

Deutsches Entomologisches Institut
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Eberswalde

HELMUT SCHIEFERDECKER

Der Gregärparasitismus von *Trichogramma*

(Hymenoptera: Trichogrammatidae)

Mit 17 Textfiguren

Der Begriff des Gregärparasitismus (gregarious parasitism) beinhaltet nach BACHMAIER (1958), daß das Parasitenweibchen dasselbe Wirtsindividuum obligatorisch mit mehreren Eiern belegt, so daß dieses gleichzeitig durch mehrere Parasitenlarven derselben Art befallen wird. Der Parasitismus bei Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* ist wesentlich komplizierter, als dies zuerst den Anschein hat. Diese winzigen Erzwespen stehen bezüglich Verhalten und Leistung in einem so vielfältig differenzierten Abhängigkeitsverhältnis zum gesamten Umweltkomplex, daß hier nur einige Aspekte des parasitären Verhaltens behandelt werden können, darunter auch einige, die nicht zum Gregärparasitismus im engeren Sinne gehören (wie Superparasitismus, Multiparasitismus und andere.

Zur Klärung der untersuchten Wechselwirkungen innerhalb des Beziehungsgefüges von Wirt und Parasit wurden die in der Ökologie üblichen Methoden des analytischen Labor-experimentes angewendet. Das Hantieren mit derart extrem kleinen Untersuchungsobjekten wie *Trichogramma* erfordert besondere Übung und je nach Versuchsziel spezielle Methoden. Durch die Verwendung sehr kleiner Zuchtgefäße (siehe QUEDNAU 1957) entsteht der Vorteil, größere Versuchsserien auf kleinem Raum unterzubringen und somit unter gleichen Bedingungen einen hohen Wiederholungs- und Signifikanzgrad zu erreichen. Das Isolieren von Einzelweibchen wurde im Lichtkasten durch sinngemäße Ausnutzung der positiven Phototaxis vorgenommen, wodurch langwierige Umsetzungen mit Borsten oder Pinseln (KENNEL-HECKEL 1963) sich erübrigten. Das vorsichtige Anstoßen der im Lichtkasten senkrecht emporlaufenden Parasiten bewirkt, daß diese blitzschnell und unbeschädigt in ein schräg darunter gehaltenes Gläschen mit den Maßen 5 × 40 mm springen.

Bei der Wiedergabe der ermittelten Befunde in der vorliegenden Arbeit wurde weitgehend auf Tabellen verzichtet und die Form von Diagrammen gewählt, wie dies SCHWERDTFFEGER (1963) für die Darstellung ökologischer Untersuchungsergebnisse fordert. Hierdurch kann der Text äußerst knapp gehalten werden.

Sowohl im Text als auch in den Figurenlegenden werden die Hauptabiotika Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Licht angegeben in °C, % relative Feuchte und Lichtstunden/Dunkelstunden. DL bedeutet Dauerlicht, DD Dauerdunkelheit.

Um die ermittelten Eigenarten der infraspezifischen Formen von *Trichogramma* zu kennzeichnen, wird neben dem Artnamen (Nomenklatur nach QUEDNAU 1960) auch unsere jeweilige Stamm-Nr. angegeben. Im Anschluß an eine andere Publikation folgt eine Stammliste mit einer Charakterisierung dieser Provenienzen.

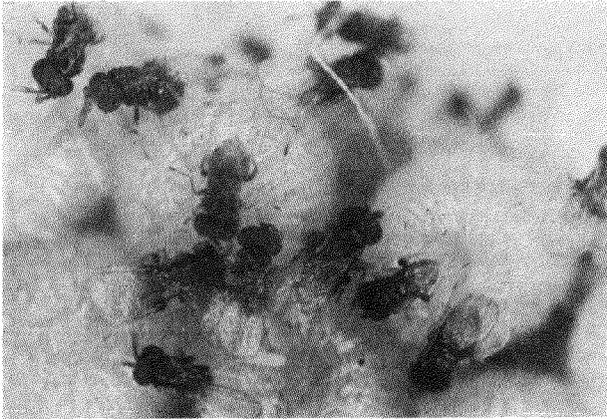


Fig. 1. Mehrere ♀♀ von *Trichogramma evanescens* WESTWOOD stechen zugleich jeweils ein Noctuiden-Ei an

Die *Trichogramma*-Arten als potentiell außerordentlich polyphage Insekten parasitieren bekanntlich geeignete Eier unterschiedlichster Größe. Als Extreme seien die Eier von *Sitotroga cerealella* OLIVIER (1 g = 50 000 Stück) und *Dendrolimus pini* LINNÉ (1 g = 245 Stück) genannt. Ein *Dendrolimus*-Ei wiegt ca. das 200fache eines *Sitotroga*-Eies, und beide dienen unter geeigneten Bedingungen als Entwicklungssubstrat für *Trichogramma*. Seit langem ist bekannt, daß aus einem *Sitotroga*-Ei stets nur ein Parasit schlüpft, wogegen größere Insekteneier in der Regel mehreren Parasiten die Entwicklung ermöglichen (aus einem *Dendrolimus pini*-Ei schlüpften bei uns bis 124 Exemplare von *Tr. embryophagum* HARTIG). Die dabei auftretenden Korrelationen bei diesem Übergang vom scheinbaren Solitär- zum obligatorischen Gregärparasitismus wurden näher untersucht, da sie erhebliche Bedeutung für das Verständnis des Parasitismus bei *Trichogramma* besitzen. Große Wirtseier entlassen unter gleichen Versuchsbedingungen in der Regel mehr und größere Parasiten als kleine Wirtseier. Diesbezügliche quantitative Angaben sowie zum Problem der Wirtseignung allgemein siehe bei SCHIEFERDECKER 1965 b.

Die verwendeten Eier von *Arctia caja* LINNÉ, *Barathra brassicae* LINNÉ, *Dendrolimus pini* LINNÉ und *Sitotroga cerealella* OLIVIER waren für die jeweiligen *Trichogramma*-Arten in jedem Falle vollständig geeignete Wirte. Das Problem des unvollständigen Parasitismus nach QUEDNAU (1956) wird bei den vorliegenden Untersuchungen nicht behandelt.

Ebenso kann in diesem Beitrag nicht auf imaginale Verhaltensänderungen in Abhängigkeit vom vorhergehenden Wirtssubstrat (MAYER & QUEDNAU 1959) eingegangen werden.

In großen Wirtseiern muß *Trichogramma* obligatorisch als Gregärparasit auftreten, wenn die Entwicklung der abgelegten Eier gewährleistet werden soll. Nicht von den Parasitenlarven aufgezehrte flüssige Wirtsinhaltsstoffe wirken letal. Im *Arctia caja*-Ei beträgt das Minimum zwei bis drei und im *Dendrolimus pini*-Ei vier bis zehn entwicklungsfähige Parasiteneier pro Wirtsei (Fig. 12 und 14). EIDMANN (1934) gibt für ein erfolgreiches Schlüpfen von *Tr. embryophagum*

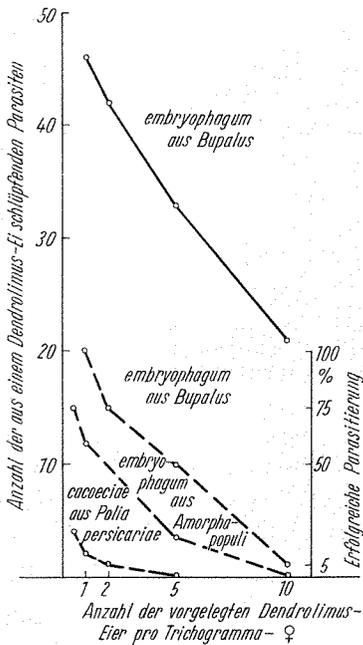


Fig. 2. Parasitierung und Nachkommenzahl in Abhängigkeit von der Anzahl vorgelegter *Dendrolimus pini*-Eier

HARTIG (bei ihm „*Tr. evanescens*“) aus *Panolis flammea* SCHIFFERMÜLLER mindestens drei Parasiten pro Ei an. Figur 2 zeigt im unteren Abschnitt die Wahrscheinlichkeit der erfolgreichen Parasitierung, das heißt die Entwicklung der Parasiten bis zum Schlupf in Abhängigkeit von der Zahl vorgelegter *Dendrolimus*-Eier pro isoliertes Weibchen. Werden fünf und zehn Eier vorgelegt, verteilt sich der Eivorrat dieses einen Weibchens so, daß hier die gegenseitige Förderung als Gegenteil der intraspezifischen Konkurrenz zurücktritt und nur wenige *Dendrolimus*-Eier mit relativ und absolut geringer Parasitendichte (hierunter wird im vorliegenden Beitrag stets die Zahl der aus einem Wirtsei schlüpfenden Parasiten verstanden) erfolg-

reich vernichtet werden. Extrem große Spinnereier können deshalb in der Praxis nur durch ein Überangebot vitaler Parasiten einer bestimmten Größe (Relation Legebohrerlänge — Choriondicke als Moment der Wirtseignung) erfolgreich bekämpft werden. Hier sind größere Eiparasiten der Gattungen *Telenomus* und *Ooencyrtus* weitaus wirkungsvoller.

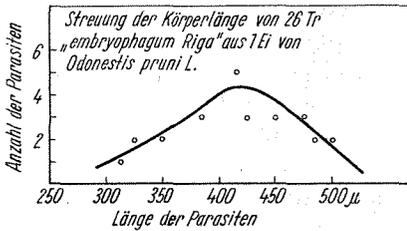
Eine ähnliche Fragestellung zum Gregärparasitismus von *Tr. embryophagum* an *Dendrolimus* (Eltern schlüpfen ebenfalls aus *Dendrolimus*) ergab unter anderem (siehe Tab. 1), daß bei insgesamt 6 ♂♂/28 ♀♀ als Ausgangsmaterial nur 2 ♀♀ unbefruchtet blieben. 1 ♂ konnte somit innerhalb von 24^h mindestens 3,5 ♀♀ erfolgreich mit den zur Geschlechtssteuerung benötigten Spermien versorgen. Der Sexualindex der Nachkommen betrug wiederum 34/66.

8 ♀♀ der gleichen Herkunft wurden jeweils einzeln frische *Bupalus*-Eier im Überschuß vorgelegt. Die Fruchtbarkeit an diesem Wirt war deutlich geringer: Adaptation 8/8; von den *Bupalus*-Eiern wurden im Mittel 15,3 (Min. 11; Max. 19) parasitiert, die Nachkommenzahl/♀ betrug im Mittel nur 43,3 (Min. 36; Max. 53), die Parasitendichte/Ei im Mittel nur 2,83 (Min. 2,3; Max. 4,8).

Wird das Minimum der Parasitendichte unterschritten, dann bleiben flüssige Bestandteile des Wirtseies übrig, die eine normale Verpuppung verhindern. Über ähnliche Beobachtungen an der Encyrtide *Diversinus smithi* COMP. berichtet FRANZ (1960). Im Grenzbereich um das Minimum entwickeln sich extrem große physogastrische Tiere mit längerer Entwicklungsdauer und oftmals geringerer Schlupf- und Lebensfähigkeit (Fig. 10 D).

Tabelle 1

Zugabe zu 1 ♀ in Einzelzucht von:	1 <i>Dendrolimus</i> - Ei/♀	5 <i>Dendrolimus</i> - Eier/♀
Parasiten		
Adaptation (Wirtsannahme durch ♀)	9/10	10/10
Nachkommen/♀: Minimum	20	36
Maximum	60	121
Mittel	44	82
davon in Diapause	(8)	(39)
Eier		
Erfolgreiche Parasitierung	90%	68%
Eier mit Non-Diapause-Parasiten	63% (54 Par./Ei)	38% (30 Par./Ei)
Eier mit partieller Diapause	25% (30 Par./Ei)	21% (24 Par./Ei)
„nur“ Diapause-Parasiten	12% (17 Par./Ei)	41% (19 Par./Ei)



Die großen Wirtseier entlassen im allgemeinen auch große Parasiten mit hoher Vitalität und Fruchtbarkeit, aber oftmals graduell sehr verschiedener Größe (Fig. 3).

Fig. 3. Geschwister aus dem gleichen Wirtsei besitzen meist sehr unterschiedliche Körpergröße

Die Trichogrammen vermögen wie zahlreiche Schlupfwespen bereits belegte Wirte durch repellent wirkende (aber wasserlösliche) Duftspuren zu erkennen und damit eine nochmalige Belegung in der Regel zu verhindern. Diese Wirte werden unter Laborbedingungen dann nicht mehr gemieden, wenn das Verhältnis der Zahl der Parasitenweibchen multipliziert mit der Expositionszeit zur Wirtszahl ungünstig wird (siehe Fig. 1, 4, 5 und 6).

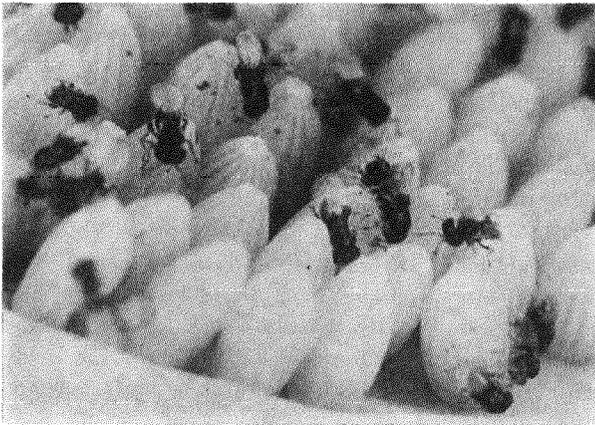


Fig. 4. *T. evanescens* WESTWOOD auf *Pieris brassicae*-Gelege im Laboratorium

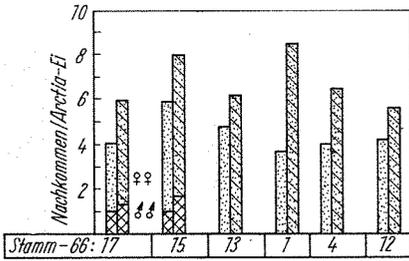


Fig. 5. Beeinflussung der Parasitendichte durch hohes oder niederes Angebot von Wirtseiern bei verschiedenen *Trichogramma*-Stämmen (erste Säule = 100 *Arctia*-Eier: 10 ♀♀; zweite Säule = 50 *Arctia*-Eier: 10 ♀♀)

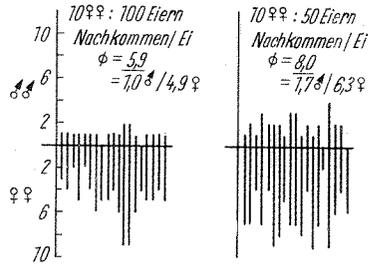


Fig. 6. Parasitendichte und Sexualindex bei *Tr. semblidis* AURIVILLIUS (Stamm 15) in jeweils einem *Arctia*-Ei

Je 10 ♀♀ von *Tr. cacociae* MARCHAL (Stamm V/64) wurden in Einzelhaltung je 20, 15, 10, 5 und 1 Ei von *Barathra brassicae* vorgelegt. Mit abnehmender Wirtszahl stieg das relative Parasitierungsprozent der Eier; es sank damit der Anteil vertrockneter Eier beziehungsweise der mit erfolgreichem Schlupf der Eilarven, jedoch auch deutlich die Zahl der vernichteten Eier/♀ (Tab. 2).

Tabelle 2

Vorlage Eier/♀	Bonitierung: <i>Barathra</i> -Eier in %			parasitierte Eier/♀
	parasitiert	vertrocknet	Larven geschlüpft	
20	31	59	10	6,7
15	37	60	3	6,2
10	50	48	2	4,9
5	57	43	—	3,5
1	70	30	—	1,0

Bei überbelegten *Sitotroga*-Eiern (vier und mehr *Trichogramma*-Eier pro *Sitotroga*-Ei) wird aus dem Gregär-extremer Superparasitismus: Es schlüpft kein Parasit mehr.

Bei größeren Wirtseiern sprechen wir erst dann von Superparasitismus, wenn das Optimum der Parasitendichte überschritten wird, so daß dann kleine und wenig vitale Parasiten schlüpfen.

Der Superparasitismus stellt somit eine über das übliche und optimale Maß hinausgehende Parasitierung des Wirtseies dar. Diese „gewissermaßen biologische Fehlleistung des Parasiten“ (nach FRANZ 1960) ist im Freiland relativ selten zu beobachten (Fig. 7), spielt aber bei Massenzuchtbedingungen eine oft entscheidende Rolle. Durch diesen Superparasitismus treten hier sogenannte „degenerierte“ Tiere auf (richtiger wäre dafür der Ausdruck „domestiziert“ angebracht). Da bei Nahrungsmangel im Wirtsei die Männchen auf Grund ihrer geringen minimalen Körpergröße der intraspezifischen Konkurrenz und damit dem Selektionsdruck offenbar besser als die Weibchen gewachsen sind,

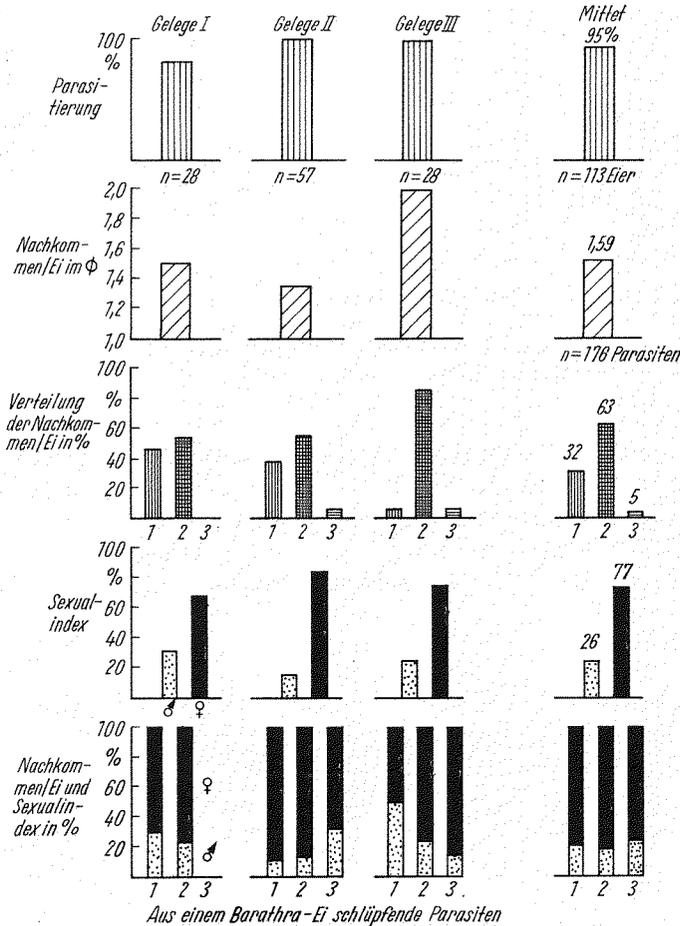


Fig. 7. Schlupfanalyse einiger im Freiland durch *Tr. evanescens* WESTWOOD parasitierter Gelege von *Barathra brassicae* LINNÉ (Ausgangsmaterial für Stammzucht Nr. 36)

verschiebt sich der Sexualindex häufig bis zum völlig unnormalen Männchenüberschuß. Diese massenhaft vorhandenen und ständig Kopulationen versuchenden Männchen stören die Weibchen erheblich bei der Eiablage, woraus wiederum eine geringe mittlere Fruchtbarkeit und unter Umständen bei den arrhenetoken Formen das weitgehende Fehlen von Männchen in der nächsten Generation resultiert.

Die im Freiland ermittelten Parasitendichten liegen jeweils im biologischen Optimum, zum Beispiel bei *Barathra brassicae* 1,56 (Fig. 7) 2–4 (KOVALEVA 1956), bei *Dendrolimus pini* 18 bis maximal 39 (Durchschnitt = 33) (RYVKIN 1952).

Daß die Parasiten offenbar die Fähigkeit besitzen, die abgelegte Eizahl mit der Größe des Wirtseies zu korrelieren, muß erstaunlich erscheinen, ist jedoch auch von anderen entomophagen Hymenopteren bekannt (*Pleurotropis parvulus* FERRIERE an *Promecotheca reichii* BALY nach TAYLOR 1937). Anstichzeit-Ermittlungen, bei denen ein belegtes Ei nach der Parasitierung sofort isoliert wurde, ergaben bereits beim Vergleich der mittleren Anstichzeiten deutliche graduelle Unterschiede.

Die Zeit, die ein frisch geschlüpftes Parasitenweibchen (aus *Arctia* oder *Barathra*) bei 20 °C, 60–70%, Licht zum Anstechen auf einem Ei verbrachte, betrug bei *Arctia*-Eiern im Mittel (n = 74) 25,7 (Min. 6; Max. 64) Minuten. Es schlüpften im Mittel 4,4 Parasiten/Ei.

Zum Anstechen der großen *Dendrolimus*-Eier benötigten die Parasiten unter gleichen Bedingungen wie oben im Mittel (n = 32) 91 (Min. 18; Max. 153) Minuten. Es schlüpften aus diesen Eiern im Mittel 28,6 Parasiten/Ei (Min. 16; Max. 40). In diese Auswertungen wurden nur die Wirtseier einbezogen, aus denen später tatsächlich Trichogrammen geschlüpft waren, damit Probeanstiche ohne Eiablage ausgeschieden werden konnten.

Es ist erstaunlich, daß somit ein *Trichogramma*-Weibchen in 153 Minuten bis zu 40 entwicklungsfähige Eier ablegen kann! (Polyembryonalismus kommt bei *Trichogramma* nicht vor).

Dies alles zeigt, daß bei weitem keine wahllose Eiablage — etwa im Überschuß — erfolgt und die Zahl der schlüpfenden Parasiten also nicht allein von der zur Verfügung stehenden Nahrungssubstanz und der sich ergebenden intraspezifischen Konkurrenz abhängt. Große Parasiteneier werden unter Streßbedingungen im Labor allerdings oft zugleich von mehreren Parasiten angestochen (Fig. 1 und 4), so daß hierdurch solche Extreme wie 19 geschlüpfte *Tr. cacociae* pro *Arctia*-Ei und 124 *Tr. embryophagum* pro *Dendrolimus*-Ei sich erklären lassen (siehe dazu auch Fig. 5).

Interessant und wichtig ist bei arrhenotok parthenogenetischen Formen die Fähigkeit, die Ablage befruchteter und unbefruchteter Eier pro Wirtsei zu steuern (Fig. 6, 8).

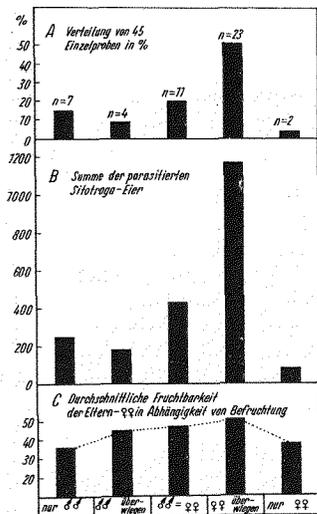


Fig. 8. Verteilung der Geschlechter bei einer Fruchtbarkeitsanalyse von *Tr. evanescens* WESTWOOD (Stamm 2) und einem Sexualindex von 37/63 der Elterngeneration

Sind genügend Wirtseier vorhanden, beträgt der Sexualindex 1/4 pro *Arctia*-Ei. Dies gewährleistet einen konstanten Sexualindex der Population. Zahlreiche Erhebungen ergaben unter optimalen Bedingungen einen über viele Generationen meist nur gering schwankenden artspezifischen und teilweise sogar formspezifischen Sexualindex von 34/66 bis 10/90.

Dabei ist 1 ♂ von *Tr. embryophagum* in der Lage, bis 7 ♀♀ erfolgreich zu befruchten, wie experimentell nachgewiesen werden konnte. Dies wird durch das besondere Verhalten der Männchen aller *Trichogramma*-Arten begünstigt, nach dem Schlupf sofort — sogar noch vor dem Straffen und Spannen der Flügel — eifrig an den Schlupflöchern auf den Eigelegen zu warten, um die Weibchen meist unmittelbar beim Schlüpfen zu begatten.

In dieser Lebensphase reagieren sie im Gegensatz zu den Weibchen nicht auf negativ geotaktische beziehungsweise positiv phototaktische Reize. Dieses unterschiedliche Verhalten ist bei Erhebungen zum Sexualindex frisch geschlüpfter Proben im Labor zu berücksichtigen, da man beim normalen Ausleseverfahren durch Licht sonst viel zu geringe Männchenwerte erhält. Günstig ist dieses unterschiedliche Verhalten beim Ansetzen von Fruchtbarkeitsanalysen: Beim sinngemäßen Anwenden der Phototaxis sammeln sich im Auslesekasten die Weibchen zuerst am Licht.

Genauere Untersuchungen zum Sexualindex in Abhängigkeit von der Parasitierungsfolge (Fig. 9) zeigten auch, daß die begatteten Weibchen nicht zuerst etwa ausschließlich befruchtete und erst nach Verbrauch des Spermiovorrates unbefruchtete Eier ablegen. Ganz im Gegenteil werden in den ersten Lebenstagen relativ mehr unbefruchtete (männlich determinierte) Eier als in den letzten Lebenstagen abgelegt.

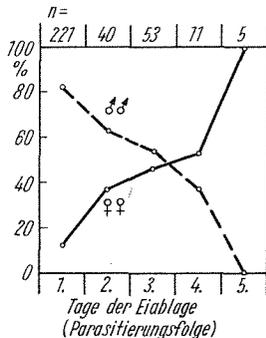


Fig. 9. Veränderung des Sexualindex bei *Tr. embryophagum* HARTIG (Stamm 35) in Beziehung zur Parasitierungsfolge in *Arctia caja* LINNÉ

In vielen Einzeluntersuchungen an den verschiedensten Wirtseiern sowohl im Laborversuch als auch aus Freilandermittlungen ergab sich eine bestimmte Relation im Sexualindex der Nachkommen pro Wirtsei: ein Männchen plus mehrere (von der Wirtseigröße abhängige Anzahl) Weibchen. Zwei und mehr Männchen aus einem Ei vom *Barathra*-, *Pieris*- oder *Arctia*-Typ sind bei genügend vorhandenen Wirtseiern äußerst selten, treten jedoch unter Zwangsbedingungen häufiger auf (Fig. 6).

Eine Ausnahme bilden selbstverständlich die von unbefruchteten Weibchen bestifteten Wirtseier, aus denen sich nur Männchen entwickeln. Diese Dichten pro Wirtsei befinden sich jedoch durchaus in vergleichbaren Relationen mit Eiern normaler bisexueller Belegung.

Eine häufige Zahl unbefruchteter Weibchen im Freiland wurde zum Beispiel dann beobachtet, wenn *Tr. embryophagum* aus Einzeleiern, Eizeilen geringer Länge oder nur gering parasitierten Eizeilen von *Bupalus piniarius* aus dem Kiefernwald stammten. Hier greifen gradologisch bedingte Populationseigenschaften bei der Eiablage der Wirte (geringe Eizeilenlänge) oder abiotische beziehungsweise biotisch wirksame Umweltkomponenten (geringe Parasitierung der Eizeilen infolge Wind, Niederschlag, geringe Temperatur beziehungsweise geringe Größe des vorhergehenden Zwischenwirtes von *Trichogramma*) direkt und steuernd auf die Populationshöhe der nächsten Parasitengeneration ein.

Der im Gregärparasitismus allgemein enthaltene Vorteil, daß sich die Geschlechter finden, wird bei *Trichogramma* im allgemeinen noch dadurch unter-

stützt, daß bevorzugt Eigelege und viel weniger Einzeleier von den einzelnen Arten im Biotop aufgesucht werden. Eine Begattung der entwickelten Imagines bereits im Wirtsei, wie sie FRANZ (1960) für den Gregärparasitismus bei *Melittoba acasta* WLK. (Chalcioidea, Eulophidae) anführt, wurde bei *Trichogramma* noch nicht beobachtet.

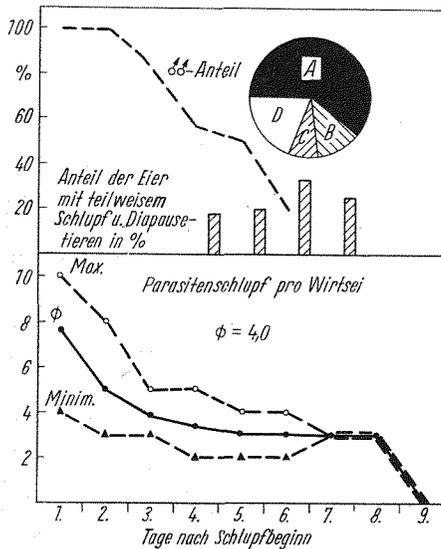


Fig. 10. Parasitierungsdichte und endogene Diapause bei *Tr. embryophagum* HARTIG (Stamm 35) in Abhängigkeit von der — hier nicht unterschiedenen — Parasitierungs- und Schlupffolge (21 °C, 65%, 18/6; A—D siehe Text)

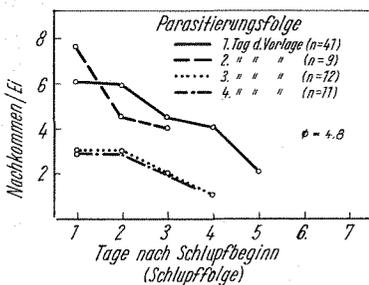


Fig. 11. Parasitierungsdichte bei *Tr. embryophagum* HARTIG (Stamm 35) in Abhängigkeit von Parasitierungs- und Schlupffolge (24 °C, 70%, 18/6)

Nicht nur die Parasitierungsfolge (Fig. 10), sondern diese noch modifizierend ist auch die Schlupffolge korreliert mit der Parasitendichte (Fig. 11). Selbst bei einer Vorlagezeit von nur drei Stunden, nachträglich peinlich genauem Entfernen der Parasiten und Isolierung der einzelnen Eier zeigt sich eine eindeutige Entwicklungs- und Schlupfverzögerung bis zu vier Tagen bei den Eiern, die eine geringe Parasitendichte aufweisen. Dies ist bedingt durch die größere zu verbrauchende Nahrungsmenge pro Parasitenlarve (siehe oben).

Die Leistungsfähigkeit der Nachkommen aus Wirtseiern mit geringer Parasitendichte (wenige große Exemplare) im Vergleich mit denen aus großer Parasitendichte (viele kleine Parasiten) zeigt Figur 12. Die für die Gesamtfertbarkeit (gemessen an *Sitotroga*) optimale Parasitendichte der *Arctia*-Eier

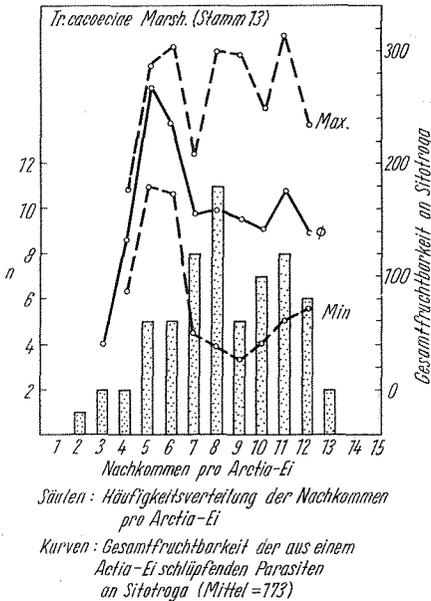


Fig. 12. Die optimale Parasitierungsdichte im *Arctia*-Ei, gemessen an der Gesamtfruchtbarkeit der jeweils aus einem Ei schlüpfenden Parasiten (21–24°C, 60–80%, 18/6)

liegt bei fünf Nachkommen/Ei und damit weder bei den Riesenformen noch bei den bereits fast an *Sitotroga*-Herkünfte erinnernden Zwergweibchen von zehn bis zwölf Parasiten pro *Arctia*-Ei. WILBERT (1965) kam bei allometrischen Untersuchungen an *Aphelinus semiflavus* HOWARD ebenfalls zu der Schlussfolgerung, daß Weibchen mittlerer Größenklassen die relativ höchste Nachkommenzahl erzielen.

Eines der interessantesten Ergebnisse bei den Parasitendichteuntersuchungen am *Arctia*- und *Dendrolimus*-Ei war die auffällige Korrelation zwischen Parasitendichte und Auftreten von endogener Diapause bei einigen *Tr. embryophagum*-Stämmen (Nr. 35 und 38). Diese Art neigt sowohl im Freiland in *Bupalus piniarius*, *Dendrolimus pini* und *Bhyacionia buoliana* als auch im Labor unter ausgesprochenen Langtagsbedingungen (über 20 °C, mindestens 16/8) zur Diapause eines bestimmten Teiles der Population. Dabei tritt sowohl partielle Diapause (aus einem Ei schlüpfen in durchgehender Entwicklung Imagines, während gleichzeitig ein Teil auf dem typischen Stadium der Diapauselarven verharrt) als auch totale Diapause auf.

Die Mittelwertberechnungen ergaben, daß unter gleichen Bedingungen hohe Parasitendichten pro Wirtsei Non-Diapausetiere ergeben, hingegen bei mittleren Dichten vorzugsweise partielle und bei geringen Dichten sehr häufig totale Diapause aller im Ei vorhandenen Parasitenlarven ermöglicht wird.

Tabelle 3
Diapauseneigung und Anzahl der im Mittel pro Wirtsei enthaltenen Parasitenlarven

Diapause	<i>Arctia caja</i>	<i>Dendrolimus pini</i>
totale	6,0	19,6
partielle	8,2	24,2
ohne	8,7	30,0

Diese Regel gibt im Mittel nur die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Diapause an, die Übergänge sind fließend und variabel (Fig. 13, 14 und 15).

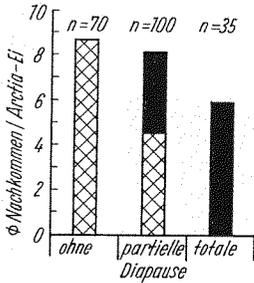


Fig. 13.

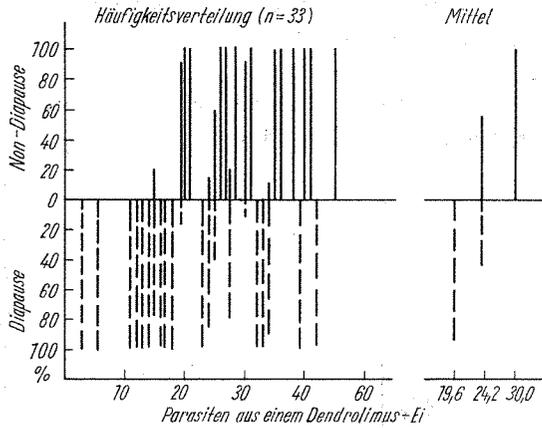


Fig. 14.

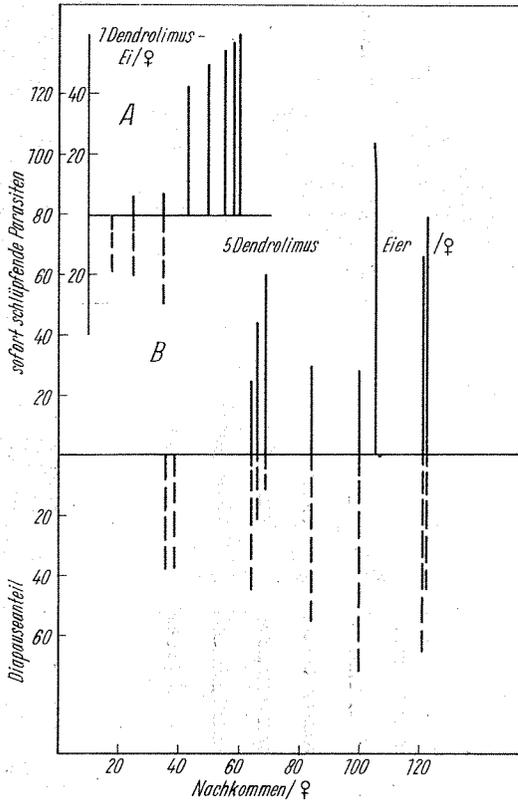


Fig. 15. Diapause und Parasitendichte von *Tr. embryophagum* HARTIG (Stamm 35) bei Vorlage von je 1 beziehungsweise je 5 *Dendrolimus*-Eiern/φ (20–24 °C, 60 bis 80%, 18/6)

Fig. 13. Diapause und Parasitendichte im *Arctia*-Ei bei *Tr. embryophagum* HARTIG (Stamm 35) im Mittelwert dargestellt. Begleitbedingungen: 20–24 °C, 60–80%, 18/6

Fig. 14. Diapause und Parasitendichte von *Tr. embryophagum* HARTIG (Stamm 35) bei Vorlage von je 5 *Dendrolimus*-Eiern/φ in %. (21 °C, 60%, 18/6)

Dieses Phänomen kann einleuchtend damit erklärt werden, daß Diapause-larven über das Existenzminimum sofort schlüpfender Exemplare hinaus zusätzliche Nährstoffe für den Diapausestoffwechsel benötigen, so daß hier die Parasitendichte die anderen bekannten Diapauseinduktoren (Licht, Temperatur) zusätzlich modifiziert.

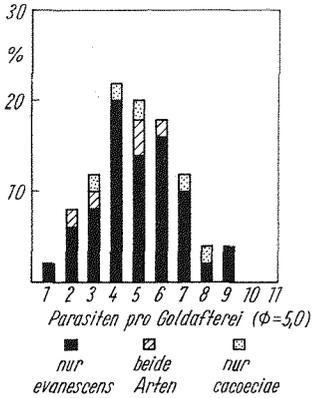


Fig. 16. Multiparasitismus von *Tr. evanescens* WESTWOOD (Stamm 2) und *Tr. cacociae* MARCHAL (Stamm 12) in den gleichen Eiern von *Euproctis chrysorrhoea* LINNÉ. (Säulen = Häufigkeitsverteilung der Parasitendichte; 24 °C, 60%, 18/6)

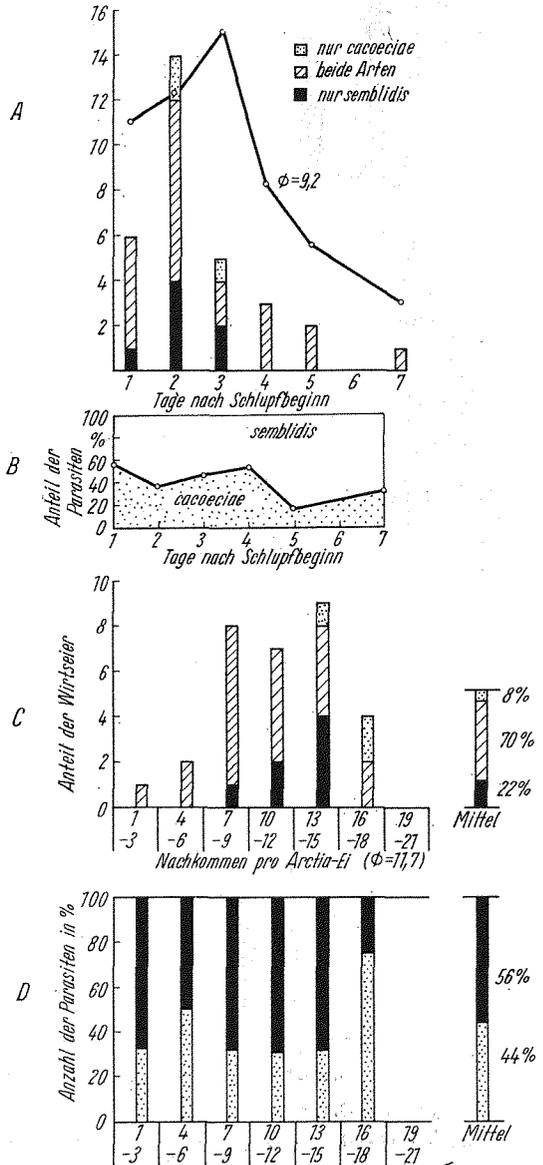


Fig. 17. Multiparasitismus von *Tr. cacociae* MARCHAL (Stamm 1) und *Tr. semblidis* AURIVILLUS (Stamm 15) in *Arctia caja* LINNÉ (24^h Vorlage bei 21 °C, 60%, 18/6; A—D siehe Text)

Figur 10 zeigt das Auftreten von partieller Diapause erst ab 4. Tag der Parasitierung von *Arctia*, als die Parasitendichte sowohl in Minimum, Maximum als auch im Mittel abgenommen hatte. Das Kreisdiagramm enthält den absoluten Anteil der Eier ohne Diapause ($A = 58\%$), mit totaler Diapause ($B = 14\%$), mit partieller Diapause ($C = 8\%$) und mit vertrockneten beziehungsweise physogastrischen Parasiten ($D = 20\%$).

Im Zusammenhang mit dem obligatorischen Gregärparasitismus von *Trichogramma* in großen Wirtseiern wurde untersucht, ob sich zur gleichen Zeit auch mehrere Arten im gleichen Wirtsei entwickeln können (Multiparasitismus nach BACHMAIER 1958).

Figur 16 zeigt den Schlupf von *Tr. evanescens* und *Tr. cacoeciae* aus den gemeinsam parasitierten Eiern von *Euproctis chrysorrhoea* LINNÉ. In den meisten Fällen war hier die Art *Tr. evanescens* überlegen, nur aus wenigen Eiern schlüpften beide Arten zusammen beziehungsweise *Tr. cacoeciae* allein. Dies liegt vermutlich hauptsächlich an dem höheren Fruchtbarkeitspotential der *Tr. evanescens*-Weibchen gegenüber der niederen mittleren Fruchtbarkeit der in gleicher Menge zugegebenen *Tr. cacoeciae*-Weibchen. Hinsichtlich der von 1 bis 9 reichenden Parasitendichte war keine Korrelation zugunsten einer der beiden Arten festzustellen.

In einem anderen Versuch (Fig. 17) wurde die Weibchenmenge beider Arten so groß gewählt, daß jedes Ei parasitiert werden konnte und beide Arten insgesamt das gleiche Fruchtbarkeitspotential besaßen. Das Mittel der insgesamt schlüpfenden Parasiten (Fig. 17 D) ergab ein nur geringes Überwiegen von *Tr. semblidis* gegenüber *Tr. cacoeciae*. Hinsichtlich der Schlupfstreuung und Besiedlungsdichte (Fig. 17 A, B) gab es keine wesentlichen Unterschiede. Insgesamt schlüpften aus 8% aller Eier nur *Tr. cacoeciae*, aus 22% nur *Tr. semblidis* und aus 70% beide Arten zusammen. Nach beendetem Schlupf wurden alle Eier aufpräpariert. Gegenüber anderen Versuchsreihen ergab sich kein erhöhter Anteil abgestorbener beziehungsweise verkümmelter Puppen oder Imagines, der durch interspezifische Konkurrenz zu begründen wäre.

Insgesamt kann man schlußfolgern, daß Multiparasitismus mehrerer *Trichogramma*-Arten in großen Wirtseiern ohne Schwierigkeit möglich ist, solange genügend Nahrungssubstrat vorhanden ist. Wenn der Nahrungsfaktor ins Minimum gerät, sind die „schwarzen“ Arten auf Grund ihrer rascheren Gesamtentwicklung den „gelben“ Arten unter Laborbedingungen offenbar leicht überlegen.

Zum vollständigen Verständnis der Figuren und Tabellen sei zum Abschluß ein Index angefügt, der alle hier behandelten Teilgebiete des Parasitismus umfaßt, die in Abhängigkeit zur Parasitendichte stehen.

Index

Diapause	Fig. 10, 13, 14, 15, Tab. 1, 2
Körperlänge	Fig. 3
Gesamtfruchtbarkeit	Fig. 12
Wirtseiert	Fig. 7, Tab. 2 (<i>Barathra</i>); Fig. 16 (<i>Euproctis</i> , Stamm 12); Tab. 1 (<i>Arctia</i>), Fig. 14, Tab. 1 und 3 (<i>Dendrolimus</i>)
Sexualindex	Fig. 5, 6, 9, 10
Solitär-, Gregär- und Superparasitismus	Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 15, Tab. 1 und 2
Parasitierungsfolge	Fig. 9, 10, 11

Schlupffolge	Fig. 10, 11, 17 (Kurve in Teil A)
Multiparasitismus	Fig. 16, 17 (Teil C, D)
<i>Trichogramma</i> -Stämme	Fig. 2, 5, 16, 17

Zusammenfassung

Die sich um den Gregärparasitismus bei *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) gruppierenden quantifizierbaren Parameter des Wirt-Parasit-Verhältnisses zeigen eine sehr komplizierte Struktur, indem sie sich gegenseitig bedingen beziehungsweise die Erscheinungsbilder bestimmter Kausalzusammenhänge modifizieren. — In den ersten Lebenstagen werden mehr Wirtseier parasitiert als in den folgenden. — Die in den ersten Tagen bestifteten Eier weisen eine doppelt so hohe Belegung auf wie spätere. — Die Parasiten aus Eiern mit hoher Belegungsdichte schlüpfen bis zu vier Tagen früher. Die Anstichzeit ist von der Wirtseigröße abhängig. — Bei *Tr. embryophagum* tritt in größeren Wirtseiern eine von der Parasitendichte abhängige endogene Diapause auf. — Im gleichen Wirtsei können sich nebeneinander verschiedene *Trichogramma*-Arten entwickeln (Multiparasitismus), ohne daß eine zusätzliche interspezifische Konkurrenz bemerkbar wird.

Summary

The quantifiable parameters of the host-parasite-relation concerning the gregarious parasitism of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) show a very complicated structure, being interdependent or modifying the manifestations of certain causal relations. — With the increasing number of available host eggs the density of parasites decreases. — On the first days of life more host eggs are parasitized than on the following. — In eggs invaded on the first days twice as many parasite eggs are deposited as in those invaded later. — The parasites from eggs with a high density of deposition emerge up to four days earlier. — The time of oviposition depends on the size of the host egg. — *Tr. embryophagum* in bigger host eggs has an endogenous diapause that does not depend on abiotic factors but on the density of parasites. — Different *Trichogramma* species can grow side by side in the same host egg (multiparasitism) without any noticeable additional interspecific competition.

Резюме

Параметры отношения хозяин-паразит, которые группируются вокруг гregarного паразитизма у *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) показывают сложную структуру, так как они друг друга обуславливают и модифицируют явления определённых каузальных связей. В первые дни жизни паразитируются больше яиц чем в другие. Яйца, которые паразитовались в первые дни, имеют в два раза больше паразитов чем другие. Паразиты из яиц с высокой плотностью паразитов вылупываются до четырёх дней раньше. Длительность откладки яиц зависит от величины яйца хозяина. У *Tr. embryophagum* возникает в больших яйцах эндогенная диапауза, в зависимости от плотности паразитов. В одном яйце могут развиваться рядом разные виды *Trichogramma* (мультипаразитизм), при этом не отмечается добавительная интервидовая конкуренция.

Literatur

- BACHMAIER, F. Beitrag zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven. Beitr. Ent. 8, 1—8; 1958.
 FRANZ, J. M. Biologische Schädlingsbekämpfung. In: SOBÄUER Handbuch Pfl. Kr. 6, 2. Aufl., 3. Lief.; 1960.

- KENNEL-HECKEL, W. Experimentell-ökologische Untersuchungen an *Trichogramma embryophagum* HARTIG (Chal./Hym.) sowie am Ei des Kiefernspanners *Bupalus piniarius* L. (Geom. Lep.). Ztschr. angew. Ent. 52, H. 2, 142—184; 1963.
- KOVALEVA, M. E. Anleitung zur Massenvermehrung und Anwendung von *Trichogramma* im Kampfe gegen Schädlinge landwirtschaftlicher Kulturen. Kiew, 38, 1956, (Ukrainisch).
- MAYER, K. & QUEDNAU, W. Verhaltensänderungen bei Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* unter dem Einfluß des Wirtes. Ztschr. Parasitenkunde 19, 35—41; 1959.
- QUEDNAU, W. Der vollständige Parasitismus bei *Trichogramma* als biologisches Phänomen. Ztschr. Parasitenkunde 17, 360—364; 1956.
- Über den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Eiparasiten *Trichogramma cacoeciae* MARCHAL. Eine biometrische Studie. Mitt. Biolog. Bundesanst., Berlin-Dahlem, H. 90, 63; 1957 (b).
- Über die Identität der *Trichogramma*-Arten und einiger ihrer Ökotypen (Hym. Chalcid. Trichogrammatidae). Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem, H. 100, 11—50; 1960.
- RYVKIN, B. V. Biologische Methoden zur Bekämpfung schädlicher Insekten im Walde. Moskau und Leningrad 1952, Goslesbumizdat, 78; 1952. (Russisch).
- SALT, G. Experimental studies in insect parasitism. IV, The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. Journ. exper. Biol. 13, 363—375; 1936.
- SCHIEFERDECKER, H. Untersuchungen zum Einsatz von *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in der Land- und Forstwirtschaft. Biologische Rundschau 3, H. 5/6, 253—255; 1965 a.
- Zur Eignung von Lepidoptereneiern als Wirte der Eiparasiten *Trichogramma cacoeciae* MARCHAL und *Trichogramma evanescens* WESTWOOD (Hym. Trichogrammatidae). 10. Wanderversammlung deutscher Entomologen, Dresden 1965 b (im Druck).
- Zur ökologischen Potenz von *Trichogramma*-Stämmen verschiedener Herkunft (Hymen.; Trichogrammatidae). Vortrag zum 13. Internationalen Kongreß für Entomologie — Moskau 1968.
- SCHWERTFEGER, F. Ökologie der Tiere, Autökologie. PAREY, Hamburg und Berlin.
- TAYLOR, T. H. C. The biological control of an insect in Fiji. An account of the coconut leaf-mining beetle and its parasite complex. Imp. Inst. Ent., London, 239 pp., 1937.
- WILBERT, H. Die Größenvariabilität von *Aphelinus semiflavus* HOWARD (Hym., Aphel.) und ihre Ursachen. Ztschr. f. Pflanzenkr. und Pflanzenschutz 72, 670—684; 1965.