

Institut für Pflanzenkrankheiten  
der Universität Bonn

HUBERT WILBERT

## Das Ausleseverhalten von *Aphelinus semiflavus* HOWARD und die Abwehraktionen seiner Wirte

(*Hymenoptera: Aphelinidae*)

Mit 4 Textfiguren und 2 Tafeln

### Inhalt

I. Einleitung . . . . .	160
II. Material und Methode . . . . .	160
III. Biologie . . . . .	161
IV. Wirtkreis . . . . .	164
V. Anstiche zur Eiablage und zur Nahrungsgewinnung . . . . .	166
VI. Annahme und Ablehnung der Wirte . . . . .	169
1. Die Auslese der Wirte vor dem Anstich	
a. Verschiedene Blattlausarten . . . . .	169
b. Bereits belegte Wirte . . . . .	171
2. Die Auslese der Wirte beim Anstich	
a. Ablehnung durch Abbruch des Anstichs	
aa. <i>Rhopalomyzus ascalonicus</i> (DONC.) und <i>Myzotoxoptera tulipaella</i> THEOB. . . . .	173
bb. Bereits belegte Wirte . . . . .	175
b. Ablehnung durch Unterlassen der Eiabgabe . . . . .	176
3. Die Auslese der Wirte zur Nahrungsaufnahme . . . . .	177
VII. Die Abwehrreaktionen der Blattläuse	
1. Mechanische Reaktionen . . . . .	181
2. Abwehrreaktionen des Blutes	
a. <i>Rhopalomyzus ascalonicus</i> (DONC.) . . . . .	183
b. <i>Myzotoxoptera tulipaella</i> THEOB. . . . .	188
VIII. Unterschiedlich starke Belegung verschiedener Arten und Altersstufen und ihre Ursachen . . . . .	188
1. Unterschiedliche Eiablage . . . . .	189
2. Die Ursachen der Unterschiede	
a. Auffinden der Wirte . . . . .	190
b. Erste Phase der Wirtsauslese des Parasiten und der Abwehr der Laus . . . . .	193
c. Mißglückte Angriffe . . . . .	194
d. Zweite Phase der Wirtsauslese des Parasiten und der Abwehr der Laus . . . . .	195
e. Anteil der Nahrungsanstiche . . . . .	198
f. Dritte Phase der Wirtsauslese des Parasiten und der Abwehr der Laus . . . . .	198
g. Die Wirksamkeit der einzelnen Faktoren . . . . .	200
IX. Diskussion	
1. Die Wirtsauslese . . . . .	203
2. Die Abwehr durch die Wirte . . . . .	208
Zusammenfassung . . . . .	213
Literatur . . . . .	215

## I. Einleitung

Um seinen Wirt parasitieren zu können, muß ein entomophager Parasit drei Schritte vollziehen: Er muß 1. das Wirts-Habitat finden, 2. im Habitat den Wirt selbst finden und 3. den gefundenen Wirt annehmen (FRANZ, 1961). Die bisher veröffentlichten Arbeiten über Annahme und Ablehnung aufgefundenener Wirte (Wirtsauslese) behandeln fast ausschließlich solche Parasiten, deren Wirte fast oder ganz unbeweglich sind: Eier, Puppen, Schildläuse, Aleurodidenlarven usw. Diese können von den legebereiten Weibchen ungestört betastet und untersucht werden. Anders dagegen ist es, wenn die Wirte beweglich sind und auf Berührungen mit Flucht oder Abwehr reagieren. Dann ist ein Abtasten vor der Eiablage erschwert oder gar unmöglich (ULLYETT, 1949). Sind die Abwehrbewegungen stark genug, so kann die Parasitierung in manchen Fällen sogar ganz verhindert werden. Quantitative Untersuchungen über die Auswirkung solcher Verhaltensweisen des Wirtes auf die Stärke der Parasitierung liegen bisher jedoch kaum vor.

Für entsprechende Experimente erschienen Blattläuse als Wirte besonders geeignet. Sie sind verhältnismäßig leicht in schneller Generationsfolge zu ziehen und führen gegen ihre Parasiten Abwehrbewegungen aus. Damit boten sie die Möglichkeit, durch Auswahl und Vergleich geeigneter Arten und Altersstufen den Einfluß unterschiedlich starker Abwehrbewegungen auf das Ausmaß der Parasitierung durch eine polyphage Schlupfwespe zu bestimmen. Gegen die im Innern lebenden Parasiten werden bei einigen Blattlausarten auch Abwehrreaktionen des Blutes durchgeführt, welche deshalb in die Untersuchungen einbezogen werden konnten. Als Parasit diente die Zehrwespe *Aphelinus semiflavus* How.<sup>1</sup> Weil sich ihre Wirte teilweise heftig zur Wehr setzen, berührt sie diese vor dem Anstich nur selten. So war es besonders interessant, ihr Verhalten bei Annahme und Ablehnung ihrer Wirte zu beobachten und zu analysieren. Außerdem ist sie genügend polyphag, so daß die Suche nach solchen Wirtsarten, welche zur Klärung der hier aufgeworfenen Fragen besonders beitragen konnten, Erfolg versprach.

Dem Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten danke ich für die Gewährung von Mitteln für diese Untersuchungen.

## II. Material und Methode

Die Schlupfwespen für die Experimente sind einer Zucht entnommen, welche bisher über rund 40 Generationen durchgeführt worden ist. Erstmals traten die Tiere unter nicht mehr rekonstruierbaren Umständen in einem Gewächshaus des Instituts für Pflanzenkrankheiten in Bonn auf. Als Wirte für die Zucht dienten vor allem *Myzus persicae* (SULZ.) (Pfirsichlaus) und *Macrosiphon solani* KITTEL (Kartoffellaus). Auch mit *Myzodes ligustri* MOSL. und *Acyrtosiphon onobrychis* B.D.F. war eine Vermehrung immer leicht zu erreichen. *My. persicae* wurde vor allem auf Rüben (*Beta vulgaris*), Kohl und Tulpen gehalten, *Ma. solani* auf Tulpen und keimenden Kartoffeln, *A. onobrychis* auf *Vicia faba*. *Myzodes ligustri* ließ sich leicht auf abgeschnittenen und in Vasen gestellten Ligusterzweigen vermehren. Die anderen Pflanzen waren jeweils eingetopft. Von den Versuchsarten *Rhopalomyzus ascalonicus* (DONC.) (Zwiebellaus) und *Myzotoxoptera tulipaella* THEOB. (Tulpenlaus) wurde erstere auf Tulpe, Küchenzwiebel und vereinzelt auf *Viola tricolor*, letztere auf Tulpe gezogen. Überhaupt hat sich die Tulpe als besonders günstige Wirtspflanze für Zuchten verschiedener

<sup>1</sup> Für die Bestimmung möchte ich Frau Dr. M. BENDEL-JANSSEN meinen Dank aussprechen.

Blattlausarten erwiesen. Die Vermehrung erfolgte hier fast immer schnell und führte zu einem sehr dichten Blattlausbesatz. Von Tulpen wanderten die Läuse erst ab, wenn die Pflanzen völlig abstarben, während sie bei anderen Wirtspflanzen offenbar viel stärker von deren physiologischem Zustand abhängig sind. Selbst auf abgeschnittenen und in kleine Vasen gestellten Tulpenblättern hielten sich die Tiere durchschnittlich noch eine Woche lang. Wegen der Übersichtlichkeit dieser Blätter war das für manche Versuche von großem Vorteil.

Die Zucht von *A. semiflavus* erfolgte größtenteils in einer Gewächshauskabine, in welche blattlausbesetzte Pflanzen hineingestellt wurden. Durch Zusatzbeleuchtung mittels Leuchtstofflampen konnte hier die Tageslichtdauer im Herbst, Winter und Frühjahr auf täglich 16 Stunden ergänzt werden. Die Parasiten bewegten sich frei in der Kabine. Sie vermehrten sich allerdings stärker, wenn sie mit den Blattläusen und deren Wirtspflanze unter einen Glaszylinder gebracht wurden, der oben mit feiner Gaze überspannt war. Obwohl dabei ein gewisser Gasaustausch möglich blieb, wirkte sich jedoch der Abschluß durch den Zylinder auf viele Pflanzen negativ aus, so daß die Läuse rasch abwanderten und starben. Der Zylinder mußte deshalb meistens nach wenigen Tagen wieder entfernt werden. Am empfindlichsten war dabei *Vicia faba*, am besten bewährte sich dagegen auch hier die Tulpe, welche auf den Glaszylinder kaum reagierte.

Die für die Versuche benötigten Parasiten blieben nach dem Schlüpfen mindestens bis zum 5. Lebenstag innerhalb von großen Zuchtzylindern auf Kohl- oder Tulpenpflanzen, die stark von *My. persicae* befallen waren; denn andere Experimente hatten gezeigt, daß die volle Höhe der täglichen Eiproduktion erst nach mehreren Tagen erreicht wird, dann aber einige Zeit ungefähr gleich bleibt.

Versuche, bei denen die Anzahl der Legeakte ermittelt werden sollte, ließen sich auf Blättern oder Blattstücken durchführen, die sich einzeln in Petrischalen befanden. Durch Zufügung eines feuchten Wattebauschs bleiben solche Blätter 2 Tage lang genügend turgeszent. Am besten eigneten sich auch hier wieder Tulpenblätter. Sollte der Anstich beobachtet werden, so wurde abgewartet, bis sich die Blattläuse größtenteils auf der Blattfläche festgesaugt hatten. Tiere, die sich auf der abgewandten Blattseite festsetzten, wurden entfernt. Durch Festkleben des Blattes mittels Stärkekleister konnte eine Blattseite in vielen Fällen auch unzugänglich gemacht werden. Nach Zugabe von *Aphelinus*-Weibchen wurde die Petrischale dann mit einer Glasscheibe bedeckt und durch ein Binokular bei Tageslicht und Zimmertemperatur beobachtet.

Die Wirte waren auf diese Weise regellos über die Blattfläche verteilt. Eine willkürliche Anordnung und damit planmäßige Verteilung hätte nur durch Festkleben der Läuse erreicht werden können. Darauf mußte aber verzichtet werden, weil es die Abwehrbewegungen beeinträchtigt hätte. Nach Versuchen von ULLYETT (1949) mit *Chelonus texanus* CRESS. bestand kein signifikanter Unterschied im Parasitierungserfolg, wenn die Wirtseier (*Ephestia kuehniella*) gleichmäßig oder nach dem Zufall über die Blattfläche verteilt wurden. Außerdem änderte sich in den hier geschilderten Experimenten die Anordnung der Tiere langsam während des Versuches, weil immer wieder einzelne Läuse ihre Stechborsten aus dem Blattgewebe herauszogen und einen anderen Platz aufsuchten.

Die Wirte in den Versuchen gehörten meistens bestimmten Altersstufen an, weil diese leichter einheitlich zu erhalten waren als gleiche Häutungsstadien. Der größte Altersunterschied innerhalb dieser Stufen betrug 24 Stunden (bei *Rh. ascalonicus* in einigen Fällen 48 Stunden). Da alle in der Größe nach oben oder unten deutlich von der Mehrheit abweichenden Exemplare außerdem vor Beginn der Experimente entfernt wurden, waren die Versuchstiere auch in dieser Hinsicht jeweils ziemlich einheitlich.

### III. Biologie

*Aphelinus semiflavus* ist rund 1 mm lang. Kopf und Thorax sind schwarz, das Abdomen ist im Normalfall bernsteingelb. Die erste Artheschreibung hat HOWARD (1908) gegeben. Sie wurde von JANSSEN (1961) ergänzt. Die Art tritt vorwiegend im holarktischen Gebiet auf, wurde aber in Deutschland bisher noch

nicht nachgewiesen (JANSSEN, 1961) Anscheinend bevorzugt sie die wärmeren Bereiche Ihre Biologie ist bereits von HARTLEY (1922) ausführlich beschrieben worden, so daß hier kurze Angaben und einige zusätzliche Beobachtungen genügen, die für das Verständnis des Nachfolgenden wichtig sind.

Nach HARTLEY (1922) sind Männchen von *A. semiflavus* sehr selten Unter mehr als 900 Tieren fand er nur 7 männliche Die normale Vermehrung war dort also thelytok parthenogenetisch In den eigenen Zuchten waren dagegen die Männchen meistens etwas in der Überzahl, und es fand rein arrhenotok parthenogenetische Vermehrung statt Auch begattete Weibchen hatten noch männliche Nachkommen Männchen und Weibchen verhielten sich dabei zahlenmäßig etwa wie 1 : 2, doch ist das Geschlechterverhältnis wohl von äußeren Bedingungen abhängig (vergl. FLANDERS, 1939, 1946) Dieser Unterschied in der Fortpflanzungsweise konnte darauf hindeuten, daß es sich bei den von HARTLEY untersuchten Tieren um eine andere Rasse gehandelt hat VAN DEN BOSCH (1957) unterscheidet einen uniparentalen (also thelytok parthenogenetischen) Stamm aus Israel und einen biparentalen aus Frankreich Allerdings schließen sich nach FLANDERS (1945) bei Hymenopteren thelytoke und arrhenotoke Parthenogenese nicht gegenseitig aus, sondern sind teilweise von Außenfaktoren abhängig SCHLINGER & HALL (1959) bestätigen das insbesondere auch für *A. semiflavus* Sie erhielten von unbegatteten Weibchen bei 65–72°F (ca. 18–22°C) 2–5% Männchen, bei 78–85°F (25,5–29,5°C) dagegen 99% Männchen Es handelte sich dabei um einen hauptsächlich aus Israel importierten Stamm, dessen Artgleichheit mit der amerikanischen Form die Autoren bezweifeln Aber auch diese Feststellungen widersprechen den Beobachtungen an der hier durchgeführten Zucht, weil unbegattete Weibchen hier gerade bei Zimmertemperatur nur männliche Nachkommen hatten

Bei der Suche nach Wirten läuft das Weibchen mit leicht gespreizten und unablässig vibrierenden Fühlern regellos über die Blattfläche Hat es eine Laus wahrgenommen (was nur auf etwa 1 mm Entfernung möglich ist), so nimmt es die Fühlerschäfte zusammen und wendet sich ihr zu Nun folgt eine erste Untersuchung des Wirtes mit Hilfe der Fühler Die Geißeln werden dabei nur kurzfristig und vorsichtig nach vorn gestreckt, wobei sie sich schnell auf- und abbewegen, die Laus jedoch nur ausrauhmsweise und offenbar zufällig berühren, aber niemals abtasten (Fig. 1) Diese Untersuchung des Wirtes dauert sehr verschieden lange Manchmal erfolgen Anstich oder Ablehnung sofort, manchmal erst nach



Fig. 1 Weibchen von *A. semiflavus* How bei äußerer Untersuchung einer Zwiebellaus Die Fühler sind leicht vorge-streckt, berühren aber das Opfer nicht (Vergrößerung etwa 35× [Photo H. SCHNEIDERS])

mehreren Minuten. Während der Untersuchung pendelt das Weibchen oft bei angelegten Fühlern mit dem Vorderkörper leicht hin und her. Der Zweck dieser Bewegung ist einstweilen unklar. Sie könnte dazu dienen, das Bild der Laus im Komplexauge zu verschieben und so eine bessere Lokalisation und eventuell auch eine Abschätzung ihrer Größe zu ermöglichen (s. S. 170/171). Andererseits finden Legeakte auch bei absoluter Dunkelheit statt, wie entsprechende Versuche gezeigt haben. Oft führt ein Weibchen während der Untersuchung einer Laus plötzlich typische Putzbewegungen aus, die sicher als Übersprunghandlung zu deuten sind, also als Anzeichen „überstarker Erregung, die sich auf dem natürlichen Wege nicht zu entladen vermag“ (TINBERGEN, 1952, S. 108). In anderen Fällen sitzen die Weibchen längere Zeit völlig regungslos vor der Laus. Tupft man dann mit einem dünnen Pinsel hinter dem Parasiten in schnellem Rhythmus mehrmals auf die Blattfläche, so beginnt das Pendeln und Fühlerspiel erneut und führt dann oft sehr schnell zum Anstich. Anscheinend wird also durch die leichte Vibration das Erregungsniveau des Weibchens erhöht.

Nimmt der Parasit die Laus an, so dreht er sich um 180°, streckt den leicht abwärts gebogenen Legestachel rückwärts heraus und führt den Körper vorsichtig etwas zurück, bis die Spitze des Stachels die Laus trifft. Meistens können nur solche Tiere angestochen werden, die ihre Stechborsten in das Blattgewebe eingesenkt haben und sich deshalb nicht fortbewegen können. Das Ei wird schließlich an einer beliebigen Stelle in die Laus abgelegt.

Die Weibchen lebten als Imago bei Zimmertemperatur im Mittel etwa 20 bis 30 Tage lang und sind in der Lage, täglich Eier abzulegen. Sie ernähren sich offenbar vom Honigtau, aber auch von der Körperflüssigkeit der Wirte, wie es auch schon von *Aphelinus lapsignii* (ROCKWOOD, 1917), *A. mali* (LUNDIE, 1924), *A. jucundus* (GRISWOLD, 1926) und *A. marlatti* (MCLEOD, 1938) berichtet wird. Nach HARTLEY (1922) werden allein dadurch täglich etwa 3–5 junge Blattläuse abgetötet. Durch diese Verhaltensweise ist zwar einerseits die Anzahl der unmittelbar vernichteten Blattläuse erhöht; andererseits muß das Weibchen aber mehr Wirte aufsuchen und anstechen, als es der Anzahl seiner Nachkommen entspricht. Zur Aufrechterhaltung der eigenen Populationsdichte ist also eine entsprechend höhere Wirtsdichte erforderlich (FLANDELS, 1953), wodurch die Bedeutung von *A. semiflavus* für die Niederhaltung der Blattläuse ein wenig herabgesetzt sein dürfte.

Die Mechanik der Nahrungsaufnahme erscheint etwas unklar. Da die Laus dabei langsam sehr stark zusammenschrumpft, erweckt der Vorgang den Anschein eines Saugaktes. Dazu müßte aber die Öffnung von den Mundwerkzeugen dicht umschlossen werden. Das dürfte jedoch bei der Form der Mundteile nur schwer möglich sein. Die direkte Beobachtung zeigt auch, daß die Laus später oft gar nicht mehr berührt wird und sich zwischen der Öffnung und den Mundwerkzeugen ein kleiner ausgezogener Tropfen von Körperflüssigkeit befindet. Da diese sicher auch nicht durch die Elastizität des Blattlaugewebes herausgedrückt wird (ein Schrumpfen wäre dadurch nicht zu erklären), spielt vielleicht neben Kohäsionskräften die Viskosität der Flüssigkeit eine Rolle. Trotz dieser Einschränkung

wird im Folgenden vom Saugen bzw. Aussaugen der Blattläuse die Rede sein, weil es offenbar keine besser treffende Bezeichnung für den Vorgang gibt.

Die Eier liegen frei in der Leibeshöhle des Wirtes, meistens nahe an der Körperoberfläche. In einzelnen Fällen fanden sich bei kleinen Wirten auch Eier, die in den Magen gelegt worden waren. Bei Zimmertemperatur schlüpft nach etwa 2—3 Tagen die Larve, welche nach weiteren 5—7 Tagen den Wirt nahezu ganz ausfüllt. Während bis dahin die Parasitierung äußerlich meistens nicht erkennbar ist, beginnt nun bei der noch lebenden und gut bewegungsfähigen Laus auf dem Rücken eine Schwarzverfärbung, die innerhalb weniger Stunden das ganze Tier erfaßt. Nur Kopf und Extremitäten werden gleichzeitig durchscheinend hell. Dabei stirbt der Wirt ab. 1—2 Tage später erfolgt in der trockenen Wirtshülle die Puppenhäutung, und nach weiteren 6—8 Tagen nagt sich die Imago ins Freie.

#### IV. Wirtekreis

Als Wirte von *A. semiflavus* sind aus der Literatur bereits folgende Arten bekannt:

<i>Myzus persicae</i> (SULZ.)	(HOWARD 1908)
<i>Chaitophorus viminalis</i> MONELL	(WEBSTER & PHILLIPS 1912)
<i>Toxoptera graminum</i> ROND. (= <i>Schizaphis graminum</i> )	„
<i>Aphis maidis</i> FITCH (= <i>Rhopalosiphon maidis</i> )	„
? <i>Rhopalosiphum poae</i> GILL.	„
? <i>Aphis gossypii</i> GLOVER (= <i>Cerosipha gossypii</i> )	„
<i>Macrosiphum pisi</i> KALT. (= <i>Acyrtosiphon onobrychis</i> B.D.F.)	(HARTLEY 1922)
<i>Macrosiphum granarium</i> KIRBY (= <i>Sitobium granarium</i> )	„
<i>Macrosiphum sanbornii</i> GILLET (= <i>Pyrethromyzus sanbornii</i> )	„
<i>Anuraphis viburnicola</i> GILLET (= <i>Ceruraphis viburnicola</i> )	„
<i>Toxoptera aurantii</i> (FONSCOLOMBE)	(TIMBERLAKE 1923)
<i>Aulacorthum circumflexum</i> (BUCKTON) (= <i>Neomyzus circumflexus</i> )	„
<i>Aphis pseudobrassicae</i> DAVIS (= <i>Lipaphis pseudobrassicae</i> )	(SPENCER 1926)
<i>Francoa rosarum</i> (KALT.) (= <i>Myzaphis rosarum</i> )	(LEONARD 1928)
<i>Macrosiphum cornelli</i> PATCH (= <i>Aulacorthum pelargonii</i> KALT.)	(MUESEBECK et al. 1951)
<i>Aphis fabae</i> SCOP.	(BÖRNER & HEINZE 1957)
<i>Brevicoryne brassicae</i> L.	„
<i>Acyrtosiphon destructor</i> JOHNSON	„
<i>Therioaphis maculata</i> (BUCKTON)	(VAN DEN BOSCH 1957)
<i>Sitobium avenae</i> F.	(FULMEK 1957)
<i>Therioaphis riehmii</i> (= <i>Myzocallidium riehmii</i> CB.)	(SCHLINGER & HALL 1959)

Ob es sich in allen genannten Fällen um Freilandbeobachtungen handelt, ist nicht immer mit Sicherheit zu entnehmen. Laborversuchen kommt aber nur eine bedingte Bedeutung zu, weil der erste Schritt zur Parasitierung (Auffindung des Wirts-Habitats) im Labor nicht, der zweite (Auffinden des Wirtes in seinem Habitat) nur unvollkommen zu prüfen ist. Da *A. semiflavus* in Deutschland bisher im Freien nicht beobachtet wurde, konnten im Rahmen der eigenen Untersuchungen zur Prüfung des Wirtekreises ausschließlich Laborversuche durchgeführt werden. Dabei sollte einerseits der Kreis derjenigen Blattlausarten ungefähr abgegrenzt werden, die als Wirte angenommen werden (3. Schritt) und in denen eine Entwicklung möglich ist (also der „potentiellen“ Wirte im Sinne von

MACKAUER 1961); andererseits war besonders auf solche Arten zu achten, bei denen die Parasitierung nicht normal verlief, weil sie eventuell im Rahmen der hier aufgeworfenen Fragestellung besonders interessant waren. Das Ergebnis galt als positiv, wenn die Läuse nicht nur angestochen wurden, sondern wenn später auch Imagines der nächsten Generation schlüpften.

Die Versuche mit Einzelzweigen (also besonders Holzgewächsen) blieben teilweise ohne Ergebnis, weil der Siebröhreninhalt sich offenbar zu sehr veränderte. Die Läuse wanderten daraufhin ab und gingen ein, bevor die eventuell in ihnen lebenden Parasitenlarven ihre Entwicklung beenden konnten. Eindeutig negativ verliefen die Versuche mit

<i>Myzotoxoptera tulipaella</i> THEOB.	(Tulpe)
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i> (DONC.)	(Zwiebel, Tulpe, <i>Chlorophytum</i> )
<i>Phylloxera coccinea</i> v. HEYD.	(Eiche)
<i>Eriosoma lanigerum</i> HAUSMANN	(Apfel)

Nachkommen schlüpften dagegen aus

<i>Phyllaphis fagi</i> L.	(Buche)
<i>Myzocallis coryli</i> GOEZE	(Haselnuß)
<i>Eucallipterus tiliae</i> L.	(Linde)
<i>Hyalopterus pruni</i> KOCH	(Pflaume)
<i>Aphis sambuci</i> L.	(Holurder)
<i>Aphis fabae</i> SCOP.	( <i>Vicia faba</i> )
<i>Aphidula schneideri</i> CB.	(Johannisbeere)
<i>Cerosipha gossypii</i> GLOVER	( <i>Senecio</i> spec.)
<i>Brachycaudus helichrysi</i> KALT.	(Pflaume)
<i>Liosomaphis berberidis</i> KALT.	(Mahonie)
<i>Myzodes ligustri</i> MC SL.	(Liguster)
<i>Myzus persicae</i> (SULZ.)	(Kohl, Rübe, Tulpe, Kartoffel, Zinnerarie)
<i>Myzus portulacae</i> MACCH.	(Primel, Zinnerarie, <i>Viola tricolor</i> )
<i>Cryptomyzus ribis</i> L.	(Johannisbeere)
<i>Dysaulacorthum pseudosolani</i> THEOB.	(Tulpe)
<i>Acyrtosiphon onobrychis</i> B.D.F.	( <i>Vicia faba</i> )
<i>Macrosiphon funestus</i> MACCH.	(Brombeere)
<i>Macrosiphon rosae</i> L.	(Rose)
<i>Macrosiphon solani</i> KITTEL (rote und grüne Form)	(Kartoffel, Tulpe, Zinnerarie)

und vier weiteren, bisher nicht bestimmten Aphididen. Bei *Cerosipha gossypii*, *Aphis fabae*, *Myzus persicae* und *Acyrtosiphon onobrychis* wurden also die Angaben früherer Autoren bestätigt.

Unter den positiv verlaufenen Versuchen handelt es sich bei den drei erstgenannten Arten um Callaphididen, bei allen anderen um Aphididen. Von den aus der Literatur zusammengetragenen Arten gehören *Chaitophorus viminalis* zu

den Chaitophoriden, *Therioaphis maculata* und *Th. riehmi* zu den Callaphididen, während alle anderen wiederum zu den Aphididen zu rechnen sind. Leider blieben alle Versuche mit Vertretern anderer Familien ergebnislos, weil die Tiere vorzeitig abwanderten. Besonders die Angabe, daß eine *Chaitophorus*-Art als Wirt dienen kann (WEBSTER & PHILLIPS, 1912) bedarf der Bestätigung. Da die Auswahl der geprüften Arten ganz willkürlich vorgenommen wurde, deuten die bisherigen Ergebnisse darauf hin, daß die Callaphididen und Aphididen wohl überwiegend von *A. semiflavus* angenommen werden, wenn sie im entsprechenden Biotop vorkommen, und daß sie außerdem auch als Wirte meistens geeignet sind. Ob auch Vertreter anderer Familien in Frage kommen, bleibt noch zu klären.

### V. Anstiche zur Eiablage und zur Nahrungsgewinnung

HARTLEY (1922) schließt aus einigen Beobachtungen, daß das *Aphelinus*-Weibchen bei einem Anstich der Laus auch dann ein Ei ablege, wenn es diese Laus anschließend aussaugt und damit abtötet. In diesem Falle würde natürlich das soeben abgelegte Ei jeweils mit zugrunde gehen. Damit würde das Weibchen durch seine Ernährungsweise einen Teil der eigenen Nachkommenschaft vernichten. Bei niedriger Wirtsdichte könnte sich ein solcher Vorgang zwar kaum negativ auswirken; je größer aber die Wirtsdichte, je mehr also statt der Anzahl der vorhandenen Läuse die Eiproduktion des Parasiten der begrenzende Faktor für die Vermehrung ist, desto ungünstigere Folgen müßte die Vernichtung eines Teiles der eigenen Nachkommenschaft für ihn haben. Da sich der Saugakt an einen normalen Legeakt anschliesse, wäre außerdem kein Unterschied in den Faktoren zu erwarten, welche in beiden Fällen über Annahme oder Ablehnung eines Wirtes entscheiden.

Um diese Fragen zu untersuchen, wurden insgesamt 233 vorher unparasitierte Blattläuse nach beobachtetem Anstich mit anschließendem Saugakt unter dem Binokular aufpräpariert. Nur 4 davon (= 1,9%) enthielten ein Ei. Zum Vergleich wurden weitere 735 Läuse geöffnet, bei denen ein Anstich beobachtet worden war, ohne daß anschließend ein Versuch zur Nahrungsaufnahme gemacht wurde. 647 von ihnen (= 84,5%) waren mit einem Ei belegt. Daraus ist zu entnehmen, daß das *Aphelinus*-Weibchen vor der Aufnahme von Körperflüssigkeit der Laus im Normalfall kein Ei abgibt. Die Anstiche zur Eiablage und zur Nahrungsgewinnung sind vielmehr von Beginn an verschiedene Vorgänge.

Das entspricht Beobachtungen von FLANDERS (1942) an dem Schildlausparasiten *Metaphycus helvolus* (COMPÈRE), wo die Anstiche auch äußerlich in ganz verschiedener Weise vorgenommen werden. Freilich läßt sich eine solche Verschiedenheit bei *A. semiflavus* am Anfang noch nicht erkennen. Erst nach einiger Zeit macht sie sich durch eine unterschiedliche Dauer der Anstiche bemerkbar. In 291 Fällen, in denen anschließend bei der Präparation der Laus ein Ei gefunden wurde, konnte die Anstichdauer gemessen werden. Sie betrug im Mittel 147 Sekunden, also etwa  $2\frac{1}{2}$  Minuten. Dagegen dauerte der Anstich bei 158 Läusen, bei denen anschließend Nahrungsaufnahme beobachtet wurde, im Mittel 548 Sekunden, also rund 9 Minuten.

Je nach Art und Größe der Laus ist ihre Gegenwehr während des Anstichs unterschiedlich stark (s. S. 195 f.). Manchmal beginnt sie erst nach 30—60 Sekunden. Bei Anstichen zur Nahrungsgewinnung erlahmt sie langsam nach etwa 2 Minuten Dauer. Schließlich ist die Laus nur noch zu schwachen, unkoordinierten Bewegungen fähig. Offenbar wird also bei dieser Art des Anstichs ein Stoff ausgeschieden, der das Opfer lähmt und dadurch später die ungestörte Nahrungsaufnahme ermöglicht. Eine ähnliche Lähmung der Laus hat McLEOD (1938) von *Aphelinus marlattii* beschrieben. Daß es sich bei *A. semiflavus* um die Wirkung einer Substanz und nicht um mechanische Verletzungen durch den Stachel handelt, geht aus Gelegenheitsbeobachtungen hervor. Zwei Weibchen hatten beim Anstich ein Bein der Laus (in beiden Fällen *Ma. solani*) getroffen, zogen aber den Stachel nicht zurück, wie es sonst in derartigen Fällen geschieht. Die Anstiche dauerten 10 bzw. 21 Minuten und lösten erst nach 4 bzw. 5 Minuten Dauer die Gegenwehr der betroffenen Läuse aus, die aber erfolglos blieb. Beide Tiere wurden gelähmt. Die anschließenden Saugversuche scheiterten dann allerdings. Ob durch die ausgeschiedene Substanz gleichzeitig schon ein Abbau der Nahrung eingeleitet wird, ist einstweilen noch unbekannt. Bei anschließender Präparation schienen die inneren Organe der Laus allerdings stark angegriffen zu sein. Dementsprechend erholt sie sich auch dann nicht wieder, wenn man nach Beendigung des Anstichs das Aussaugen durch den Parasiten verhindert. Sie ist noch nach Stunden bewegungsunfähig, teilweise auch etwas gelblich (*Myzotoxoptera tulipaella*) oder bräunlichrot (*Myzodes ligustri* und *Rhopalomyzus ascalonicus*) verfärbt und geht schließlich ein. Im Gegensatz dazu berichtet BLUNCK (1952), daß sich *Apanteles glomeratus* (Braconidae) auch nach starker Besaugung durch *Gelis* cf. *transfuga* (Ichneumonidae) noch zur (freilich kümmernden) Imago weiterentwickelt. Bei *Nasonia vitripennis* (WALKER) schließt sich die Aufnahme von Körperflüssigkeit des Wirtes (Fliegenpuppen) an den normalen Legeakt an und hat offenbar keine negativen Folgen für die Nachkommen (EDWARDS, 1955; WYLIE, 1958). Freilich handelt es sich hier um einen gregären Ektoparasiten, der die Anzahl der je Wirt abgelegten Eier ohnehin dessen Größe anpaßt. *Metaphycus helvolus* zerstört dagegen beim Nahrungsanstich die inneren Organe seines Wirtes (FLANDELS, 1942).

Wenn der Wirt während des Nahrungsanstichs allmählich bewegungslos wird, geht das *Aphelinus*-Weibchen langsam weiter zurück und führt den Stachel oft tiefer in die Laus hinein. Dabei stellt es meistens die Hinterbeine auf das Opfer (Tafel 1, b), während es anfangs wie bei Legeakten eine Berührung der Laus möglichst vermeidet (Tafel 1 a). Gegen Ende des Anstichs wird der Stachel in der Wunde oft etwas vor- und zurückgeschoben, dann herausgezogen und in unmittelbarer Nähe des ersten Loches mehrmals neu eingestochen. Dann erst zieht der Parasit den Stachel ganz ein, dreht sich um und sucht mit den Fühlerspitzen die perforierte Stelle. Dabei wird die Laus mit den Fühlern direkt betastet (Tafel 1, c). Hat das Weibchen die gesuchte Stelle gefunden, so berührt es sie mit der Mundöffnung, und die Nahrungsaufnahme beginnt (Tafel 1, d). Liegt die Stelle jedoch so ungünstig, daß die Fühler sie nicht entdecken können, so folgt ein neuer Anstich, meistens wesentlich kürzer als der erste.

Die Dauer des Anstichs, durch den das Opfer für die spätere Nahrungsaufnahme vorbereitet wird, ist wenigstens teilweise von dessen Größe abhängig, wie aus Tab. 1 hervorgeht. Hier sind die auf S. 166 genannten 158 Anstiche nach Art und Alter der betroffenen Läuse getrennt aufgeführt. Sowohl bei *Rh. ascalonicus* als

Tabelle 1

Mittlere Dauer der Nahrungsanstiche von *A. semiflavus* bei Blattläusen verschiedener Arten und Altersstufen

Blattlausart	Alter (Tage)	mittl. Länge (mm)	Anzahl der Anstiche	mittlere Dauer (Sekunden)
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	0—1	0,6	33	474 ± 21
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	3—4	0,8	41	601 ± 20
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	6—7	1,2	19	647 ± 30
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	10—12	1,7	7	861 ± 109
<i>Myzus persicae</i>	0—1	0,7	9	328 ± 29
<i>Myzus persicae</i>	3—4	0,9	9	578 ± 45
<i>Macrosiphon solani</i>	0—1	1,0	40	96

auch bei *My. persicae* nimmt die mittlere Anstichdauer mit wachsendem Alter der Tiere zu. Bei *Rh. ascalonicus* sind die Werte von 0—1 Tag alten Tieren gegenüber denen von 3—4 wie auch von 6—7 Tage alten im t-Test sehr gut gesichert ( $P < 0,001$ ). Zwischen 3—4 und 10—12 Tage alten besteht eine einfache Sicherung ( $P < 0,05$ ). Bei *My. persicae* ist die Differenz zwischen den beiden Altersstufen trotz geringerer Anzahl der Einzelwerte ebenfalls hochsignifikant ( $P < 0,001$ ). *Ma. solani* läßt sich weniger gut einordnen. Die Tiere müssen nach ihrer Größe trotz ihres geringen Alters etwa mit den 3—4 Tage alten Exemplaren der beiden anderen Arten verglichen werden (sie sind länger, aber relativ etwas schmaler).

Die längere Anstichdauer bei großen gegenüber kleineren Läusen läßt sich wohl am einfachsten durch die Annahme erklären, daß bei ihnen entweder eine größere Menge des Lähmungsgiftes notwendig ist, deren Abgabe entsprechend mehr Zeit erfordert, oder daß die Ausbreitung des Giftes im größeren Beuteobjekt länger dauert. Dabei ergibt sich die Frage, woran das *Aphelinus*-Weibchen erkennt, wann sich die Laus für den Saugakt im richtigen Zustand befindet. Man könnte das Nachlassen der Gegenwehr und schließlich der Beweglichkeit dabei für wesentlich halten. *Rh. ascalonicus* wehrt sich aber gegen die Anstiche kaum (s. S. 196) und sitzt meistens während der ganzen Anstichdauer völlig regungslos, soweit sich das bei 20—30facher Vergrößerung erkennen läßt. Sofern also nicht feinere Lebensäußerungen wahrgenommen werden (z. B. die Herztätigkeit, wie sie SIMMONDS (1954) bei der Unterscheidung belegter Wirte durch *Spalangia drosophilae* für ausschlaggebend ansieht), muß der Zustand der Laus mit Hilfe des Legestachels auf chemischem Wege erkennbar sein.

## VI. Annahme und Ablehnung der Wirte

Es gibt bereits eine Reihe von Untersuchungen darüber, wie legebereite Schlupfwespen-Weibchen ihre Entscheidung über Annahme oder Ablehnung ihrer Wirte treffen. Anscheinend können dabei mehrere Sinnesorgane maßgebend sein. In vielen Fällen haben offenbar die Fühler eine große Bedeutung, welche das Opfer vor dem Legeakt abtasten. Eine Mitwirkung der Augen, welche auch beim Auffinden des Wirtes eine Rolle spielen können, ist dabei aber vielleicht nicht immer ganz auszuschließen. In einigen Fällen wirkt auch der Legestachel bei der Entscheidung mit. So beschreiben z. B. SALT (1937) und QUEDNAU (1956), daß *Trichogramma* den Stachel ohne Eiablage zurückzieht, wenn das angestochene Wirts-Ei ungeeignet ist. Dasselbe berichtet WYLIE (1958) vom Anstich der Fliegenpuppen durch *Nasonia vitripennis* (WALK.). *Tetrastichus turionum* (HTG.) (Eulophidae) zieht den Legestachel sehr bald nach dem Anstich von *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) (Lep.) zurück, wenn die Puppen bereits parasitiert sind (JUILLET, 1959). Anscheinend sind hier Chemorezeptoren maßgebend, die am Stachel lokalisiert sind. Das entspricht Ergebnissen von DETHIER (1947), der durch Reizung des Legestachels von *Nemeritis canescens* (Ichn.) mit verschiedenen Chemikalien Reaktionen erhielt, wie sie sonst bei Reizung der Mundgegend zu beobachten sind.

### 1. Die Auslese der Wirte vor dem Anstich

#### a. Verschiedene Blattlausarten

Wie bereits auf Seite 162 erwähnt wurde, nimmt *A. semiflavus* nicht jede entdeckte Laus an. Zwischen 10 und 50% der Tiere wurden in den Experimenten bei der ersten Untersuchung abgelehnt, auch wenn es sich bei den gebotenen Wirten ausnahmslos um gesund aussehende und noch unbelegte Exemplare handelte. Diese Läuse genügten aus irgendwelchen Gründen nicht, um den Angriff des Parasiten auszulösen. Es mußte demnach geprüft werden, ob bei dieser Auslese ungeeignete Wirte bereits erkannt und ganz oder teilweise abgelehnt werden.

Von den vier Blattlausarten, aus denen keine Nachkommen des Parasiten gezogen werden konnten, beachteten die legebereiten *Aphelinus*-Weibchen *Phylloxera coccinea* und *Eriosoma lanigerum* gar nicht. Hier handelte es sich nicht um eine Ablehnung der Wirte; vielmehr werden diese Arten offenbar gar nicht erkannt und deshalb auch gar nicht erst untersucht. Bei der Blutlaus kommt hinzu, daß sie an Holzteilen sitzt, die von *A. semiflavus* anscheinend kaum abgesucht werden. Anders ist es mit *Rhopalomyzus ascalonicus* und *Myzotoxoptera tulipaella*. Sie sitzen an Blättern und gehören zu einem Verwandtschaftskreis (Röhrläuse), aus dem eine große Anzahl von Arten als Wirt dienen kann.

In vier Versuchen wurden in Petrischalen *Rh. ascalonicus* und *My. persicae* in gleicher Anzahl auf Stücke von Tulpenblättern gesetzt und je 3 *Aphelinus*-Weibchen hinzugefügt, welche vorher auf Tulpen mit *My. persicae* gelebt hatten. Diese begannen meistens bald mit dem Anstich der gebotenen Läuse. Die angestochenen Exemplare wurden entfernt und durch neue ersetzt, so daß das Mergenverhältnis zwischen beiden Arten immer gleich blieb. Im ersten Versuch waren die Zwiebelläuse 5–6 Tage alt, im zweiten erwachsen und in den beiden übrigen 0–2 Tage alt. Die Pfirsichläuse waren jeweils von gleicher Größe wie die Zwiebelläuse. Das Ergebnis ist in Tab. 2 wiedergegeben. Der Anteil der abgelehnt-

Tabelle 2

Ablehnung gesunder Zwiebel- und Pffirsichläuse gleicher Größe bei äußerer Prüfung

Blattlausart	entdeckt	abgelehnt	
	Zahl	Zahl	%
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	139	47	34
<i>Myzus persicae</i>	144	53	37
Σ	283	100	35

ten Wirte war bei beiden Arten etwa gleich groß. *A. semiflavus* macht demnach bei der ersten Entscheidung über Annahme und Ablehnung zwischen beiden offenbar keinen Unterschied, obwohl erstere für die Entwicklung der Nachkommen ungeeignet, letztere dagegen gut geeignet ist (s. S. 183f.).

Anders war es bei Vergleichsversuchen zwischen *Rh. ascalonicus* und *Ma. solani*. Hier waren die Läuse in allen Fällen 0—1 Tag alt, doch ist *Ma. solani* die größere Art. In 9 Versuchen lehnten die Weibchen von insgesamt 399 Kartoffelläusen 22%, von 296 aufgefundenen Zwiebelläusen 32% ab. Dieser Unterschied ist statistisch gesichert ( $P < 0,05$ ). Ob dabei die Zwiebellaus wegen ihrer geringeren Größe weniger angenommen wurde oder ob andere Artdifferenzen eine Rolle spielen, läßt sich nicht entscheiden, da nicht genügend Vergleichsversuche mit anderen Arten angestellt werden konnten.

Dabei ist aber eine weitere Beobachtung interessant. Die für die Vergleiche zwischen *Ma. solani* und *Rh. ascalonicus* benutzten Parasiten waren nicht gleich groß. Es wurden vielmehr große (etwa 1,1—1,2 mm lang) und kleine (etwa 0,7 bis 0,8 mm lang) Tiere ausgesucht. Auf diese Weise sollten eventuelle Verhaltensunterschiede bei verschiedenen großen Weibchen deutlich werden. Von den 399 Kartoffelläusen waren 205 von kleinen und 194 von großen Weibchen entdeckt worden. Erstere lehnten 55 Tiere ab (= 27%), letztere nur 32 (= 16%). Dieser Unterschied ist wiederum statistisch knapp gesichert. Demgegenüber entfallen von den 296 Zwiebelläusen 155 auf kleine und 141 auf große Weibchen. Die kleinen lehnten von den Läusen 45 (= 29%) ab, die großen 49 (= 35%). Hier war also das Ergebnis gerade umgekehrt, wenn auch der Unterschied für eine statistische Sicherung nicht groß genug ist. Man kann demnach bei *Ma. solani* die geringere Anzahl von Ablehnungen durch größere Weibchen wohl kaum auf eine allgemein höhere Angriffsbereitschaft dieser Tiere zurückführen, wie sie eventuell als Folge der stärkeren Eiproduktion vorhanden sein könnte; diese müßte sich vielmehr auch gegenüber gleichzeitig gebotenen kleineren Wirten bemerkbar machen. Eher scheint es, daß es für die *Aphelinus*-Weibchen eine optimale Wirtsgröße gibt, der die jungen Zwiebelläuse für kleinere Weibchen näher kommen als für große, während *Ma. solani* dem Schema der großen eher entspricht.

Das würde allerdings bedeuten, daß die Parasiten die Größe der Läuse in irgendeiner Weise abschätzen können und daß dabei die eigene Körpergröße als Maßstab dient. Eine solche Abschätzung dürfte wohl nur auf optischem Wege

möglich sein (vielleicht während der beschriebenen Pendelbewegungen), da ja die Laus mit den Fühlern nur selten berührt und niemals abgetastet wird. Ihre Größe kann damit nicht ertastet werden. Danach würden also die Augen bei Annahme und Ablehnung der Wirte von *A. semiflavus* neben den Fühlern eine Rolle spielen. Nach LAING (1937) und QUEDNAU (1956) findet *Trichogramma*, nach EDWARDS (1955) *Nasonia vitripennis* und nach GRIFFITHS (1960) *Monoctonus paludum* die Wirte auf kurze Entfernung mit Hilfe der Augen. FLANDERS (1935) hat festgestellt, daß große *Trichogramma*-Weibchen nur solche Eier belegen, deren Volumen mindestens dem des eigenen Körpers entspricht. Nach SALT (1940) lehnen große *Trichogramma*-Weibchen kleinere Eier ab, die von kleinen Weibchen noch angenommen werden. Hier ist also eine ähnliche Beziehung zur eigenen Körpergröße nachweisbar wie bei *A. semiflavus*. Reaktionen auf die Größe der Wirte liegen auch vor, wenn befruchtete Eier in größere, unbefruchtete in kleinere Wirte gelegt werden (FRANZ, 1961) oder wenn Gregärparasiten in größere Wirte mehr Eier legen als in kleinere (THOMPSON & PARKER, 1927). Da aber die meisten Arten ihren Wirt vor der Eiablage abtasten, können sie seine Größe durch Berührung statt auf optischem Wege ermitteln.

Für die Experimente mit *Myzotoxoptera tulipaella* standen leider nur in beschränktem Umfang Läuse zur Verfügung, so daß keine einheitlichen Altersstufen gebildet werden konnten. In drei Vergleichsversuchen (Tab. 5) wurden von 83 Tulpenläusen 11% abgelehnt, von den Vergleichsarten (*Rh. ascalonicus* und *My. persicae*) 9%. Wenn auch diese Werte sehr unsicher sind, so scheint es doch, daß auch die Tulpenlaus bei der ersten Untersuchung nicht wesentlich stärker abgelehnt wird als die anderen Arten, obwohl sie wie die Zwiebellaus für die Entwicklung des Parasiten ungeeignet ist (s. S. 188).

#### b. Bereits belegte Wirte

Schon HARTLEY (1922) hat festgestellt, daß *A. semiflavus* sich immer nur einzeln in seinen Wirten entwickelt. In den hier durchgeführten Untersuchungen fand sich bei Präparation zahlreicher Läuse (*My. persicae* und *Ma. solani*) auch fast immer nur ein Ei oder eine Larve des Parasiten. Doppelbelegungen waren selten und wurden höchstens bei 1% der untersuchten Wirte beobachtet. Niemals kommt es vor, daß schließlich zwei Imagines aus einer Laus schlüpfen. Die bereits parasitierten Blattläuse sind also als Wirte ungeeignet und werden deshalb von *A. semiflavus* gemieden. Es war zu untersuchen, ob sie bereits ohne Berührung aus der (wenn auch geringen) Entfernung als parasitiert erkannt werden können. Als Wirt diente dabei *Rh. ascalonicus*, weil diese Art die Angriffe der Parasiten nicht abwehrt und die Ergebnisse deshalb klarer zum Ausdruck kommen.

In einer entsprechenden Versuchsreihe waren mittelgroße Zwiebelläuse (1 bis 1,3 mm lang) jeweils zwei Stunden lang dem Angriff von *A. semiflavus* ausgesetzt und dabei teilweise belegt worden. Nach weiteren zwei Stunden wurden erneut 2 Weibchen hinzugegeben, deren Verhalten unter dem Binokular beobachtet werden konnte. Die Parasiten mußten innerhalb der einzelnen Versuche manchmal gegen zwei neue ausgewechselt werden, wenn ihre Suchaktivität nachließ. Sie lehnten bei der äußeren Prüfung der gebotenen Läuse einen Teil davon ab.

Alle entdeckten Wirte wurden anschließend auf Eier aus der ersten Legeperiode untersucht. Das Ergebnis ist in Tab. 3 (Versuche 1—11, Spalten 2—7) aufgeführt. Daraus ist zu entnehmen, daß der Prozentsatz der abgelehnten Läuse zwar in den einzelnen Versuchen verschieden groß war, daß ihr Anteil aber unter den bereits belegten Tieren in jedem einzelnen Versuch (Spalte 6) höher war als unter den unbelegten, gesunden (Spalte 3). Insgesamt ist der Unterschied für die Versuche 1—11 statistisch sehr gut gesichert ( $P < 0,001$ ).

Tabelle 3

Annahme und Ablehnung von gesunden, bereits belegten und mit einem feinen Dorn angestochenen Zwiebelläusen bei äußerer Prüfung

Versuch Nr.	gesunde Wirte			bereits belegte Wirte			mit Dorn ange- stochene Wirte			entdeckte Wirte insgesamt
	abgelehnt Zahl	%	ange- nommen	abgelehnt Zahl	%	ange- nommen	abgelehnt Zahl	%	ange- nommen	
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)
1	1	20	4	12	44	15				32
2	5	38	8	12	67	6				31
3	7	23	24	6	46	7				44
4	1	7	14	4	44	5	10	33	20	54
5	0	0	3	8	30	19	1	13	7	38
6	7	29	17	3	75	1	3	75	1	32
7	0	0	6	6	38	10	5	28	13	40
8	0	0	2	11	31	25	6	23	20	64
9	2	17	10	10	56	8	2	11	16	48
10	1	4	27	6	26	17	4	21	15	70
11	2	17	12	9	56	7	4	33	8	42
12	6	24	14				7	54	6	33
13	1	5	20				3	15	17	41
$\Sigma 1-11$	26	17	127	87	42	120				360
$\Sigma 4-13$	20	14	125				45	27	123	313
$\Sigma 4-11$				57	38	92	35	26	100	284

Läuse, die bereits ein Ei enthalten, werden also bei äußerer Untersuchung in höherem Prozentsatz abgelehnt als nicht parasitierte. Die *Aphelinus*-Weibchen können demnach in dieser ersten Phase meist ohne Berührung der Wirte bereits zwischen parasitierten und nicht parasitierten unterscheiden. Dazu sind z. B. die Blattlausparasiten *Trioxys utilis* und *Aphidius rapae* (CURTIS) offenbar nicht in der Lage, welche ihre Wirte (*Therioaphis maculata* bzw. *Brevicoryne brassicae*) vor dem Arstich meistens ebenfalls nicht berühren (SCHLINGER & HALL, 1961; HAFEZ, 1961). Allerdings ist das Unterscheidungsvermögen der *Aphelinus*-Weibchen anscheinend nur unvollkommen; denn von den insgesamt 207 (87 + 120) entdeckten Wirten, die bereits parasitiert waren, nahmen sie 58% an, obwohl noch genügend unbelegte vorhanden waren. Die strenge Zurückhaltung von der Belegung bereits parasitierter Läuse läßt sich auf diese Weise also noch nicht

erklären. Andererseits war die Parasitierung auch nicht die einzige Ursache der Ablehnung; denn fast ein Viertel der abgelehnten Läuse enthielt kein Ei.

Belegte Zwiebelläuse unterscheiden sich optisch meistens nicht von unbelegten. Manchmal ist zwar das Ei durch die Haut des Wirtes hindurch sichtbar, in einigen Fällen auch die Anstichstelle als winziger dunkler Punkt bei stärkerer Vergrößerung erkennbar; es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß das legebereite Parasitenweibchen seine Wirtsauslese nach diesen ungewissen optischen Merkmalen trifft. Geruchsmarkierungen, wie sie *Trichogramma* auf den Wirtseiern hinterläßt (SALT, 1937), könnte *A. semiflavus* an den Blattläusen höchstens mit Hilfe des Legestachels anbringen, weil in der Regel nur er mit den Wirten in Kontakt kommt. Es bestand aber zunächst auch die Möglichkeit, daß die Anstichwunde selbst trotz ihrer Kleinheit geruchlich wahrgenommen wird. Diese Frage ließ sich experimentell prüfen. Dazu wurden in 10 der in Tab. 3 zusammengefaßten Versuche den beiden *Aphelinus*-Weibchen zusätzlich unparasitierte Läuse gleicher Größe geboten, die vorher mit einem feinen Kaktusdorn leicht angestochen worden waren (Spalten 8—10). In den Versuchen 4—11 waren diese Anstiche durchgeführt worden, während die übrigen Läuse den Parasiten ausgesetzt waren, in den Versuchen 12 und 13 in der entsprechenden Zeitspanne vor Beginn der Beobachtungen. Die dabei entstandenen Wunden hatten im Mittel einen Durchmesser von 0,025 mm und waren wegen ihrer dunklen Verfärbung unter dem Binokular leicht kenntlich. Die künstlich angestochenen Läuse bildeten in den Versuchen 4—11 ein Drittel, in den Versuchen 12 und 13 die Hälfte der gebotenen Wirte.

Der Prozentsatz der abgelehnten Läuse war unter den mit einem Dorn angestochenen (Spalte 9) in 9 von 10 Versuchen größer als unter den normalen Wirten (Spalte 3). Insgesamt ist der Unterschied in den Versuchen 4—13 statistisch gesichert. Die auf diese Weise angestochenen Läuse werden also bei äußerer Prüfung in einem höheren Prozentsatz abgelehnt als die unversehrten. Andererseits ist aber der Prozentsatz der abgelehnten unter den schon belegten Tieren (Spalte 6) noch größer. Der Unterschied gegenüber den mit Dorn angestochenen (Versuche 4—11) ist statistisch knapp gesichert. Belegte Läuse werden demnach noch stärker abgelehnt als die mit einem Dorn angestochenen. Die durch den feinen Kaktusdorn verursachte Wunde ist aber sogar größer als diejenige, die der Legestachel des *Aphelinus*-Weibchens erzeugt. Also kann die Wunde bei der Ablehnung der bereits belegten Wirte nicht allein maßgebend sein. Es scheint nach diesen Versuchen, daß sie dabei höchstens eine geringe Rolle spielt. Welche Faktoren ausschlaggebend sind, wird zur Zeit noch untersucht.

## 2. Die Auslese der Wirte beim Anstich

### a. Ablehnung durch Abbruch des Anstichs

#### aa. *Rhopalomyzus ascalonicus* und *Myzotoxoptera tulipaella*

Den ersten direkten Kontakt bekommt *A. semiflavus* mit dem aufgefundenen Wirt meistens erst, wenn der Legestachel in die Laus eindringt. Dann sind zwar Fühler und Augen von ihr abgewandt, aber mit Hilfe des Legestachels kann eine zweite Prüfung des Wirtes vorgenommen werden.

Über die Dauer der Legeakte bei *Rh. ascalonicus* und *My. persicae* gibt Tab. 4 Auskunft. Die Unterschiede ließen sich in keinem Falle statistisch sichern. Ganz anders verliefen dagegen die Experimente mit *Myzotoxoptera tulipaella*. In einem ersten Versuch wurden Läuse zwischen 0,76 und 1,14 mm Länge einer Gruppe von *Aphelinus*-Weibchen zum Anstich geboten. 78mal konnte die Annäherung

Tabelle 4

Mittlere Dauer der Legeakte bei Zwiebel- und Pfirsichläusen zweier verschiedener Altersstufen

Art	0—1 Tag alt		3—4 Tage alt	
	Anzahl	mittlere Dauer (Sekunden)	Anzahl	mittlere Dauer (Sekunden)
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	91	147 ± 8	50	167 ± 8
<i>Myzus persicae</i>	64	132 ± 8	19	160 ± 14

an eine Laus beobachtet werden. In 4 Fällen wurde der Parasit dabei abgewehrt. 64mal folgte der ersten Annäherung ein Angriff, der in 3 Fällen mißlang. Von den restlichen 61 Angriffen wurden 7 von den betroffenen Läusen abgewehrt, aber nur 11mal führte der Parasit den Angriff in normaler Weise zu Ende. Der weitaus überwiegende Teil der Anstiche (80%) wurde dagegen ohne Gegenwehr der Laus vorzeitig abgebrochen. Das Weibchen setzte den Stachel an und nahm ihn nach 10—15 Sekunden wieder fort. Zum Unterschied von mißlungenen Anstichen (s. S. 194 f.) ließ es aber anschließend die Laus völlig unbeachtet und versuchte keinen neuen Angriff. Diese Reaktion war bei anderen Läusen nur sehr selten zu beobachten. *A. semiflavus* lehnte also *Myzotoxoptera tulipaella* nach der Einführung des Legestachels als Wirt ab. Von den 11 normal angestochenen Läusen wurden anschließend 4 ausgesaugt, 4 weitere enthielten ein *Aphelinus*-Ei.

Wenn die Ablehnung der Tulpenlaus beim Anstich auch klar zu erkennen war, so zeugten die 4 trotzdem abgelegten Eier immerhin davon, daß „Irrtümer“ möglich waren. Der Trieb zur Eiablage konnte also zeitweilig stärker sein als die Hemmung. Um solche Konfliktsituationen möglichst auszuschließen, wurden in den folgenden Versuchen außer Tulpenläusen immer auch Wirte einer anderen Art geboten, bei denen normale Eiablage stattfinden konnte. Beide Arten saßen dabei auf dem Blattstück unregelmäßig verteilt, doch waren die Tulpenläuse in der Überzahl. Das Ergebnis dieser Versuche ist in Tab. 5 wiedergegeben. Beim ersten und dritten Versuch hat die Zugabe von Zwiebelläusen die Ablage von Eiern in *M. tulipaella* ganz verhindert. Die bei *Rh. ascalonicus* aufgefundenen Eier zeigen gleichzeitig, daß die Parasitenweibchen durchaus zur Eiablage bereit waren. Im zweiten Versuch wurden die angestochenen Tiere später leider nicht auf Eier untersucht. Abgebrochene Anstiche gab es insgesamt nur bei *M. tulipaella*. Sie dauerten zwischen 5 und 30 Sekunden (Mittelwert der 53 Anstiche: 13,4 Sekunden). Aber auch die 30 Sekunden lang angestochenen Tiere (im 1. Versuch) enthielten später keine Eier.

Tabelle 5

Angriffe von *A. semiflavus* auf *Myzotoxoptera tulipaella* und Vergleichsarten

Ver- such Nr.	Art	Zahl der ent- deckten Läuse	erste Annä- herung abge- wehrt	versuchte Anstiche							
				ins- ges.	davon					Eier	aus- ge- saugt
					miß- glückt	ab- ge- wehrt	abge- bro- chen	zu Ende geführt			
1	<i>Myzotoxoptera tulipaella</i>	38	5	31	2	1	26	2	0	2	
	<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	8	0	8	0	0	0	8	6	0	
2	<i>Myzotoxoptera tulipaella</i>	19	0	17	3	0	7	7	?	5	
	<i>Myzus persicae</i>	10	2	8	0	4	0	4	?	1	
3	<i>Myzotoxoptera tulipaella</i>	33	3	26	1	0	20	5	0	3	
	<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	16	0	13	2	0	0	11	5	4	

Der vorzeitige Abbruch bereits begonnener Legeakte unter Vermeidung von Eiablage bei Tulpenläusen dürfte sich wohl nur durch das Vorhandensein von Sinneszellen am Stachel erklären lassen, mit deren Hilfe eine bestimmte Qualität des Wirtes erst nach dem Eindringen des Stachels festgestellt werden kann.

## bb. Bereits belegte Wirte

Nachdem die vorher geschilderten Versuche gezeigt hatten, daß bereits belegte Läuse von außen nur unvollkommen von nicht belegten unterschieden werden können, war zu erwarten, daß die aus dem Ergebnis ableitbare sichere Unterscheidung erst mit Hilfe des Legestachels möglich ist. Zum Nachweis wurden in vier Versuchen zu Zwiebelläusen mittlerer Größe, welche zwei Stunden lang dem Angriff von *Aphelinus*-Weibchen ausgesetzt und deshalb teilweise belegt waren, zwei Stunden später abermals einige Weibchen zugegeben. Diese nahmen bei der äußeren Untersuchung insgesamt 80 Läuse an. Die Dauer der Anstiche war aber sehr unterschiedlich: 6mal handelte es sich um einen Nahrungsanstich, 39mal wurde ein äußerlich normaler Legeakt durchgeführt, 35mal dagegen der Anstich nach wenigen Sekunden abgebrochen. In letztgenannten Fällen war das Verhalten der Weibchen dasselbe wie gegenüber Tulpenläusen. Von den 35 Tieren mit abgebrochenem Anstich enthielten 34 bereits von der ersten Legeperiode her ein Ei. Dagegen war keiner von den 39 Wirten, die einen normalen Anstich erlebt hatten, bei der anschließenden Untersuchung doppelt belegt. Sie waren also vorher alle unparasitiert gewesen (vergl. dazu aber S. 179/180). 34mal wurde bei ihnen ein einzelnes Ei gefunden. Von den 6 ausgesaugten Läusen waren 4 bereits mit einem Ei versehen. Insgesamt zeigen die Versuche also, daß die genaue Beschränkung der Legeakte auf die noch nicht parasitierten Wirte tatsächlich mit dem Anstich der Läuse erfolgt.

In einem weiteren Versuch wurden 6 Junglarven von *My. persicae* im Alter von 0—1 Tag zu Parasiten gegeben und nach je einem normalen Anstich wieder entfernt. 24 Stunden später wurden erneut 3 *Aphelinus*-Weibchen hinzugesetzt.

Diese führten bei den 6 Tieren insgesamt 26 Anstiche durch, doch blieb der Stachel nur in drei Fällen länger als 30 Sekunden in der Laus. Die übrigen 23 Anstiche dauerten im Mittel nur 9,5 Sekunden. Bei der anschließenden Präparation der Läuse fand sich in drei Tieren ein zweites *Aphelinus*-Ei. Die Zurückhaltung von der Eiablage in bereits belegte Wirte ist also sehr stark entwickelt und wird auch unter extremen Bedingungen nur relativ selten durchbrochen.

Diese Versuche deuten darauf hin, daß die belegte Laus sich von unbelegten u. a. durch einen im Inneren lokalisierten Faktor unterscheidet. Weil der Stachel an einer beliebigen Stelle des Wirtes eingeführt wird, kann er unmöglich ein etwa vorhandenes Ei immer direkt treffen und erkennen. Es scheint also die chemische Qualität, der „Geschmack“ der ganzen Laus verändert zu sein, wobei es zunächst offen bleiben muß, ob diese Veränderung vom *Aphelinus*-Weibchen beim Legeakt verursacht wird oder vom Ei oder Wirt ausgeht.

#### b. Ablehnung durch Unterlassen der Eiabgabe

Wie schon aus einigen bisher genannten Zahlen hervorgeht, findet sich nicht in jeder äußerlich normal angestochenen Blattlaus ein *Aphelinus*-Ei. Die Ursachen dafür können verschiedenartig sein. Zunächst einmal läßt sich die Möglichkeit nicht völlig ausschließen, daß beim Öffnen der angestochenen Tiere einzelne Eier übersehen werden. Diese heben sich aber durch ihr glänzendes Chorion so deutlich von dem übrigen Leibesinhalt der Blattläuse ab, daß der Prozentsatz der nicht gefundenen Eier sicher nur gering ist. Sofern die angestochenen Tiere Abwehrbewegungen machen, kann dadurch offenbar manchmal die Abgabe eines Eies auch dann verhindert werden, wenn der Parasit den Anstich vorzeitig aufgeben muß (s. S. 198). Auch das erklärt aber nicht die ganze Erscheinung, weil auch in unbeweglichen Blattläusen nach dem Anstich oft kein Ei zu finden ist.

Bei einigen Versuchen ließ sich beobachten, daß die Anstiche ohne Eiabgabe gegen Ende des Experimentes gehäuft auftraten, wenn die Weibchen in die zahlreich aufgefundenen Wirte innerhalb der Petrischale in relativ kurzer Zeit viele Eier gelegt hatten. Es wäre deshalb denkbar, daß manche Weibchen beim Anstich schließlich keine reifen Eier mehr besaßen. So stellten z. B. SMITH (1932) bei *Phaeogenes nigridens* WESM. (Ichneumonidae) und LABEYRIE (1960) bei *Diadromus* spec. (Ichneumonidae) fest, daß die Tiere ihre Wirte auch nach Erschöpfung des Eivorrates noch anstachen. Bei *A. semiflavus* zeigten aber einige Versuche, daß die Weibchen nicht immer alle Eier abgelegt hatten, wenn äußerlich normale Anstiche ohne Eiabgabe auftraten.

Den ersten Hinweis darauf gaben schon die Versuche mit *M. tulipaella*. 7 Läuse erlebten in dem auf Seite 174 geschilderten Experiment einen äußerlich normalen Anstich, aber nur 4 davon enthielten hinterher ein Ei. Im letzten Versuch von Tab. 5 dienten von 5 nicht abgebrochenen Anstichen bei Tulpenläusen 3 der Nahrungsaufnahme, doch war in den beiden anderen Wirten anschließend ebenfalls kein Ei zu sehen. Soweit aus dem geringen Material ersichtlich ist, waren die äußerlich normalen Anstiche ohne Eiabgabe also bei Tulpenläusen zahlreicher als bei *My. persicae* oder *Rh. ascalonicus*.

In einer weiteren Versuchsreihe wurden wiederum mittelgroße Zwiebelläuse mit einem feinen Kaktusdorn angestochen und rund 2 Stunden später zusammen mit einer gleich großen Anzahl gesunder Wirte 2 *Aphelinus*-Weibchen zum Anstich geboten. Alle Tiere, die einen äußerlich normalen Anstich erlebten, wurden anschließend auf Eier untersucht. Das Ergebnis gibt Tab. 6 wieder. In 9 von 10 Versuchen unterblieb die Eiabgabe während der äußerlich normalen Anstiche

Tabelle 6

Äußerlich normale Anstiche mit und ohne Eiabgabe bei Zwiebelläusen, die vorher zur Hälfte mit einem feinen Kaktusdorn angestochen worden waren

Versuch Nr.	Anstiche bei gesunden Läusen			Anstiche bei verletzten Läusen		
	mit Ei- abgabe	ohne Eiabgabe Zahl	%	mit Ei- abgabe	ohne Eiabgabe Zahl	%
1	7	1	13	17	4	19
2	19	3	14	17	2	11
3	15	3	17	9	3	25
4	15	2	12	10	3	23
5	11	2	15	16	6	27
6	21	2	9	8	1	11
7	11	3	21	10	6	38
8	21	0	0	15	2	12
9	19	1	5	11	1	8
10	17	2	11	5	3	38
$\Sigma$	156	19	11	118	31	21

bei verletzten Läusen häufiger als bei gesunden. Insgesamt ist die Differenz statistisch gesichert. Das bedeutet, daß die Eiabgabe nicht wahllos bei einzelnen Anstichen unterbleibt, wenn das Weibchen etwa keine reifen Eier mehr zur Verfügung hat, sondern daß dabei wenigstens teilweise die angestochenen Wirte maßgebend sind. Ein weiterer Beweis dafür soll später angeführt werden (Tab. 13).

### 3. Die Auslese der Wirte zur Nahrungsaufnahme

Bisher ist die Auslese der Wirte nur allgemein behandelt worden ohne Rücksicht darauf, ob die abgelehnten oder angenommenen Läuse mit einem Ei belegt oder ausgesaugt werden sollten. Bei den abgelehnten Tieren läßt sich diese Frage auch gar nicht direkt entscheiden. Nur die angenommenen können also eventuell darüber Aufschluß geben, ob die Auslese der Wirte (bzw. Beute) zur Nahrungsaufnahme und zur Eiablage nach denselben Gesetzen verläuft oder nicht.

Bei Vergleich der Zahlen in Tab. 5 fällt auf, daß die bei *Myzotoxoptera tulipaella* zu Ende geführten Angriffe weitaus überwiegend der Nahrungsgewinnung dienten. Es bestand also die Möglichkeit, daß nur die Legeakte vorzeitig abgebrochen, die Anstiche zur Nahrungsaufnahme aber in normaler Weise durchgeführt werden. Leider standen zur Entscheidung darüber nur noch für einen Versuch Tiere zur

Tabelle 7

## Legeakte und Nahrungsanstiche bei Tulpen- und Zwiebelläusen

Art	Zahl der Anstiche	davon abgebrochen	zu Ende geführt	äußerlich normale Legeakte	davon mit Ei	Nahrungsanstiche	
						Zahl	%
<i>Myzotoxoptera tulipaella</i>	18	7	11	0	0	11	56
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	17	0	17	11	9	6	35

Verfügung. Zum Vergleich wurden Zwiebelläuse in gleicher Anzahl und vom gleichen Größenbereich hinzugegeben. Das Ergebnis ist in Tab. 7 enthalten. Die Zahl der Nahrungsanstiche war bei beiden Arten relativ hoch, weil die Läuse jeweils nach Beendigung des Anstichs entfernt wurden und die Parasiten deshalb keine Möglichkeit hatten, ihre Opfer auszusaugen. Da der Anteil der Nahrungsanstiche an der Gesamtzahl der begonnenen Angriffe bei *M. tulipaella* bereits größer war als bei *Rh. ascalonicus*, ist es unwahrscheinlich, daß sich unter den vorzeitig beendeten Anstichen noch weitere Versuche zur Nahrungsgewinnung befanden. Dieses Experiment genügt zwar nicht als Beweis dafür, daß Tulpenläuse zur Nahrungsaufnahme uneingeschränkt angenommen werden, doch ergab sich andererseits auch kein Anzeichen dafür, daß auch die Nahrungsanstiche wie die Legeakte vorzeitig abgebrochen werden. Die etwa gleiche Anzahl von Angriffen auf beide Arten deutet außerdem wieder darauf hin, daß *Rh. ascalonicus* und *M. tulipaella* von außen nicht unterschiedlich bewertet werden.

Auch bei bereits belegten Wirten mußte geprüft werden, ob diese zur Nahrungsaufnahme genau so abgelehnt werden wie zur Eiablage. Wenn auch beim Nahrungsanstich kein Ei abgegeben wird, so war damit ja nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß bereits belegte Läuse und damit die darin enthaltenen Eier später einem Saugakt zum Opfer fallen können. Die in den Versuchen 1—11 der Tabelle 3 nach dem Anstich ausgesaugten Zwiebelläuse wurden zur Klärung dieser Frage auf Eier untersucht. Dabei blieben die mit einem Kaktusdorn angestochenen Tiere unberücksichtigt. Das Ergebnis zeigt Tab. 8.

Der Anteil der bereits von der ersten Legeperiode her belegten Wirte beträgt unter den ausgesaugten Läusen 35% und ist damit wesentlich kleiner als unter den insgesamt aufgefundenen Tieren (57,5%). Ein Teil der schon parasitierten Läuse muß also vor dem Saugakt abgelehnt worden sein. Ob das bei der äußeren oder der inneren Prüfung geschah, läßt sich nicht entscheiden. Andererseits zeigen die 12 trotz bereits bestehender Parasitierung ausgesaugten Wirte eindeutig, daß gegenüber solchen Tieren beim Saugakt weniger Hemmung besteht als beim Legeakt. Das gilt insbesondere für die Auslese mit Hilfe des Legestachels; denn erneute Eiablage in schon belegte Läuse wurde in dieser Phase ganz verhindert.

Von vielen Parasiten ist bekannt, daß sie zwar die bereits belegten Wirte unter normalen Umständen bei der weiteren Eiablage mehr oder weniger gut meiden, daß aber diese Hemmung um so öfter überwunden wird, je größer der Parasitierungsprozentsatz bereits ist, je seltener sie also bei der Suche einen noch unbeleg-

Tabelle 8

## Annahme frisch belegter Zwiebelläuse für die Nahrungsaufnahme

Versuch Nr.	gefundene Läuse insgesamt	davon bereits belegt		ausgesaugte Läuse		
		Zahl	%	mit Ei	ohne Ei	insgesamt
1	32	27	84	0	1	1
2	31	18	58	2	0	2
3	44	13	30	2	2	4
4	24	9	38	1	5	6
5	30	27	90	3	0	3
6	28	4	14	0	6	6
7	22	16	73	0	0	0
8	38	36	95	2	0	2
9	30	18	60	0	2	2
10	51	23	45	2	4	6
11	30	16	53	0	2	2
$\Sigma$	360	207	57,5	12	22	34

ten Wirt finden und den Legetrieb befriedigen können. *A. semiflavus* belegt auch bei hohem Parasitierungsprozentsatz nur selten einen Wirt zum zweiten Male, weil die belegten Läuse auch dann noch beim Anstich fast ausnahmslos abgelehnt werden. Da die Hemmung beim Anstich zur Nahrungsaufnahme aber offensichtlich wesentlich geringer ist, ergab sich die Frage, wie sich hier eine Triebstauung auswirken würde. In 7 Versuchen wurden deshalb mittelgroße Zwiebelläuse je 2–2½ Stunden lang dem Angriff von *Aphelinus*-Weibchen ausgesetzt und dabei teilweise belegt. 2–3 Stunden später wurden frisch geschlüpfte Parasiten zugegeben, welche erfahrungsgemäß nur verhältnismäßig wenige Legeakte durchführen, aber einen hohen Nahrungsbedarf haben. Sie wurden außerdem nach Beendigung der Anstiche jeweils am Saugen gehindert, so daß der Nahrungsbedarf nicht gestillt werden konnte. Insgesamt stachen die Weibchen 157 Läuse an, von denen 70 (= 45%) schon von der ersten Parasitierungsphase her belegt waren. 87 Wirte sollten ausgesaugt werden, obwohl 41 von ihnen (= 47%) bereits ein Ei enthielten. Doppelbelegungen gab es wieder nicht; die übrigen 29 Läuse, die schon ein Ei enthielten, wurden beim Anstich abgelehnt. Hier ist der Prozentsatz der bereits belegten Wirte unter denen, die einen Nahrungsanstich erhielten, fast genau so groß wie unter den insgesamt angestochenen. Es ist also unwahrscheinlich, daß sich unter den abgebrochenen Anstichen noch solche befanden, deren Ziel die Nahrungsaufnahme und nicht die Eiablage war. Unter diesen Bedingungen machen die Weibchen beim Nahrungsanstich also anscheinend keinen Unterschied mehr zwischen bereits belegten und unbelegten Wirten.

Einschränkend muß dazu allerdings gesagt werden, daß es teilweise schwierig ist, soeben abgelegte Eier von solchen zu unterscheiden, die bereits einige Stunden alt sind. Erstere sind meistens etwas langgezogen (wahrscheinlich vom Durchtritt durch den engen Legestachel) und weniger durchscheinend, doch ist dieser

Unterschied unsicher. Es besteht also die Möglichkeit, daß einzelne der Wirte, welche in der zweiten Parasitierungsphase einen normalen Anstich erlebten und anschließend ein Ei enthielten, das als frisch gelegt gewertet wurde, bereits in der ersten Phase belegt worden waren und in der zweiten durch Unterlassen der Eiabgabe abgelehnt wurden. Der Prozentsatz der in der ersten Phase belegten Tiere (45%) würde sich dadurch ein wenig erhöhen, doch keineswegs so stark, daß die Schlußfolgerung dadurch beeinträchtigt werden könnte. Dasselbe gilt auch für die auf Seite 175 geschilderten Versuche: Von den 34 Wirten, die nach äußerlich normalem Anstich ein als frisch abgelegt gewertetes Ei enthielten, mögen einzelne schon in der ersten Parasitierungsperiode belegt und später durch Unterlassen der Eiabgabe bei äußerlich normalem Anstich abgelehnt worden sein. Auch dort ist das aber für die Schlußfolgerungen belanglos. Die Zahl dieser Fälle kann nur ganz gering sein, so daß bereits belegte Wirte weitaus überwiegend durch Abbruch des Anstichs und vielleicht vereinzelt auch durch Unterlassen der Eiabgabe abgelehnt werden.

Das unterschiedliche Verhalten der *Aphelinus*-Weibchen bei Legeakt und Nahrungsanstich gegenüber bereits belegten Wirten ist ein weiterer Hinweis darauf, daß diese beiden Vorgänge grundsätzlich verschieden sind. Vielleicht waren die von HARTLEY (1922) in ausgesaugten Läusen gefundenen Eier auch bereits bei früheren Legeakten abgelegt worden. LLOYD (1940) beobachtete bei *Diadromus collaris* GRAV. (Ichneumonidae), einem Parasiten von *Plutella maculipennis* CURTIS, ein ähnliches Verhalten: Bereits belegte Puppen wurden bei der Eiablage in gewissem Ausmaß gemieden, nicht aber bei der Nahrungsaufnahme.

Bei den in Tab. 3 zusammengefaßten Versuchen waren bei äußerer Prüfung nicht nur die bereits belegten, sondern auch die mit einem Dorn angestochenen Läuse in höherem Prozentsatz abgelehnt worden als die gesunden. Von den

Tabelle 9

Annahme gesunder und durch künstlichen Anstich verletzter Zwiebelläuse zur Nahrungsaufnahme

Vers. Nr.	gesunde Läuse					Läuse mit Anstichwunde				
	ent- deckt	ange- nommen	ausgesaugt			ent- deckt	ange- nommen	ausgesaugt		
			Zahl	% der ent- deckten	% der ange- nommenen			Zahl	% der ent- deckten	% der ange- nommenen
4	15	14	5	33	36	30	20	5	17	25
5	3	3	0	0	0	8	7	3	38	43
6	24	17	6	25	35	4	1	1	25	100
7	6	6	0	0	0	18	13	5	28	39
8	2	2	0	0	0	26	20	3	12	15
9	12	10	2	17	20	18	16	7	39	44
10	28	27	4	14	15	19	15	6	32	40
11	14	12	2	14	17	12	8	2	17	25
12	20	14	1	5	7	13	16	2	15	33
13	21	20	8	38	40	20	17	8	40	47
Σ	145	125	28	19,3	22,4	168	123	42	25,0	34,2

angenen Tieren wurde jeweils ein Teil ausgesaugt. Einen Vergleich zwischen den mit Dorn verwundeten und den gesunden Läusen gibt Tab. 9. Daraus ist ersichtlich, daß von den Zwiebelläusen mit Stichwunde ein höherer Anteil ausgesaugt wurde als von den gesunden. Dieser Unterschied ist am deutlichsten, wenn man die Prozentsätze jeweils auf die Anzahl der bei äußerer Prüfung angenommenen Wirte bezieht; hier ist er statistisch gesichert. Bei Vergleich mit der Menge der entdeckten Wirte beider Gruppen ist die Differenz dagegen nicht signifikant. Die einfachste Erklärung für den größeren Anteil ausgesaugter Läuse unter den verwundeten bietet also die Annahme, daß diese Tiere bei äußerer Prüfung nur dann in höherem Prozentsatz abgelehnt werden als die normalen, wenn ein Legeakt „beabsichtigt“ ist, nicht aber, wenn die aufgefundene Laus ausgesaugt werden soll. Das bedeutet aber, daß die Entscheidung, ob eine Laus ein Ei erhalten oder ausgesaugt werden soll, schon vor dem Anstich fällt und daß die Wirtsauslese nicht erst in der zweiten, sondern schon in der ersten Phase unter diesem Gesichtspunkt erfolgt. Es scheint danach, daß sich die *Aphelinus*-Weibchen schon bei der Wirtssuche entweder in Lege- oder in Saugstimmung befinden.

## VII. Die Abwehrreaktionen der Blattläuse

### 1. Mechanische Reaktionen

Über die Abwehr von Parasiten durch ihre Wirte gibt es bereits einige Beobachtungen. So wird z. B. die Raupe von *Pieris brassicae* L. von ihrem wichtigsten Parasiten, *Apanteles glomeratus* (L.), hauptsächlich in den ersten Lebenstagen belegt, weil sie sich der angreifenden Weibchen mit zunehmendem Alter immer besser durch heftige Bewegungen und Ausscheidung von Tropfen grünen Vorderdarm-Inhalts erwehren kann (ADLER, 1918). *Pieris rapae* kann im zweiten und dritten Larvenstadium die Anstiche von *A. glomeratus* ebenfalls oft auf diese Weise verhindern (HAMILTON, 1935/36), und auch *Mamestra brassicae* L. zeigt dieselben Abwehrreaktionen (TAWFEK, 1957). Ähnlich, aber anscheinend weniger wirksam, reagiert die Raupe von *Aporia crataegi* (L.) auf Angriffe von *A. glomeratus* und *A. pieridis* (WILBERT, 1960). Auch viele Blattwespenlarven zeigen ein derartiges Abwehrverhalten, das auf einige parasitische Hymenopteren eine starke Wirkung hat (TRIPP, 1960). Nach HERTING (1960) versuchen die Wirte von Tachinen nicht selten, die auf ihrem Körper befindlichen Eier und Larven des Parasiten mit ihren Mandibeln zu zerstören. GRIFFITHS (1960) berichtet, daß sich große Exemplare der Blattlaus *Nasonovia ribis-nigri* (MOSLEY) oft erfolgreich gegen den Angriff von *Monoctonus paludum* MARSHALL (Braconidae) zur Wehr setzen. HAFEZ (1961) beobachtete die oft erfolgreiche Abwehr von *Aphidius rapae* (CURTIS) (Braconidae) durch die Kohllaus *Brevicoryne brassicae* (L.). Weitere Beispiele bringt SALT (1938).

Nähert sich ein *Aphelinus*-Weibchen einer Blattlaus, welche ihre Stechborsten in das Blattgewebe eingesenkt hat, so bleibt diese zunächst meistens bewegungslos sitzen. Auch während der äußeren Untersuchung, die ja in der Regel ohne direkte Berührung erfolgt, ändert sich die Haltung der Laus oft nicht. Manchmal erhält sie aber irgendeine Wahrnehmung von der Anwesenheit des Parasiten. Die beim Saugen nach hinten gelegten Fühler richten sich dann auf, und es folgt eine Abwehrreaktion, die meistens aus einem Schlagen mit Fühlern oder Beinen besteht. Durch diese Bewegungen läßt sich das *Aphelinus*-Weibchen manchmal ganz vertreiben. In anderen Fällen weicht es zurück und versucht dann eine neue Annähe-

rung. Diese ist aber oft ebenfalls vergeblich, weil die einmal erregte Aufmerksamkeit der Laus schneller zu neuen und meistens stärkeren Abwehrbewegungen führt.

Wenn das Weibchen den Wirt nach äußerer Prüfung zunächst annimmt und durch Abwehrbewegungen nicht vertrieben wird, so erfolgt der Anstich. Dabei werden die Abwehrbewegungen der Laus meistens erheblich verstärkt. Sie schlägt nun nicht mehr nur mit Fühlern und Beinen, sondern hebt auch ruckartig den Hinterkörper oder pendelt mit dem ganzen Körper um die im Blatt verankerten Stechborsten, wobei es zu Drehungen bis zu 180° kommen kann. Vereinzelt erfolgt diese Pendelreaktion auch schon bei bloßer Annäherung des Parasiten, besonders dann, wenn er die Laus versehentlich berührt, doch ist sie dann meistens weniger heftig. Wenn der Stachel schon eingedrungen ist, wird er und mit ihm der Parasit durch die Bewegungen hin- und hergezerrt. Letzterer reagiert darauf sehr unterschiedlich. Manchmal wird der Anstich schon bei der kleinsten Bewegung der Laus abgebrochen. In anderen Fällen gelingt es dieser aber nicht, den Angreifer zu vertreiben. Sein Widerstandsvermögen hängt offenbar von verschiedenen Umständen ab. Dabei spielt auch die Stelle eine Rolle, an der die Laus zufällig getroffen wurde. Ist der Stachel z. B. in der Nähe des Kopfes eingedrungen, so haben die Abwehrbewegungen eine geringere Amplitude und sind deshalb weniger wirksam.

Ist der Parasit endgültig vertrieben, so werden bei hoher Erregung die Abwehrbewegungen noch eine Weile im Leerlauf fortgesetzt. Oft kann man auch Pendelbewegungen beobachten, die ohne erkennbaren Grund spontan ausgeführt werden. In Blattlauskolonien können durch Abwehrbewegungen auch Nachbarläuse zu gleichem Verhalten angeregt werden. In manchen Fällen kommt das *Aphelinus*-Weibchen bei seiner Annäherung an einen Wirt auch einem anderen, nicht erkannten zu nahe, so daß dieser reagiert und damit eventuell den Angriff auf die Nachbarlaus verhindert.

Für das *Aphelinus*-Weibchen besteht offenbar die Gefahr, daß durch die Abwehr der Laus Verzerrungen im Mechanismus der Stachelbasis eintreten. Vereinzelt war zu beobachten, daß ein Tier seinen Stachel nicht mehr in der üblichen Weise einziehen konnte, nachdem es durch heftige Abwehrbewegungen vertrieben worden war. Manchmal gelang es nach einiger Zeit doch wieder, in anderen Fällen war der Schaden offenbar irreversibel. Schon HARTLEY (1922) hat solche Weibchen beobachtet und glaubte, daß die Beschädigungen dann aufträten, wenn eine Laus den Parasiten hinter sich herzieht. Das kann geschehen, wenn der Wirt im Augenblick des Angriffs seine Stechborsten nicht richtig im Blatt verankert hat. Da er dann oft nicht ganz still sitzt, mißlingen solche Angriffe in den meisten Fällen. Dringt der Stachel aber doch einmal ein, so macht die Blattlaus meistens zunächst einige Abwehrbewegungen und läuft dann fort. Der Parasit folgt ihr rückwärts gehend mit eigentümlich stelzenden Schritten nach. Es hat aber den Anschein, daß er dabei nur wenig am Stachel gezogen wird, sondern selbst nachgibt, um die Laus nicht freilassen zu müssen. Nur verhältnismäßig selten brach er den Anstich bei einer laufenden Laus ab. HARTLEY will 3 retraktile Wider-

haken am Stachel gefunden haben, welche dem Weibchen das Zurückziehen in dieser Situation erschweren. Die eigenen Tiere hatten nur in unmittelbarer Nähe der Stachelspitze einige winzige sägeartige Vorsprünge, welche das Zurückziehen des Stachels aber kaum erschweren können, weil sich dieser an der betreffenden Stelle bereits verjüngt. Sie können also höchstens eine Sägefunktion beim Anstich erfüllen.

## 2. Abwehrreaktionen des Blutes

### a. *Rhopalomyzus ascalonicus* (DONC.)

Öffnet man belegte Zwiebelläuse etwa 24 Stunden nach der Eiablage, so lassen die darin befindlichen *Aphelinus*-Eier einen schwach wahrnehmbaren, zunächst unregelmäßigen, dünnen, bräunlichen Belag erkennen, der in den nächsten Stunden und Tagen stärker wird und das Ei mit einer braunschwarzen Schicht überzieht (Tafel 2). Schließlich wird es deformiert, schrumpft zusammen und ist dann kaum noch als *Aphelinus*-Ei zu erkennen. Es handelt sich also offenbar um eine Abtötung des Parasiten durch Anlagerung von Zellelementen des Blutes. SCHNEIDER (1950) hat eine Anzahl von Beispielen für solche Vorgänge aus der Literatur zusammengetragen. Nach PUTTLER & VAN DEN BOSCH (1959) sind sie in „nicht angepaßten“ (nonadapted) Wirten sehr häufig. Eingehende Beschreibungen finden sich bei BOESE (1936), BESS (1939), PFLUGFELDER (1950), SCHNEIDER (1950), SALT (1956) und JOURDHEUIL (1960). Für Blattläuse ist eine Einschließung des Parasiten durch Blutzellen bisher nur von GRIFFITHS (1961) für *Aulacorthum circumflexum* (BUCKT.) beschrieben worden, wo sie sich gegen *Monoctonus paludum* MARSHALL (Braconidae) richtete. Bei *Rh. ascalonicus* hat sie gegenüber Eiern von *A. semiflavus* immer vollen Erfolg. Obwohl viele hundert belegte Tiere aufpräpariert wurden, konnte nur einmal eine geschlüpfte Larve festgestellt werden. In allen anderen Fällen trat der Tod bereits im Eistadium ein.

Die Bildung der Hülle um die Eier verläuft nicht immer gleich schnell. In einer Versuchsreihe wurden Zwiebelläuse zweier Altersstufen 2–3 Stunden lang den Parasiten ausgesetzt und am folgenden Tage aufpräpariert. Der Ausbildungsgrad der Hüllen um die aufgefundenen Eier wurde abgeschätzt und durch Zahlen gekennzeichnet: 0 = keine, 1 = eben sichtbare Hülle, 2 und 3 = höhere Ausbildungsstufen. Aus den so gewonnenen Einzelwerten wurden die Mittelwerte errechnet, die in Tab. 10 wiedergegeben sind. Daraus ist zu entnehmen, daß die Bildung der Hüllen und damit wahrscheinlich auch die Abtötung der Eier bei 5–7 Tage alten Tieren schneller verläuft als bei 0–1 Tag alten. Die Unterschiede waren in den Versuchen 1, 2, 4 und 6 gut ( $P < 0,01$ ), in Versuch 5 knapp gesichert ( $P < 0,05$ ).

Das entspricht einer Beobachtung von SALT (1956), daß Eier von *Nemeritis canescens*, die in Stabheuschrecken (*Carausius morosus* BR.) injiziert worden waren, in großen Tieren schneller von Blutzellen umhüllt wurden als in kleineren. Allerdings war dabei die Melaninbildung nicht unterschiedlich. SCHNEIDER (1950, 1952) hat festgestellt, daß auch in Larven von *Syrphus ribesii* und *Epistrophe balteata* die Geschwindigkeit und Wirksamkeit der Reaktion gegen die Eier von *Diplazon*

Tabelle 10

Ausbildung der dunklen Hüllen um die Eier von *A. semiflavus* bei zwei verschiedenen Altersstufen von *Rh. ascalonicus*. Angegeben sind jeweils Mittelwert (siehe Text) und mittlerer Fehler

Versuch Nr.	Stunden nach dem Legeakt (Mittelwert)	Läuse 0—1 Tag alt (ca. 0,6 mm lang)		Läuse 5—7 Tage alt (ca. 1,2 mm lang)	
		Zahl	Ausbildungsgrad der dunklen Hülle	Zahl	Ausbildungsgrad der dunklen Hülle
1	20	12	0,33 ± 0,20	20	1,54 ± 0,13
2	20	7	0,14 ± 0,14	19	1,60 ± 0,13
3	30	12	1,38 ± 0,28	22	1,96 ± 0,14
4	30	7	1,21 ± 0,32	17	2,24 ± 0,09
5	30	6	1,25 ± 0,38	10	2,30 ± 0,13
6	30	8	1,19 ± 0,40	14	2,68 ± 0,10

*fissorius* GRAV. mit der Größe des Wirtes zunimmt. Er führt das auf eine die Einkapselung hemmende Sekretion des Parasiten zurück, welche auch zur Folge hat, daß bei Superparasitismus die Wirksamkeit der Reaktion mit steigender Eizahl pro Wirt sinkt. Analog dazu beobachteten PUTTLER & VAN DEN BOSCH (1959), daß Eier von *Hyposoter exiguae* in *Laphygma exigua* fast immer vernichtet werden, wenn sie sich einzeln in ihren Wirten befinden, während in superparasitierten Raupen ein Teil der Larven schlüpft und einen Konkurrenzkampf führen muß. Versuche, den Einfluß des Superparasitismus auf die Einkapselung der Eier bei Zwiebelläusen zu untersuchen, schlugen fehl, weil die *Aphelinus*-Weibchen die bereits einmal belegten Läuse in den folgenden Stunden mit großer Sicherheit ablehnten und auf diese Weise Superparasitismus vermieden.

Gelegenheitsbeobachtungen ergaben, daß sich kleine Wunden bei *Rh. ascalonicus* sehr schnell dunkel verfärben. In einem vergleichenden Versuch wurden deshalb Zwiebel- und Pfirsichläuse leicht mit einer Minuziennadel angestochen. Die Wundränder färbten sich bei *Rh. ascalonicus* innerhalb einer halben Stunde deutlich braun, bei *My. persicae* dagegen nur manchmal und schwächer. Es ist also möglich, daß der Unterschied zwischen den beiden Blattlausarten hauptsächlich ein quantitativer ist und *A. semiflavus* die schwache Reaktion von *My. persicae* unterbinden kann, aber gegen die massive Kapselbildung von *Rh. ascalonicus* nichts auszurichten vermag. Ohne genaue Untersuchungen läßt sich diese Frage aber noch nicht sicher entscheiden. Ähnliche Beobachtungen hat WALKER (1959) an Larven von *Drosophila melanogaster* gemacht. Ein Stamm, der den Parasiten *Pseudeucoila bochei* WELD. stark abkapselte, zeigte auch bei Verwundung stärkere Pigmentbildung als ein anderer, der auf den Parasiten nur schwach reagierte.

Die Abkapselung der Eier in der Zwiebellaus ermöglichte weitere Untersuchungen über das Ausleseverhalten von *A. semiflavus*. Auf einer Zwiebelpflanze befanden sich 5 Tage lang Läuse aller Altersstufen mit Parasiten zusammen. Zwei Tage später wurden sie aufpräpariert. Dabei zeigte es sich, daß neben 41 Tieren mit einem *Aphelinus*-Ei 20 vorhanden waren, die zwei Eier enthielten, außerdem 8 mit drei und 3 mit vier Eiern, obwohl noch kein Mangel an unbelegten Läusen be-

stand. Es hatten also Mehrfachbelegungen in einem Ausmaß stattgefunden, welches allen Feststellungen an anderen Blattlausarten widersprach. Auch bei Zwiebelläusen war in vielen voraufgegangenen Experimenten sehr selten Superparasitismus vorgekommen, wenn sie den Parasiten nicht länger als 24 Stunden ausgesetzt waren. Andererseits wurden die Anstiche bei parasitierten Pflirsichläusen auch mehrere Tage nach der Eiablage immer vorzeitig abgebrochen. Der diesmal beobachtete Superparasitismus war dagegen etwa von der Größenordnung, wie er bei Eiablage nach dem Zufall (ohne Vermeidung bereits belegter Wirte) zu erwarten ist (vergl. WILBERT, 1959). In späteren Versuchen mit noch längerer Belegungsdauer wurden in den inzwischen erwachsenen Läusen bis zu 7 *Aphelinus*-Eier gezählt, deren dunkelbraune Hüllen teilweise von außen durch die Haut hindurch erkennbar waren.

Daraus ist zu entnehmen, daß *Rh. ascalonicus* nach der Eiablage von *A. semiflavus* nur eine gewisse Zeit lang vor neuen Legeakten geschützt ist, daß aber später Superparasitismus möglich wird. Um die Dauer dieses Schutzes ungefähr abzugrenzen, wurde eine Anzahl von Tieren jeweils 3 Stunden lang einigen *Aphelinus*-Weibchen ausgesetzt, die dann entfernt und nach einiger Zeit abermals für 3 Stunden zugegeben wurden. Das Ergebnis zeigt Tab. 11. Wie aus den Zahlen zu ersehen ist, sind die Versuche nicht einheitlich ausgefallen. Sicher ist, daß Zweitbelegungen schon nach 24 Stunden möglich sind, obwohl kein Mangel an unbelegten Wirten besteht. Dabei entspricht die Anzahl der mit zwei Eiern versehenen Läuse im 4. und 5. Versuch nahezu wieder derjenigen Zahl, die man nach Zufallsgesetzen erwarten müßte, wenn alle bereits einmal belegten Tiere am folgenden Tag wieder voll belegungsfähig sind. Bei diesen Überlegungen ist aber zu beachten, daß *A. semiflavus* bei *Rh. ascalonicus* die größeren Läuse stärker belegt (s. S. 189). Auf sie wurden also die Eier in beiden Phasen der Versuche etwas konzentriert, wodurch die Wahrscheinlichkeit von Doppelbelegungen erhöht und eine volle Belegungsfähigkeit der bereits in der ersten Phase parasitierten Läuse wohl nur vorgetäuscht wird.

*Rh. ascalonicus* unterscheidet sich von anderen Arten hauptsächlich durch die Reaktion des Blutes gegen die Eier. Wenn aber die Möglichkeit der Neubelegung von der Ausbildung der dunklen Hülle abhängt, so ist zu erwarten, daß sie gleich-

Tabelle 11

Neubelegung bereits parasitierter Zwiebelläuse nach verschiedenen Zeitabständen

mittleres Alter der Eier bei Neubelegung (Stunden)	Zahl der Läuse insgesamt	einfach belegt			doppelt belegt
		alt	neu	gesamt	
4	31	16	9	25	0
4	44	11	20	31	0
22	36	16	7	23	0
24	86	24	16	40	14
25	122	?	?	52	8
48	154	43	30	73	9

sinnig mit letzterer variiert: Blattläuse mit schneller Abwehrreaktion müssen entsprechend eher wieder belegungsfähig sein als andere, in denen die Abkapselung der Eier langsamer verläuft. In entsprechenden Versuchen wurden Zwiebelläuse für 2—3 Stunden einer Anzahl von *Aphelinus*-Weibchen ausgesetzt und später nochmals je drei Parasiten zugegeben. Diese brachen bei einigen Läusen die Anstiche vorzeitig ab und führten sie bei anderen normal durch. Alle angestochenen Läuse wurden sofort aufpräpariert und auf Eier aus der ersten Legeperiode untersucht. Die dunkle Hülle um diese Eier war unterschiedlich weit entwickelt. Der Grad ihrer Ausbildung wurde wieder abgeschätzt und durch Zahlen gekennzeichnet (vergl. S. 183), und zwar von einer Person, der die Herkunft der einzelnen Eier unbekannt war. Die Mittelwerte sind in Tab. 12 wiedergegeben.

Tabelle 12

Ablehnung und Neubelegung bereits parasitierter Zwiebelläuse im Vergleich zum Ausbildungsgrad der Hüllen um die alten Eier. Angegeben sind jeweils Mittelwert und mittlerer Fehler

Vers. Nr.	mittl. Dauer zwischen 1. u. 2. Anstich (Stunden)	Anstiche abgebrochen		neue Legeakte		Nahrungsanstiche	
		Zahl	mittlere Stärke der Hülle der alten Eier	Zahl	mittlere Stärke der Hülle der alten Eier	Zahl	mittlere Stärke der Hülle der alten Eier
1	20	18	1,0±0,17	3	2,2±0,17	2	2,0
2	30	10	1,2±0,26	12	2,0±0,20	7	1,9
3	30	13	1,8±0,19	5	2,3±0,12	5	1,9
4	30	3	1,2±0,60	3	2,0±0,00	1	0,5
5	30	4	0,9±0,52	9	2,3±0,31	6	2,5
6	42	1	0,5±0,00	5	1,4±0,40	1	1,5
7	42	17	1,0±0,22	3	2,2±0,60	2	2,0
8	42	8	0,2±0,13	6	1,1±0,30	4	2,2
9	42	6	0,9±0,10	7	1,9±0,32	5	1,8

In die Tabelle sind nur diejenigen Wirte aufgenommen, die aus der ersten Legeperiode bereits ein Ei enthielten. In den Versuchen 1—5 gehörten die Läuse zwei verschiedenen Altersstufen an. Je die Hälfte von ihnen war bei der ersten Legeperiode 0—1 bzw. 5—6 Tage alt. In den übrigen Versuchen waren alle in den 24 Stunden vor Beginn der ersten Legeperiode geboren. Da bei den jungen Tieren die Abkapselung der Eier langsamer erfolgt, mußte in diesen Experimenten die mittlere Dauer zwischen erstem und zweitem Anstich entsprechend länger gewählt werden. Wie aus den Angaben ersichtlich ist, war die Hülle um die Eier in jedem der Versuche bei den Läusen, die noch nicht wieder belegungsfähig waren, im Mittel schwächer ausgebildet als bei denjenigen, die ein neues Ei enthielten. Die Unterschiede sind in den Versuchen 1, 2, 5, 8 und 9 statistisch gesichert ( $P < 0,05$ ). Die Veränderung innerhalb der belegten Laus, welche sonst eine Neubelegung verhindert, wird also in der Zwiebellaus in den Exemplaren schneller rückgängig gemacht, welche auch die Kapsel um die Eier schneller aufbauen.

Andererseits zeigen die Versuche aber, daß die Möglichkeit der Neubelegung offenbar nicht vom absoluten Grad der Kapselausbildung abhängig ist. In den

Versuchen 6 und 8 waren die dunklen Hüllen bei den neubelegten Tieren im Mittel schwächer ausgebildet als in einigen anderen Versuchen bei den Läusen, die noch nicht wieder belegt wurden. In diesen beiden Versuchen ist die Reaktion aus unbekanntem Gründen langsamer abgelaufen als sonst, wodurch aber anscheinend die Möglichkeit der Neubelegung kaum beeinflusst wurde. Diese scheint also nicht allein von der Abkapselung des vorhandenen Eies und damit der Ausschaltung seines Stoffaustausches abhängig zu sein, sondern außerdem auch von anderen Faktoren, deren Natur noch zu untersuchen bleibt. Im Gegensatz zu den hier geschilderten Beobachtungen fand LLOYD (1939), daß *Ooencyrtus kuvanae* How. Wirtseier (*Lymantria dispar*), welche eine tote Parasitenlarve enthalten, ebenso selten belegt wie solche, in denen der Parasit lebt.

In Tab. 12 sind in der Spalte „neue Legeakte“ nur die Anstiche berücksichtigt worden, bei denen der Parasit zu einem schon vorhandenen älteren Ei ein neues hinzugelegt hat. Es gab aber auch Anstiche, bei denen trotz äußerlich normaler Durchführung kein Ei abgelegt wurde und außerdem auch solche, die noch unbelegte Läuse trafen. Eine Übersicht darüber gibt Tab. 13. Es handelt sich dabei

Tabelle 13

Ablehnung von Zwiebelläusen, welche teilweise bereits ein älteres *Aphelinus*-Ei enthielten, durch Unterlassen der Eiabgabe bei äußerlich normalem Anstich

Versuch Nr.	Läuse ohne Ei			Läuse mit altem Ei			
	Anstiche mit Eiabgabe	Anstiche ohne Eiabgabe		Anstiche mit Eiabgabe	Anstiche ohne Eiabgabe		
		Zahl	%		Zahl	%	mittlerer Ausbildungsgrad der dunklen Hüllen
1	0	2	100	3	2	40	1,5
2	8	0	0	12	7	37	1,9
3	6	1	14	5	1	17	2,0
4	10	3	23	3	6	67	2,2
5	9	1	10	9	2	18	2,5
6	11	3	21	5	2	29	2,8
7	5	0	0	3	4	57	2,4
8	31	4	11	6	1	14	2,0
9	16	1	6	7	3	30	1,7
$\Sigma$	96	15	14	53	28	35	

ausnahmslos um Tiere, die nicht durch Abbruch des Anstichs abgelehnt worden waren. Der Unterschied zwischen Wirten mit altem Ei aus der ersten Legeperiode und unparasitierten Wirten ist deutlich und statistisch gesichert. Daraus ergibt sich erneut, daß die Unterlassung der Eiabgabe wenigstens teilweise eine Reaktion auf den Wirt darstellt. Der Ausbildungsgrad der dunklen Hüllen um die alten Eier unterscheidet sich bei Läusen, die kein neues Ei erhielten, im Mittel nicht von dem bei neubelegten Wirten. Es scheint also, daß die Hülle hier keine Bedeutung besitzt.

Bei den in Tab. 12 zusammengefaßten Versuchen wurden auch Nahrungsan- stiche registriert. Der Ausbildungsgrad der Hüllen um die vorhandenen Eier lag dabei durchschnittlich zwischen den Werten bei abgelehnten und neubelegten Wirten. Der Mittelwert des Ausbildungsgrades bei allen angestochenen Läusen betrug aber 1,6, der bei den ausgesaugten Läusen dagegen 2,0. Wie in den Ver- suchen von Tab. 8 sind also offenbar die Läuse nicht unterschiedslos zum Saugen angenommen worden. Freilich läßt sich die Differenz nicht sichern und bekommt erst beim Vergleich mit Tab. 8 Bedeutung.

#### b. *Myzotoxoptera tulipaella* (THEOB.)

Bei den Versuchen zur Abgrenzung des Wirtekreises hatten sich auch in *M. tulipaella* keine Nachkommen von *A. semiflavus* entwickelt. Da der Anstich bei dieser Art in den meisten Fällen vorzeitig abgebrochen wird, konnte schon allein aus diesem Grunde die Parasitierung nur gering sein. Immerhin haben aber die Versuche auf Seite 174 gezeigt, daß einzelne Eier abgelegt werden, offenbar be- sondern dann, wenn die *Aphelinus*-Weibchen keine normalen Wirte zur Verfügung haben. Nach solchen normalen Legen wurden die betroffenen Tiere in ver- schiedenen Zeitabständen aufpräpariert. Die Eier zeigten im Gegensatz zu denen in *Rh. ascalonicus* keine Veränderung. In allen Fällen schlüpfte etwa nach der normalen Zeitspanne (2—3 Tage bei Zimmertemperatur) die Larve. Bei dieser war dann aber oft schon an den ersten Lebenstagen eine schwache schwärzlich- braune Verfärbung zu sehen, die schnell stärker und als unregelmäßige Hülle er- kennbar wurde, in der die Larve anfangs noch bewegungsfähig war. Später ging sie dann meistens ein, ohne die Verpuppungsreife zu erlangen.

Also fand auch in *M. tulipaella* eine Abwehrreaktion des Blutes statt. Die Kapselbildung entsprach etwa der bei *Rh. ascalonicus*. Sie gehört offenbar in bei- den Fällen wie bei *Aulacorthum circumflexum* (GRIFFITHS, 1961) zu dem selteneren *balteata*-Typ nach SCHNEIDER (1950), da beim *ribesii*-Typ eine farblose, gallertige, meistens sehr dicke Kapsel gebildet wird.

Nur sehr wenige *Aphelinus*-Larven erreichten in besonders kleinen Exemplaren von *M. tulipaella* das Endstadium und töteten dann ihren Wirt in normaler Weise unter Schwarzverfärbung ab, doch schlüpfte trotzdem nie ein ausgewachsener Parasit. Das entspricht der Beobachtung bei *Rh. ascalonicus*, daß die Abkapselung in kleinen Exemplaren langsamer verläuft als in größeren. Ob die Laus in den anderen Fällen nach vorzeitigem Tod der Parasitenlarve in ihren Lebensfunktio- nen ungestört ist, konnte mangels weiterer Versuchstiere nicht geklärt werden.

### VIII. Unterschiedlich starke Belegung verschiedener Arten und Altersstufen und ihre Ursachen

Fast alle entomophagen Parasiten besitzen mehrere oder gar viele Wirte, doch entwickeln sie sich bei einem oder einigen von ihnen häufiger, bei anderen seltener. Auch innerhalb der Art werden meistens bestimmte Stadien oder Altersstufen bevorzugt. Die Ursache dafür kann z. B. eine bessere örtliche oder zeitliche Koin- zidenz mit den „bevorzugten“ Arten oder Altersstufen sein. In anderen Fällen

dürfte die rein mechanische Eignung verschieden sein. Schließlich können aber auch das Ausleseverhalten des Parasiten und das Abwehrverhalten der Wirte zu Parasitierungsunterschieden führen. Nachdem diese Verhaltensweisen bei *A. semiflavus* und seinen Wirten bekannt waren, ließen sich ihre quantitativen Auswirkungen feststellen.

### 1. Unterschiedliche Eiablage

Schon HARTLEY (1922) hat festgestellt, daß *Aphelinus semiflavus* weitaus überwiegend junge Läuse belegt. Er arbeitete hauptsächlich mit *Myzus persicae*. SPENCER (1926) bestätigte seine Beobachtung. SCHLINGER & HALL (1959) berichteten, daß auch bei *Therioaphis maculata* (BUCKTON) meistens die beiden ersten Larvenstadien belegt und erwachsene Läuse nicht angegriffen werden.

Um einen Überblick darüber zu erhalten, wie stark der Unterschied in der Belegung verschiedener Altersstufen ist, wurden in ersten Versuchen 0—1 Tag alte Larven von *My. persicae* und *Rh. ascalonicus* mit 3—4 Tage alten verglichen. Zu diesem Zweck wurde für jeden Versuch an 4 aufeinanderfolgenden Tagen eine jeweils gleich große Menge beider Altersstufen (je 20 oder je 30 Tiere) auf ein Tulpenblatt gesetzt und in einer Petrischale für 20 Stunden einer Gruppe von *Aphelinus*-Weibchen zur Parasitierung überlassen. Durch Öffnen der Läuse konnte anschließend die Anzahl der abgelegten Eier und damit der Parasitierungsprozentsatz ermittelt werden. Dieser mußte sich natürlich auf die Anzahl der noch lebend vorgefundenen Läuse beziehen. Tiere, die von den Parasiten ausgesaugt oder aus anderen Gründen eingegangen waren, blieben für die Berechnung unberücksichtigt.

Das Ergebnis dieser Experimente ist in Tab. 14 wiedergegeben. Im Mittel aller Versuche wurden 0—1 Tag alte Larven von *My. persicae* etwa viermal so stark belegt wie 3—4 Tage alte. Damit ist die Beobachtung HARTLEYS erneut bestätigt. Überraschenderweise war das Parasitierungsverhältnis bei *Rh. ascalonicus* aber gerade umgekehrt: Hier wurden die 3—4 Tage alten Läuse stärker mit Eiern versehen als die ganz jungen. Der Unterschied ist statistisch gesichert. Die Ursache für die stärkere Belegung bestimmter Altersstufen mußte also bei den Wirten und nicht beim Parasiten zu suchen sein.

Tab. 14 gibt außerdem die Ergebnisse von Vergleichsversuchen zwischen verschiedenen Arten wieder. Danach werden junge Pflanzläuse stärker belegt als Kartoffelläuse gleichen Alters, obwohl die Parasiten aus Kartoffelläusen geschlüpft waren. In Zwiebelläuse wurden jedoch noch mehr Eier gelegt als in Pflanzläuse gleicher Größe, wobei die Differenz bei älteren Tieren größer wird, wie es nach den beiden ersten Versuchsgruppen nicht anders zu erwarten war.

Der Unterschied in der Parasitierungsstärke zwischen *Ma. solani* und *My. persicae* ist auch später noch nachzuweisen: 8 Tulpenblätter, auf denen jeweils eine gleich große Anzahl 0—1 Tag alter Kartoffel- und Pflanzläuse 20 Stunden lang dem Angriff von 2 *Aphelinus*-Weibchen ausgesetzt war, wurden in Vasen gesetzt und 9 Tage lang aufbewahrt. Am Ende dieser Zeit befanden sich auf ihnen noch

Tabelle 14

Unterschiedlich starke Eiablage von *A. semiflavus* bei Blattläusen verschiedener Arten und Altersstufen in Vergleichsversuchen. In den beiden letzten Versuchsgruppen war das Alter der Zwiebelläuse bekannt, während Pfirsichläuse unbekanntes Alters, aber gleicher Größe hinzugegeben wurden

Art	Alter (Tage)	Parasitierungs- prozentsätze in den einzelnen Versuchen	Gesamt- zahl der Läuse	davon belegt	
				Zahl	%
<i>Myzus persicae</i>	3-4	10 4 6 13 15 10	490	50	10,2
<i>Mzus persicae</i>	0-1	37 25 29 53 52 59	449	199	44,3
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	3-4	16 29 30 35	395	113	28,6
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	0-1	3 14 25 20	429	72	16,8
<i>Macrosiphon solani</i>	0-1	14 19 5	206	26	12,6
<i>Myzus persicae</i>	0-1	55 53 43	211	108	51,2
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	1-3	52 39 100 77 50	139	90	64,7
<i>Myzus persicae</i>	gleich groß	33 0 61 56 37	147	54	36,7
<i>Rhopalomyzus ascalonicus</i>	3-4	71 42	73	41	56,2
<i>Myzus persicae</i>	gleich groß	8 8	73	6	8,2

135 Pfirsich- und 76 Kartoffelläuse. Von ersteren waren 82 (= 61%) unter Schwarzverfärbung infolge Parasitierung in normaler Weise abgestorben, von letzteren nur 17 (= 22%).

## 2. Die Ursachen der Unterschiede

### a. Auffinden der Wirte

Auf der Suche nach Wirten laufen die legebereiten Weibchen von *A. semiflavus* regellos über die Blattfläche. Nur wenn sie dabei zufällig in die unmittelbare Nähe einer Blattlaus geraten, werden sie auf deren Anwesenheit aufmerksam und wenden sich ihr zu. Unterschiedlich starke Parasitierung kann also schon dadurch entstehen, daß ein Wirt leichter, d. h. auf größere Entfernung wahrgenommen wird als ein anderer. Zur Nachprüfung dieser Vermutung wurden jeweils 3 *Aphelinus*-Weibchen für 3 Stunden auf ein Stück Tulpenblatt gesetzt, auf dem sich Blattläuse mehrerer Arten oder Altersstufen in gleicher Anzahl befanden. Das Verhalten der Parasiten konnte dabei in einer Petrischale unter einem Binokular beobachtet werden. Angestochene Läuse wurden entfernt und durch neue ersetzt, so daß Anzahl und Mengenverhältnis der gebotenen Wirte immer gleich blieben. Das Ergebnis dieser Versuche ist in Tab. 15 zusammengestellt.

Bei diesen Experimenten handelt es sich um Vergleiche zwischen zwei verschiedenen Wirtsarten oder zwischen verschiedenen Altersstufen derselben Art, aber trotzdem in keinem Falle um Wahlversuche. Da das Weibchen von *A. semiflavus* fast immer nur einzelne Läuse wahrnimmt, kann eine echte Wahl zwischen zwei verschiedenen Wirten gar nicht stattfinden (vergl. LABEYRIE, 1960). Das gilt auch für die meisten „Wahlversuche“ früherer Autoren. Wenn eine Art oder

Tabelle 15

Anzahl der von je 3 *Aphelinus*-Weibchen bei Vergleichsversuchen innerhalb von 3 Stunden aufgefundenen Läuse in Abhängigkeit von Art und Altersstufe (bzw. Körperlänge) der Wirte.

In den beiden letzten Spalten sind die Quotienten in der zweiten und dritten Versuchsgruppe jeweils durch Division der ersten bzw. zweiten durch die dritte Altersstufe gebildet worden

Art	Alter (Tage)	mittl. Länge (mm)	Anzahl der aufgefundenen Läuse		Quotient	
			in den einzelnen Versuchen	insgesamt	der mittl. Körperlängen (Q <sub>1</sub> )	der Anzahl gefundener Läuse (Q <sub>2</sub> )
<i>Rh. ascalonicus</i>	3-4	0,8	36 26 26	88		
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	0,6	27 24 16	67	1,3	1,3
<i>Rh. ascalonicus</i>	6-7	1,2	49	49	2,0	2,7
<i>Rh. ascalonicus</i>	3-4	0,8	30	30	1,3	1,7
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	0,6	18	18		
<i>Rh. ascalonicus</i>	10-12	1,7	34 37	81	2,8	3,2
<i>Rh. ascalonicus</i>	6-7	1,2	23 27	50	2,0	2,0
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	0,6	11 14	25		
<i>My. persicae</i>	3-4	0,9	66 61 32	159	1,3	1,5
<i>My. persicae</i>	0-1	0,7	44 41 22	107		
<i>Rh. ascalonicus</i>	gleich		44 25	69	1,0	1,0
<i>My. persicae</i>	groß		45 24	69		
<i>Ma. solani</i>	0-1	1,0	50 36	86	1,4	1,4
<i>My. persicae</i>	0-1	0,7	32 28	60		
<i>Ma. solani</i>	0-1	1,0	46 49 48 68 35 73 76			
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	0,6	21 24 22 32 20 30 32			
(Fortsetzung)			50 66 60 62 66 23 64	786	1,7	1,9
			26 29 36 42 37 18 48	417		

Altersstufe häufiger aufgesucht wird als eine andere, so handelt es sich also nicht um eine Bevorzugung, sondern nur um eine leichtere Wahrnehmbarkeit des betreffenden Wirtes, welche durch die Anwesenheit einer zweiten Art oder einer anderen Altersstufe wohl nur unwesentlich beeinflusst wird (vgl. S. 192).

Die Versuche zeigen eine klare Abhängigkeit der relativen Anzahl aufgefundener Läuse von deren Größe. In allen Fällen wurden von den größeren Tieren mehr aufgefunden als von den kleineren, gleichgültig, ob es sich dabei um dieselbe oder um eine andere Art handelte. Die Unterschiede sind sowohl zwischen den verschiedenen Altersklassen innerhalb der Arten als auch zwischen gleichen Altersklassen verschiedener Arten statistisch gesichert. Nach Versuchen von HAFEZ (1961) ist bei *Brevicoryne brassicae* (Kohllauss) die Anzahl der von *Aphidius rapae* aufgefundenen Exemplare ebenfalls von deren Größe abhängig.

In den Versuchen mit *A. semiflavus* war der Quotient zwischen den Anzahlen aufgefundener Wirte aus den verglichenen Arten oder Altersstufen (letzte Spalte

der Tabelle) nicht immer gleich, sondern besaß eine enge positive Korrelation mit dem Quotienten aus den mittleren Längen der Versuchstiere (vorletzte Spalte), wie Fig. 2 zeigt. Je deutlicher also der relative Größenunterschied zwischen den beiden Gruppen war, desto stärker war im Mittel auch der relative Unterschied

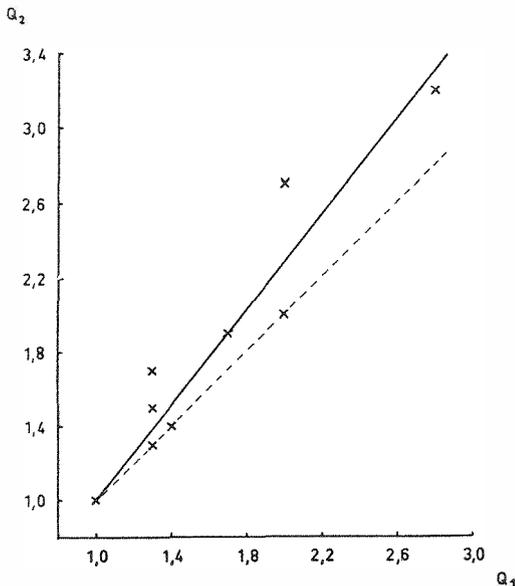


Fig. 2. Wahrnehmbarkeit der Blattläuse für *Aphelinus semiflavus* How. in Abhängigkeit von der Körperlänge. Abszisse: Quotient aus den mittleren Körperlängen der verglichenen Arten oder Altersstufen ( $Q_1$ ); Ordinate: Quotient aus den Zahlen aufgefundener Wirte der verglichenen Arten oder Altersstufen ( $Q_2$ ). Die ausgezogene Linie geht durch die beiden am besten gesicherten Punkte, die gestrichelte wäre theoretisch bei größenproportionaler Wahrnehmbarkeit und gleichmäßiger Verteilung der Wirte zu erwarten

zwischen den Zahlen aufgefundener Tiere aus diesen beiden Gruppen. Daraus läßt sich entnehmen, daß die Wahrnehmbarkeit der geprüften drei Wirte für *A. semiflavus* im Grunde gleich gut ist und daß die Entfernung, aus der die Laus entdeckt wird, offenbar nur von deren Größe abhängt. Da aber *Ma. solani* größer ist als gleich alte Exemplare der beiden anderen Arten, wird dieser Wirt insgesamt am besten gefunden. Fig. 2 zeigt außerdem, daß die relative Wahrnehmbarkeit zwar annähernd linear mit dem Quotienten der Körperlängen, aber doch schneller zunimmt, als man zur ächst erwarten sollte. Die eingezeichnete Gerade ist durch die beiden Punkte mit der weitaus größten Sicherheit gezogen worden (1,0; 1,0 für gleich große Läuse und 1,7; 1,9 aus der letzten Zeile von Tab. 15), entspricht aber auch recht gut der Verteilung der übrigen Werte. Sie ist signifikant verschieden von der gestrichelten Linie, die einer Zunahme der Wahrnehmbarkeit proportional zur Körpergröße entsprechen würde, aber offensichtlich die empirischen Werte nicht repräsentieren kann. Diese Abweichung ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß kleine Blattläuse kaum erkannt wurden, wenn sie zufällig eng neben großen saßen, weil das Reizfeld der letzteren zu stark dominierte. Bei der vorliegenden regellosen Verteilung der Blattläuse dürfte das Ergebnis also den natürlichen Verhältnissen eher entsprechen, als wenn gleiche Abstände zwischen den Wirten erzwungen worden wären.

Wo im weiteren Ablauf der Parasitierung keine neuen Unterschiede hinzukommen, müßte eine größenabhängige Wahrnehmbarkeit dazu führen, daß größere

Wirte „bevorzugt“ werden. Von manchen Parasiten ist bekannt, daß sie ihre Eier überwiegend in größere Wirte legen, wofür die bessere Wahrnehmbarkeit freilich nicht die einzige Ursache zu sein braucht. So bevorzugt z. B. *Trichogramma* nach SALT (1935) größere Wirtseier. *Microplectron fuscipennis* ZETT. belegte in Versuchen von ULLYETT (1936) mehr große als kleine Kokons von *Diprion polytonum*. Die stärkere Parasitierung größerer Fliegenpuparien durch *Nasonia vitripennis* (WALK.) könnte nach EDWARDS (1955) die Ursache sein für eine von WLADIMIROV & SMIRNOV (1934) beobachtete Bevorzugung von *Calliphora*-Puparien gegenüber solchen von *Musca*. Schon SMIRNOV & KUZINA (1933) hatten diesem Parasiten Puparien von *Calliphora erythrocephala* (MEIG.) und *Musca domestica* L. nebeneinander geboten und festgestellt, daß erstere wesentlich stärker belegt werden. Nach Beobachtungen von WYLIE (1958) ist dieser Unterschied darauf zurückzuführen, daß die größeren Puparien leichter gefunden werden.

Die unterschiedliche Belegung der Wirte von *A. semiflavus* entspricht jedoch nicht ihrer Wahrnehmbarkeit. Die stärkere Parasitierung junger Pflanzläuse gegenüber älteren und auch gegenüber jungen Kartoffelläusen ist ihr sogar gerade entgegengesetzt. Hier müssen also noch weitere und stärkere Faktoren hinzutreten.

#### b. Erste Phase der Wirtsauslese des Parasiten und der Abwehr der Laus

Ob eine aufgefundene Laus von dem *Aphelinus*-Weibchen angestochen wird, hängt von der Intensität ihrer Abwehrbewegungen und vom Ausleseverhalten des Parasiten ab. Der Prozentsatz der *Aphelinus*-Weibchen, die schon bei ihrer ersten Annäherung an den Wirt durch Abwehrbewegungen vertrieben werden, ist wieder von Alter und Art der Laus abhängig, wie Tab. 16 a (Spalte 5) zeigt. Als abgewehrt wurden Annäherungsversuche nur dann gewertet, wenn das Weibchen endgültig von der betreffenden Laus abließ. Nicht gezählt wurden vereinzelt erfolgreiche Reaktionen zufällig berührter Nachbarläuse.

Aus der Tabelle geht hervor, daß *Rh. ascalonicus* in allen Altersstufen nur selten die erste Annäherung von *A. semiflavus* abwehrt. Die Tiere führen nur hin und wieder entsprechende Bewegungen aus, die aber meistens ohne Nachdruck sind. 3—4 Tage alte Pflanzläuse wehren mehr Annäherungen ab als ganz junge und Junglarven von *Ma. solani* mehr als solche von *My. persicae*. Die Unterschiede sind in beiden Fällen statistisch gesichert, reichen aber noch nicht aus, um die endgültigen Parasitierungsunterschiede zu erklären.

Alle in den hier beschriebenen Versuchen verwendeten Blattläuse sahen äußerlich gesund aus. Insbesondere waren sie auch ausnahmslos unparasitiert. Trotzdem wurde ein Teil von ihnen bei äußerer Prüfung durch den Parasiten abgelehnt, wie es auch schon in früheren Versuchen beobachtet worden war (vergl. Tab. 3). Die Ursachen der Ablehnungen waren nicht zu erkennen. Wie der Prozentsatz der abgelehnten Tiere in Tab. 16 a (Spalte 8) zeigt, war die Angriffsbereitschaft der Weibchen sehr unterschiedlich. Sie wies starke individuelle und zeitliche Schwankungen auf. Die Versuchsergebnisse streuen entsprechend stark und lassen keine klaren Differenzen zwischen den jeweils verglichenen Wirten erkennen. In der

Tabelle 16a

Abwehrreaktionen der Blattläuse vor dem Angriff, Ablehnung der Wirte durch *A. semiflavus* bei äußerer Prüfung und mißglückte Angriffe

Art (1)	Alter (Tage) (2)	ent- deckte Läuse insges. (3)	gelungene Abwehr- reaktionen vor dem Angriff		Annä- he- rung nicht abge- wehrt (6)	abgelehnte Läuse		versuchte Angriffe		
			Zahl (4)	% (5)		Zahl (7)	% (8)	insges. (9)	davon mißglückt	
									Zahl (10)	% (11)
<i>Rh. ascalonicus</i>	3—4	88	5	6	83	18	22	65	3	5
<i>Rh. ascalonicus</i>	0—1	67	3	5	64	23	36	41	4	10
<i>Rh. ascalonicus</i>	6—7	49	4	8	45	12	27	33	7	23
<i>Rh. ascalonicus</i>	3—4	30	0	0	30	6	20	24	2	8
<i>Rh. ascalonicus</i>	0—1	18	0	0	18	7	44	11	0	0
<i>Rh. ascalonicus</i>	10—12	81	1	1	80	23	29	57	25	44
<i>Rh. ascalonicus</i>	6—7	50	0	0	50	5	10	45	6	13
<i>Rh. ascalonicus</i>	0—1	25	0	0	25	2	8	23	1	4
<i>My. persicae</i>	3—4	159	28	18	131	16	12	115	16	14
<i>My. persicae</i>	0—1	107	4	4	103	10	10	93	10	11
<i>Rh. ascalonicus</i>	gleich	69	1	2	68	25	37	43	10	23
<i>My. persicae</i>	groß	69	11	16	58	21	36	37	11	30
<i>Ma. solani</i>	0—1	86	23	27	63	13	21	50	8	16
<i>My. persicae</i>	0—1	60	6	10	54	15	28	39	5	13
<i>Ma. solani</i>	0—1	786	222	28	564	121	21	443	106	24
<i>Rh. ascalonicus</i>	0—1	417	8	2	409	154	38	255	51	20

ersten und zweiten Versuchsgruppe wurden die kleinsten Tiere am stärksten abgelehnt, in der dritten Gruppe aber am wenigsten. Statistisch zu sichern ist nur der Unterschied zwischen Junglarven von *Ma. solani* und *Rh. ascalonicus*, weil hier die Zahl der Beobachtungen wesentlich größer ist. Daß die Kartoffellaus von kleineren Parasiten etwas stärker abgelehnt wird als von großen (s. S. 170), scheint für die Vermutung zu sprechen, daß die verschiedene Körpergröße der beiden Arten für die unterschiedliche Annahme durch *A. semiflavus* maßgebend ist. Nach SALT (1935) werden von *Trichogramma* größere Wirtseier nicht nur leichter gefunden, sondern auch in höherem Prozentsatz angenommen als kleine.

### c. Mißglückte Angriffe

Will ein *Aphelinus*-Weibchen eine Laus angreifen, so muß es sich dabei umdrehen, den Legestachel herausstrecken und durch Rückwärtsbewegung des ganzen Körpers den Einstich versuchen. Weder Augen noch Fühler können also den Wirt dabei fixieren. Der Erfolg hängt nur von der Genauigkeit der vorausgegangenen Lokalisation und der Exaktheit der Umdrehbewegung ab. So ist es erklärlich, daß der Stachel die Laus manchmal verfehlt, daß er eine ungünstige Stelle (Beine, Fühler usw.) treffen oder daß sein Winkel zur Oberfläche zu flach sein

kann. In diesem Falle wird er mehrmals neu aufgesetzt. Bleibt auch das ohne Erfolg, so dreht das Weibchen sich meistens wieder dem Wirt zu, um ihn neu zu lokalisieren und dann einen weiteren Anstich zu versuchen. Nach zwei oder mehr vergeblichen Versuchen wird die Laus schließlich verlassen.

Anzahl und Prozentsatz der mißglückten Angriffe sind in Tab. 16 a (Spalten 10 und 11) enthalten. Dabei sind solche Fälle nicht mitgezählt, bei denen der Stachel den Wirt zunächst verfehlte und ein späterer Versuch von der Laus abgewehrt wurde, bei denen also das Mißlingen nicht ausschließlich vom Parasiten selbst verursacht war. Sie wurden zu den abgewehrten Angriffen (Spalte 13 in Tab. 16 b) gerechnet. Die hohe Zahl von 25 mißglückten Angriffen bei 10–12 Tage alten Zwiebelläusen ist dadurch bedingt, daß die Parasiten bei diesen teilweise schon erwachsenen Tieren die Kutikula manchmal nur schwer durchbohren konnten. So mußte mancher Angriff abgebrochen werden, obwohl der Stachel richtig angesetzt worden war. Sieht man von diesem Sonderfall ab, so erkennt man trotzdem, daß durchschnittlich bei älteren bzw. größeren Läusen ein höherer Prozentsatz der Angriffe mißlungen ist als bei jüngeren bzw. kleineren. Die Unterschiede sind zwar in keiner einzelnen Versuchsgruppe signifikant, weil die Zahlen dazu meistens zu klein sind; insgesamt sind sie aber gesichert.

Dieses Ergebnis widerspricht zunächst den Erwartungen, da eine Laus ja eigentlich um so weniger verfehlt werden kann, je größer sie ist. Die Beobachtung ergab aber, daß die Hauptursache für das Mißlingen der Anstiche bei größeren Wirten ein etwas zu großer Abstand war. Beim Anstich geht das Weibchen keinen Schritt rückwärts, sondern führt den Körper samt Legestachel nur so weit nach hinten, wie das bei unveränderter Beinstellung möglich ist. Hat es dann die Laus noch nicht mit der Spitze des Stachels erreicht, so ist der Angriff zunächst mißlungen. Es scheint also, daß die Parasiten gegenüber größeren Läusen einen etwas weiteren Abstand halten. Vielleicht werden sie durch die größere Ausdehnung der Reizquelle oder durch die höhere Intensität des Reizes in der Entfernung getäuscht.

#### d. Zweite Phase der Wirtsauslese des Parasiten und der Abwehr der Laus

Wenn der Stachel des *Aphelinus*-Weibchens auf die Laus trifft, wird in der Regel der erste direkte Kontakt zwischen Parasit und Wirt hergestellt. Damit treten sowohl die Abwehr als auch die Wirtsauslese in eine neue Phase ein. Tab. 16 b gibt eine Übersicht über die abgewehrten Angriffe (Spalten 13 und 14). Dabei sind solche Angriffe als abgewehrt angesehen worden, die nach weniger als 60 Sekunden wegen der Abwehrbewegungen aufgegeben wurden. In manchen Fällen löste sich der Parasit auch erst später von der Laus. Diese sind den zu Ende geführten Angriffen zugerechnet worden, weil normale Legeakte manchmal nicht länger als eine Minute dauern und es deshalb äußerlich nicht zu entscheiden ist, ob diese Anstiche vorzeitig abgebrochen oder zu Ende geführt wurden. Nicht gezählt wurde die Abwehr auch dann, wenn der Parasit anschließend einen zweiten Angriff versuchte und dabei Erfolg hatte.

Tabelle 16b  
Abgewehrte Angriffe und Nahrungsanstiche

Art (1)	Alter (Tage) (2)	Angriff nicht mißlungen			zu Ende geführt		
		Zahl (12)	Zahl (13)	% (14)	Zahl (15)	Zahl (16)	% (17)
<i>Rh. ascalonicus</i>	3-4	62	0	0	62	14	23
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	37	0	0	37	10	27
<i>Rh. ascalonicus</i>	6-7	26	0	0	26	11	42
<i>Rh. ascalonicus</i>	3-4	22	0	0	22	10	45
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	11	0	0	11	5	44
<i>Rh. ascalonicus</i>	10-12	32	0	0	32	7	22
<i>Rh. ascalonicus</i>	6-7	39	0	0	39	8	21
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	22	0	0	22	2	9
<i>My. persicae</i>	3-4	99	65	66	37	9	24
<i>My. persicae</i>	0-1	83	11	13	72	2	3
<i>Rh. ascalonicus</i>	gleich	33	0	0	33	3	9
<i>My. persicae</i>	groß	26	12	46	13	2	14
<i>Ma. solani</i>	0-1	42	35	83	7	3	43
<i>My. persicae</i>	0-1	34	17	50	17	9	53
<i>Ma. solani</i>	0-1	337	264	81	73	38	52
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	204	0	0	204	40	20

Bei Betrachtung der Zahlen fällt auf, daß *Rh. ascalonicus* die Angriffe von *A. semiflavus* nicht abgewehrt hat. Bei insgesamt 476 beobachteten Anstichen wurden nur in einigen Fällen von älteren Tieren schwache Abwehrbewegungen gemacht, die aber nicht ausreichten. Vor allem zeigten die Zwiebelläuse nie die als Abwehr besonders wirksame Pendelreaktion. Bei stärkerer Beunruhigung ziehen sie allerdings ihre Stechborsten aus dem Blatt und laufen fort, wie bereits MAREK (1961) beschrieben hat. Diese Reaktion trat z. B. dann ein, wenn ein Marienkäfer (*Adalia bipunctata* [L.]) eine Laus aus einer Kolonie fraß. Bevor er sie ganz vertilgt hatte, waren meistens alle anderen Zwiebelläuse geflohen. Fluchtreaktionen schildert DIXON (1958) neben Abwehrreaktionen auch von *Microlophium evansi* (THEOB.) gegenüber *Adalia decempunctata* (L.). Die Zwiebelläuse flohen aber nie bei Annäherung oder Angriff von *A. semiflavus*.

Offenbar steht die geringe Ausbildung der Abwehrbewegungen bei *Rh. ascalonicus* im Zusammenhang mit der vollständigen Resistenz, welche die Zwiebelläus gegen *A. semiflavus* durch die Abwehrreaktion ihres Blutes besitzt. Der Legeakt des Parasiten hat für die Tiere keine erkennbaren negativen Folgen mehr. So bekamen 10 parasitierte Imagines, bei denen das dunkle Ei von außen erkennbar war, innerhalb von 41 Stunden im Mittel 5,4 Junge (bei Zimmertemperatur), 10 unparasitierte Kontrolltiere auf einer anderen Pflanze 5,9 Junge. Nach Aus-

wechsellern der Wirtspflanzen hatten dieselben Kontrolltiere in 45 Stunden im Mittel wiederum 5,9, die parasitierten Läuse dagegen 7,1 Junge. Eine mechanische Abwehr wäre also nur noch gegen solche Anstiche sinnvoll, welche der Nahrungsgewinnung und nicht der Eiablage dienen. Warum diese Fälle nicht ausreichen, um eine derartige Abwehr aufrecht zu erhalten, läßt sich beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht entscheiden. Vielleicht hat *Rh. ascalonicus* sich ursprünglich nur solcher Parasiten zu erwehren, welche relativ wenige „Nahrungsanstiche“ durchführen.

Bei *My. persicae* haben sich die älteren Tiere stärker zur Wehr gesetzt als die jüngeren. Dieser Unterschied ist hochsignifikant. Da die älteren entsprechend größer sind, haben die Abwehrbewegungen bei ihnen eine größere Amplitude und sind dementsprechend für den Parasiten oft schwerer zu überwinden. Außerdem entwickelt sich aber auch das Abwehrverhalten mit zunehmendem Alter weiter. Das entspricht der Beobachtung, daß die wenigen Abwehrversuche von Zwiebelläusen bei älteren Tieren auftraten. Gelegenheitsbeobachtungen an anderen Arten (*Myzotoxoptera tulipaella*, *Acyrtosiphon onobrychis*) sprechen dafür, daß die Verstärkung der Abwehrreaktionen mit zunehmendem Alter eine allgemeine Erscheinung bei Blattläusen ist. Sie wurde bereits von EIDMANN (1924) bei *Aphidula pomi*, von GRIFFITHS (1960) bei *Nasonovia ribis-nigri* und von HAFEZ (1961) bei *Brevicoryne brassicae* festgestellt. Nach HARTLEY (1922) sind große Pflirsichläuse leichter reizbar als junge Larven. Eine von SCHLINGER & HALL (1960, 1961) beobachtete Fluchtreaktion von *Therioaphis maculata* (BUCKTON) wurde ebenfalls hauptsächlich von älteren Tieren ausgeübt.

Aus der zweitletzten Versuchsgruppe geht hervor, daß sich junge Kartoffelläuse stärker zur Wehr gesetzt haben als gleich alte Pflirsichläuse. Auch dieser Unterschied ist statistisch gut gesichert, obwohl sich *My. persicae* gerade hier erfolgreicher gewehrt hat als sonst im Durchschnitt, wie z. B. ein Vergleich mit der vierten Versuchsgruppe zeigt. *Ma. solani* ist im gleichen Alter größer als *My. persicae*, so daß hier dasselbe gilt wie für verschiedene Altersstufen derselben Art. Auch hier ist der Unterschied aber nicht nur auf die Körpergröße zurückzuführen. *Ma. solani* zeigt vielmehr schon kurz nach der Geburt bei fast allen Anstichen heftige Abwehrreaktionen, während *My. persicae* sich in diesem Alter häufig noch gar nicht wehrt.

Zum Vergleich müssen auch noch die in dieser Versuchsreihe wegen Materialmangels ausgeschlossenen Tulpenläuse erwähnt werden. Trotz der begrenzten Anzahl von Tieren ergaben die Beobachtungen, daß ihre Abwehrbewegungen zwar deutlich stärker ausgebildet sind als bei *Rh. ascalonicus*, daß sie aber weder die Häufigkeit noch die Heftigkeit erreichen, wie sie *My. persicae*, *Ma. solani* und andere Arten aufweisen.

Wird der Angriff des Parasiten nicht abgewehrt, so kann dieser seinerseits wieder einen Teil der Läuse ablehnen, indem er den Anstich ohne Eiablage vorzeitig abbricht. Ein solcher Abbruch fand aber in allen Versuchen nur dann statt, wenn der angestochene Wirt für die Entwicklung der Nachkommenschaft ungeeignet war. Da für die hier beschriebenen Versuche nur unbelegte Tiere ausgewählt

wurden und *M. tulipaella* nicht zu den Versuchsarten gehörte, war vorzeitiger Abbruch von Anstichen nicht zu beobachten.

#### e. Anteil der Nahrungsanstiche

Bis zu diesem Zeitpunkt waren Legeakt und Nahrungsanstich voneinander nicht zu unterscheiden. Daß die Wirtsauslese in beiden Fällen nicht identisch ist, war in diesen Versuchen nicht zu ersehen. Mit der Dauer des Anstichs wurden jedoch die Nahrungsanstiche erkennbar. Sie mußten gesondert registriert werden, weil sie ja nicht zur Eiablage führten. Ihr Prozentsatz, bezogen auf die Anzahl der zu Ende geführten Anstiche, ist in Tab. 16 b (Spalte 17) aufgeführt. Er hängt natürlich vom Ernährungszustand der jeweils im Versuch gebrauchten Weibchen ab und schwankt dementsprechend trotz gleicher Vorbehandlung der Tiere (sie befanden sich nach dem Schlüpfen vor Beginn der Versuche mindestens 5 Tage lang auf Kohlpflanzen, die stark von *My. persicae* befallen waren). Deutliche Unterschiede traten nur bei verschiedenen alten Larven von *My. persicae* (4. Versuchsgruppe) und beim Vergleich zwischen *Ma. solani* und *Rh. ascalonicus* (letzte Versuchsgruppe) auf, wo jeweils die größeren Läuse stärker besaugt wurden. Das könnte darauf hindeuten, daß der Reizwert des Wirtes für den Nahrungsanstich mit steigender Körpergröße mehr zunimmt als der für den Legeakt. Andererseits wehren sich die größeren Läuse auch stärker, und es ist denkbar, daß dadurch der Nahrungsanstich weniger leicht gestört und unterbrochen werden kann als der Legeakt und so eine Verschiebung des Verhältnisses zwischen beiden erfolgt. Im zweiten Falle dürfte freilich zwischen verschiedenen Altersstufen von *Rh. ascalonicus* kein Unterschied bestehen. Gerade hier sind aber die Ergebnisse für eine Entscheidung zu unsicher. DEBACH (1943) stellte beim Anstich von *Saissetia oleae* (BERN.) durch *Metaphycus helvolus* fest, daß Tiere mittlerer Größe am wenigsten ausgesaugt wurden, während die Nahrungsanstiche bei kleinen und großen Exemplaren gegenüber Legeakten stark überwogen.

#### f. Dritte Phase der Wirtsauslese des Parasiten und der Abwehr der Laus

Wenn der Anstich nicht abgebrochen wird, so bleibt als letzte Möglichkeit der Ablehnung eines Wirtes das Unterlassen der Eiabgabe bei äußerlich normalem Legeakt. Wie schon aus früheren Beobachtungen ersichtlich war, ist diese Art der Ablehnung nicht auf die offensichtlich ungeeigneten Wirte beschränkt und trat dementsprechend auch in der hier beschriebenen Versuchsserie auf. Sie läßt sich selbstverständlich nur durch Öffnen der angestochenen Läuse feststellen. Einige dieser Tiere konnten leider nicht auf Eier untersucht werden, doch ließ sich der Prozentsatz der abgelehnten (Tab. 16 c, Spalte 21) trotzdem mit genügender Genauigkeit ermitteln.

Innerhalb der ersten drei Versuchsgruppen, die nur Zwiebelläuse umfassen, sind wieder keine eindeutigen Unterschiede zu erkennen. Der Anteil der angestochenen Läuse ohne Ei schwankt z. B. für 3—4 Tage alte Larven zwischen 2% (erste Versuchsgruppe) und 42% (zweite Versuchsgruppe). Offenbar ist hier die Anzahl der Versuchstiere für eindeutige Aussagen zu klein.

Tabelle 16c

Äußerlich normale Legeakte mit und ohne Eiabgabe. Die Werte in den Spalten 23 und 24 sind unter der Voraussetzung errechnet worden, daß die wenigen nicht aufpräparierten Tiere im gleichen Prozentsatz belegt waren wie die anderen; die Prozentsätze in Spalte 23 beziehen sich auf Spalte 3 in Tab. 16a; in Spalte 24 sind die Quotienten in der zweiten und dritten Versuchsgruppe jeweils durch Division der ersten bzw. zweiten durch die dritte Altersstufe gebildet worden.

Art (1)	Alter (Tage) (2)	äußerlich normale Legeakte						Quotient der echten Legeakte (24)
		ins- ge- sam (18)	davon geöffnet					
			Zahl (19)	davon				
				ohne Ei		mit Ei		
Zahl (18)	Zahl (19)	Zahl (20)	% (21)	Zahl (22)				
<i>Rh. ascalonicus</i>	3-4	48	47	1	2	46	54	2,3
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	27	27	7	26	20	30	
<i>Rh. ascalonicus</i>	6-7	15	14	3	21	11	24	2,7
<i>Rh. ascalonicus</i>	3-4	12	12	5	42	7	23	
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	6	6	2	33	4	22	1,8
<i>Rh. ascalonicus</i>	10-12	25	23	3	13	20	27	1,0
<i>Rh. ascalonicus</i>	6-7	31	30	3	10	27	56	
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	20	20	0	0	20	80	1,4
<i>My. persicae</i>	3-4	28	26	7	27	19	13	0,3
<i>My. persicae</i>	0-1	70	69	7	10	62	59	
<i>Rh. ascalonicus</i>	gleich	30	30	5	17	25	36	5,0
<i>My. persicae</i>	groß	12	12	7	58	5	7	
<i>Ma. solani</i>	0-1	4	4	2	50	2	2	0,3
<i>My. persicae</i>	0-1	8	7	1	14	6	11	
<i>Ma. solani</i>	0-1	35	34	21	62	13	2	0,1
<i>Rh. ascalonicus</i>	0-1	164	160	37	23	123	30	

Bei den übrigen Versuchsgruppen scheint das Ergebnis etwas leichter deutbar zu sein. Hier sind die wenigsten Eier jeweils bei den Wirten abgelegt worden, die den höchsten Prozentsatz der Angriffe abgewehrt haben (Spalte 14). Da als abgewehrt nur solche Angriffe gezählt werden konnten, die nach weniger als 60 Sekunden abgebrochen wurden, befanden sich unter den äußerlich normalen Legeakten offenbar noch manche, bei denen die Abwehrbewegungen der Laus die Abgabe eines Eies verhinderten. Darüber hinaus ist ein Unterschied in der Ablehnung und Annahme der verglichenen Wirte nicht erkennbar.

Die letzte Phase der Abwehr durch die Laus, die Abkapselung der Eier, ließ sich in diesen Versuchen nicht mehr verfolgen, weil alle Versuchstiere unmittelbar nach dem Anstich auf Parasiteneier untersucht und damit abgetötet werden

mußten. Aus zahlreichen anderen Untersuchungen läßt sich aber entnehmen, daß alle in *Rh. ascalonicus* abgelegten Eier getötet worden wären, während die beiden anderen Arten keine Blutreaktion durchgeführt hätten.

#### g. Die Wirksamkeit der einzelnen Faktoren

Für die Unterschiede in der Belegung der Läuse, wie sie in Tab. 14 zusammengefaßt wurden, sind die Reaktionen des Blutes ohne Bedeutung. Wichtig sind in diesem Zusammenhang nur die Faktoren, welche die Quotienten zwischen den Anzahlen der Legeakte bei den jeweils verglichenen Arten oder Altersstufen bestimmen (Tab. 16 c, Spalte 24). Die Größe dieser Quotienten wurde in den Versuchen festgelegt 1. durch das Verhältnis, in dem die verglichenen Wirte gefunden wurden (Quotienten der Anzahlen gefundener Läuse in Tab. 15, letzte Spalte) und 2. durch 6 Schritte, welche jeweils einen Teil der aufgefundenen Wirte von der Parasitierung ausschlossen (Fig. 3). Durch diese 6 Schritte wurden die Quotienten der aufgefundenen Wirte schließlich in die der Legeakte abgewandelt.

Die ersten drei Versuchsgruppen umfassen nur Zwiebelläuse. Hier sind die Unterschiede für die Verschiebungen zahlreich und einzeln meistens von geringer Bedeutung. So ist die Zunahme des Quotienten in der ersten Versuchsgruppe hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß die jungen Tiere in der ersten (Tab. 16 a, Spalte 8) und dritten (Tab. 16 c, Spalte 21) Phase der Wirtsauslese häufiger abgelehnt wurden als die älteren (Fig. 3 a); in der zweiten Versuchsgruppe stimmen die Quotienten in Tab. 15 und 16 c sehr gut miteinander überein, weil sich die beeinflussenden Faktoren gegenseitig zufällig aufgehoben haben; in der dritten Versuchsgruppe wurden die beiden höheren Altersstufen relativ weniger belegt, weil die Anstiche bei den größeren Tieren öfter mißglückten (Tab. 16 a, Spalte 11) und bei ihnen der Prozentsatz der Nahrungsanstiche (Tab. 16 b, Spalte 17) höher war. Bei den ganz großen Läusen kommt noch eine stärkere Ablehnung (Tab. 16 a, Spalte 8) hinzu. Die Einzelfaktoren sind aber statistisch meistens nicht gesichert. Insgesamt haben sie auch nur ein einziges Mal zur Umkehrung eines ursprünglichen Zahlenverhältnisses geführt: In der dritten Versuchsgruppe wurden 10—12 Tage alte Zwiebelläuse häufiger entdeckt als 6—7 Tage alte, aber weniger belegt.

Deutlicher und in den Ursachen eindeutiger sind die Verschiebungen in den übrigen Versuchsgruppen: Die 3—4 Tage alten Larven von *My. persicae* wurden häufiger entdeckt, aber nur 0,3mal so oft belegt wie 0—1 Tag alte, weil sie die erste Annäherung (Tab. 16 a, Spalte 5), vor allem aber den Angriff selbst (Tab. 16 b, Spalte 14) öfter abwehrten und weil bei ihnen der Prozentsatz der Nahrungsanstiche größer, der Anteil der echten Legeakte unter den übrigen Anstichen aber kleiner war (Fig. 3 b). *Rh. ascalonicus* wurde wesentlich öfter belegt als gleich große Larven von *My. persicae*, weil die Zwiebelläuse die Annäherung kaum, den Anstich nie abwehrten und bei äußerlich normalen Anstichen mehr Eier erhielten, wahrscheinlich ebenfalls wegen fehlender Abwehr. *Ma. solani* wurde trotz leichter Wahrnehmbarkeit weniger belegt als *My. persicae* gleichen Alters, weil diese Art sich bei Annäherung und Anstich besser verteidigte (Fig. 3 c). Der größte Unterschied entstand in der letzten Versuchsgruppe (Fig. 3 d), weil sich hier die Extreme gegenüberstanden: *Ma. solani* wurde zwar fast doppelt so oft aufgefunden wie *Rh. ascalonicus*, doch wehrte die Zwiebelläus wiederum die Annäherung

kaum, den Angriff gar nicht ab, erlebte relativ weniger mißglückte Angriffe und Nahrungsansteiche, aber mehr echte Legeakte, so daß schließlich auf *Rh. ascalonicus* fast zehnmal so viele Legeakte entfielen wie auf *Ma. solani*. Damit ist die scheinbare Bevorzugung der jüngeren Läuse bei der Eiablage überwiegend als eine Folge schwächerer mechanischer Abwehr dieser Tiere nachgewiesen. Auch die „Bevorzugung“ von *Rh. ascalonicus* gegenüber *My. persicae* und von *My. persicae* gegenüber *Ma. solani* ist fast ausschließlich auf unterschiedlich starke Abwehrreaktionen dieser Arten zurückzuführen.

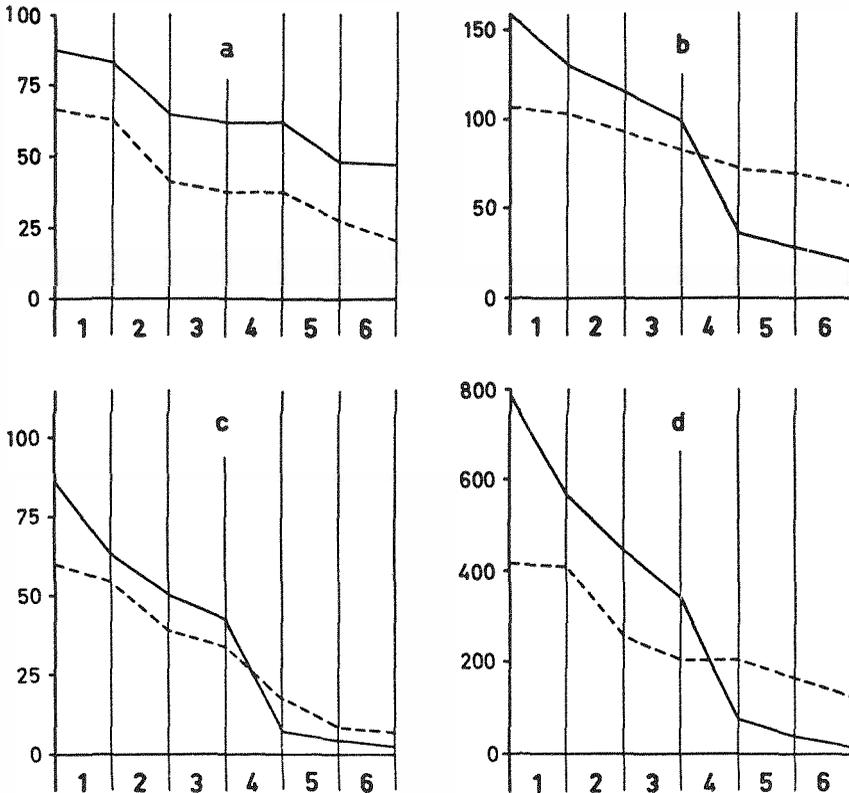


Fig. 3. Ausschluß aufgefundener Blattläuse von der Parasitierung durch verschiedene Faktoren. Ordinate: Anzahl der Läuse; Abszisse: 1 = Minderung durch Abwehr vor dem Anstich, 2 = Minderung durch Ablehnung bei äußerer Prüfung, 3 = Minderung durch mißglückte Angriffe, 4 = Minderung durch Abwehr der Angriffe, 5 = Minderung durch Nahrungsansteiche, 6 = Minderung durch Unterlassen der Eiabgabe bei äußerlich normalen Legeakten. — a) *Rhopalomyzus ascalonicus* (—) 3–4 Tage und (---) 0–1 Tag alt (erste Versuchsgruppe von Tab. 16). — b) *Myzus persicae* (—) 3–4 Tage und (---) 0–1 Tag alt (4. Versuchsgruppe von Tab. 16). — c) *Macrosiphon solani* (—) und *Myzus persicae* (---), jeweils 0–1 Tag alt (6. Versuchsgruppe von Tab. 16). — d) *Macrosiphon solani* (—) und *Rh. ascalonicus* (---), jeweils 0–1 Tag alt (7. Versuchsgruppe von Tab. 16). Zur Erleichterung des Vergleichs sind die gestrichelten Linien jeweils auf gleiche Ausgangshöhe gebracht

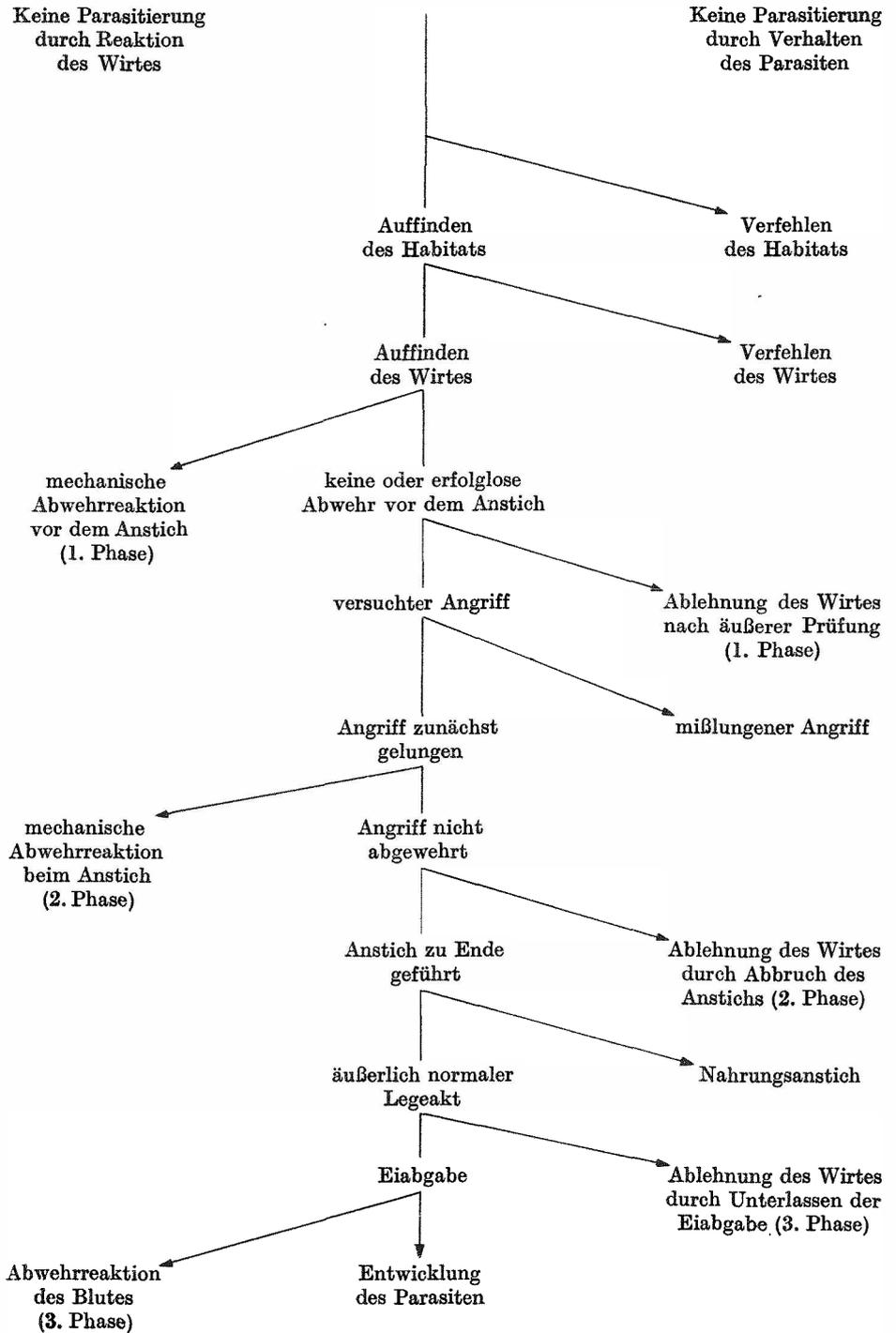


Fig. 4. Zustandekommen der Parasitierung von Blattläusen durch *Aphelinus semiflavus* How.

Die Wirkung der Abwehrbewegungen auf *A. semiflavus* ist nach diesen Versuchen größer, als sie von HAFEZ (1961) bei *Brevicoryne brassicae* gegen *Aphidius rapae* beobachtet wurde. Dort belegte der Parasit die mittleren Stadien am stärksten, weil sich nur die älteren Tiere mit hinreichendem Erfolg gegen die Angriffe wehren können und die jüngeren weniger oft gefunden wurden.

Für die Parasitierung von Blattläusen durch *A. semiflavus* läßt sich nach diesen Beobachtungen insgesamt das Schema in Fig. 4 aufstellen. Natürlich können nach der Eiabgabe noch weitere Faktoren auftreten, welche die Nachkommenschaft des Parasiten dezimieren. Diese zählen aber nicht mehr unmittelbar zu den Wechselwirkungen zwischen Wirt und Parasit und gehören deshalb nicht in den Rahmen dieser Untersuchungen.

## IX. Diskussion

### 1. Die Wirtsauslese

Alle hier geschilderten Versuche sind mit der Einschränkung zu beurteilen, daß sie unter Laboratoriumsbedingungen durchgeführt wurden. Es ist schwer zu entscheiden, wie weit diese Tatsache das Verhalten der *Aphelinus*-Weibchen beeinflußt hat. Man darf aber wohl annehmen, daß alle Instinktabläufe, die unmittelbar von der Laus ausgelöst werden, auch im Labor kaum verändert sind, während das vom Biotop geprägte Verhalten natürlich stark abgewandelt sein kann. Das zeigte sich z. B. auch darin, daß starke Parasitierung nur dann zu erreichen war, wenn die Weibchen mit den Läusen und deren Wirtspflanze relativ eng in einen Glaszylinder oder gar in ein noch kleineres Gefäß eingeschlossen wurden. In einem größeren Raum ist also offenbar die Orientierung nur mangelhaft.

Bei Parasitenweibchen ist während der Wirtssuche die Legestimmung wahrscheinlich nicht immer gleich stark. Die Folge davon kann eine schwankende Eintrittsschwelle des Auslösereizes für den Anstich sein. So wäre es denkbar, daß objektiv gleichwertige Wirte bei der ersten Untersuchung in einigen Fällen angenommen, in anderen abgelehnt werden. Vielleicht sind z. B. die starken zeitlichen Schwankungen im Prozentsatz der abgelehnten Läuse bei *A. semiflavus* (s. S. 193) auf diese Weise zu erklären. Andererseits zeigen die Experimente aber, daß die wechselnde Legestimmung des Weibchens sicher nicht allein für die Unterschiede verantwortlich ist, weil sonst im Simultanversuch nicht mehr Zwiebel- als Kartoffelläuse, mehr belegte als unbelegte und mehr verletzte als gesunde Tiere abgelehnt worden wären. Diese Wirte entsprechen offenbar dem angeborenen Schema der Weibchen verschieden gut. Wahrscheinlich kommen also wie bei den meisten Instinkten eine variable Reaktionsbereitschaft und qualitativ unterschiedliche Schlüsselreize zusammen und entscheiden über den Anteil angenommener und abgelehnter Wirte bei äußerer Untersuchung. Zu ähnlichen Folgerungen kam FINLAYSON (1950) bei Versuchen mit *Cephalonomia waterstoni* GAHAN, einem Parasiten von *Laemophloeus*-Arten.

Bei einigen Parasiten ist diskutiert worden, ob die abgelehnten Wirte eine abschreckende Eigenschaft besitzen oder ob sie einfach zu wenig attraktiv sind. Diese Frage hat aber nur dann eine Bedeutung, wenn die abschreckende Eigenschaft

eine Reaktion auslöst, die nicht nur im Abbruch der normalen Instinktkette besteht. Wir müssen ja damit rechnen, daß der Angriff nicht die Antwort auf einen einzelnen Schlüsselreiz, sondern auf einen Komplex qualitativ verschiedenartiger solcher Reize darstellt, die sich im angeborenen Auslösemechanismus des Parasiten im Sinne der Reizsummenregel (SEITZ, 1940) addieren. Fügt sich die „abschreckende Eigenschaft“ in diesen Komplex ein, so mindert sie nur den Reizwert des Wirtes, so daß er die Reizschwelle im Mittel weniger leicht überschreitet. Bleibt er unterhalb der augenblicklichen Reizschwelle des Parasiten, so wird die Instinktkette abgebrochen und das Appetenzverhalten (Wirtssuche) wieder aufgenommen. Anders ist es, wenn die „abschreckende Eigenschaft“ für das Parasitenweibchen einen Schlüsselreiz darstellt, der unabhängig von diesem Reizkomplex ist und, wenn er ihn übertrifft, eine eigene Reaktion (Entfernung vom Wirt, Flucht) auslöst. Dafür gab es aber bei der Beobachtung der ersten Phase der Wirtsauslese durch *A. semiflavus* keinerlei Anzeichen.

Bei der zweiten Prüfung des Wirtes wird nicht über den Angriff, sondern über die Abgabe des Eies entschieden. Hier sind drei Verhaltensweisen möglich: Eiabgabe, Abbruch des Anstichs nach wenigen Sekunden ohne Eiabgabe und äußerlich normale Durchführung des Anstichs ohne Eiabgabe. Die Versuche haben gezeigt, daß die Abgabe des Eies nach dem Eindringen des Legestachels eine Reaktion des Weibchens auf den Wirt darstellt. Der Legestachel muß also in dieser Situation einen entsprechenden Schlüsselreiz empfangen. Gibt der Wirt diesen Schlüsselreiz nicht oder nur in unterschwelliger Stärke, so unterbleibt die Eiabgabe. Das geschieht offenbar um so öfter, je mehr die Eintrittsschwelle nach häufigen Legeakten ansteigt. Trotzdem wird der Anstich aber nicht abgekürzt. Es scheint also, daß dabei doch noch irgendein Vorgang in normaler Weise abläuft, über dessen Natur zur Zeit nur Spekulationen angestellt werden könnten. Die Eiabgabe unterbleibt teilweise bei Wirten, welche für die Entwicklung des Parasiten durchaus geeignet erscheinen. Das trifft für den vorzeitigen Abbruch des Anstichs nicht zu. Er wurde fast ausschließlich bei ungeeigneten Wirten beobachtet. Da schon das einfache Ausbleiben der Eiabgabe als Folge fehlenden oder unterschwelligen Schlüsselreizes gedeutet werden muß, dürfte der Abbruch die Reaktion auf einen neuen Schlüsselreiz sein, welchen von den untersuchten Wirten nur solche geben, die für die Entwicklung der Nachkommen ungeeignet sind. Hier bestehen also offenbar die vorher diskutierten Möglichkeiten der Ablehnung von Wirten nebeneinander: Zu geringe Attraktivität läßt die Eiabgabe ausbleiben, während eine „abschreckende Eigenschaft“ zum vorzeitigen Abbruch führt. Wenn diese Deutung richtig ist, stellt nur der Abbruch eine aktive Ablehnung des Wirtes dar, während in den anderen Fällen die Ablehnung nur darin besteht, daß etwas anderes (der Anstich bzw. die Eiabgabe) unterlassen wird.

Wo variable Eintrittsschwellen von Schlüsselreizen über Angriff oder Eiabgabe entscheiden, wird ihre Höhe wahrscheinlich von der Wirtsdichte beeinflusst, die im Freien meistens geringer ist als bei den hier beschriebenen Versuchen. Es ist also denkbar, daß dort ein höherer Prozentsatz der aufgefundenen Blattläuse

mit Eiern versehen wird. Andererseits treten Blattläuse überwiegend kolonie-weise auf, so daß wenigstens örtlich die Wirtsdichte sehr hoch sein kann. Wir wissen bisher nichts darüber, wie sich diese Verteilung auf die Angriffs- und Legebereitschaft der Schlupfwespen auswirkt. Entsprechende Versuche sind in Vorbereitung.

Nach SALT (1938), der erstmalig zwischen Wirtsauslese (host selection) und Wirtseignung (host suitability) unterschied, muß ein Wirt als angenommen gelten, wenn ein Anstich erfolgt. Wird dieser vorzeitig abgebrochen, so erweist sich der Wirt nach dieser Einteilung als ungeeignet, weil der Abbruch ja eine Parasitierung verhindert. Genau wie die Wirtsauslese nach äußerer Prüfung wird die Entscheidung darüber aber durch Schlüsselreize und nicht durch die Möglichkeit ungestörter Entwicklung der Nachkommen bestimmt. Es gibt also zwischen beiden Entscheidungen des Weibchens keinen grundlegenden Unterschied; beide würden deshalb hier im Begriff der Wirtsauslese vereinigt.

Reizempfänger ist in der zweiten Phase der Wirtsauslese der Legestachel. Die Stachelscheide, die EIDMANN (1924) bei *Trioxys* spec. als Träger entsprechender Sinnesorgane ansieht, ist bei *A. semiflavus* nicht beteiligt, weil sie beim Anstich zurückgeklappt wird und mit der Laus nicht in Berührung kommt. Der Legestachel selbst muß also mit Sinnesorganen versehen sein. Dabei kann es sich nur um Chemorezeptoren handeln, deren Existenz schon aus Versuchen von DETHIER (1947) mit *Nemeritis canescens* und aus den Beobachtungen von SALT (1937), QUEDNAU (1956) und WYLIE (1958) mit anderen Arten zu folgern war. NARAYANAN & CHAUDHURI (1954) schließen aus ihren Versuchen mit *Stenobracon deesae* (CAM.), daß auch dieser Parasit die bereits belegten Wirte mit Hilfe des Legestachels erkennt. JACOBI (1939) und EDWARDS (1955) haben Strukturen am Stachel von *Nasonia vitripennis*, VARLEY (1941) an dem von *Eurytoma curta* WALK., beschrieben, bei denen es sich nach Ansicht der Autoren um solche Sinnesorgane handeln könnte. Ihre Funktion ist bei *A. semiflavus* anscheinend eine doppelte: Sie helfen einerseits beim Ablehnen ungeeigneter Wirte, ermitteln aber andererseits vielleicht auch vor dem Aussaugen den Zustand der paralysierten Tiere. Damit hätten sie u. a. die Funktion eines normalen Geschmacksorgans, die nach WEBER (1954) bei Insekten nur Organen der Mundgegend und der Tarsen zukommt. Da Schlupfwespen keine stechenden Mundwerkzeuge haben, muß ihnen der Legestachel Zugang zur Nahrung verschaffen, sofern sie auf Eiweiß angewiesen sind. Er hat somit eine zusätzliche Funktion als Mundwerkzeug-Ersatz bekommen. Schon aus diesem Grunde ist es nicht verwunderlich, wenn er mit entsprechenden Sinneszellen ausgerüstet ist.

LLOYD (1956) teilt die Wirte nach dem Grade, in dem sie einer äußeren Untersuchung durch den Parasiten zugänglich sind, in drei Gruppen ein: 1. solche, die durch Kontakt mit Fühlern, Tarsen und Legestachel geprüft werden können, 2. solche, die von einer Hülle umgeben sind und deshalb nur mit dem Legestachel berührt werden können und 3. solche, die gar nicht berührt werden. Obwohl die Wirte von *A. semiflavus* nicht von einer Hülle umgeben sind, müssen sie für diesen Parasiten doch zur zweiten Gruppe gerechnet werden, weil er sie, wohl in Anpas-

sung an ihr Abwehrverhalten, nur selten mit den Fühlern und nie mit den Tarsen berührt. Trotzdem werden aber bereits parasitierte Wirte schon vor dem Anstich in höherem Prozentsatz abgelehnt als nicht parasitierte, wobei nur die Fühler entsprechende Reize aufnehmen können. Nach ULLYETT (1949) hängt das Ausmaß des Superparasitismus teilweise von der Verhaltensweise der Wirte ab, da unbewegliche mehr Möglichkeiten zur Prüfung bieten als bewegliche. Diese Ansicht dürfte in vielen Fällen zutreffen. Die hier geschilderten Versuche zeigen aber, daß die durch Beweglichkeit und Exponiertheit des Wirtes bedingte Möglichkeit zu seiner Untersuchung vielleicht weniger unmittelbar die Stärke des Superparasitismus als vielmehr die relative Bedeutung der Wirtsauslese vor dem Anstich und während des Anstichs bestimmt.

Die Wirtsauslese vor dem Anstich wird im Mittel bei Wirten von LLOYDS erster Gruppe eine größere Bedeutung haben, weil eine Entscheidung auf Grund äußerlich wahrnehmbarer Qualitäten oft Zeit spart und deshalb vorteilhaft ist (vergl. WYLIE 1958). So scheint *Spalangia drosophilae* ASHM. nach Beobachtungen von SIMMONDS (1954, 1957) bereits parasitierte *Drosophila*-Puparien von unparasitierten hauptsächlich von außen ohne Anstich zu unterscheiden. Auch *Platygaster hiemalis* FORBES und *Trichogramma* erkennen vor dem Anstich die schon belegten Wirte (in beiden Fällen Eier) mit ziemlicher Sicherheit (HILL, 1926; SALT, 1937). Das trifft allerdings anscheinend für den Puppenparasiten *Nasonia vitripennis* nicht zu (WYLIE, 1958), obwohl diese Art nach Versuchen von DEBACH (1944) mit den Tarsen offenbar ähnliche Geruchsspuren hinterläßt wie *Trichogramma*.

Gehört der Wirt zur zweiten Gruppe, ist er also wegen einer Hülle (LLOYD, 1956) oder wegen stärkerer Bewegungen (ULLYETT, 1949), insbesondere wegen Abwehrreaktionen, für Fühler und Tarsen unzugänglich, so bekommt die Wirtsauslese beim Anstich relativ größere Bedeutung. Es kommt noch hinzu, daß der Parasit an solchen Wirten nur schwer äußere Geruchsmarkierungen anbringen kann, welche eine Neubelegung unterbinden. Eine solche Markierung würde auch z. B. von Blattläusen bei der nächsten Häutung abgestreift, die bei Zimmertemperatur spätestens nach 2—3 Tagen erfolgt. Das gilt in ähnlicher Weise auch für andere Wirte mit schnellem Häutungsrythmus. So besteht z. B. nach LLOYD (1940) keine Möglichkeit, eine bei *Angitia cerophaga* GRAV. beobachtete Fähigkeit zur Meidung bereits parasitierter Larven von *Plutella maculipennis* auf eine außen anhaftende Geruchsmarkierung zurückzuführen, da inzwischen meistens eine Häutung stattgefunden hatte. Bei unbeweglichen Wirten (z. B. Eiern, Puppen) bleibt dagegen meistens die Oberfläche während der ganzen Expositionszeit unverändert, so daß Geruchsmarkierungen erhalten bleiben und bei der äußeren Prüfung des Wirtes erkannt werden können. Ob solche Geruchsmarkierungen auch an Kokons und sonstigen Wirtshüllen angebracht werden können, muß wohl noch untersucht werden.

Wenn dem Legestachel die zur Prüfung notwendigen Rezeptoren fehlen, wenn der Anstich wegen der Abwehrbewegungen des Wirtes stark verkürzt ist oder wenn die Eier ohne Anstich abgelegt werden (viele Dipteren), besteht allerdings bei Wirten der zweiten Gruppe keine Möglichkeit mehr, Superparasitismus durch

Prüfung mit dem Legestachel zu vermeiden. Ein extremes Beispiel dafür beschreibt TRIPP (1960): Die Tachine *Spathimeigenia spinigera* TOWNSEND greift ihren Wirt, die Larve der Blattwespe *Neodiprion swaini* MIDDLETON, während einer Ruhepause in seinem Abwehrverhalten so blitzschnell an, daß der Vorgang vom Beobachter kaum verfolgt werden kann. Superparasitismus ist deshalb sehr häufig.

SIMMONDS (1954) führt die Ablehnung belegter Puparien durch *Spalangia drosophilae* nicht auf chemische Qualitäten zurück, weil durch Heißwasser abgetötete Puppen in gleicher Weise abgelehnt werden, aber chemisch sicher in anderer Weise verändert sind als angestochene. Ähnliches gilt auch für *A. semiflavus*: Hier werden die Anstiche bei *Myzotoxoptera tulipaella* und bei bereits belegten Wirten anderer Arten abgebrochen, obwohl es unwahrscheinlich ist, daß die gleichen chemischen Verbindungen dafür verantwortlich sind. Es ist aber durchaus möglich, daß verschiedene Substanzen den gleichen Schlüsselreiz geben. Aus gleicher Reaktion ist also nicht immer auf gleiche Ursache zu schließen. Wenn der vorzeitige Abbruch nur die Folge eines fehlenden Schlüsselreizes zur Eiabgabe wäre, bestände erst recht keine Notwendigkeit, dieses Fehlen einer gemeinsamen Ursache zuzuschreiben.

Die Ablehnung bereits belegter Wirte bei der Eiablage bietet für den Parasiten natürlich einen Selektionsvorteil, falls der Superparasitismus negative Folgen für die Nachkommen haben würde. Das gleiche gilt aber scheinbar auch für die Meidung solcher Wirte bei der Nahrungsaufnahme. Auch dabei werden ja Eier der eigenen Art abgetötet. So ist es zunächst verwunderlich, daß bei *A. semiflavus* das entsprechende Verhalten offenbar wesentlich schwächer ausgebildet ist. Man muß dabei aber bedenken, daß bei solchen Saugakten nur zu einem Teil eigene Eier, zum anderen Teil aber die von Artgenossen vernichtet werden. In der intraspezifischen Konkurrenz entsteht also dem einzelnen Tier durch sein Verhalten wohl kaum ein großer Nachteil. Dagegen verschafft ihm die aufgenommene Nahrung die Möglichkeit zur Ablage weiterer eigener Eier. Hinzu kommt, daß durch die Beschränkung auf die Legeakte bei der Ablehnung ungeeigneter Wirte auch solche Läuse für die Ernährung zur Verfügung stehen, die nicht wegen eines bereits vorhandenen Eies, sondern aus anderen Gründen nicht belegt werden (wie etwa *Myzotoxoptera tulipaella*). So wird z. B. die Schildlaus *Saissetia oleae* (BERN.) durch die kalifornische Rasse von *Microterys flavus* How. nicht belegt, aber ausgesaugt (BARTLETT & LAGACE, 1961).

Demgegenüber würde eine Eiablage beim Nahrungsanstich immer zur Vernichtung eines eigenen Eies führen. Darüber hinaus wäre die Abgabe eines Eies im Ablauf des Nahrungsanstiches ein fremdes Element, welches gar nicht mehr in die Instinktkette hineinpaßt. Das Ziel eines solchen Anstichs ist ja von dem des Legeaktes völlig verschieden. Bei der Eiablage kommt es darauf an, das Ei im Wirt unterzubringen, diesen aber dabei möglichst wenig zu beeinträchtigen. Er soll ja Ei und Larve noch 7–10 Tage lang mit sich tragen und erröhren. Dabei muß er, falls es sich anfangs um eine Junglarve handelt, sogar noch kräftig wachsen, um den Nahrungsbedarf des Parasiten befriedigen zu können. Dem-

gegenüber dient der Nahrungsanstich nicht nur dazu, die Haut zu durchbohren und somit einen Zugang zur Nahrung zu schaffen, sondern auch, den Wirt zu lähmen. Diese Lähmung ist Voraussetzung für den anschließenden Saugakt. Bei einer bewegungs- oder gar abwehrfähigen Laus wäre es dem *Aphelinus*-Weibchen unmöglich, die Haut mehrfach eng nebeneinander zu durchstechen und anschließend mit der Mundöffnung viele Minuten lang engen Kontakt mit der Nahrungsquelle zu halten. Hier soll also der Wirt beeinträchtigt und geschädigt, beim Legeakt dagegen möglichst geschont werden. Die Folge dieser Verschiedenheit war eine divergierende Evolution zweier verschiedener Instinktketten, die nur noch bei oberflächlicher Beobachtung einige Ähnlichkeit besitzen. Bei anderen Parasiten ist diese Entwicklung teils weiter, teils weniger weit gegangen. *Aphelinus marlatti* legt z. B. nach McLEOD (1938) in vielen Fällen beim Anstich kein Ei, wenn anschließend Nahrungsaufnahme erfolgt; bei *Nosonia vitripennis* ist die Nahrungsaufnahme noch Bestandteil des normalen Legeaktes (WYLIE, 1958); *Metaphycus helvolus* dagegen hat zwei völlig unterschiedliche Verhaltensweisen ausgebildet (FLANDERS, 1942), und auch bei *Pimpla examinador* F. sind beide Arten des Anstichs schon äußerlich sehr verschieden (JACKSON, 1937).

## 2. Die Abwehr durch die Wirte

Wie die hier durchgeführten Untersuchungen zeigen, ist der Wirt dem Angriff des Parasiten keineswegs immer so schutzlos ausgesetzt, wie oft angenommen wird. Insgesamt stehen ihm mehrere Maßnahmen zur Verfügung, um die Wirksamkeit des Parasiten herabzusetzen:

1. Vorsorgliche Maßnahmen werden unabhängig vom Angriff des Parasiten getroffen. Dazu gehören z. B. das Aufsuchen geschützter Stellen, die Herstellung von Gespinsten, die Anfertigung von Blattrollen usw., eventuell auch die Bildung von Kolonien. Solche Maßnahmen können als Brutfürsorge auch bereits von den Muttertieren getroffen werden. Ihr Wert als Schutz gegen Parasiten ist oft bezweifelt worden, weil sie eine Parasitierung meistens nicht verhindern können. Aber nicht erst die Verhinderung, sondern bereits die Herabsetzung der Parasitierung bietet dem Wirt einen Vorteil.

Der Wert der Koloniebildung ist oft nur schwer zu erfassen. Einerseits ist die Kolonie wohl meistens leichter zu finden als das Einzeltier (PARSONS & ULLYETT, 1936; SMITH, 1939, BURNETT 1958), andererseits kann sie ihren Mitgliedern aber auch Vorteile bieten (WILBERT, 1958). Die hier geschilderten Versuche zeigen, daß das Abwehrverhalten der Tiere den Wert der Koloniebildung wesentlich erhöhen kann. Nur die Randtiere einer dichten Blattlauskolonie können von *A. semiflavus* erfolgreich angegriffen werden. Hinzu kommt noch, daß eine Kolonie meistens aus Tieren aller Altersstufen besteht, von denen zuerst die größeren aufgefunden werden. Diese können den Parasiten aber besser abwehren als die kleinen, welche damit vielleicht einen zusätzlichen Schutz erhalten. Eine in diesem Zusammenhang besonders interessante Beobachtung machte MELLINI (1954): Von 93 Eiern, welche die Tachine *Meigenia mutabilis* FALL. auf die gesellig lebenden Larven des 2. Stadiums von *Agelastica alni* L. (Erlenblattkäfer) gelegt hatte, wurden 45 durch Nachbartiere zerbissen.

2. Reaktionen erfolgen als Antwort auf Angriff oder Anwesenheit des Parasiten.

a) Mechanische Reaktionen stehen nur entsprechend beweglichen Wirten zur Verfügung. Eier können keine mechanischen Reaktionen durchführen, Puppen nur in beschränktem Ausmaß. Bei Larven und Imagines sind sie um so eher zu erwarten, je lebhafter diese sind.

aa) Fluchtreaktionen haben den Zweck, den Wirt dem Angriff seines Parasiten zu entziehen.

Nach SCHLINGER & HALL (1960, 1961) entkommen z. B. erwachsene Luzerneläuse (*Therioaphis maculata* (BUCKTON)) oft dem Angriff der Parasiten *Praon palitans* MUESEBECK und *Trioxys utilis* MUESEBECK, indem sie von der Pflanze abspringen (jump), sobald sie mit den Fühlern oder Beinen berührt werden. *Hyposoter exiguae* (VIERECK) kann ganz junge Larven von *Peridroma saucia* (HBN.) (Lep.) nicht belegen, weil diese sich wegbewegen oder von der Pflanze fallen lassen, wenn der Parasit sich nähert (PUTTLER, 1961). Ältere Exemplare des ersten Larvenstadiums zeigen diese Reaktion offenbar schon nicht mehr, doch kapselt das dritte Stadium junge Parasitenlarven ab. SALT (1938) und JOURDHEUIL (1960) zählen weitere Beispiele für Fluchtreaktionen auf. Blattläuse können meistens nur dann fliehen, wenn ihre Stechborsten nicht ins Blattgewebe eingesenkt sind. Für *A. semiflavus* machen dann schon geringe Ortsveränderungen der Laus, wie sie als Folge allgemeiner Beunruhigung eintreten können, den erfolgreichen Angriff unmöglich. Ausgeprägte Fluchtreaktionen traten in den Versuchen erst beim Anstich auf und hatten dann nur noch selten Erfolg (s. S. 182).

bb) Mechanische Abwehrreaktionen sind überwiegend gegen das angreifende Weibchen, bei Ektoparasiten bzw. Tachinen eventuell auch gegen Ei oder Larve gerichtet (vergl. HERTING, 1960). Dazu gehören die hier untersuchten Abwehrbewegungen. Auch die Sekretabgabe durch die Siphonen von Röhrenläusen (DIXON, 1958) sowie die Ausscheidung von Vorderdarminhalt bei Raupen von Pieriden und Tenthrediniden sind zu den mechanischen Abwehrreaktionen zu rechnen.

b) Physiologische Reaktionen finden nach der Eiablage im Innern des Wirtes statt. Dazu gehört in erster Linie die Abkapselung von Endoparasiten, wie sie *Rh. ascalonicus* und *M. tulipaella* durchführen. Anscheinend ist sie oft wirksamer als die mechanischen Reaktionen und kann vor allem auch von unbeweglichen Wirten mit Erfolg angewandt werden. Außerdem gehören zu den physiologischen Reaktionen auch die nicht zellulären Prozesse, wie sie BESS (1939) bei einigen Schmierläusen beobachtet hat und GRIFFITHS (1961) als Ursache für die Abtötung von *Monoctonus paludum* in *Macrosiphum euphorbiae* (THOS.), *Myzus persicae* und *Aulacorthum solani* (KALT.) ansieht.

Da von den untersuchten Blattlausarten zwei wegen ihrer physiologischen Reaktionen als Wirte für *A. semiflavus* ungeeignet sind, engen diese Reaktionen offenbar den Wirtekreis des Parasiten ein. Dagegen können die Abwehrbewegungen eine erfolgreiche Parasitierung nicht ganz verhindern. Sie vermindern aber je nach ihrer Stärke den Anteil der erfolgreichen Angriffe mehr oder weniger deutlich, wie sich vor allem bei einem Vergleich von *My. persicae* und *Ma. solani* mit *Rh. ascalonicus* als einer nicht abwehrenden Art zeigt (Tab. 16b, Spalte 14). Der Parasit muß entsprechend mehr Wirte finden, um seine Populationsdichte aufrecht zu erhalten; seine Wirksamkeit wird also durch die Abwehrbewegungen der einzelnen Arten verschieden stark herabgesetzt.

Für den Parasiten ist damit die Dichte der belegbaren Wirte geringer. Er kann darauf vielleicht durch verstärkte Suchaktivität, durch Vergrößerung seiner Widerstandskraft gegen die Abwehrbewegungen und auch durch eine Schwellenerniedrigung des Schlüsselreizes für den Angriff reagieren und dadurch die Wirkung wenigstens teilweise ausgleichen. Er wird das aber nur tun, wenn nicht andere Blattlausarten vorhanden sind, die ihm die Ablage seiner Eier leichter machen. Hier bekommen also Arten wie *Rh. ascalonicus* wegen ihres Mangels an Abwehrbewegungen besondere Bedeutung. Wo solche Läuse zusammen mit anderen vorkommen, entfällt auf sie ein verhältnismäßig großer Teil der Legeakte, zumal Superparasitismus hier viel leichter stattfindet als bei anderen Arten. Alle diese Eier gehen zugrunde. Das muß sich bei hoher Wirtsdichte negativ auswirken, weil dann die Anzahl der Legeakte überwiegend von der maximalen Eiproduktion der Weibchen bestimmt wird. Bei niedriger Dichte geeigneter Wirte wäre die Verschwendung von Eiern an ungeeignete dagegen oft bedeutungslos, wenn dadurch nicht die Aktivierung zusätzlicher Potenzen des Parasiten verhindert würde. Andererseits kann sich die Anwesenheit ungeeigneter Arten bei geringer Wirtsdichte nach LLOYD (1958) auch positiv auswirken, weil die Eiproduktion vieler Parasiten erst durch die Wirte stimuliert wird und auch ungeeignete Arten diese Funktion ausüben können, wenn sie belegt werden. Das Weibchen bekommt so die Möglichkeit, die wenigen geeigneten Wirte ohne Verzögerung zu belegen, sobald es sie findet. Man könnte noch hinzufügen, daß solchen Parasiten, welche Nahrung vom Wirt aufnehmen, auch ungeeignete Wirte als Nahrungsquelle dienen können. LLOYD arbeitete allerdings mit Schmierläusen, von denen die ungeeigneten Arten nicht mehr, sondern weniger belegt wurden als der geeignete Wirt.

Da offenbar bei vielen Blattlausarten die Abwehrbewegungen mit zunehmendem Alter stärker ausgebildet werden, beschränken sie die Eiablage von *A. semiflavus* überwiegend auf junge und dementsprechend kleine Tiere. Das hat für den Parasiten einen weiteren Nachteil: Die der Larve verfügbare Nahrung ist anschließend entsprechend gering, so daß die Tiere relativ klein bleiben und weniger Eier produzieren. EIDMANN (1924) hat eine ähnliche Beschränkung auf junge Blattläuse bei der Parasitierung durch *Trioxys* spec. (Braconidae) beobachtet, die aber durch die Morphologie des Hinterleibsendes bedingt ist. Er hält sie für biologisch sinnvoll, weil die entsprechend lange Lebenserwartung der jungen Wirte die Entwicklung der Parasiten sichert. Das gilt für *A. semiflavus* nicht, weil auch ältere Läuse in der Regel noch lange genug leben, um die volle Entwicklung dieses Parasiten zu ermöglichen. Auch *Trioxys utilis* MUESEBECK belegt hauptsächlich jüngere Läuse (SCHLINGER & HALL, 1961).

Daß mechanische Reaktionen schließlich auch noch die Wirtsauslese in unterschiedlichem Maße stören können, wurde bereits diskutiert.

Die Reaktionen sind meistens ebensowenig vollkommen wie die vorsorglichen Maßnahmen. Daraus darf aber auch hier nicht auf ihre Nutzlosigkeit geschlossen werden, zumal sie sich ja wohl meistens gegen alle Parasiten des betreffenden Wirtes richten (mechanische Reaktionen können eventuell sogar die räuberischen

Feinde einschließen), der jeweilige Erfolg aber von den spezifischen Eigenschaften des einzelnen Parasiten abhängt. So ist nach TRIPP (1960) das Abwehrverhalten von *Neodiprion swaini* MIDDLETON gegen einige parasitische Hymenopteren erfolgreich, nicht aber gegen die blitzschnell angreifende Tachine *Spathimeigenia spinigera* TOWNSEND. Wenn also z. B. STARÝ (1962) berichtet, daß sich die Wirte einiger Aphiididen, insbesondere von *Ephedrus pulchellus* STELFOX und *Aphidius ervi*, erfolglos gegen den Angriff zur Wehr setzen, so kann das gleiche Abwehrverhalten vielleicht gegen andere Feinde, wie etwa die anders angreifenden Apheliniden, wenigstens teilweise erfolgreich sein.

Andererseits ist es allerdings nicht sicher, ob alle Bewegungsreaktionen angegriffener Wirte einen Abwehr„zweck“ haben. In manchen Fällen mag es sich nur um motorische Äußerung von Erregung handeln, wie sie wahrscheinlich allgemein als Ausgangsbasis für die Evolution gerichteter Abwehrreaktionen anzusehen ist. So scheinen die Ichneumoniden *Phaeogenes nigridentis* WESM. und *Diadromus* spec. nach Beobachtungen von SMITH (1932) und LABEYRIE (1960) durch die Bewegungen ihrer Wirtspuppen sogar zur Eiablage stimuliert zu werden. *Angitia cerophaga* GRAV. (Ichneumonidae) sticht Larven von *Plutella maculipennis* CURTIS nur an, wenn sie sich bei Berührung bewegen, doch entkommen ältere Larven dem Angriff durch diese Bewegungen (Fluchtreaktion). Ähnliches gilt für *Apanteles plutellae* KURDJUMOV (Brac.) (LLOYD, 1940). PRELL (1915) stellte fest, daß auch die Tachine *Parasetigena segregata* RDI. nur durch die Bewegungen der Nonnenraupe zur Eiablage veranlaßt wird und den ruhenden Wirt nicht beachtet. Die Tachine *Drilo bohemica* MESN. wird im Duftfeld ihres Wirtes *Neodiprion lecontei* (FIRCH.) schon durch die Bewegung einer Vogelfeder angelockt und zur Untersuchung mit dem Legeapparat stimuliert (MONTETH, 1956).

Vollkommene Abwehrreaktionen können wir schon allein deshalb kaum erwarten, weil dann überhaupt keine erfolgreiche Parasitierung mehr zustandekäme. Wo wir ein Wirt-Parasit-Verhältnis finden, können deshalb Vorsorgemaßnahmen und Abwehrreaktionen des Wirtes, aber auch das Angriffsvermögen des Parasiten (einschl. Suchfähigkeit usw.) immer nur unvollkommen ausgebildet sein, freilich in verschiedenem Maße.

*A. semiflavus* kann sich in *Rh. ascalonicus* und *M. tulipaella* nicht entwickeln, weil Eier oder Larven in diesen Wirten absterben. Da die bei anderen Blattläusen übliche, aber weniger wirksame mechanische Abwehrreaktion entsprechend schwächer ausgeprägt ist, handelt es sich bei diesen Arten nicht nur um unnatürliche und deshalb primär ungeeignete Wirte. Vielmehr haben beide offenbar eine physiologische Reaktionsweise entwickelt, die mehr oder weniger vollständig an die Stelle der mechanischen getreten ist (exakter wäre vielleicht: Sie haben eine Möglichkeit entwickelt, die Gegenmaßnahmen des Parasiten gegen ihre natürlichen physiologischen Reaktionen zu neutralisieren). Wenn ein Wirt solche Reaktionen ausbildet, so muß ein monophager Parasit diese überwinden, falls er weiterbestehen will. Ein polyphager dagegen kann sich auf seine übrigen Wirte beschränken, wobei eventuell für ihn die Fähigkeit von Vorteil ist, den für seine Nachkommenschaft gefährlichen Wirt bei der Eiablage abzulehnen. *A. semi-*

*flavus* besitzt diese Fähigkeit gegenüber *M. tulipaella*, nicht aber gegen *Rh. ascalonicus*, obwohl dort die Abkapselung schneller und durchgreifender erfolgt. Die Ablehnung eines Wirtes ist aber auch für diesen von Vorteil, solange seine physiologische Reaktion nicht vollkommen ist. Die Fähigkeit zur Ablehnung braucht also nicht vom Parasiten selbst erworben zu sein, sondern kann auch vom Wirt durch die Entwicklung einer entsprechenden chemischen Qualität erreicht werden (vergl. FINLAYSON, 1950). Dann hat *M. tulipaella* also eine Kombination von drei Möglichkeiten, den Parasiten unschädlich zu machen: die nur verhältnismäßig schwache mechanische Abwehr, eine chemische Qualität, die meistens zur Ablehnung führt, und schließlich die Reaktion des Blutes; *Rh. ascalonicus* besitzt dagegen praktisch nur eine, die aber dafür vollkommen ist.

Diese Überlegungen beziehen sich zunächst nur auf *A. semiflavus*. Es muß aber bezweifelt werden, daß die Entwicklung der Blutreaktion beider Arten spezifisch gegen diesen Parasiten gerichtet war. Sie betraf vielmehr ursprünglich sicher andere Arten, hat aber ein genügend breites Parasitenspektrum, um auch gegen *A. semiflavus* wirksam zu sein. Nur bei einer solchen Breite war es ja möglich, daß die mechanischen Abwehrreaktionen in einem entsprechenden Ausmaß aufgegeben werden konnten. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die Fluchtreaktion der Zwiebelläuse gegenüber Coccinelliden, gegen die ja die Blutreaktion nutzlos ist, noch gut ausgebildet ist. *Rh. ascalonicus* ist eine erst relativ neu aufgefundene Art. Sie wurde 1946 von DONCASTER aus England beschrieben und 1954 von MACGILLIVRAY auch für Nordamerika nachgewiesen. MÜLLER (1953) schließt aus dem Fehlen geeigneter Parasiten in unserer Fauna, daß diese Laus eingeschleppt sein muß. Eine physiologische Reaktion mit breitem Wirkungsspektrum kann aber sowohl hier wie in einem anderen Gebiet erworben sein. Der Mangel an Parasiten in unserer Fauna erlaubt damit also keinen Rückschluß mehr auf die Herkunft der Art. Leider war es bisher nicht möglich, ihre Blutreaktion auch an anderen polyphagen Parasiten zu prüfen.

Angriffspotenz des Parasiten und Gegenmaßnahmen des Wirtes befinden sich also in einem genetischen Gleichgewicht (vergl. PIMENTEL, 1961). Nur so kann eine Wirt-Parasit-Beziehung auf die Dauer bestehen. Eine Stärkung auf der einen Seite verlangt deshalb eine Anpassung auf der anderen. So zerbeißt z. B. die Raupe von *Prodenia eridania* teilweise die an ihrem Körper haftenden Eier des Parasiten *Winthemia quadripustulata* F. (Tachinidae), doch werden diese überwiegend auf den vorderen Körperabschnitt gelegt, wo sie für die Mandibeln der Raupe schwer erreichbar sind (ALLEN 1925). Die Tachine *Sturmia inconspicua* (MEIG.) führt vor ihrem blitzartigen Angriff auf die gemeinsam abwehrenden *Diprion*-Larven nach ESCHERICH (1942) sogar „Scheinangriffe“ durch. WALKER (1959) untersuchte die Blutreaktion von *Drosophila melanogaster* gegen die Eier von *Pseudeucoila bochei* WELD. (Cynipidae) und stellte fest, daß die Reaktion verschiedener Stämme des Wirtes und auch die dagegen gerichtete Abwehrkraft mehrerer geographischer Stämme des Parasiten verschieden stark waren. Die unterschiedliche Reaktion von *D. melanogaster* war genetisch (polyfaktoriell) bedingt. Geographische Unterschiede in der Wirksamkeit ihrer physiologischen

Reaktion zeigt auch die Lärchenblattwespe (*Pristiphora erichsonii* [HTG.]) gegen den nach Amerika eingeführten Parasiten *Mesoleius tenthredinis* MORLEY (Ichn.). In den mittelkanadischen Provinzen Manitoba und Saskatchewan (MULDREW, 1953) sowie in den südöstlich sich anschließenden Staaten Minnesota, Wisconsin und Michigan der USA (DROOZ, 1953, 1961) ist der Wirt inzwischen durch die Ausbildung einer Abwehrreaktion des Blutes resistent geworden, in anderen Teilen Amerikas aber anfällig geblieben.

MACKAUER (1959) hat bei Untersuchung geweblicher Veränderungen bei parasitierten Blattläusen (Braconidenbefall) nur ungerichtete Reaktionen ohne Abwehrzweck beobachtet und stellt deshalb die Möglichkeit zur Diskussion, daß Abwehrreaktionen auch bei hohem Parasitierungsgrad keinen oder nur geringen Selektionswert besitzen, weil der Weiterbestand der Art wegen des großen Vermehrungspotentials der viviparen Sommergenerationen nie gefährdet sei. Die Vergrößerung der Fruchtbarkeit kann selbstverständlich eine Anpassung an die Verluste durch Parasiten und andere Mortalitätsfaktoren sein, doch dürfte der Selektionswert eventueller Abwehrmechanismen dadurch kaum beeinflußt werden. Der Selektionsdruck ist ja nicht von der Populationsdichte und damit von der Ausrottungsgefahr abhängig, sondern von der prozentualen Höhe der Sterblichkeit, welche der betreffende Faktor verursacht. Jede Reaktion des Wirtes, welche diese Sterblichkeit mindert, hat also einen positiven Selektionswert. Wahrscheinlich werden sich solche Änderungen im Wirt-Parasit-Verhältnis aber in der Regel von uns unbemerkt vollziehen, zumal der Selektionsdruck meistens viel geringer sein dürfte als z. B. bei der Anwendung moderner Insektizide, wo die Resistenzentwicklung dementsprechend schneller verläuft und das Gleichgewicht durch die Arbeit des Chemikers aufrechterhalten werden muß. Kompliziert werden die Verhältnisse noch dadurch, daß sich die Angriffspotenz des Parasiten meistens gegen mehrere Wirte richtet, während umgekehrt die Gegenmaßnahmen des Wirtes mehrere Parasitenarten treffen können. So entsteht ein Beziehungsgefüge, das außerdem noch in vielfacher Weise mit den Selektionswirkungen anderer Massenwechselfaktoren verflochten ist und dessen langfristige Auswirkungen bei menschlichen Eingriffen oft nur schwer zu übersehen sind.

#### Zusammenfassung

*Aphelinus semiflavus* How. ist ein Parasit vieler Aphididen und Callaphididen. Annahme und Ablehnung der Wirte (Wirtsauslese) vollziehen sich in drei Phasen. Diese lassen sich als Folge des Zusammenwirkens von Schlüsselreizen, welche die Wirte geben, mit variablen Eintrittsschwellen deuten. Die Blattläuse führen gegen den Parasiten mechanische oder physiologische Abwehrreaktionen durch. Ausmaß und Ursachen unterschiedlich starker Belegung von Wirten verschiedener Arten und Altersstufen wurden quantitativ bestimmt. Die mechanischen Abwehrreaktionen mindern den Grad der Parasitierung und beschränken die Eiablage hauptsächlich auf junge Läuse; die physiologischen Reaktionen engen dagegen den Wirtekreis ein.

#### Summary

*Aphelinus semiflavus* How. is a polyphagous parasite of many species of Aphididae and Callaphididae. The possibility of development in hosts of other aphid families has yet to be proved.

The females feed from the body-fluid of the aphids. During the puncture for nourishment, no egg is laid but apparently a substance is secreted to paralyse the aphid. The tip of the ovipositor remains within the body of the victim 3—5 times as long as for oviposition. The duration increases according to the body-size of the prey.

Acceptance and refusal of a host for oviposition (host selection) are performed in three phases. The refusal can take place already after external examination of the aphid by the antennae (predominantly without touching) (1st phase), or after internal examination by the ovipositor. In the second case, the host is rejected either by interrupting the puncture prematurely (2nd phase), or by omission of egg deposition during a puncture of normal length (3rd phase). Because the females seldom touch the aphids before oviposition, the internal investigation is of greater importance for the selection of suitable hosts.

Hosts containing a living egg are nearly always rejected; hosts otherwise unsuitable for the development of offsprings are partly accepted; but hosts which are obviously suitable nevertheless are often rejected. For nourishment, the aphids are more readily accepted than for oviposition.

The selection behaviour of *A. semiflavus* can be interpreted to be the consequence of the combined action of sign stimuli given by the host and of variable thresholds for the release of reactions by the parasite.

Because the duration of puncture for nourishment is dependent on the size of the victim and because the more important part of host selection does not take place till penetration of the ovipositor is performed, the existence of chemoreceptors at this organ can be suspected.

Among the defence reaction of the aphids against the parasites, again three phases can be distinguished: 1st, mechanical defence by antennae and legs before the attack, 2nd, intensified mechanical defence by antennae and legs or by oscillating of the whole body during the puncture. 3rd, physiological reactions destroying eggs or larvae of the parasites by formation of an enclosing capsule. The intensity of the defence movements is depending on age and species of the aphid. Capsules were formed only by *Rhopalomyzus ascalonicus* (Donc.) (shallot aphid) and *Myzotoxoptera tulipaella* ТНЕОВ. (tulip aphid). In the case of the shallot aphid, the selection behaviour of the female parasite was influenced by the formation of the capsules.

The differences in the frequency of oviposition into hosts of different species or stages were quantitatively evaluated. These differences are caused predominantly by the different perceptibility of the hosts that increases, independently of the species, according to their body size (slightly more than proportionally), and by the intensity of the defence reactions of the hosts. The defence movements reduce the degree of parasitization and confine the oviposition mainly to young aphids, whereas the physiological reactions reduce the number of suitable host species.

Altogether, the experiments indicate that the selection behaviour of the parasite and the defence reactions of the host play an essential part in forming the host-parasite-relationship. Both of them are not perfect: the host selection cannot distinguish perfectly between suitable and unsuitable hosts, and the defence reactions cannot prevent absolutely the parasitization. This incompleteness seems to be to some extent the result of mutual processes of genetical adjustment.

#### Резюме

*Aphelinus semiflavus* How. является паразитом многих Aphididae и Callaphididae. Выбор хозяина совершается в трех фазах. Они объясняются как следствие совместного действия определенных раздражителей и переменных порогов возбуждения, исходящих от хозяина. Тли реагируют на паразитов механическими и физиологическими защитными реакциями. Количественно был определен объем и различно сильная поражаемость хозяев разных видов и возраста. Механические защитные реакции уменьшают степень паразитирования и ограничивают кладку яиц в основном на молодых тлей; физиологические же защитные реакции сужают круг хозяев.

Literatur<sup>2</sup>

- ADLER, Zur Biologie von *Apanteles glomeratus* L. Z. wiss. Insektenbiol., **14**, 182—186, 1918.
- \*ALLEN, H., Biology of the red-tailed Tachina-fly, *Winthemia quadripustulata* F. Techn. Bull. Miss. agri. Exp. Sta., Nr. 12, 1925. (Zitiert nach HERTING, 1960).
- BARTLETT, B. R. & LAGACE, C. F., A new biological race of *Microterys flavus* introduced into California for the control of Lecaniide coccids, with an analysis of its behaviour in host selection. Ann. ent. Soc. Amer., **54**, 222—227, 1961.
- BESS, H. A., Investigations on the resistance of mealybugs (Homoptera) to parasitization by internal Hymenopterous parasites, with special reference to phagocytosis. Ann. ent. Soc. Amer., **32**, 189—226, 1939.
- BLUNCK, H., Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 4. Beitrag: *Gelis cf. transfuga* FÖRST. Ztschr. angew. Ent., **33**, 217—267, 1952.
- BOESE, G., Der Einfluß tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. Ztschr. Parasitenkunde, **8**, 243—284, 1936.
- BÖRNER, C. & HEINZE, K., Aphidina — Aphidoidea, Blattläuse. Handb. Pflanzenkrankh., 5. Aufl., **5**, 4. Lieferung, 1—402, Berlin & Hamburg, 1957.
- BOSCH, R. VAN DEN, The spotted alfalfa aphid and its parasites in the mediterranean region, middle East and East Africa. Journ. econ. Ent., **50**, 352—356, 1957.
- BURNETT, T., Effect of host distribution on the reproduction of *Encarsia formosa* GAHAN (Hymenoptera: Chalcidoidea). Canad. Entomol., **90**, 179—191, 1958.
- DE BACH, P., The importance of host-feeding by adult parasites in the reduction of host populations. Journ. econ. Ent., **36**, 647—658, 1943.
- , Environmental contamination by an insect parasite and the effect on host selection. Ann. ent. Soc. Amer., **37**, 70—74, 1944.
- DETHIER, V. G., The response of hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor. Journ. exp. Zool., **105**, 199—207, 1947.
- DIXON, A. F. G., The escape responses shown by certain aphids to the presence of the Coccinellid *Adalia decempunctata* (L.). Trans. R. ent. Soc. Lond., **110**, 319—334, 1958.
- \*DONCASTER, J. P., The shallot aphid, *Myzus ascalonicus* sp. n. (Hemiptera, Aphididae). Proc. R. ent. Soc. Lond., (B), **15**, 27—31, 1946.
- DROOZ, A. T., Larch sawfly investigations in Minnesota, 1952. Journ. econ. Ent., **46**, 826 to 828, 1953.
- , *Mesoleius tenthredinis* MORL. in Pennsylvania and Michigan. Canad. Entomol., **93**, 804—807, 1961.
- EDWARDS, R. L., The host-finding and oviposition behaviour of *Mormoniella vitripennis* (WALKER) (Hym., Pteromalidae), a parasite of muscoid flies. Behaviour, **7**, 88—112, 1955.
- EIDMANN, H., Die Eiablage von *Trioxys* HAL. (Hym., Braconidae) nebst Bemerkungen über die wirtschaftliche Bedeutung dieses Blattlausparasiten. Ztschr. angew. Ent., **10**, 353—363, 1924.
- ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas, **5**, Berlin, 1942.
- FINLAYSON, L. H., Host preference of *Cephalonomia waterstoni* GAHAN, a bethylid parasitoid of *Laemophloeus* species. Behaviour, **2**, 275—316, 1950.
- FLANDERS, S. E., Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma*. Pan-Pacific Entomologist, **11**, 175—177, 1935.
- , Environmental control of sex in hymenopterous insects. Ann. ent. Soc. Amer., **32**, 11 to 26, 1939.
- , *Metaphycus helvolus*, an encyrtid parasite of the black scale. Journ. econ. Ent., **35**, 690—698, 1942.
- , The bisexuality of uniparental Hymenoptera, a function of the environment. Amer. Nat., **79**, 122—141, 1945.

<sup>2</sup> Die mit einem \* versehenen Arbeiten waren nur im Referat zugänglich.

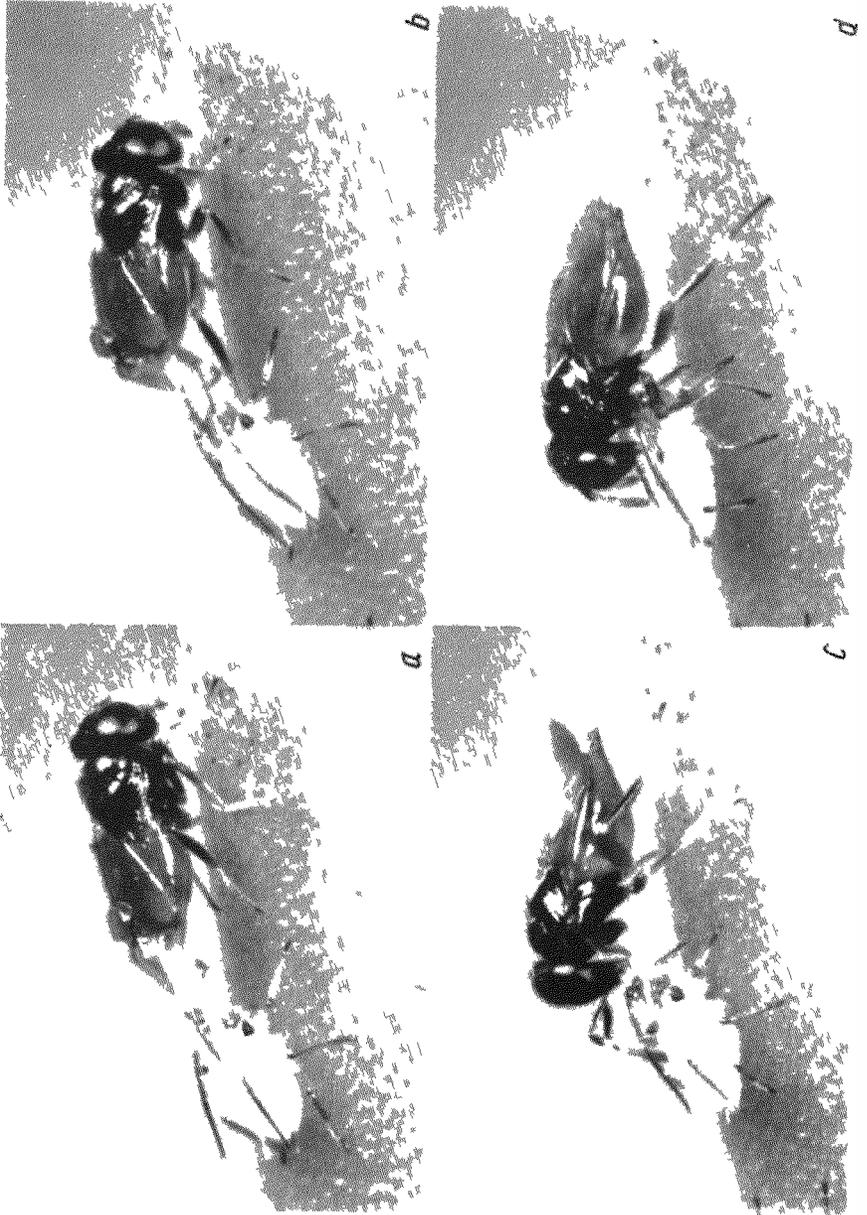
- , Control of sex and sex-limited polymorphism in Hymenoptera. *Quart. Rev. Biol.*, **21**, 135—143, 1946.
- , Predatism by the adult hymenopterous parasite and its role in biological control. *Journ. econ. Ent.*, **56**, 541—544, 1953.
- FRANZ, J. M., Biologische Schädlingsbekämpfung. *Handb. Pflanzenkrankh.*, 2. Aufl., **6**, 3. Lieferung, 1—302, Berlin & Hamburg, 1961.
- FULMEK, L., Insekten als Blattlausfeinde. *Ann. naturh. Mus. Wien*, **61**, 110—227, 1957.
- GRIFFITHS, D. C., The behaviour and specificity of *Monoctonus paludum* MARSHALL (Hym. Braconidae), a parasite of *Nasonovia ribis-nigri* (MOSLEY) on lettuce. *Bull. ent. Res.*, **51**, 303—319, 1960.
- , The development of *Monoctonus paludum* MARSHALL (Hym., Braconidae) in *Nasonovia ribis-nigri* on lettuce, and immunity reactions of other lettuce aphids. *Bull. ent. Res.*, **52**, 147—163, 1961.
- \*GRISWOLD, G. H., Notes on some feeding habits of two chalcid parasites. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **19**, 331—334, 1926.
- HAFEZ, M., Seasonal fluctuations of population density of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.), in the Netherlands, and the role of its parasite, *Aphidius (Diaeretiella) rapae* (CURTIS). *Tijdschr. Plantenziekt.*, **67**, 445—548, 1961.
- HAMILTON, A. G., Miscellaneous observations on the biology of *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae). *Ent. mon. Mag.*, **71**, 262—270; **72**, 24—27, 1935/36.
- HARTLEY, E. A., Some bionomics of *Aphelinus semiflavus* How. *Ohio. J. Sci.*, **22**, 209—236, 1922.
- HERTING, B., Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen. Dipt., Tachinidae. *Monogr. angew. Ent.*, *Beih. Ztschr. angew. Ent.*, Nr. 16, 188 pp., Hamburg, 1960.
- HILL, C. C., *Platygaster hiemalis* FORBES, a parasite of the hessian fly. *Journ. agric. Res.*, **32**, 261—275, 1926.
- \*HOWARD, L. O., Upon the aphid-feeding species of *Aphelinus*. *Ent. News*, **19**, 365—367, 1908.
- JACKSON, D. J., Host-selection in *Pimpla examinator* F. (Hymenoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, **12**, 81—91, 1937.
- JACOBI, E. F., Über Lebensweise, Auffinden des Wirtes und Regulierung der Individuenzahl von *Mormoniella vitripennis* WALKER. *Arch. Néerl. Zool.*, **3**, 197—282, 1939.
- JANSSEN, M., Pigmentmodifikation und neuer Fundort von *Aphelinus semiflavus* How. (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Beitr. Ent.*, **11**, 671—678, 1961.
- JOURDHEUIL, P., Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'un biocénose parasitaire: Étude relative à quelques Hyménoptères (Ophioninae, Diospilinae, Euphorinae) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères. *Ann. Épiphyt.*, **11**, 445—660, 1960.
- JUILLET, J. A., Morphology of immature stages, life-history, and behaviour of three hymenopterous parasites of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (SCHLFF.) (Lepidoptera: Olethreutidae). *Canad. Entomol.*, **91**, 709—719, 1959.
- LABEYRIE, V., Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes. I. Influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepia assectella* Z. sur la multiplication d'un Hyménoptère Ichneumonidae (*Diadromus spec.*). *Thèses Fac. Sci. Paris*, 193 pp., 1960.
- LAING, J., Host-finding by insect parasites. I. Observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. *Journ. anim. Ecol.*, **6**, 298—317, 1937.
- LEONARD, M. D., A list of the insects of New York. Ithaca, 1928.
- LLOYD, D. C., A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the chalcid *Ooencyrtus kuvanae* HOWARD. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, (B), **229**, 275—322, 1939.
- , Host selection by hymenopterous parasites of the moth *Plutella maculipennis* CURTIS. *Proc. R. Soc.*, (B), **128**, 451—484, 1940.

- , Studies of parasite behaviour. I. *Mastrus carpocapsae* CUSHMAN (Hymenoptera: Ichneumonidae). Canad. Entomol., 88, 80—89, 1956.
- \*LUNDIE, A. E., A biological study of *Aphelinus mali* HALD., a parasite of the woolly apple aphid, *Eriosoma lanigera* HAUSM. Cornell Univ. agr. exp. Sta. Mem., 79, 27, 1924.
- MACGILLIVRAY, M. E., Note on *Myzus ascalonicus* DONCASTER (Homoptera: Aphidae), an aphid new to North America. Canad. Entomol., 86, 454, 1954.
- MACKAUER, M., Histologische Untersuchungen an parasitierten Blattläusen. Ztschr. Parasitenkunde, 19, 322—352, 1959.
- , Zur Frage der Wirtsbindung der Blattlaus-Schlupfwespen (Hymenoptera: Aphidiidae). Ztschr. Parasitenkunde, 20, 576—591, 1961.
- MAREK, J., Über das Einstich- und Saugverhalten der Zwiebellaus, *Myzus ascalonicus* DONCASTER. Ztschr. Pflanzenkrankh., 68, 155—165, 1961.
- \*MCLEOD, J. H., Further notes on parasites of aphids. Rep. ent. Soc. Ont., 68, 44—48, 1938.
- MELLINI, E., Studi sui Ditteri Larvevoridi. II. *Meigenia mutabilis* FALL. su *Agelastica alni* L. Riv. Parassit. Roma, 15, 489—512, 1954.
- MONTEITH, L. G., Influence of host movement on selection of hosts by *Drino behomica* MESN. (Diptera: Tachinidae) as determined in an olfactometer. Canad. Entomol., 88, 583—589, 1956.
- MUESEBECK, C. F., KROMBEIN, K. V. & TOWNES, H. K., Hymenoptera of America north of Mexico. Synoptic Catalog. U.S. Dept. agric. Washington, agric. Monogr. 2, 1951.
- MULDREW, J. A., The natural immunity of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* [HTG.]) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* MORLEY, in Manitoba and Saskatchewan. Canad. Journ. Zool., 31, 313—332, 1953.
- MÜLLER, F. P., Die Zwiebellaus, *Rhopalomyzus ascalonicus* (DONCASTER), Vorkommen in Deutschland und Lebensweise. Ztschr. angew. Ent., 35, 187—196, 1953.
- NARAYANAN, E. S. & CHAUDHURI, R. P., Studies on *Stenobracon deesae* (CAM.), a parasite of certain Lepidopterous borers of graminaceous crops in India. Bull. ent. Res., 45, 647—659, 1954.
- PARSONS, F. S. & ULLYETT, G. C., Investigations on *Trichogramma lutea*, GIR., as a parasite of the cotton bollworm, *Heliothis obsoleta*, FABR. Bull. ent. Res., 27, 219—235, 1936.
- PFLUGFELDER, O., Zooparasiten und die Reaktionen ihrer Wirtstiere. Jena, 1950.
- PIMENTEL, D., Animal population regulation by the genetic feedback mechanism. Amer. Nat., 95, 65—79, 1961.
- PRELL, H., Zur Biologie der Tachinen *Parasitigena segregata* RDI. und *Panzeria rudis* FALL. Ztschr. angew. Ent., 2, 57—148, 1915.
- PUTTLER, B., Biology of *Hyposoter exiguae* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasite of lepidopterous larvae. Ann. ent. Soc. Amer., 54, 25—30, 1961.
- PUTTLER, B. & VAN DEN BOSCH, R., Partial immunity of *Laphygma exigua* (HÜBNER) to the parasite *Hyposoter exiguae* (VIERECK). Journ. econ. Ent., 52, 327—329, 1959.
- QUEDNAU, W., Der vollständige Parasitismus bei *Trichogramma* als biologisches Phänomen (Hymenoptera Chalcididae). Ztschr. Parasitenk., 17, 360—364, 1956.
- ROCKWOOD, L. P., An aphid parasite feeding at puncture holes made by the ovipositor. Journ. econ. Ent., 10, 415, 1917.
- SALT, G., Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. Proc. R. Soc., (B), 114, 450—454, 1935.
- , Experimental studies in insect parasitism. V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. R. Soc., (B), 122, 57—75, 1937.
- , Experimental studies in insect parasitism. VI. Host suitability. Bull. ent. Res., 29, 223—246, 1938.
- , Experimental studies in insect parasitism. VII. The effects of different hosts on the parasite *Trichogramma evanescens* WESTW. (Hym. Chalcidoidea). Proc. R. ent. Soc. Lond., (A), 15, 81—95, 1940.

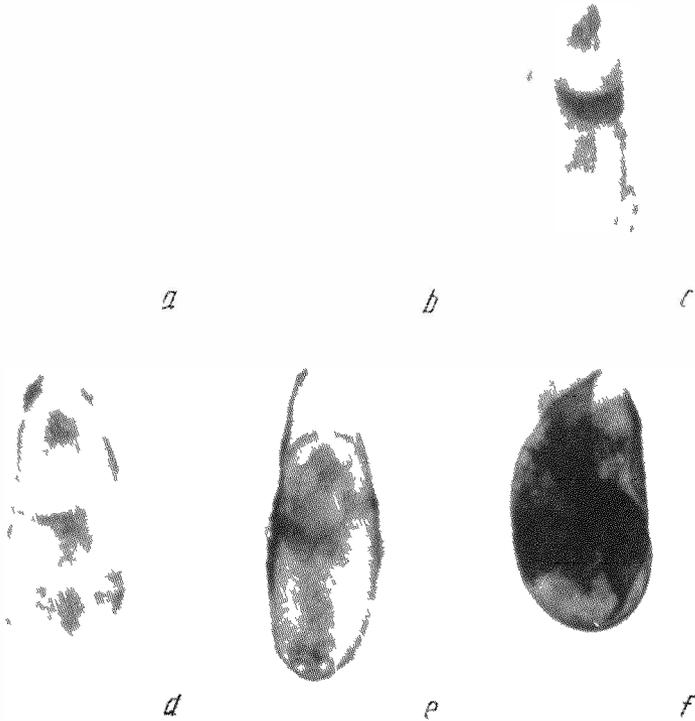
- , Experimental studies in insect parasitism. VIII. Host reactions following artificial parasitization. Proc. R. Soc. Lond., (B), **144**, 380—398, 1956.
- , Experimental studies in insect parasitism. IX. The reaction of a stick insect to an alien parasite. Proc. R. Soc. Lond., (B), **146**, 93—108, 1956.
- SCHLINGER, E. I. & HALL, J. C., A synopsis of the biologies of three imported parasites of the spotted alfalfa aphid. Journ. econ. Ent., **52**, 154—157, 1959.
- , The biology, behaviour, and morphology of *Praon pabitanus* MUESEBECK, an internal parasite of the spotted alfalfa aphid *Therioaphis maculata* (BUCKTON) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). Ann. ent. Soc. Amer., **53**, 144—160, 1960.
- , The biology, behaviour, and morphology of *Trioxys (Trioxys) utilis*, an internal parasite of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). Ann. ent. Soc. Amer., **54**, 34—45, 1961.
- SCHNEIDER, F., Die Abwehrreaktionen des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. Vierteljahresschr. naturforsch. Ges. Zürich, **95**, 22—44, 1950.
- , Einige physiologische Beziehungen zwischen Syrphidenlarven und ihren Parasiten. Ztschr. angew. Ent., **33**, 150—162, 1952.
- SEITZ, A., Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei *Astatotilapia strigigena* PFEFFER. Ztschr. Tierpsychol., **4**, 40—84, 1940.
- SIMMONDS, F. J., The propagation of insect parasites on unnatural hosts. Bull. ent. Res., **35**, 219—226, 1944.
- , Host finding and selection by *Spalangia drosophilae* ASHM. Bull. ent. Res., **45**, 527—537, 1954.
- , Superparasitism by *Spalangia drosophilae* ASHM. Bull. ent. Res., **47**, 361—376, 1957.
- \*SMIRNOV, E. & KUZINA, O., Experimental ecological studies of fly parasites. (Russisch mit dtsh. Zusammenf.). Zool. Zhurn., **12**, 96—109, 1933. Ref.: Biol. Abstr., **10**, 2285, 1936.
- SMITH, H. D., *Phaeogenes nigridens* WESM., an important Ichneumonid parasite of the pupa of the European corn borer. U.S. Dep. Agr., Techn. Bull., **331**, p. 1—45, 1932.
- SMITH, H. S., Insect populations in relation to biological control. Ecol. Monogr., **9**, 311—320, 1939.
- SPENCER, H., Biology of the parasites and hyperparasites of aphids. Ann. ent. Soc. Amer., **19**, 119—153, 1926.
- STARÝ, P., Bionomics and ecology of *Ephedrus pulchellus* STELFOX, an important parasite of leaf-curling aphids in Czechoslovakia, with notes on the diapause (Hym., Aphidiidae). Entomophaga, **7**, 91—100, 1962.
- TAWFIK, M. F. S., Host-parasite specificity in a braconid *Apanteles glomeratus* L. Nature, **179**, 1031—1032, 1957.
- THOMPSON, W. R. & PARKER, H. L., The problem of host relations with special reference to entomophagous parasites. Parasitol., **19**, 1—34, 1927.
- TIMBERLAKE, P. H., Descriptions of new Chalcid-flies from Hawaii and Mexico (Hymenoptera). Proc. Hawaiian ent. Soc., **5**, 395—417, 1923.
- TINBERGEN, N., Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. Übers. von O. KOEHLER. Berlin & Hamburg, 1952.
- TRIPP, H. A., *Spathimeigenia spinigera* TOWNSEND (Diptera: Tachinidae), a parasite of *Neodiprion swainei* MIDDLETON (Hymenoptera: Tenthredinidae). Canad. Entomol., **92**, 347—359, 1960.
- ULLYETT, G. C., Host selection by *Microplectron fuscipennis*, ZETT. (Chalcididae, Hymenoptera). Proc. R. Soc. Lond., (B), **120**, 253—291, 1936.
- , Distribution of progeny by *Chelonus texanus* CRESS. (Hymenoptera: Braconidae). Canad. Entomol., **81**, 25—44, 1949.
- VARLEY, G. C., On the search for hosts and the egg distribution of some chalcid parasites of the knapweed gall-fly. Parasitol., **33**, 47—66, 1941.
- WALKER, I., Die Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster* gegen die zoophage Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD. Rev. suisse Zool., **66**, 569—632, 1959.

- WEBER, H., Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl., Stuttgart, 1954.
- WEBSTER, F. M. & PHILLIPS, W. J., The spring grain-aphis or "Green bug". U.S. Dept. Agr., Bur. Ent., Bull., **110**, 153 pp. Washington, 1912.
- 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.
- , *Apanteles pieridis* (BOUCHÉ) (Hym., Braconidae), ein Parasit von *Aporia crataegi* (L.) (Lep., Pieridae). Entomophaga, **5**, 183—211, 1960.
- WYLIE, H. G., Factors that affect host finding by *Nasonia vitripennis* (WALK.) (Hymenoptera: Pteromalidae). Canad. Entomol., **90**, 597—608, 1958.

H WILBFRE, Auskeseverhilten von *Aphelinus semiflavus* HOWARD und seine Winte



Tafel 1



Tafel 2

Eier von *A. semiflavus* How., die aus Zwiebelläusen herauspräpariert wurden. — a) frisch abgelegtes Ei. — b—f) Eier in verschiedenen Stadien der Abkapselung. (Vergrößerung etwa 200×). (Photo H. SCHNEIDERS)

◀ Tafel 1

Nahrungsanstich und Nahrungsaufnahme eines Weibchens von *Aphelinus semiflavus* How. bei einer jungen Zwiebellaus. — a) Anstich kurz nach dem Beginn. Die Fühler der Laus sind als Reaktion etwas angehoben. Sie wird nur mit dem Stachel berührt. Der Anstich ist in diesem Stadium äußerlich noch nicht von einem Legeakt zu unterscheiden. — b) Derselbe Anstich einige Minuten später. Das Weibchen ist etwas zurückgegangen und stützt das letzte Beinpaar auf das Opfer. Diese Haltung wird bei Legeakten nicht eingenommen. — c) Der Anstich ist beendet, das Weibchen sucht mit den Fühlern die perforierte Stelle. — d) Die Laus wird ausgesaugt. (Vergrößerung etwa 35×). (Photo H. SCHNEIDERS)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1964

Band/Volume: [14](#)

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

Artikel/Article: [Das Ausleseverhalten von \*Aphelinus semiflavus\* Howard und die Abwehrreaktionen seiner Wirte \(Hymenoptera: Aphelinidae\). 159-219](#)