

Beobachtungen über den Voltinismus der Gemeinen Kiefern-
Buschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym., Diprionidae)
und ihrer Parasiten anlässlich einer Gradation in der Südheide bei Celle
in den Jahren 1976–1978

Otto Eichhorn*

Abstract

Observations on the voltinism of the common pine sawfly *Diprion pini* (L.) (Hym., Diprionidae) and their parasites during a mass outbreak near Celle (North Germany) in 1976–1978

The dynamics of a mass outbreak of the Common pine sawfly near Celle (North Germany) in 1976–1978 is reviewed. The progradation phase was short, with the population increasing rapidly from low levels to critical numbers of about 450 cocoons/m² on average during the winter 1976/77. This led, within 2 generations, to widespread defoliation.

Culmination- and retrogradation phases commenced in autumn 1977 and were characterized by overpopulation, food shortage, decreasing food quality and mass dying. Furthermore the breakdown of the mass outbreak that followed was partly induced and accelerated due to the loss of several flight waves of the host, resulting in a substantial prolongation of cocoon diapause. Thereby efficiency of predators, egg- and cocoon parasites increased to such an extent that sawfly populations became drastically decimated.

1 Einleitung, Material und Methode

In den Jahren 1976–1978 ereignete sich in der Südheide bei Celle (52.37°N) eine Massenvermehrung der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini*. Es handelte sich dabei um bivoltine Populationen (Tieflandökotypen) niederer Lagen (140 m S. H.). Mit freundlicher Genehmigung und tatkräftiger Unterstützung der Herren Dr. W. Altenkirch und Dr. H. Niemeyer von der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt in Göttingen, konnten wir vom Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont (Schweiz) Untersuchungen zum Voltinismus der Blattwespe und ihrer Parasiten und über die populationsdynamische Bedeutung der letzteren durchführen, über die berichtet werden soll.

Anlässlich von zwei Reisen in das Gradationsgebiet im Juni und August 1977 wurde umfangreiches Material (Gelege, Larven und Kokonstadien) aufgesammelt und in Delémont (47.22°N; 550 m S. H.) unter weitgehend naturgemäßen Bedingungen bis zum Schlüpfen der Imagines weitergezüchtet. Mit zusätzlichen Proben und Informationen versorgten uns die Göttinger Kollegen.

So wurden u. a. *D. pini*-Gelege der 1. und 2. Schlüpfwelle der 1. Generation im Juni und Anfang August und der 2. Generation Ende August gesammelt, als Ausgangsmaterial zur Feststellung von Schlüpfverlauf und Effektivität der Eiparasiten *Dipriocampe diprioni* Ferr., *Chrysonotomyia ruforum* Krausse und *Chrysonotomyia formosa* Ratz. sowie des Hyperparasiten *Tetrastichus oophagus* Otten.

* Univ.-Prof. Dr. Otto Eichhorn, Steinstraße 2/B, D-79258 Hartheim

Schlüpfverlauf und Parasitierungsraten von Wirt und Parasitengilden aus Bodenkons (Aufsammlung am 21.06.1977 und um den 20.04.1978) und aus oberirdisch angesponnenen Kokons der 2. Generation (Aufsammlung vom 7.–10.08.1977) wurden in gleicher Weise ermittelt.

Durch Zucht und Sektionen von Wirtslarven unterschiedlichen Alters (Aufsammlungen am 20. und 21. Juni, 12. Juli und 10.–12. August 1977) konnten Erkenntnisse über den Schlüpfverlauf der *D. pini*-Population Südheide und ihrer Larvenparasiten-Arten sowie über deren relative Abundanz gewonnen werden.

Als Begleitarten neben *D. pini* kamen in der Südheide vor: *Diprion similis* Htg., *Neodiprion sertifer* Geoffroy, *Gilpinia pallida* Klug, *G. frutetorum* F., *G. virens* Klug und *Macrodiprion nemoralis* Enslin. Relativ häufig waren *G. pallida* und *G. frutetorum*. Von *G. pallida* wurden Eigelege der 2. Generation analysiert, ferner wurden erwachsene Larven in einer Kiefernkultur gesammelt und in einer anderen Kokons, die in Delémont bis zum Schlüpfen der Wirte und Parasiten weitergezüchtet wurden. Erwachsene Larven von *G. frutetorum* wurden am 20.06.1977 von den unteren Ästen von ca. 80jährigen Randkiefern abgesammelt und durchgezüchtet. Sie enthielten 7 Parasitenarten.

Da außer der Kiefern-Buschhornblattwespe auch die Forleule, *Panolis flammea* Schiff., die kritische Puppendichte vielerorts erreichte oder überschritt (5 und mehr Puppen/m²), war eine chemische Bekämpfung unumgänglich. Sie wurde im Frühjahr 1977 zwischen dem 24.–28. Mai auf einer Fläche von 8.407 ha mit Dimilin gegen beide Schädlinge gleichzeitig durchgeführt und hatte vollen Erfolg.

Die Bevölkerungsentwicklung der *D. pini* im Gradationsgebiet Celle nach dem Dimilinsatz erfolgte in unbehandelten Befallsherden (ALTENKIRCH & KOLBE 1979); desgleichen die Materialsammlungen für die eigenen Untersuchungen.

2 Der Ablauf der Massenvermehrung

2.1 Progradationsphase

Der Verlauf der *D. pini*-Massenvermehrung in der Südheide in den Jahren 1976–1978 wurde von ALTENKIRCH (1977) und ALTENKIRCH & KOLBE (1979) dargestellt. Ihr Beginn wurde im Spätsommer 1976 bemerkt. Sie hatte sich – wie in vielen Fällen – bei der Puppensuche im Winter 1975/1976 nicht angekündigt. Im Herbst 1976 betrug die Nadelverluste im Durchschnitt bereits ca. 30%, die Befallsfläche belief sich laut Kartierung vom Februar 1977 auf ca. 23.000 ha. 34 Schadensflächen zwischen 15 und 1.166 ha Größe mit Restbelaubungen von 60% und weniger wurden ermittelt. Schwache Fraßschäden wurden auf mindestens 5.500 ha festgestellt, starke (Nadelverlust über 50%) auf ca. 1.100 ha.

Im Winter 1976/1977 betrug die höchste Kokondichte 1000 volle Kokons/m², bzw. 600 gesunde Weibchen/m². Im Mittel wurden 450 volle Kokons/m² geschätzt. Die Kokonparasitierung lag im Mittel bei 13%. Die Verluste durch Verpilzen oder Vertrocknen der Nymphen im Kokon nahmen bis zum Frühjahr 1977 leicht zu und betrug im Mittel 18%. Verluste durch Räuber, insbesondere durch Mäuse, beliefen sich stellenweise auf bis zu 45%.

Die Schlüpfbereitschaft der Nymphen im Winter 1976/1977 betrug im Mittel 20%, bei höherer Kokondichte (über 50/m²) nur 5–7%; entsprechend variabel fiel die erste Flugwelle im Frühjahr 1977 aus. Ihr Flug begann um den 1. Mai und dauerte etwa 10 Tage. Wegen des relativ späten Flugbeginns im Frühjahr und wegen suboptimaler Temperaturen während der Ei- und Larvenperiode gelangten 1977 nur 10% der Tiere – und zwar bezeichnenderweise überwiegend männliche – im sensiblen Larvenstadium zur

Langtagskoinzidenz und damit zur Subitanentwicklung. 90% gelang dies nicht, und sie überwinterten im Kokonstadium. Überliegende Tiere, die normalerweise im August schlüpfen und sich bei der Eiablage mit den Weibchen der zweiten Generation überlapen, wurden nicht festgestellt (vergl. auch Abb. 1).

Das Einspinnen der Tiere der 1. Flugwelle der 1. Generation zog sich über nahezu 2 Monate hin (letzte Julidekade bis Mitte September), und dies ist wohl eine Ursache für die Aufgliederung in Schlüpfwellen in den folgenden Jahren.

Der Flug der 2. Welle (mit Bodenelektoren ermittelt) begann Mitte Juni und dauerte bis in den Juli hinein. Er war deutlich schwächer als jener der Maiwelle und betrug nur etwa 20% von deren Flugintensität.

Unter den im Boden liegenden Nymphen stieg die Mortalität im Juni/Juli 1977 im Mittel auf über 70%. Hinzu kam die anhaltende Wirkung der Prädatoren (Mäuse) und eine etwa gleichbleibende Parasitierung. »Zusammen führten diese Verluste zu einem Rückgang der Dichte der überliegenden Eonymphen auf weniger als 10% der Ausgangsdichte vom Frühjahr 1977« (ALTENKIRCH & KOLBE 1979).

Um den 10. August 1977 wurde anlässlich einer Bereisung des Befallsgebietes folgendes festgestellt:

1. Es befanden sich nur noch Nachzügler der 1. Schlüpfwelle als ausgewachsene Larven auf den Kiefern.
2. Die Nachkommen der Juniwelle der 1. Generation, deren Weibchen in die Mainadeln 1977 abgelegt hatten, befanden sich im L2- und zum Teil auch L3- Stadium.
3. Die Weibchen der 2. Generation waren noch bei der Eiablage und hatten durchweg 2/3 bis 3/4 ihres Eivorrates in die diesjährigen Nadeln abgelegt.
4. Ein Vergleich der Anzahl eierlegender Weibchen der 2. Generation mit der Zahl schwärmerender Männchen ergab ein ungewöhnlich starkes Übergewicht der Männchen.
5. Die relative Populationsstärke der Schlüpfwellen 1977 wurde wie folgt geschätzt: Maiwelle : Juni–Juliwelle : 2. Generation = 4 : 1 : 6.

2.2 Kulmination und Zusammenbruch der Gradation

Der Flug der 2. Generation 1977, der den Höhepunkt der Kalamität einleitete, begann Anfang August (in den Zuchten bereits in der letzten Julidekade, Abb. 1) und war am 9.8. in vollem Gange (rund zwei Drittel der Wespen geschlüpft). Noch am 19.08. wurde starke Eiablage und Eiparasiten-Aktivität beobachtet (ALTENKIRCH & KOLBE 1979). Während der Kulmination kam es in den unbegifteten Befallsherden zu einer hohen Larvenmortalität. Im Oktober eingesammelte Afterraupen spannen im Mittel nur zu 58% Kokons, in Einzelproben starben bis zu 66% der Larven. Die Stadien in den Winterkokons unterlagen ebenfalls einer hohen Mortalität. Ihre Parasitierung war in frisch gesponnenen Kokons mit ca. 52% zunächst hoch, ging aber später im Durchschnitt auf 15% zurück. Offenbar spinnen sich die parasitierten Larven z.T. zuerst ein.

Die Mortalität der Nymphen durch Verpilzung stieg örtlich auf bis zu 75% an. Da auch eine starke Räuberwirkung einsetzte, ging die Population im Laufe des Winters 1977/78 um mindestens 80% zurück. Die wenigen überlebenden weiblichen Tiere in der Stichprobe vom März 1978 – alle im Eonymphenstadium – stellten keinerlei Gefährdung mehr dar, zumal mindestens die 1. Schlüpfwelle weitgehend ausfiel – wahrscheinlich auch die zweite –, was die Wirkung der Kokonparasiten sehr begünstigte.

Im Winter 1978/79 wurden im gesamten Gebiet maximal unter 10 Kokons/m² ermittelt. Als ein Schlüsselfaktor beim Zusammenbruch der Gradation in unbegifteten Gebieten erwiesen sich die Eiparasiten. Die Eiparasitierung im Herbst 1977 betrug nach

ALTENKIRCH & KOLBE (1979) in den Befallszentren 50–100%, in den Randgebieten maximal 40%. Eine ins Auge gefaßte chemische Bekämpfung der 2. Generation konnte daher fallengelassen werden.

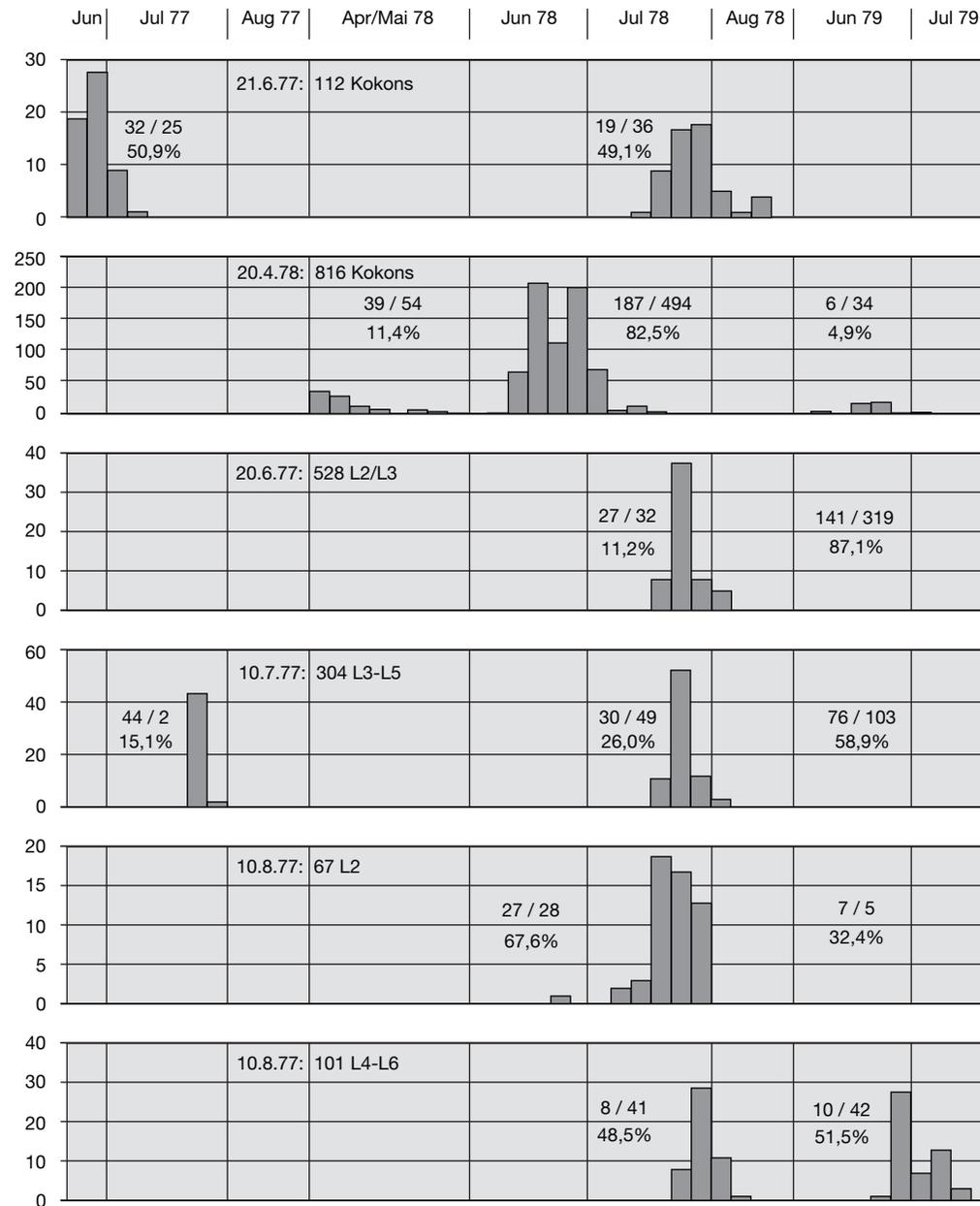


Abb. 1: Schlüpfverlauf von *D. pini* (Herkunft Südheide) aus Kokons und aus Larven unterschiedlicher Stadien (L2-L6) und Sammelzeitpunkte (Erklärung im Text)

3 Der Schlüpfverlauf von *Diprion pini*

3.1 Methode der Darstellung

In der Abb. 1 ist der Schlüpfverlauf der *D. pini* in der Südheide grafisch dargestellt und zwar aus Kokons der 1. Generation (Sammeldatum 21.6.77 und 20.4.78) und der 2. Generation (Sammeldatum 7.–12.8.77), ferner aus Larvenaufsammlungen unterschiedlicher Stadien vom 20. und 21. Juni, 10.–12. Juli und 10.–12. August 1977.

Zur Methode der Darstellung: Jahrgangsweise wurde die Schlüpftrate in den Monaten des Schlüpfens in 5-Tageperioden dargestellt. Die absolute Anzahl geschlüpfter Imagines pro Schlüpfwelle wird angegeben, desgleichen die Geschlechterrate und die Prozentsätze geschlüpfter Tiere [Beispiel für die Schreibweise: 32/25 (50,9%)–die erste Zahl steht für die Männchen, die zweite für die Weibchen. Die Prozentangabe betrifft die Anzahl geschlüpfter Tiere (hier 32 ♂♂ + 25 ♀♀ = 57 Blattwespen = 50,9% von insgesamt vorhandenen 112 Kokons der 1. Probe vom 21.6.1977)].

3.2 Schlüpfverlauf aus Kokonaufsammlungen (Abb. 1: Fig. 1–2)

Aus den am 21. Juni 1977 ausgegrabenen Kokons schlüpften die Imagines in 2 ungefähr gleich starken, kompakten Schlüpfwellen innerhalb von 2 Jahren. 1977 lag der Schlüpf-schwerpunkt in der letzten Junidekade, mit Schlüpfende Anfang Juli; die (Ende) Juli–Augustwelle fiel aus. 1978 fielen die ersten zwei Schlüpfwellen aus, und es entstand nur eine Juli–Augustwelle mit Schlüpf-schwerpunkt in der zweiten Julihälfte (Abb. 1: Fig. 1). Die April–Mai-Schlüpfwelle wurde 1977 wegen des späten Sammeltermins nicht erfaßt.

Anders das Schlüpfmuster der Individuen aus den Kokons vom 20.4.78. Sie bildeten 1978 eine relativ schwache April–Maiwelle und eine sehr starke Welle im Juni (Schwerpunkt 2. Monatshälfte). Vereinzelt schlüpften Tiere bis um den 20. Juli. Nur 4,9% der Tiere lagen nach 1979 über und schlüpften schwerpunktmäßig in der Zeit vom 16.–25. Juni (Abb. 1: Fig. 2). Das »verzettelte Schlüpfmuster« erklärt sich mit der unterschiedlichen Herkunft der Tiere (Subitanentwickler und 1–2 Jahre überliegend) in den Kokons vom Frühjahr 1978.

Aus den oberirdisch angesponnenen Kokons der 2. Generation von 1977 (1291 Kokons: gesammelt 7.–10.8.) schlüpften 30% der *D. pini*-Imagines in der Zeit vom 8.–14. August und 70% waren bereits vorher geschlüpft, vermutlich um die Monatswende Juli/August.

3.3 Schlüpfverlauf aus Larvenzuchten (Abb. 1: Fig. 3–6)

Die Larvensammlungen von Juni bis August 1977 (Zucht in Delémont bis zum Einspinnen) lieferten im Jahr 1978 alle in der 2. Julihälfte eine kompakte Schlüpfwelle. Eine geringe Anzahl der Imagines schlüpfte noch Anfang August (Abb. 1: Fig. 3–6). Bemerkenswert ist, daß bei allen Sammeldaten die April–Maiwelle und die Juniwelle ausfielen. Der Prozentsatz der Tiere, die ein Jahr nach dem Fraßjahr schlüpften, nahm von 11,2% bei der Juni-Probe auf 67,6% bei der Augustprobe zu. Hier zeigt sich das von K.-L. Pausch (mündl. Mitt.) gefundene Phänomen, wonach die Individuen, welche die Langtagskoinzidenz am knappsten verfehlen–am längsten überliegen. Die übrigen Tiere schlüpften erst 1979. Ihr genauer Schlüpfverlauf konnte nicht registriert werden (die Auszählung der geschlüpften Imagines erfolgte erst am 4.12.1979), mit Ausnahme der am 10.8.77 gesammelten Altlarvenprobe. Anfang Mai 1979 befanden sich die Tiere

dieser Probe noch im Eonymphenstadium. Es ist daher anzunehmen, daß alle Populationen in kompakten Schlüpfwellen im Juni/Juli 1979 geschlüpft sind, wie es für die Altlarvenproben vom 10.8.77 dokumentiert werden konnte (Abb. 1: Fig. 6). Bei dieser Population handelte es sich übrigens um Nachzügler der April–Maiwelle der 1. Generation, also um Tiere, welche die Langtagskoinzidenz im sensiblen Stadium verfehlten und damit die Subitanentwicklung zur 2. Generation 1977. Die hohe Weibchen-Rate von 83,7% ist ein Hinweis darauf und zeigt, daß dies mehr Männchen gelang, weil sie ein Larvenstadium weniger haben als die Weibchen.

Aus der Altlarvenprobe (L3–L5), die Anfang Juli 1977 in der Südheide aufgesammelt wurde, wurden bei der Ankunft in Delémont 46 Kokons isoliert. Aus diesen schlüpften Ende Juli 44 Männchen und 2 Weibchen. Die hohe Männchen-Rate von 95,7% erklärt sich aus dem oben Gesagten (Abb. 1: Fig. 4).

4 Schlüpfverlauf und Effektivität der Parasitengilden von *Diprion pini*

4.1 Eiparasiten

Der Schlüpfverlauf und die relativen Abundanzen der Eiparasitenarten aller Schlüpfwellen der Blattwespe zeigen artspezifische Unterschiede (Abb. 2 u. 3; Tab. 1).

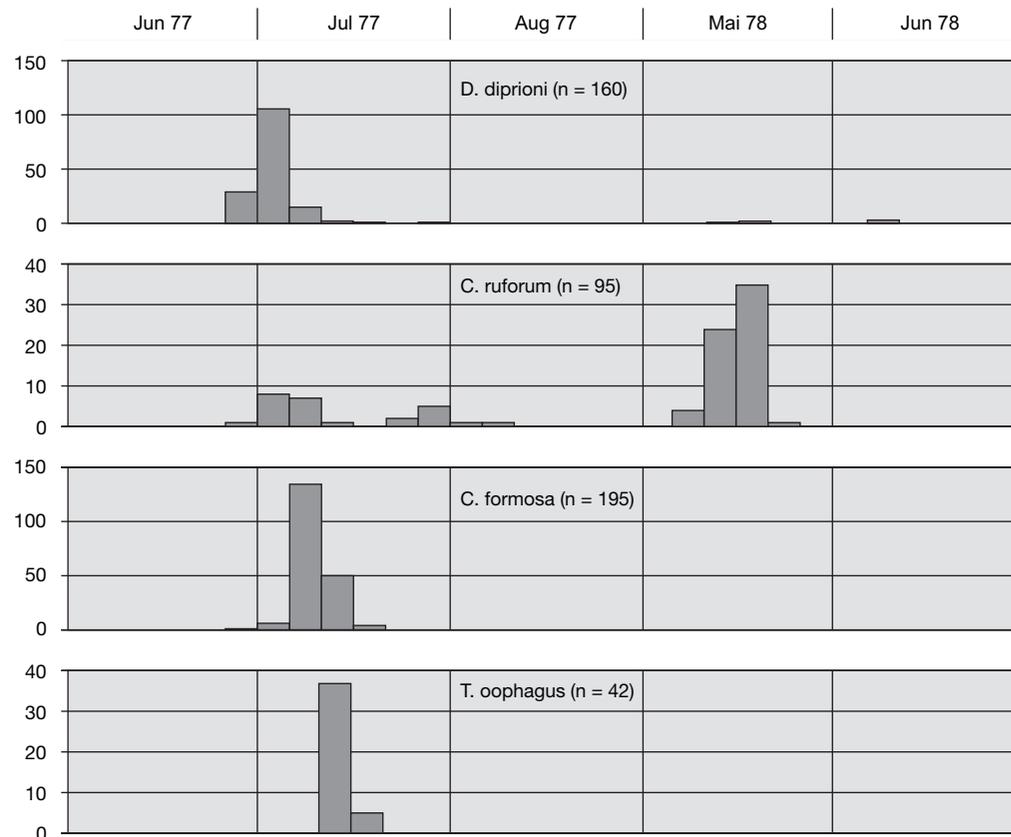


Abb. 2: Schlüpfmuster der Eiparasiten von *D. pini* während der Gradation in der Südheide bei Celle in den Jahren 1977 und 1978:

a) Gelegesammlung 20./21. Juni 1977, 1. Generation, 1. Schlüpfwelle;

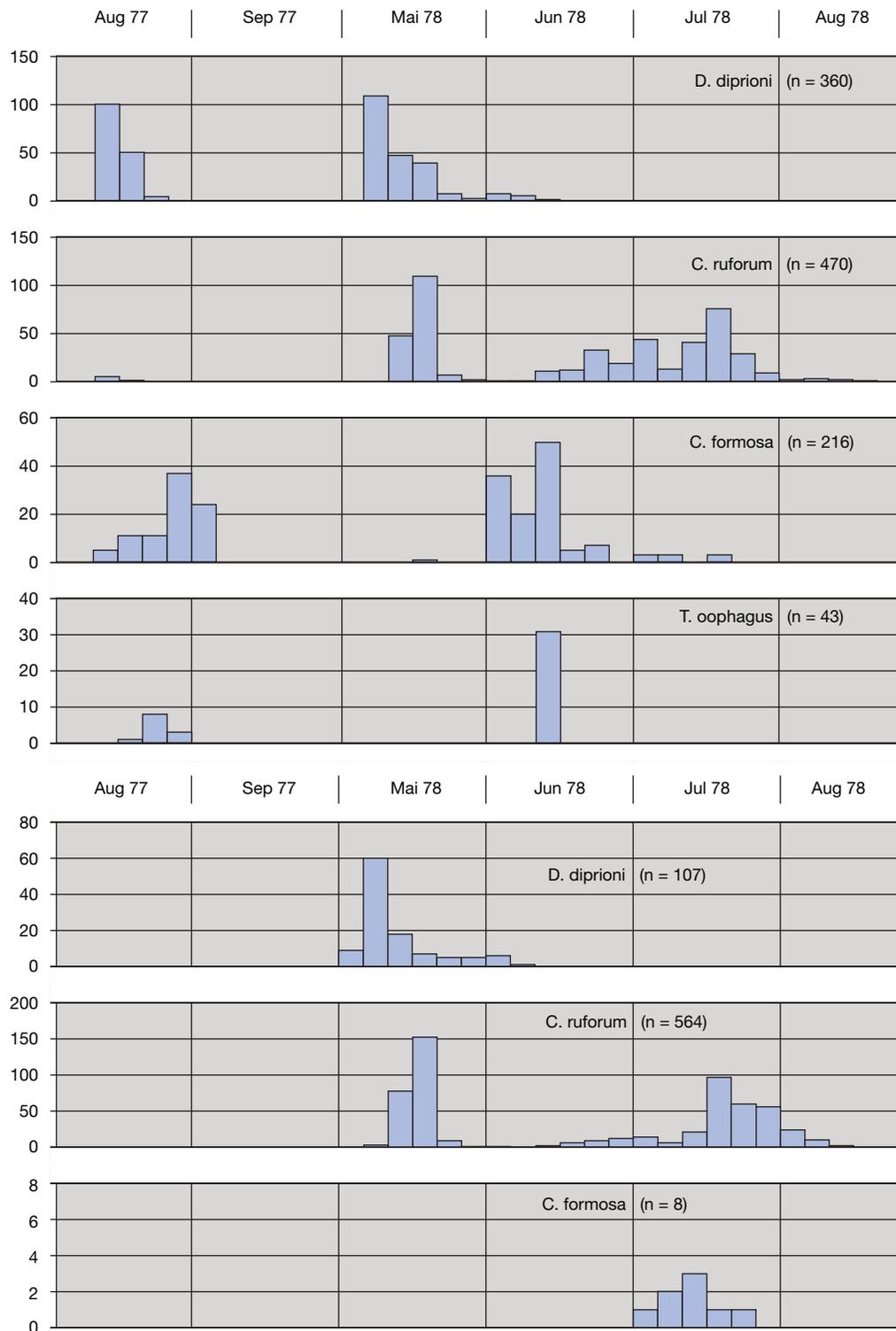


Abb. 2: Schlüpfmuster der Eiparasiten von *D. pini* während der Gradation in der Südheide bei Celle in den Jahren 1977 und 1978:

- b) Gelegesammlung 07./09. Aug 1977, 1. Generation, 2. Schlüpfwelle
 c) Gelegesammlung 30. August 1977, 2. Generation

4.1.1 Gelege der Mai-Schlüpfwelle der *D. pini*

Aus den Gelegen der Mai-Schlüpfwelle der *D. pini* (Sammlung 20./21. Juni 1977) schlüpften 32,5% *Dipriocampe diprioni* Ferr., 19,3% *Chrysonotomyia* (= *Achrysocharella*) *ruforum* Krausse, 39,6% *Chrysonotomyia formosa* Westw. (= *A. ovulorum* Ratz.) und 8,6% *Tetrastichus oophagus* Ott (Tab. 1).

Die Überliegerrate in das Jahr 1978 betrug bei *D. diprioni* 2,0%, bei *C. ruforum* 67,1% und bei *C. formosa* und *T. oophagus* 0%. Über zwei Drittel der *C. ruforum* schlüpften erst im Mai 1978, knapp ein Drittel aber subitan 1977 und zwar in zwei Schlüpfwellen Anfang Juli und Ende Juli/Anfang August (Abb. 2a). *C. ruforum* zeigt demnach eine bemerkenswerte Synchronisation mit dem Schlüpfverlauf des Wirtes, und das ist ein Grund für die hohe Effektivität dieser Art.

4.1.2 Gelege der Juni-Welle der *D. pini*

In Gelegen der Juniwelle von *D. pini* (Sammlung 7./8. August 1977) betrug die relative Parasitierung der Eiparasiten-Arten: *D. diprioni* 33,1%, *C. ruforum* 43,2%, *C. formosa* 19,8% und *T. oophagus* 3,9% (Tab. 1). Bei allen Arten schlüpfte das Gros der Tiere erst 1978 (Abb. 2b) und zwar bei *C. ruforum* in einer ausgeprägten Welle Mitte Mai und einer zweiten im Juni / Juli, wieder in guter Anpassung an den Wirt. Im Schlüpfmuster von *T. oophagus* spiegelt sich seine hyperparasitische Lebensweise wider (Abb. 2b).

4.1.3 Gelege der 2. Generation der *D. pini*

In Gelegen der 2. Generation der Blattwespe (Sammlung 30. August 1977) war *D. diprioni* nur noch mit 15,7% vertreten, *C. ruforum* aber mit 83,1%. Auf *C. formosa* entfielen 1,2%; der Hyperparasit kam nicht mehr vor (Tab. 1).

Die Tiere der 3 primären Eiparasiten-Arten schlüpften alle erst im Jahre 1978 und zwar die von *D. diprioni* im Mai, *C. ruforum* bildete eine schwache Mai- und eine starke Juli-Schlüpfwelle aus und beweist auch hier eine gute Synchronisation mit dem Wirt. Die wenigen Tier von *C. formosa* schlüpften im Juli (Abb. 2c).

Alles in allem nahm in der Südheide die relative Abundanz bei den 3 primären Eiparasiten-Arten von der ersten Schlüpfwelle des Wirtes bis zur 2. Generation bei *D. diprioni* und *C. formosa* beträchtlich ab und bei *C. ruforum* auf das über Vierfache zu. *C. ruforum* erzielte die höchste Wirksamkeit bei Gelegen der 2. Generation der Blattwespe von Ende Juli/Anfang August. Zu diesem Zeitpunkt schlüpfen auch viele Imagines aus früheren Schlüpfwellen des Wirtes (Abb. 1), und das erklärt die allgemein hohe Effektivität von *C. ruforum* in der Kulminationsphase von Massenvermehrungen der bivoltinen Form der *D. pini* (Tab. 1).

Tab.1: Relative Abundanzen der Eiparasiten-Arten von *D. pini* während einer Gradation in der Südheide im Jahre 1977.

| | <i>D. diprioni</i> | | <i>C. ruforum</i> | | <i>C. formosa</i> | | <i>T. oophagus</i> | |
|---------------|--------------------|------|-------------------|------|-------------------|------|--------------------|-----|
| | n | % | n | % | n | % | n | % |
| 1. Generation | | | | | | | | |
| 1. Welle: | 160 | 32,5 | 95 | 19,3 | 195 | 39,6 | 42 | 8,6 |
| 2. Welle: | 360 | 33,1 | 470 | 43,2 | 216 | 19,8 | 43 | 3,9 |
| 2. Generation | 107 | 15,7 | 564 | 83,1 | 8 | 1,2 | – | – |

Es ist bemerkenswert, daß *C. ruforum*, nach Untersuchungen von HELLRIGL (1994, 1997) in Südtirol, auch bei univoltinen spätaktiven Gebirgsformen von *D. pini*, deren Erscheinungs- und Eiablagezeit im Juli jener der 2. Generation bivoltiner Tieflandpopulationen von *D. pini* entspricht, eine dominierende Rolle als Eiparasit zukommt.

Im Südtiroler Eisacktal hatte im Sommer 1990 eine Analyse von 848 Einadeln von 49 Triebgelegen (*Pinus sylvestris*) von *D. pini* aus Feldthurns (800 m) ergeben, daß von den 8467 vorhandenen Eiern 4479 Eier (52,9%) zugrunde gegangen waren; davon 3557 Eier (42% aller Eier) durch Parasitierung und/oder Vertrocknung. Davon entfielen 2090 Eier (46,7% Mortalitätsanteil, 24,7% der abgelegten Eier) auf Parasitierung durch *C. ruforum* (= schwarze Eier). Dabei war bei den in der 1. Julihälfte abgelegten *D. pini*-Eiern die Eimortalität durch *C. ruforum* weit höher gewesen (36,8% der abgelegten Eier, bzw. 52,3% der abgestorbenen Eier) als in der 2. Julihälfte (mit 18,7% bzw. 40,8%) und der 1. Augusthälfte (mit 18,3% bzw. 43,6%). Hingegen traten die Eiparasiten *D. diprioni* (braun gefärbte Eier) und *C. formosa* (rötlichgelb gefärbte Eier) in Südtirol im Juli/August 1990 ungleich seltener auf (HELLRIGL 1994, 1997 und persönl. Mitt.).

4.1.4 Effektivität der Eiparasiten-Arten

4.1.4.1 1. Generation Mai-Schlüpfwelle

Die Eiparasitierung der 1. Schlüpfwelle von *D. pini* des Jahres 1977 war nach ALTENKIRCH & KOLBE (1979) im Durchschnitt sehr gering.

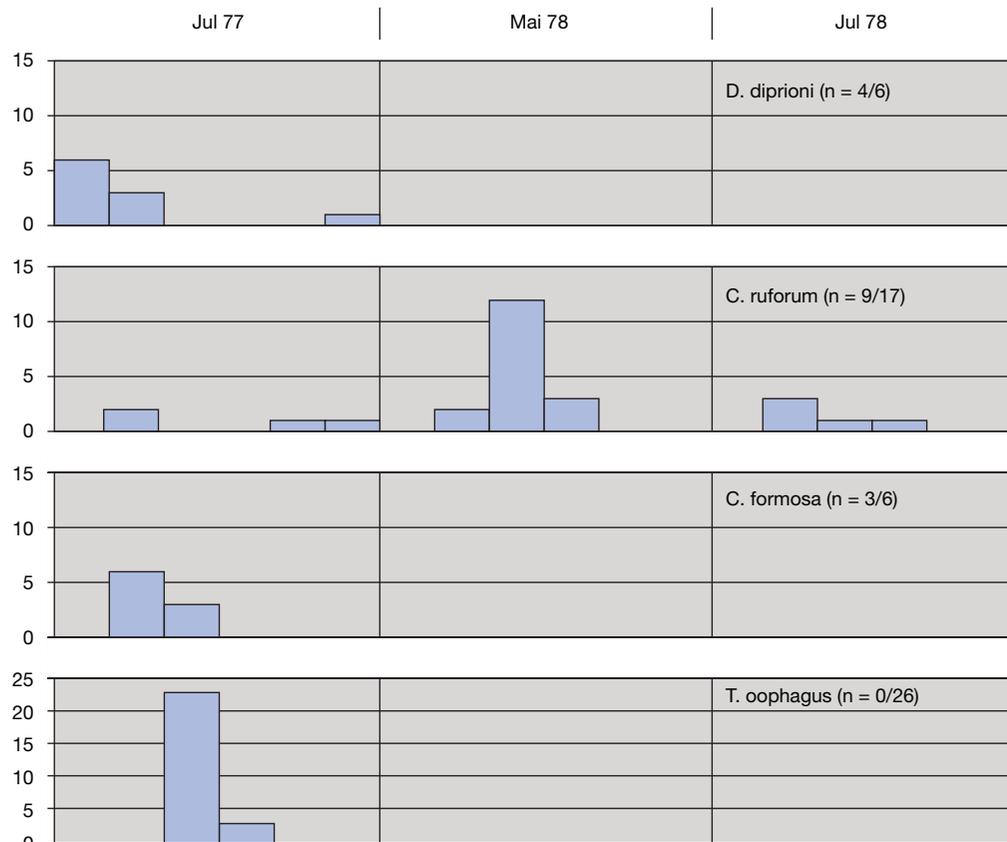


Abb. 3: Schlüpfverlauf der 4 Eiparasiten-Arten eines Geleges von *D. pini* vom 20.06.1977 im Befallsgebiet Südheide.

Eigene Zucht- und Sektionsbefunde von 286 Nadeln mit 4025 Eiern der Blattwespe (entsprechend ca. 30–50 Gelegen), die im Befallsherd Schwarmstedt am 20.–21. Juni gesammelt wurden, ergaben eine durchschnittliche Parasitierung von 6,6%.

Die Analyse eines starken Einzelgeleges mit 140 *D. pini*-Eiern in 12 Nadeln, ergab eine Parasitierung von 58,6% (71 geschlüpfte und 11 tote Parasiten). Ein Sektionsbefund Ende Juli 1977 ergab, daß von *D. pini* nur 25 (L1) geschlüpft waren, weitere 2 L1 waren tot und 20 Eier verharzt. Der Befund zeigte weiters, daß *Dipriocampe diprioni* ursprünglich 66 von 140 *D. pini*-Eiern parasitiert hatte, wie an der braunen Farbe der Eier zu erkennen war. Es schlüpften aber nur 10 Imagines dieser Art und 11 Larven, Puppen und Imagines starben ab (7 Eier waren verharzt). Das Gros der *D. diprioni* (nämlich 38 parasitierte Eier) wurde hyperparasitiert, und zwar nicht nur von dem obligatorischen Hyperparasiten *T. oophagus* (26), sondern auch von *C. formosa* (9) und *C. ruforum* (3).

In Abb. 3 ist der Schlüpfverlauf der 71 Parasiten dargestellt.

Von *D. diprioni*, *C. formosa* und *T. oophagus* schlüpften alle Individuen im Jahr 1977, von *C. ruforum* (schwarze Eier) nur 4 von 26. 85% lagen nach 1978 über und schlüpften in 2 Wellen: Mitte Mai und im Juli, gut synchronisiert mit dem Wirt (Abb. 3).

4.1.4.2 1. Generation: Juni-Schlüpfwelle

Die Parasitierung der Eier der Juni-Schlüpfwelle von *D. pini* kann an Hand der Analyse von 17 Gelegen nur kalkuliert werden: Aus den 17 Gelegen schlüpften 774 Eiparasiten (1–91 pro Gelege, nach Schlüpföchern identifiziert). Unter der Annahme, daß ein Gelege im Mittel 100 Eier von *D. pini* enthielt (= total 1700 Eier), ergäbe sich eine durchschnittliche Parasitierung von ungefähr 45%.

4.1.4.3 2. Generation: (August-Schlüpfwelle)

Die Eiparasitierung der 2. Generation im Herbst 1977 betrug nach ALTENKIRCH & KOLBE (1979) in 2 Befallszentren 80–100% bzw. 50–80%, nach den Rändern dieser Befallszentren zu aber nur 14–40% bzw. 1–14%.

Eine Untersuchung von 208 Nadeln mit 2200 *D. pini*-Eiern ergaben eine durchschnittliche Parasitierung von 12,7%. Bei der abschließenden Sektion wurden 67 Fluglöcher aus braunen Eiern (*D. diprioni*) und 212 aus schwarzen Eiern (*C. ruforum*) festgestellt. Abgefangen und identifiziert wurden aber nur 64 *D. diprioni* und 209 *C. ruforum*. Von jeder Art wurden daher nur 3 Individuen beim Schlüpfen nicht erfaßt.

Trotz beträchtlicher Variation der Parasitierungsraten in den Flugwellen der 1. und 2. Generation von *D. pini*, zeigte sich auch in der Südheide, daß die Eiparasiten »verzögert dichteabhängig« agieren, daß ihre Parasitierung mit dem Fortschreiten der Gradation ansteigt, und daß sie offensichtlich eine Schlüsselrolle beim Zusammenbruch der Gradationen spielen (EICHHORN 1982, SHAROV 1983 u. 1993, HELLRIGL 1994 u. 1997).

In Südtirol (Feldthurns, 800 m) hatte im Herbst 1990 eine Analyse von 43 Triebgelegen von *D. pini* mit insgesamt 7368 Eiern ergeben, daß die Eiparasitierung einen entscheidenden Einfluß auf das Absterben oder Weiterkommen der an den Trieben gemeinsam fressenden Larven hat, und zwar auch dann, wenn diese Eiparasitierung – absolut gesehen – nicht einmal besonders hoch erscheint (HELLRIGL 1994, 1997).

Der Befund ergab, daß bei nur 21 (von 43) Triebgelegen mit 3843 Eiern ein Teil der Larven (rd. 14% der abgelegten Eier) bis zur Kokonbildung gelangt war, hingegen bei 22 Gelegen mit 3525 Eiern keine (d.h. alle Larvenkolonien starben vorzeitig ab: L1–L4).

Im ersten Falle hatte die Eimortalität insgesamt 40% (von 3,0–75,6%) betragen, davon 19–30% auf Eiparasitierung zurückzuführen; im zweiten Falle der vorzeitig abgestorbenen Larvenkolonien, hatte die Eimortalität hingegen 71,5% (23,8–95,9% bei den einzelnen Gelegen) betragen, davon schätzungsweise 34–60% auf Eiparasitierung zurückzuführen. Somit kann auch relativ niedrige Eiparasitierung, durch Minderung des Sozietätsgefüges der gesellig fressenden Blattwespenlarven, fatale Auswirkungen haben. Die Schlüsselrolle die der Eimortalität – und somit den Eiparasiten, durch welche sie zur Hauptsache verursacht wird – zukommt, ist durch folgendes Ergebnis verdeutlicht: Von den abgelegten 7368 Eiern bis zur Kokonbildung der überlebenden Larven betrug die Gesamtmortalität 92,9%; davon entfielen auf Eimortalität 55,0%, auf die Mortalität der Eilarven 29,8% und auf die Mortalität aller übrigen fressenden Larvenstadien nur 8,1% (HELLRIGL 1994, 1997 Tab.2; und persönl. Mitt.).

4.1.5 Sexualraten der Eiparasiten

Die Geschlechterraten der Eiparasiten-Arten der Kiefern-Buschhornblattwespe anlässlich der Gradation in der Südheide sind in Tab. 2 zusammengestellt. In allen Generationen und Schlüpfwellen der *D. pini* erzeugten die Eiparasiten-Arten mehr Weibchen als Männchen, beim Hauptparasiten *Chrysonotomyia ruforum* betrug die Weibchenrate knapp zwei Drittel. Der Hyperparasit *Tetrastichus oophagus* ist parthenogenetisch.

Tab. 2: Sexualraten der Eiparasiten-Arten von *D. pini* in der Südheide im Jahr 1977

| | 1. Gen: 1. Welle 20./21. Juni | | | | 1. Gen: 2. Welle 7./8. August | | | | 2. Generation 30. August | | | | Total | | | |
|--------------------|----------------------------------|-----|-----|-------|----------------------------------|-----|-----|-------|-----------------------------|-----|-----|------|-------|-----|-----|-------|
| | ♂ | (?) | ♀ | %♀ | ♂ | (?) | ♀ | %♀ | ♂ | (?) | ♀ | %♀ | ♂ | (?) | ♀ | %♀ |
| <i>D. diprioni</i> | 75 | (1) | 84 | 52,8 | 148 | (–) | 212 | 58,9 | 44 | (–) | 63 | 58,9 | 267 | (1) | 359 | 57,3 |
| <i>C. ruforum</i> | 36 | (1) | 58 | 61,7 | 207 | (3) | 260 | 55,7 | 152 | (3) | 409 | 72,9 | 395 | (7) | 727 | 64,8 |
| <i>C. formosa</i> | 40 | (–) | 155 | 79,5 | 64 | (6) | 146 | 69,5 | 1 | (–) | 7 | 87,5 | 105 | (6) | 308 | 74,6 |
| <i>T. oophagus</i> | – | (–) | 42 | 100,0 | – | (–) | 43 | 100,0 | – | (–) | – | 0,0 | – | (–) | 85 | 100,0 |

4.2 Die Larven- und Kokonparasitierung in *D. pini*-Kokons der 2. Generation

Die Larvenparasiten der Kiefern-Buschhornblattwespe erfaßt man am vollständigsten, wenn man frischgespinnene Kokons aufsammelt. Je länger man damit wartet, um so höher steigt die Rate der Kokonparasiten, die in vielen Fällen die Larvenparasiten ausschalten. Dann ist allenfalls noch durch sorgfältiges Sezieren festzustellen, ob ein Larvenparasit eliminiert wurde. Selbst dessen Artzugehörigkeit ist in den meisten Fällen an den Parasitenresten noch feststellbar (EICHHORN 1981). Die Ermittlung der Schlüpfprozentparasitierung durch Zucht, gibt nur ein ungenaues Ergebnis über die ursprüngliche Effektivität der Larvenparasiten.

Im Massenvermehrungsgebiet in der Südheide wurden vom 7.–10.8.1977 in den Lokaltäten Jeversen und Marklendorf oberirdische, d.h. an Zweigen, Stämmen, Gräsern etc. angespinnene Kokons der 2. Generation gesammelt. Von diesen wurden knapp 55% in Einzelzucht (= 1–4 Kokons pro Zuchtglas) genommen, der Rest in Massenzucht. Nach Ende der Schlüpfperiode wurden alle Kokons seziiert. Zum Zeitpunkt der Kokonaufsammlung hatten die Larven der Tachine *Drino inconspicua* zu 96% die Blattwespenkokons verlassen, alle anderen Parasiten befanden sich noch in den Wirtskokons.

4.2.1 Lokalität Jeversen

Aus 3,0% der insgesamt 1172 *D. pini*-Kokons schlüpften bis zum 19. August Männchen und Weibchen von *D. pini*, 0,5% waren geräubert, 7,5% enthielten tote Stadien (von diesen ist nicht bekannt, ob sie parasitiert waren oder nicht) und 89% erwiesen sich als parasitiert. Das Schlüpfen der Parasiten dauerte bis Mitte September. Von den Parasiten entfielen 44,8% auf die Ichneumonidae, 32,2% auf die larvenparasitischen Tachinidae und 23% auf die kokonparasitischen Chalcidoidea (Tab. 3). Insgesamt wurden 21 Parasiten-Arten (davon 5 Larvenparasiten) gezogen, deren relative Anteile an der Gesamtparasitierung aus Tabelle 3 ersichtlich ist.

Itoplectis alternans, die Vertreter des *Gelis-Hemiteles*-Komplexes (einschließlich *Mastrus castaneus*) und alle Chalcidoidea-Arten kommen sowohl primär als auch als Hyperparasiten vor.

4.2.2 Lokalität Marklendorf

Von der Lokalität Marklendorf wurden 1291 *D. pini*-Kokons gesammelt. Aus 13,9% schlüpften bis Mitte August Männchen und Weibchen von *D. pini*, 0,2% waren geräubert, 4,4% enthielten tote Stadien und 81,5% waren parasitiert. Von den 16 Parasiten-Arten entfielen 35% auf die Ichneumonidae, und davon waren nur 1,2% Larvenparasiten. 50,9% aller Parasiten waren Tachinen, und zwar fast ausschließlich *D. inconspicua*, die auch in Jeversen ca. 1/3 aller Parasiten stellte. Der Parasitierungsanteil der Chalcidoidea betrug 14,1% (Tab. 3).

Tab. 3: Parasitierung in *D. pini*-Kokons der 2. Generation

| | Lokalität: | Jeversen | Marklendorf |
|--|-----------------------|-----------------|--------------------|
| | Sammeldatum: | 10.08.1977 | 7./8.08.1977 |
| | Anzahl Kokons: | 1172 | 1291 |
| | Total parasitiert: | 89.0% | 81.5% |
| Ichneumonidae: | Parasitierung: | % | % |
| <i>Olesicampe macellator</i> Thunb. | L | 0.2 | 0.1 |
| <i>Exenterus amictorius</i> Panz. | L | 8.4 | 0.5 |
| <i>Exenterus oriolus</i> Htg. | L | 0.1 | 0.6 |
| <i>Itoplectis alternans</i> Grav. | K | 0.2 | – |
| <i>Pleolophus basizonus</i> Grav. | K | 13.0 | 3.2 |
| <i>Agrothereutes adustus</i> Grav. | K | 12.1 | 27.5 |
| <i>Mastrus castaneus</i> Tasch. | K | 2.4 | 0.2 |
| <i>Gelis areator</i> Panz. | K | 2.5 | 2.9 |
| <i>Gelis</i> sp. 1 | K | 0.1 | – |
| <i>Gelis</i> sp. 2 (♀ flügellos) | K | 5.8 | – |
| | | 44.8 | 35.0 |
| Tachinidae: | | | |
| <i>Drino inconspicua</i> Meig. | L | 32.1 | 50.7 |
| <i>Diplostichus janithrix</i> Htg. | L | 0.1 | 0.2 |
| | | 32.2 | 50.9 |
| Chalcidoidea: | | | |
| <i>Monodontomerus dentipes</i> Dalm. | K | 4.9 | 10.2 |
| <i>Mesopolobus subfumatus</i> Ratz. | K | 6.0 | 0.5 |
| <i>Pteromalus semotus</i> Walk.* | K | *11.0 | *3.0 |
| <i>Pteromalus chrysos</i> Walk.* | K | *) | *) |
| <i>Pteromalus</i> sp. cf. <i>chrysos</i> | K | 0.2 | – |
| <i>Eupelmus urozonus</i> Dalm. | K | 0.1 | 0.1 |
| <i>Eupelmus annulatus</i> Nees | K | – | 0.1 |
| <i>Tritneptis diprionis</i> Gah. | K | 0.5 | 0.2 |
| <i>Tetrastichus</i> sp. | K | 0.1 | – |
| <i>Dahlbominus fuscipennis</i> Zett. | K | 0.2 | – |
| | | 23.0 | 14.1 |

*) Ungefähr zu gleichen Teilen auf *P. semotus* und *P. chrysos* entfallend

K = Kokonparasiten: befallen nur bereits fertige Kokons (d.h. eingespinnene Nymphen);

L = Larvenparasiten: befallen bereits die Larven (schlüpfen aber meist erst aus den Kokons)

4.2.3 Vergleichswerte bei univoltinen Gebirgspopulationen von *D. pini* in Südtirol

Zum Vergleich mit den obigen Befunden der 2. (Sommer) Generation von bivoltinen Tieflandpopulationen von *D. pini* aus Niedersachsen, seien hier noch – nach Befunden von HELLRIGL (1996) – die Parasitierungsverhältnisse der Larven bei univoltinen spät-aktiven Gebirgspopulationen aus Südtirol erwähnt, deren Larvenfraßzeit im Juli/Aug./Sept. in etwa jener der 2. Generation von Tieflandpopulationen entspricht:

| Feldthurns (800 m): | 1991 | 1992 | 1993 | 1994 |
|------------------------------|------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
| <i>D. pini</i> : geschlüpft | 17 (19,8%) | 1101 (61,7%) | 142 (43,8%) | 448 (59,5%) |
| <i>D. pini</i> : vertrocknet | 14 (16,3%) | 93 (5,2%) | 59 (18,2%) | 141 (18,7%) |
| <i>D. pini</i> : Überlieger | 4 (4,7%) | 181 (10,2%) | 11 (3,4%) | 54 (7,2%) |
| <i>D. pini</i> : Summe | 35 40,7% | 1375 77,1% | 212 65,4% | 643 85,4% |
| Ichneumonidae: | 15 (17,4%) | 292 (16,4%) | 55 (17,0%) | 95 (12,6%) |
| [<i>Olesicampe</i>]: 87% | (13) (15,1%) | (ca. 14%) | (ca. 15%) | (ca. 11%) |
| Tachinidae: | 36 (41,8%) | 116 (6,5%) | 57 (17,6%) | 15 (2,0%) |
| [<i>Diplostichus</i>]: 93% | (34) (39,5%) | 108 (6,1%) | 54 (16,7%) | 12 (1,6%) |
| [<i>Drino</i> sp.] | (2) (2,3%) | 8 (0,4%) | 3 (0,9%) | 3 (0,4%) |
| Summe: | 86 (100%) | 1783 (100%) | 324 (100%) | 753 (100%) |

Dominierende Larvenparasiten bei den univoltinen Gebirgspopulationen von *D. pini* in Südtirol waren unter den Ichneumonidae *Olesicampe macellator* (Thunbg.) und bei den Tachinidae *Diplostichus janitrix* (Htg.). Von untergeordneter Bedeutung wurden noch die Ichneumonidae *Lamachus coalitorius* (Thunbg.) und *Exenterus* spp. (*E. adspersus* Htg., *E. amictorius* Pz., *E. oriolus* Htg.) festgestellt und die Tachinidae *Drino inconspicua* (Meig.), *Drino gilva* (Htg.) und *Blondelia inclusa* (Htg.) (HELLRIGL 1996, 1997).

Konstant war im Eisacktal in den 4 Untersuchungsjahren der hohe Anteil von *Diplostichus janitrix*, der in den ersten 3 Jahren zwischen 93–95% des Tachinenbefalls lag und nur 1994 auf 80% absank. Als Hyperparasit von *D. janitrix* trat vereinzelt die gregäre Eulophidae *Melittobia acasta* Wlk. auf. Eigenartiger Weise war hingegen im Vinschgau *Diplostichus* höchst selten. (HELLRIGL 1996 b).

Kokonparasiten waren in Südtirol im Eisacktal kaum gesucht und untersucht worden, da hier die Aufzuchten größtenteils ex larva erfolgten. Dennoch wurden aus dem Südtiroler Vinschgau einige Kokonparasiten von *D. pini* erhoben, aber nicht numerisch erfaßt; es waren dies: die Ichneumonidae *Pleolophus basizonus*, *Gelis* sp., und die Chalcidoidea (Eulophidae und Torymidae) *Dahlbominus fuscipennis* (Zett.), *Monodontomerus dentipes* (Dalm.) und *Monodontomerus obscurus* Westw.

Sehr hoch war hingegen die im Vinschgau im Gradationsjahr 1985 festgestellte Kokonmortalität durch Prädatoren (Mäuse): von 804 im Mai 1985 gesammelten Bodenkokons waren 8,2% parasitiert und 74,9% von Mäusen ausgegagt (darunter wahrscheinlich auch parasitierte); die Kokonmortalität lag bei insgesamt 83,1% und die Gradation brach im Folgejahr 1986 zusammen (HELLRIGL 1994, 1996).

4.3 Die Larven- und Kokonparasitierung in *D. pini*-Erdkokons nebst Schlüpfmuster der Blattwespe und ihrer Parasiten-Arten

In den Kokons in der Erde überwintern vor allem die Nachkommen der oft starken 2. Generation vom vorhergehenden Herbst, ferner Überlieger aus früheren Jahren. In der Südheide müssen 1977 auf 1978 aber auch viele Tiere der 1. Generation im Boden überwintert haben, da nur 10% der Tiere der Maiwelle von 1977 Subitanentwicklung durchliefen. Die um den 20.4.1978 aufgesammelten Kokons bestanden daher z.T. aus dieser Fraktion.

4.3.1 Kokonaufsammlung am 21.6.1977

Insgesamt wurden 467 Kokons dieser Sammlung in Zucht genommen, und es wurden der Schlüpfverlauf von Wirt und Parasiten registriert (Abb. 4).

Zum Schlüpfverlauf der Kiefern-Buschhornblattwespe ist folgendes zu bemerken: 1977 wurde die erste Schlüpfwelle (April–Mai-Welle) nicht erfaßt, da die Kokons erst am 21.6. ausgegraben wurden und in der Juni–Welle (bis Anf. Juli) zu schlüpfen begannen. Die Juli–August-Welle fiel aus. 1978 fielen die ersten zwei Wellen (April–Mai-Welle und Juni–Welle) aus, und es entstand nur eine starke Juli–August-Welle. (Eine Schlußsektion am 8.5.1979 ergab 1 totes Weibchen und 9 tote Eonymphen von *D. pini*).

Ab Ende August wurde mit der Sektion der Kokons begonnen, deren Ergebnis zusammen mit den Schlüpfresultaten die Grundlage der folgenden Kalkulation bildet:

| Ergebnis aus Zucht und Sektion: | n | % |
|--|----------|----------|
| Lebende <i>D. pini</i> -Stadien | 139 | 29,8 |
| tote <i>D. pini</i> -Stadien | 183 | 39,2 |
| geräuberte <i>D. pini</i> -Stadien | 11 | 2,4 |
| Ichneumonidae geschlüpft | 92 | 19,7 |
| Ichneumonidae tot | 15 | 3,2 |
| Tachinidae geschlüpft | 3 | 0,6 |
| Chalcidoidea geschlüpft | 1 | 0,2 |
| Chalcidoidea lebend | 23 | 4,9 |

Von den 139 ursprünglich lebenden *D. pini*-Stadien wurden 78 Eonymphen, 10 Pronymphen und 1 Puppe weitergezüchtet, die 1978 55 Imagines von *D. pini* und 1 Weibchen von *P. basizonus* ergaben (Abb. 4); 33 Tiere starben ab.

Legt man die in Abb. 4 dargestellten Schlüpfresultate zugrunde, so errechnet sich eine Parasitierung von 56,8% (112 *D. pini* und 147 Parasiten). Die relative Parasitierung betrug:

| Relative Parasitierung: | n | % |
|--------------------------------|----------|----------|
| <i>Olesicampe macellator</i> | 1 | 0,7 |
| <i>Mesochorus</i> sp. | 1 | 0,7 |
| <i>Pleolophus basizonus</i> | 133 | 90,5 |
| <i>Agrothereutes adustus</i> | 1 | 0,7 |
| <i>Gelis</i> sp. | 1 | 0,7 |
| <i>Dahlbominus fuscipennis</i> | 8 | 5,4 |
| <i>Eupelmus vesicularis</i> | 2 | 1,3 |

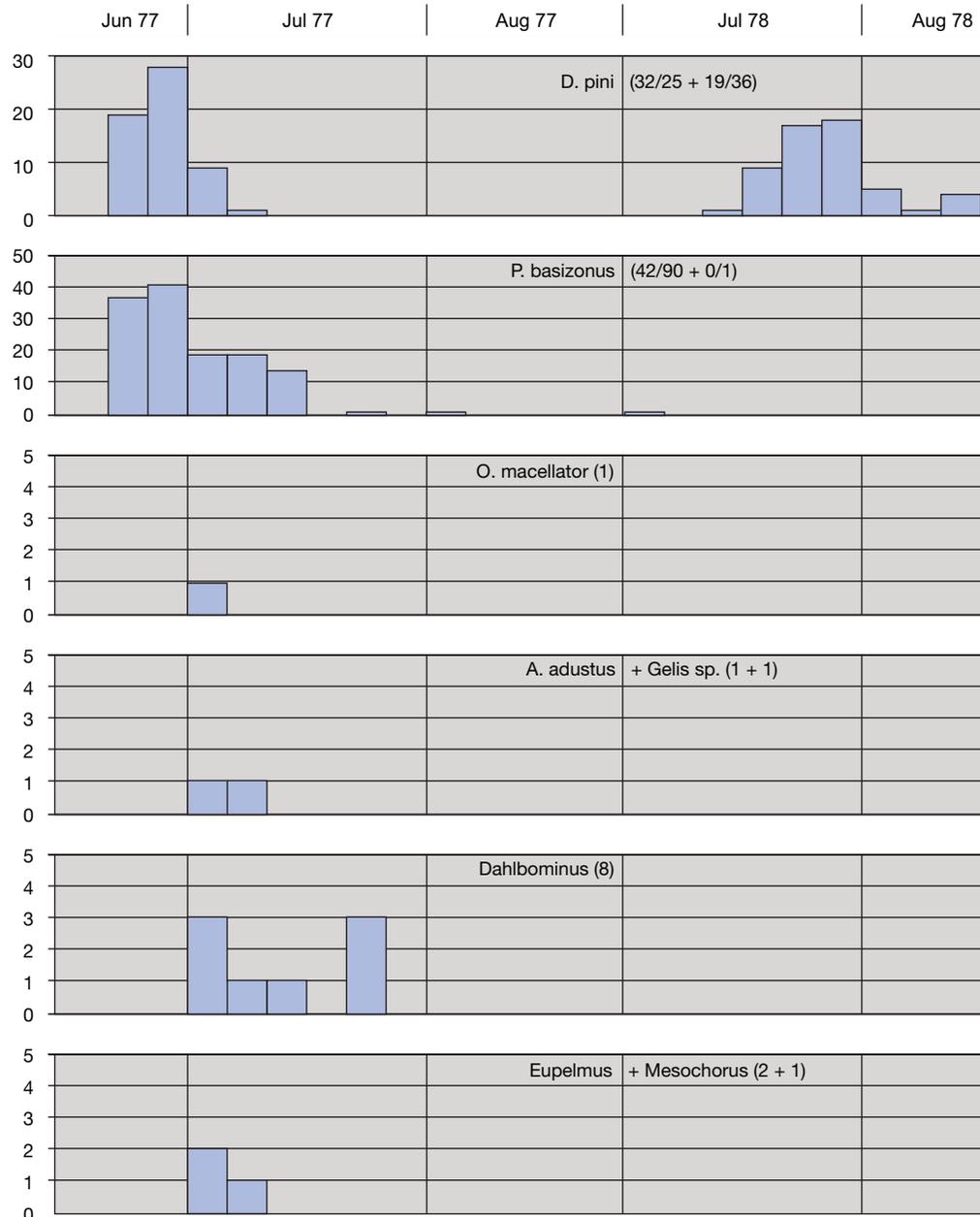


Abb. 4: Schlüpfverlauf von *Diprion pini* und deren Parasiten in der Südheide aus Kokons ausgegraben am 21.06.1977 in 60j. Kiefernbestand

Die sehr hohe Effektivität der Kokonparasiten, insbesondere von *P. basizonus* mit gut 90% relativer Parasitierung, erklärt sich mit dem Sammeldatum, dem 21. Juni. Zu diesem Zeitpunkt hatten diese schon seit vielen Wochen eine rege Tätigkeit entfaltet (vgl. im Gegensatz hierzu Abb. 5), und dabei sicher auch nicht wenige Larvenparasiten ausgeschaltet.

4.3.2 Kokonaufsammlung um den 20.4.1978

Die Schlüpffolge der Kiefern-Buschhornblattwespe und ihrer Parasiten aus den Kokons vom April 1978 ist in Abb. 5 dargestellt. Wegen des frühen Sammeltermins wurde die April–Mai-Schlüpfwelle der *D. pini* erfaßt. Es schlüpften aber nur 11,4% (n = 39/54) ihres Gesamtpotentials von 816 Individuen (233 ♂♂ + 583 ♀♀) in dieser Periode. Der Schwerpunkt der Schlüpfens 1978 lag in der zweiten Junihälfte; insgesamt schlüpften in der Juni–Welle 83,5% (n = 187/494). Eine Juli–August-Welle wurde nicht ausgebildet. Im Jahr 1979 schlüpften im Juni (Anfang Juli) nur noch 4,9% (n = 6/34) der gesamten Blattwespen-Population. 2 Individuen (1 Männch. + 1 Weibchen) lagen nach 1980 über.

Im Unterschied zum Wirt schlüpften die 3 Kokonparasiten-Arten 1978 zu über 80% im April und Mai. Ihr Wirtsreservoir bildeten die Kokonstadien, die in der Zucht die starke Juni-Welle ergaben. Es wurde im Befallsgebiet vermutlich effektiv genutzt, wie der bald darauf erfolgende Zusammenbruch der Massenvermehrung zeigte.

Zum Zeitpunkt der Kokonsammlung um den 20. April waren die Kokonparasiten noch nicht oder wenig aktiv. Dies zeigt sowohl das Ergebnis der Schlüpf-%-Parasitierung, die nur 13,0% betrug (122 Parasiten auf 940 geschlüpfte Tiere; die Sektion ergab übrigens eine Mortalitätsrate der Kokonstadien von 34,1%), als auch die Zusammensetzung des Parasitenkomplexes (Tab. 5). Anders als in der Kokonprobe vom Juni 1977 (4.3.1), bei der die Kokonparasiten mit 98,6% dominierten, bilden hier die Larvenparasiten mit 65,8% der relativen Parasitierung die wichtigste Parasitengilde (auf *Drino inconspicua* allein entfielen 52%). Das ist einleuchtend, weil im Herbst die Larvenparasiten weitaus günstigere Voraussetzungen zum Parasitieren haben als die Kokonparasiten, insbesondere dann, wenn nach dem Abbaumen der Afterraupen bald tiefe Temperaturen vorherrschen. Ob es aber die Regel ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Die relativ geringe Allgemeinparasitierung der Überwinterer mit 13–17% ist übrigens auch anderorts festgestellt worden (SCHIMITSCHEK 1941: 16,7%; EICHHORN 1983:15%).

Tab. 5: Relative Schlüpf-%-Parasitierung aus Bodenkokons von *D. pini* anlässlich der Gradation in der Südheide (Sammeldatum: 20.4.1978).

| Kokonparasiten: | n | ♂♂ | ♀♀ | % |
|------------------------------|----|----|-----|------|
| <i>Pleolophus basizonus</i> | 30 | 8 | 22 | 24,4 |
| <i>Pleolophus</i> sp. 6 | – | 6 | 4,9 | |
| <i>Agrothereutes adustus</i> | 6 | 5 | 1 | 4,9 |
| Larvenparasiten: | | | | |
| <i>Exenterus amictorius</i> | 13 | 4 | 9 | 10,6 |
| <i>Exenterus oriolus</i> | 2 | 1 | 1 | 1,6 |
| Ichneumonidae indetermin. | 1 | | | 0,8 |
| <i>Drino inconspicua</i> | 64 | 32 | 32 | 52,0 |
| <i>Diplostichus janitrix</i> | 1 | – | 1 | 0,8 |

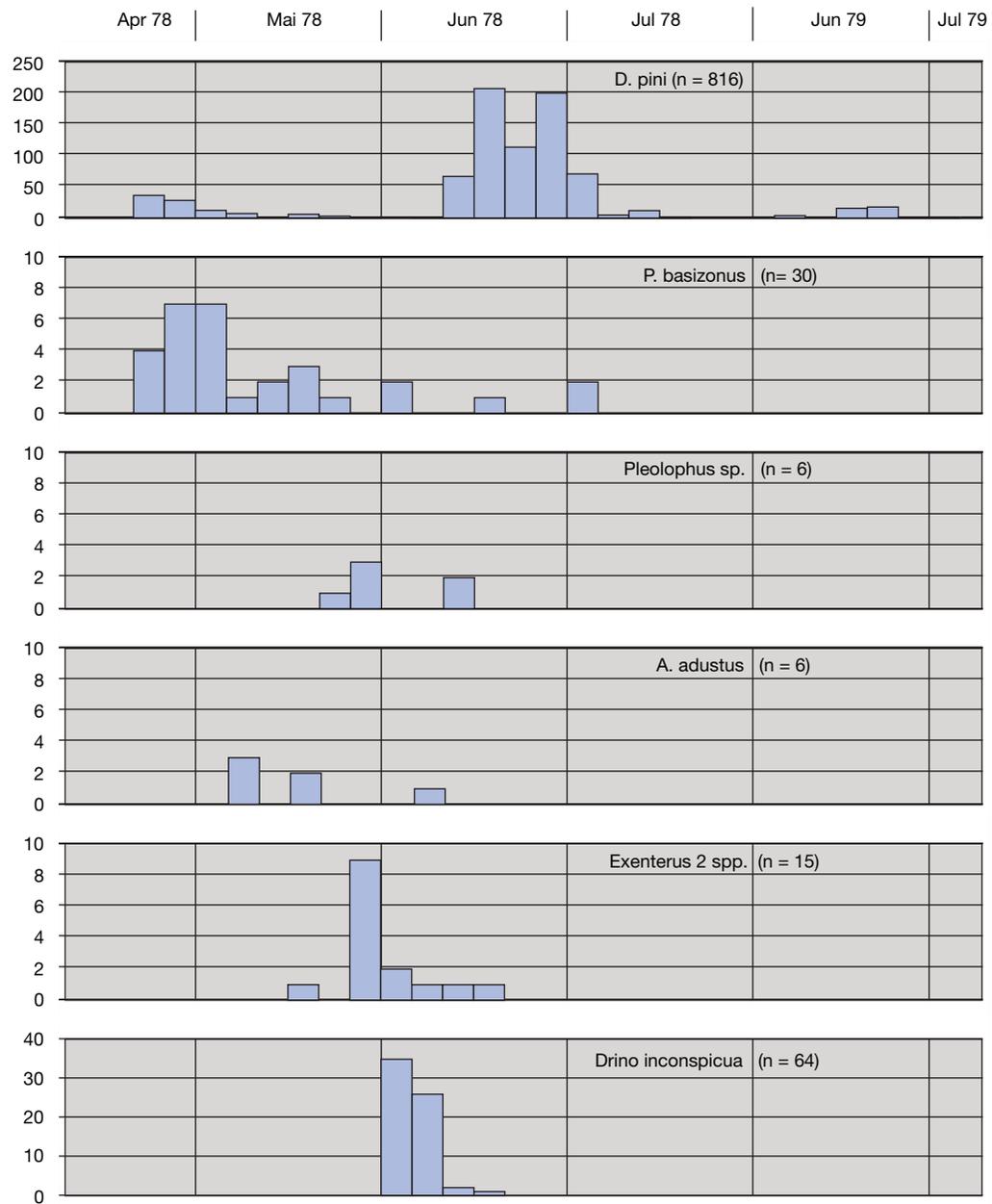


Abb. 5: Schlüpffolge von *Diprion pini* und deren Parasiten aus *D. pini*-Kokons von der Südheide gesammelt um den 20.04.1978, erhalten in Delémont am 24.04.1978.

5. Schlüpfverlauf und Abundanz von *Gilpinia pallida* Klug und ihrer Parasiten

5.1 Die Eiparasitierung der 2. Generation

Die Eigelege der 2. Generation von *G. pallida* wurden am 10.8.1977 gesammelt. Der Schlüpfverlauf der daraus schlüpfenden Eiparasitenarten ist in Abb. 6 dargestellt. Es ähnelt dem der Eiparasiten, die zur gleichen Sammelzeit aus *D. pini* gezogen wurden (Abb. 2 b oben). Die ausgeprägte Juli-Schlüpfwelle 1978 von *C. ruforum* aus *D. pini* liegt bei *G. pallida* aber gut 3 Wochen vorher mit Schwerpunkt in der zweiten Junihälfte.

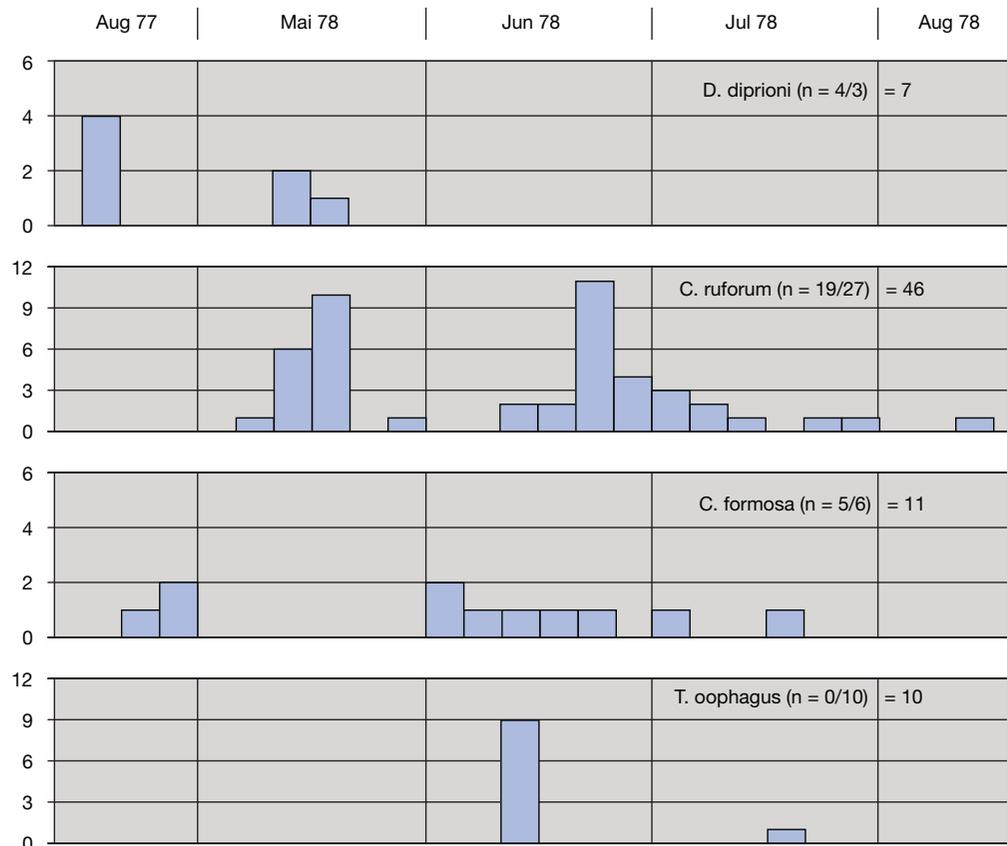


Abb. 6: Schlüpfverlauf der Eiparasiten von *Gilpinia pallida* (2. Generation) in der Südheide (Gelege gesammelt am 10.8.1977).

5.2 Parasitierung erwachsener Larven der 2. Generation

In einer 20jährigen, lückigen Kiefernkultur wurden am 10. August 1977 erwachsene Larven von *G. pallida* gesammelt, die sich in Delémont bis um den 10. September einspannen, mit einem Schwerpunkt um Mitte August. Die Kokonzahl belief sich insgesamt auf 98. Unter Berücksichtigung der geschlüpften Tiere (Abb. 7) und der Sektionsbefunde vom 9.08. und 16.11.1977 sowie vom 8.05.1979 ergibt sich nachstehende Kalkulation:

| Larvenparasitierung bei <i>Gilpinia pallida</i> | | n | % |
|---|-------------------------|----|------|
| Unparasitierte Eonymphen | | 9 | 9,2 |
| tote Eonymphen (fraglich, ob parasitiert) | | 22 | 22,4 |
| <i>G. pallida</i> : | geschlüpft | 3 | |
| <i>G. pallida</i> : | tote Imagines (Sektion) | 4 | 7,1 |
| <i>Olesicampe</i> sp. | geschlüpft | 36 | |
| <i>Olesicampe</i> sp. | bei Sektion erhalten | 1 | 37,8 |
| <i>Drino inconspicua</i> | geschlüpft | 2 | |
| <i>Drino inconspicua</i> | bei Sektion erhalten | 8 | 10,2 |
| andere tote Parasiten-Stadien | | 13 | 13,3 |

Das ergibt eine Parasitierung von ca. 79%.

Die Schlüpfprozente, wie sie sich aus der Abb. 7 ergeben, sind wie folgt:

| | ♂♂ | ♀♀ | n | % |
|--------------------------|----|----|----|------|
| <i>Gilpinia pallida</i> | – | 3 | 3 | 7,3 |
| <i>Olesicampe</i> sp. | 31 | 5 | 36 | 87,8 |
| <i>Drino inconspicua</i> | 1 | 1 | 2 | 4,9 |

Mit Ausnahme eines Weibchens von *D. inconspicua*, das am 6. Sept. 1977 schlüpfte, schlüpfen alle Blattwespen und Parasiten erst im Jahr 1978 Ende Mai bis Ende Juni (Abb. 7).

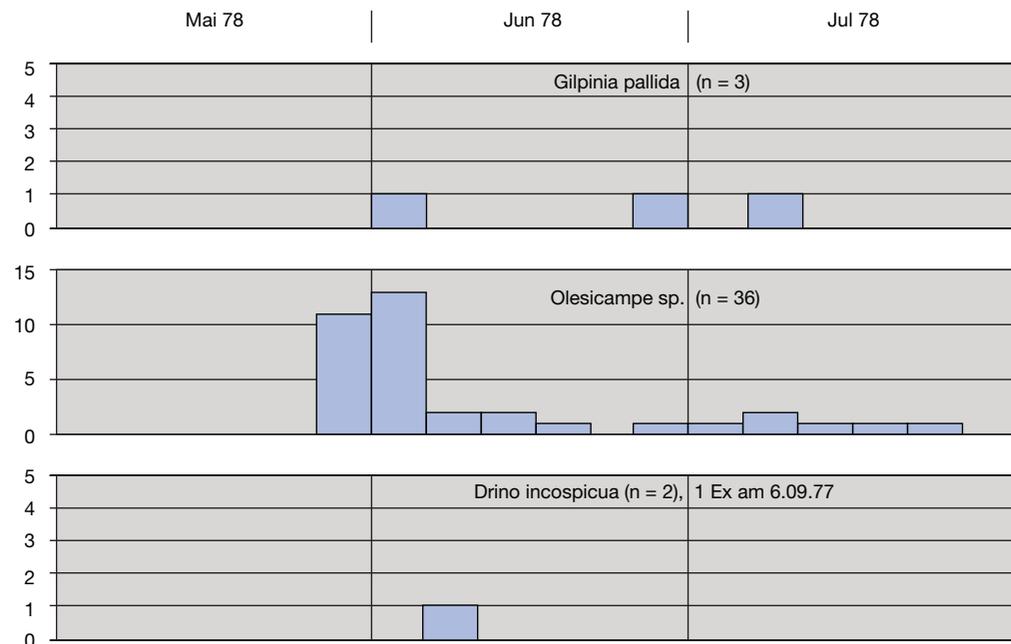


Abb. 7: Schlüpfverlauf von *Gilpinia pallida* und deren Parasiten aus der Zucht erwachsener Wirtslarven

5.3 Die Parasitierung der Kokonstadien der 2. Generation

In einer 10–15jährigen, lückigen Kiefernkultur wurden am 10.8.1977 oberirdisch ange-spinnene Kokons von *G. pallida* abgesammelt und nach Delémont überführt. Aus diesen schlüpften innerhalb von 3 Wochen 16 Parasiten-Arten, aber nur ein Männchen der Blattwespe (Abb. 8). Von ca. 66 Kokons entließen ca. 65 Kokons Parasiten (die Anzahl der Wirte der gregären Chalcidoidea-Arten wurden geschätzt); das ergibt eine Parasitierung von gut 98%.

Die relative Schlüpf-Parasitierung war wie folgt:

| Parasiten: | ♂♂ | (?)* | ♀♀ | % | Wirte |
|--|----|------|----|------|-------|
| <u>Ichneumonidae:</u> | | | | | |
| <i>Olesicampe</i> sp. | 7 | (1) | 1 | 13,8 | 9 |
| <i>Exenterus amictorius</i> | – | – | 1 | 1,5 | 1 |
| <i>Exenterus</i> sp. (*) | – | (2) | 1 | 4,6 | 3 |
| Ichneumonidae indet. | 1 | (1) | – | 3,1 | 2 |
| <i>Mesochorus</i> sp. [Hyperparasit] | 1 | – | 1 | 3,1 | 2 |
| <i>Pleolophus basizonus</i> | 1 | – | 11 | 18,5 | 12 |
| <i>Agrothereutes adustus</i> (*) | 2 | – | 5 | 10,8 | 7 |
| <i>Gelis areator</i> | – | (1) | – | 1,5 | 1 |
| <u>Diptera, Tachinidae:</u> | | | | | |
| <i>Drino inconspicua</i> | 1 | – | 1 | 3,1 | 2 |
| <u>Chalcid., Pteromalidae:</u> | | | | | |
| <i>Mesopolobus</i> cf. <i>subfumatus</i> (*) | 1 | (2) | 1 | 6,2 | 4 |
| <i>Habrocytus</i> cf. <i>semotus</i> | 1 | – | 7 | 12,3 | 8 |
| <u>Chalcidoidea: div.</u> | | | | | |
| <i>Monodontomerus dentipes</i> | 1 | – | 9 | 4,6 | [3]* |
| <i>Dahlbominus fuscipennis</i> | 19 | – | 50 | 6,2 | [4]* |
| Chalcidoidea Nr. 1 | 1 | – | 9 | 4,6 | [3]* |
| Chalcidoidea Nr. 2 | 1 | – | – | 1,5 | 1 |
| Chalcidoidea Nr. 3 | – | – | 19 | 4,6 | [3]* |
| Summe: | | | | 100% | 65 |

(?)* (in Klammern Anzahl der Tiere, deren Geschlecht nicht bestimmt werden konnte)

[n]* Wirte = Anzahl geschätzter Wirte-Kokons bei gregären Parasiten

(*) diese Arten wurden in Südtirol auch aus *Gilpinia polytoma* gezogen (Hellrigl, 1989)

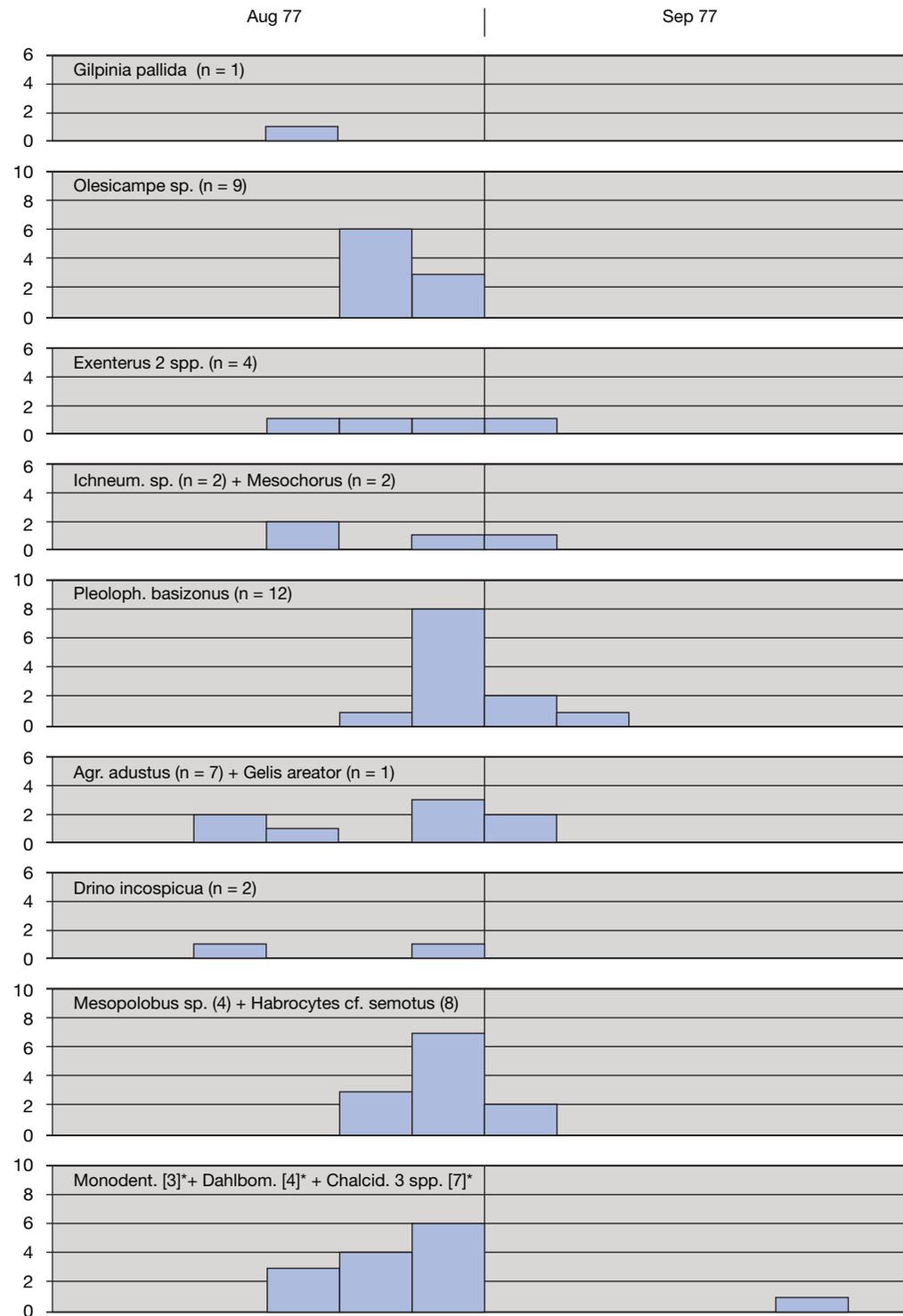


Abb. 8: Schlüpfverlauf von *Gilpinia pallida* und deren Parasiten aus Kokons der 2. Generation [Detailangaben unter Pkt. 5.3]

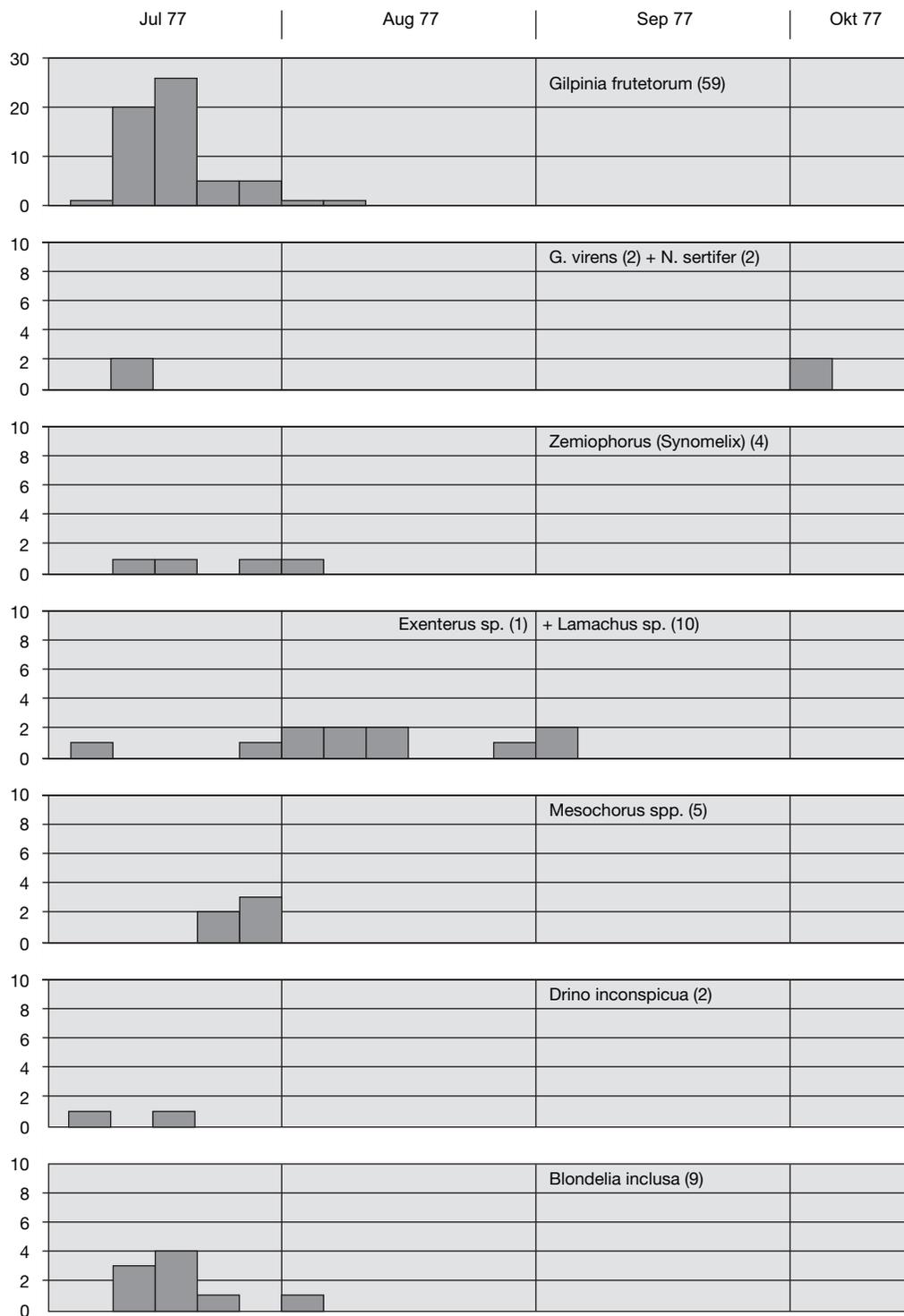


Abb. 9: Schlüpfverlauf und Abundanzen von *G. frutetorum*, *G. virens* und *N. sertifer* und ihren Parasiten

6. *Gilpinia frutetorum* F.: Schlüpfmuster und Larvenparasiten der 1. Generation

Außer der relativ häufigen Begleitart *G. pallida* war offenbar auch die solitäre Diprionide *G. frutetorum* auf dem Höhepunkt der Gradation der Kiefern-Buschhornblattwespe in der Südheide nicht selten. »Klopfproben« von ca. 80jährigen Kiefern an Bestandesrändern erbrachten am 20.06.1977 zahlreiche erwachsene Larven, die sich in Delémont in der Zeit vom 22.–28.06. einspannen. Insgesamt schlüpften aus dem Material im Juli 29 Männchen und 30 Weibchen von *G. frutetorum* (2 erst Anf. August, keine Überlieger) und je 2 Weibchen von *G. virens* (15.07.) und *N. sertifer* (5.10.) (Abb. 9).

Sektionen der restlichen Kokons im Januar und Februar 1978 ergaben 19 tote Eonymphen und 2 tote Puppen von *G. frutetorum* und 3 lebende (und 1 tote) Ichneumoniden-Larven sowie 1 tote Puppe.

Aus dem Material schlüpften 7 Larvenparasiten-Arten mit 31 Individuen (Abb. 9). Bei 63 geschlüpften Blattwespen beläuft sich demnach die Schlüpf-Parasitierung auf 33%. Die relative Parasitierung war wie folgt:

| Parasiten: | ♂♂ | (?) | ♀♀ | % |
|--------------------------------------|----|-----|----|------|
| Ichneumonidae: | | | | |
| <i>Exenterus</i> sp. | – | (1) | – | 3,2 |
| <i>Zemphorus</i> sp. | – | (4) | – | 12,9 |
| <i>Lamachus</i> sp. | 7 | (1) | 2 | 32,3 |
| <i>Mesochorus</i> 2 spp. [Hyperpar.] | 4 | – | 1 | 16,1 |
| Tachinidae: | | | | |
| <i>Drino inconspicua</i> | 2 | – | – | 6,5 |
| <i>Blondelia inclusa</i> | 4 | (1) | 4 | 29,0 |

7 Diskussion zum Diapause- und Schlüpfverlauf der *D. pini* in der Südheide

7.1 Kokonzuchten

In der Südheide wurde im Jahr 1977 die April–Maiflugwelle nicht erfaßt, weil die Bodenkokons erst am 21.06. gesammelt wurden. Sie muß aber ausgeprägt gewesen sein, weil bereits am 20. und 21.06. viele Kolonien der Blattwespe im 2. und 3. Larvenstadium gesammelt werden konnten (Abb. 1) und am 7.–10.8.1977 oberirdische Kokons der 2. Generation sehr zahlreich waren (Tab. 3). Es wäre demnach 1978 eine ausgeprägte April–Maiflugwelle zu erwarten gewesen, die vorwiegend von der 2. Generation des Vorjahres erzeugt wird. Daß sie ausfiel, und die Juni-Schlüpfwelle noch dazu, kann nur mit sehr hoher Larven- und Kokonparasitierung erklärt werden. Diese betrug in der Tat am Forstort Jeversen 89,0% und in Marklendorf 81,5% (Tab. 3). Das Beispiel zeigt, daß komplette Schlüpfwellen der *D. pini* durch die Aktivität von Parasiten eliminiert werden können, wie dies auch im Pariser Becken beobachtet werden konnte (DUSAUSOY & GERI 1966). 1977 und 1978 fiel jeweils im Jahr der Kokonsammlung die Juli–August-Schlüpfwelle aus – offenbar ein Charakteristikum des *D. pini*-Ökotyps Südheide.

7.2 Larvenzuchten

Alle von der Südheide (Niedersachsen) von Juni bis August 1977 nach Delémont (Schweiz) überführten und dort bis zum Kokonspinnen durchgezüchteten Larvenpopulationen erzeugten keine 2. Generation. Ihre Männchen und Weibchen schlüpften schwerpunktmäßig in der 2. Julihälfte 1978 und Ende Juni und Juli 1979 (Abb. 1). Eine

Ausnahme machten nur die im fortgeschrittenen Larvenstadium am 10. – 12.07. gesammelten 304 Larven. 15% davon bildeten während des Transfers von der Südheide (52.35°N; 140 m S.H.) nach Delémont (47.22°N; 550 m S.H.) im Postpaket ihre Kokons und schlüpften in der letzten Julidekade. Nicht überraschend, daß es sich überwiegend um Männchen (44 ♂♂ : 2 ♀♀) handelte, die ein Stadium weniger als die Weibchen haben. Nur diese 46 Individuen waren im letzten, kritischen Larvenstadium der für subitane Entwicklung erforderlichen Langtagslichtphase ausgesetzt.

Von den 258 unter Delémont Photoperiodebedingungen weitergezüchteten Afterraupe lieferte keine die Imago im gleichen Jahr. Unter der gegenüber der Südheide am 21. Juni um ca. 60 Minuten kürzeren Tageslänge in Delémont – bedingt durch die um 5 Breitengrade südlichere Lage – war ihnen das nicht möglich. Der Versuch zeigt, daß 1. die Blattwespenlarven die Hell-Dunkelphase recht exakt zu »messen« vermögen, daß 2. ihre Nord-Südtransferierung über ca. 560 km ihre normale Entwicklung – vor allem infolge Verkürzung der Tageslichtphase – stört und, daß sich 3. die verschiedenen Herkünfte an die lokalen Umweltbedingungen angepaßt haben, besonders was die Hell-Dunkel-Periode und den Temperaturverlauf betrifft.

7.3 Nachbetrachtung

Die *D. pini*-Gradation in der Südheide brach im Winter 1977/78 zusammen, und »Die Ergebnisse der Wintersuchen 1978/79 bestätigten, daß überall ungefährliche Kokondichten erreicht wurden« (ALTENKIRCH & KOLBE 1979). Die in Abb.1 dargestellten Schlüpfresultate, mit massivem Schlüpfen in den Jahren 1978 und 1979, entsprechen nicht denen im Gradationsgebiet, sondern Zuchten, die der Einwirkung biotischer Gegenspieler und ungünstigen Witterungsfaktoren entzogen waren. Der Ausfall der Juli–Augustwelle 1977 und der ersten 2 Schlüpfwellen im Jahre 1978 bei der Kokonsammelprobe vom 21.06.1977 dürfte allerdings den Freilandverhältnissen entsprechen. Dies verhalf Kokonparasiten und Räubern zu lang anhaltender, großer Wirksamkeit. Diese betraf offenbar auch die Kokons, die um den 20.04.1978 noch im Boden lagen, so daß es – anders als in der Zucht – im Gradationsgebiet kaum zu nennenswertem Schlüpfen von *D. pini*-Imagines kam.

8 Schlußfolgerungen

Obwohl die Gradation der *D. pini* in der Südheide durch die zweimalige chemische Bekämpfung großer Teile des Befallsgebietes keinen natürlichen Verlauf nahm, weil dadurch auch die unbehandelten Flächen, auf denen wir unsere Untersuchungen vornahmen, mehr oder weniger in Mitleidenschaft gezogen wurden, verlief die Progradations-, Kulminations- und Zusammenbruchphase doch weitgehend ähnlich wie in anderen Gradationsgebieten in der Ebene (SCHIMITSCHEK 1941, SCHWENKE & STEGER 1961, THALENHORST 1963, BETTAG 1979, KÖNIG & BOGENSCHÜTZ 1978, EICHHORN 1983, FELLERT 1995, GROBBEL 1995): Die Gradation lief nach trocken-warmen Jahren zunächst unmerklich und rasch auf und erreichte bereits innerhalb von 2 Jahren in den Befallszentren die Kulminationsphase. Massensterben aus Futtermangel und ungenügender Futterqualität etc. setzte ein; gleichzeitig stieg die Rate diapausierender Tiere an.

Durch den Ausfall der ersten zwei Flugwellen der *D. pini* wurde die Population univoltin bei gleichzeitig starker Zunahme der Effektivität der Ei- und Kokonparasiten. In der Südheide war auch die Räuberwirkung durch Kleinsäuger stellenweise sehr ausgeprägt. Das sind alles mehr oder weniger ausschlaggebende Ursachen für den raschen und vollständigen Zusammenbruch der Gradation.

Schlüsselfaktoren waren vermutlich in der Südheide die hohe Mortalität auf dem Höhepunkt der Gradation, vermindertes Reproduktionsvermögen der Restpopulation wegen unzureichender Ernährung, hohe Diapauserate bei gleichzeitig hoher Wirksamkeit der verzögert dichteabhängigen Ei- und Kokonparasiten.

Danksagung

Den Herren Dr. W. Altenkirch und Dr. H. Niemeyer von der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt in Göttingen danke ich für ihre Kooperation und für die Bereitstellung von *D. pini*-Material. Herrn Kollegen Dr. K. Hellrigl, Brixen, danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und, gemeinsam mit seinem Sohn Dr. Richard Hellrigl, für die Anfertigung der grafischen Abbildungen 1–9.

Widmung

Diese Arbeit widme ich meinem Schulkameraden, Herrn Ludwig Paulus, Architekt und Kunstmaler in D-71404 Korb.

Zusammenfassung

1. Der Verlauf der Massenvermehrung der *D. pini* in der Südheide bei Celle in den Jahren 1976–1978 wird dargestellt. Die Puppensuche im Winter 1975/76 lieferte noch keine Hinweise auf die auflaufende Kalamität. Im Herbst 1976 waren aber bereits ca. 23.000 ha Kiefernwald befallen, und die Verluste an Nadelmasse betragen im Mittel ungefähr 30%. Die mittlere Kokonzahl pro m² im Winter 1976/77 wurde auf 450 geschätzt. Die Kokonparasitierung betrug im Mittel ca. 13%. Verluste durch Verpilzung und Vertrocknen der Präpuppen beliefen sich auf ca. 18%, jene durch Räuber – hauptsächlich Mäuse – auf örtlich bis zu 45%. Die erwartete Schlüpftrate betrug 20%, im Massenbefall aber nur 4–5%. 1977 entwickelten sich nur 10% der Individuen der 1. Generation der Blattwespe subitan, überwiegend Männchen. In der letzten Maidekade des Jahres 1977 wurden 8.407 ha der stark befallenen Bestände mit Dimilin erfolgreich bekämpft.

Die Kulminations- und Retrogradationsphase begann im Herbst 1977 und war durch hohe Larvenmortalität ausgezeichnet. Nur 58% der im Oktober gesammelten erwachsenen Larven fertigten Kokons. Während des Winters 1977/78 reduzierte sich die *D. pini*-Population um mindestens 80%, die wenigen überlebenden Tiere – alle im Eonymphenstadium – stellten keine Gefahr mehr für die Kiefernbestände dar (ALTENKIRCH & KOLBE 1979).

2. Die Schlüpfmuster des *D. pini*-Ökotyps Südheide aus Kokons der 1. und 2. Generation und aus Zuchten verschiedener Larvenstadien und Sammeldaten sind in Abb. 1 dargestellt. Bemerkenswert ist der Ausfall der Juli–August-Flugwelle aus der Kokon-Sammelprobe vom Juni 1977. 1978 fielen die ersten zwei Schlüpfwellen (April–Mai und Juniwelle) aus.

Aus Kokons der 2. Generation, gesammelt am 7. und 8. August 1977, schlüpften zwischen dem 7. und 14.8.1977 30% der *D. pini* Imagines, 70% waren vorher geschlüpft.

Die Individuen der 4 Larvenproben – gesammelt zwischen Juni und August 1977 – entließen die Adulten fast ausschließlich innerhalb von 2 Jahren in 2 kompakten Flugperioden. In allen Fällen fielen die ersten zwei Flugwellen aus. Die Rate der Blattwespen, die im Jahr nach der Fraßperiode schlüpften, stieg von 11,2% in der Juni-Sammelprobe auf 67,6% in der Augustprobe an. Die Sammelprobe vom 10.–12.7.1977 mit zum Teil einspinreife Larven ergab eine schwache 2. Generation mit 95,6% Männchen (Abb. 1).

Aus knapp 1300 Kokons der 2. Generation – gesammelt vom 7.–10.8.1977 – schlüpften 29,8% der Imagines in der Zeit vom 8.–14.8.1977; 70,2% waren bereits vorher geschlüpft.

3. Kapitel 4 befaßt sich mit dem Schlüpfverlauf, der Effektivität, Konkurrenz und den Geschlechterraten der Parasitengilden von *D. pini*. Die primären Eiparasiten-Arten *Dipriocampe diprioni*, *Chrysonotomyia ruforum* und *C. formosa* zeigten bei allen Merkmalen artspezifische Unterschiede (Abb. 2 u. 3; Tab 1). Bei *C. ruforum* war die Synchronisation mit dem Wirt und die Effektivität am ausgeprägtesten.

Die Eiparasiten-Arten der *D. pini* in der Südheide reagierten verzögert dichteabhängig, erreichten ihre größte Wirksamkeit in der Retrogradationsphase der Massenvermehrung und beschleunigten deren Zusammenbruch. Die Geschlechterraten der Eiparasiten-Arten sind in Tab.2 zusammengestellt.

4. Die Parasitierung der Larven- und Kokonstadien der 2. Generation von *D. pini* belief sich 1977 in 2 Befallsherden auf 89% und 81,5% (Tab. 3). Im ersten Fall wurden 21 Parasiten-Arten gezogen, im zweiten 16. Das Schlüpfmuster der Parasiten-Arten und der Blattwespe, aus Kokons die am 21.7.1977 ausgegraben wurden, ist in Abb. 4 dargestellt. Die kalkulierte Parasitierung betrug ca. 57%, der Kokonparasit *P. basizonus* war daran mit über 90% beteiligt. Abb. 5 zeigt das Schlüpfverhalten der Blattwespe und ihrer Parasiten aus Kokons, die am 4.4.1978 ausgegraben wurden.

5. Unter den Begleitarten aus der Familie Diprionidae waren *Gilpinia pallida* und *G. frutetorum* relativ häufig. Von *G. pallida* wurde der Schlüpfverlauf der Eiparasiten der 2. Generation ermittelt (Abb. 6), ferner die Parasitierung erwachsener Larven (Abb. 7) und Kokonstadien (Abb. 8).

Von der solitären Art *G. frutetorum* wurden der Schlüpfverlauf der Adulten der 1. Generation und ihrer Parasiten ermittelt (Abb. 9). In den Kapiteln 7 und 8 werden die Schlüsselfaktoren analysiert, die den Ablauf der Massenvermehrung der *D. pini* in der Südheide determinierten. Die Gradation erreichte bereits innerhalb von 2 Generationen in den Befallszentren die Kulminations- und Retrogradationsphase. Massensterben aus Futtermangel und ungenügender Futterqualität setzte ein, die Diapause rate stieg an. Durch den Ausfall der Juli–August-Flugwelle im Jahr 1977 und der ersten zwei Schlüpfwellen im Jahr 1978 wurde *D. pini* univoltin bei gleichzeitig starker Zunahme der Abundanz und Effektivität der verzögert dichteabhängigen Ei- und Kokonparasiten sowie räuberisch agierender Mäuse.

Riassunto

Osservazioni sul voltinismo di *Diprion pini* L. (Hym., Diprionidae) e dei suoi parassitoidi in una gradazione presso Celle (Germania del nord) negli anni 1976–1978.

Viene descritta la dinamica e l'andamento di una gradazione di *Diprion pini* presso Celle (Germania del Nord) negli anni 1976–1978. La fase di progradazione era breve, con una popolazione che rapidamente incrementava da livelli bassi a numeri critici di 450 bozzoli/m² nel terreno durante lo svernamento 1976/77. Questo comportava, per due generazioni, larghe defogliazioni.

Le fasi di culminazione e di retrogradazione cominciarono nell'autunno 1977 ed erano caratterizzate da sovrappopolamento, mancanza e decrescente qualità di nutrimento e mortalità elevata.

Inoltre il seguente crollo della gradazione in massa era parzialmente provocato ed accelerato in seguito alla mancanza di diverse ondate di volo del Diprionide, che risultava da un prolungamento della diapausa dei bozzoli. Di conseguenza incrementava anche l'efficacia dei predatori e dei parassitoidi delle uova e dei bozzoli, a tal punto che le popolazioni del Diprionide vennero drasticamente decimate.

Literaturverzeichnis

- ALTENKIRCH W., 1978: Kieferngrößschädlinge in Niedersachsen 1977/78. – Allg. Forstz. 33, 367–368.
- ALTENKIRCH W. & KOLBE H., 1979: Die Entwicklung und Bekämpfung der Kieferngrößschädlinge und sonstiger Schadorganismen nach Sturm und Trockenis. Aus dem Walde. Mitteilungen der Niedersächsischen Landesforstverwaltung, Heft 31, 48–63.
- ALTENKIRCH W., 1994: Zur Populationsdynamik der Gemeinen Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym., Diprionidae) in Niedersachsen 1991/92. J. Appl. Ent. 117, 408–413.
- BETTAG E., 1979: Die Kalamität der Kiefern-Buschhornwespe *Diprion pini* in Dudenhofen (Pfalz) in den Jahren 1976–1978 (Hym.: Diprionidae). Mitt. Pollichia 67, 199–218.
- DUSAUSSOY G. & GERI C., 1966a: Etude d'une population de *Diprion pini* L. en forêt de Fontainebleau. I. Données biologiques sur *Diprion pini* et sur les principaux parasites. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 2, 503–534.
- DUSAUSSOY G. & GERI C., 1966b: Etude d'une population de *Diprion pini* L. en forêt de Fontainebleau. II. Etablissement d'une table de mortalité. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 2, 535–548.

- EICHHORN O., 1981: Autökologische Untersuchungen an Populationen der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym.: Diprionidae). VI. Zur Kenntnis der Kokonparasiten und *Exenterus*-Arten. Z. ang. Ent. 92, 252–285.
- EICHHORN O., 1982: Untersuchungen zur Ökologie der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe, *Diprion pini* (L.) (Hym., Diprionidae) VII. Populationsdynamische Faktoren. Z. ang. Ent. 94, 271–300.
- EICHHORN O., 1983: Untersuchungen zur Ökologie der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe, *Diprion pini* (L.) (Hym., Diprionidae) VIII. Verlauf der Massenvermehrung bei Speyer (Pfalz) 1976–1978). Z. ang. Ent. 96, 291–303.
- FELLERT G., 1993: Der Einfluß der Parasitoide auf den Massenwechsel der Gemeinen Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym., Diprionidae) im Forstbezirk Bruchsal-West 1993. Diplomarbeit der Forstwiss. Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 94 S.
- GERI C., 1988: The pine sawfly in Central France. In: Forest insects populations dynamics. Ed. by A.A. BERRYMAN. London-New York: Plenum, 377–405.
- GROBBEL O., 1993: Untersuchungen zum Prognoseverfahren und zur Larvalentwicklung von *Diprion pini* (Hym., Diprionidae). Diplomarbeit der Forstwiss. Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 104 S.
- HELLRIGL K., 1994: Untersuchungen zum Voltinismus der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) in Südtirol. – (Manuskript unveröffentl.: 50 S.)
- HELLRIGL K., 1996: Forstschädliche Kiefernblattwespen in Südtirol (Hym., Symphyta: Pamphiliidae, Diprionidae) Eiablage, Diapauseverhalten, Voltinismus. – Schriftenreihe wissenschaft. Studien, 3 (1996): 90 pp. – Auton. Prov. Bozen-Südtirol, Abt. Forstwirtschaft.
- HELLRIGL K., 1996 b: Zur Bionomie und Phänologie von *Diplostichus janitrix* (Htg.) Dipt., Tachinidae). – In: Forstschädliche Kiefernblattwespen in Südtirol (Hym., Symphyta). – Schriftenr. wissenschaftl. Studien, 3 (1996): 81–90. – Auton. Provinz Bozen-Südtirol. Abt. 32, Forstwirtschaft – Bozen.
- HELLRIGL K., 1997: Bedeutung der Eiparasitierung bei *Diprion pini* (L.) [pp. 30–41]. – In: Parasitische Hautflügler und Zweiflügler in Waldgebieten Südtirols (Hym.: Chalcidoidea, Ichneumonidae; Diptera: Tachinidae). – Schriftenreihe f. wissenschaftliche Studien, Nr. 4 (1997): 115 pp. – Autonome Provinz Bozen-Südtirol, Abt. 32, Forstwirtschaft. – Bozen.
- KÖNIG E. & BOGENSCHÜTZ H., 1979: Aktuelle Probleme des Pflanzenschutzes im Forst. Biol. Bundesanst. Land-Forstwirtsch. Berlin-Dahlem, H. 191, 121–131.
- SCHIMITSCHEK E., 1941: Die Übervermehrung von *Diprion pini* L. im westslowakischen Kieferngebiet. Z. Pflanzenkrankh. (Pflanzenpathologie) u. Pflanzenschutz 51, 257–278.
- SCHWENKE W. & STEGER O., 1961: Über Auftreten und Bekämpfung der Kiefernbuschhornblattwespe in Nordbayern 1959/60. Allg. Forstzeitschr. 16, 145–147.
- SCHWENKE W., 1964: Grundzüge der Populationsdynamik und Bekämpfung der Gemeinen Kiefernbuschhornblattwespe, *Diprion pini* L. – Z. ang. Ent. 54, 191: 7–27.
- SHAROV A.A., 1983: Parasitoid complex of the Common pine sawfly (*Diprion pini* L.) in Rostov region. Entomol. Obozr. 62, 302–313 (in Russisch).
- SHAROV A.A., 1993: Biology and population dynamics of the common pine sawfly, *Diprion pini* L., in Russia. In: Sawfly life history adaptation to woody plants 15, 409–429. Academic Press, Inc.
- THALENHORST W., 1963: Das Massenaufreten der Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) in Niedersachsen 1959–1961. Allg. Forst- u. Jagdz. 134, 76–82.