©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Apanteles glomeratus (L.) als Parasit von *Aporia crataegi (L.)*

(*Hymenoptera*: *Braconidae*)

Hubert Wilbert

Laboratorium Prof. Dr. Dr. h. c. H. Blunck †
und Institut für Pflanzenkrankheiten der Universität
Bonn/Rhein

Inhalt

Seite
I. Einleitung 874
II. Einiges zur Biologie des Parasiten 875
1. Der Zeitpunkt der Eiablage 875
2. Wachstum und Überwinterung parasitierter Raupen 877
3. Der Jahreszyklus von *Apanteles glomeratus* 880
4. Die Parasiten von *Apanteles glomeratus* 884
III. Die Stärke der Parasitierung 886
IV. Die Bedeutung von *Apanteles glomeratus* für den Massenwechsel von *Aporia crataegi* 888
1. Der obligate Wirtswechsel und seine Folgen 888
2. Der Einfluß von *Apanteles glomeratus* auf die Population von *Aporia crataegi* 891
Zusammenfassung 894
Literatur 896

I. Einleitung

Der Baumweißling *Aporia crataegi* (*L.*) wird in seinem Auftreten von einer größeren Anzahl biotischer und abiotischer Faktoren beeinflußt, deren genaue Kenntnis Voraussetzung für jede wirksame Gegenmaßnahme ist. Unter anderem haben dabei auch einige Parasiten Bedeutung, von denen man in Deutschland die Braconide *Apanteles glomeratus* (*L.*) als den wichtigsten ansehen muß. Zahlreiche Arbeiten sind schon über diese Braconide veröffentlicht worden, doch behandeln sie in überwiegender Mehrzahl ihr Auftreten bei Arten der Gattung *Pieris* (z. B. Seurat, 1899; Martelli, 1907; Matheson, 1907; Grandori, 1911; Gatenby, 1919; Hamilton, 1935/36; Johansson, 1951). Über ihre Lebensweise bei *A. crataegi* haben hauptsächlich Stellwaag (1924) und Martelli (1931) genauere Angaben gemacht.

Eine in den vergangenen Jahren in der Oberrheinischen Tiefebene abgelaufene Gradation von *A. crataegi* (siehe Blunck & Wilbert, im Druck) gab Gelegenheit zu eingehenden Untersuchungen über *Apanteles glomeratus* als Parasit dieses Schädlings. Leider konnten die Beobachtungen nicht in allen Fällen zum Abschluß gebracht werden, weil die Massenvermehrung in den Jahren 1957/58 zusammenbrach und die Beschaffung ausreichender Mengen von Versuchsmaterial daher nicht mehr möglich war. Da eine schnelle Änderung der Verhältnisse nicht erwartet werden kann, soll hier im Folgenden über das bisher Ermittelte berichtet werden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Arbeit wurde noch auf Veranlassung von Herrn Prof. BLUNCK † durchgeführt. Für seine ständige Anteilnahme und Unterstützung bin ich ihm zu großem Dank verpflichtet. Herrn Ob.-Reg.-Rat FRANZ möchte ich für kritische Durchsicht des Manuskriptes und für wichtige Literatur-Hinweise meinen Dank aussprechen.

II. Einiges zur Biologie des Parasiten

1. Der Zeitpunkt der Eiablage

Über den Zeitpunkt des Anstichs von *Pieris brassicae L.* durch *Apanteles glomeratus* hat es vor Jahren in der Literatur eine Diskussion gegeben. Während damals vereinzelt behauptet wurde, daß bereits die Eier des Falters angestochen würden, weiß man heute, vor allem durch Arbeiten von ADLER (1918, 1920), GAUTIER (1918a, b), GEORGE (1927) und KLEIN (1932), daß ausschließlich die Raupe belegt wird und zwar fast nur in den ersten Lebenstagen. Je älter sie wird, desto besser kann sie sich gegen den Anstich zur Wehr setzen, besonders durch Ausscheidung größerer Tropfen von grünem Vorderarm-Inhalt. Eine Ablage von Eiern beim zweiten oder gar dritten Larvenstadium ist deshalb äußerst selten.

Von *Aporia crataegi* liegen bisher kaum genaue Beobachtungen über das Entwicklungsstadium vor, in dem der Anstich durch *Ap. glomeratus* erfolgt. Bekannt ist nur, daß die Jungraupen im Sommer von der Braconide belegt werden. MARTELLI (1931) hält es außerdem für möglich, daß auch im Frühjahr noch in begrenztem Maße Eier abgelegt werden. Zahlreiche eigene, zu den verschiedensten Zwecken durchgeführte Laborversuche haben aber gezeigt, daß die Parasiten grundsätzlich in der Lage sind, die jungen Raupen von *A. crataegi* wie die von *P. brassicae* gleich nach dem Verlassen der Eier anzustechen. Trotzdem ergab eine Befallskontrolle, welche am 10. 7. 1956 im Freiland (Ingelheim/Rhein) durchgeführt wurde, folgendes Bild: Etwa ein Drittel der Raupen hatte zu diesem Zeitpunkt die Eihülle verlassen; am folgenden Tage häuteten sich bereits einige Exemplare zum ersten Male. Vom 11.—13. 7. wurden 1103 Tiere im Labor auf Parasitierung untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß nur 4% der geschlüpften Raupen befallen waren; diese enthielten (auch noch am 13. 7.) ohne Ausnahme nur Eier. Da die Embryonalentwicklung von *Ap. glomeratus* in dieser Jahreszeit nur wenige Tage (etwa 5) in Anspruch nimmt, hatte also im Jahre 1956 die Eiablage am 10. 7. gerade erst begonnen. Sie hatte damit offensichtlich später eingesetzt als das Schlüpfen der Raupen.

Zur Klärung der Frage, in welchem Ausmaß auch ältere Larven von der Braconide belegt werden, sind Laborversuche wenig geeignet, da sich dabei weder Raupen noch Schlupfwespen in ihrer natürlichen Umgebung befinden und es unbekannt ist, ob der Anstich älterer Raupen dadurch eventuell erleichtert oder erschwert wird. So hat z. B. JOHANSSON (1951) unter Laborbedingungen ohne Schwierigkeiten die Eiablage von *Ap. glomeratus* in *P. brassicae* auch bei älteren Raupen erzielt. Um eine Beeinflussung des Er-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

gebnisses durch Zucht- und Versuchsbedingungen auszuschließen, wurden deshalb zur Untersuchung dieser Frage nur Freilandbeobachtungen ausgewertet.

Am 29. 7. 1955 waren die ersten drei Larvenstadien von *A. crataegi* nebeneinander vorhanden (etwa im Verhältnis 1 : 7 : 3). Das Schlüpfen hatte etwa vier Wochen vorher begonnen. 1962 zu diesem Zeitpunkt gesammelte Raupen wurden aufpräpariert und auf Parasitierung untersucht. Dabei zeigte es sich, daß ein großer Teil von ihnen Larven, ein gewisser Prozentsatz aber auch noch Eier der Schlupfwespe enthielt. Letztere fanden sich bei allen drei Larvenstadien, und zwar beim ersten in 5%, beim zweiten in 3% und beim dritten in 1,8% der Tiere. Diese Prozentsätze entsprechen freilich nicht der am 29. 7. wirklich vorhandenen Menge der Eier; denn die Präparation nahm wieder drei Tage in Anspruch, und in dieser Zeit sind sicher noch aus einem Teil der Eier die Larven geschlüpft. Um so sicherer darf man aber feststellen, daß die mit Eiern angetroffenen Tiere noch kurz vor dem Eintragen angestochen worden waren.

Im folgenden Jahre (1956) wurden in Ingelheim, wo der Befall jetzt am stärksten war, in größeren Zeitabständen umfangreiche Proben von Raupen eingesammelt und untersucht. Zeitlich am besten ist mit dem Vorjahr das Material vergleichbar, welches am 24. 7. eingetragen wurde. Wieder waren alle drei Larvenstadien nebeneinander vorhanden (im Zahlenverhältnis von etwa 6 : 55 : 1), und bei der anschließenden Präparation von 973 Raupen enthielten von den Tieren des ersten Stadiums noch 11,4%, des zweiten Stadiums 12,6% und des dritten Stadiums 4,6% Eier von *Ap. glomeratus* (Für diese Auswertung wurden vom ersten und dritten Stadium mehr Raupen untersucht, als es ihrem Anteil an der Population entsprach, um auf diese Weise die Ergebnisse besser zu sichern).

Aus den Zahlen beider Jahre ist zu entnehmen, daß auch beim Baumweißling die jüngeren Stadien gegenüber den älteren offenbar ein wenig bevorzugt werden. Der Anstich ist aber durchaus nicht in dem Maße auf die ersten Lebenstage beschränkt, wie es vom Kohlweißling berichtet wird; denn anderenfalls hätten sich Eier fast ausschließlich beim ersten Stadium finden dürfen.

Dieser Schluß wird noch durch eine weitere Beobachtung gestützt: Am 24. 7. 56 betrug die Gesamtparasitierung durch *Ap. glomeratus* in Ingelheim 39%; die einzelne befallene Raupe enthielt durchschnittlich 18,2 Eier oder Larven der Schlupfwespe. Bis zum Winter stiegen jedoch der Prozentsatz noch auf 58% und die durchschnittliche Zahl der Larven je befallene Raupe auf 37,4. In je 100 Raupen der Gesamtpopulation befanden sich also am 24. 7. etwa 710, im Winter dagegen 2170 Parasiten. Damit hat sich die Zahl der *Apanteles*-Larven nach dem 24. 7. noch verdreifacht. Die Eiablage war demnach an diesem Tage noch bei weitem nicht beendet. Da aber die Raupen der verschiedenen Stadien sich zahlenmäßig bereits wie 6 : 55 : 1 verhielten und sämtliche Eier des Falters verlassen waren, muß die überwie-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

gende Mehrzahl der später abgelegten Parasiteneier auf Raupen des zweiten und dritten Stadiums entfallen sein. Im Jahre vorher konnte nach der am 29. 7. durchgeführten Kontrolle allerdings keine wesentliche Steigerung des Befalls mehr festgestellt werden. Der Gesamtprozentsatz blieb damals mit etwa 30% (in Ingelheim sogar nur 25%) deutlich unter dem Wert des Jahres 1956. Die Eiablage von *Ap. glomeratus* kann sich also jahrweise über einen verschieden großen Zeitraum erstrecken. Das dürfte (neben einer etwas schnelleren Auswertung des gesammelten Materials) auch die Ursache für die im Jahre 1956 gegenüber dem Vorjahr aufgefundene größere Anzahl von Eiern gewesen sein.

Aus all diesen Beobachtungen ist zu entnehmen, daß der Zeitpunkt der Parasitierung weniger vom Alter der Raupen als von der Flugzeit der Schlupfwespen abhängt. Diese können zwar bereits die Eiraupen belegen und bevorzugen anscheinend auch das erste Stadium ein wenig; doch stechen sie in größerem Ausmaß auch ältere Raupen an, wenn sie diese in entsprechender Zahl antreffen. Diese Feststellung wird für spätere Überlegungen noch wichtig sein.

Die Frage, warum bei *A. crataegi* in weit höherem Maße als bei *P. brassicae* noch Raupen des zweiten und dritten Stadiums angestochen werden, läßt sich einstweilen noch nicht befriedigend beantworten. Die Raupen des Baumweißlings setzen sich gegen den Angriff der Schlupfwespe in ähnlicher Weise zur Wehr wie die des Kohlweißlings. Es scheint, daß diese Abwehr für den Parasiten aus irgendeinem Grunde hier leichter zu überwinden ist. Im Laboratorium konnte ich verschiedentlich beobachten, daß die Wespen auch durch eine der von den *Aporia*-Raupen angefertigten dünnen Gespinstschichten stachen, wenn sich ein Tier gerade an ihrer Innenseite aufhielt. Eine Abwehr war dann kaum möglich, da der Angreifer ja nicht durch das Gespinst hindurch mit Verdauungssaft beschmiert werden konnte. Dieses erwies sich also in solchen Fällen als nachteilig; doch dürfte die Beobachtung kaum ausreichen, um die Unterschiede in der Parasitierung der beiden Weißlinge befriedigend zu erklären.

2. Wachstum und Überwinterung parasitierter Raupen

Weitere Aufschlüsse über die Biologie von *Apanteles glomeratus* als Parasit von *Aporia crataegi* gibt ein Vergleich der Befallsstärke bei den ersten drei Larvenstadien am Ende des Monats Juli. Nach den bisher beschriebenen Beobachtungen wäre zu erwarten, daß die ältesten Raupen zu dieser Zeit am stärksten, die jüngsten am wenigsten parasitiert sind. Zwar werden die jüngeren offenbar bei der Eiablage etwas bevorzugt, doch haben ja auch die älteren eine Periode durchlaufen, in der sie wegen ihres geringeren Alters besonders gern angestochen wurden. Also müßten letztere trotzdem stärker befallen sein, da sie den Schlupfwespen ja länger ausgesetzt waren. Tab. 1 zeigt die Ergebnisse, welche sich bei der Auswertung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

in den Jahren 1955 und 1956 ergaben. In jeder Zeile dieser Tabelle, also bei Raupen jeder Herkunft, ist ein deutlicher Abfall der Parasitierung vom ersten zum dritten Stadium hin festzustellen. Diese Erscheinung ist so deutlich, daß es notwendig ist, nach einer Erklärung dafür zu suchen.

Tabelle 1. Prozentsatz der Parasitierung, welcher gegen Ende Juli bei den ersten drei Larvenstadien von *Aporia crataegi* angetroffen wurde

Herkunft des untersuchten Materials	Zahl der unters. Raupen	Prozentsatz der Parasitierung bei den Larvenstadien I	II	III	Insges.
		29. 7. 1955			
Eddersheim	255	100	43	24	42
Gimbsheim (südl. Oppenheim)	778	78	20	19	21
Gimbsheim (Anlage Vogel)	210	100	30	14	24
Ingelheim	178	29	26	19	25
Marxheim	130	82	34	—	56
Nauheim	441	47	38	28	38
insgesamt 1955	1962	60	31	20	30
		24. 7. 1956			
Ingelheim	973	88	34	14	39

Zunächst ist dabei zu bedenken, daß wenigstens im Jahre 1956 die Eiablage erst begann, als schon fast ein Drittel der Raupen geschlüpft war (s. S. 875). Innerhalb dieses Drittels waren die älteren Raupen den Schlupfwespen natürlich nicht länger ausgesetzt als die jüngeren, wurden aber, nachdem sie die erste Häutung durchlaufen hatten, wohl weniger häufig angestochen als jene. Dadurch läßt sich vielleicht der spätere Parasitierungsunterschied zwischen zweitem und drittem Stadium zum Teil erklären. Es bleibt aber die Frage, warum gegen Ende Juli gerade die Tiere des ersten Stadiums gegenüber den anderen so stark befallen waren. Diese Beobachtung ist am leichtesten durch die Annahme einer Entwicklungsverzögerung zu deuten, welche durch die Parasitierung eintrat und dazu führte, daß zur Zeit der Präparation von den unbefallenen Raupen jeweils bereits ein höherer Prozentsatz die nächste Häutung absolviert hatte als von den befallenen. Unter dieser Voraussetzung waren die Raupen des ersten Stadiums zur Zeit der Präparation nicht generell jünger als die des zweiten, sondern es befanden sich viele Tiere darunter, die sich nur infolge ihres Parasitenbefalls noch nicht gehäutet hatten.

Diese Annahme wird unterstützt, wenn man die Zahl derjenigen Raupen betrachtet, welche bei der Präparation noch Schlupfwespeneier enthielten, und diese nicht wie auf Seite 876 mit der Gesamtmenge der Raupen des betreffenden Stadiums, sondern mit der Anzahl parasitierter Tiere vergleicht. Dann ergibt sich die in Tab. 2 aufgeführte Zusammenstellung.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Der Prozentsatz war also beim ersten Stadium im Jahre 1955 wenig, 1956 dagegen deutlich niedriger als bei den anderen Stadien. Das bedeutet, daß besonders 1956 beim ersten Stadium seit dem Anstich durchschnittlich eine längere Zeit verstrichen war als beim zweiten und dritten. Diese Tatsache ist aber kaum anders als durch eine Entwicklungsverzögerung bei parasitierten Raupen zu erklären.

Tabelle 2. Anteil parasitierter *Aporia*-Raupen der ersten drei Stadien nach Einsammlung im Freien, der noch Eier von *Apanteles glomeratus* enthielt

Datum	Larvenstadien		
	I	II	III
29. 7. 1955	8%	10%	9%
24. 7. 1956	13%	37%	33%

In einem vergleichenden Laboratoriumsversuch wurden fünf nahezu schlupfreife Gelege von *A. crataegi* mit 20 Imagines von *Ap. glomeratus* zusammengebracht. Die schlüpfenden Raupen wurden gleich von den *Apanteles*-Weibchen belegt. Bereits nach einem Tage konnten die Wespen entfernt werden. Zu diesem Zeitpunkt waren erst aus drei der Gelege Räupchen geschlüpft. Nach 19tägiger Zucht wurden die Tiere seziert. Wie bei den beschriebenen Freilandkontrollen waren die ersten drei Stadien nebeneinander vorhanden. Es zeigte sich, daß das erste zu mehr als 50% parasitiert war, das zweite zu etwa 20%, während die Raupen des dritten Stadiums alle unparasitiert geblieben waren. Dieser Befund ist um so auffallender, als ja nur die zuerst geschlüpften Tiere von den Schlupfwespen belegt werden konnten. Die Entwicklung der parasitierten Raupen ist also während der ersten Stadien im Labor deutlich langsamer verlaufen als die der unparasitierten. Auch Lipa (1958) stellte bei *Aporia*-Raupen, welche durch Braconiden befallen waren, eine Entwicklungsverzögerung fest. Er nennt zwar die Art nicht, doch dürfte es sich dabei nach den biologischen Angaben ebenfalls um *Ap. glomeratus* gehandelt haben. Im Gegensatz dazu fand Hamilton (1935/36) bei einem Versuch mit *Pieris brassicae* und *P. rapae*, daß parasitierte und unparasitierte Tiere das dritte Stadium noch gleichzeitig erreichten, daß erstere dann aber im Wachstum zurückblieben und sich etwa 3 Tage verspätet zum 5. Stadium häuteten.

Die wichtigste Konsequenz der Entwicklungsverzögerung bei parasitierten Baumweißlingsraupen ergibt sich im Herbst, wenn sich die Tiere in ihre Winternester einspinnen. Bei Befallskontrollen in der zweiten Augusthälfte erwiesen sich die Raupen, welche sich noch außerhalb der Winternester aufhielten, als erheblich stärker befallen als diejenigen, die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sich schon völlig eingesponnen hatten. Die parasitierten Raupen sind damit ihren räuberischen Feinden länger ausgesetzt, wodurch auch der Parasit stärker gefährdet wird.

Zahlreiche Kontrollen von Nestern, die im Laufe des Winters bis in den März hinein durchgeführt wurden, haben ergeben, daß die Sterblichkeit parasitierter Raupen sich nicht deutlich von der unparasitierter Tiere unterscheidet. Normalerweise gehen nur sehr wenige Raupen des Baumweißlings während der Winterdiapause ein. Nur durch seuchenartigen Ausbruch von Krankheiten (insbesondere einer Polyeder-Virose) kann es zu größeren Verlusten kommen. Es gab aber auch dann keinen Beweis dafür, daß die Empfänglichkeit der Tiere gegenüber der Krankheit durch die Parasitierung verändert wurde. Allerdings hat Lipa (1958) festgestellt, daß im Frühjahr, wenn die Winternester verlassen werden, von den durch Braconiden parasitierten Raupen ein größerer Anteil eingeht als von den unparasitierten. Eigene Beobachtungen zeigten, daß die Raupen bei besonders schwerem Befall (durch 50 und mehr *Apanteles*-Larven) während des Winters oft etwas kleiner waren als der Durchschnitt der unparasitierten Tiere des gleichen Nestes. Solche Raupen waren auch meistens etwas stärker pigmentiert. Diese Erscheinungen ließen sich aber nicht immer beobachten und waren vor allem bei schwächerem Befall nur undeutlich ausgeprägt. Eine völlige Scheidung zwischen parasitierten und unparasitierten Raupen anhand solcher äußeren Merkmale erwies sich als unmöglich.

Dem verspäteten Einspinnen parasitierter Raupen entspricht anscheinend ein vorzeitiges Verlassen der Winternester im Frühjahr. In Laboratoriumszuchten, welche in ungeheizten Räumen durchgeführt wurden, war von den zuerst auswandernden Tieren jeweils ein etwa doppelt so hoher Prozentsatz parasitiert als von der Gesamtmenge der überwinterten Raupen. Leider konnten aber keine Freilandbeobachtungen darüber angestellt werden.

3. Der Jahreszyklus von *Apanteles glomeratus*

Auf Kosten des Baumweißlings als einer univoltinen Art kann *Apanteles glomeratus* nur eine Generation vollenden. Die Larven wandern im Frühjahr aus der verpuppungsreifen Raupe aus und spinnen ihre bekannten gelben Kokons, aus denen etwa in der zweiten Maihälfte die Imagines schlüpfen. Damit ist die Entwicklung beendet, und es erhebt sich eine Frage, auf die an anderer Stelle bereits kurz eingegangen wurde (s. Blunck u. Wilbert, im Druck): Wo legen diese Imagines ihre Eier ab?

Die ersten Jungraupen von *Aporia crataegi* schlüpfen etwa zu Beginn des Juli. Wenn erst diese Tiere belegt würden, so hätten die *Apanteles*-Weibchen eine Präovipositionszeit von etwa 5 Wochen zu überbrücken.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Stellwaag (1924) kommt auf Grund ähnlicher Beobachtungen auf eine Spanne von etwa 4 Wochen, zieht aber keine Folgerungen daraus. Es würde sich um eine erzwungene Präovipositionszeit handeln, da die Weibchen sofort nach dem Schlüpfen legefähig sind (Blunck 1951a). Die Lebensdauer der Schlupfwespen ist aber für eine solche Wartezeit durchschnittlich zu kurz. In Laboratoriumsversuchen lebten die Tiere nicht länger als 1—2 Wochen. Die Zucht erfolgte dabei nach der von Blunck (1944) angegebenen Weise. Freilich lassen sich solche Ergebnisse nicht einfach auf Freilandverhältnisse übertragen, da die Bedingungen im Labor vielleicht nicht optimal waren. Andererseits konnte aber die Lebensdauer auch bei unterschiedlicher Abänderung dieser Bedingungen nicht erhöht werden. Auch Blunck (1944, 1951 a) hat die Schlupfwespen bei seinen Versuchen nicht länger lebend erhalten können. Ferner ist zu bedenken, daß im Freiland die Bedingungen meistens ebenfalls durchaus nicht optimal sind und die Tiere durch widrige Wetterverhältnisse und Feinde laufend dezimiert werden. Die weitaus überwiegende Zahl von ihnen erreicht also den Anschluß an die nächste *Aporia*-Generation mit Sicherheit nicht und ist erst recht nicht in der Lage, diese während der Dauer mehrerer Wochen nach und nach mit Eiern zu versehen, wie es in den Beobachtungsjahren geschah. Besonders zu beachten sind in diesem Zusammenhang vor allem noch die Feststellungen von 1956: Die Eiablage begann nicht gleichzeitig mit dem Schlüpfen der ersten Raupen, sondern verspätet, und am 24. 7. war noch nicht die Hälfte der Eier abgelegt (s. S. 876)! Hätten die *Apanteles*-Weibchen aber bereits 5 Wochen auf die Möglichkeit der Eiablage gewartet, so wären sicher gerade die ersten schlüpfenden Raupen sehr intensiv angestochen worden.

Die fünfwöchige Zeitspanne zwischen dem Schlüpfen der Imagines und der Ablage der ersten Eier, zusammen mit dem verspäteten Beginn und der langen Dauer der Eiablage, läßt nur den einen Schluß zu, daß der Parasit inzwischen eine weitere Generation durchläuft, deren Wirt natürlich nicht der Baumweißling sein kann. Nach Literaturangaben kann sich *Ap. glomeratus* in einer größeren Anzahl verschiedener Schmetterlingsarten entwickeln. So führt Stellwaag bereits 1924 in einer Zusammenstellung nach mehreren Autoren 36 Lepidopteren-Arten als mögliche Wirte auf, und durch spätere Veröffentlichungen ist noch eine Anzahl weiterer Schmetterlinge hinzugekommen. Wenn auch solche Angaben vielleicht einige Fehlbestimmungen enthalten und ein Teil der Arten sicher nur ausnahmsweise oder gar unter den künstlichen Bedingungen eines Laboratoriums belegt wird, so ist damit doch die Möglichkeit eines Wirtswechsels durchaus gegeben. Befinden sich im beflogenen Biotop Raupen einer zum Wirtskreis gehörenden anderen Art, so wäre es auch bei längerer Lebensdauer der Imagines unwahrscheinlich, daß die *Apanteles*-Weibchen diese nicht belegen, sondern ihre Eier bis zum Erscheinen der *Aporia*-Raupen zurückhalten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Um als Zwischenwirt[1]) für *Ap. glomeratus* dienen zu können, muß eine Schmetterlingsart mehrere Bedingungen erfüllen. Zunächst muß sie genügend häufig sein und selbst stark genug parasitiert werden, um so viele Schlupfwespen einer neuen Generation zu produzieren, wie es der beobachteten Befallsstärke bei *A. crataegi* im Herbst entspricht. Von den bisher bekannten Wirten werden neben *A. crataegi* offensichtlich nur *Pieris brassicae*, *P. rapae* und *Abraxas grossulariata* in merklichem Ausmaß befallen. Die beiden *Pieris*-Arten zählen in Deutschland außerdem meistens zu den häufigsten Schmetterlingen. Aber noch eine zweite Bedingung muß der Zwischenwirt erfüllen: Er muß sich zur Zeit des Schlüpfens der *Apanteles*-Weibchen, die sich in *A. crataegi* entwickelt haben, in belegungsfähigem Zustand befinden. Das trifft bei den drei genannten Arten nur für *P. brassicae* zu. Außerdem gilt diese Art allgemein als Hauptwirt der Braconide und wird nach Faure (1926) allen anderen Wirten vorgezogen. Sie durchläuft bei uns zwei Generationen, von denen die eine als Puppe überwintert. Der Falter fliegt im Mai bis Anfang Juni, und aus seinen Eiern schlüpfen etwa ab Mitte Mai die Raupen der Sommergeneration, welche dann also für die *Apanteles*-Weibchen belegbar sind. Aus den parasitierten Raupen wandern Ende Juni die ersten Parasitenlarven aus. Sie verpuppen sich, und in der ersten Julihälfte beginnt das Schlüpfen der Imagines, also etwa zu der Zeit, in der die erste Eiablage bei der neuen *Aporia*-Generation beobachtet wurde. Auf diese Weise können also die kritischen Wochen zeitlich ausgezeichnet überbrückt werden. Wie weit *Ap. glomeratus* diese Möglichkeit ausnutzt, dürfte in erster Linie davon abhängen, wie stark *P. brassicae* in erreichbarer Entfernung vorkommt. Diese Frage soll in einem späteren Kapitel erörtert werden.

Die Tatsache, daß *Ap. glomeratus* beim Baumweißling allein seinen jährlichen Zyklus nicht vollenden kann, steht im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Kohlweißling, der als alleiniger Wirt für den gleichen Parasiten offensichtlich während des ganzen Jahres ausreicht. Dieser Unterschied ist hauptsächlich auf zwei Umstände zurückzuführen:

1. Die Embryonalentwicklung von *A. crataegi* dauert etwa 3 Wochen, die von *P. brassicae* dagegen nur eine Woche. Da die Parasitenlarven aus beiden Arten zum gleichen Zeitpunkt der Raupenentwicklung auswandern, hat die Schlupfwespe also durchschnittlich beim Baumweißling 2 Wochen mehr zu überbrücken als beim Kohlweißling.

[1]) Der Terminus ist in diesem Zusammenhang eigentlich nicht richtig gewählt, da er in der übrigen Zoologie und in der Botanik, also — mit Ausnahme der Entomologie — in der gesamten Biologie in einem anderen Sinne gebraucht wird. Innerhalb der Entomologie ist er aber zur Bezeichnung des hier vorliegenden Sachverhalts so geläufig geworden (vgl. z. B. Stellwaag, 1928, S. 106/107; Friederichs, 1930, S. 288; Sachtleben, 1941, S. 104/105; Schwerdtfeger, 1957, S. 291), daß ich darauf verzichten möchte, ihn durch einen anderen Ausdruck zu ersetzen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

2. Die Entwicklung des Baumweißlings erfolgt zeitlich erheblich geschlossener als die des Kohlweißlings. Die Hauptursache dafür dürfte in dem univoltinen Entwicklungszyklus des ersteren zu suchen sein. Jede *Aporia*-Generation durchläuft im Winter eine Diapause, welche die Entwicklungsunterschiede zwischen den Mitgliedern der Population ausgleicht. Die Eiablage im Juni zieht sich zwar, entsprechend der Dauer der Flugzeit, über eine längere Zeit hin, und dementsprechend findet man in der zweiten Julihälfte die ersten drei Larvenstadien nebeneinander (s. S. 876), aber die Überwinterung erfolgt zu einem fixierten Zeitpunkt der Entwicklung während des dritten Stadiums. Alle Raupen befinden sich also im gleichen Zustand, wenn im Frühjahr die Aktivität wieder beginnt, und die Zeit bis zu Verpuppung und Falterflug reicht nicht aus, um erneut große Unterschiede aufkommen zu lassen. So schreibt bereits STELLWAAG (1924) von den Faltern: „Stets waren sie wie mit einem Schlage da ... Trotzdem die Jahre 1918, 1919, 1920 und 21 sehr stark voneinander in der Witterung abwichen, verhielten sich die Schmetterlinge in dieser Beziehung gleich" (S. 275). Dementsprechend erscheinen auch die Imagines von *Ap. glomeratus* nach Entwicklung in *A. crataegi* meistens innerhalb weniger Tage, und die zuletzt schlüpfenden Tiere haben bis zum Auftreten der ersten Räupchen der neuen Generation nur wenig kürzere Zeit zu überbrücken als die anderen.

Bei *P. brassicae* durchläuft dagegen nur jede zweite Generation eine Diapause, welche regulierend auf die Entwicklung einwirken kann. *Ap. glomeratus* befindet sich dann aber nicht in seinem Wirt, sondern überwintert als Präpuppe im Kokon. Das Erscheinen der Wespen im Frühjahr ist also nicht vom Entwicklungszustand des Wirtes, sondern nur von Witterungsbedingungen abhängig, durch welche die zeitliche Koinzidenz zwischen Parasitenflug und Auftreten der Eiraupen mehr oder weniger gut hergestellt wird. Bis zum Beginn der zweiten *Pieris*-Generation treten dann so starke Entwicklungsunterschiede zwischen den Mitgliedern einer Population auf, daß ein großer Teil der Wespen wegen der kürzeren Eientwicklung des Wirtes bereits beim Verlassen der Kokons belegungsfähige *Pieris*-Raupen vorfindet. STELLWAAG (1921) stellte sogar fest: „Beim Kohlweißling fließen die Generationen von Wirt und seinem häufigsten Schmarotzer *Apanteles glomeratus L.* so sehr ineinander, daß man selbst innerhalb von Wochen keine Grenze ziehen kann" (S. 60). Auch BISCHOFF (1927) weist auf diese Überschneidungen hin. Die großen zeitlichen Differenzen beim Schlüpfen der Wespen, welche sich in der Sommergeneration von *P. brassicae* entwickelt haben, erklären auch die besonders im Jahre 1956 beobachtete lange Dauer der Eiablage bei *A. crataegi* trotz verhältnismäßig kurzer Lebensdauer der Imagines.

Einen ähnlichen Wirtswechsel, wie er hier für *Ap. glomeratus* geschildert wurde, beschreibt MUESEBECK (1918) von *Apanteles lacteicolor Viereck*, einem Parasiten von *Euproctis chrysorrhoea L.* in den USA. Auch dieser

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wirt ist univoltin, und der Parasit muß hier sogar die Zeit von Ende Mai bis zum August überbrücken. Das geschieht dadurch, daß inzwischen eine Generation in *Lymantria dispar L.*, eventuell eine weitere in *Apatela hasta Guenée* und einigen anderen einheimischen Schmetterlingen eingeschoben wird.

4. Die Parasiten von *Apanteles glomeratus*

Solange sich die Larven von *Apanteles glomeratus* in ihren Wirtsraupen aufhalten, haben sie fast keine direkten Feinde. Die größte Gefahr droht ihnen von den Feinden ihres Wirtes, welche mit diesem zusammen auch die darin lebenden Parasitenlarven vernichten. Nur sehr wenige Schlupfwespen greifen die Larven schon im Wirt an, indem sie bereits zu diesem Zeitpunkt ihre Eier in die Tiere ablegen. Mit dem Auswandern der Larven ändern sich die Verhältnisse jedoch sehr stark. Sie sind nun den Angriffen einer größeren Anzahl von Schlupfwespen sowie verschiedener räuberischer Insekten und Vögel ausgesetzt. Die größte Bedeutung davon haben die Schlupfwespen, die als Parasiten von *Ap. glomeratus* Hyperparasiten von dessen Wirt sind. Soweit es sich bei diesem Wirt um *Pieris brassicae* handelt, wurden die Arten bereits von mehreren Autoren, z. B. Picard (1922), Faure (1925) und Blunck (1944, 1951a, b, 1952a, b, c) genauer untersucht.

Die *Apanteles*-Larven verlassen ihren Wirt, wenn dieser ungefähr verpuppungsreif ist. Dementsprechend findet man die Kokonhäufchen meistens etwa dort, wo sich die Raupen sonst verpuppen, beim Kohlweißling also überwiegend an Pfählen, Zäunen und Mauern, welche an den Kohlbestand angrenzen, beim Baumweißling dagegen an Stämmen und Ästen innerhalb der Obstanlagen. Es handelt sich also in beiden Fällen um sehr verschiedene Biotope, so daß mit Unterschieden in der Artzusammensetzung und Häufigkeit der Parasiten gerechnet werden mußte. Aus diesem Grunde wurde wiederholt eine größere Menge von *Apanteles*-Kokons an verschiedenen Stellen des Befallsgebietes gesammelt und das Schlüpfen des Inhalts im Labor kontrolliert. Die Feststellung der Artzugehörigkeit der auftretenden Wespen erfolgte mit Unterstützung von Herrn Prof. Blunck anhand von Vergleichsmaterial aus seiner Hyperparasitensammlung, das von ihm und verschiedenen Spezialisten bestimmt worden war. Insgesamt fanden sich als Hyperparasiten folgende Arten:

Ichneumoniden	Chalcididen
Haplaspis nanus Grav.	*Habrocytus poecilopus Crawf.*
Hemiteles areator Grav.	*Habrocytus eucerus Ratz.*
Hemiteles submarginatus Bridg.	*Eurytoma appendigaster Boh.*
Hemiteles simillimus Taschb.	*Dibrachys boucheanus Ratz.*
Leptocryptus brevis Thoms.	*Monodontomerus aereus Walk.*
Mesochorus pectoralis Ratz.	*Tetrastichus rapo Walk.*
Pezomachus instabilis Först.	*Tetrastichus turiorum Hartig*
Pezomachus cf. *transfuga Först.*	*Catolaccus ater Ratz.*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Ob es sich bei den beiden Vertretern der Gattung *Habrocytus* wirklich um verschiedene Arten handelt, ist nicht ganz gesichert. Außer den aufgeführten Schlupfwespen traten in geringer Zahl noch einige Chalcididen auf, die nicht sicher bestimmt werden konnten. Alle genannten Arten sind bereits als Hyperparasiten von *P. brassicae* bekannt. Die Liste der Parasiten von *Ap. glomeratus* konnte also durch diese Untersuchung nicht erweitert werden. Stellwaag (1924) fand als Hyperparasiten von *A. crataegi* von den hier aufgeführten Arten nur *Hemiteles fulvipes Grav.* (= *Haplaspis nanus*), *M. aereus*, *E. appendigaster* und eine nicht sicher bestimmte *Habrocytus*-Art. Martelli (1931) nennt *H. fulvipes*, *H. areator* und ebenfalls eine nicht bestimmte *Habrocytus*-Art. Beide Autoren fanden aber andererseits einige weitere Hyperparasiten, die in den eigenen Zuchten nicht auftraten.

Die Häufigkeit der einzelnen Arten wechselte von Ort zu Ort und von Jahr zu Jahr sehr stark, so daß wenig Allgemeines darüber gesagt werden kann. Die meisten von ihnen traten aber nur verhältnismäßig selten auf. Insgesamt wurden durch Chalcididen erheblich mehr Kokons befallen als durch Ichneumoniden. Auf letztere entfielen zwischen 10 und 20% der Gesamthyperparasitierung, und dabei handelte es sich überwiegend um *Haplaspis nanus*. Bei *P. brassicae* ermittelte Blunck (1944) einen Anteil der Ichneumoniden von rund 25%, während Farwick (1947) etwa 35% angibt. Auch hier war *Haplaspis nanus* die bei weitem häufigste Ichneumonide. Bei den Chalcididen überwogen nach Feststellungen dieser Autoren *D. boucheanus*, *T. rapo* und *Habrocytus poecilopus*. Als Hyperparasiten des Baumweißlings waren dagegen die beiden *Habrocytus*-Arten und *E. appendigaster* allgemein am stärksten vertreten, während alle anderen erheblich seltener gefunden wurden.

Der Prozentsatz der Gesamt-Hyperparasitierung, welcher ebenfalls starken Schwankungen unterworfen war, ließ sich nur aus solchem Material mit genügender Sicherheit bestimmen, das kurz vor dem Schlüpfen der *Apanteles*-Imagines gesammelt war. Im großen Durchschnitt ergab sich dabei ein Befall durch alle Arten zusammen von rund 50%. Bei 10—25% der Kokons starb der Inhalt außerdem ab oder wurde von Räubern ausgefressen. Etwa 25—40% der Tiere kamen zum Schlüpfen. Nach langjährigen Beobachtungen von Blunck (1944) wurden bei Entwicklung in *P. brassicae* etwa 80% der Braconiden durch Hyperparasiten ausgeschaltet.

Das Vorkommen von *Mesochorus pectoralis* und *Tetrastichus rapo* ist von größerem Interesse, weil diese beiden Arten zu jenen Schlupfwespen gehören, die *Ap. glomeratus* bereits in der Wirtsraupe belegen. Sie können also, wie ihr Auftreten beweist, das Vorhandensein ihres Wirtes nicht nur bei der Raupe des Kohlweißlings, sondern auch bei der des Baumweißlings feststellen. Von *M. pectoralis* ist bereits bekannt, daß er seine Wirte in sehr verschiedenen Schmetterlingen findet (Blunck 1944), während es für *T. rapo* erst wenige Angaben über Wirtsarten in der Literatur gibt (z. B.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Gautier & Bonnamour 1924, Ferrière & Faure 1925). Diese Schlupfwespe kam in *Ap. glomeratus* aus *A. crataegi* auch nur äußerst selten vor. *Monodontomerus aereus* trat nicht nur als Hyperparasit, sondern auch als primärer Puppenparasit auf, hatte aber auch dort keine Bedeutung.

III. Die Stärke der Parasitierung

Die Biologie von *Apanteles glomeratus* weist einige Besonderheiten auf, welche eine besonders wirksame Dezimierung des Wirtes ermöglichen. Die Schlupfwespe ist ein Gregärparasit und braucht deshalb zur Ablage einer gleichen Anzahl von Eiern weniger Wirte aufzusuchen als eine solitäre Art mit sonst gleichen Eigenschaften. Das führt zu einer entsprechend stärkeren Herabsetzung der Wirtsdichte (Wilbert 1958). Ferner belegen die Weibchen die einzelne Raupe nicht nur einmal, sondern offenbar so oft, wie sie diese zufällig treffen. Dabei treten aber nur selten Verluste unter den Nachkommen auf. Diese Art des Superparasitismus erhöht ebenfalls die Wirksamkeit der Wespe, weil er die Wirtsdichte weiter herabsetzt und dem Parasiten eine größere Regulationsfähigkeit gibt (Wilbert 1959).

Tabelle 3. Prozentsatz der Parasitierung von *Aporia crataegi* durch *Apanteles glomeratus* in den Befallsgebieten der Oberrheinischen Tiefebene, getrennt nach Zentren und Randgebieten des Befalls

Herkunft des untersuchten Materials	Herbst 1953[1])	Frühj. 1954[1])	Frühj. 1955	Herbst 1955	Herbst 1956
Befallszentren					
Ingelheim/Rhein	7%	10%	13%	24%	68%
Südl. Oppenheim/Rhein	28%	28%	21%	24%	84%
Kirchheim b. Heidelberg			4%	11%	60%
Bruchsal				20%	
Griesheim i. Baden			18%	9%	
Waltersweier i. Baden				7%	
Weier i. Baden				32%	
Schutterzell i. Baden			20%		
Goldscheuer i. Baden			32%		
Randgebiete					
Eddersheim				43%	
Marxheim				56%	
Nauheim				38%	
Bietigheim				35%	
Mückenhäuser Hof b. Worms				80%	
Altenahr	68%			59%	

[1]) Die Werte für Herbst 1953 und Frühjahr 1954 wurden von Chr. Martini freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

Der Einfluß von *Ap. glomeratus* auf die Population des Kohlweißlings entspricht ungefähr den genannten biologischen Eigenschaften. Im Mittel beträgt seine Parasitierung bei uns nach Blunck (1944) etwa 60%. Steigt

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

seine Population an, so beobachtet man meistens auch eine rasche Zunahme des Parasiten, der stellenweise bis zu 100% der Raupen vernichten kann. In krassem Gegensatz dazu stand die Auswirkung, welche die Braconide lange Zeit im Gebiet der Massenvermehrung auf den Baumweißling hatte. Wie aus Tab. 3 hervorgeht, überstieg besonders in den Befallszentren die Parasitierung bis zum Jahre 1955 einschl. kaum ein Ausmaß von 30% der Raupen. Das ist um so auffallender, als die Massenvermehrung von *A. crataegi* nach Feststellungen von Blunck (persönl. Mitteilung) bereits zu Beginn des letzten Krieges eingesetzt und seitdem, allerdings mit unterschiedlicher Stärke, angedauert hatte. Den Schlupfwespen stand also jahrelang ein Überangebot an Wirten zur Verfügung, und die Eiablage von Parasiten ist ja u. a. von der Wirtsdichte abhängig (vgl. Nicholson, 1933; Gause, 1934; Smith, 1935; Flanders, 1935, 1940, 1947; DeBach & Smith, 1941). Während der Dauer der Beobachtung war nur bei Ingelheim ein stetiger leichter Anstieg der Parasitierung festzustellen, der aber durchaus nicht den Erscheinungen bei *P. brassicae* entsprach. Nach Blunck (1951a) betrug die Parasitierung im Gebiet südlich von Oppenheim/Rhein (bei Gimbsheim) in den Jahren 1939—41 zwischen 1 und 14,8%. Diese Werte sind zwar noch niedriger als die jetzt ermittelten, lassen sich aber wegen der langjährigen Beobachtungslücke kaum vergleichen.

Die naheliegende Annahme, daß von *Ap. glomeratus* nach Entwicklung in *A. crataegi* vielleicht ein größerer Anteil durch Hyperparasiten vernichtet werden könnte als nach Auswandern aus *P. brassicae*, erwies sich als irrig, da die Ausfälle hier sogar niedriger waren als dort (s. S. 885). Eine andere Erklärung konnte man in der Möglichkeit suchen, daß die Raupen des Baumweißlings vielleicht weniger gern belegt oder schlechter gefunden werden als die des Kohlweißlings. Gegen solche Überlegungen sprach aber die Feststellung, daß in den Randgebieten, also bei meist geringerer Dichte des Schädlings, ein durchschnittlich deutlich höherer Prozentsatz parasitiert war (Tab. 3). Außerdem war der Befall von *A. crataegi* durch *Ap. glomeratus* dort, wo kleine Obstparzellen mit anderen Kulturen abwechselten, vor allem auch in der Nähe der Ortsränder, meistens höher als in ausgedehnten dichten Obstbeständen. Schließlich ergab dann das Jahr 1956 einen plötzlichen und sehr deutlichen Anstieg des Parasitenbefalls, der jetzt keineswegs mehr hinter entsprechenden Beobachtungen bei *P. brassicae* zurückblieb. Es mußte also eine andere Ursache geben, welche eine stärkere Vermehrung der Braconide vorher verhindert hatte. Sie soll in den folgenden Kapiteln diskutiert werden.

Wenn ein Parasit nach geeigneten Wirten sucht, so sind für ihn dabei oft nicht nur diese selbst, sondern auch ihre Futterpflanzen von Bedeutung. Sie scheinen dem Parasiten in manchen Fällen als Wegweiser zu seinen Wirten zu dienen. Speziell von *Ap. glomeratus* stellte z. B. George (1927, 1928) fest, daß die Schlupfwespe Kohlweißlingsraupen dann nicht

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

befällt, wenn diese auf *Tropaeolum maius*, *T. minus*, *Eruca sativa*, *Cochlearia armoracia* oder *Capparis spinosa* leben. Diese Pflanzen üben also auf den Parasiten eine andere Wirkung aus als die sonst befressenen Cruciferen.

Um nach eventuellen Befallsunterschieden bei *Aporia*-Raupen zu suchen, die sich auf verschiedenen Wirtspflanzen entwickelten, wurden im Laufe von Herbst und Winter 1955/56 im Befallsgebiet südl. Oppenheim/Rhein Winternester von den dort vorhandenen Obstarten getrennt gesammelt und auf Parasitierung untersucht. Das Ergebnis zeigt Tab. 4. Aus der Aufstellung geht hervor, daß zwischen den verschiedenen Bäumen zwar Unterschiede in der Parasitierung bestanden, daß diese Unterschiede aber nicht sehr groß waren. Die Werte für Süßkirsche und Birne weichen zwar vom Durchschnitt ab, wurden aber aus Material gewonnen, das nur einem Teil des Befallsgebietes entnommen war. Deshalb können einstweilen keine Schlüsse daraus gezogen werden. Die im Vergleich zu Pflaume relativ niedrigen Prozentsätze an Pfirsich ließen sich gegen jene statistisch nicht genügend sichern. Insgesamt kann man deshalb aus diesen Untersuchungen nur entnehmen, daß die Braconide ihren Wirt an allen geprüften Obstgehölzen parasitiert.

Tabelle 4. Parasitierung von *Aporia crataegi* durch *Apanteles glomeratus* an den verschiedenen Obstarten

Wirtspflanzen	Parasitierungsprozentsätze bei den untersuchten Proben						durchschnittl. Befall
Pflaume	30	36	33	12	23	21	26%
Pfirsich	18	15	7				13%
Apfel	23						23%
Süßkirsche	38						38%
Birne	16						16%
Aprikose	27						27%

IV. Die Bedeutung von *Apanteles glomeratus* für den Massenwechsel von *Aporia crataegi*

1. Der obligate Wirtswechsel und seine Folgen

Fragt man nach dem Einfluß, den ein Parasit auf den Massenwechsel seines Wirtes ausübt, so begibt man sich damit in einen Bereich, in dem trotz sehr umfangreicher Literatur noch wenig gesicherte Ergebnisse vorliegen. Infolgedessen sind die Ansichten über die Bedeutung, welche Parasiten und allgemein die tierischen Feinde gegenüber anderen Massenwechselfaktoren für die Populationsdynamik der Insekten besitzen, noch sehr unterschiedlich. Es ist hier nicht der Raum, um auf die zahlreich vorgebrachten Argumente im Einzelnen einzugehen. Für die hier geschilderten Zusammenhänge ist es in erster Linie von Bedeutung, daß die Parasitenweibchen durchschnittlich mehr Eier ablegen, wenn die Populationsdichte

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

des Wirtes größer ist. Parasiten schalten deshalb bei hoher Dichte des Wirtes einen größeren Prozentsatz der Tiere aus als bei niedriger und gehören deshalb zu den dichteabhängigen Begrenzungsfaktoren für den Massenwechsel (Martini, 1931; DeBach & Smith, 1941; Solomon, 1957). Diese Dichteabhängigkeit ist freilich nach Milne (1957a, b) nur unvollkommen („imperfect density dependence"), weil die Wirkung der Parasiten auch noch durch eine meist unbekannte Anzahl weiterer Faktoren beeinflußt wird. Für *Apanteles glomeratus* gehört zu diesen Faktoren, wie im Folgenden erläutert werden soll, die Notwendigkeit des Wirtswechsels.

Eine solche Notwendigkeit ist bereits für verschiedene Parasiten nachgewiesen worden. Schwangart empfiehlt schon 1913 das Anpflanzen von Futterpflanzen der Zwischenwirte, welche für einige Parasiten der beiden Traubenwickler (*Clysia ambiguella Hübn.* und *Polychrosis botrana Schiff.*) notwendig sind. Eidmann (1927) vermutet für *Ichneumon nigritarius Grav.* einen Wirtswechsel zwischen dem Kiefernspanner (*Bupalus piniarius L.*) und dem Heidekrautspanner (*Hematurga atomaria L.*) und mißt ihm große Bedeutung zu. Im Einzelnen wird die Auswirkung des Wirtswechsels oft verschieden beurteilt, so daß allgemeine Aussagen kaum möglich sind. Muesebeck (1918) hält z. B. *Apanteles lacteicolor Viereck* (s. S. 883) für „a parasite of considerable importance" (S. 201), weil er beim Goldafter etwa 20—25% der Tiere ausschaltet, außerdem aber obligatorisch noch andere Schädlinge befällt und seine Wirte abtötet, bevor größerer Schadfraß stattgefunden hat. Zwölfer & Kraus (1957) dagegen stellen fest, daß *Itoplectis maculator F.* auf die Population von *Choristoneura murinana Hb.* kaum einen regulierenden Einfluß ausüben kann, weil der Parasit als multivoltine Art auch von anderen Wirten abhängig ist.

Relativ leicht sind die Verhältnisse dann zu übersehen, wenn ein Parasit im Laufe des Jahres obligatorisch zwischen nur zwei Wirtsarten A und B wechselt. Tritt in einem solchen System etwa der Wirt A in eine Massenvermehrung ein, so nimmt der Parasit wegen des größeren Wirteangebotes zunächst zu. Er stößt aber nicht, wie es in einfachen Überlegungen über das Wirt-Parasit-Verhältnis meistens vorausgesetzt wird, in der nächsten Generation wieder auf den gleichen in Zunahme begriffenen Wirt. Dieser ist vielmehr erst im nächsten Jahre wieder verfügbar, und vorher muß eine Generation beim Wirt B durchlaufen werden. Beginnt B gleichzeitig mit A eine Massenvermehrung, so kann der Parasit auch hier weiter zunehmen. Eine solche Gleichzeitigkeit ist aber höchst unwahrscheinlich. Ist das nicht der Fall, so wird B durch den nun verstärkten Parasitenbefall verstärkt dezimiert. Er wird dadurch in den folgenden Generationen immer mehr zum Engpaß für die Vermehrung des Parasiten, der ja in jeder zweiten Generation auf diesen Wirt angewiesen ist und deshalb der Gradation von A immer schlechter folgen kann. A vermag sich also immer ungehinderter zu vermehren.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Eine entsprechende Überlegung kann man für den Fall anstellen, daß die Dichte von A nicht zu- sondern abnimmt. Die Population des Parasiten kann dann nicht so schnell folgen, wie es für eine regulierende Wirkung erforderlich wäre, falls B nicht zufällig gleichzeitig ebenfalls stärker zurückgeht. Deshalb werden in jeder zweiten Generation zu viele Parasiten produziert. Die Zahl der Tiere in B steigt noch an, weil in A nicht mehr so viele Parasiten schlüpfen wie vorher. Auch hier erweist sich also der Wirt B als Bremse für die regulierende Wirkung des Parasiten, und A wird immer stärker dezimiert.

Diese Überlegungen gelten selbstverständlich nur mit der Einschränkung, die Milne (1957a, b) gegen derartige Schlußfolgerungen geltend gemacht hat: daß sie die veränderlichen Umwelteinflüsse außer acht lassen. Durch deren Einbeziehung werden die Verhältnisse natürlich komplizierter. Je nach Stärke der übrigen Einflüsse kann die beschriebene Entwicklung mehr oder weniger verändert und vielleicht in manchen Fällen sogar ganz aufgehoben werden. Das ändert aber nichts daran, daß der obligate Wechsel eines Parasiten zwischen zwei Wirten seinerseits die Populationsdynamik der beteiligten Arten in der beschriebenen Weise beeinflußt; je weniger die übrigen Faktoren sich demgegenüber auswirken können, desto stärkere Folgen dieses Einflusses sind zu erwarten. Während also ein einfaches Wirt-Parasit-Verhältnis (zwischen einem Wirt und einem Parasiten) die Tendenz zeigt, jede Populationsveränderung eines Partners zu bremsen und rückgängig zu machen, ergibt sich im hier erörterten Falle das Gegenteil: Der Parasit trägt dazu bei, daß von außen induzierte Populationsabweichungen im Laufe der weiteren Generationen vergrößert werden.

Treten zwei Arten nicht nacheinander, sondern gleichzeitig als Wirte des gleichen Parasiten auf, so ist der Bruchteil, der von beiden vernichtet werden muß, damit die Populationen in der nächsten Generation gleich stark bleiben, meistens unterschiedlich groß. Solange er bei keinem der Wirte erreicht wird, steigt die Dichte beider Arten an, und durch das wachsende Wirteangebot nimmt auch der Parasit zu. Dadurch wird ein immer höherer Anteil beider Wirte vernichtet, bis bei einem von beiden, etwa bei A, mehr Tiere ausgeschaltet werden, als zur Aufrechterhaltung der Populationsstärke abgetötet werden müssen. A nimmt von jetzt an ab, während B weiterhin zunimmt, solange bei ihm noch nicht die notwendige Befallsstärke erreicht ist. So wird, auf dem Wege über die Parasitierung, der eine Wirt durch den anderen nach und nach vollständig verdrängt. Auf diese Weise muß immer derjenige Wirt weichen, dessen Population bereits durch die geringere Parasitenmenge in Schranken gehalten wird. Durch ähnliche Überlegungen, allerdings teilweise von anderen Voraussetzungen ausgehend, kam schon Nicholson (1933) zu dem Schluß, daß von zwei Wirten des gleichen Parasiten immer nur einer gleichzeitig existenzfähig sei und der andere praktisch ausgerottet würde.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Veränderlichkeit der übrigen Umwelteinflüsse ist auch in dieser Überlegung zunächst ignoriert worden. Je stärker sie ist, desto stärker wird die geschilderte Entwicklung wiederum verändert werden. Insbesondere wurde vorausgesetzt, daß zur Aufrechterhaltung der Populationsstärke von B in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen ein höherer Befallsprozentsatz erforderlich ist als bei A. Diese Voraussetzung dürfte aber bei den unterschiedlichen Umweltansprüchen und den verschiedenen Massenwechselfaktoren beider Arten in vielen Fällen erfüllt sein. Ferner wurde nicht berücksichtigt, daß zwei gleichzeitig vorhandene Wirte ja meistens eine verschieden große „Anziehungskraft" auf den Parasiten ausüben (vgl. z. B. Zwölfer & Kraus, 1957) und deshalb unterschiedlich stark befallen werden. Der so entstehende Parasitierungsunterschied kann aber nur zufällig den beschriebenen unterschiedlichen Befalls-Ansprüchen beider Populationen entsprechen, so daß dadurch die durchgeführte Überlegung nicht eingeschränkt wird.

2. Der Einfluß von *Apanteles glomeratus* auf die Population von *Aporia crataegi*

Da *A. glomeratus* seinen Jahreszyklus im Baumweißling allein nicht vollenden kann, bildet die Braconide mit ihren beiden Wirten ein System, für welches die theoretischen Schlußfolgerungen in zweifacher Weise anwendbar sind. *A. crataegi* und die zweite Generation von *Pieris brassicae* sind im Sommer etwa gleichzeitig als belegungsfähige Raupe vorhanden. Höchstens für eine der beiden Arten kann die Populationsdichte der Braconide durchschnittlich richtig sein, um eine Zu- oder Abnahme zu verhindern. Nun ist es leider nicht bekannt, bei welcher von beiden der Parasit in normalen Jahren schon mit der geringeren Anzahl von Tieren die Wirtspopulation konstant hält, und deshalb kann das Folgende zunächst nur als Diskussionsgrundlage betrachtet werden.

Ist für eine ausreichende Dezimierung von *A. crataegi* durchschnittlich eine geringere Menge von Parasiten erforderlich als für eine solche von *P. brassicae*, so wird der Baumweißling durch die zu hohe Zahl der bei *P. brassicae* schlüpfenden Braconiden immer mehr zurückgedrängt. Er kann dann in normalen Jahren auf einer sehr niedrigen Populationsstärke gehalten werden und hat keine Möglichkeit, diese zu erhöhen. Nur wenn durch besondere Verhältnisse der Kohlweißling für mehrere Jahre stark zurückgeht und deshalb weniger Parasiten produziert werden oder wenn sich durch Wetter oder andere Faktoren die Verhältnisse für *A. crataegi* günstiger gestalten, besonders aber bei einem Zusammentreffen beider Umstände, kann eine Wendung eintreten. Um die Dichte des Baumweißlings weiterhin konstant zu erhalten, ist dann ja eine stärkere Parasitierung und damit eine größere Anzahl von Parasiten erforderlich. Wird diese von *P. brassicae* nicht geliefert, so nimmt *A. crataegi* zu.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Annahme, daß ein ausreichender Prozentsatz von *A. crataegi* in normalen Jahren bereits bei geringerer Parasitendichte ausgeschaltet wird als ein solcher von *P. brassicae*, führt also zu Folgen, welche mit der beobachteten Populationsdynamik des Baumweißlings sehr gut übereinstimmen. Dieser Falter gilt allgemein als seltene Art, die nur hin und wieder in zeitlich und örtlich begrenzte sehr starke Massenvermehrungen eintritt. Da die Voraussetzung jedoch nicht bewiesen ist, handelt es sich hier vorläufig nur um eine Hypothese, welche für eine altbekannte Tatsache eventuell eine neue Erklärungsmöglichkeit bietet. Dabei ist zu beachten, daß der Anstoß zur Vermehrung nach dieser Hypothese letztlich nicht durch die Parasitierung, sondern durch andere Faktoren erfolgt, welche belebter oder unbelebter Natur sein können.

Nicht hypothetisch ist dagegen eine andere Folge, welche sich aus den Überlegungen des vorigen Kapitels (S. 889) für den Massenwechsel des Baumweißlings ergibt: Nimmt der Baumweißling (als Wirt A) stärker zu, so wird die Sommergeneration von *P. brassicae* durch erhöhten Parasitenbefall dezimiert und dadurch im Laufe mehrerer Generationen immer stärker zum Engpaß für eine Angleichung der Population von *Ap. glomeratus* an die wachsende Dichte von *A. crataegi*. Die Verhältnisse sind wieder etwas komplizierter als im Schema, da durch Abnahme der Sommergeneration des Kohlweißlings auch die zweite Generation zurückgeht und damit die Gesamtzahl der Wirte (*A. crataegi* + *P. brassicae*) weniger schnell zunimmt. Je stärker *P. brassicae* aber zurückgeht, desto mehr nähern sich die Verhältnisse dem Schema und desto ungehinderter kann sich *A. crataegi* vermehren. Auf diese Weise findet die Tatsache, daß die Schlupfwespe trotz langjährigen Überangebots an Baumweißlingsraupen nur einen verhältnismäßig geringen Teil von ihnen befiel, eine einfache Erklärung. *Ap. glomeratus* kann also seine regulierende Funktion bei *A. crataegi* gar nicht in gleicher Weise erfüllen wie bei *P. brassicae*; denn tritt umgekehrt der Kohlweißling in eine Massenvermehrung ein, so treffen die Schlupfwespen in jeder Generation wieder auf diesen Wirt, können sich meistens entsprechend vermehren und dadurch einen immer größeren Prozentsatz ausschalten.

Die erwähnte Folgerung, daß bei Massenvermehrungen von *A. crataegi* der Kohlweißling zahlenmäßig zurückgeht, stand ebenfalls in Übereinstimmung mit der Beobachtung. Vor allem in den am stärksten durch *A. crataegi* befallenen Gebieten von Oppenheim und Ingelheim erwies sich *P. brassicae* als wenig zahlreich. Das mag zum Teil eine Auswirkung der geschilderten Zusammenhänge sein, ist aber außerdem wohl auch auf einen Mangel an geeigneten Futterpflanzen zurückzuführen. Es handelt sich um Gebiete mit ausgesprochenem Sandboden, in denen die großblättrigen Wildcruciferen und Frühkohlbestände relativ selten sind, welche der Sommergeneration von *P. brassicae* als Nahrung dienen. Nur *Diplotaxis tenuifolia DC.* fand sich in größerer Anzahl, war aber nie von *Pieris*-Raupen be-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

fallen. In Hausgärten und kleineren Parzellen wird zwar in jenen Gebieten auch etwas Kohl gebaut, der aber höchstens mit Eiern der zweiten Generation des Kohlweißlings belegt wird, welche ja den aus *A. crataegi* geschlüpften Wespen nicht als Ausweichart dienen kann. Die so schwach auftretende Sommergeneration von *P. brassicae* und die damit verbundene geringe Zahl von *Ap. glomeratus* dürfte in jenen Gebieten nicht nur die lange Dauer der Gradation begünstigt haben, sondern auch das Zustandekommen einer Massenvermehrung erleichtern.

In diesem Zusammenhang ist noch die Frage zu diskutieren, wie weit Cruciferenbestände und Obstanlagen voneinander entfernt sein dürfen, um ein Überwechseln des Parasiten zwischen seinen beiden Wirten zu ermöglichen. Bisher sind mir keine Untersuchungen über den Aktionsradius von *Ap. glomeratus* bekannt geworden. Allgemein gelten jedoch Braconiden als verhältnismäßig wenig bewegliche Tiere. Mit Sicherheit ist das Überwechseln um so leichter, je geringer die Entfernung zwischen den Futterpflanzen der beiden Wirte ist. Je größer also bei Fehlen geeigneter Wildcruciferen die zusammenhängenden Obstbestände sind, desto geringer ist die Möglichkeit der Entwicklung für den Parasiten. Dieser theoretischen Überlegung entspricht die auf S. 887 erwähnte Beobachtung, daß die Parasitierung in ausgedehnten, dichten Obstbeständen meistens geringer war als anderswo. Da in erstgenannten Bereichen der Baumweißling meistens sehr massiert auftrat, schien es zunächst, daß der Parasit solche Biotope weniger gern befliegt. Die Feststellung der Notwendigkeit des Wirtswechsels gibt aber eine viel einfachere Erklärung. Auch die Tatsache, daß in den Zentren der Befallsgebiete die Parasitierung niedriger war als in den Außenbezirken (s. Tab. 3), ist durch den notwendigen Wirtswechsel leicht verständlich.

Als im Sommer 1956 der Befall des Baumweißlings durch *Ap. glomeratus* sprunghaft zunahm, hatte aus anderen Gründen bereits der Zusammenbruch der Massenvermehrung begonnen. Der plötzlich verstärkte Parasitenbefall ist aber nur zu einem kleinen Teil auf diese Tatsache zurückzuführen, da er sich auch an solchen Stellen zeigte, wo ein zahlenmäßiger Rückgang des Wirtes noch nicht zu beobachten war. Vielmehr hatte inzwischen der Kohlweißling in ganz Deutschland, von Norden nach Süden fortschreitend und 1956 auch die Alpenländer erreichend, eine starke Vermehrung durchgemacht. Infolgedessen hatte auch *Ap. glomeratus* als Parasit dieses Schädlings stark zugenommen, so daß jetzt in der Sommergeneration ein Vielfaches der vorher zur Entwicklung gekommenen Wespen schlüpfte. Diese Veränderung wirkte sich auch im Befallsgebiet von *A. crataegi* aus, so daß dessen Raupen jetzt erheblich stärker als vorher befallen werden konnten.

Es ist üblich, den Parasiten eines Schädlings als nützlich zu bezeichnen, wobei der Nutzen freilich je nach Stärke des Befalls und Dichte des Wirtes sehr verschieden groß sein kann. Hier hat sich nun gezeigt, daß es durchaus

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

nicht immer leicht ist, einen Parasiten in dieses einfache Schema einzureihen. *Ap. glomeratus* dezimiert *A. crataegi* anscheinend in ausreichender Weise, solange dessen Population nur verhältnismäßig klein ist, versagt aber, wenn eine Massenvermehrung einsetzt. Falls die auf Seite 891 aufgestellte Hypothese zutrifft, daß der zur Konstanz der Populationsstärke notwendige Parasitenbefall bei *A. crataegi* leichter erreicht wird als bei *P. brassicae*, so ist es aber auch andererseits wesentlich der Schlupfwespe zuzuschreiben, wenn der Wirt viele Jahre hindurch selten ist und eine Vermehrung ausbleibt. Man kann also dem Parasiten auch bei *A. crataegi* seinen Nutzen wohl nicht absprechen, muß dabei aber beachten, daß dieser Nutzen stärker begrenzt ist als sonst in vielen Fällen.

Angesichts der weiten Verbreitung von *A. crataegi* und *P. brassicae* über den größten Teil der Palaearktischen Region erscheint der Hinweis notwendig, daß die hier geschilderten Zusammenhänge zunächst nur für deutsche Klimabedingungen zutreffen. In anderen Ländern können sich zeitliche Verschiebungen im Auftreten der beiden Falter ergeben, welche ein Überwechseln des Parasiten unmöglich machen. So hat z. B. *P. brassicae* im Mittelmeerraum drei oder gar vier Generationen. Außerdem erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von *A. crataegi* weiter nach Osten als das von *Pieris brassicae*, welches Ostasien ausschließt. Welche Rolle unter anderen Verhältnissen die Parasitisierung durch *Ap. glomeratus* spielt, läßt sich deshalb von hier aus in keiner Weise beurteilen.

Der auffallende Wechsel zwischen starker Gradation und jahrelanger Seltenheit, welcher den Massenwechsel von *A. crataegi* kennzeichnet, ist mit den Besonderheiten der Parasitierung durch *Ap. glomeratus* wohl noch kaum genügend erklärt. Diese Schlupfwespe trägt zwar wohl sehr zur Labilität der Verhältnisse bei, doch sind daran sicher auch noch andere Faktoren beteiligt. So hat z. B. Bremer (1929) mit Recht auf den im Gegensatz zu *P. brassicae* univoltinen Entwicklungszyklus des Baumweißlings hingewiesen, welcher durch die zeitlich geschlossenere Entwicklung der Tiere zu einer größeren Abhängigkeit von den verschiedensten ökologischen Faktoren, vor allem vom Wetter, führt. Auch für die hier geschilderten Zusammenhänge ist diese Tatsache ja von wesentlicher Bedeutung. Über die weiteren Einflüsse auf den Massenwechsel von *A. crateagi* wird an anderer Stelle ausführlich berichtet werden.

Zusammenfassung

Der Zeitpunkt der Eiablage von *Apanteles glomeratus* (*L.*) bei *Aporia crataegi* (*L.*) wird weniger vom Entwicklungsstadium der Raupe als von der Flugzeit der Schlupfwespe bestimmt. Im Gegensatz zu *Pieris brassicae* belegt die Braconide hier auch noch das zweite und dritte Larvenstadium, doch wird das erste Stadium offenbar bevorzugt.

Parasitierte Raupen entwickeln sich in den ersten Stadien etwas langsamer als gesunde und spinnen sich dementsprechend später in die Winternester ein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Imagines von *Ap. glomeratus* schlüpfen in der zweiten Maihälfte. Sie finden erst zu Beginn des Juli belegungsfähige Baumweißlingsraupen. Die Zwischenzeit wird offenbar durch eine weitere Generation im Kohlweißling überbrückt.

Die Unmöglichkeit für *Ap. glomeratus*, den Jahreszyklus allein bei *A. crataegi* zu vollenden, ist einmal auf die lange Dauer der Embryonalentwicklung (etwa 3 Wochen) dieses Wirtes, zum anderen auf das einheitliche Wachstum der Tiere einer Baumweißlingspopulation zurückzuführen, welches durch die bei jeder Generation eintretende Diapause im 3. Stadium bewirkt wird.

Ap. glomeratus wird seinerseits von einer Anzahl verschiedener Ichneumoniden und Chalcididen belegt, die insgesamt durchschnittlich etwa 50% der Tiere ausschalteten.

In den Befallszentren von *A. crataegi* in der Oberrheinischen Tiefebene betrug die Parasitierung durch *Ap. glomeratus* bis 1955 einschl. maximal nur etwa 20—30%; in den Randgebieten war sie stärker. 1956 war auch in den Zentren der Parasitenbefall wesentlich höher.

Einem Parasiten, der abwechselnd zwei verschiedene Wirte befällt, ist es nach theoretischen Überlegungen kaum möglich, sich der Gradation eines dieser Wirte durch eigene Zunahme anzupassen. Sind beide Wirte gleichzeitig vorhanden, so wird einer von ihnen durch die Parasitierung verdrängt und vom anderen ersetzt. In beiden Fällen können veränderliche Umwelteinflüsse mehr oder weniger stark modifizierend einwirken.

Demnach ist *Ap. glomeratus* meistens nicht in der Lage, bei einer Massenvermehrung von *A. crataegi* in ähnlicher Weise mit eigener Vermehrung zu reagieren wie bei einer Gradation von *P. brassicae*; doch trägt die Wespe eventuell dazu bei, daß der Falter in normalen Jahren fast immer relativ selten ist.

Summary

The date of oviposition in *Apanteles glomeratus* (*L.*) (parasitizing *Aporia crataegi L.*) is less determined by the stage of development of the caterpillar than by the flight period of the Braconid wasp. In opposition to *Pieris brassicae* even still the second and third larval instar are parasitized, but the first one is obviously preferred. Parasitized caterpillars develop more slowly during the first stages than healthy ones, and so they begin later to envelop themselves by spinning their hibernation nests. The imagines of *Ap. glomeratus* emerge from cocoon during the second half of May. But they find caterpillars of *A. crataegi* suitable for parasitization not before the beginning of July. The meantime is obviously passed as a further generation in *Pieris brassicae*. The impossibility for *Ap. glomeratus* to complete a full year cycle in *A. crataegi* alone is caused at first by the length of embryonic development (3 weeks) of this host, on the other hand by the uniform growth of the specimens of an *A. crataegi* population which is brought about by the diapause during the third larval instar of each generation. *Ap. glomeratus* itself is parasitized by a number of different *Ichneumonidae* and *Chalcididae* with the result that all together nearly 50 per cent. of the Braconid wasps are eliminated. In the centres of the outbreak of *A. crataegi* in Western Germany (Oberrheinische Tiefebene) the parasitization by *Ap. glomeratus* was found up to 1955 (incl.) only 20—30%. Towards the margin of the outbreak areal the percentage was higher, as like as in the centres during 1956. According to theoretical considerations a parasite alternately attacking two different hosts will be hardly able to accomodate itself to circumstances like the increasing population density of these hosts by means of own increase. In case that the increasing two hosts are obtainable at the same time, one of them will be displaced by parasitization and compensated by the other. Under both conditions variable factors of biotop can be more or less effective. So during an outbreak of *A. crataegi Ap. glomeratus* is generally not able to increase its own population density in a similar way as known from outbreaks of *Pieris brassicae*. But the Braconid wasp may perhaps contribute towards the fact that *A. crataegi* is nearly always relatively rare during normal years.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Резюме

Время откладки яиц *Apanteles glomeratus* (*L.*) у *Aporia crataegi* (*L.*)в меньшей степени определяется стадией развития гусеницы, чем временем полета наездника. В противоположность *Pieris brassicae* браконида здесь еще откладывает яйца на личинку второй и третьей стадии развития, хотя она оказывает предпочтение первой стадии.

Пораженные паразитами гусеницы развиваются в первой стадии немного медленнее, чем здоровые и соответственно позже оплетаются паутниками в зимние гнезда.

Imagines от *Ap. glomeratus* выходят во второй половине мая. Только в начале июля месяца они находят подходящие для откладки яиц гусеницы боярышницы. В промежуточное время, очевидно, одно поколение паразитирует в капустной белянке.

Невозможность для *Ap. glomeratus* завершать годовой цикл только у *A. crataegi* объясняется с одной стороны продолжительностью эмбрионального развития (примерно 3—4 недели) этого хозяина, с другой стороны однородностью роста насекомых популяции боярышницы, вызываемую диапаузой, наступающей в 3-ей стадии каждого поколения.

В свою очередь *Ap. glomeratus* поражается рядом различных *Ichneumonidae* и *Chalcididae*, выключавшие примерно 50% насекомых.

Центры пораженности боярышницей *A. crataegi* в Верхнерейнской низменности были паразитированы наездником, до 1955 года включительно, в размере 20—30%; в окраинах заражение паразитами было сильнее. В 1956 году паразитировались и центры в существенно более высокой степени.

Паразиту, заражающему попеременно двух различных хозяев, теоретически едва ли возможно повышением своей численности приспособляться к градации одного из хозяев. В случае одновременного существования двух хозяев один из них вытесняется и заменяется другим. В обоих случаях изменяющиеся влияния внешней среды могут оказать более или менее модифицирующее действие.

Таким образом *Ap. glomeratus* большею частью не в состоянии при массовом размножении *A. crataegi* реагировать аналогично размножением, как при градации *P. brassicae*; все же наездник содействует тому, что в нормальные годы бабочка становится относительно редкой.

Literatur

(Die mit einem * versehenen Arbeiten waren nur im Referat zugänglich)

Adler, S., Zur Biologie von *Apanteles glomeratus L.* Ztschr. wiss. Insektenbiol., **14**, 182—186, 1918.

*—, Lebensweise und Fortpflanzung des Schmarotzers der Kohlweißlingsraupe, *Apanteles glomeratus L.* Aus d. Natur, **16**, 230—243, 1920.

Bischoff, H., Biologie der Hymenopteren. Berlin, 1927.

Blunck, H., Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae L.* 1. Beitrag: *Mesochorus pectoralis Ratz.* und seine Bedeutung für den Massenwechsel des Kohlweißlings. Ztschr. angew. Ent., **30**, 418—491, 1944.

—, Parasiten und Hyperparasiten von *Pieris rapae L.* Ztschr. Pflanzenkrankh., **58**, 25—54, 1951a.

—, Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae L.* 3. Beitrag: *Hemiteles simillimus* nov. var. *sulcatus.* Kennzeichen und Verhalten der Vollkerfe. Ztschr. angew. Ent., **32**, 335—405, 1951b.

—, Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae L.* 4. Beitrag: *Gelis* cf. *transfuga Först.* Ztschr. angew. Ent., **33**, 217—267, 1952a.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Blunck, H., Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae L.* 5. Beitrag: *Hemiteles simillimus sulcatus*. Die Metamorphose. Ztschr. angew. Ent., **33**, 421—459, 1952b.

—, Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae L.* 6. Beitrag: *Gelis corruptor Först.* und *Gelis faunus Först.* Beitr. Ent., **2**, 94—109, 1952c.

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. Ztschr. angew. Ent., **14**, 254—272, 1929.

DeBach, P. & Smith, H. S., The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites. Journ. econ. Ent., **34**, 741—745, 1941.

Eidmann, H., Der Kiefernspanner in Bayern im Jahre 1925 mit besonderer Berücksichtigung des Parasitenproblems. Ztschr. angew. Ent., **12**, 51—90, 1927.

Farwick, S., Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae L.* Über einige Chalcididen als Parasiten von *Apanteles glomeratus L.* Diss. Univ. Bonn, 1947.

Faure, J. C., Sur la multiplicité des parasites de l'*Apanteles glomeratus L.* C. R. Soc. Biol., **93**, 524—526, 1925.

*—, Contribution à l'étude d'un complex biologique: La Piéride du chou (*Pieris brassicae L.*) et ses parasites hyménoptères. Thèses Faculté Sci. Univ. Lyon 1926.

Ferrière, C. & Faure, J. F., Contribution à l'étude des Chalcidiens parasites de l'*Apanteles glomeratus L.* Ann. Epiphyt., **11**, 221—234, 1925.

Flanders, F., Effect of host density on parasitism. Journ. 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.

—, Elements of host discovery exemplified by parasitic Hymenoptera. Ecology, **28**, 299—309, 1947.

Friederichs, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie. **1**: Ökologischer Teil. Berlin 1930.

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. Ztschr. angew. Ent., **20**, 619—623, 1934.

Gautier, C., Études physiologiques et parasitologiques sur les lépidoptères nuisibles. Sur quelques faits relatifs aux larves des Piérides. C. R. Soc. Biol. Paris, **81**, 197—199, 1918a.

—, Études physiologiques et parasitologiques sur les lépidoptères nuisibles. La ponte des *Apanteles*, parasites de *Pieris brassicae*. C. R. Soc. Biol. Paris, **81**, 801—803, 1152—1155, 1918b.

*Gautier, C. & Bonnamour, S., Recherches sur *Tetrastichus rapo Walker* (Hym. Chalcididae). Rev. Path. vég. Ent. agric., **11**, 246—253, 1924.

George, L., Observations sur la biologie de deux Hyménoptères entomophages. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, **18**, 55—71, 1927.

—, Sur la biologie de l'*Apanteles glomeratus L.* Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, **19**, 104—112, 1928.

Grandori, R., Contributo all' embryologia 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.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

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.

Klein, H. Z., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Kohlweißlinge. II. Zur Bionomie von *Pieris brassicae L.* und deren Parasit *Microgaster glomeratus L.* Ztschr. wiss. Insektenbiol., **26**, 192—199, 1932.

Lipa, J. J., Z badań nad gąsienicami *Aporia crataegi L.* porażonymi przez Braconidae. Ekologia Polska, Ser. B, **4**, 167—172, 1958.

Martelli, G. M., Contribuzione alla biologia della *Pieris brassicae L.* e di alcuni suoi parassiti ed iperparassiti. Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici, **1**, 170—224, 1907.

—, Contributo alla conoscenza dell' „*Aporia crataegi L.*". e di alcuni suoi parassiti ed epiparassiti. Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici, **25**, 171—241, 1931.

Martini, E., Zur Gradationslehre. Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent. Rostock 1930, p. 19—26, 1931.

Matheson, R., The life-history of *Apanteles glomeratus L.* Canad. Entomol., **39**, 205—207, 1907.

Milne, A., The natural control of insect populations. Canad. Entomol., **89**, 193—213, 1957a.

—, Theories of natural control of insect populations. Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology, **22**, 253—271, 1957b.

Muesebeck, C. F., Two important introduced parasites of the browntail moth. Journ. Agric. Res., **14**, 191—206, 1918.

Nicholson, A. J., The balance of animal populations. Journ. anim. Ecol., **2**, 132—178, 1933.

Picard, F., Sur la biologie du *Tetrastichus rapo Walk.* (Hym. Chalcididae). Bull. Soc. ent. France, 206—208, 1921.

—, Contribution à l'étude des parasites de „*Pieris brassicae*" *L.* Bull. biol. France Belg. **56**, 54—130, 1922.

Sachtleben, H., Biologische Bekämpfungsmaßnahmen. In: Handb. Pflanzenkrankh., **6**, 2. Halbband, p. 1—120, Berlin, 1941.

Schwangart, F., Über die Traubenwickler (*Clysia ambiguella Hübn.* und *Polychrosis botrana Schiff.*) und ihre Bekämpfung, mit Berücksichtigung natürlicher Bekämpfungsfaktoren. T. 2, Jena, 1913.

—, Über Rebenschädlinge und -nützlinge. V. Die Schlupfwespen der Traubenwickler. Zuchtergebnisse. Centralbl. Bakt., Parasitenk., 2. Abt., **48**, 543—558, 1918.

Schwerdtfeger, F., Die Waldkrankheiten. 2. Aufl., Hamburg u. Berlin, 1957.

Seurat, L. G., Contributions à l'étude des Hyménoptères entomophages. Ann. Sci. nat. (Zool.), **10**, 1—159, 1899.

Smith, H. S., The role of biotic factors in the determination of population densities. Journ. econ. Ent., **28**, 873—898, 1935.

Solomon, M. E., Dynamics of insect populations. Ann. Rev. Ent., **2**, 121—142, 1957.

Stellwaag, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Beih. Ztschr. angew. Ent., Nr. 6, 1921.

—, Der Baumweißling *Aporia crataegi L.* Ztschr. angew. Ent., **10**, 273—312, 1924.

—, Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin, 1928.

Wilbert, H., Über die Wirksamkeit solitärer und gregärer Parasiten. Ztschr. Pflanzenkrankh., **65**, 661—673, 1958.

—, Der Einfluß des Superparasitismus auf den Massenwechsel der Insekten. Beitr. Ent., **9**, 93—139, 1959.

Zwölfer, H. & Kraus, M., Biocoenotic studies on the parasites of two Fire- and two Oak-Tortricids. Entomophaga, **2**, 173—195, 1957.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.9.7-8.874-898

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1959

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Wilbert Hubert

Artikel/Article: Apanteles glomeratus (L.) als Parasit von Aporia crataegi (L.) (Hymenoptera: Braconidae). 874-898