

Der Einfluß ökologischer Faktoren auf das parasitäre Verhalten von Insekten

Von K. MAYER

In den letzten Jahren hat die immer mehr in den Vordergrund tretende ökologische Forschungsrichtung beachtliche Beiträge zur Klärung der biozönotischen Beziehungen der Insekten geleistet, unter denen vorwiegend Schädlinge unserer Kulturpflanzen als Untersuchungsobjekt dienten. Diese Ergebnisse führten naturgemäß zu einer Auseinandersetzung mit den bestehenden ökologischen Theorien und Begriffen. Unter ihnen sind es vor allem die Grundbegriffe der Zönologie, die im Mittelpunkt dieser Erörterungen stehen. Die sich häufig diametral entgegenstehenden Auffassungen hat JERMY (1956) einer kritischen Betrachtung unterzogen, in der er die Berechtigung zönologischer Forschung auch für die Kulturlandschaft nachweisen konnte. Er erwartet von ihr die Klärung vieler Probleme, stellt aber zugleich heraus, „daß die biozönotischen Beziehungen selbst die populationsdynamischen Vorgänge in den Biozönosen ebensowenig erklären können wie die Erforschung der Wirkung abiotischer Faktoren allein“. Wenn daher „ökologische Kleinarbeit“ zur Analyse der biozönotischen Konnexen gefordert wird, so muß sich diese in stärkerem Maße als bisher auch der Physiologie und dem Verhalten der Organismen zuwenden. Bereits 1942 hatte WEBER die Bedeutung dieser Forschungsrichtung erkannt, die er als Sinnesökologie bezeichnete:

„Während früher besonders in der Schädlingsökologie die Umgebungsbeziehungen hauptsächlich im Licht der direkten Einwirkungen der Außenfaktoren auf die inneren Vorgänge des Stoffwechsels, der Entwicklung, der Vermehrung und Sterblichkeit gesehen wurden, treten in der neueren ökologischen Forschung auch diejenigen Reaktionen mehr und mehr hervor, die sich der Sinnesorgane, des Nervensystems und der Erfolgsorgane als Vermittler bedienen und die mit den direkten Einwirkungen in mannigfaltigen Wechselbeziehungen stehen. Der Einfluß von Außenfaktoren auf den Ausfall bestimmter Reizreaktionen, die dadurch oft bedingten Umstimmungen, das Aufsuchen mikroklimatisch günstiger Örtlichkeiten auf Grund der durch Sinnesreaktionen ermöglichten Wahlfähigkeit der Tiere können als Beispiel genannt werden und lassen die Zeit voraussagen, da auch die in der Gegenwart besonders in Deutschland stark vorwärts getriebene tierpsychologische Forschung für die Ökologie Bedeutung gewinnen wird.“ (WEBER, 1942).

Die Auseinandersetzung mit der Umwelt entscheidet über den Bestand der Organismen, die in einem bestimmten Lebensraum angetroffen werden. Das komplexe Wirken biotischer und abiotischer Faktoren läßt sich am besten bei der Betrachtung des Wirt-Parasit-Verhältnisses zeigen. Umweltsverhältnisse können das

spezifisch parasitäre Verhalten phytophager und entomophager Insekten in folgenden entscheidenden Phasen völlig verändern:

1. bei der Auffindung des Wirtes,
2. der Larvenentwicklung und
3. der neuen Wahl des Wirtes.

Die Reaktionen auf die Umwelt sind daher nicht starr, sondern wandlungsfähig und ändern sich mit dem zeitlichen Zustand von Lebensgemeinschaft und Lebensraum.

Reize aller Art wirken auf das Insekt ein, das sich auf die Suche nach einem geeigneten Wirt begibt, um zur Eiablage zu schreiten. Während meist abiotische Faktoren die Temperatur, Feuchtigkeit u. dgl. des Lebensraumes die Aktivität des Parasiten bestimmen, sind es Sinnesreize, die den Weg zum Wirt weisen. Häufig erfolgt eine Fernorientierung durch Duftreize, während das Finden in der Nähe durch Farb- oder Licht-, aber auch Kontakt- Tast-, oder Geschmacksreize ermöglicht wird. Jedem Sammler sind diese Beziehungen bekannt, da Köder- sowie Farb- oder Lichtfallen seit jeher zur Ausrüstung des Entomologen gehörten. Daß die erwartete Attraktivwirkung nicht immer zur Geltung kommt, wenn auch ein genügender Artenbestand vorhanden ist, wurde häufig beobachtet. Ungünstige Witterungs-, Lichtverhältnisse u. dgl. führen zum Ausfall der erwarteten Reaktionen und zeigen bereits den starken Einfluß der Umweltfaktoren.

Die physiologische Forschung hat gezeigt, daß mehr oder weniger ausgeprägte Reflexketten das Insekt bei Auffindung des Wirtes leiten. Infolgedessen kann nicht ein Reiz allein das Tier zu der gewünschten Reaktion veranlassen. Eine Kopplung konnten wir auch bei solchen Duftstoffen feststellen, die als typische Attraktivstoffe angesehen werden. Fast gleichzeitig mit GÖRNITZ (1956) wurde von uns die attraktive Wirkung des Allylisothiozynates auf *Phyllotreta*-Arten gefunden, die aber nach unserer Auffassung nur die Fernorientierung der Insekten steuert. Die Fangergebnisse mit Senfölfallen in der Nähe der Winterquartiere ermöglichten eine Kontrolle der Abwanderung im Frühjahr. Später zeigte sich, daß auch Farb- reize bei der Auffindung der Wirtspflanze von Bedeutung sind, auf die Herr GÖRNITZ näher in seinen Ausführungen eingehen wird. Der in unseren Gegenden nur selten auftretende Rübler *Ceuthorrhynchus suturealis* F., dessen Bestimmung ich Herrn G. SCHMIDT verdanke, wurde in großen Mengen angelockt, reagierte aber nur unwesentlich auf Farb- reize. Populationsdichtebestimmungen der Erdflöhe in Kohlschlägen, die von meiner Mitarbeiterin GODAN durchgeführt wurden, zeigten in der Nähe der senföhlhaltigen Gefäße eine Befallsabnahme. Erst nach 2 m Abstand von den Duftquellen begann die Zahl der Käfer anzusteigen.

Komplexe Wirkungen bei Drosophiliden, die artunterschiedliches Verhalten gegen Lichtreize aufweisen, führen zu Tagesperiodizitäten im Besuch des Nähr- und Brutbiotopes. So konnte BURLA (1955) in den Morgenstunden 6 *Drosophila*-Arten an den mit gärendem Saft überzogenen Stümpfen der Raphia-Palmen beobachten, während in den Abendstunden zwei andere Arten aktiv waren. Ähnliche Periodizitäten konnten wir in Köderfängen mit Cantharidin bei *Anthomyia pluvialis* L. und *Atrichopogon oedemerarum* STORÅ nachweisen. Die Beziehungen der

phytoparasitären Fliege *Anthomyia* zu Cantharidin sind noch nicht genügend geklärt. *Atrichopogon* ist jedoch von FREY (1954) und MAYER (1955) als Ektoparasit an *Anthomyia* und Meloiden (WIRTH 1956) gefunden worden. Beide Arten enthalten Spuren von Cantharidin, das demnach die Orientierung des Parasiten bewirkt. Unter Benutzung einer Fanguhr, die nach eigenen Entwürfen zum Lebendfang der Parasiten gebaut wurde, gelang der Nachweis, daß *Anthomyia* nur in den Vormittagsstunden von 9—12 Uhr, *Atrichopogon* dagegen morgens von 4—7 Uhr und nachmittags von 13—17 Uhr anfliegt. Hier sind es vermutlich Licht- und Klimafaktoren, welche die spezifische Reizwirkung des Cantharidins, die nicht durch andere Duftreize überdeckt werden kann, hemmen. Gerade die Untersuchungen über Attraktiv- und Repellentstoffe zeigen, daß ihre Wirkung sich mit den ökologischen Bedingungen ändert, unter denen sie zur Anwendung gelangen. So konnten wir in einem Jahr beobachten, daß durch Propionaldehyd die Birkenblattlaus *Euceraphis punctipennis* ZETT. angelockt wurde, während früher und später die Wirkung ausblieb. Auf ähnliche Verhaltensänderungen wird später noch eingegangen werden.

Aber nicht nur der Wirt, sondern auch seine Umgebung kann auf den Parasiten eine Lockwirkung ausüben, wie THORPE und CAUDLE (1938) an *Pimpla ruficollis* GER., einem Parasiten des Kieferntriebwicklers *Evetria buoliana* SCHIFF. zeigen konnten. Jedoch ist bei dieser Art der durch die Entwicklung der Ovarien bedingte physiologische Zustand von wesentlicher Bedeutung. Während auf frischgeschlüpften Tieren der Geruch von Kiefernöl noch abschreckend wirkt, tritt nach etwa einem Monat eine Umstimmung ein, die zur Attraktivwirkung des Pinens führt. Diese Änderung im Verhalten gewährleistet die Koinzidenz von Wirt und Parasit. Nach FLANDERS (1947) ist es daher zunächst der vom Wirt besiedelte Lebensraum, den der Parasit aufsucht.

Daß biozönotische Einflüsse die Parasitierung unmöglich machen können, wurde bereits von PICARD (1922) bei den Parasiten der Kohlweißlingsraupen *Pieris brassicae* L. beobachtet. Während Pierisraupen an Kohl von *Apanteles glomeratus* L. befallen werden, findet man sie an Wildpflanzen unparasitiert. Die Raupen an *Cakile maritima* und *Capparis spinosa* wurden nie von *Anilastes*, an *Capparis rupestris* von 211 Individuen nur ein Tier durch *Apanteles* parasitiert. PICARD vermutet daher, daß unter dem Einfluß der Nährpflanze der Parasit abgewehrt wurde.

Um festzustellen, ob auch für andere Hymenopteren diese Beobachtungen zutreffen, wurden Untersuchungen mit *Microbracon hebetor* SAY durchgeführt. Als Wirte dienten Wachsmottenraupen, die teils mit synthetischer Nahrung, teils mit ihrer natürlichen Nahrung, den Bienenwaben, ernährt wurden. Zwar wurde keine Ablehnung des Wirtes, aber eine deutliche Bevorzugung der mit Breinahrung gefütterten Larven festgestellt. Im Mittel von 20 Versuchen wurden an Brei-Gallerien 24, an Wachs-Gallerien nur 16,5 Eier abgelegt. Diese statistisch gesicherten Unterschiede traten aber nur bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80% auf. Bei 40% rLF wurde Wachs-Galleria leicht bevorzugt. Eine Signifikanz der Ergebnisse bestand jedoch nicht.

Der Einfluß des Duftfeldes wurde von meinem Mitarbeiter QUEDNAU bei Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* analysiert. In einem Wahlapparat wurden zwei Felder mit verschiedenen Pflanzen oder Tieren belegt. Nach einer Stunde wurden die Duftquellen beseitigt. An ihrer Stelle wurden Insekteneier einer Spezies ausgelegt und einem *Trichogramma*-Weibchen zur Wahl geboten. In 8 Wiederholungen wurden die *Ephestia*-Eier des Kiefernnaðelfeldes von *Trichogramma embryophagum* HARTIG vorgezogen. Das Verhältnis der parasitierten Eier von Kohl- und Kiefernfeldern betrug 32 zu 64. Drei Felder waren in gleicher Weise durch Imagines von *Ephestia kuehniella* ZELL., *Cimex lectularius* L. und *Dysdercus fasciatus* SIGN. beduftet worden. In 11 Wiederholungen waren unter den *Ephestia*-Eiern des *Ephestia*-Feldes 98, bei *Cimex* 41 und bei *Dysdercus* nur 8 parasitiert worden.

Diese Beispiele beschränken sich nur auf die ökologische Bedeutung von „Duftstoffen“, die bestimmte Glieder der Biozönose zu Biosystemen zusammenfügen.

Mit der Eiablage setzt nun die Entwicklung des Parasiten unter dem Einfluß von Faktoren ein, die direkt oder indirekt durch den Wirt bedingt sind. In ernährungsphysiologischen Untersuchungen an den Raupen der Nonne *Lymantria monacha* L. konnte ARNOLD MAYER (1940) die komplexe Wirkung biotischer und abiotischer Faktoren aufdecken. Bei Fütterung mit Buchenblättern in tiefen Temperaturen erfolgt völliges Absterben. Weißbirke verursacht hohe Sterblichkeit und Entwicklungsverzögerungen bei jungen Raupen, Erle im Gegensatz hierzu gerade bei älteren Stadien. Weniger günstige Pflanzen erhöhten die Zahl der Häutungen, Gesamtentwicklungsdauer und Mortalität bei Temperaturschwankungen. Außerdem wurde in Wahlversuchen festgestellt, daß Raupen des Stadiums III das physiologisch beste Futter bevorzugen. Hierdurch kommt es zu Abwanderungen, die im Freiland an Buchen beobachtet wurden. Ähnliche Untersuchungen wurden von EHRENHARDT (1953) mit dem amerikanischen Bärenspinner (*Hyphantria cunea* DRURY) durchgeführt, der als polyphage Art bekannt ist. In Wahlversuchen werden nicht alle Pflanzen zur Eiablage aufgesucht oder unterschiedslos von den Larven gefressen. Während die Raupenentwicklung auf *Morus alba* bei 25° C 25 Tage beträgt, ist sie bei der als gute Futterpflanze angesehenen *Juglans regia* erst in 44 Tagen abgeschlossen. Bei tiefen Temperaturen sind die Zeitintervalle wesentlich größer. So ist die Entwicklung an *Morus* bei 18° C nach 1,5 Monaten beendet, während sie sich auf Apfel bis zu 3 Monaten verzögert.

Düngungsversuche an Kartoffeln zeigten, daß auch bei der gleichen Pflanze der Futterwert für Insekten außerordentlich wechselt. VÖLK (1951) beobachtete hohe Befallskurven der grünen Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* SULZ.) an der Sorte Flava in den Parzellen, die ungedüngt blieben oder Kali-Phosphor-Stickstoff (Volldüngung) bzw. Kali und Stickstoff erhalten hatten. Am geringsten blieben die Werte in den Stickstoff- oder Kaliparzellen. In Laborversuchen erfolgte an Fiederblättchen der Kartoffeln, die in Chlorkalilösung standen, keine Zunahme des Läusebesatzes. Bei steigendem Stickstoffgehalt sinkt nach EVANS (1938)

die Zahl der geflügelten Formen der mehligten Kohlblattlaus (*Brevicoryne brassicae* L.).

Aber auch andere Stoffe können zu einer Entwicklungsbeschleunigung führen wie sie DUNNAN und CLARK (1941) als Folge von Calcium-Arsenat-Bestäubungen zeigen konnten, die aber nicht durch Ausschaltung von Gegenspielern bedingt sind. In Bekämpfungsversuchen des mexikanischen Baumwollkapselkäfers (*Anthonomus grandis* BOH.) wurde eine starke Zunahme der Baumwolllaus (*Aphis gossypii* GLOVER) beobachtet. Bei der Analyse stellte sich heraus, daß Arsen durch Blätter und Wurzeln aufgenommen wurde; dabei steigt das pH und erhöht den Futterwert des Zellsaftes für die Blattläuse. In Käfigversuchen war die Zahl der täglich frisch auftretenden Aphiden bei arsenbestäubten Pflanzen größer als bei den nicht behandelten. Nach Ansicht der Autoren ist das wasserlösliche Arsen als Ursache dieses Verhaltens anzusehen.

So wird es verständlich, daß auch Störungen im Nährstoffhaushalt der Pflanze sich auf die Entwicklung des Parasiten auswirken. Grapefruits, die Eisenmangelsymptome zeigten, wurden nach FENNAH (1953) durch Schildläuse wesentlich stärker befallen als gesunde Pflanzen. Spritzungen zur Bekämpfung hatten nur vorübergehenden Erfolg. Erst Injektionen von Eisen vertrieben mit dem Rückgang der Mangelerscheinungen den Parasiten. Infektionen der Pflanzen mit Viruskrankheiten können aus dem gleichen Grunde die Entwicklung parasitärer Insekten beeinflussen. Nach den Untersuchungen von ARENZ (1951) kann sich die Pfirsichblattlaus *Myzodes persicae* SULZ. auf gesunden Kartoffeln der Sorte Ackersegen nur kümmerlich bei hoher Mortalität ernähren, während auf blattrollkranken Pflanzen ein Rückgang der Sterblichkeit beobachtet wurde. Die Ursachen sind in dem durch das Virus gestörten Kohlehydrat-Eiweiß-Verhältnis und im Verfolg des Abbaues der erkrankten Pflanze zu suchen. Beim Kartoffelkäfer *Leptinotarsa desemlineata* SAY verschlechtert sich nach BUHR (1956) der Nahrungswert des Kartoffellaubes durch den Virusbefall im Vergleich zu gesunden Blättern der gleichen Sorte. Der Nahrungsbedarf der Parasiten ist größer; infolgedessen werden abbaukranke Pflanzen stärker als gesunde befressen.

Dieser Einfluß des Wirtes kann sich bis zur völligen Befallsfreiheit auswirken, wie FENNAH (1953) an Citrussämlingen verfolgen konnte. Langsamer wachsende Pflanzen wurden von der Schildlaus *Coccus viridis* schwer befallen, während schnellwüchsige Sämlinge nicht angegriffen wurden. Die Befallsunterschiede liegen in der individuell bedingten Konzentration des in die Speichergewebe weitergeleiteten Stromes der gelösten Nährstoffe, die dem Parasiten bei den schnellwüchsigen Pflanzen nicht zusagten.

Bei der Wahl dieser Beispiele wurde das Problem der Resistenzzüchtung nicht angeschnitten. Nur die Verhaltensänderungen unter biozönotischen Einflüssen am gleichen Wirt wurden — mit einigen Ausnahmen — in den engeren Kreis unserer Betrachtungen gezogen.

Ähnliche Beobachtungen liegen auch für entomophage Insekten vor, in denen verschiedene Wirte eine Änderung der Entwicklungsdauer zur Folge haben. Nach NARAYANA and SUBBA RAO (1956) ändert sich bereits die Inkubationszeit der

Eier von *Microbracon gelechia* ASHM. Die Imagines schlüpfen aus *Pectinophora gossypiella* SAUNDERS bereits nach 9, aus *Dichochrosis punctiferalis* GUÉNNÉ dagegen erst nach 14 Tagen. Auch bei *Trichogramma minutum* RILEY konnte von QUEDNAU eine Verzögerung beobachtet werden, die durch den geringeren Nährwert der Eier bedingt ist. Während bei *Ephestia kühniella* ZELL. der Eiparasit bereits nach 8,5 Tagen schlüpft, ist in *Cimex lectularius* unter den gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen die Entwicklung erst nach 10,5 Tagen abgeschlossen.

Den Einfluß einer hohen Populationsdichte der Parasiten in einem Wirt hat KANUNGO (1955) bei der Hymenoptere *Microbracon hebetor* SAY eingehend untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß Larven, aus denen später Männchen schlüpfen, wesentlich widerstandsfähiger sind als die Larven der späteren Weibchen. So wird durch Nahrungsmangel oder andere schädigende Umweltfaktoren das Geschlechterverhältnis zugunsten der Männchen verschoben. In unseren Versuchen mit dem gleichen Parasiten zeigt sich der signifikante Unterschied verschiedener Ernährung der Wirtslarve auf das parasitäre Verhalten deutlicher in der Larvenentwicklung als bei der bereits oben erwähnten Wahl des Wirtes. Während die Mortalität der Breilarven bei 80% rLF nur 36% ausmachte, erreichte sie in den Wachszuchten 47%. Bei 40% rLF ist das Verhältnis 41% zu 54%. Hier führt der Unterschied in der Feuchtigkeit nur zu einer geringeren Veränderung der Güte des Wirtes, als bei der Wirtswahl festgestellt wurde.

Den Einfluß der Nahrung des Wirtes auf die Entwicklung des Parasiten hat bereits FLANDERS (1943) in seiner Studie über die abortive Entwicklung parasitischer Hymenopteren eingehend hervorgehoben. Hiernach gelangt die Encyrtide *Habrolepis rouxi* COMP. und *Comperiella bifasciata* HOW. in der Schildlaus *Aonidiella auranti* MASK. nur dann zur Entwicklung, wenn der Wirt an Citrus lebt. Wird die Laus aber an der Sago-Palme *Cycas revoluta* gezüchtet, so verhindert die hohe Sterblichkeit der Jugendstadien eine Entwicklung des Parasiten. Bei der Braconide *Apanteles congregatus* SAY ist es bereits gelungen, auch die Ursache dieser abortiven Entwicklung zu ermitteln. Die Schlupfwespe parasitiert in der an Tomaten lebenden *Protoparce quinque maculata* HAW. und in der an Tabak lebenden *Protoparce sexta* JOHANN. Eine Immunität gegen *Apanteles* wird aber in Populationen beider Schädlinge beobachtet, wenn ihnen bestimmte Tabaksorten als Nährpflanze dienen. Während Tomaten und Burley-Tabak die Entwicklung des Parasiten gar nicht beeinträchtigen, tritt eine vollständige Mortalität der Parasiten in den Larven an darkfired Tabak ein. Eingehende Untersuchungen zeigten, daß der hohe Nikotingehalt dieser Sorte als Todesursache anzusehen ist.

Ein überraschendes Beispiel des Ernährungseinflusses zeigten Versuche mit *Trichogramma*-Arten, die von uns an *Cimex lectularius* L.-Eiern gezüchtet wurden. Als uns durch Herrn Prof. HASE ein bestimmter Wanzenstamm aus Jugoslawien zur Verfügung gestellt wurde, der sich in seinem Verhalten von einheimischen Formen wesentlich unterschied, übernahm QUEDNAU die Aufgabe, das Verhalten der *Trichogrammen* gegenüber diesen *Cimex*-Stämmen zu untersuchen. Bald

stellte sich heraus, daß die Eiparasiten aus dem neuen Stamm nicht schlüpften, obwohl sie in gleicher Weise wie unsere *Cimex*-Stämme parasitiert wurden. Wir glaubten zunächst den Unterschied durch geographische Rassenbildung bei *Cimex* hinreichend erklären zu können. Bald wurde die Fütterung unseres *Cimex*-Stammes mit Meerschweinchenblut eingestellt und beide Stämme erhielten nur Menschenblut. Da wir nach einiger Zeit prüfen wollten, ob die gleiche Blutnahrung eine Änderung des Jugoslawien-Stammes bewirkt hätte, mußten wir feststellen, daß in beiden Zuchten die Trichogrammen nicht schlüpften. Eine Nachprüfung der Befunde ergab das überraschende Ergebnis, daß die Unterschiede nicht durch eine Rassenbildung der *Cimex*, sondern durch die Art der Ernährung bedingt waren: Meerschweinchenblut bewirkt die vollständige Entwicklung der Trichogrammen, Menschenblut dagegen verursacht absolute Sterblichkeit. Eine Erklärung für dieses unterschiedliche Verhalten kann noch nicht gegeben werden, da die chemischen Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Wie sehr aber biotische und abiotische Faktoren ineinandergreifen, zeigt der Schlüpfvorgang der Trichogrammen aus den *Cimex*-Eiern. Die Imagines entwickeln sich durchaus normal, sind aber mit sinkenden Feuchtigkeiten nicht mehr in der Lage, die Eihülle zu durchdringen und ihren Larvenbiotop zu verlassen. Gewiß wird auch in anderen Eiern bei sinkenden Feuchtigkeiten eine Zunahme der Mortalität beobachtet. Sie ist in *Galleria mellonella* L. bei Luftfeuchtigkeiten unter 40% kleiner als 50%, in *Cimex lectularius* L. dagegen stets total. Der Vergleich mit anderen Insekteneiern läßt unterschiedliche Quellungsvorgänge im Chorion vermuten, die zu einer Erhärtung der Eihaut führen und sie für die Imagines undurchdringlich machen.

Mit dem Schlüpfen des Parasiten beginnt der Lebensablauf einer neuen Generation, deren Verhalten weitgehend durch die Lebensweise der Jugendstadien bestimmt wird. Nach der HOPKINSSchen Regel bevorzugt der polyphage Parasit im allgemeinen stets den Wirt, in dem er sich entwickelt hatte. Jedoch wird häufig auch ein Übergang auf einen neuen Wirt unter bestimmten physiologischen Bedingungen möglich. Nach THORPE (1939), u. a. 1937) sind es stoffliche Beeinflussungen der Jugendstadien des Parasiten (preimaginal determination), die diese Wahl bestimmen. Vor der Häutung der Jugendstadien gelangen Stoffe eines bestimmten Reizwertes über den Darm in den sich zwischen der alten und neuen Kutikula bildenden Raum und werden dabei über die Oberfläche verteilt. In ihnen sieht THORPE die stoffliche Ursache der Determination, die jedoch nur kurze Zeit anhält. Es gelang ihm, hierfür den Nachweis experimentell bei *Drosophila melanogaster* MEIG. zu erbringen. Die Zucht in einem Medium mit Pfefferminzöl, das auf normale Imagines abschreckend wirkt, hatte zur Folge, daß die schlüpfenden Tiere durch den Geruch des ätherischen Öls angelockt wurden. Ähnliche Versuche mit Schmeißfliegen, die im Larvenstadium der Einwirkung von Menthol ausgesetzt waren, zeigten, daß dieser für normale Fliegen abschreckend wirkende Stoff für die schlüpfenden Imagines indifferent ist (DETHIER 1947).

In eigenen Versuchen mit Geraniol konnten bei *Drosophila melanogaster* MEIG. die THORPEschen Ergebnisse bestätigt werden. Die Wahlbevorzugung des als

Repellent auf normal gezüchtete Imagines wirkenden Geraniolnährbodens verlor sich nach etwa 6 Tagen. Wenn auch *Drosophila* nicht als eigentlicher Pflanzenparasit angesehen werden kann, so wurde dieses Beispiel gebracht, da es eine Erklärung für die Häufung ernster Schäden durch Drosophiliden gibt, die sich in dem durch andere Insekten verletzten Pflanzengewebe ansiedeln. So konnten wir kürzlich über ein Gurkensterben durch *Drosophila buscki* COQU. berichten, dem ein Befall durch die Fliege *Elachiptera cornuta* FALL. vorausgegangen war. Während die *Elachiptera*-Larven nur das Milieu vorbereiteten, waren es die in großer Menge sich entwickelnden Drosophilidenlarven, die den Gurkenbestand vernichteten (MAYER, 1955 b).

Wenn sich diese Umstimmung auch bald verliert, so kann sie unter bestimmten biozönotischen Verhältnissen bei schnell reifenden Imagines zu erneutem Befall der Pflanzen führen, in denen die Larvenentwicklung stattgefunden hatte. Wiederholte Passagen lassen dann eine stärkere Fixierung an den neuen Wirt erwarten. Nach den Untersuchungen BREMERS (1950) bevorzugte die Rübenfliege *Pegomya hyoscyami* Pz. bei der Eiablage stets die Pflanze, die der Larve als Nahrung gedient hatte. Nach seiner Auffassung bestehen in Deutschland bereits 2 physiologische Rassen, die entweder an Beta oder Hyoscyamus angepaßt sind. In der Türkei kann diese Aufspaltung noch nicht beobachtet werden, da die Imagines im Versuch sowohl an Hyoscyamus wie Beta und Atriplex ihre Eier ablegen und im Freiland bereits im Mai an ihnen auftreten. Nach unserer Auffassung ist der Unterschied im zeitlichen Auftreten allein kein ausreichender Beweis für diese Annahme, da, wie bereits oben mitgeteilt, der Wechsel der Nährpflanze u. U. mit Entwicklungsverzögerungen verbunden ist.

Eine Bildung ökologischer Rassen unter dem Einfluß bestimmter Nährpflanzen vermutet KOVAČEVIČ (1956) beim Schwammspinner (*Lymantria dispar* L.) in Jugoslawien auf Grund populationsdynamischer und ernährungsphysiologischer Untersuchungen. Hier tritt trotz naher Verwandtschaft der Nährpflanzen allgemein eine physiologische Schwächung der einzelnen Herkünfte und verschiedene Disposition gegen Viruskrankheiten auf, die für den Krankheitsausbruch wesentlicher sind als eine Infektion per os. So können in slovenischen Niederungswäldern nur die Spinner von der Stieleiche *Quercus pedunculata*, in der Küstenlandzone nur die von der Steineiche *Qu. ilex* und in Mazedonien nur die von der Kermeseiche *Qu. coccifera* Kalamitäten verursachen.

Die Entstehung physiologischer Varianten, die bereits so stark an einen Wirt oder eine Wirtegruppe gebunden sind, daß sie nur noch sehr schwer auf den alten Wirt zurückgehen, können wir bei *Athalia rosae* L. verfolgen. Gradationen der Blattwespe wurden in früheren Jahren bald an Turnips, dann an Rose, aber auch an Zuckerrüben beobachtet, während *Athalia* heute nur noch an Senf, Rüben, Meerrettich, Kohl u. dgl. Kahlfraß verursacht (MAYER 1955 c). In einer Studie über die ursprünglichen Lebensräume der Schädlinge unserer Kulturpflanzen rechnet TISCHLER (1955a) *Athalia* auch zu den Faunenelementen der feuchten Litoraea-Biotope, die durch die Kulturlandschaft besonders begünstigt wurden. Eine Bestätigung findet diese Annahme durch eine Arbeit von MENZEL aus dem Jahre

1855, in der die Weißrübenblattwespe als typischer Bewohner der Ufercruciferen bezeichnet wird. Brassica wird von ihm ausdrücklich als „Gelegentliche oder außergewöhnliche Nahrung“ hervorgehoben. Hoher Wasserstand überschwemmt die Uferpflanzen, daher wandert *Athalia* ins Landesinnere ab und befällt dann Weißrüben und Raps. Einen Anklang an diesen feuchten Biotop läßt die Dauer der Diapause erkennen, die durch hohe Bodenfeuchtigkeit abgekürzt wird. Sehr schnell bilden sich physiologische Varianten, die nur sehr schwer zur Eiablage auf anderen Fraßpflanzen veranlaßt werden können. Mehrere Male gelang es uns, an Betarüben Eiablagen zu erzielen. Ein Wechsel der Larven von Brassica auf Beta ist jedoch nicht möglich, wie die Untersuchungen von FREY (1949) gezeigt haben.

Ähnliche Anpassungen an bestimmte Wirte sind auch bei entomophagen Insekten bekannt. So bevorzugten *Microbracon gelechiae* ASH., die während 7 Jahren an den Larven von *Corcyra cephalonica* STANTON gezüchtet wurde, diesen Wirt vor *Gnorimoschema operculella* ZELLER (NARAYANAR and SUBBA RAO 1955). THORPE (1939 b) hatte bereits in Versuchen mit *Nemeritis canescens* GRAV. zeigen können, daß nicht nur die Passage der Larven durch den Wirt, sondern auch frisch geschlüpfte Weibchen bereits durch längeres Verweilen in einem mit *Achroea*-Duft angefülltem Milieu dazu veranlaßt werden, die kleine Wachsmotte der Mehlmotte vorzuziehen, aus der sie gezüchtet worden war. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen haben dazu geführt, daß durch entsprechende Versuchsanordnungen Parasiten, die in der biologischen Schädlingsbekämpfung Verwendung finden, an leicht züchtbaren „unnatürlichen“ Wirten vermehrt oder aber auch an neue Wirte gewöhnt werden können (SIMMONDS 1944). Selbstverständlich wird die Umstimmung des Parasiten nicht immer schnell erfolgen. KRISHNAMURTI (1940) züchtete *Trichogramma minutum* RILEY an *Sitotroga cerealella* OL., die aber zunächst nur unter Zwang angenommen wurde. Erst in der 24. Generation verlor sich diese Abneigung. Auch hier sind chemische Reize die Ursache, die dieses Verhalten bedingen, wie unsere Arbeiten zeigen konnten. Beim Aufbau der *Trichogramma*-Zucht war es zunächst nicht möglich, in kleineren Zuchten *Galleria*-Eier als Wirt zu verwenden, da der Bestand bald ausstarb. Wurde aber die Zucht mit größeren Eimengen betrieben, so ließ sich der Stamm leichter halten. Die Ursache dieses Verhaltens konnte bislang noch nicht geklärt werden. Es ist wahrscheinlich, daß bei der großen Anzahl der Eier bestimmte Duftstoffe angereichert wurden, welche die frischgeschlüpften Trichogrammen umstimmten und zur Eiablage veranlaßten. Durch quantitative Bestimmung der Parasitierung im Wirtstest wurde in der 17. Generation an *Galleria* bereits ein Index von 13,8 erreicht. Dabei wurden für 20 Fälle 9 Ablehnungen registriert, die deutlich erkennen lassen, daß ein physiologisch unvollständiger Parasitismus (QUEDNAU 1955) vorliegt. In der 53. Generation stieg der Index auf 37,7 bei einem Ausbleiben jeder Ablehnung. Der Parasit hat sich demnach *Galleria* physiologisch angepaßt; der unvollständige ging in einen vollständigen Parasitismus über.

Erst die quantitative Erfassung bestimmter Wirt-Parasit-Beziehungen machte es möglich, die Art *Trichogramma evanescens* WESTW. in 4 echte Arten zu trennen,

die sich auch in physiologischen und morphologischen Merkmalen unterscheiden (QUEDNAU 1956 a). Während Eier von *Barathra brassicae* L. und *Acronicta aceris* L. stets mit Vorzug bestiftet werden, erfolgt die Parasitierung weniger geeigneter Wirte in geringerem Maße. Bei Wahlmöglichkeiten zwischen bestimmten Wirten werden nahezu konstante Werte in der Parasitierung beobachtet. Dabei ließ sich nachweisen, daß der letzte Wirt einen entscheidenden Einfluß auf den Parasitierungserfolg ausübt. Bei Wahlmöglichkeiten zwischen *Cimex*- und *Galleria*-Eiern werden diese fast in gleicher Zahl von *Trichogramma cacoeciae* MARCHAL parasitiert, die aus *Cimex* geschlüpft sind; die Zahlen verhalten sich wie 2,8 zu 2,2. Das Verhältnis verändert sich zugunsten von *Cimex*, wenn der Parasit aus *Ephestia* oder *Galleria* schlüpft. Beide Wirte unterscheiden sich nur wenig für *cacoeciae*, daher sind die Verhältniszahlen nahezu gleich und betragen für *Cimex* und *Galleria* 13,5 bzw. 0,1 für *Ephestia*-Tiere und 17,1 bzw. 0,9 für *Galleria*-Tiere. Noch stärker sind diese Änderungen im Verhalten bei *Trichogramma semblidis* zu beobachten. Bei Wahl zwischen *Ephestia*-, *Galleria*- und *Cimex*-Eiern lehnen Tiere aus *Barathra*, *Ephestia* und *Galleria* die Wachsmotteneier ab, stammen die Parasiten aber aus *Cimex*, so werden *Galleria*-Eier angenommen. Beobachtungen am *Galleria*-Stamm zeigten, daß die Tiere bei Passagen durch andere Wirte die physiologische Anpassung zum Teil einbüßen, die sie in der langen Generationenfolge in Wachsmotten erworben hatten. So kann man auf einfache Weise Änderungen im Verhalten der Tiere beobachten. Wir versprechen uns mit dieser Methodik, auch Aufschluß über die stofflichen Grundlagen der Umstimmungen zu erhalten, über die wir z. Z. noch gar nichts aussagen können.

Dieser Überblick sollte zeigen, daß gerade die physiologische Forschung Möglichkeiten bietet, jene Beziehungen zu analysieren, die den Organismus mit Lebensgemeinschaft und Lebensraum verknüpfen. Sinnesreize sind die Knotenpunkte eines feinmaschigen Netzes, das die Biocönose durchzieht. Bald sind es Duft-, bald Lichtwellen, die das Tier mit seinem Feind, mit seiner Fraßpflanze aber auch seinem Geschlechtspartner verbinden. Das Cantharidin, als Beispiel genommen, lenkt den Parasiten zum Wirt. Diese Bindungen bestehen nicht fortwährend, sondern werden durch andere Reize [Licht, Temperatur- oder Feuchtigkeitsänderungen] unterbrochen. Es steigert sich die Vielfalt der Beziehungen mit der psychischen Organisation des Tieres, das nicht in einfachen Reflexen reagiert; seine Handlungen stellen das Endglied einer langen Reflexkette dar. So konnte QUEDNAU (1956 b) für den positiven Ausfall der Bestiftung eines Eies etwa 10 Reflexe nachweisen, die nicht in starrer Aufeinanderfolge, sondern als bewegliches und gepuffertes System zur Eiablage führen. Dabei wird es dann schwer, den Ausgang des Versuches vorher zu bestimmen, wenn nicht die Versuchsbedingungen genau festgelegt sind. Wir sehen aber auch, wie ungeheuer wichtig eine genaue Beschreibung der Versuchsanstellung ist, die es ermöglicht, den Versuch unter den „gleichen“ Bedingungen zu reproduzieren. Neben den erfaßbaren abiotischen Faktoren ist nun auch die genaue Angabe der Wirtspassage bei Parasiten zu fordern, da sie einen wesentlichen Einfluß auf sein Verhalten in der Biocönose ausübt.

Jedem Sammler sind die steten Veränderungen der Faunen unter dem Einfluß des Menschen bekannt. Wir verfolgen eine Zunahme der Artenzahlen unter den Schädlingen, die naturgemäß bei den schwindenden natürlichen Lebensstätten neue Biotope besiedeln müssen. Ehe aber diese Umstellung vollzogen ist, haben sich in ihrem Verhalten Wandlungen ergeben, deren Ursachen wir teilweise aufdecken konnten. Doch herrscht auch in der Natur ein Wandel des Raumes und der Gemeinschaften, deren Gesetzmäßigkeiten TISCHLER (1955 b) in seiner Synökologie entwickelt hat. Sie sind es, die das phytophage und entomophage Insekt zwingen, sich fortlaufend umzustellen. Dies gilt gerade für diejenigen Parasiten, deren Koinzidenz zu einem bestimmten Wirt nicht gesichert ist. Damit gewinnt die Umstimmung, die wir bei *Trichogramma* verfolgen konnten, erhöhte ökologische Bedeutung. Bestimmte Stoffe, die wir noch nicht kennen, fördern die Bevorzugung eines anderen Wirtes, wie wir im Freiland beobachten konnten. Von den *Barathra*gelegen aus wird *Pieris* befallen, obwohl diese Art nicht zu den Vorzugswirten zu rechnen ist. Wie weit hier die Nähe des neuen Wirtes oder auch Inhaltsstoffe der Wirtspflanze von Bedeutung sind, läßt sich noch nicht sagen. Die von THORPE (1939 b) beobachtete Umstimmung frischgeschlüpfter Imagines dürfte in der von UHLMANN für Trichopteren bewiesenen größeren Instinktweite jüngerer Tiere ihre Erklärung finden. Damit bestätigen diese Ergebnisse die Hypothese von SEIFERT (1948), nach der diese Relation zwischen physiologischem Alter und Plastizität der Instinkthandlungen von allgemeiner Gültigkeit sind.

Die vorliegenden Ergebnisse haben uns gezeigt, daß sich die Nahrungs- und Wirtepräferenzen parasitärer Insekten mit dem Wandel der Umweltbedingungen — wenn auch häufig unmerklich — verändern können. Fraßgewohnheiten polyphager Insekten können allein schon zur Immunität oder, besser gesagt, Unempfindlichkeit gegen ihre Parasiten führen, da die Nahrung den Chemismus des Wirtes verändert. Damit verliert in vielen Fällen der Wirt seine Attraktivwirkung auf die Imago des Parasiten oder bietet seinen Jugendstadien keine ausreichenden Entwicklungsmöglichkeiten mehr. Da wir über diese ernährungsphysiologisch bedingten Unterschiede der Wirtseignung bisher nur wenig wissen, sei die Bitte an unsere Sammler gerichtet, bei Parasitenzuchten von Entomophagen stets auch auf die Futterpflanze des Wirtes zu achten. Sowohl die Widerstandsfähigkeit des Insekts gegen ungünstige Umweltfaktoren als auch das zeitliche Auftreten in der Biocönose kann sich mit der Nährpflanze ändern. Die mit dem Wirtswechsel verbundenen Verhaltensänderungen können zu physiologischen Varianten führen, die allgemein als „ökologische Rassen“ angesehen wurden. Es muß daher angestrebt werden, diese Formen nur dann als Rassen zu bezeichnen, wenn der genetische Nachweis erbracht wurde. Nur zu leicht wird mit dem Deus ex machina der Mutation gerechnet, da die Plastizität der Verhaltensänderungen der Insekten unterschätzt wurde.

Neuere Ergebnisse entwicklungsphysiologischer Forschung haben die Veränderlichkeit von Vorgängen innerhalb der Zelle unter dem Einfluß ökologischer Faktoren zeigen können, die letzten Endes Verschiebungen oder Veränderungen im Gengefüge zur Folge haben. Uns mag es zunächst genügen, daß Umwelts-

bedingungen bei konstanter Einwirkung über das Verhalten der Insekten zur Einleitung dieser Prozesse führen können. Mehr noch als morphologische Merkmale sind physiologische Vorgänge und das Verhalten der Organismen Wandlungen unterworfen, die durch Umweltsbedingungen ausgelöst werden. Die Biocönose ist daher eine Realität, die kausalanalytisch untersucht werden kann, wie in diesem Überblick über das spezifisch parasitäre Verhalten der Insekten gezeigt werden konnte.

Literatur:

- ARENZ, B., (1951): Weitere Ergebnisse über die Resistenz der Kartoffel gegen die Pflirsichblattlaus. Z. Pflanzenbau u. Pflz.-schutz 2, 63—67.
- BREMER, H., (1950): Zur Rassenfrage bei *Pegomyia hyoscyami* Pz. Z. Pflz.krankh. u. Pflz.-schutz 57, 415-416.
- BUHR, H., (1956): Probleme der Kartoffelkäferresistenzzüchtung. Pflz.schutz-Kongreß Berlin 11.—16. 7. 1955, 105—130.
- BURLA, H., (1955): The order of attraction of *Drosophila* species to cut palm trees. Ecology 36, 153—155.
- DETHIER, v. G., (1947): Chemical Insect Attractants and Repellents. The Blakiston Company Philadelphia-Toronto, 289 S.
- DUNNAN, E. W. and CLARK, J. C. (1941): Cotton aphid multiplication following treatment with calcium Arsenate. Journ. econ. Ent. 34, 587—588.
- EHRENHARDT, H., (1953): Über den Einfluß von Temperatur und Futterpflanze auf die Entwicklung von *Hyphantria cunea* DRURY. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzdienst Braunsch. 5, 145—150.
- EVANS, A. C., (1938): Physiological relationships between insects and their host plant I. The effect of the chemical composition of the plant on reproduction and production of winged forms in *Brevicoryne brassicae* L. (Aphididae). Ann. appl. Biol. 25, 558—572.
- FENNAH, R. G., (1953): Some aspects of the food-problem of Homoptera in the humid areas of the Neotropical Region. Proc. 9th Intern. Congr. Entomol. 2, 260—265.
- FEY, F., (1954): Beiträge zur Biologie der canthariphilen Insekten. Beitr. Ent. 4, N. 2, 180—187.
- FLANDERS, S. E., (1943): Abortive development on parasites Hymenoptera reduced by the food of the insect host. J. econ. Ent. 35, 834—835.
- , (1947): Elements of host discovery exemplified by parasitic Hymenoptera. Ecology 28, 299—309.
- FREY, W., (1949): Frißt *Athalia colibri* CHRIST an Zucker- u. Runkelrüben? Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 1, 84—85.
- GÖRNITZ, K., (1956): Weitere Untersuchungen über Insekten-Attraktivstoffe aus Cruciferen. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) N. F. Jg. 10, H. 7, 137—147.
- JERMY, T., (1956): Zönologie und angewandte Entomologie. Pflanzenschutz-Kongreß Berlin 11.—16. 7. 1955, 39—46.
- KANUNGO, K., (1955): Effect of superparasitism on sex-ratio and mortality. Current Sci. 24, 59—60.
- KOVAČEVIČ, Ž., (1956): Die Nahrungswahl und das Auftreten der Pflanzenschädlinge. Anz. Schädlingkunde 29, 97—101.
- KRISHNAMURTI, B., (1940): *Trichogramma minutum* RILEY, in Relation to *Sitotroga cerealella* OL. in Mysore. Current Sci. Vol. IX, 544.

- MAYER, ARNOLD, (1940): Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Nonnenraupen (*Lymantria monacha* L.) Z. angew. Ent. 27, 158—449.
- MAYER, K., (1955 a): Der Parasitismus der Heleiden. Z. angew. Zool. 95—107.
- , (1955 b): Gurkenschäden durch Dipterenlarven. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutz. (Braunschweig) 7, 149—150.
- , (1955 c): Der Massenwechsel der Rübsenblattwespe *Athalia rosae* L. (*colibri* CHRIST.). Verhdlg. Deutsch. Ges. angew. Ent. a. d. 13. Mitgl.-Versammlg., 103—109.
- MENZEL, A., (1855): Über den Afterraupenfraß der Kohl- oder Weißrübenblattwespe (*Athalia centifoliae*) und über Blattwespen überhaupt, mit besonderer Rücksicht auf Gartenkultur und Landbau. Verlag Hanke, Zürich, 19 S.
- NARAYANAN, E. S. and SUBBA RAO, B. R., (1955): Studies in Insect parasitism. I—III. The effect of different hosts on the physiology, on the development and behaviour and on the sex-ratio of *Microbracon gelechia* ASHMEAD (Hymenoptera: Braconidae). Beitr. Entomol. 5, 36—60.
- PICARD, F., (000): Contribution à l'étude des Parasites de *Pieris brassicae* L. Bull. Biol. France et Belg. 66, 54—130.
- QUEDNAU, W., (1955): Über einige neue *Trichogramma*-Wirte und ihre Stellung im Wirt-Parasit-Verhältnis. Ein Beitrag zur Analyse des Parasitismus bei Schlupfwespen. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutz. (Braunschweig) 7, 145—148.
- , (1956 a): Die biologischen Kriterien zur Unterscheidung von *Trichogramma*-Arten. Z. Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz 63, 333—344.
- , (1956 b): Der vollständige Parasitismus bei *Trichogramma* als biologisches Phänomen. Z. Parasitenkunde 17, 360—364.
- SEIFFERT, R., (1948): Zur Analyse des Instinkt Begriffes. Forsch. u. Fortschritte 24, 264 bis 267.
- SIMMONDS, F. J., (1944): The propagation of insect parasites on unnatural hosts. Bull. ent. Res. 35, 219—226.
- THORPE, W. H., (1939 a): Further studies on preimaginal olfactory conditioning in insects. Proc. Roy. Soc. London, B. 127, 427—433.
- , (1939 b): On the occurrence of the male of *Nemeritis canescens* GRAV. (Ichneumonidae, Ophioninae) in Britain. Proc. Roy. Soc. London, A, 14, 47.
- THORPE, W. H. and CAUDLE, H. B., (1938): A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plant of their host. Parasitology Vol. XXX, 523—528.
- THORPE, W. H. and JONES, F. G. W., (1937): Olfactory Conditioning in an Parasitic Insect and its Relation to the Problem of Host Selection. Proc. Roy. Soc. B, 12, 56—81.
- TISCHLER, W., (1955): Ist der Begriff „Kultursteppe“ in Mitteleuropa berechtigt? Forsch. u. Fortschritte 29, 353—356.
- , (1955 b): Synökologie der Landtiere. Fischer, Stuttgart 414 S.
- VÖLK, J., (1951): Beobachtungen über das Auftreten virusübertragender Blattläuse an Kartoffelpflanzen in Abhängigkeit von der Düngung. Mitt. Biol. Zentral-Anstalt Berlin-Dahlem, 70, 69—72.
- WEBER, H., (1942): Der gegenwärtige Stand der deutschen ökologischen Forschung an Beispielen aus der Ökologie der Tiere aufgezeigt. Forsch. u. Fortschritte 18, 124—128.
- WIRTH, W. W., (1956): The biting midges ectoparasitic on blister beetles. Ent. Soc. Washington, 58, 15—23.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [100_Jahre](#)

Autor(en)/Author(s): Mayer Karl

Artikel/Article: [Der Einfluß ökologischer Faktoren auf das parasitäre Verhalten von Insekten 122-134](#)