} \right]. \end{aligned}$$

Der Ausdruck $\left(1 - \frac{s}{N} \right)^N$ konvergiert für $N \rightarrow \infty$ gegen e^{-s} . Für genügend große N gilt also mit großer Annäherung:

$$h = 100 \left[1 - (e^{-s})^{\frac{k}{s}} \right] = 100 (1 - e^{-k}).$$

Der Prozentsatz der Parasitierung ist also der gleiche wie im vorher besprochenen Fall, bei dem das Weibchen mit jedem Anflug nur einen Wirt belegt (Formel 3). Das bedeutet, daß auch der Superparasitismus das gleiche Ausmaß hat wie vorher. Das andere Verhalten der Weibchen bei der Eiablage wirkt sich also nur bei kleinen Anzahlen von Wirten, wie sie etwa in einem Laboratoriumsexperiment vorliegen können, merklich aus, hat aber keinen spürbaren Einfluß auf das Ausmaß der Mehrfachbelegungen im Freiland. Dabei ist natürlich vorausgesetzt, daß der Superparasitismus nicht allgemein vermieden wird, daß also ein später kommendes Weibchen die noch unbelegten Wirte der Kolonie nicht vor den belegten bevorzugt, wie es ja auch bei *Ap. glomeratus* zutrifft. Andernfalls entspricht die Wirkung den Überlegungen auf Seite 102.

Aus der Feststellung, daß Parasiten bereits belegte Wirte meiden können, wurde manchmal der Schluß gezogen, Superparasitismus sei in der Natur wesentlich seltener, als es der Wahrscheinlichkeitsrechnung entspricht. Für eine so allgemeine Folgerung sind aber die beobachteten Tatsachen nicht ausreichend, zumal es auch gegenteilige Feststellungen gibt: C. E. PEMBERTON & H. F. WILLARD (1918) berichten von *Diachasma tryoni* Cameron und *Opius humilis* Walk. und P. B. DOWDEN (1938) von *Rogas unicolor* (Wesm.), daß die Weibchen bei der Eiablage zwischen bereits belegten und unbelegten Wirten nicht unterscheiden. W. R. THOMPSON & H. L. PARKER (1930) beobachteten bei *Eulimneria crassifemur*: „The concentration of eggs in the individual host is much too great to be due to chance and can only attributed to a habit peculiar to this particular parasite“ (S. 333). G. C. VARLEY (1941) stellte bei verschiedenen von ihm untersuchten Parasiten fest, daß Superparasitismus bei einer der Arten seltener, bei anderen aber häufiger war, als es nach Zufallsgesetzen zu erwarten gewesen wäre.

Wichtiger als diese Gegenbeispiele scheint aber für die Häufigkeit des Superparasitismus die Tatsache zu sein, daß dieser noch durch einen weiteren Faktor stark beeinflusst werden kann, und zwar in entgegengesetzter Richtung als durch die Vermeidung von Mehrfachbelegung: Wie

schon W. F. FISKE (1910) feststellte, sind die Wirte den Angriffen ihrer Parasiten oft nicht gleich stark ausgesetzt (nicht zu verwechseln mit unterschiedlicher Dichte, s. S. 125, 126). Wohl immer werden einige von ihnen leichter aufgefunden und belegt werden, andere schwerer. Die Gründe dafür können verschiedenartig sein. Die Jungrauen von *Aporia crataegi* erzeugen z. B. in den ersten Wochen ein starkes Gespinst, welches die befallenen Blätter überzieht und deren Ränder zusammenkrümmt. Unter diesem Gespinst halten sie sich meistens auf und sind dadurch gegen Räuber und Parasiten ein wenig geschützt. Dieser Schutz ist aber nicht für alle Raupen und besonders nicht für alle Fraßnester gleich gut. Hinzu kommt vielleicht noch eine verschieden stark exponierte Lage der Nester am Baum, so daß aus diesen Gründen ein Teil der Tiere weniger leicht belegt wird als die anderen. Wenn die Flugzeit von *Apanteles glomeratus* nicht genau mit der Zeit übereinstimmt, in der *A. crataegi* von der Wespe belegt werden kann, so sind entweder die ersten oder die letzten belegbaren Raupen ihren Angriffen länger bzw. intensiver ausgesetzt als die anderen, was ebenfalls zu einer stärkeren Belegung eines Teiles der Raupen führt. Die Folge davon ist, daß die einzelnen Fraßnester des gleichen Standortes oft einen sehr unterschiedlichen Parasitierungsgrad aufweisen. Das gilt in noch stärkerem Maße, wenn man zur Feststellung des Befallsprozentsatzes größere Flächen in die Untersuchung einbezieht, welche Bereiche verschiedener Dichte von Raupen und Wespen umfassen. Bei genauerer Kenntnis der Biologie anderer Wirte und ihrer Parasiten wird man auch dort mit hoher Wahrscheinlichkeit auf Umstände stoßen, welche eine gleichmäßige Belegung aller Wirte verhindern und einen Teil von ihnen verstärkt, einen anderen Teil weniger stark der Parasitierung aussetzen. In diesem Falle trifft eine wichtige Voraussetzung der durchgeführten theoretischen Ableitung nicht mehr zu, und es sind Abweichungen vom rechnerisch ermittelten Ausmaß der Mehrfachbelegungen zu erwarten.

Dazu folgende Überlegung: Die Menge N der Wirte teile sich in die Teilmengen N_1 und N_2 . Es gelte also: $N_1 + N_2 = N$. Ferner sei $N_2 = a N_1$, also $N = N_1 (a + 1)$. Die Menge N_1 werde b mal so stark parasitiert wie die Menge N_2 . Dann gilt also $k_1 = b k_2$. (Die Bezeichnungen k_1 , k_2 , x_1 , y_1 usw. entsprechen den vorher eingeführten Bezeichnungen k , x , y usw., beziehen sich jedoch jeweils auf die durch den Index angegebene Teilmenge.) Daraus folgt:

$$\begin{aligned} x &= x_1 + x_2 = x_1 + k_2 N_2 \\ &= x_1 + \frac{k_1}{b} a N_1 = x_1 + \frac{a}{b} x_1, \\ x_1 &= \frac{b x}{a + b}. \quad \text{Entsprechend } x_2 = \frac{a x}{a + b}. \end{aligned}$$

Es ist also

$$\left. \begin{aligned} k_1 &= \frac{x_1}{N_1} = \frac{b x (a + 1)}{N (a + b)} = k \frac{a + 1}{a + b} b. \\ k_2 &= k \frac{a + 1}{a + b}. \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

Entsprechend

Analog zu Formel (1) gilt:

$$y_1 = N_1 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N_1} \right)^{x_1} \right] \quad \text{und} \quad y_2 = N_2 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N_2} \right)^{x_2} \right].$$

Ist $\bar{y}$ die Gesamtzahl der parasitierten Tiere in N_1 und N_2 , so ist

$$\bar{y} = N_1 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N_1} \right)^{x_1} \right] + N_2 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N_2} \right)^{x_2} \right].$$

Daraus folgt:

$$\bar{h}_N = \frac{100}{a+1} \left\{ \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N_1} \right)^{x_1} \right] + a \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N_2} \right)^{x_2} \right] \right\}.$$

Durch Grenzübergang ($N_1 \rightarrow \infty$, $N_2 \rightarrow \infty$) erhält man:

$$\bar{h} = 100 - \frac{100}{a+1} \left(\frac{1}{e^{k_1}} + \frac{a}{e^{k_2}} \right).$$

Aus den Gleichungen (6) ergibt sich:

$$\bar{h} = 100 - \frac{100}{a+1} \left(\frac{1}{e^{k \frac{a+1}{a+b} b}} + \frac{a}{e^{k \frac{a+1}{a+b}}} \right).$$

Nach Gleichung (4) ist $e^k = \frac{100}{100-h}$.

$$\text{Also:} \quad \bar{h} = 100 - \frac{100}{a+1} \left[\left(\frac{100-h}{100} \right)^{\frac{a+1}{a+b} b} + a \left(\frac{100-h}{100} \right)^{\frac{a+1}{a+b}} \right].$$

Diese Formel gestattet einen Vergleich des Parasitierungsprozentsatzes $\bar{h}$, der sich ergibt, wenn die Wirte den Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt sind, mit dem Prozentsatz h parasitierter Wirte, der entsteht, wenn die gleiche Anzahl von Legeakten auf dieselben N Wirte nach den einfachen Gesetzen des Zufalls verteilt würde. Differenziert man die Funktion nach b , so erkennt man, daß sie bei jedem beliebigen a für $b = 1$ ihr Maximum hat, also für den Fall, daß keine unterschiedliche Parasitierung vorliegt. Für $b = 1$ wird aber $\bar{h} = h$. Das heißt: In jedem Falle, in dem die Wirte den Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt sind, ist $\bar{h}$ kleiner als h , somit also der Parasitierungsprozentsatz bei gleicher Gesamtzahl von Legeakten niedriger, als es der einfachen Verteilung nach dem Zufall und damit der Gleichung (3) entspricht. Das ist aber nur dann möglich, wenn die Mehrfachbelegungen entsprechend zahlreicher sind.

Selbstverständlich wird es in der Natur nicht nur zwei verschieden parasitierte Teilmengen geben, sondern die Unterschiede sind erheblich feiner abgestuft. Man kann sich diese feineren Stufen aber durch weitere Unterteilung der beiden ersten Teilmengen entstanden denken. Dafür lassen sich dann wiederum die gleichen Überlegungen und Rechnungen durchführen, und man kommt zu dem Ergebnis, daß die Mehrfachbelegungen dadurch nicht seltener, sondern höchstens zahlreicher werden können. Damit ist der

Nachweis erbracht, daß die bereits von W. F. FISKE (1910) genannte Möglichkeit der Verstärkung des Superparasitismus durch unterschiedliches Ausgesetztsein der Wirte Allgemeingültigkeit besitzt.

Die von W. R. THOMPSON & H. L. PARKER (1930) beobachtete Mehrfachbelegung von *Pyrausta nubilalis* Hübn. durch *Eulimneria crassifemur*, welche die Zufallserwartungen weit übertraf (s. S. 103), könnte zum Teil ebenfalls darauf zurückzuführen sein, daß der Wirt seinen Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt war. Die Autoren berichten, daß sich die Raupen, hauptsächlich in der zweiten Generation, tief in das Pflanzengewebe hineinbohrten und deshalb für *E. crassifemur* zu einem großen Teil unerreichbar waren. Leider enthält die Arbeit keine Angaben darüber, ob die Abweichungen vom Zufallswert in der zweiten Generation entsprechend größer waren.

Die Stärke der durch uneinheitliche Parasitierung hervorgerufenen Abweichung läßt sich rechnerisch nicht allgemein ableiten. Sie ist ja von sehr verschiedenen Umständen abhängig und von Art zu Art verschieden. In Fig. 1 wurden neben der theoretisch unter Voraussetzung gleichmäßiger Belegung aller Wirte errechneten Kurve die empirisch bei *Apanteles glomeratus* als Parasit von *A. crataegi* ermittelten Werte eingetragen. Dabei wurden 13 Larven pro Raupe einem Anstich gleichgesetzt (s. S. 98). Die Punkte liegen mit Ausnahme des ersten oberhalb der Kurve, wie es nach der soeben durchgeführten Berechnung zu erwarten ist, wenn die Abweichung eine Folge unterschiedlicher Parasitierung verschiedener Teilmengen der gesamten Wirte ist.

Die Differenz ließe sich etwas vermindern, wenn man eine Korrektur an der Beziehung 13 Larven = 1 Anstich vornähme, doch entspricht eine solche Korrektur einerseits nicht den beobachteten Tatsachen und führt andererseits auch nicht zu einer befriedigenden Lösung, weil die Werte mit wachsendem h viel zu stark ansteigen, um auf diese Weise mit der Kurve zur Deckung gebracht werden zu können. Diese mit wachsendem h immer stärkere Abweichung ist aber ganz natürlich, wenn sie eine Folge unterschiedlich starker Parasitierung verschiedener Teile der Wirtsmenge ist.

Es erhebt sich nun die Frage, ob das Ausmaß des Unterschiedes in der Parasitierung, welches für die beobachteten Abweichungen vorausgesetzt werden muß, biologisch möglich und wahrscheinlich ist. Eine Vorstellung darüber erhält man durch die vereinfachende Annahme, daß die Wespen bei der Belegung 15% der Raupen unberücksichtigt ließen, weil die Tiere für sie nicht auffindbar waren. Es standen also zur Parasitierung nur 85% der Gesamtmenge des Wirtes zur Verfügung. Aus Formel (5) ergibt sich dann:

$$\bar{z} = \frac{85}{h} \ln \left(\frac{85}{85 - h} \right). \quad (7)$$

Das Bild dieser Gleichung ist die Kurve in Fig. 2, welche den eingezeichneten Punkten bereits sehr gut entspricht. Eine deutliche Ausnahme macht nur einer der Werte, bei dessen Zustandekommen besondere, nicht näher be-

kannte Verhältnisse vorgelegen haben müssen. Wenn auch die natürlichen Gegebenheiten der gemachten einfachen Annahme nicht ganz entsprechen, so sind doch Differenzen solchen Ausmaßes in der Parasitierung durchaus wahrscheinlich, und die festgestellten Abweichungen dürfen demnach mit hoher Wahrscheinlichkeit auf derartige Unterschiede zurückgeführt werden.

Die Abweichungen sind bei starker Parasitierung sehr deutlich; bei 80% sind die befallenen Raupen statt zweimal durchschnittlich etwa dreimal angestochen worden, so daß sich also die zusätzlichen Belegungen verdoppelt haben. Der Superparasitismus kann demnach dadurch, daß die Wirte ihren Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt sind, in einem Aus-

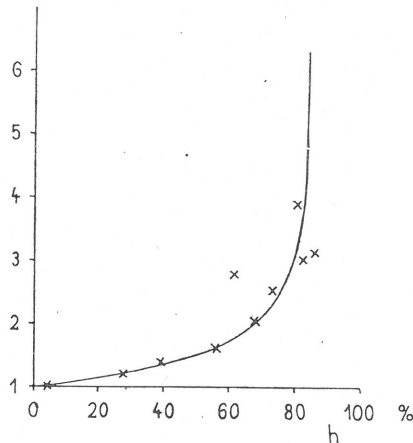


Fig. 2. Durchschnittliche Anzahl von Legeakten bei parasitierten Raupen von *Aporia crataegi* in Abhängigkeit vom Parasitierungsprozentsatz. Die eingezeichneten Punkte sind die gleichen wie in Fig. 1, die Kurve ist das Bild von Gleichung (7)

maß erhöht werden, welches die eventuell vorhandene Wirkung einer partiellen Vermeidung von Mehrfachbelegungen stark herabsetzt oder gar aufhebt bzw. übertrifft. Das dürfte besonders für hohe Parasitierungsprozentsätze zutreffen, weil dann einerseits die Wirkung unterschiedlicher Parasitierung besonders groß ist, andererseits die Tiere zum Schluß sehr oft auf bereits belegte Wirte treffen und ihre Zurückhaltung von der Eiablage dementsprechend öfter durchbrochen wird.

Bei Berücksichtigung zusätzlicher Faktoren können also Abweichungen des Superparasitismus nach beiden Seiten von dem Wert auftreten, welcher nach Zufallsgesetzen zu errechnen ist. Diese Abweichungen heben sich gegenseitig teilweise auf. Deshalb soll im Folgenden weiterhin von der einfachen Annahme ausgegangen werden, der Superparasitismus erfolge nach reinen Zufallsgesetzen. Man erhält auf diese Weise Näherungswerte, muß aber im konkreten Einzelfall immer prüfen, ob vielleicht aus einem der angeführten Gründe Abweichungen von diesem Näherungswert auftreten.

3. Die Häufigkeit verschiedener Larvenzahlen pro Wirt in Abhängigkeit vom Parasitierungsprozentsatz

Aus den bisherigen Formeln läßt sich das Ausmaß der Mehrfachbelegungen nur allgemein erkennen. Oft ist es aber wichtig zu wissen, wieviele Wirte eine bestimmte Anzahl von Eiablagen erleben. Der einzelne Wirt kann ja nur eine mehr oder weniger genau festliegende maximale Anzahl von Parasiten ernähren. Wenn man die Bedeutung der Mehrfachbelegungen für die Populationsdynamik untersuchen will, so muß man wissen, wie oft diese maximale Anzahl überschritten wird.

Bei G. SALT (1932) hat R. H. STOR eine Formel abgeleitet, welche aussagt, wie groß die Zahl A der Wirte ist, die genau p mal belegt werden, wenn x und N bekannt sind. Vorausgesetzt wird dabei wieder, daß eine gleichmäßige Eiablage nach den Gesetzen des Zufalls erfolgt. Die Gleichung kann als Ausgangsformel für weitere Überlegungen dienen. Sie lautet:

$$A = N {}^x C_p \left(\frac{1}{N}\right)^p \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{x-p}.$$

Dabei ist ${}^x C_p = \binom{x}{p}$. In Freilandpopulationen sind die absoluten Werte von x und N unbekannt. Deshalb interessiert dort weniger die Anzahl der Wirte, die p mal belegt werden, als vielmehr ihr Prozentsatz. Ihn erhält man durch folgende Überlegung:

Ist g_N der Prozentsatz derjenigen von N Wirten, welche genau p mal belegt werden, so ist

$$\begin{aligned} g_N &= \frac{100 A}{N} = 100 \binom{x}{p} \frac{1}{N^p} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{x-p} \\ &= 100 \binom{x}{p} \frac{x^p}{x^p N^p} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N \frac{x-p}{N}}. \end{aligned}$$

Da in Freilandpopulationen N normalerweise sehr groß ist, wird nun der Grenzwert $g = \lim_{N \rightarrow \infty} g_N$ gebildet. Zusammen mit N geht auch x gegen ∞ , und damit konvergieren

$$\frac{\binom{x}{p}}{x^p} \text{ gegen } \frac{1}{p!}, \quad \frac{x-p}{N} \text{ gegen } k \quad \text{und} \quad \left(1 - \frac{1}{N}\right)^N \text{ gegen } e^{-1}.$$

Es ergibt sich also:

$$\lim_{N \rightarrow \infty} g_N = g = 100 \frac{k^p}{p!} e^{-k} = 100 \frac{k^p}{p! e^k}.$$

Nach Gleichung (4) gilt: $k = \ln \frac{100}{100-h}. \quad (8)$

Also:

$$g = \frac{100 \left(\ln \frac{100}{100-h} \right)^p}{p! \frac{100}{100-h}}$$

$$g = \frac{100-h}{p!} \left(\ln \frac{100}{100-h} \right)^p.$$

Nach der auf diese Weise abgeleiteten Formel kann in großen Populationen aus dem Prozentsatz der Gesamtparasitierung der Anteil der Wirte bestimmt werden, welche p mal belegt sind.

Wählt man als Beispiel wieder eine Gesamtparasitierung von 80%, so erhält man nach Formel (8):

$$g(80) = \frac{20}{p!} (\ln 5)^p = \frac{20}{p!} \cdot 1,6094^p.$$

Setzt man für p der Reihe nach die ganzen Zahlen ein, so ergibt sich, daß 20% der Wirte nullmal, 32,2% einmal, 25,9% zweimal, 13,8% dreimal, 5,5% viermal, 1,77% fünfmal, 0,47% sechsmal belegt werden usw.

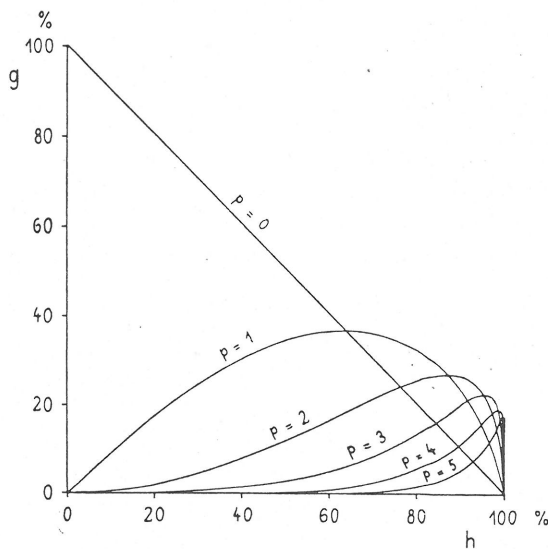


Fig. 3. Prozentsatz g der Wirte, auf welche genau p Legeakte entfallen, in Abhängigkeit vom Prozentsatz h der Gesamtparasitierung. Die Kurven sind nur für die p -Werte von 0 bis 5 eingezeichnet, lassen sich aber in gleicher Weise auch für beliebige höhere Zahlen von Legeakten nach Gleichung (8) bilden

In Fig. 3 ist g in Abhängigkeit von h für $p = 0$ bis $p = 5$ aufgetragen. Es entsteht so eine Reihe von Kurven, von denen jede die nächstfolgende in deren Maximum schneidet. Addiert man die zugehörigen Werte von g , so ergänzen sie sich für jedes h auf 100%.

Daß Formel (8) nicht nur bei entomophagen Insekten anwendbar ist, geht aus den Untersuchungen von D. S. MACLAGAN u. E. DUNN (1935) über die Vermehrung von *Sitophilus oryzae* hervor. Das Weibchen dieses Käfers legt normalerweise in jedes Weizenkorn ein Ei. Durch wechselnde Zahlenverhältnisse zwischen Körnern und eierlegenden Weibchen erhielten die Autoren verschiedene Grade von „Mehrfachbelegungen“ und schreiben: "When, under the conditions of these experiments, the weevils deposit an average of one egg per grain, it is interesting to note that 36 per cent. of the grains do not contain any egg". (S. 132.) Nach Formel (3) auf S. 100 würden bei $x = N$ und damit $k = 1$ genau 36,8% unbefallen bleiben, so daß der experimentelle Wert erstaunlich gut mit der theoretischen Ableitung übereinstimmt. "Of 64 per cent. which are utilised slightly less than half contain one egg per grain, while the remainder contain numbers varying from 2—5" (S. 132). Mit Hilfe von Formel (8) läßt sich erkennen, daß bei einem Befall von 64% nach Zufallsgesetzen etwa 36,7% der Körner nur einmal belegt werden, also etwas mehr als die Autoren beobachteten. Aus einer von D. S. MACLAGAN u. E. DUNN veröffentlichten Tabelle kann man außerdem nach Formel (5) für verschiedene Befallsprozentsätze feststellen, daß die angegebenen Zahlen nach beiden Seiten, meistens aber nur sehr wenig vom Erwartungswert abweichen. Eine Fähigkeit zur Meidung bereits belegter Körner, wie sie die Autoren aus ihren Ergebnissen wenigstens für niedrige Dichte der Käfer ableiten, kann also höchstens in sehr geringem Maße entwickelt sein.

Bei Ableitung von Formel (8) wurde vorausgesetzt, daß die Eiablage nach Zufallsgesetzen stattfindet. Bereits auf Seite 103 ff ist aber darauf hingewiesen worden, daß z. B. bei *Aporia crataegi* die Raupen den Schlupfwespen unterschiedlich stark ausgesetzt sind und daß das wahrscheinlich in verschiedenem Ausmaß auch für andere Wirte und ihre Parasiten gilt. Wie weit der Prozentsatz der Wirte mit p Eiablagen durch diese Tatsache beeinflusst wird, läßt sich wieder nur durch Beobachtung feststellen. Fig. 4 zeigt das Ergebnis eigener Untersuchungen von *Aporia*-Raupen, welche teilweise durch *Apanteles glomeratus* parasitiert waren. Die Tiere wurden 1956/57 aus Winternestern herauspräpariert, die in mehreren Bezirken des südwestdeutschen Befallsgebietes gesammelt worden waren und eine verschieden hohe Parasitierung zeigten. Die Diagramme geben an, wie oft bei unterschiedlichem Befallsprozentsatz Raupen mit den verschiedenen Anzahlen von *Apanteles*-Larven gefunden wurden. Dabei zeigt sich, daß die Verteilung in den Figuren a (28% Parasitierung) und b (56% Parasitierung) etwa dem Bild entspricht, wie es aus Fig. 3 für die betreffenden Befallsprozentsätze abzulesen ist: Die einmal angestochenen Raupen überwiegen stark, die doppelt angestochenen sind auch in Fig. b nicht halb so zahlreich, und noch öfter belegte machen nur einen geringen Prozentsatz aus. Hier weichen also die Beobachtungen nicht wesentlich vom theoretischen Wert ab. Bei 83% Parasitierung (Fig. c) sind die öfter angestochenen Raupen jedoch erheblich zahlreicher. Das entspricht zwar ebenfalls der Fig. 3, doch stellt man bei einem Vergleich fest, daß die Zunahme stärker ist, als es nach Fig. 3 zu erwarten wäre. Dagegen ist die Zahl der einmal angestochenen Raupen deutlich geringer als die der doppelt belegten, obwohl sie nach Fig. 3 für $h = 83$ noch ein wenig größer sein müßte. Bei so hohem Parasitierungsprozentsatz macht sich also der Einfluß der Tatsache bemerkbar, daß die

Raupen den Wespen unterschiedlich stark ausgesetzt sind. Schon aus Fig. 1 ging ja hervor, daß die Abweichung vom Zufallswert mit steigendem Parasitierungsprozentsatz zunimmt. Die Bedeutung dieser Tatsache für den Massenwechsel von *Apanteles glomeratus* soll in einem späteren Kapitel erörtert werden.

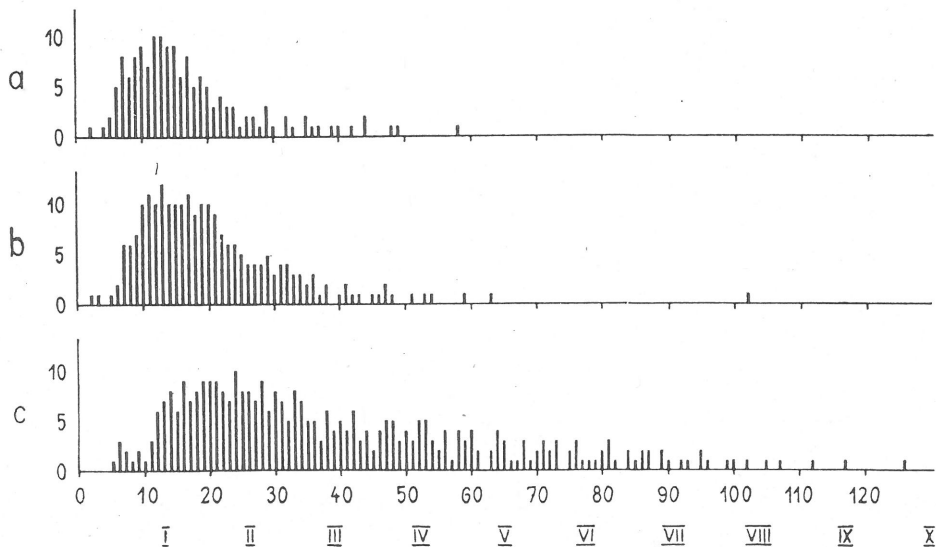


Fig. 4. Verschieden starker Befall von *Aporia crataegi* durch *Apanteles glomeratus*. Die schwarzen Säulen zeigen durch ihre Höhe, wie oft bei der Präparation Raupen gefunden wurden, welche *Apanteles*-Larven in der durch die arabischen Ziffern unter der Zeichnung gekennzeichneten Anzahl enthielten. Die römischen Ziffern nennen die der Menge der Larven jeweils entsprechende Anzahl der Legeakte. Die Diagramme wurden aus Raupen verschiedener Herkunft gewonnen. Die Parasitierungsprozentsätze betrugen: a 28%, b 56%, c 83%

4. Der Anteil der Eier, welcher auf mehrfach belegte Wirte entfällt, in Abhängigkeit vom Parasitierungsprozentsatz

Ist f_N der Prozentsatz parasitierter Wirte, die bei $h_N\%$ Parasitierung nur einmal belegt werden, so ist deren Anzahl $\frac{y}{100} f_N$. Genau so groß ist die Zahl der Legeakte, welche diese Tiere treffen. Auf Wirte, welche mehr als einmal belegt werden, entfallen also $x - \frac{y}{100} f_N$ Legeakte. Ist i_N ihr Prozentsatz, bezogen auf die Gesamtzahl x , so gilt:

$$i_N = \frac{100}{x} \left(x - \frac{y}{100} f_N \right) = 100 - \frac{y f_N}{x} = 100 - \frac{f_N}{z_N}$$

und im Grenzwert $\lim_{N \rightarrow \infty} i_N = i = 100 - \frac{f}{z}$, (9)

wenn $f = \lim_{h_N \rightarrow h} f_N$ ist.

Aus Formel (8) folgt für $p = 1$:

$$g_1 = (100 - h) \ln \frac{100}{100 - h}.$$

Der Prozentsatz g bezieht sich auf die Gesamtzahl aller Wirte. Will man den Prozentsatz f der parasitierten Wirte errechnen, welche nur einmal belegt werden, so ist der Ausdruck mit $\frac{100}{h}$ zu multiplizieren. Also:

$$f = \frac{100}{h} (100 - h) \ln \left(\frac{100}{100 - h} \right).$$

Aus $z = \frac{100}{h} \ln \left(\frac{100}{100 - h} \right)$ (Formel 5) folgt:

$$f = z(100 - h).$$

Durch Einsetzen in Gleichung (9) ergibt sich demnach

$$i = 100 - \frac{z(100 - h)}{z}$$

$$i = h. \quad (10)$$

Das heißt also: Der Prozentsatz der Eier, welche auf mehrfach belegte Wirte entfallen, ist genau so groß wie der Prozentsatz der Gesamtparasitierung, falls die Weibchen ihre Eier nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit verteilen. Der Superparasitismus kann also höchstens so lange vernachlässigt werden, wie auch der Parasit nur einen unbedeutenden Teil des Wirtes vernichtet. Wird jedoch ein merklicher Prozentsatz des Wirtes durch die Parasitierung ausgeschaltet, so ist ein etwa ebenso großer Anteil der Nachkommen des Parasiten durch die Mehrfachbelegungen betroffen, und es ist zu untersuchen, wie sich diese Tatsache auswirkt.

III. Die Auswirkungen des Superparasitismus auf Wirt und Parasit

Die Folgen der Mehrfachbelegungen für die betroffenen Wirte und Parasiten können sehr verschiedenartig sein. Soweit der Legeakt mit einem Anstich, eventuell auch mit einer Sekretabgabe, verbunden ist, erfolgt mit jeder Eiablage eine Verletzung des Wirtes. Es liegen aber nur verhältnismäßig wenige Beobachtungen darüber vor, daß der Wirt durch diese überzähligen Anstiche stark geschwächt oder abgetötet wurde. W. R. THOMPSON & H. L. PARKER (1930) berichten z. B., daß die Raupen von *Pyrausta nubilalis* Hübn. manchmal am Stich von *Eulimneria crassifemur* eingehen, selbst noch im dritten und vierten Larvenstadium, falls sie in kurzer Zeit mehrfach angestochen werden. Nach F. J. SIMMONDS (1943) geht die Raupe von *Ephestia kühniella* Zeller zugrunde, wenn die Zahl der Anstiche besonders groß wird. Fast immer erliegt der Wirt aber erst, wie bei einfacher Belegung, in einem späteren Stadium dem Larvenfraß.

Das Schicksal der Larven in superparasitierten Wirten hängt von mehreren Bedingungen ab. Jeder Wirt bietet ja nur eine begrenzte Nahrungsmenge¹⁾, auf welche die Parasiten während ihrer Entwicklung angewiesen sind; denn ein Überwechseln auf ein anderes Tier ist fast immer ausgeschlossen. Ist diese Nahrungsmenge so reichlich, daß sie von den Larven aus einem Legeakt nicht aufgebraucht wird, so besteht die Möglichkeit zur Entwicklung weiterer Parasiten. Im anderen Falle gehen die überzähligen Tiere zugrunde (Superparasitismus im Sinne von G. SALT (1934) und F. J. SIMMONDS, 1943, 1957). Aus zahlreichen bisher veröffentlichten Arbeiten geht hervor (z. B. M. D. HAVILAND, 1922 a; S. S. CROSSMAN, 1925; G. SALT, 1936; D. C. LLOYD, 1939), daß bei solitären Parasiten meistens die zweite Möglichkeit verwirklicht ist. Diese Tiere sind, verglichen mit ihren Wirten, fast immer ziemlich groß, so daß schon aus diesem Grunde oft nicht mehr als eine Larve ihre Entwicklung vollenden kann. Vielfach wurde aber festgestellt, daß die Ausschaltung überzähliger Tiere bereits dann erfolgt, wenn sich ein Nahrungsmangel noch gar nicht bemerkbar machen kann. Solitäre Larven, welche als Folge von Superparasitismus im oder am gleichen Wirt schlüpfen, greifen sich vielmehr oft gegenseitig an. Darüber liegen z. B. Beobachtungen vor von C. E. PEMBERTON u. H. F. WILLARD (1918) an Arten der Gattung *Diachasma* und an *Opius humilis Silvestri*, E. W. WHEELER (1923) und H. SPENCER (1926) an einigen Vertretern der Unterfamilie der Aphidiinae unter den Braconiden, D. C. LLOYD (1940) an einigen Parasiten von *Plutella maculipennis*, F. J. SIMMONDS (1943) an der Ichneumonide *Nemeritis canescens Grav.* und (1957) an *Spalangia drosophilae Ashm.*, H. BLUNCK (1951, 1952a, b) an Arten der Ichneumonidengattungen *Gelis* und *Hemiteles*, F. SCHNEIDER (1952) an einigen Arten der Ichneumonidengattung *Diplazon* sowie von E. S. NARAYANAN & R. P. CHAUDHURI (1955) an *Stenobracon deesae (Cam.)*. Die Abtötung der Larven erfolgt entweder mechanisch oder durch chemische Veränderungen in der Hämolymphe.

Werden die konkurrierenden Artgenossen nicht oder nicht rechtzeitig abgetötet, so sterben oft sämtliche Larven ab. Auch dafür gibt es eine Anzahl von Beispielen: W. D. PIERCE (1910) hat eine Reihe von Fällen zusammengetragen, in denen bei Superparasitismus alle beteiligten Larven eingingen. Nach W. R. THOMPSON & H. L. PARKER (1930) sterben bei Mehrfachbelegung von *Pyrausta nubilalis Hüb.* durch *Eulimneria crassifemur* oft alle Larven im Wirt ab. G. SALT (1936) beobachtete, daß *Trichogramma evanescens Westw.* bei starkem Superparasitismus die vorhandene Nahrung verbraucht, bevor die überzähligen Tiere abgetötet sind, und daß dann alle Larven eingingen.

¹⁾ Das gilt mit Sicherheit für Wirte im Ruhestadium, also für Eier und Puppen. Ob die aktiven Stadien (Larve und Imago) den durch Parasitierung erfolgenden Substanzverlust, sofern keine lebenswichtigen Organe angegriffen werden, wenigstens teilweise durch verstärkte Nahrungsaufnahme oder veränderten Stoffwechsel ausgleichen können, bedarf wohl noch der Klärung. E. GÖPFERT (1934) stellte z. B. für Raupen von *Panolis flammea Schiff.* einen größeren Nahrungsbedarf bei Tachinenbefall fest.

Ob die Ausschaltung überzähliger Tiere den „Zweck“ hat, Konkurrenten zu beseitigen, oder ob sie vielleicht in manchen Fällen einfach deshalb erfolgt, weil die Larven nicht zwischen Wirtsgewebe und Artgenossen unterscheiden, dürfte sich wohl kaum klären lassen. Sie ist aber in all den Fällen sinnvoll, in denen die begrenzte Nahrungsmenge die Entwicklung von nicht mehr als einer Larve gestattet; denn sie läßt dann wenigstens eines der Tiere zur Metamorphose kommen. Andererseits wirkt sie sich dann nachteilig aus, wenn der Wirt ausreichende Nahrung für mehr als ein Tier bietet.

Meistens entkommt die älteste Larve dem Konkurrenzkampf im Wirt, doch sind auch andere Fälle bekannt geworden. So erhielt G. SALT (1936) in seinen *Trichogramma*-Zuchten bei Superparasitismus einen erhöhten Anteil an Männchen, wohl durch unterschiedliche Sterblichkeit der Geschlechter in mehrfach belegten Wirten. S. E. FLANDERS (1940, 1946) weist ebenfalls auf diese unterschiedliche Sterblichkeit hin, und E. S. NARAYANAN & B. R. SUBBA RAO (1955) beobachteten bei *Microbracon gelechiae* Ashmead eine deutliche Zunahme des Prozentsatzes männlicher Nachkommen mit steigender Anzahl von Parasitenlarven pro Wirt. CH. H. MARTIN & G. FINNEY (1946) berichten dagegen, daß bei *Macrocentrus ancylivorus* die weiblichen Larven den Superparasitismus zu einem höheren Prozentsatz überleben.

Wenn bei mehrfach belegten Wirten ein einzelnes Tier zur Metamorphose kommt, so ist es oft etwas kleiner als normal und hat deshalb wohl in vielen Fällen eine geringere Fruchtbarkeit; denn nach Untersuchungen von A. B. PROPER (1931) an *Eupteromalus nidulans* (Thompson) sowie von E. S. NARAYANAN & B. R. SUBBA RAO (1955) an *Microbracon gelechiae* Ashmead variiert die Fruchtbarkeit von Schlupfwespen innerhalb der Art mit der Körpergröße. Diese Tatsache dürfte sich aber nur bei hoher Wirtsdichte merklich auf den Massenwechsel des Parasiten auswirken, da die Zahl der abgelegten Eier sonst weniger durch die Fruchtbarkeit des Weibchens als durch seine Fähigkeit zur Auffindung der Wirte bestimmt wird. Wo letztere herabgesetzt ist, muß man deshalb mit einer stärkeren Auswirkung rechnen. G. SALT (1936) erhielt z. B. bei entsprechenden Versuchen mit *Trichogramma evanescens* durch Superparasitismus zahlreiche flug-unfähige Imagines.

Von Gregärparasiten liegen bisher kaum Beobachtungen über eine frühzeitige Abtötung überzähliger Larven aus anderen Legeakten vor. Die regelmäßige gleichzeitige Entwicklung mehrerer Larven im gleichen Wirt setzt auch voraus, daß es den Tieren durch irgendeinen Umstand unmöglich oder doch wenigstens sehr erschwert ist, einen gleichaltrigen Artgenossen anzugreifen. Deshalb werden sich bei solchen Parasiten auch die Larven aus verschiedenen Legeakten nicht gegenseitig abtöten, sofern kein größerer Altersunterschied besteht. Bei *Apanteles glomeratus* war eine derartige Reaktion nie zu beobachten; vielmehr wanderten manchmal bis zu 100 normale Larven aus einer *Aporia*-Raupe aus und lieferten gesunde, gegenüber anderen nicht merklich verkleinerte Imagines. Das entspricht etwa der Zahl, die auch G. MARTELLI (1907) und H. BLUNCK (1944) bei *Pieris brassicae* als

obere Grenze angeben. Nimmt man durchschnittlich 13 Larven pro Anstich an, so können sich also die Nachkommen aus etwa 7 Legeakten noch voll entwickeln. Wird die einzelne Raupe allerdings noch öfter belegt, so stirbt sie mit allen Parasiten ab, wie bereits von den eben genannten Autoren beobachtet wurde. Es tritt dann also das ein, was bei solitären Arten offenbar meistens durch rechtzeitige Ausschaltung konkurrierender Artgenossen verhindert wird. Aus Fig. 4 läßt sich entnehmen, wie oft bei *Ap. glomeratus* die Zahl von 7 Legeakten überschritten wird. Man erkennt, daß auch bei einer Parasitierung von 83% nur ganz wenige Raupen so viele Larven enthielten, daß die Möglichkeit ihrer vollständigen Entwicklung bezweifelt werden müßte. Nur bei extrem hohen Parasitierungsprozentsätzen ist also damit zu rechnen, daß von *Ap. glomeratus* ein spürbarer Anteil der Nachkommen durch Superparasitismus ausgeschaltet wird. Ist der zeitliche Abstand zwischen zwei Anstichen sehr groß, so kommen allerdings nach Beobachtungen von A. S. JOHANSSON (1951) in *Pieris brassicae* die Larven des zweiten Anstichs nicht voll zur Entwicklung. Der gleiche Autor stellte auch fest, daß der meistens nur geringe Anteil von Larven, welche aus irgendwelchen Gründen nicht zum Schlüpfen aus der Raupe kommen, mit steigender Anzahl von Larven pro Wirt zunimmt. Vor ihm hatte A. G. HAMILTON (1935/36) berichtet, daß die Zahl der Larven pro Raupe keinen solchen Einfluß ausübt. Auch bei eigenen Untersuchungen an *Aporia crataegi* war eine derartige Abhängigkeit nicht sicher nachzuweisen. Wenn sie trotzdem bestehen sollte, ist sie nur gering.

Die Ausfälle durch Superparasitismus sind bei *Ap. glomeratus* deshalb so niedrig, weil die Nachkommen aus einem einzelnen Legeakt nur einen Bruchteil der im Wirt vorhandenen Nahrung verwerten können. Wie weit bei anderen Gregärparasiten ähnliche Verhältnisse vorliegen, ist noch kaum bekannt. Allgemein dürfte die ihnen zur Verfügung stehende Nahrungsmenge oft weniger eindeutig begrenzt sein als bei solitären Arten, da die Zahl der mit einem Legeakt abgegebenen Eier nicht konstant ist, sondern variiert. So können manchmal zwei oder mehr Ablagen nötig sein, um auf einen Wirt die gleiche Anzahl von Eiern zu übertragen, die in anderem Falle bei einem einzigen Legeakt abgegeben wird. Parasiten, welche mehrere Wirte verschiedener Größe haben, müssen sich im Umfang ihrer Gelege nach den kleineren dieser Arten richten, so daß dann die größeren nicht richtig ausgenutzt werden. Es sind allerdings auch Fälle bekannt geworden, in denen sich der Parasit der Größe des jeweiligen Wirtes anpassen kann. So stellte G. SALT (1934) fest, daß *Trichogramma evanescens* allgemein größere Eier, auch Atrappen, bevorzugt. Das wirkt sich dahin aus, daß die Weibchen, welche ja Superparasitismus nach Möglichkeit vermeiden, bei Mangel an Wirten zuerst die größeren Eier ein zweites Mal belegen. R. L. EDWARDS (1955) berichtet, daß die Chalcidide *Mormoniella vitripennis* (Walker) in größere Fliegenpuparien mehr Eier abgibt als in kleinere. Nach M. JANSSEN (1958) legt *Colpochypeus silvestri* Lucch. bei Jungraupen nur 3, bei älteren dagegen bis zu 30 Eiern.

Noch einige weitere Umstände führen dazu, daß sich der Superparasitismus bei solitären Parasiten oft anders auswirkt als bei gregären. Bei letzteren muß die Entwicklungsgeschwindigkeit so weit reguliert sein, daß nicht einige schneller wachsende Tiere durch vorzeitige Abtötung des Wirtes die übrigen an der Vollendung ihrer Entwicklung hindern. Die Wirkungsweise einer solchen Regulation ist noch unbekannt, doch geht sie bei *Ap. glomeratus* so weit, daß nicht nur die einem Legeakt entstammenden Larven, sondern fast alle in einer Raupe vorhandenen gleichzeitig auswandern. Anders ist es nur, wenn der Altersunterschied allzu groß ist, was aber in der Natur nur selten vorkommt. Nur einzelne Tiere bleiben infolge irgendwelcher Störungen zurück und gehen zugrunde. Eine solche Regulation trägt also mit dazu bei, daß bei Gregärparasiten auch die Larven aus zusätzlichen Eiablagen ihre Entwicklung normal vollenden können. Bei solitären Arten ist sie nicht notwendig und deshalb anscheinend in vielen Fällen auch nicht vorhanden.

Gregäre Parasiten sind relativ zu ihrem Wirt meistens erheblich kleiner als solitäre. Sofern die Eier in den Wirt abgelegt werden, ist deshalb die Wahrscheinlichkeit gering, daß bei einem weiteren Anstich eine der bereits vorhandenen Larven im Wirt getroffen wird. Geschieht es doch einmal, so ist damit nur ein Bruchteil des ersten Geleges vernichtet. Solitäre Endoparasiten nehmen dagegen, besonders wenn sie bereits etwas herangewachsen sind, in ihrem Wirt einen größeren Teil des Raumes ein und liegen zudem meistens dort, wo die Weibchen bevorzugt anstechen. Wie die Untersuchungen von D. C. LLOYD (1939) an *Ooencyrtus kuvanae* Howard und von M. STÜBEN (1949) und E. STEIN (im Druck) an *Encarsia tricolor* Först. zeigen, kann es dabei zu einer Parasitierung bei älteren Larven der eigenen Art kommen.

Insgesamt scheinen also die Ausfälle durch Superparasitismus bei gregären Arten geringer zu sein als bei solitären. Zur Bildung eines endgültigen Urteils sind aber noch weitere Untersuchungen erforderlich.

IV. Der Einfluß des Superparasitismus auf den Massenwechsel

1. Allgemeines

Im Folgenden wird nur von den Wechselwirkungen zwischen einer Parasiten- und einer Wirtsart die Rede sein. Damit soll nicht geleugnet werden, daß der Massenwechsel wohl aller Parasiten und aller Wirte noch durch eine größere Anzahl weiterer Faktoren bestimmt wird. Aber die so stark verflochtenen Beziehungen der Glieder einer Biozönose zueinander lassen sich nur dadurch entwirren, daß man zunächst die Wechselwirkungen je zweier Partner als Elemente des komplexen Geschehens herausgreift und analysiert. Bei den nachfolgenden Überlegungen sind deshalb alle nicht aus dem zweiseitigen Wirt-Parasit-Verhältnis entstehenden Einflüsse auf beide Partner als konstant angenommen, sofern es nicht ausdrücklich anders vermerkt ist.

Der Superparasitismus kann sowohl den Massenwechsel des Parasiten als auch den des Wirtes direkt oder indirekt beeinflussen. Eine Auswirkung auf den Wirt setzt allerdings voraus, daß der betreffende Parasit für den Massenwechsel seines Wirtes überhaupt Bedeutung besitzt. Für viele Arten ist das mit Recht zu verneinen, bei manchen aber andererseits auch nachgewiesen (siehe F. SCHWERDTFEGGER, 1941). Wo Zu- und Abnahme eines Insekts in stärkerem Ausmaß durch das Auftreten von Parasiten bestimmt werden, da ist auch die Möglichkeit eines durch Mehrfachbelegungen ausgeübten indirekten Einflusses gegeben.

Um die Auswirkungen des Superparasitismus zu verstehen, ist es notwendig, nach seiner möglichen Alternative zu fragen. Diese besteht keineswegs einfach darin, daß die gleiche Anzahl von Eiern ohne alle Mehrfachbelegungen auf die Wirte verteilt wird. Wenn jedes Tier nur einmal von Parasiten der gleichen Art belegt werden kann, so fällt es nach dem Legeakt jeweils für die suchenden Weibchen als Wirt aus. Die Zahl der belegbaren Individuen und damit ihre Dichte nimmt also während der Zeit der Eiablage dauernd ab. Fast alle Theorien über das quantitative Zusammenwirken von Wirt und Parasit gehen aber von der Voraussetzung aus, daß die Eiablage des letzteren wesentlich von der Dichte des Wirtes beeinflußt wird, daß also das einzelne Weibchen um so mehr Eier ablegt, je öfter es bei seiner Suche auf einen Wirt trifft. Mit Abnahme der Dichte belegbarer Wirte sinkt also auch die Zahl der von jedem Weibchen abgelegten Eier. Das ist die Alternative, die man dem Superparasitismus gegenüberzustellen hat, und es ist deshalb zu untersuchen, ob sich die Mehrfachbelastungen nachteiliger auswirken oder die bei ihrem Fehlen eintretende Verringerung der Zahl abgelegter Eier.

Ältere Autoren gingen in Anlehnung an A. J. LOTKA (1925) und V. VOLTERRA (1927) von der Voraussetzung aus, daß die Anzahl der Legeakte der der Begegnungen zwischen Wirt und Parasit entspricht, daß also die Zahl der Nachkommen jedes Parasitenweibchens der Dichte des Wirtes proportional sei. Untersuchungen von G. F. GAUSE (1934), E. SMIRNOV & M. WLADIMIROV (1934), H. S. SMITH (1935), S. E. FLANDERS (1935) und P. DEBACH & H. S. SMITH (1941) haben aber gezeigt, daß diese Annahme einer experimentellen Nachprüfung nicht allgemein standhält. Nur wenn die Dichte des Wirtes sehr gering ist, steigt bei einer Zunahme die Zahl der pro Weibchen abgelegten Eier zunächst etwa proportional an. Bei weiterer Erhöhung der Wirtsdichte bleibt sie jedoch immer stärker hinter der Proportionalität zurück, um sich schließlich einem konstanten Wert zu nähern. Nach G. F. GAUSE entsprechen die empirisch ermittelten Zahlen der Funktion

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = b_2 (1 - e^{-\lambda N_1}),$$

wobei N_1 die Dichte der Wirte, N_2 die der Parasiten, b_2 der geometrische Zuwachs des Parasiten und λ eine Konstante ist, die von der Art des Parasiten abhängt.

Daraus ergibt sich, daß die durch die Eiablage ohne Superparasitismus eintretende allmähliche Verringerung der Dichte belegbarer Wirte je nach der Anfangsdichte eine verschiedene Auswirkung hat. Ist die Dichte schon zu Beginn recht gering, so führt ihre weitere Verminderung zu einem proportionalen Absinken der Eizahl pro Parasitenweibchen; bei sehr hoher Anfangsdichte der Wirte hat dagegen die Abnahme zunächst fast keinen Einfluß auf die weitere Legetätigkeit der Weibchen. Erst wenn schon ein höherer Anteil befallen ist, wird das Auffinden noch unbelegter Tiere merklich schwerer, und bei extrem hoher Parasitierung nimmt die Eiablage schließlich proportional mit dem weiteren Rückgang belegungsfähiger Wirte ab. Demgegenüber ist die Stärke des Superparasitismus nicht von der Wirtsdichte abhängig. Er wird vielmehr bei Eiablage nach den Zufallsgesetzen in seinem Ausmaß allein vom Parasitierungsprozeß bestimmt, wie bereits auf S. 100/101 abgeleitet wurde. Da aber, wie aus den hier gemachten Überlegungen hervorgeht, seine Alternative, das Fehlen jeder Mehrfachbelegung, je nach Wirtsdichte unterschiedliche Folgen hat, ist im Vergleich dazu die Auswirkung des Superparasitismus ebenfalls von der Wirtsdichte abhängig.

Es ist zu beachten, daß die Formel von G. F. GAUSE auch die Zeit enthält (dt), indem sie die Eiablage als eine Dichteänderung pro Zeiteinheit auffaßt. Falls also die Lebensdauer des Parasitenweibchens von der Frequenz der Legeakte beeinflusst wird, wäre für die Dichteabhängigkeit der gesamten Eizahl während der Generation noch eine Korrektur anzubringen. Ein solcher Einfluß der Eiablage könnte allerdings nur den Teil der Imagines treffen, der einen natürlichen Alterstod stirbt, würde dann aber zu einer noch weiteren Abweichung von der Proportionalität führen, da das Leben durch intensive Eiablage bei hoher Wirtsdichte in den meisten Fällen nicht verlängert, sondern verkürzt wird (siehe S. E. FLANDERS, 1947).

Besonders von solchen Autoren, welche dem Superparasitismus geringe oder gar keine Bedeutung beimessen, wird oft betont, der Eivorrat der meisten Parasiten sei so groß, daß er in der Natur praktisch nie erschöpft werde, daß also das Weibchen bis zu seinem Tode jeden angetroffenen Wirt belegen könne, woraus dann die Proportionalität von Nachkommenschaft und Wirtsdichte geschlossen wird. Hier zeigt sich aber, daß biologische Sachverhalte einer mathematischen Analyse nur mit viel größerer Vorsicht als physikalische zugänglich gemacht werden können; denn abgesehen davon, daß die genannte Feststellung nur bei normaler, also relativ geringer Populationsdichte des Wirtes, nicht aber bei Gradationen mit Sicherheit zutrifft, zeigen die zitierten Untersuchungen von G. F. GAUSE und anderen, daß die Zahl der von jedem Weibchen abgelegten Eier mit wachsender Wirtsdichte schon lange vor Erreichen ihres konstanten Endwertes von der Proportionalität stark abweicht. Es bedarf dazu also gar nicht der Erschöpfung des gesamten Eivorrates. Vielmehr nimmt nach Feststellungen von P. DEBACH & H. S. SMITH (1941) die Suchaktivität ab, je öfter die Weibchen

Gelegenheit zur Eiablage haben, und dementsprechend ändert sich die Zahl der aufgefundenen und belegten Wirte.

Wie bereits in der Einleitung festgestellt wurde, läßt sich aus Formeln von H. BREMER (1929) und W. ZWÖLFER (1930) entnehmen, daß der Einfluß eines Parasiten auf den Massenwechsel seines Wirtes zu einem wesentlichen Teil vom Ausmaß des Befalls abhängt; denn je höher im Durchschnitt der Parasitierungsgrad im Vergleich zu anderen Mortalitätsfaktoren ist, desto stärker ist der Massenwechsel des Wirtes von dem betreffenden Parasiten und seinen Populationsschwankungen abhängig. Ändert sich die Menge der Parasiten bei hohem Befallsprozentsatz um einen bestimmten Faktor c , so hat das für den Wirt erheblich größere Konsequenzen, als wenn diese Änderung bei weniger starkem Befall erfolgt. Da aber gerade bei hoher Parasitierung auch der Superparasitismus sehr stark in Erscheinung tritt, ist u. a. zu untersuchen, wie dieser sich bei solchen Änderungen der Parasitenzahl bemerkbar macht.

Der hohe Parasitierungsprozentsatz ist notwendig, aber nicht hinreichend für eine wirksame Dezimierung des Wirtes. Dazu ist vielmehr nach H. S. SMITH (1939) und S. E. FLANDERS (1940) nötig, daß der hohe Befallsprozentsatz schon bei niedriger Wirtsdichte erreicht wird. Für einen wirksamen Parasiten sind deshalb zwei Fähigkeiten notwendig: 1. Er muß den Zustand des Gleichgewichtes zwischen sich und dem Wirt („steady state“ im Sinne von A. J. NICHOLSON, 1933) bei möglichst geringer Wirtsdichte herbeiführen; 2. Er muß fähig sein, sich bei einem Anwachsen der Wirtspopulation ebenfalls rasch zu vermehren, um so die Zunahme des Wirtes möglichst bald zu bremsen und seine Dichte wieder auf das normale Maß zurückzuführen. Erst diese beiden Fähigkeiten machen einen Parasiten zum wirksamen Regulator für den Massenwechsel seines Wirtes. Die regulierende Wirkung eines Parasiten stellt sich bei solchen Arten am schnellsten ein, bei denen die Gleichgewichtsdichte des Wirtes (s. unten) noch im Bereich nahezu dichte-proportionaler Eiablage des Parasiten liegt. Auf die absolute Höhe der Gleichgewichtsdichte hat diese Tatsache aber keinen Einfluß. Beide Fähigkeiten können demnach voneinander isoliert vorkommen, so daß sie innerhalb einer Biozönose auch von verschiedenen Massenwechselfaktoren übernommen werden können. Wirkt sich der Superparasitismus also auf den Massenwechsel eines Parasiten aus, so kann die Fähigkeit zur Erfüllung einer dieser Funktionen (oder beider) verändert sein, und eine Analyse der Auswirkungen von Mehrfachbelegungen hat sich demnach auf beide Möglichkeiten zu erstrecken.

2. Die Beeinflussung der Lage des Gleichgewichts zwischen Wirt und Parasit

Wenn in diesem Kapitel von einem Gleichgewicht die Rede ist, so soll damit kein praktisch realisierter Zustand gemeint sein. Es gibt vielmehr bei gegebenen Eigenschaften von Wirt und Parasit eine bestimmte Wirtsdichte („steady density“ im Sinne von A. J. NICHOLSON, 1933), bei der das

einzelne Parasitenweibchen durchschnittlich so viele Eier ablegt, daß die Populationsstärke des Parasiten in der nächsten Generation wieder von gleicher Größe ist, und es gibt nur eine Parasitendichte, welche unter den gegebenen Umständen gerade den Anteil der Wirte vernichtet, welcher umkommen muß, damit deren Population unter Berücksichtigung der anderen Mortalitätsfaktoren in der nächsten Generation konstant erhalten bleibt. Diese beiden Werte stehen in einem Gleichgewicht miteinander, welches damit rein theoretisch definiert ist, unabhängig davon, ob es sich in der Natur erhält. Das wird sogar mit Sicherheit nicht geschehen, weil es nicht nur durch Änderung der übrigen Mortalitätsfaktoren immer wieder verlagert wird, sondern weil ein zweiseitiges Wirt-Parasit-Verhältnis auch selbst Bestandesschwankungen verursacht, wie von mehreren Autoren nachgewiesen wurde. Trotzdem ist die Gleichgewichtsdichte des Wirtes von praktischer Bedeutung, weil sie ja der Nullpunkt aller positiven und negativen Schwankungen ist und somit auch den Schwankungsbereich beeinflußt.

Bei sehr niedriger Dichte des Wirtes ist die Zahl der durchschnittlich von jedem Parasitenweibchen abgelegten Eier nach S. 118 dieser Dichte nahezu proportional. Die Anzahl der unter diesen Bedingungen bei uneingeschränktem Vorkommen von Superparasitismus von allen Weibchen der Art durchgeführten Legeakte sei wiederum x . Betrachtet man nun die Alternative, das Fehlen jeder Mehrfachbelegung, so erkennt man, daß hierbei die Wahrscheinlichkeit für die Durchführung jedes dieser Legeakte proportional mit der Anzahl der noch verfügbaren unparasitierten Wirte absinkt. Ist die Wahrscheinlichkeit für die Durchführung des ersten Legeaktes also $= 1$, so ist sie für den zweiten Legeakt $= 1 - \frac{1}{N}$, für den dritten $= \left(1 - \frac{1}{N}\right)^2$ usw. Für die Summe y der Legeakte gilt also:

$$y = 1 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) + \left(1 - \frac{1}{N}\right)^2 + \dots + \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{x-1}.$$

Das ist eine geometrische Reihe. Durch Anwendung der Summenformel ergibt sich:

$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^x \right].$$

Diese Gleichung entspricht genau der Formel (1) auf S. 99. Durch Grenzübergang erhält man also wie in Formel (3):

$$h = 100 (1 - e^{-k}).$$

Das bedeutet: Bei extrem niedriger Dichte des Wirtes wirkt sich die mit der Eiablage verbundene weitere Abnahme der Dichte bei Fehlen von Mehrfachbelegungen genau so aus wie der Superparasitismus. In beiden Fällen wird der gleiche Prozentsatz parasitiert. Diese Tatsache ändert sich auch nicht, wenn die Wirte den Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt sind; denn was hier für die Gesamtmenge der Wirte abgeleitet wurde, gilt in

gleicher Weise auch für jede Teilmenge, welche verschieden stark angegriffen wird.

Entwickeln sich in mehrfach belegten Wirten jeweils die Nachkommen aus einem Legeakt vollständig, so ist bei sehr niedriger Wirtsdichte die Zahl der Nachkommen des Parasiten mit und ohne Mehrfachbelegungen gleich groß. Der Einfluß des Superparasitismus kann dann also gänzlich vernachlässigt werden, falls die schlüpfenden Imagines nicht in irgendeiner Weise geschwächt sind und keine Veränderung des Geschlechterverhältnisses eintritt. Das entspricht den Ergebnissen anderer Autoren über die Auswirkung des Superparasitismus, welche von der allgemeinen Voraussetzung ausgingen, die Eiablage des Parasiten sei der Wirtsdichte immer proportional (A. J. NICHOLSON, 1933 u. a.), und trifft in all den Fällen zu, in denen die überzähligen Larven rechtzeitig abgetötet werden (s. S. 113f). Unterbleibt aber diese Abtötung, so sterben oft alle Nachkommen ab, wenn eine gewisse Anzahl von Legeakten überschritten wird.

Ist g_1 der Prozentsatz der Wirte, die gerade einmal belegt werden, g_2 der Prozentsatz der Tiere mit zwei Legeakten usw. (s. S. 109), so entfallen auf je 100 Wirte

$$\sum_{p=1}^{\infty} p g_p \quad \text{Eiablagen.}$$

Gehen bei mehr als m Legeakten pro Wirt alle Larven zugrunde, so können sich demnach in je 100 Wirten

$$G_m = \sum_{p=1}^m p g_p$$

Gelege vollständig entwickeln. Durch Einsetzen von Gleichung (8) ergibt sich:

$$G_m = \sum_{p=1}^m \frac{100-h}{(p-1)!} \left(\ln \frac{100}{100-h} \right)^p.$$

Für $m=1$ wird $G_m=g_1$. Das heißt also: Kommt in solchen Wirten, die mehr als einmal belegt werden, keine der Larven voll zur Entwicklung, so bleiben nur in $g_1\%$ der Tiere die Nachkommen übrig, gegenüber $h\%$ im vorherigen Falle. Die Mehrfachbelegungen führen damit zu einer Verminderung der Nachkommenzahl um den Faktor $\frac{g_1}{h}$. Um in der nächsten Generation weiterhin die gleiche Populationsstärke zu behalten, müssen die Weibchen also die Zahl ihrer Eier auf das $\frac{h}{g_1}$ -fache erhöhen. Das ist nur möglich, wenn die Dichte des Wirtes um den gleichen Faktor gesteigert wird¹⁾. In diesem Falle führt der Superparasitismus also zu einer Erhöhung der

¹⁾ Die Wirtsdichte muß sogar, genau genommen, etwas stärker ansteigen, weil sich auch bei geringer Anfangsdichte die Eiablage des Parasiten mit einer solchen Steigerung nicht ganz proportional erhöht.

Gleichgewichtsdichte des Wirtes, deren Grad vom Parasitierungsprozentsatz im Gleichgewichtspunkt abhängig ist.

Tritt der Tod aller Larven erst dann ein, wenn der Wirt mehr als zweimal belegt wird, so ist die Zahl der Nachkommen durch den Superparasitismus in den meisten Fällen vergrößert. Nur wenn der Parasitierungsprozentsatz im Gleichgewichtspunkt so hoch ist, daß ein wesentlicher Teil der Wirte mehr als zweimal belegt wird, kommt es noch zu Verlusten (verglichen mit einem Fehlen von Superparasitismus). Bei Eiablage nach den Zufallsgesetzen liegt die Grenze bei 83,4%. Können sich die Nachkommen aus 3 Legeakten noch voll entwickeln und sterben nur die Larven in solchen Wirten ab, die viermal und öfter belegt werden, so liegt die entsprechende Grenze bei 96,6% Parasitierung. Allgemein gilt, daß die Gleichgewichtsdichte auf das $\frac{h}{G_m}$ -fache herabgesetzt wird, wenn sich noch m Gelege voll entwickeln können.

Die Verhältnisse ändern sich allerdings etwas, wenn die Tiere den Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt sind, weil dann die Zahl der stark belegten Wirte relativ größer ist. Als Beispiel mag wieder *Apanteles glomeratus* dienen. Hier führen erst etwa 100 Larven pro Wirt zum Tode. In dem in Fig. 4a dargestellten Fall hätten sich also die Larven in allen sezierten Wirten voll entwickelt¹⁾. In Fig. 4b betrug der Parasitierungsprozentsatz 56%. Nur eine Raupe wäre wahrscheinlich mit den in ihr vorhandenen Parasiten vorzeitig abgestorben. In den übrigen Wirten befanden sich insgesamt 4555 Larven. Wäre jede der 226 parasitierten Raupen nur einmal angestochen worden, so hätten die Tiere durchschnittlich je 13 Larven enthalten, also insgesamt nur 2938. Der Superparasitismus hat hier also die Zahl der Nachkommen auf mehr als das 1,5-fache erhöht. Nun ist allerdings der Prozentsatz der Raupen nicht bekannt, den *Ap. glomeratus* vernichten muß, um das Gleichgewicht mit seinem Wirt zu erhalten. Liegt dieser Prozentsatz etwa bei 56, so würde die Gleichgewichtsdichte von *Aporia crataegi* durch den Superparasitismus um das 1,5-fache herabgesetzt werden. Noch deutlicher ist die Wirkung bei der in Fig. 4c dargestellten Auswertung, obwohl dort wahrscheinlich etwa 8 Raupen mit insgesamt 868 Parasiten vorzeitig abgestorben wären. Die übrigen Wirte enthielten aber noch 13032 Larven gegenüber 4615, wenn alle Raupen nur einmal belegt worden wären. Die Zahl der Nachkommen war also bei 83% Parasitierung durch die Mehrfachbelegungen auf das 2,8-fache erhöht, und die Gleichgewichtsdichte von *A. crataegi* wäre ebenso stark herabgesetzt, wenn der Prozentsatz dem Gleichgewichtszustand entspräche. Auch wenn die Mortalitätsgrenze nied-

¹⁾ Diese Abbildung kann hier als Beispiel herangezogen werden, obwohl die Zahl der Wirte bei der Untersuchung sicher nicht der Gleichgewichtsdichte entsprach, sondern größer war. Die Diagramme zeigen aber nur das Ausmaß des Superparasitismus, der ja von der Wirtsdichte unabhängig ist und erst durch einen Vergleich mit seiner von ihr abhängigen Alternative wechselnde Bedeutung erhält.

riger als bei 100 Larven pro Raupe läge, würde bei 83% Parasitierung unter sonst gleichen Verhältnissen die Zahl der Nachkommen in den meisten Fällen noch höher sein als ohne Mehrfachbelegung. Nur wenn diese Grenze unter 38 Larven absinkt, würde hier der Superparasitismus nachteilig werden.

Bei extrem niedriger Wirtsdichte und damit dichte-proportionaler Eiablage des Parasiten hat also der Superparasitismus praktisch keinen Einfluß, wenn sich je Wirt ein Gelege vollständig entwickelt, er führt zu Verlusten, wenn in mehrfach belegten Wirten alle Larven absterben, und er erhöht die Zahl der Nachkommen unterschiedlich stark, wenn der Tod aller Larven erst bei drei oder mehr Legeakten eintritt. Im letzteren Falle kann extrem hohe Parasitierung die positive Wirkung aufheben oder umkehren. Die Gleichgewichtsdichte des Wirtes ist entsprechend der Verschiebung bei der Nachkommenzahl des Parasiten unverändert, erhöht oder herabgesetzt.

Die bisherigen Überlegungen gelten nur dann, wenn die Eiablage des Parasiten im Gleichgewichtspunkt proportional zur Dichte des Wirtes ist. Das andere Extrem der Wirtsdichte liegt dann vor, wenn sich die Zahl der Eiablagen des Parasiten bei weiterem Anwachsen der Dichte praktisch nicht mehr ändert. Ein Parasit, der sich erst bei so hoher Konzentration der Wirte mit diesen im Gleichgewicht befindet, kann auf keinen Fall zu den wirk-samen Arten gerechnet werden. Trotzdem erscheint es wichtig, die Wirkung des Superparasitismus auch bei hoher Wirtsdichte zu untersuchen, weil es während einer Gradation vorkommen kann, daß die Population durch andere Faktoren während mehrerer Generationen auf einer anomalen Stärke gehalten wird. Außerdem wurde ja bereits festgestellt, daß die bisher betrachtete niedrige Dichte ebenfalls ein Extrem darstellt, von dem in der Natur fast immer Abweichungen auftreten, deren Richtung durch die Untersuchung des anderen Extrems erkannt werden kann.

Ist die Dichte des Wirtes sehr hoch, so gilt bei Superparasitismus nach den Zufallsgesetzen unverändert die Formel (3):

$$h = 100 (1 - e^{-k}).$$

Während aber bei niedriger Wirtsdichte der Parasitierungsprozentsatz ohne Mehrfachbelegungen ebenfalls nicht größer als h ist, ergibt sich jetzt jene Alternative, welche sich bei oberflächlicher Betrachtung allgemein anbietet: Trifft das Weibchen auf einen bereits belegten und damit unbrauchbaren Wirt, so findet es stattdessen leicht einen anderen. Die durch Fehlen von Superparasitismus für den Parasiten eintretende Verminderung in der Dichte belegbarer Wirte hat also nahezu keinen Einfluß auf dessen Eiablage, solange nicht ein größerer Teil der Tiere befallen ist. Die Zahl der abgelegten Eier ist deshalb mit und ohne Superparasitismus gleich groß. Ihre Entwicklungsmöglichkeiten sind aber verschieden; denn nach S. 112 entfallen durch Mehrfachbelegungen etwa $h\%$ der Eier auf solche Wirte, die mehr als

einmal parasitiert werden. Falls von den Gelegen jeweils eines zur vollen Entwicklung kommt, gehen $100 \left(1 - \frac{1}{z}\right) \%$ der Nachkommen zugrunde. Bei Eiablage nach den Zufallsgesetzen fallen also unter diesen Voraussetzungen z. B. bei einer Gesamtparasitierung von 80% der Wirte etwa 50% der Nachkommen des Parasiten aus, während ohne Superparasitismus keine Verluste eintreten. Dieser Wirkung steht der verschwindend geringe Einfluß des Superparasitismus bei extrem niedriger Wirtsdichte gegenüber. Das heißt also: Kommt in jedem mehrfach belegten Wirt ein Gelege voll zur Entwicklung, so ist der Superparasitismus bei sehr geringer Dichte des Wirtes bedeutungslos, führt aber mit steigender Wirtsdichte zu wachsenden Verlusten unter den Nachkommen des Parasiten. Dabei ist es wichtig, daß diese Zunahme der Verluste nur relativ ist, bezogen auf die Verhältnisse bei Fehlen von Superparasitismus. Absolut ist der Anteil der durch Mehrfachbelegung ausfallenden Tiere nur vom Parasitierungsprozentsatz abhängig und bleibt demnach konstant, solange sich dieser nicht ändert.

Gehen in mehrfach belegten Wirten alle Larven zugrunde, so sind das $h\%$ der Nachkommen. Die Ausfälle des Parasiten durch Superparasitismus sind dann also etwa so groß wie die des Wirtes durch die Parasitierung. Daraus darf man allerdings nicht auf eine gleich große Bedeutung für den Massenwechsel beider Partner schließen, solange man das Ausmaß der übrigen Mortalitätsfaktoren nicht kennt. Bei einem Ausfall von $h\%$ der Gelegen wird die Nachkommenschaft des Parasiten um den Faktor $\frac{100}{100 - h}$ verkleinert, gegenüber $\frac{g_1}{h}$ bei niedriger Wirtsdichte. Auch hier nehmen also die Verluste mit steigender Wirtsdichte zu und müssen durch vermehrte Legetätigkeit ausgeglichen werden, soweit eine solche noch möglich ist.

Gehen die Larven im Wirt erst nach drei oder mehr Legeakten ein, so werden die Ausfälle um so geringer, je weiter die Mortalitätsgrenze hinausgeschoben ist. Könnten sich grundsätzlich alle in den Wirten vorhandenen Gelegen voll entwickeln, so hätte der Superparasitismus keinen Einfluß mehr. Aber auch bei solchen Verhältnissen, wie sie bei *Apanteles glomeratus* verwirklicht sind, bleiben die Ausfälle sehr gering, wie aus Fig. 4 hervorgeht. Bei 83% Parasitierung wären von insgesamt 13900 Wespenlarven voraussichtlich 868 durch Superparasitismus eingegangen (s. S. 122), das sind 5,5%. Für eine Art, deren Biologie etwa der von *Ap. glomeratus* entspricht, muß der Prozentsatz der Parasitierung also außerordentlich hoch sein, bevor sie durch Superparasitismus spürbare Verluste erleidet. Vergleicht man dieses Ergebnis mit dem bei niedriger Wirtsdichte gewonnenen, so ergibt sich, daß bei solchen Parasiten die Zahl der Nachkommen bei geringer Wirtsdichte stark erhöht ist, daß diese Erhöhung aber offenbar mit wachsender Dichte des Wirtes geringer wird. Insgesamt bleibt also eine positive Wir-

kung, die nur durch einen sehr hohen Parasitierungsprozentsatz bei großer Wirtsdichte aufgehoben oder gar ins Gegenteil umgewandelt werden kann.

In einem betrachteten größeren Biotop ist die Dichte des Wirtes oft nicht gleichmäßig. H. S. SMITH (1939) vertritt die Ansicht, daß dadurch die Wirksamkeit entomophager Insekten stark beeinflußt werden kann, und schreibt: „Other things being equal, host insects having colonial type of distribution can be controlled by entomophagous insects which rank relatively low in their power of host-discovery, whereas hosts whose population tends toward uniform scattering can be controlled only by factors having high power of host-discovery“ (S. 319). Gemeint sind damit allerdings hauptsächlich flugunfähige Räuber, die innerhalb eines Bereiches höherer Wirtsdichte schlüpfen. Für die meisten gut beweglichen Parasitenweibchen läßt sich aus dem bisher Gesagten dagegen ableiten, daß der Prozentsatz der Parasitierung in jedem Teilgebiet so lange fast gleich groß sein muß, wie die örtlichen Schwankungen innerhalb des Bereiches nahezu dichte-proportionaler Eiablage verbleiben. Im anderen Falle ist in Gebieten mit größerer Wirtsdichte der Befall niedriger und damit die Menge der Nachkommen des Parasiten durch die ungleichmäßige Verteilung der Wirte herabgesetzt. Die durchschnittliche Wirtsdichte ist also im Gleichgewichtspunkt mit dem Parasiten größer und dessen Wirksamkeit deshalb geringer als bei gleichmäßiger Verteilung der Wirte.

Die einfachste Form ungleichmäßiger Verteilung liegt dann vor, wenn die Wirte zu Gruppen vergesellschaftet sind. Ist der Parasit wegen Erschöpfung des Vorrats legereifer Eier oder aus anderen Gründen nicht imstande, alle Tiere einer aufgefundenen Gruppe zu belegen, so ist die Parasitierung durch diese gesellige Lebensweise bei gleicher Anzahl von Parasitenweibchen herabgesetzt, falls die Wirte nicht infolge der Gruppenbildung auf größere Entfernung hin wahrgenommen werden können (H. WILBERT, 1958). Wirte, deren wichtigster Parasit nicht alle Tiere einer aufgefundenen Gruppe belegen kann, haben also oft Vorteile von der Gruppenbildung. Da aber trotz heraufgesetzter Gleichgewichtsdichte des Wirtes der Befallsprozentsatz im Gleichgewichtspunkt selbstverständlich gleich hoch bleibt, ist auch die Stärke des Superparasitismus unverändert. Die Koloniebildung kann deshalb nur als eine von vielen konstanten Eigenschaften des Wirtes angesehen werden, welche die Parasitierung beeinflussen, aber im Rahmen dieser Überlegungen nicht berücksichtigt zu werden brauchen.

Anders ist es mit solchen Verschiedenheiten der Populationsdichte, wie sie etwa durch unterschiedliche Lebensbedingungen im Biotop (Nahrung, Kleinklima) entstehen können. Auch sie führen zur Herabsetzung des durchschnittlichen Befalls, wenn sie genügend groß sind, und damit zu einer Erhöhung der Gleichgewichtsdichte des Wirtes. Außerdem sind dann aber die Wirte den Parasiten unterschiedlich stark ausgesetzt, da die Tiere in den dichter besiedelten Bereichen schwächer befallen werden als außerhalb. Nach den Überlegungen auf S. 104 ff ist deshalb der Superparasitismus größer,

als es dem Parasitierungsprozentsatz entspricht. Das hat keine Folgen, wenn sich bei allen befallenen Wirten ein Gelege des Parasiten voll entwickelt, es verstärkt die Wirkung der unterschiedlichen Dichte noch, wenn die mehrfach belegten Wirte vorzeitig eingehen, es setzt sie herab, wenn die Nachkommen aus zwei oder mehr Legeakten je Wirt zur Metamorphose kommen.

Eine unterschiedliche Wirtsdichte wirkt sich nur dann nicht in der beschriebenen Weise auf die Parasitierung aus, wenn die Parasiten ungleich verteilt sind, wenn also in den Gebieten höherer Wirtsdichte auch die Parasiten zahlreicher sind. Das kann vorkommen, wenn die unterschiedliche örtliche Verteilung durch mehrere Generationen konstant bleibt. Die dann entstehenden Verhältnisse sind allgemein nicht mehr zu übersehen und müssen im Einzelfall geprüft werden. Auch solche Unterschiede in der Wirtsdichte, die dadurch entstehen, daß die Population in verschiedenen Teilgebieten unabhängig voneinander zeitlich schwankt (s. A. J. NICHOLSON & V. A. BAILEY, 1935), setzen im Wesentlichen voneinander getrennte Parasitenfaunen dieser Teilgebiete voraus und entsprechen deshalb nicht den Voraussetzungen der hier durchgeführten Überlegung.

3. Der Einfluß des Superparasitismus bei Populationsänderungen des Parasiten

Nimmt die Zahl der Parasitenweibchen zu oder ab, ändert sie sich also um einen bestimmten Faktor c , so variiert x um den gleichen Betrag. Dabei ist allerdings vorausgesetzt, daß die Eiablage der Weibchen von der Dichte des Parasiten unabhängig ist. Diese Annahme darf man aber bei Freilandpopulationen wohl machen, weil dort eine wesentliche gegenseitige Störung und Beeinträchtigung der Lebensfunktionen erst bei extrem hoher Dichte erwartet werden kann.

Es sei weiterhin vorausgesetzt, daß der Wechsel in der Populationsdichte des Parasiten durch äußere Einflüsse und nicht durch ein verändertes Wirtangebot induziert wurde. Dann bleibt also die Wirtsdichte zunächst konstant, und es ändert sich mit x auch k um den gleichen Faktor. Finden Mehrfachbelegungen nach den Zufallsgesetzen statt, so gilt also für den neuen Parasitierungsprozentsatz:

$$h_c = 100 (1 - e^{-ck}) \quad (11)$$

Wird dagegen jeder Wirt nur einmal belegt, so sind die Folgen einer Schwankung in der Zahl der Parasiten wieder von der Dichte der Wirte abhängig. Ist diese sehr niedrig, so kann der Prozentsatz parasitierter Tiere wieder mit genügender Annäherung nach der geometrischen Reihe auf S. 120 berechnet werden, deren Gliederzahl dabei aber mit c zu multiplizieren ist. Durch Anwendung der Summenformel erhält man:

$$y_c = N \left[1 - \left(1 - \frac{1}{N} \right)^{ck} \right]$$

und damit

$$h_c = 100 (1 - e^{-ck}).$$

Diese Gleichung ist mit Formel (11) identisch. Während im vorigen Kapitel nachgewiesen wurde, daß bei niedriger Wirtsdichte der Prozentsatz parasitierter Tiere mit und ohne Superparasitismus gleich groß ist, ergibt sich nunmehr, daß sich auch Veränderungen in der Zahl der Parasiten auf den Befallsprozentsatz in der ersten Generation in beiden Fällen gleich auswirken. Kommt in mehrfach belegten Wirten jeweils ein Gelege voll zur Entwicklung, so bleibt auch in den folgenden Generationen der Parasitierungsprozentsatz durch den Superparasitismus unbeeinflußt. Andernfalls macht sich die Änderung der Nachkommenzahl bemerkbar, die dadurch eintritt, daß sich von der zweiten Generation ab mit dem Befallsprozentsatz auch das Ausmaß des Superparasitismus verschiebt. Gehen in mehrfach belegten Wirten alle Larven ein, so wird die Populationsabweichung des Parasiten auf diese Weise ein wenig gebremst, bei höherer Mortalitätsgrenze (d. h. wenn zwei oder mehr Legeakte vertragen werden) dagegen vergrößert. Im ersten Falle tritt also eine gewisse Pufferung ein, im zweiten Falle wird die Abhängigkeit des Wirtes von den Populationsschwankungen dagegen erhöht.

Diese Überlegungen gelten nur für sehr niedrige Wirtsdichte und damit dichte proportionale Eiablage des Parasiten. Ist der Wirt dagegen zahlreicher, so gilt bei Mehrfachbelegungen nach den Zufallsgesetzen für den veränderten Prozentsatz der Parasitierung zwar immer noch Gleichung (11), doch wirkt sich demgegenüber nun ein Fehlen von Mehrfachbelegungen anders aus. Je höher die Wirtsdichte, desto stärker ändert sich mit der Zahl der Parasitenweibchen auch der Befallsprozentsatz, und im Extrem ist dieser der Zahl der Weibchen und damit der Zahl der Legeakte sogar proportional. Im Vergleich dazu führt also der Superparasitismus bereits in der ersten Generation zu einer Pufferung des Befalls gegen Schwankungen der Parasitendichte. Diese Pufferung wird in den folgenden Generationen überlagert von der Auswirkung des mit dem Parasitierungsprozentsatz veränderten Superparasitismus. Kommt je Wirt ein Gelege zur Entwicklung, tritt keine zusätzliche Wirkung ein; überleben nur die Larven in einmal belegten Wirten, wird die Pufferwirkung verstärkt; liegt die Mortalitätsgrenze höher, wird sie herabgesetzt oder aufgehoben.

Auf eine Tatsache sei hier noch besonders hingewiesen: Gehen mehrfach belegte Wirte mit den Parasitenlarven zugrunde, bleiben also nur die Nachkommen in $g_1\%$ der Wirte übrig (s. S. 124), so ergibt sich durch Differentiation der Gleichung

$$g_1 = (100 - h) \ln \frac{100}{100 - h},$$

daß die Zahl der voll zur Entwicklung kommenden Parasiten für etwa $h = 63\%$ ihr Maximum hat (vgl. Fig. 3). Das bedeutet: Ändert sich bei solchen Arten mit der Zahl der Parasiten der Befallsprozentsatz, so ver-

schiebt sich die Zahl der Nachkommen gleichsinnig, solange dieser kleiner ist als 63%, sonst ist die Änderung entgegengesetzt. Beträgt die Parasitierung zu Beginn etwa 63%, so führt jede Schwankung in der Zahl der eierlegenden Weibchen zu einer Abnahme in der Zahl der Nachkommen.

Die Folgen dieser Erscheinung zeigen sich auch dann noch, wenn die Weibchen des Parasiten die bereits befallenen Wirte in gewissem Ausmaß meiden können oder wenn in einem Teil der doppelt belegten Wirte noch ein Gelege voll zur Entwicklung kommt. Allerdings liegt der Maximalprozentsatz schlüpfender Parasiten in diesen Fällen höher. So hatten in Versuchen von G. SALT (1936) 5 Weibchen von *Trichogramma evanescens* aus 100 Wirtseiern durchschnittlich 84,4 Nachkommen, 50 Weibchen dagegen aus der gleichen Zahl von Wirten nur 29,8. P. DEBACH u. H. S. SMITH (1947) setzten in einer Versuchsreihe je 40 Puparien der Stubenfliege einer verschieden großen Anzahl von Schlupfwespen (*Mormoniella vitripennis*) aus. Bei 100 Parasiten ergaben 27,5 Puparien neue Imagines, während bei 300 Schlupfwespen nur 21 Nachkommen schlüpfen.

Erreichen die Larven aus mehr als einem Gelege die Metamorphose, so durchläuft die entsprechende Funktion

$$G_m = \sum_{p=1}^m \frac{100-h}{(p-1)!} \left(\ln \frac{100}{100-h} \right)^p \quad (\text{s. S. 121})$$

zwar ebenfalls ein Maximum, das aber erst bei erheblich höherem Befallsprozentsatz erreicht wird und deshalb nur selten zu entsprechenden Auswirkungen führt.

4. Der Einfluß des Superparasitismus bei Populationsänderungen des Wirtes

Wirksame Parasiten haben einen regulierenden Einfluß auf die Dichte ihrer Wirte. Voraussetzung dazu ist nach E. MARTINI (1931) und P. DEBACH & H. S. SMITH (1944), daß sie bei hoher Dichte einen größeren Prozentsatz der Population ihres Wirtes vernichten als bei niedriger. Sie müssen also auf die Zunahme des Wirtes selbst mit einer stärkeren Vermehrung reagieren. Die Möglichkeit dazu ist durch die Abhängigkeit der Zahl abgelegter Eier von der Wirtsdichte gegeben. Um bei höherer Wirtsdichte einen größeren Prozentsatz zu vernichten, muß aber der Parasit mehr als dichte proportional zunehmen, während die Untersuchungen von G. F. GAUSE (1934) und anderen gezeigt haben, daß die Eiablage bei niedriger Wirtsdichte zwar mit dieser nahezu proportional ansteigt, daß sie aber bei höherer Dichte weniger stark zunimmt. Eine regulatorische Auswirkung des Parasiten ist deshalb immer erst innerhalb mehrerer Generationen zu erwarten. Dann bedarf es dazu aber nicht einmal einer dichteproportionalen Eiablage. Vielmehr genügt es, wenn diese um einen nur geringen Betrag steigt. Selbstverständlich erfolgt aber die Eindämmung der Massenvermehrung eines Wirtes um so schneller, je größer dieser Betrag ist.

Bei der Beurteilung, wie weit die Regulationsfähigkeit des Parasiten durch den Superparasitismus beeinflusst wird, ist zunächst zu beachten, daß eine solche Wirkung bereits durch die eventuelle Verlagerung der Gleichgewichtsdichte des Wirtes (s. S. 124f.) gegeben ist. Ist diese z. B. bei einem Schädling auf die Hälfte herabgesetzt, so muß er sich doppelt so stark vermehren, um den gleichen Grad von Schädlichkeit zu erreichen. Dazu ist mehr Zeit erforderlich, welche den Gegenkräften größere Möglichkeiten läßt, so daß die Vermehrung durchschnittlich nicht das gleiche Ausmaß erreichen kann. Umgekehrt ist es natürlich, wenn die Gleichgewichtsdichte erhöht ist. Hier soll nun untersucht werden, ob der Superparasitismus außerdem auch Einfluß auf die Schnelligkeit der Reaktion des Parasiten hat, ob also die genannte Wirkung auf diese Weise noch unterstützt oder etwa aufgehoben werden kann.

Im Bereich sehr niedriger Wirtsdichte ist der Parasitierungsprozentsatz von eventuell vorkommenden Mehrfachbelegungen unabhängig (s. S. 120). Da mit zunehmender Häufigkeit des Wirtes die Zahl der Parasiteneier zunächst proportional erhöht wird, bleibt der Parasitierungsprozentsatz und damit auch der Superparasitismus in der nächsten Generation auf gleicher Höhe, wenn die Dichte des Wirtes steigt. Die Zahl der Nachkommen des Parasiten nimmt also in dieser Generation proportional mit der Wirtsdichte zu. Das wirkt sich in den weiteren Generationen so aus, daß nun ein höherer Prozentsatz des Wirtes belegt wird, worauf ja die ganze Regulationsfähigkeit des Parasiten beruht. Mit dem Parasitierungsprozentsatz wächst wiederum auch der Superparasitismus mit seinen Auswirkungen, welche allerdings vernachlässigt werden können, wenn sich je Wirt ein Gelege voll entwickelt. Andernfalls führen die Mehrfachbelegungen zu einer erhöhten oder verminderten Zahl von Nachkommen des Parasiten und damit zu einer verbesserten oder verschlechterten Regulationsfähigkeit. Eine Verbesserung liegt genau dann vor, wenn die Gleichgewichtsdichte des Wirtes und damit der Anfangspunkt einer Massenvermehrung herabgesetzt ist, eine Verschlechterung im umgekehrten Falle. Die Wirkung des Superparasitismus wird also auf diese Weise im Bereich niedriger Wirtsdichte noch verstärkt.

Allerdings ist zu berücksichtigen, daß die Regulationsfähigkeit des Parasiten bei Abnahme des Wirtes in gleicher Weise verändert ist. Wie eine Vermehrung, so wird auch eine Verminderung unter die Gleichgewichtsdichte gebremst oder gefördert. Die Auswirkungen sind dabei aber weniger groß, da einerseits Dichteschwankungen in diesem Bereich von geringerem praktischen Interesse sind und andererseits die mit Abnahme des Befallsprozentsatzes verbundenen Änderungen des Superparasitismus erheblich kleiner sind (vgl. Fig. 1). Außerdem kann sogar eine Bremsung auch der negativen Schwankungen bei Schädlingen von Vorteil sein, weil dadurch alle dichteabhängigen Mortalitätsfaktoren ebenfalls weniger stark abnehmen und deshalb auch weniger leicht durch ihren Ausfall eine anschließende Massenvermehrung auslösen können.

Diese Überlegungen setzen voraus, daß sich die Änderungen in der Häufigkeit des Wirtes im Bereich nahezu dichte proportionaler Eiablage des Parasiten abspielen, so daß Abweichungen von der Proportionalität noch vernachlässigt werden können. Nimmt die Zahl der Wirte dagegen stärker zu, so steigt die Eiablage nicht mehr in gleicher Weise an. Damit geht der Parasitierungsprozentsatz und mit ihm der Superparasitismus in der ersten Generation zurück. Je nach dem Grad der noch vorhandenen Dichteabhängigkeit dauert dieser Rückgang eventuell noch während weiterer Generationen an, um erst bei höherer Wirtsdichte wieder in eine Zunahme überzugehen. Bei manchen Parasiten dürfte die Eiablage auch schon im Gleichgewichtspunkt bei weitem nicht dichte proportional sein, so daß jede Zunahme der Wirtsdichte zunächst mit einem deutlichen Abfall des Parasitierungsprozentsatzes verbunden ist. So kommt es zu der bei manchen Gradationen beobachteten Erscheinung, daß der Parasit in den ersten Generationen nur einen geringen Teil der Wirte befällt und erst verhältnismäßig spät stärker zunimmt und Bedeutung für den Massenwechsel gewinnt.

Wenn die Eiablage nicht mehr dichte proportional ist, können die Weibchen ohne Superparasitismus mehr verschiedene Wirte befallen, als wenn sie Mehrfachbelegungen nach Zufallsgesetzen durchführen. Der zunächst beobachtete Rückgang des Parasitierungsgrades wird also durch den Superparasitismus noch verstärkt, und zwar auch dann, wenn sich in jedem Wirt ein Gelege voll entwickelt. Andererseits nimmt aber mit dem Parasitierungsprozentsatz der Superparasitismus ab. Dadurch kann der Rückgang des Befallsgrades etwas verstärkt bzw. vermindert werden, doch sind die Auswirkungen des Superparasitismus, wie soeben bereits ausgeführt wurde, bei einem Rückgang des Parasitierungsprozentsatzes relativ gering. Außerdem ist zu bedenken, daß im Falle einer Verstärkung des Befallsrückganges bereits die Gleichgewichtsdichte durch den Superparasitismus herabgesetzt ist, daß also die Wahrscheinlichkeit geringer ist, daß eine Vermehrung des Wirtes wesentlich aus dem Bereich dichte proportionaler Eiablage herausführt.

Diese Überlegungen gelten nur für die erste Phase einer Gradation, welche mit vorübergehender Abnahme des Parasitierungsprozentsatzes verbunden ist. Hat die Dichte des Wirtes jedoch während mehrerer Generationen so weit zugenommen, daß sich der Parasit schneller vermehrt als dieser, so steigt die Parasitierung wieder an, und damit kehren sich die Verhältnisse um. Entwickelt sich in jedem Wirt nur ein Gelege, so ist der Anstieg durch den Superparasitismus verlangsamt, weil bei seiner Vermeidung mehr Wirte belegt werden. Sterben in mehrfach belegten Wirten alle Larven ab, so ist die Verlangsamung noch stärker. Kommt jedoch, wie bei *Apanteles glomeratus*, mehr als ein Gelege zur vollen Entwicklung, so ist die Zahl der Nachkommen vergrößert, und zwar um so mehr, je höher die Mortalitätsgrenze im Wirt ist und der Parasitierungsprozentsatz ansteigt (sofern dieser Anstieg nicht zu extrem wird). Dadurch kann die durch den Superparasitismus

sonst verursachte Verzögerung des Anstiegs der Parasitierung ausgeglichen und eventuell in eine Beschleunigung verwandelt werden.

Die Auswirkungen des Superparasitismus bei Zunahme der Parasitierung sind wichtiger als die, welche vorher bei der Abnahme zu beobachten waren, weil der Prozentsatz ja über das ursprüngliche Ausmaß hinaus weiter ansteigt und so den Superparasitismus in dieser Phase der Entwicklung viel stärker zur Wirkung bringt. Es zeigt sich also, daß auch im Bereich nicht mehr dichte proportionaler Eiablage der Superparasitismus zur Verbesserung der Regulationsfähigkeit des Parasiten führen kann, wenn die Larven aus zusätzlichen Legeakten teilweise zur Metamorphose kommen.

Populationsbewegungen, wie sie hier untersucht wurden, sind mit der Rückführung des Wirtes auf den Gleichgewichtspunkt nicht beendet, weil die Zahl der Parasiten in diesem Augenblick nicht ihrer Gleichgewichtsdichte entspricht. Es kommt so zu den bekannten Schwingungen in der Population, die sich zwar theoretisch ableiten, in der Natur aber nur selten in ihrer ursprünglichen Form beobachten lassen, da jeder der beiden Partner fast immer zu vielseitig mit anderen Gliedern der Biozönose verzahnt ist. So wäre es also ohne praktischen Wert, wollte man den weiteren Einfluß des Superparasitismus auf diese Schwingungen untersuchen. Gegebenenfalls läßt er sich leicht aus den mit ihnen verbundenen Änderungen des Parasitierungsgrades ableiten.

V. Diskussion

Die durchgeführten Untersuchungen haben gezeigt, daß der Superparasitismus für den Massenwechsel der Insekten eine sehr verschiedenartige Bedeutung besitzt. Er darf nicht generell als fördernd oder hemmend angesehen werden, obwohl er sich oft sehr stark auswirkt; denn es gibt andererseits auch Fälle, in denen er ganz vernachlässigt werden kann. Die Fülle der Erscheinungsformen ist zweifellos dadurch bedeutend erhöht, daß alle Mehrfachbelegungen zum Superparasitismus gezählt wurden, unter Vermeidung einer Beschränkung auf ausgesprochene Überbelegungen, wie sie von G. SALT (1934) und F. J. SIMMONDS (1943, 1957) vorgenommen wurde. Es hat sich aber gezeigt, daß nur durch diesen Verzicht eine geschlossene Behandlung des ganzen Fragekomplexes ermöglicht wurde. Andererseits wäre auch bei Beschränkung auf Mehrfachbelegungen mit direkten nachteiligen Folgen für den Parasiten die Auswirkung auf den Massenwechsel des Wirtes nicht wesentlich übersichtlicher geworden. Als Ursache für die bisher teilweise etwas unterschiedliche Auffassung über die Wirkung des Superparasitismus hat deshalb auch nicht die Tatsache zu gelten, daß die genannte Beschränkung nur von einem Teil der Autoren übernommen wurde. Vielmehr hatte man verschiedene Ansichten über den Zustand, welcher dann herrscht, wenn kein Superparasitismus vorkommt. Stellt man die Dichteabhängigkeit der Eiablage nicht in Rechnung (W. R. THOMPSON 1924, 1929), so muß jede

Mehrfachbelegung scheinbar zu einer Verringerung des Parasitierungsgrades und bei den bisher fast ausschließlich untersuchten solitären Arten fast immer zu Verlusten unter der Nachkommenschaft des Parasiten führen. Legt man den Beziehungen zwischen Wirt und Parasit andererseits Formeln zugrunde, welche analog den Gesetzen der kinetischen Gastheorie abgeleitet wurden (Häufigkeit der Begegnungen zwischen Wirt und Parasit entscheidet über die Zahl der Legakte), so muß man in den meisten Fällen zu dem Ergebnis kommen, die Folgen des Superparasitismus seien so gering, daß sie vernachlässigt werden können. Die Einbeziehung der Ergebnisse von G. F. GAUSE (1934), H. S. SMITH (1935) und anderen über die Dichteabhängigkeit der Eiablage haben nun gezeigt, daß weder das eine noch das andere allgemein zutrifft, sondern daß die Wirkung des Superparasitismus, relativ zu seiner Alternative, von der Dichte der Wirte abhängig ist. Hier liegt die Hauptursache für die Vielseitigkeit der möglichen Auswirkungen. Wollte man diese Tatsache deswegen aber unberücksichtigt lassen, so würde man die Bedeutung der Mehrfachbelegungen nur sehr ungenügend erfassen. Die festgestellten Verschiedenheiten in der Auswirkung des Superparasitismus geben außerdem eine kleine Vorstellung vom Komplikationsgrad des gesamten Geschehens innerhalb einer Biozönose, von dem die Parasitierung und erst recht die dabei auftretenden Mehrfachbelegungen ja nur ein kleiner Ausschnitt sind.

Aufschlüsse über die jeweilige Wirkung des Superparasitismus lassen sich immer von der Tatsache ableiten, daß dieser bei Eiablage nach den Zufallsgesetzen in seinem Ausmaß nur vom Prozentsatz der Parasitierung abhängig ist, welcher seinerseits nur vom Zahlenverhältnis zwischen Legakten und Wirten bestimmt wird (s. S. 101). Die absolute Höhe der Wirtsdichte besitzt also in diesem Zusammenhang keine Bedeutung. Insbesondere ist deshalb auch der Superparasitismus zu Zeiten, in denen der Wirt seltener ist, in seinem Ausmaß dadurch allein keineswegs geringer, wie es von einigen Autoren angenommen wird; denn die Wahrscheinlichkeit, von einem Legeakt getroffen zu werden, sinkt ja für den einzelnen Wirt nicht dadurch, daß weniger Artgenossen vorhanden sind. Erst wenn auf Grund des geringen Wirteangebotes die Zahl der Parasiten in der nächsten Generation abnimmt, wenn sich also das Zahlenverhältnis zwischen Legakten und Wirten verschiebt, sinkt der Parasitierungsprozentsatz und mit ihm der Superparasitismus.

Auch das Mengenverhältnis von Wirt und Parasit („P/H ratio“ bei F. J. SIMMONDS, 1943), welches oft als Index für die Stärke des Superparasitismus gebraucht wird, darf dazu höchstens bei Laboratoriumsuntersuchungen, nicht aber im Freiland dienen; denn es kann ja bei hoher Wirtsdichte genau so groß sein wie bei niedriger, wenn nur der Parasit ebenfalls entsprechend zahlreich ist. Der Prozentsatz der Parasitierung liegt dann aber wesentlich höher, und entsprechend zahlreicher sind die Mehrfachbelegungen.

Zu den Wirkungen des Superparasitismus wird in der Literatur in einigen Fällen auch die Verhinderung der Ausrottung des Wirtes gerechnet. Nach dieser Überlegung bleiben die letzten Wirte unparasitiert, weil die Parasiten ohne Zögern die bereits befallenen Tiere abermals belegen und deshalb für sie keine Notwendigkeit besteht, nach den wenigen noch unparasitierten Wirten zu suchen. Aus den hier durchgeführten Untersuchungen ergibt sich dagegen eindeutig, daß der Superparasitismus eine solche Wirkung nicht haben kann. Bevor der Wirt der Ausrottung nahe kommt, wird seine Dichte so gering, daß die Zahl der neu entdeckten Wirtstiere bei jedem Parasiten dieser Dichte proportional abnimmt. In diesem Stadium wird also bei gleicher Anzahl von Wirten und Parasiten mit und ohne Superparasitismus der gleiche Prozentsatz von Wirten befallen. Arten, die Mehrfachbelegungen streng vermeiden, haben demnach keine größeren Möglichkeiten zur Ausrottung ihres Wirtes als diejenigen, denen die Fähigkeit zur Meidung bereits parasitierter Wirte fehlt. Wenn also bei einem Überfluß an Parasiten der Wirt nicht ganz ausgerottet wird, so liegt das lediglich an der extremen Unwahrscheinlichkeit der Auffindung auch der letzten versteckt sitzenden Exemplare.

Die hier durchgeführten Überlegungen lassen in gewissen Grenzen ein vorsichtiges Urteil über die Wirksamkeit eines Parasiten zu: Von zwei Arten mit sonst identischen Eigenschaften ist diejenige wirksamer, welche die größere Anzahl von Legeakten pro Wirt durchführen kann, ohne daß es zu Ausfällen unter der Nachkommenschaft kommt; denn diese Art setzt durch ihren Superparasitismus die Gleichgewichtsdichte des Wirtes herab, beeinflußt bei eigenen Bestandesänderungen den Wirt stärker und hat außerdem bei der wichtigsten Populationsverschiebung, der Zunahme des Wirtes, meistens eine gesteigerte Regulationsfähigkeit. In diesem Sinne darf man also die Braconide *Apanteles glomeratus*, von der noch etwa 7 Gelege ohne deutliche nachteilige Folgen in einer *Aporia*-Raupe zur Entwicklung kommen, zu den wirksamen Parasiten zählen. Die Möglichkeit zur Entwicklung mehrerer Gelege pro Wirt erscheint generell wichtiger als eine Fähigkeit zur Meidung bereits belegter Wirte. Diese Tatsache entspricht der allgemeinen Erkenntnis, daß die Wirksamkeit eines Parasiten in hohem Maße von seinem Wirtbedarf bestimmt wird (S. E. FLANDERS, 1947; H. WILBERT, 1958). Je weniger Wirte das einzelne Parasitenweibchen finden muß, um die zur Erhaltung der Populationsstärke seiner Art notwendige Anzahl von Eiern zu legen, desto besser ist es in der Lage, seinen Bedarf auch noch bei geringer Wirtsdichte zu decken. Aus diesem Grunde sind z. B. gregäre Parasiten wirksamer als solitäre mit sonst gleichen Eigenschaften. Auch der Superparasitismus, soweit er nicht zu Verlusten führt, setzt den Wirtbedarf herab, indem er bewirkt, daß für die gleiche Anzahl von Nachkommen eine geringere Menge von Wirten benötigt wird.

Bei solchen Arten, von denen in jedem Wirt höchstens die Nachkommen aus einem Legeakt voll zur Entwicklung kommen, wird die Zahl der Nachkommen je Weibchen durch den Superparasitismus um so stärker herabgesetzt, je höher die Dichte des Wirtes ist (s. S. 124). Hierzu zählen alle diejenigen Arten, welche mit einem Legeakt die im Wirt zur Verfügung stehende Nahrung vollständig in Anspruch nehmen oder deren Larven überzählige Tiere ausschalten, also die Masse der solitären Parasiten (wieweit eventuell auch gregäre Arten hinzugerechnet werden müssen, bedarf noch der Klärung). Aus der Verringerung der Nachkommenschaft durch den Superparasitismus bei diesen Parasiten ergibt sich, daß für sie die Vermeidung von Mehrfachbelegungen einen positiven Selektionswert haben muß. So erklärt sich leicht die große Zahl von Beispielen (s. S. 101), in denen die Fähigkeit zur Vermeidung von Superparasitismus bei solchen Parasiten bereits nachgewiesen ist, und es ist damit zu rechnen, daß eine entsprechende Fähigkeit darüber hinaus auch bei einer großen Anzahl weiterer Arten mit gleicher Fortpflanzungsbiologie entwickelt ist. Gegenteilige Beobachtungen im Labor haben wenig Beweiskraft, solange nicht bekannt ist, ob die Fähigkeit zur Vermeidung von Mehrfachbelegungen eventuell durch die Bedingungen von Zucht und Experiment beeinflußt wird. Außerdem werden die bereits belegten Wirte offenbar nie vollständig gemieden, so daß beobachtete Mehrfachbelegungen ohne statistische Auswertung leicht das Fehlen einer Fähigkeit zur Meidung parasitierter Wirte vortäuschen können.

Bei *Apanteles glomeratus* dagegen und bei allen Arten mit gleicher oder ähnlicher Fortpflanzungsbiologie ist die Zahl der Nachkommen im Durchschnitt durch den Superparasitismus erhöht. Eine Vermeidung von Mehrfachbelegungen würde also negativen Selektionswert besitzen und ist deshalb bei solchen Arten kaum zu erwarten.

In vorliegender Arbeit wurde auf Erfassung und Berücksichtigung biologischer Gegebenheiten für die Beurteilung des Superparasitismus Wert gelegt. Vollständigkeit konnte dabei weder erreicht noch angestrebt werden; denn je mehr Verschiedenheiten man in die Überlegungen einbezieht, desto schwerer lassen sich allgemeine Aussagen machen. Außerdem sind die Möglichkeiten zu mannigfaltig, um in einer derartigen Betrachtung annähernd erschöpfend behandelt zu werden. Ziel dieser Arbeit konnte es deshalb nur sein, unter bewußtem Verzicht auf Einbeziehung zu vieler Einzelheiten nach Möglichkeit nur biologische Tatsachen von allgemeinerer Bedeutung zu berücksichtigen, soweit das beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse durchführbar war. Damit gilt auch für diese Untersuchungen, was einleitend schon für mathematische Ableitungen im Bereich der Biologie gesagt wurde: Sie wollen und können keine endgültigen Erkenntnisse vermitteln, aber sie führen hoffentlich einen Schritt weiter in der richtigen Beurteilung und Bewertung einer Erscheinung, der bei entomophagen Parasiten keine geringe Bedeutung zuzukommen scheint.

Zusammenfassung

Die verschiedenen Definitionen des Superparasitismus werden besprochen und derjenigen der Vorzug gegeben, welche unter dieser Bezeichnung alle Fälle zusammenfaßt, in denen der einzelne Wirt mehr als einmal von Weibchen der gleichen Parasitenart belegt wird.

Während bisher der Superparasitismus fast nur bei solitären Parasiten untersucht wurde, wird hier mit der Braconide *Apanteles glomeratus* (L.) auch eine gregäre Art berücksichtigt.

Freilanduntersuchungen zeigen, daß die einzelne *Aporia*-Raupe 1—156 Larven von *Ap. glomeratus* enthält, daß die Wespe aber mit jedem Legeakt nur durchschnittlich 13 Eier abgibt. In Laboratoriumsexperimenten werden von den Weibchen die nicht befallenen Raupen vor bereits befallenen nicht bevorzugt.

Wenn die Eiablage von Parasitenweibchen nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen erfolgt, ist die Stärke des Superparasitismus vom Prozentsatz der Parasitierung abhängig. Mit steigendem Parasitierungsgrad nimmt er erst langsam, später sehr schnell zu. Es werden Formeln abgeleitet, mit deren Hilfe man aus dem Befallsprozentsatz die Zahl der auf den einzelnen parasitierten Wirt durchschnittlich entfallenden Legeakte und den Prozentsatz der Wirte, welche von einer bestimmten Anzahl von Legeakten getroffen werden, berechnen kann. Der Prozentsatz der Eier des Parasiten, welche auf mehrfach belegte Wirte entfallen, entspricht dem der Gesamtparasitierung.

Beobachtete Abweichungen vom theoretischen Wert haben hauptsächlich zwei Ursachen: 1. eine eventuell bestehende Fähigkeit, bereits belegte Wirte bei der Eiablage teilweise zu meiden, 2. die Tatsache, daß die Wirte ihren Parasiten innerhalb des Biotops unterschiedlich stark ausgesetzt sind. Im ersten Falle ist der Superparasitismus herabgesetzt, im zweiten erhöht. Beide Wirkungen können sich bis zu einem gewissen Grade gegenseitig aufheben. Bei *Apanteles glomeratus* liegt das beobachtete Ausmaß des Superparasitismus erheblich über dem rechnerisch nach den Zufallsgesetzen ermittelten Wert.

Das Schicksal der Larven in superparasitierten Wirten hängt in erster Linie von der vorhandenen Nahrungsmenge ab. Besonders bei solitären Arten kommt es aber sehr oft zur Abtötung überzähliger Larven, bevor die Nahrung verbraucht ist. Einige weitere Faktoren bewirken, daß der Superparasitismus bei gregären Arten weniger leicht zu Ausfällen unter der Nachkommenschaft führt. Bei *Ap. glomeratus* können sich die Larven aus etwa 7 Legeakten pro Wirt noch normal entwickeln, so daß durch Mehrfachbelegungen höchstens bei extrem hohem Befallsprozentsatz merkliche Ausfälle entstehen können.

Um die Bedeutung des Superparasitismus für den Massenwechsel zu erkennen, muß man die Dichteabhängigkeit der Eiablage des Parasiten in richtiger Weise berücksichtigen. Durch die Legetätigkeit nimmt bei Vermeidung von Superparasitismus die Dichte belegungsfähiger Wirte langsam ab, und deshalb ist die praktische Auswirkung des in seinem Ausmaß nur vom Parasitierungsgrad bestimmten Superparasitismus ebenfalls dichteabhängig.

Durch Superparasitismus werden 1. die Lage des Gleichgewichts zwischen Wirt und Parasit, 2. die Auswirkung von Dichteänderungen des Parasiten, 3. die Auswirkung von Dichteänderungen des Wirtes beeinflusst.

Wird das Gleichgewicht zwischen Wirt und Parasit bei sehr niedriger Wirtsdichte hergestellt, so hat der Superparasitismus keinen Einfluß, wenn sich in jedem mehrfach belegten Wirt die Nachkommen aus einem Legeakt voll entwickeln. Gehen superparasitierte Wirte mit allen Larven vorzeitig ein, so ist die Gleichgewichtsdichte des Wirtes erhöht, sterben die Larven erst nach mindestens 3 Legeakten ab, so ist sie in den meisten Fällen herabgesetzt. Bei höherer Wirtsdichte wirkt sich Superparasitismus auch dann negativ aus, wenn in jedem Wirt ein Gelege voll zur Entwicklung kommt.

Je nach Wirtsdichte führt der Superparasitismus zu einer stärkeren oder schwächeren Pufferung des Parasitierungsgrades gegen Schwankungen in der Zahl der Parasiten.

Diese Pufferung kann durch die infolge der Mehrfachbelegungen in ihrer Zahl veränderte Nachkommenschaft von der zweiten Generation ab verstärkt oder vermindert bzw. aufgehoben werden.

Die Regulationsfähigkeit des Parasiten bei Änderungen der Wirtsdichte ist erhöht, wenn die Gleichgewichtsdichte herabgesetzt ist und umgekehrt. Bei höherer Wirtsdichte nehmen auch hier die negativen Auswirkungen des Superparasitismus zu.

Von zwei Parasiten mit sonst identischen Eigenschaften ist derjenige wirksamer, welcher die größere Anzahl von Legeakten pro Wirt durchführen kann, ohne daß Ausfälle unter der Nachkommenschaft entstehen.

Bei *Ap. glomeratus* ist die Zahl der Nachkommen durch den Superparasitismus im Durchschnitt erhöht. Eine Fähigkeit zur Vermeidung von Mehrfachbelegungen würde also negativen Selektionswert besitzen. Sie ist deshalb bei Arten mit gleicher oder ähnlicher Fortpflanzungsbiologie nicht zu erwarten.

Summary

While until now superparasitism has been studied nearly exclusive in solitary parasites (a single individual of the parasite evolving in a host individual), the above paper deals with superparasitism by a gregarious parasite (more than one individual of the parasite species evolving in a host individual). A permanent calamity of *Aporia crataegi* (L.) in SW-Germany within the last years afforded an opportunity to study the parasitization by the gregarious parasite *Apanteles glomeratus* (L.). In case oviposition of the parasite female takes place according to the theory of chances the strength of superparasitism depends on the percentage of parasitization. In the reality, however, there appear exceptions to the rules obtained from theoretic calculations, because 1. the parasite is often able to avoid hosts already parasitized and 2. the hosts are unlikely available for the parasite. The superparasitism influences the fluctuation of population density of host and parasite in a very different way.

Резюме

Между тем, как до сих пор суперпаразитизм (Superparasitismus) исследовался почти исключительно у солитарных паразитов (Solitärparasiten), (в одном хозяине развивается только одна особь паразита), настоящая работа занимается суперпаразитизмом гregarного паразита (Gregarparasit) (в одном хозяине развиваются больше одной особи). Массовое размножение *Aporia crataegi* (L.) в югозападной Германии в последние годы дало возможность исследовать паразитирование гregarным паразитом *Apanteles glomeratus* (L.). Если яйцекладка самки паразита происходит по теории вероятности, то сила суперпаразитизма зависит от процента паразитирования. Однако фактически получаются отклонения от теоретически исчисленных величин, потому что, во-первых, паразит в состоянии избегать уже паразитированных хозяев и, во-вторых, паразиты находят хозяев в неодинаковом количестве. Суперпаразитизм, вызванный *Apanteles glomeratus*, очень разнообразным образом влияет на колебания густоты популяций хозяев и паразитов.

Literatur

- (Die mit einem * versehenen Arbeiten waren nur im Referat zugänglich)
- ADLER, Zur Biologie von *Apanteles glomeratus* L. Z. wiss. Insektenbiol., 14, 182—186, 1918.
- BACHMAIER, F., Beiträge zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven. Beitr. Ent., 8, 1—8, 1958.

- BLUNCK, H., Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 1. Beitrag: *Mesochorus pectoralis* Ratz. und seine Bedeutung für den Massenwechsel des Kohlweißlings. Z. angew. Ent., 30, 418—491, 1944.
- , Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 3. Beitrag: *Hemiteles simillimus* Taschb. nov. var. *sulcatus*. Kennzeichen und Verhalten der Vollkerfe. Z. angew. Ent., 32, 335—405, 1951.
- , Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 4. Beitrag: *Gelis* cf. *transfuga* Först. Z. angew. Ent., 33, 217—267, 1952a.
- , Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 5. Beitrag: *Hemiteles simillimus sulcatus*. Die Metamorphose. Z. angew. Ent., 33, 421—459, 1952b.
- BLUNCK, H. & WILBERT, H., Über den Ablauf einer Gradation von *Aporia crataegi* L. in Südwestdeutschland und deren Bewirkungsfaktoren. Int. Pflanzenschutzkongreß Hamburg 1957, im Druck.
- BREMER, H., Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. Z. angew. Ent., 14, 254—272, 1929.
- CHAMBERLIN, F. S. & TENHET, J. N., *Cardiochiles nigripes* Vier., an important parasite of the tobacco bud worm, *Heliothis virescens* Fab. J. agric. Res., 33, 21—27, 1926.
- CROSSMAN, S. S., Two important egg parasites of the gipsy moth, *Anastatus bifasciatus* Fonsc. and *Schedius kuvanae* Howard. J. agric. Res., 30, 643—675, 1925.
- DEBACH, P. & SMITH, H. S., The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites. J. econ. Ent., 34, 741—745, 1941.
- , Effects of parasite population density on the change of host and parasite populations. Ecology, 28, 290—298, 1947.
- DOWDEN, P. B., *Rogas unicolor* (Wesm.), a braconid parasite of the satin moth. J. agric. Res., 56, 523—535, 1938.
- EDWARDS, R. L., The host-finding and oviposition behaviour of *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hym., Pteromalidae), a parasite of muscoid flies. Behaviour, 7, Leiden, 88—112, 1955.
- FAHRINGER, J., Opuscula braconologica. Palaearktische Region, 1. Wien, 1928.
- FISKE, W. F., Superparasitism: An important factor in the natural control of insects. J. econ. Ent., 3, 88—97, 1910.
- FLANDERS, S. E., Effect of host density on parasitism. J. econ. Ent., 28, 898—900, 1935.
- , The practical application of biological studies on parasites in biological control. Proc. 6th. Pacif. Sci. Congr. 1939, 4, 373—381, 1940.
- , Oösortption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. Ann. ent. Soc. Amer., 35, 251—266, 1942.
- , Control of sex and sex-limited polymorphism in Hymenoptera. Quart. Rev. Biol., 21, 135—143, 1946.
- , Elements of host discovery exemplified by parasitic Hymenoptera. Ecology, 28, 299—309, 1947.
- GATENBY, J. B., Note on *Apanteles glomeratus*, a Braconid parasite of the larva of *Pieris brassicae*. Ent. mon. Mag., 55, 19—26, 1919.
- GAUSE, G. F., Über einige quantitative Beziehungen in der Insekten-Epidemiologie. Z. angew. Ent., 20, 619—623, 1934.
- *GAUTIER, C., Études physiologiques et parasitologiques sur les lépidoptères nuisibles. Sur quelques faits relatifs aux larves de Pierides. C. R. Soc. Biol. Paris, 81, 197 bis 199, 1918.
- *GÖPFERT, E., Zur Kenntnis einiger Raupenparasiten der Forleule, insbesondere der Tachine *Ernestia rudis* Fall. Mitt. Forstwirtschaft. Forstwiss., 5, 102—131, 1934.
- GRANDORI, R., Contributo all' embriologia e alla biologia dell' *Apanteles glomeratus* (L.) Reinh. Redia, 7, 363—428, 1911.
- HAMILTON, A. G., Miscellaneous observations on the biology of *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae). Ent. mon. Mag., 71, 262—270, 72, 24—27, 1935/36.

- HAVILAND, M. D., The bionomics of certain parasitic Hymenoptera. Proc. Camb. philos. Soc., 21, 27—28, 1922a.
- , On the larval development of *Dacnusa areolaris* Nees (Braconidae), a parasite of Phytomyzinae (Diptera), with a note on certain Chalcid parasites of Phytomyzids. Parasitology, 14, 167—173, 1922b.
- HILL, C. C., *Platygaster hiemalis* Forbes, a parasite of the hessian fly. J. agric. Res., 32, 261—275, 1926.
- IMMS, A. D., Recent advances in entomology. London, 1931.
- JANSEN, M., Über Biologie, Massenwechsel und Bekämpfung von *Adoxophyes orana* Fischer von Roeslerstamm. Beitr. Ent., 8, 291—324, 1958.
- JOHANSSON, A. S., Studies on the relation between *Apanteles glomeratus* L. (Hym., Braconidae) and *Pieris brassicae* (Lepid., Pieridae). Norsk. ent. Tidsskr., 8, 145—186, 1951.
- LLOYD, D. C., A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the Chalcid *Ooencyrtus kuvanae* Howard. Philos. Trans., (B) 229, 275—322, 1939.
- , Host selection by hymenopterous parasites of the moth, *Plutella maculipennis* Curtis. Proc. roy. Soc., (B) 128, 451—484, 1940.
- *LOTKA, A. J., Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
- MACLAGAN, D. S. & DUNN, E., The experimental analysis of the growth of an insect population. Proc. roy. Soc. Edinb., 55, 126—139, 1935.
- MARTELLI, G., Contribuzioni alla biologia della *Pieris brassicae* L. e di alcuni suoi parassiti ed iperparassiti. Boll. Lab. Zool. agr. Portici, 1, 170—224, 1907.
- MARTIN, CH. H. & FINNEY, G., Control of sex ratio in *Macrocentrus ancylovorus*. J. econ. Ent., 39, 286—298, 1946.
- MARTINI, E., Zur Gradationslehre. Verh. dtsh. Ges. angew. Ent. Rostock 1930, 19—26, Berlin, 1931.
- NARAYANAN, E. S. & CHAUDHURI, R. P., Studies on *Stenobracon deesae* (Cam.), a parasite of certain lepidopterous borers of graminaceous crops in India. Bull. ent. Res., 45, 647—659, 1955.
- NARAYANAN, E. S. & SUBBA RAO, B. R., Studies in insect parasitism I—III. Beitr. Ent., 5, 36—60, 1955.
- NICHOLSON, A. J., The balance of animal populations. J. Anim. Ecol., 2, 132—178, 1933.
- NICHOLSON, A. J. & BAILEY, V. A., The balance of animal populations. Part. I. Proc. zool. Soc. Lond., 1935, 551—558, 1935.
- *OLENEV, N. O., Notes on the morphology and biology of *Apanteles glomeratus* Reinh. (Russisch). Défense des Plantes, 2, 377—378, 1925.
- PEMBERTON, C. E. & WILLARD, H. F., Interrelations of fruitfly parasites in Hawaii. J. agric. Res., 12, 285—295, 1918.
- PIERCE, W. D., On some phases of parasitism displayed by insect enemies of Weevils. J. econ. Ent., 3, 451—458, 1910.
- PROPER, A. B., *Eupteromalus nidulans*, a parasite of the brown-tail and satin moth. J. agric. Res., 43, 37—56, 1931.
- SALT, G., Superparasitism by *Collyria calcitrator* Grav. (With an Appendix by R. H. STOR). Bull. ent. Res., 23, 211—216, 1932.
- , Experimental studies in insect parasitism. I. Introduction and technique. II. Superparasitism. Proc. roy. Soc., (B) 114, 450—476, 1934.
- , Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. Proc. roy. Soc., (B) 117, 413—435, 1935.
- , Experimental studies in insect parasitism. IV. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. J. exp. Biol., 13, 363—375, 1936.
- , Experimental studies in insect parasitism. V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. roy. Soc., (B) 122, 57—75, 1937.

- SCHNEIDER, F., Einige physiologische Beziehungen zwischen Syrphidenlarven und ihren Parasiten. Z. angew. Ent., **33**, 150—162, 1952.
- SCHWERDTFFEGGER, F., Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Z. angew. Ent., **28**, 254—303, 1941.
- , Die Waldkrankheiten, 2. Aufl. Hamburg & Berlin, 1957.
- SIMMONDS, F. J., The occurrence of superparasitism in *Nemeritis canescens* Grav. Rev. canad. Biol., **2**, 15—58, 1943.
- , Superparasitism by *Spalangia drosophilae* Ashm. Bull. ent. Res., **47**, 361—376, 1957.
- SMIRNOV, E. & WLADIMIROV, M., Studien über die Vermehrungsfähigkeit der Pteromalide *Mormoniella vitripennis* Wlk. Z. wiss. Zool., **145**, 507—522, 1934.
- SMITH, H. S., An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects. J. econ. Ent., **9**, 477—486, 1916.
- , The role of biotic factors in the determination of population densities. J. econ. Ent., **28**, 873—898, 1935.
- , Insect populations in relation to biological control. Ecol. Monogr., **9**, Durham, 311—320, 1939.
- SMITH, K. M., A text book of agricultural Entomology. Cambridge, 1931.
- SPENCER, H., Biology of the parasites and hyperparasites of Aphids. Ann. ent. Soc. Amer., **19**, 119—157, 1926.
- SPEYER, W., Entomologie. Mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Ökologie und Gradationslehre der Insekten. Dresden & Leipzig, 1937.
- STEIN, E., Untersuchungen über Biologie, Massenwechsel und Bekämpfung der Kohlmottenschildlaus, *Aleurodes proletella* L. Im Druck.
- STELLWAAG, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Beih. Z. angew. Ent., Nr. 6, 1921.
- STÜBEN, M., Zur Biologie der Chalcidide *Encarsia tricolor*. Biol. Zbl., **68**, 413—429, 1949.
- THOMPSON, W. R., Théorie de l'action des parasites entomophages. Les formules mathématiques du parasitisme cyclique. C. R. Acad. Sci. Paris, **174**, 1201—1204, 1922a.
- , Étude mathématique de l'action des parasites entomophages. Durée du cycle parasitaire et accroissement de la proportion d'hôtes parasités. C. R. Acad. Sci. Paris, **174**, 1433—1435, 1922b.
- , Étude de quelques cas simples de parasitisme cyclique chez les insectes entomophages. C. R. Acad. Sci. Paris, **174**, 1647—1649, 1922c.
- , Théorie de l'action des parasites entomophages. Accroissement de la proportion d'hôtes parasités dans le parasitisme cyclique. C. R. Acad. Sci. Paris, **175**, 65—68, 1922d.
- , La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard. Ann. Fac. Sci. Marseille, **2**, 69—89, 1924.
- , On the effect of random oviposition on the action of entomophagous parasites as agents of natural control. Parasitology, **21**, 180—188, 1929.
- THOMPSON, W. R. & PARKER, H. L., The morphology and biology of *Eulimneria crassifemur*, an important parasite of the European corn borer. J. agric. Res., **40**, 321—345, 1930.
- *VARLEY, G. C., On the search for hosts and the egg distribution of some Chalcid parasites of the Knapwell gall-fly. Parasitology, **33**, 47—66, 1941.
- *VOLTERRA, V., Una teoria matematica sulla lotta per l'esistenza. Scientia, **41**, Bologna, 85, 1927.
- WALKER, M. G., A mathematical analysis of superparasitism by *Collyria calcitrator* Grav. Parasitology, **29**, 477—503, 1937.
- WHEELER, E. W., Some braconids parasitic on Aphids and their life-history (Hym.). Ann. ent. Soc. Amer., **16**, 1—29, 1923.
- WILBERT, H., Über die Wirksamkeit solitärer und gregarer Parasiten. Ztschr. Pflanzenkrankh., **65**, 661—673, 1958.
- ZWÖLFER, W., Zur Theorie der Insektenepidemien. Biol. Zbl., **50**, 724—759, 1930.