

Gedanken über die Begriffe „schädliche“ und „nützliche“ Insekten¹⁾

Von Dieter Schröder

(European Station, C.I.B.C., Delémont, Schweiz)

Wir Menschen haben einen ausgesprochenen Hang, alles was uns umgibt zu ordnen, zu klassifizieren. Dabei stoßen wir oft auf nicht geringe Schwierigkeiten, besonders wenn die zu klassifizierenden Objekte zur belebten Umwelt gehören, also z. B. Insekten sind. Jene, die sich aus Liebhaberei oder beruflich mit der Systematik der Insekten beschäftigen, kennen die zahlreichen Schwierigkeiten, welche sich bei der Abgrenzung von Unterarten, Arten und Gattungen oft ergeben. Hat man aber erst einmal eine genügend große Anzahl von Mitgliedern einer systematischen Einheit untersucht und die wichtigen Unterscheidungsmerkmale erkannt, dann ist eine sinnvolle systematische Ordnung durchaus möglich. Im idealen Fall *b e s c h r e i b t* die Systematik eine natürliche und auf den Menschen bezogen völlig wertfreie Ordnung.

Werturteile sind Schöpfungen des menschlichen Geistes und stets naturfremd. Sie ergeben sich aus den Wechselbeziehungen zwischen Mensch und Umwelt, wie auch aus den Beziehungen zwischen den Menschen. Im Laufe der menschlichen Geschichte wurde eine ganze Skala von Bewertungen geschaffen, die alle Bereiche des menschlichen Lebens erfaßt. Wir unterscheiden zwischen „gut“ und „böse“ im Bereich von Moral und Ethik, zwischen „schön“ und „häßlich“ im Bereich der Aesthetik, zwischen „nützlich“ und „schädlich“ im Bereich der physischen Existenz und der Ökonomie, um nur einige Wertpaare zu nennen. Allen Wertungen gemeinsam ist ihre Relativität, ihre räumliche und zeitliche Begrenztheit. Sie sind einem steten Wandel unterworfen. Wie schwierig es ist, zu sinnvollen Wertungen zu kommen, selbst dann, wenn sich die Bewertungsgrundlagen nicht ändern, das wollen wir am Beispiel der Begriffe „schädliche“ und „nützliche“ Insekten einmal näher untersuchen. Es sei vorausgeschickt, daß die nachfolgenden Ausführungen keinen Anspruch auf Vollständigkeit oder gar allgemeine Gültigkeit erheben. Sinn und Zweck der Diskussion ist es, die Schwierigkeiten aufzuzeigen, die sich jeder Bewertung entgegenstellen, und zu zeigen, daß jede Wertung nur eine bedingte Gültigkeit hat.

¹⁾ Vortrag gehalten am 3. April 1976 anlässlich des Bayerischen Entomologentages 1976 in München.

„Schädliche“ und „nützliche“ Insekten

Der Mensch, als aggressive und für den Konkurrenzkampf mit anderen Lebewesen besonders gut ausgerüstete Art, versteht es, seine Umwelt in hohem Maße seinen Interessen entsprechend zu verändern. In diesem Bestreben stößt er fortwährend auf Umweltwiderstände, zu denen ganz besonders auch eine Anzahl von Insektenarten gehören, eben jene von ihm als „schädlich“ bezeichneten Arten. Es handelt sich bei solchen „schädlichen“ Arten vor allem um die Überträger von Krankheiten und um Arten, die an Nutzpflanzen fressen oder deren Krankheiten übertragen, die menschliche Vorräte vernichten oder die z. B. menschliche Bauwerke zerstören. Alle diese Arten sind die erklärten Feinde des Menschen und werden mit allen zur Verfügung stehenden Mitteln bekämpft. Viele von ihnen würden ziemlich sicher ausgerottet, wenn es möglich wäre.

Als „nützliche“ Arten werden in allgemeinen drei Gruppen von Insektenarten angesehen: die domestizierten Arten, wie Honigbiene und Seidenspinner, die blütenbestäubenden Arten sowie die an „schädlichen“ Insekten räuberisch oder parasitisch lebenden Arten. Ohne Übertreibung darf wohl behauptet werden, daß die als „nützlich“ betrachteten Arten allgemein wesentlich weniger gut bekannt sind als die Schädlinge. Einem entomologisch nicht interessierten Laien würden außer der Honigbiene und dem Seidenspinner vermutlich nur noch die Marienkäfer und die Roten Waldameisen einfallen. Von der Nützlichkeit vieler Syrphiden, der Tachinen oder der Schlupfwespen wird er kaum etwas wissen.

Auf den ersten Blick scheint die Einteilung der Insekten in Schädlinge und Nützlinge aus menschlicher Sicht durchaus logisch zu sein. Auch die Zuordnung einer bestimmten Art zu einer der beiden Gruppen scheint kaum Schwierigkeiten zu bereiten. Dabei müßte allerdings vorausgesetzt werden, daß die Interessen des Menschen klar umschrieben werden können und bekannt ist, wie sich die betreffenden Insektenarten in bezug auf diese Interessen verhalten. In der Praxis sind aber gerade diese beiden Voraussetzungen oft nicht erfüllt. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß die große Mehrheit der heute bekannten Insektenarten keiner der beiden Gruppen zugeordnet werden kann. Es handelt sich bei diesen Arten um solche, die vom Standpunkt der angewandten Entomologie als indifferent oder auch wirtschaftlich bedeutungslose Arten bezeichnet werden. An Hand von Beispielen soll im folgenden gezeigt werden, daß die Beurteilung der Nützlichkeit, Schädlichkeit oder Bedeutungslosigkeit von Insektenarten äußerst schwierig sein kann, daß der Status einer Insektenart z. T. sehr unterschiedlich beurteilt werden muß und daß der Mensch durch sein gezieltes Eingreifen in die belebte Umwelt selbst den Status von Insektenarten ändert.

„Schädliche Insekten“

Die Schädlichkeit von Insektenarten leitet sich aus der Konkurrenz zwischen Mensch und Insekten ab. Biologisch betrachtet sollten die Schädlinge korrekterweise als Konkurrenten bezeichnet werden. Schädlich vom menschlichen Standpunkt sind doch jene Insekten, die als Nahrungskonkurrenten leben, die vom Menschen beanspruchte natürliche Rohstoffe zerstören oder in ihrem Wert mindern, die seine Haustiere gefährden oder als Blutsauger am Menschen dessen Gesundheit beeinträchtigen und sogar sein Leben gefährden. Wie *Forbes* (1915) richtig feststellt, hat die

Konkurrenz zwischen Insekten und Mensch seit dessen Erscheinen auf der Erde bestanden und wird auch in Zukunft weiterbestehen.

Wie zahlreiche ökologische Studien (Margalef, 1968; Odum, 1971; Krebs, 1972; Osche, 1973; Schwerdtfeger, 1975) beweisen, geht die natürliche Entwicklung der Besiedlung durch Pflanzen und Tiere in Richtung auf einen relativ stabilen Endzustand, den Klimax, der, je nach den örtlichen Gegebenheiten, z. B. eine Tundra, eine Prärie oder ein Wald sein kann. Die relative Stabilität solcher Lebensräume (Ökosysteme) beruht ganz wesentlich darauf, daß eine Vielzahl von Lebensformen in sie einwandert und alle oder doch die meisten der im Biotop vorhandenen Existenzmöglichkeiten ausgenutzt werden. Im Klimaxstadium finden keine wesentlichen Veränderungen der Artzusammensetzung der Lebensgemeinschaft mehr statt. Es besteht ein System von Wechselbeziehungen zwischen zahlreichen Organismen, die Nahrungsketten bilden, welche von den Pflanzen über die Pflanzenfresser zu den Räubern und Parasiten bis zu jenen Organismen reicht, die vom Abbau toter organischer und sogar anorganischer Stoffe leben. Durch die Vielzahl dieser Wechselbeziehungen wird verhindert, daß einzelne Mitglieder der Lebensgemeinschaft (Biozönose) ihre Bevölkerungsdichte auf Kosten anderer Mitglieder der Biozönose dauerhaft erhöhen. Bei einer überdurchschnittlichen Vermehrung einzelner Arten auf Grund von kurzfristigen positiven Veränderungen ihrer Lebensbedingungen ergeben sich automatisch bessere Lebensbedingungen für ihre Räuber und Parasiten, die dafür sorgen, daß der Gleichgewichtszustand wieder hergestellt wird.

Solange der Mensch als Sammler und Jäger lebte, war er weitgehend den Bedingungen seines Lebensraumes ausgeliefert, und seine Bevölkerungsdichte wurde in sehr ähnlicher Weise geregelt wie jene der anderen Organismen. Die Stellung des Menschen hat sich jedoch grundlegend geändert, seit er sesshaft wurde, Ackerbau und Viehzucht betrieb und lernte, Vorräte zu schaffen. Die aktive Verbesserung seiner Lebensbedingungen war mit einer erst langsamen, aber sich stets beschleunigenden Bevölkerungsvermehrung verbunden. Gleichzeitig verschärfte sich auch die Konkurrenz zwischen dem Menschen und zahlreichen anderen Organismen, von denen die Insekten von besonders großer Bedeutung sind. Über die naturbedingte Konkurrenz hinaus hat der Mensch durch Umweltveränderungen die Konkurrenz mit zahlreichen Insektenarten verschärft und hat außerdem neue Konkurrenzverhältnisse mit ehemals indifferenten Insektenarten provoziert. Das erfolgte hauptsächlich in dreierlei Weise: 1) durch Bewirtschaftung und die Schaffung von Monokulturen 2) durch absichtlichen oder unabsichtlichen Transport von Insekten in Gebiete außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebiets und 3) durch die Verbreitung von Nutzpflanzen außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebiets.

a) Bewirtschaftung und Schaffung von Monokulturen

Das aktive Eingreifen des Menschen in seine belebte Umwelt, besonders zur Verbesserung seiner Nahrungsbedingungen, hat in steigendem Maße zur Zerstörung von großen Teilen natürlicher Ökosysteme geführt. An ihre Stelle traten durch menschliche Aktivität geschaffene und erhaltene Agro-Ökosysteme, wie Mähwiesen, Gemüse- und Hackfrucht-Kulturen, Obstanlagen und Weinberge. Die Umwandlung von natürlichen Ökosystemen in Kulturland bewirkt, je nach Intensität und Ausdehnung, eine mehr oder minder große Veränderung der Insektenfauna. Grund-

sätzlich werden jene Insektenarten gefördert, die die Fähigkeit haben, sich an die speziellen Bedingungen der vom Menschen geschaffenen Ökosysteme, meist Monokulturen einiger weniger Nutzpflanzen, anzupassen. Im Falle der landwirtschaftlichen Kulturen müssen sie in der Lage sein, ein unnatürlich hohes Nahrungsangebot zu bestimmten Jahreszeiten und in ständig wechselnden Lagen innerhalb des kultivierten Gebiet auszunützen. Erfolgreiche Arten, die unter solchen Bedingungen zu Schädlingen werden, müssen ihren Lebenszyklus an den der Kulturpflanzen anpassen, sie müssen sich relativ schnell vermehren und schnell ausbreiten können und sie müssen in der Lage sein, Bevölkerungsverluste schnell auszugleichen (M a r g a l e f, 1968). Arten, die diese Voraussetzungen erfüllen, profitieren von einem dauerhaft hohen Nahrungsangebot, wie auch von der Ausschaltung von Nahrungskonkurrenten und natürlichen Feinden, die oft nicht in der Lage sind, im kultivierten Gebiet zu überleben. Das Ergebnis dieser Entwicklung sind die allgemein bekannten Massenvermehrungen einiger weniger Insektenarten, die große Verluste verursachen, die in extremen Fällen sogar zu Hungersnöten führen können. Die Reaktion des Menschen ist seit langer Zeit eine sehr einseitige; sie beschränkt sich auf eine Schädlingsbekämpfung, welche die Schädlinge kurzfristig eliminiert, ohne die Ursachen ihrer Massenvermehrungen zu beseitigen. Erst in jüngster Zeit ist dem Menschen bewußt geworden, daß es es ist, der die Bedingungen dafür schafft, daß eine Anzahl von Insektenarten durch Massenvermehrung zu Schädlingen werden.

Ohne Kultivierung und ohne die Schaffung von Monokulturen würden viele Insektenarten nicht schädlich werden. Gute Beweise für diese Behauptung können besonders aus dem Bereich der Forstwirtschaft erbracht werden. Beim Vergleich von naturnahen Wäldern und forstlichen Monokulturen wird eindeutig belegt, daß verheerende Insektenkalamitäten fast ausschließlich in den Monokulturen zu verzeichnen sind. Alle wichtigen forstschädlichen Insekten kommen auch in den naturnahen Wäldern vor, jedoch meist in so geringen Populationsdichten, daß sie nicht schädlich werden.

b) Die Verschleppung von Insektenarten

Durch die Entwicklung und fortschreitende Ausweitung von Verkehr und Handel über alle Teile der Welt gelangen Insekten (Schädlinge wie auch indifferente Arten) zufällig oder auch absichtlich in Gebiete, die sie ursprünglich nicht besiedeln konnten, weil natürlich Hindernisse, wie Meere, Wüsten, Gebirge, usw., das verhindern. Eine Anzahl dieser Arten wird im Einschleppungsgebiet zu Schädlingen. Dafür sind hauptsächlich drei Ursachen zu nennen: 1) Sie werden meist ohne ihre natürlichen Feinde und Krankheiten verschleppt; 2) sie gelangen in Gebiete, in denen sie bessere Bedingungen für ihre Vermehrung finden und 3) sie kommen mit neuen Wirtspflanzen in Berührung, die in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet nicht existieren.

Eine besonders große Bedeutung haben eingeschleppte Insekten als Schädlinge in vielen Gebieten, die von Europa aus kolonisiert worden sind, wie in Amerika, Australien und Neuseeland. So handelt es sich bei etwa einem Viertel aller schädlichen Insektenarten Nordamerikas um eingeschleppte Arten (L i n d r o t h, 1957). Zu ihnen gehört eine Reihe von landwirtschaftlichen und forstwirtschaftlichen Großschädlingen, wie z. B. der Maiszünsler (*Ostrinia [Pyrausta] nubilalis* [Hb.]) der Pflirschwärmer (*Grapholita molesta* [Busk]), die Hessenfliege (*Mayetiola de-*

structor [Say], der Japankäfer (*Popilla japonica* Newman), die Getreidehalmwespe (*Cephus pygmaeus* [L.]), der Schwammspinner (*Porthetria dispar* [L.]), der Goldafter (*Euproctis chrysorrhoea* [L.]), der Kiefertriebwickler (*Rhyacionia buoliana* Den. & Schiff.), die Fichtenblattwespe (*Gilpinia hercyniae* Htg.), die Lärchenblattwespe (*Pristiphora erichsonii* (Htg.) und die Tannenstammlaus (*Dreyfusia piceae* Ratz.), um nur einige wichtige Arten zu nennen.

Aber auch nach Europa wurde eine Anzahl von schädlichen Insektenarten eingeschleppt, wie z. B. die San-José Schildlaus (*Quadraspidiotus perniciosus* [Comstock]), die Blutlaus (*Eriosoma lanigerum* [Hausmann]), der Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata* [Say]) und der weiße Bärenspinner (*Hyphantria cunea* [Drury]). Es wäre noch eine Reihe weiterer Arten zu nennen, die jedoch nur regionale Bedeutung haben. Insgesamt ist festzustellen, daß wesentlich mehr palaearktische Insektenarten in andere Gebiete der Welt verschleppt und dort schädlich geworden sind, als Insekten fremder Herkunft in Europa. Wie sich die wirtschaftliche Bedeutung (der Grad der Schädlichkeit) von Insektenarten im Einschleppungsgebiet im Verhältnis zum Ursprungsgebiet ändern kann, sei kurz an einigen wenigen Beispielen erläutert.

Ein gutes Beispiel dafür, in welch bedrohlichem Ausmaß sich eine Art im Einschleppungsgebiet vermehren kann, wenn sie ohne ihre natürlichen Feinde eingeschleppt wird, ist die aus Australien stammende und nach Kalifornien eingeschleppte Citrus-Schildlaus (*Icerya purchasi* Maskell). Bis zum Jahre 1887 hatte sich diese Schildlaus in solchem Ausmaß vermehrt, daß die weitere Existenz von Citruskulturen in Kalifornien auf dem Spiele stand.

Nachdem man festgestellt hatte, daß die Schildlaus in Australien relativ selten auftrat, vermutete man zu Recht, daß natürliche Feinde dort ihre Übervermehrung verhindern. Zwei Jahre nach der Einfuhr und Ansiedlung der Coccinellide *Rodolia cardinalis* (Muls.) und der Cryptochaetide *Cryptochaetum iceryae* Williston war der Beweis für diese Annahme bestätigt, und die Schildlaus als Schädling auch in Kalifornien bedeutungslos geworden (F r a n z , 1961; D e B a c h , 1964).

Die aus Nordeuropa stammende und dort eher seltene Fichtenblattwespe *Gilpinia* (*Diprion*) *hercyniae* entwickelte sich nach ihrer Einschleppung zu einem bedeutenden Forstschädling in Ostkanada. Wegen der großen wirtschaftlichen Bedeutung der in kurzer Zeit entstandenen Schäden wurde eines der größten kanadischen Programme zur biologischen Bekämpfung eines eingeschleppten Schädlings ins Leben gerufen. In den Jahren 1933—1951 wurden 27 verschiedene Arten von Schlupfwespen und Raupenfliegen aus Europa importiert und, zum großen Teil wiederholt, freigelassen. Obwohl nur zwei Parasitenarten, die Schlupfwespe *Exenterus vellicatus* Cush. und die Raupenfliege *Drino bohemica* (Mesn.), dauerhaft als Parasiten von *G. hercyniae* angesiedelt werden konnten, haben diese in Verbindung mit einer zufällig eingeführten Kernpolyedrose den Zusammenbruch der Massenvermehrung von *G. hercyniae* bewirkt. Die Blattwespe hat seither keine bedeutenden Schäden mehr verursacht. Die drei natürlichen Gegenspieler haben die Wirtsdichte der Blattwespe auf einem so tiefen Niveau stabilisiert, daß sie nach dem neuesten Bericht von N e i l s o n et. al. (1971) jetzt als unbedeutendes Forstinsekt gilt.

Als Beispiel dafür, daß ein Insekt im Einschleppungsgebiet auf Grund besserer Lebensbedingungen zu einem bedeutenden Schädling werden kann, darf mit einigen Vorbehalten das Getreidehähnchen (*Oulema melanopus* [L.]) genannt werden. Diese Chrysomelide ist in großen Teilen Europas verbreitet, verursacht aber fast im

gesamten Verbreitungsgebiet keine wirtschaftlich bedeutsamen Schäden. Ganz anders in gewissen Teilen der nördlichen Vereinigten Staaten, wo *O. melanopus* erstmals 1962 im Staate Michigan festgestellt wurde. Innerhalb weniger Jahre wurde der eingeschleppte Käfer zu einem wichtigen Schädling von Sommergetreide, von dem 1966 schon 65 000 ha gespritzt werden mußten. Eine abschließende Beurteilung der auslösenden Faktoren dieser Entwicklung ist bisher jedoch nicht möglich. Man hofft durch das Studium der Populationsdynamik und der Sterblichkeitsfaktoren im natürlichen Verbreitungsgebiet und im Einschleppungsgebiet die auslösenden Faktoren der Massenvermehrung in Nordamerika zu erfassen (C a r l, pers. Mitt.).

Die aus Europa nach Nordamerika verschleppte Tannenstammllaus, *Dreyfusia* (*Adelges*) *piceae*, ist ein gutes Beispiel dafür, daß eine im natürlichen Verbreitungsgebiet harmlose und wirtschaftlich unbedeutende Art beim Zusammentreffen mit einer neuen Wirtspflanze sehr schädlich werden kann. Wie durch eingehende Studien in Europa nachgewiesen werden konnte (K l o f t, 1955, 1960; E i c h h o r n, 1968), hat die lange gemeinsame Entwicklung von *D. piceae* und *Abies alba* im natürlichen Verbreitungsgebiet zu einem homöostatischen Gleichgewicht geführt. Ein Massenbefall von *D. piceae* kann sich auf der gleichen Rindenfläche nur ein oder zwei Jahre erhalten. Innerhalb dieser Zeit wird von einem sekundären Korkkambium ein Korkmantel gebildet, der verhindert, daß die am Stamm festgesaugten Läuse ihr Nährsubstrat erreichen. Da die einmal festgesaugten Läuse ihre Stedborsten nicht aus der Rinde herausziehen können, um ein unverbrauchtes Rindenstück aufzusuchen, sterben sie ab. Die Reaktion des Baumes ist abhängig von der Populationsdichte der Läuse und wirkt deshalb regulierend. Außer gewissen Zuwachsverlusten entstehen am befallenen Baum keine weiteren Schäden.

Auf der nordamerikanischen *Abies balsamea* hat der Befall durch *D. piceae* dagegen verheerende Folgen. Die Laus befällt alle Teile des Baumes vom Wurzelhals bis zur Krone. Lausdichten von 30 Läusen pro 10 cm² Rindenfläche können bereits nach 3 Jahren zum Absterben von Bäumen führen. Im Kronenbereich saugen die Läuse an den Blütenanlagen sowie an den zwei- und dreijährigen Triebachsen. Bei mehrjährigem Befall reagiert der Baum mit charakteristischen Schwellungen der Zweige, die von der Spitze her absterben. Ein länger anhaltender Zweigbefall führt zum Absterben der gesamten Krone und des Baumes (C l a r k et. al., 1971).

Ähnlich wie die Tannenstammllaus reagierte auch die aus dem Kaukasus und dem östlichen Pontus nach Mitteleuropa eingeschleppte Tannentriebllaus *Dreyfusia müsslini* C. B. In ihrer Heimat wird sie an *Abies nordmanniana* und *A. bornmülleriana* gefunden, verursacht aber keine wirtschaftlich bedeutsamen Schäden. In Mitteleuropa wurde die Laus jedoch zu einem der wichtigsten Schädlinge von *A. alba* (E i c h h o r n, 1969).

Eine Reihe weiterer Beispiele könnte angeführt werden, doch muß an dieser Stelle darauf verzichtet werden. Es soll nicht verschwiegen werden, daß bewußt solche Beispiele ausgewählt worden sind, die die zu Beginn formulierten Thesen belegen. Jede zufällige oder absichtliche Überführung einer Insektenart in ein von ihr bisher nicht besiedeltes Gebiet ist ein ökologisches Experiment, dessen Ergebnis vom Zusammenwirken zahlreicher Faktoren abhängt. Welcher Faktor oder welche Faktoren dabei zu Schlüsselfaktoren werden, läßt sich auch bei sorgfältiger Analyse oft nicht eindeutig bestimmen.

Durch mehr oder minder strenge Quarantänebestimmungen versucht man in fast allen Ländern der Erde die nachteiligen Folgen der Verschleppung von Insekten in

Gebiete außerhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete einzudämmen. Der zunehmende Weltverkehr und die immer kürzer werdenden Transportzeiten erhöhen jedoch die Gefahr der Verschleppung, weil immer mehr Insektenarten einen Transport lebend überstehen können. So wird es, besonders bei liberaler Kontrollpraxis im Touristenverkehr, immer schwieriger, eine Einschleppung faunenfremder Insektenarten zu verhindern. Nach dem Bericht der Quarantäne-Abteilung des Amerikanischen Landwirtschaftsministeriums wurden z. B. allein während eines Jahres (1968/69) 7800 fremde Insektenarten bei Kontrollen in Häfen und Flugplätzen der USA registriert (Girard, 1971). Man kann sich vorstellen, daß im gleichen Zeitraum eine große Anzahl von Insekten trotz dieser Kontrollen in die USA gelangten.

c) Die Einfuhr von Kulturpflanzen in Gebiete außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes

Während der Entdeckung und Erforschung neuer Kontinente und ihrer anschließenden Kolonisierung wurden zahlreiche Zier- und Nutzpflanzen außerhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete eingebürgert. In den Einfuhrgebieten trafen sie mit zahlreichen einheimischen Insektenarten zusammen, mit denen sie vorher nicht in Berührung gekommen waren und gegen deren Befall sie deshalb keine Abwehrmechanismen hatten entwickeln können. So konnte eine Anzahl dieser Insektenarten die eingeführten Pflanzen als Wirtspflanzen adoptieren und zum Teil verheerende Schäden anrichten. Besonders auffällig ist dieser Prozeß in den tropischen und subtropischen Klimazonen der Erde. Dort finden wir heute weltweit eine relativ kleine Anzahl wichtiger Kulturpflanzen, wie Mais, Reis, Zuckerrohr, die vor ihrer Verbreitung durch den Menschen jeweils nur in einem Kontinent heimisch waren. Zuckerrohr, Mais und Kakao sollen hier als Beispiele kurz betrachtet werden.

Es wird angenommen, daß alle heute kultivierten Zuckerrohrvarietäten Abkömmlinge der Art *Saccharum officinarum* sind, die vermutlich aus dem melanesischen Raum stammt. Nach der Einfuhr in neue Gebiete hat eine Anzahl lokaler Insektenarten das Zuckerrohr als Wirtspflanze adoptiert. Als Beweise für die Richtigkeit dieser Annahme können eine Reihe von Tatsachen angeführt werden, wie 1) das regional begrenzte Auftreten vieler wichtiger Zuckerrohrschädlinge, z. B. sind die Arten der Gattung *Diatraea* (s. l.) in ihrer Verbreitung auf Amerika beschränkt, und 21 Arten dieser Gattung sind Zuckerrohrschädlinge; 2) die Wirtspflanzenspektren lokaler Zuckerrohrschädlinge, z. B. die gute Synchronisation zwischen den afrikanischen Arten der Gattung *Sesamia* und *Eldana* mit zahlreichen einheimischen Gräsern; und 3) der Umstand, daß auch in jüngster Zeit immer wieder einheimische Insektenarten auf Zuckerrohr übergehen und zu Schädlingen werden (Pemberton & Williams, 1969), wie z. B. *Numica viridis* Muir (*Tropiduchidae*) in Natal (Dick, 1963), *Yanga guttulata* (Sign.) (*Cicadidae*) in Madagaskar (Breniere, 1965) und *Aeneolamia postica* Wlk. (*Cercopidae*) in Mexiko (Inturbe & Ruano, 1963). Viele der lokal auf Zuckerrohr übergewechselten Schädlinge wurden im Laufe der Zeit wiederum in Gebiete außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes verschleppt und sind heute weiter verbreitet als sie ursprünglich waren.

Eine ähnliche Entwicklung wie beim Zuckerrohr hat auch bei dem aus der Neuen Welt stammenden Mais stattgefunden (Jepson, 1954). Besonders interessant

aus europäischer Sicht ist dabei der Maiszünsler (*Pyrausta nubilalis*). Bis zur Einfuhr und der später erfolgten Kultivierung von Mais hatte der Maiszünsler in Europa als polyphage Art keine wirtschaftliche Bedeutung, war also kein Schädling. Sein Status änderte sich erst, nachdem die eingeführte Wirtspflanze in größerem Umfang angebaut wurde und *P. nubilalis* zu ihrem wichtigsten Schädling wurde. Seine größte Schädlichkeit erlangte *P. nubilalis* aber erst in Nordamerika, wohin er um die Jahrhundertwende, vermutlich aus Italien oder Ungarn, eingeschleppt wurde. Besonders in den zwanziger und dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts richtete *P. nubilalis* große Schäden in weiten Teilen der USA an. Seine größere Schädlichkeit in Nordamerika und sein Vorkommen in einem im Vergleich zu Europa größeren ökologischen Bereich wurde hauptsächlich auf eine durch Anpassung erfolgte physiologische Änderung der Art zurückgeführt (B o d e n h e i m e r, 1938).

Im Jahre 1879 wurde der Kakao erstmals aus Südamerika in den afrikanischen Kontinent eingeführt. Bereits 20 Jahre später hatte sich Westafrika zu einem Hauptanbaugebiet entwickelt und produzierte in den folgenden Jahrzehnten einen wachsenden Anteil der Welternte an Kakaobohnen. Seit etwa 40 Jahren sind jedoch erhebliche Verluste in der Kakaoproduktion zu verzeichnen. Diese Verluste sind hauptsächlich auf den Befall durch zwei polyphage Miriden (*Sahlbergiella singularis* Hagl. und *Distantiella theobroma* Dist.), deren Saugstellen von Pilzen (meist *Calonectria rigidiuscula*) befallen werden, und eine polyphage Schildlaus (*Planococcus njalensis* Laing), die der Vektor einer Viruserkrankung (Swollen shoot disease — SSVD) ist, zurückzuführen (C l a r k et. al., 1967). Der anfängliche Erfolg des Kakaoanbaus in Westafrika beweist, daß sich erst im Laufe der Zeit einige einheimische Insekten auf die neue Wirtspflanzen umstellten. Durch die Einfuhr des Kakaobaumes wurden fünf voneinander völlig unabhängige und unschädliche Elemente zu einem wirtschaftlich sehr bedeutsamen Komplex von Schädlingen.

Einige allgemeine Bemerkungen über schädliche Insekten

Wenn von schädlichen Insekten gesprochen oder geschrieben wird, dann meist aus einem aktuellen Anlaß, teils weil ein Schaden bereits entstanden ist, teils um einen Schaden zu verhindern. Unser Interesse wird also immer dann auf solche „schädliche Arten“ gelenkt, wenn sie die ihnen einmal zugeschriebene Funktion, nämlich Schaden zu verursachen, auch tatsächlich erfüllen. Auf diese Weise kann es zu einer statischen Beurteilung der ökologischen Funktion bestimmter Insektenarten kommen: ein Schädling ist und bleibt ein Schädling!

Wer sich für Insekten interessiert, oder als Biologe sich beruflich mit Insekten befaßt, der weiß, daß die ökologischen Funktionen von Insekten sehr mannigfaltig sind und sich wandeln können. Das gilt selbstverständlich auch für die schädlichen Arten. So gibt es sicher keine schädliche Art, die innerhalb ihres gesamten Verbreitungsgebietes zu jeder beliebigen Zeit wirtschaftlich bedeutsamen Schaden verursacht; das ist selbst bei den sogenannten „Dauerschädlingen“ nicht der Fall. Alle Insekten, aber besonders die schädlichen Arten, sind durch das Zusammenwirken zahlreicher Faktoren Häufigkeitsschwankungen unterworfen. In der Populationsdynamik spricht man vom Massenwechsel der Insekten, wenn Phasen relativ geringer Populationsdichte von Phasen mit relativ hoher Populationsdichte gefolgt werden. Die Dauer von Massenvermehrungen sowie ihre Dynamik ist für viele Insekten-

arten charakteristisch (Gradationstypen). So haben Massenvermehrungen von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.), Forleule (*Panolis flammea* Schiff.), Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) und Kiefernswärmer (*Hyloicus pinastri* L.) z. B. in Norddeutschland eine 6—7jährige Dauer. Bedeutende Schäden werden meist nur auf dem Höhepunkt der Gradation während ein oder zwei Jahren verursacht (Schwerdtfeger, 1957, 1963).

Ob bei Massenvermehrungen von schädlichen Insektenarten auch tatsächlich wirtschaftlich bedeutsame Schäden verursacht werden, hängt auch von den lokalen Umweltbedingungen ab. So verursacht z. B. der Eichenwickler, *Tortrix viridana* L., in zahlreichen Eichenbeständen Niedersachsens alljährlich großen Schaden durch Zuwachsverluste (Jüttner, 1959), die besonders in den Furniereichenbeständen zu empfindlichen finanziellen Verlusten führen. In den Elbe-Auen bei Magdeburg ist der Fraß des Eichenwicklers jedoch willkommen. Auf den nährstoffreichen Böden der Elbe-Auen haben die Eichen einen großen jährlichen Zuwachs und erreichen wegen der breiten Jahresringe keine Furnierholzqualität. Die durch den Wicklerfraß verursachte Verminderung des jährlichen Zuwachses der gutwüchsigen Eichen bewirkt jedoch, daß das produzierte Holz eine höhere Qualitätsstufe erreicht und als Furnierholz verkauft werden kann. Unter diesen spezifischen Bedingungen ist der sonst schädliche Wickler also sogar nützlich.

Durch gezielte Maßnahmen trägt auch der Mensch dazu bei, daß schädliche Insektenarten lokal oder sogar in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet ihre wirtschaftliche Bedeutung verlieren und zu indifferenten Arten werden. In der Regel wird das jedoch nur dann erreicht, wenn die für die Bevölkerungsentwicklung entscheidenden Umweltfaktoren, die sogenannten Schlüsselfaktoren, erkannt und so beeinflußt werden können, daß ihre Vermehrung unterhalb der Schadensschwelle abgebremsst wird.

Die vermutlich ältesten und am weitesten verbreiteten Maßnahmen, die dieses Ziel verfolgen, sind wohl jene, die heute unter dem Begriff kulturtechnische Methoden der Schädlingsbekämpfung zusammengefaßt werden. Dazu gehören der heute allgemein übliche Fruchtwechsel, das Beseitigen von Pflanzenresten nach der Ernte, eine auf die Zerstörung der im Boden befindlichen Stadien abgestimmte Bodenbearbeitung, die Beseitigung von Wechselwirten, Be- und Entwässerungsmaßnahmen, Düngung, usw.

Die Selektion oder Züchtung resistenter Rassen von Kulturpflanzen ist eine weitere Möglichkeit, die Vermehrung von schädlichen Insekten zu begrenzen oder sogar total zu unterbinden. Die Reblaus *Phylloxera vitifoliae* (Fitch.) ist Beispiel dafür, welch großen Einfluß die Resistenz von Kulturpflanzen auf die Häufigkeit und wirtschaftliche Bedeutung von Schadinsekten hat. Bereits wenige Jahre nach ihrer Einschleppung aus Nordamerika begann die Reblaus in Europa große Schäden zu verursachen und vernichtete in der folgenden Zeit die Reben in weiten Teilen der europäischen Weinbaugebiete. Zum Glück erkannte man relativ früh, daß einige amerikanische Weinsorten gegen den Wurzelbefall von *Phylloxera* resistent sind. Heute stocken die europäischen Rebsorten in fast allen Teilen der wichtigen Weinbaugebiet auf amerikanischen Unterlagen, und die Reblaus ist zu einem Schädling von untergeordneter Bedeutung geworden. Eine vergleichbar große Rolle spielte die Selektion resistenter Getreidesorten in Nordamerika bei der Begrenzung der aus Europa eingeschleppten Hessianfliege (*Mayetiola destructor*). Sie wurde in Kansas/USA durch den Anbau resistenter Weizensorten praktisch völlig ausgeschaltet. Auch

in Kalifornien, wo in den Jahren von 1949 bis 1959 zwischen 60—70 % der Anbaufläche mit resistenten Sorten bestellt worden war, konnte der Befall unter 10 % gehalten werden. Höhere Befallprozentage bis zu 40 % wurden in den Jahren 1961—63 beobachtet, als weniger als 25 % der Anbaufläche mit resistenten Sorten bestellt worden war (U.S. Acad. Sci., 1969).

Nicht unerwähnt soll bleiben, daß sich der Status von Insektenarten auch durch lang anhaltende chemische Bekämpfungsmaßnahmen ändern kann. So berichtet z. B. Reich (1974), daß im Obstbaugebiet des Alten Landes seit 1965 die Miniermotte *Stigmella malella* Stt. als Schädling auftrat. Andererseits haben ehemals wichtige Obstbaumschädlinge, wie Frostspanner, Apfelblattsauger, Baumweißling, Goldafter und Ringelspinner seit 20 Jahren in diesem Gebiet keine Bedeutung mehr. Ganz ähnliche Massenvermehrungen von Miniermotten, vermutlich als Folge von intensiven chemischen Bekämpfungsmaßnahmen, wurden auch in den norditalienischen Obstbaugebieten beobachtet (Wildbolz, pers. Mitt.).

Es ist sicher nicht notwendig, noch weitere Belege dafür anzuführen, daß nur eine dynamische Betrachtung des Begriffs „schädliches Insekt“ den biologisch-ökologischen Gegebenheiten gerecht wird. Bei einer statischen Betrachtung wird nicht nur der Wandel der wirtschaftlichen Bedeutung von schädlichen Insektenarten unberücksichtigt gelassen, sondern es wird übersehen, daß auch diese Arten wichtige Funktionen innerhalb ihres Lebensraumes haben und ihre Ausschaltung deshalb ökologisch unerwünscht sein kann. Sie sind eine wichtige, oft sogar die wichtigste Nahrungsquelle für zahlreiche Tierarten, wie z. B. die Larven von Stechmücken für eine Anzahl von Speisefischen, sie haben große Bedeutung beim Abbau von kranken oder bereits abgestorbenen Pflanzen, wie z. B. die Borkenkäfer und andere holzzerstörende Insekten, sie sind ein Reservoir für zahlreiche räuberisch und parasitisch lebende Insekten usw. Sie sind integraler Bestandteil vieler Lebensgemeinschaften und tragen zu deren Vielgestaltigkeit bei. Wie bereits festgestellt wurde, ist die Vielgestaltigkeit der Lebensgemeinschaften (Biozöosen) eine wesentliche Voraussetzung für die Stabilität von Ökosystemen. Ökologisch betrachtet sind deshalb auch die „schädlichen Insektenarten“ wichtige und wertvolle Glieder unserer belebten Umwelt.

Nützliche Insekten

Im Gegensatz zu Insekten, die als Konkurrenten des Menschen schädlich werden, gibt es auch eine große Anzahl von Arten, die aus menschlicher Sicht als nützlich angesehen werden. Die Nützlichkeit solcher Arten besteht z. B. darin, daß sie Stoffe sammeln oder produzieren, die vom Menschen genutzt werden (Metcalf & Flint, 1939), als Blütenbestäuber die Erträge von Kulturpflanzen sichern (Todd & McGregor, 1960; Bohart 1957, 1962), als saprophage und koprophage Arten zum Abbau von pflanzlichen und tierischen Abfällen beitragen (Waterhouse & Wilson, 1968) oder als Parasiten und Räuber von schädlichen Insektenarten leben. Es könnte noch eine Anzahl weiterer nützlicher Funktionen aufgezählt werden, zu denen auch der ästhetische Wert der Insekten für zahlreiche Liebhaber zu zählen ist.

Auf den ersten Blick steht die Nützlichkeit der als nützlich bezeichneten Arten ebenso außer Frage, wie die Schädlichkeit der schädlichen Arten. Aber auch für die nützlichen Arten gilt, daß ihre Nützlichkeit nicht als konstante „Eigenschaft“ be-

trachtet werden darf. Die Beurteilung der Nützlichkeit von Insekten ist Schwankungen unterworfen, und nicht alle als nützlich geltenden Arten sind zu jeder Zeit und an jedem Ort ihres Verbreitungsgebietes wirklich nützlich. In vielen Fällen ist ein genaues Studium der komplizierten Wechselbeziehungen zwischen einer Insektenart und ihrer Umwelt erforderlich, um festzustellen, ob, in welchem Umfang und unter welchen Voraussetzungen die betreffende Art wirklich nützlich wird. Das soll am Beispiel jener Arten gezeigt werden, die als Parasiten und Räuber von schädlichen Insektenarten leben und deshalb allgemein als nützlich gelten.

Es ist nicht bekannt, wann der Mensch erstmals bewußt das Phänomen der Entomophagie von Insekten erfaßte. Als sicher darf gelten, daß räuberisch lebende Arten relativ früh die Aufmerksamkeit des Menschen auf sich zogen. Aus China wird z. B. berichtet, daß man dort seit Jahrhunderten Nester der räuberischen Ameise *Oecophylla smaragdina* F. in die Orangenkulturen hängte, um die Zahl blattfressender Insekten zu senken (McCook, 1882). Im Gegensatz zu den räuberisch lebenden Arten wurde die Existenz und Bedeutung der parasitisch lebenden Arten vergleichsweise spät entdeckt. Die erste Erwähnung eines Parasiten in der Literatur erfolgte durch Aldrovandi im Jahre 1602, der die Kokons der Brackwespe *Apanteles glomeratus* (L.) an den Raupen des Kohlweißlings *Pieris rapae* L. beobachtete, aber als Insekteneier falsch deutete. Erst etwa ein Jahrhundert später wurde das Phänomen des Parasitismus bei Insekten wirklich erkannt (DeBach, 1964). Seither, besonders aber in den letzten hundert Jahren, wurde der Bedeutung parasitischer und räuberischer Insekten in der Populationsdynamik von Schadinsekten große Aufmerksamkeit geschenkt. Es wurde beobachtet, daß die Schädlinge eine z. T. beträchtliche Anzahl von natürlichen Feinden haben, die die Häufigkeit der Schädlinge unter gewissen Bedingungen deutlich beeinflussen. Darauf aufbauend wurde die Idee der biologischen Schädlingsbekämpfung entwickelt, deren praktische Anwendung ganz wesentlich dazu beigetragen hat, unsere Kenntnisse über die Bedeutung nützlicher Insektenarten zu erweitern.

Damit räuberisch und parasitisch lebende Insektenarten wirksam (nützlich) werden können, müssen von ihnen gewisse Bedingungen erfüllt werden. Von besonderer Wichtigkeit ist, daß sie eine mehr oder minder dauerhafte Verbindung mit ihren Wirtsarten haben. Auf Grund dieser Wirtsbindung, die von unterschiedlicher Intensität sein kann, kommt es zur Ausbildung von charakteristischen Komplexen von natürlichen Feinden, den sogenannten „Parasitenkomplexen“ der Schädlinge. Wie noch gezeigt wird, sind jedoch nicht alle an solchen Parasitenkomplexen beteiligten Arten gleichwertig. Bedeutsam für die Nützlichkeit ist nämlich vor allem die Fähigkeit, besonders von spezialisierten natürlichen Feinden eines Schädlings, dichteabhängig auf Veränderung der Wirtsdichte zu reagieren. Das bedeutet, daß bei steigender Wirtsdichte auch ein steigender, d. h. prozentual höherer Anteil von Wirten durch die natürlichen Feinde abgetötet wird. Viele der als nützlich geltenden räuberisch und parasitisch lebenden Insekten reagieren nicht oder nur unter ganz bestimmten ökologischen Bedingungen auf diese Weise (Franz, 1961; Franz & Krieg, 1972). Die Frage, ob und in welchem Maß die natürlichen Feinde eines Schädlings wirklich nützlich sind, kann nur durch genaue und oft langwierige Untersuchungen beantwortet werden. An einigen Beispielen soll gezeigt werden, zu welchen interessanten Ergebnissen solche Studien führen.

Die parasitisch lebenden Insektenarten

Der kleine Frostspanner (*Operophtera brumata* [L.]) ist ein in Europa weit verbreiteter Schädling in Obstkulturen und Laubwäldern, obwohl er einen artenreichen Parasitenkomplex besitzt. Dieser wurde in den Jahren 1962–65 von Secher (1970) in Mitteleuropa eingehend studiert. Als wichtigstes Ergebnis wurde dabei festgestellt, daß die gut mit dem Wirt synchronisierte Raupenfliege *Cyzenis albicans* (Fall.) sehr unter der Konkurrenz von zwei Schlupfwespen, *Pleolophus abominator* (Grav.) und *Pimpla contemplator* Müll., zu leiden hat. Die beiden Schlupfwespen stechen den Wirt als Praepuppe bzw. Puppe an, während die auf die Blätter abgelegten Eier von *C. albicans* bereits von den Raupen aufgenommen werden. Da sich die Tachine bis zur Verpuppung des Wirtes nicht über das erste Larvenstadium hinaus entwickelt, kommt es zu Multiparasitierung durch die beiden Schlupfwespen, wobei die Larven von *C. albicans* immer abgetötet werden. Wegen der allgemein hohen Parasitierungsraten von *P. abominator* sind die Verluste, die die Population von *C. albicans* erleidet, bedeutend.

Im Jahre 1954 wurden in Ostkanada 6 europäische Parasitenarten zur biologischen Bekämpfung des dorthin verschleppten Frostspanners freigelassen. Von diesen bürgernten sich jedoch nur zwei Arten ein, die Tachine *C. albicans* und die Schlupfwespe *Agrypon flavocolatum* (Grav.). Als Ergebnis dieser Einbürgerung und der schnellen Ausbreitung der beiden Parasiten sank die Wirtsdichte des Frostspanners von 1000 Faltern pro Baum im Jahre 1954 auf weniger als einen Falter im Jahre 1963. Die Populationsdichte des Frostspanners hat sich seither im gesamten kanadischen Verbreitungsgebiet auf einem so tiefen Niveau stabilisiert, daß Schäden nicht mehr verursacht werden. Mit Hilfe von populationsdynamischen Folgestudien (Embrée, 1965, 1966, 1971) war es möglich nachzuweisen, daß der Zusammenbruch der Massenvermehrung hauptsächlich durch die Tachine *C. albicans* verursacht wurde, deren Parasitierungsrate mit zunehmender Wirtsdichte anstieg. Die Schlupfwespe *A. flavocolatum* wird erst häufiger, wenn die Wirtsdichte bereits stark abgesunken ist, parasitiert dann aber einen prozentual höheren Anteil der Wirtspopulation als *C. albicans*. In Kanada wurden also durch Zufall zwei Parasiten eingebürgert, die sich in idealer Weise ergänzen und ohne die offensichtlich schädliche Konkurrenz der in Europa vorhandenen Schlupfwespen *P. abominator* und *P. contemplator* den Wirt unter Kontrolle halten können.

Ähnliche Fälle von Konkurrenz zwischen gut mit dem Wirt synchronisierten spezifischen Parasitenarten und wenig wirksamen Arten gibt es auch bei anderen Schadinsekten. In fast allen diesen Fällen unterliegen in der direkten Konkurrenz bei Multiparasitierung die spezifischen Arten den weniger spezifischen. So erreicht z. B. die am besten mit dem Tannentriebwickler (*Choristoneura murinana* [Hb.]) synchronisierte Schlupfwespe *Cephaloglypta murinanae* (Bauer) auch bei Massenvermehrungen ihres Wirtes nur Parasitierungswerte von unter 10%. Zwölfer (1961) stellte bei seinen Untersuchungen im Schwarzwald und in den Vogesen fest, daß eine polyphage Schlupfwespe, *Itopectis maculator* (F.) zwischen 28–35% der Kokons von *Cephaloglypta*, aber nur 10–20% der Puppen des Wickler parasitierte. Im Parasitenkomplex des Tannentriebwicklers wird also ein polyphager, auf Wirtswechsel angewiesener Parasit zu einem bedeutenden Feind der hochspezialisierten *Cephaloglypta*.

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch der Parasitenkomplex des Kiefern-

triebwicklers (*Rhyacionia buoliana* Den. & Schiff.). Die dominanten Larvenparasiten im gesamten Verbreitungsgebiet des Wicklers sind die Braconide *Orgilus obscurator* Nees und die Schlupfwespe *Temelucha interruptor* Grav., zu denen sich im nördlichen Mitteleuropa noch eine zweite Schlupfwespe, *Pristomerus* sp., gesellt. Untersuchungen in Deutschland (Bogenschütz, 1969; Schröder, 1974) und Polen (Koechler & Kolk, 1969) haben gezeigt, daß die Population von *O. obscurator* durch die Konkurrenz der beiden Schlupfwespen große Verluste erleidet, die z. B. in Nordwestdeutschland auf *Pinus silvestris* in den Jahren 1964 bis 1967 im Mittel 68% betragen haben. Von den drei Parasitenarten verfügt *O. obscurator* über das beste Wirtsfindungsvermögen und vermeidet durch Markierung weitgehend, daß Wirtsraupen von der eigenen Art mehrfach parasitiert werden. Dieses Verhalten nutzen die beiden Schlupfwespen aus, um ihrerseits Wirte zu finden. Als Folge wird ein hoher Anteil der Eier der beiden Schlupfwespen (in NW-Deutschland über 90%) in Wirte abgelegt, die bereits von *O. obscurator* parasitiert sind und die Erstlarven dieser Art werden von den Erstlarven der beiden Schlupfwespen abgetötet. Erfolgt die Beurteilung der Bedeutung (Nützlichkeit) der drei Parasitenarten ausschließlich nach den Schlüpfsergebnissen von Zuchten, wie das früher fast immer der Fall war, so kommt man zu völlig falschen Schlußfolgerungen. Die beiden „Kleptoparasiten“, die ohne die „Hilfe“ von *O. obscurator* vermutlich nur einen sehr kleinen Anteil der Wirtsraupen finden und parasitieren könnten, sind in den Zuchten oft die häufigsten Arten und werden deshalb für wirksame und nützliche Parasiten gehalten. In Wirklichkeit hemmen sie die Entwicklung der Population von *O. obscurator* und verhindern unter Umständen sogar dessen dichteabhängiges Reagieren auf einen Anstieg der Wirtspopulation und damit die Chance, die Wirtsdichte auf einem relativ niedrigen Niveau zu stabilisieren.

Pschorn-Walcher & Zwölfer (1968) und Zwölfer (1970) diskutieren die Struktur von Parasitenkomplexen und analysieren die Bedeutung von Konkurrenzerscheinungen innerhalb von Parasitenkomplexen. Sie weisen darauf hin, daß die Evolution von Parasitenkomplexen in der Regel dazu führt, daß die von der Wirtspopulation gebotenen Angriffsmöglichkeiten immer vollständiger ausgenutzt werden. Bei steigender Artenzahl der Parasiten müssen sich jedoch Regelmechanismen entwickeln, die die Leistungsfähigkeit der einzelnen am Komplex beteiligten Parasitenarten beschränken, um eine zu starke Schädigung oder sogar die Ausrottung des Wirtes zu vermeiden. Die Entwicklung von artenreichen Parasitenkomplexen führt deshalb meist zu einem Gleichgewicht (ökologische Homeostasis), bei dem zwar zahlreiche Parasitenarten dauerhaft miteinander auf dem gleichen Wirt leben, aber ihre Fähigkeit einbüßen, die Wirtsdichte auf einem bestimmten Niveau zu halten, also z. B. Massenvermehrungen des Wirtes zu verhindern. Neben der in den Beispielen bereits erwähnten Konkurrenz zwischen primären Parasitenarten haben auch die Hyperparasiten in diesem Prozeß eine wichtige Funktion. Artenreiche Parasitenkomplexe sind zwar biologisch-ökologisch sinnvoll, vom Standpunkt des wirtschaftenden Menschen unter Umständen jedoch unerwünscht. Von diesem Standpunkt aus betrachtet sind zahlreiche der allgemein als nützlich geltenden Arten also eher „schädlich“.

Die räuberisch lebenden Insektenarten

Die Einschätzung der Bedeutung von räuberisch lebenden Insektenarten (Prädatoren) in der Populationsdynamik von phytophagen Insekten stößt auf große Schwierigkeiten. Dafür sind zahlreiche Ursachen verantwortlich, wie z. B. die meist polyphage Ernährung von Prädatoren, die Unstetigkeit vieler Arten innerhalb ihres Jagdgebietes, die Schwierigkeit, ihren tatsächlichen Aktionsradius zu bestimmen, die Abhängigkeit ihrer Aktivität von den Witterungsbedingungen und der unter Umständen von Jahr zu Jahr wechselnde Grad ihrer Synchronisation mit dem Entwicklungszyklus wichtiger Beutetiere. Es kommt noch hinzu, daß selbstverständlich auch die Prädatoren eine eigene Populationsdynamik haben und ihre Populationsdichte zwar wesentlich, aber doch nicht ausschließlich vom Angebot an Beutetieren beeinflusst wird. Wie die Parasiten, so haben auch die Prädatoren Grenzen in der Nutzung ihrer Beutetiere. So decken sich z. B. die Areale und Aktivitätsperioden von Prädatoren und ihren Beutetieren nicht vollständig, und die Populationen der Prädatoren werden, unabhängig von ihren Beutetieren, auch durch Krankheiten, Parasiten und Prädatoren begrenzt, um nur einige wichtige Faktoren zu nennen.

Von den zahlreichen räuberisch lebenden Insektenarten sind die Roten Waldameisen (*Formica-rufa*-Gruppe) neben den Marienkäfern und den Florfliegen wohl die bekanntesten. Davon zeugt eine im deutschen Sprachraum besonders reichhaltige Literatur, von der hier nur auf einige wichtige zusammenfassende Arbeiten hingewiesen werden soll (Adlung, 1966; Eichhorn, 1964, 1976; Gösswald 1951; Otto, 1967, 1970; Way, 1963; Wellenstein, 1954, 1965). Wenn man die Literatur über die Roten Waldameisen unvoreingenommen studiert, so wird deutlich, daß die verbreitete Ansicht ihrer allgemeinen und absoluten Nützlichkeit durch die Forschung nicht bestätigt werden kann. Die Studien der Lebensweise der Roten Waldameise und ihrer Wechselbeziehungen mit anderen Insektenarten zeigen, daß sie lokal nützlich, indifferent und sogar schädlich sein können. Welche wirtschaftliche Bedeutung sie innerhalb der von ihnen besiedelten Wälder haben, wird von den jeweiligen ökologischen Verhältnissen bestimmt.

Von den acht in Mitteleuropa vorkommenden Arten der Gattung *Formica* ist im Flachland und im mittleren Bergland nur *F. polyctena* (Foerst.) als Räuber wichtiger Forstschädlinge wirklich von Bedeutung. Als wesentliche Gründe dafür gelten, daß in den Nestern von *F. polyctena* zahlreiche Königinnen leben, die Nester deshalb volkreich sind und sich große Kolonien mit zahlreichen Nestablegern bilden, und daß *F. polyctena* eine große ökologische Valenz hat, die es ihr erlaubt, sehr unterschiedliche Biotope zu besiedeln. Otto (1970) weist jedoch darauf hin, daß sich die Ameisen nur dort gut entwickeln, wo ihre ökologischen Ansprüche optimal befriedigt werden. So meidet *F. polyctena* organische Naßstandorte ebenso wie sehr nährstoffarme und trockene Biotope. Viele Massenvermehrungsherde von Forstschädlingen sind also keine optimalen Biotope für *F. polyctena*. Eine weitere Einschränkung ihrer Bedeutung ergibt sich aus den relativ hohen Licht- und Wärmeansprüchen, die nur in gewissen Waldtypen, im Flachland besonders in Kieferwäldern, befriedigt werden. Vor allem aus diesem Grunde ist eine gleichmäßige Besiedlung gefährdeter Waldgebiete meist nicht gegeben, die aber bei dem pro Nest auf etwa 0,5 ha beschränkten Wirkungsbereich nötig wäre, um einen wirkungsvollen Schutz gegen Massenvermehrungen von wichtigen Forstschädlingen zu erreichen.

Die Beurteilung der Nützlichkeit der Roten Waldameisen ist aber auch aus ande-

ren Gründen problematisch. Untersuchungen über die Ernährung der Ameisen haben ergeben, daß die Nahrung der Ameisen nur zu einem Teil aus schädlichen Insektenarten besteht, der nach verschiedenen Angaben 10 % oft nicht übersteigt (A d l u n g , 1966). Darüber hinaus ernähren sich die Ameisen nicht ausschließlich von Insekten. W e l l e n s t e i n (1952) macht folgende Angaben über die Nahrungszusammensetzung der Roten Waldameisen:

Blattlaushonig	62 %
Baumsäfte	4,5 %
Pilze und Aas	0,3 %
Samen	0,2 %
Indifferente und nützliche Insekten	31,2 %
Schädliche Insekten	1,7 %

In dieser Aufstellung fällt besonders der hohe Anteil von Blattlaushonig auf. Die trophobiotischen Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzensaugern (*Aphidae*, *Coccidae*, *Psyllidae*) haben zu sehr großen Gegensätzen in der Beurteilung der Nützlichkeit der Roten Waldameisen geführt. Einerseits wird auf die entstehenden Zuwachsschäden, auf die Schwächung der Resistenz, der stark von Aphiden befallenen Bäume und die Verursachung direkter Schäden, z. B. durch *Schizodryobius exsiccator* (Htg.) an Buchen, hingewiesen. Andererseits wird darauf aufmerksam gemacht, daß durch die Ameisen der Ertrag an Waldhonig gesteigert und vielen nützlichen Arten eine Nahrungsquelle erschlossen wird.

Trotz vieler Widersprüche in der Beurteilung der Nützlichkeit der Roten Waldameisen gilt es jedoch als erwiesen, daß sie unter günstigen Bedingungen zumindest in der näheren Umgebung der Nester (bis zu 35 m Entfernung) eine Anzahl wichtiger Forstschädlinge (z. B. *Bupalus piniarius* L., *Panolis flammea* Curt., *Dendrolimus pini* L., *Lymantria monacha* L., *Porthetria dispar* L., aber auch gewisse Blattwespen wie *Diprion*-, *Cephalcia*- und *Pristiphora*-Arten) auch bei allgemeinen Massenvermehrungen unter Kontrolle halten können (Grüne Inseln).

Die Untersuchungen des Räuber-Komplexes der Tannenläuse (*Dreyfusia* spp.) (P s c h o r n - W a l c h e r & Z w ö l f e r , 1956; E i c h h o r n , 1968) sind ebenfalls ein gutes Beispiel dafür, wie schwierig die Beurteilung der Nützlichkeit von Räubern ist. Es wurde festgestellt, daß die Räuber der Tannenläuse bei geringer Befallsdichte am wirksamsten sind, aber die Massenvermehrung der Läuse nicht verhindern können. Bei der schnell ansteigenden Lausdichte während einer Massenvermehrung können die Räuber sich jedoch selbst nicht schnell genug vermehren, so daß ihre Wirkung stark abnimmt. In Massenvermehrungen von *D. piceae* kann die Räuberwirkung sogar völlig bedeutungslos sein. In solchen Fällen würde der von den Räubern erbeutete Anteil der Lauspopulation ohnehin zugrunde gehen, da die Nachkommenschaft der Läuse wesentlich größer ist als die zur Besiedelung zur Verfügung stehende Rindenfläche. Dagegen hat E i c h h o r n (1969) in der Türkei festgestellt, daß Räuber (besonders *Leucopis* sp.) wesentlich dazu beitragen, daß z. B. *D. nüsslini* im Zweigbefall nur in sehr geringer Dichte vorkommt.

Phytophage Insektenarten als Nützlinge

Wenn von der wirtschaftlichen Bedeutung phytophager Insekten gesprochen wird, dann ist fast immer von schädlichen Arten die Rede. Selbst für den biologisch Interessierten sind phytophage Insekten entweder Schädlinge oder wirtschaftlich bedeutungslose Arten, die allenfalls als Nahrung für zahlreiche Tierarten eine Bedeutung haben. Die Nützlichkeit vieler dieser wirtschaftlich scheinbar indifferenten phytophagen Insekten wird oft erst erkannt, wenn sie fehlen. Das ist z. B. dann der Fall, wenn Pflanzen in Gebiete außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes eingeführt oder versehentlich eingeschleppt werden. Ohne den im Heimatgebiet wirksamen Komplex von Begrenzungsfaktoren (wie z. B. Krankheiten, Nematoden, Milben und spezialisierten phytophagen Insekten) können sich solche Pflanzen oft stark ausbreiten und auf großen Flächen zu wirtschaftlich bedeutsamen Unkräutern werden. So handelt es sich z. B. bei vielen wichtigen Unkräutern in Nordamerika, Australien und Neuseeland um Arten, die aus Europa und Asien eingeführt oder eingeschleppt worden sind. Von den 110 wichtigen Unkräutern Kanadas stammen 85 aus Europa und Asien, 2 aus Südamerika und nur 23 sind nordamerikanischen Ursprungs (Frankton & Mulligan, 1970).

Angeregt durch das Beispiel der biologischen Bekämpfung von eingeschleppten Schadinsekten, wurde im Jahre 1902 in Hawaii erstmals versucht, eingeschleppte Unkräuter durch die Einfuhr spezifischer phytophager Insekten biologisch zu bekämpfen. Wie wirksam phytophage Insekten in der Begrenzung unerwünschter Pflanzen (Unkräuter) sein können, wurde erstmals in Australien bewiesen. Etwa um 1840 waren aus Südamerika verschieden *Opuntia*-Arten nach Queensland und Neu-Süd-Wales eingeführt worden. Die Feigen-Kakteen breiteten sich schnell aus und besiedelten 1925 etwa 24 Millionen ha Weideland, welches der landwirtschaftlichen Nutzung verloren ging. Im Laufe der Jahre 1921 bis 1935 wurden die Phytophagen der Opuntien in Südamerika studiert und 23 Arten in Australien freigelassen. Es bürgernten sich 13 Arten ein (12 Insekten und 1 Milbe), von denen der Kleinschmetterling *Cactoblastis cactorum* (Berg) die größte Bedeutung erlangte. Bereits 1936 waren in Queensland praktisch alle, in Neu-Süd-Wales etwa 90% der ehemals von Opuntien besiedelten Flächen wieder landwirtschaftlich nutzbar (Franz, 1961; Holloway, 1964; Huffaker, 1964). Eine Anzahl von phytophagen Arten, die im Heimatgebiet des Unkrauts als indifferente und wirtschaftlich bedeutungslose Arten gelten, sind also erst als Nützlinge erkannt worden, als sie in Australien ihre Nützlichkeit beweisen konnten. Es könnten zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden, die zeigen, daß eine große Zahl von phytophagen Insekten durch die Begrenzung von Unkräutern in allen Teilen der Welt sehr nützlich sind. In ihren Heimatgebieten wird ihr Nutzen leider oft nicht erkannt.

Die Möglichkeiten phytophager Insektenarten, die Ausbreitung unerwünschter Pflanzenarten einzuschränken und ihre Populationsdichte auf einem wirtschaftlich unbedeutenden Niveau zu halten, werden zu einem oft beträchtlichen Grad durch ihre natürlichen Feinde (Parasiten und Räuber) begrenzt. Werden phytophage Insekten zur Unkrautbekämpfung ausgewählt, dann wird deshalb streng darauf geachtet, daß sie ohne ihre natürlichen Feinde eingeführt werden, die ja unerwünschte (schädliche) Konkurrenten des nützlichen Phytophagen sind. Es kann jedoch nicht verhindert werden, daß im Einfuhrgebiet heimische Parasiten und Räuber die eingeführten Phytophagen als Wirte oder Beute adaptieren. So war es z. B. trotz mehr-

maliger Versuche nicht möglich, den Blutbär (*Tyria jacobaeae* L.) in Australien und Neuseeland gegen das Jakobs-Greiskraut (*Senecio jacobaea*) einzubürgern. In Australien waren hauptsächlich räuberische Insekten, vor allem *Harpobittacus nigriceps* (Selys) (*Bittacidae*), die bis zu 100% aller Raupen erbeuteten, an der Ausrottung der ausgesetzten Populationen beteiligt. Auch in Neuseeland werden die Aktivität von Räubern und die allgemein hohen Parasitierungsraten durch einheimische Parasiten, die von verwandten Schmetterlingsarten auf die eingeführte *T. jacobaeae* überwechselten, als Ursache für die nicht erfolgte Ansiedlung angesehen (Holloway, 1964; Wilson, 1960). Im Fall der biologischen Unkrautbekämpfung werden die in der biologischen Schädlingsbekämpfung als nützlich betrachteten Räuber und Parasiten also zu Schädlingen. Der Kreis hat sich geschlossen.

Schlußbemerkung

Trotz der scheinbaren Ausführlichkeit mit dem das Wertpaar „nützliche“ und „schädliche“ Insekten diskutiert wurde, konnten nicht alle Aspekte behandelt werden. Das war auch nicht die Absicht dieser Betrachtung. Vielmehr sollte gezeigt werden, wie vorsichtig wir sein müssen, wenn wir menschliche Wertbegriffe auf Glieder unserer belebten Umwelt anwenden. Dabei gilt es vor allem zu vermeiden, daß einmal erfolgte Wertungen festgeschrieben werden und unabhängig von Zeit und Raum als allgemeingültig betrachtet werden. Wenn wir auf Wertungen wie „schädlich“ und „nützlich“ nicht verzichten wollen oder nicht verzichten können, dann sollten wir auf jeden Fall bedenken, daß sie naturfremd sind, daß sie stets nur eine bedingte Gültigkeit haben und ihre Verallgemeinerung nicht statthaft ist.

Literatur

- Adlung, K. G. 1966. A critical evaluation of the European research on use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. Z. ang. Ent. **57**: 167—189.
- Bodenheimer, F. S. 1938. Problems of animal ecology. Oxford University Press, 183 S.
- Bogenschütz, H. 1969. Interspezifische Beziehungen im *Rhyacionia buoliana* Parasiten-Komplex in der Oberrheinebene. Z. ang. Ent. **63**: 454—461.
- Bohart, G. E. 1957. Pollination of alfalfa and red clover. Ann. Rev. Ent. **2**: 355 bis 380.
- — 1972. Management of wild bees for the pollination of crops. Ann. Rev. Ent. **17**: 287—312.
- Brenière, J. 1965. Entomologie. Institut de Recherches Agronomiques à Madagascar. Document No. 38, Résultats d'activités 1964, Canne à sucre: 22—25.
- Clark, R. C., Greenbank, D. O., Bryant, D. G. & Harris, J. W. E. 1971. *Adelges piceae* (Ratz.), balsam woolly aphid (Homoptera: Adelgidae). In: Biological Control programmes against insects and weeds in Canada 1959—1968. Techn. Comm. No. 4, Commonw. Inst. biol. Control: 113—127.
- Clark, L. R., Geier, P. W., Hughes, R. D. & Morris, R. F. 1967. The ecology of insect populations. Methuen & Co. Ltd. London, 232 S.
- DeBach, P. (edit.) 1964. Biological control of insect pests & weeds. Chapman & Hall Ltd. London, 844 S.

- Dick, J. 1963. Rep. Exp. Stn. S. Afr. Sug. Ass. 1962—1963: 55—57.
- Eichhorn, O. 1964. Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen. Z. ang. Ent. **54**: 253—289.
- — 1968. Problems of the population dynamics of silver fir woolly aphids, genus *Adelges* (= *Dreyfusia*), Adelgidae. Z. ang. Ent. **61**: 157—214.
- — 1969. Investigations on woolly aphids of the genus *Adelges* AN. (Hemipt.: Adelgidae) and their predators in Turkey. Techn. Bull. No. 12, Commonw. Inst. biol. Control: 83—103.
- — 1976. The use of ants in biological control. In: A review of biological control in Western & Southern Europe Techn. Comm. No. 7, Commonw. Inst. biol. Control: 90—97.
- Embrece, D. G. 1965. The population dynamics of the winter moth in Nova Scotia, 1954—1962. Mem. ent. Soc. Can. **46**: 57 S.
- — 1966. The role of introduced parasites in the control of the winter moth in Nova Scotia. Can. Ent. **98**: 1159—1168.
- — 1971. *Operophtera brumata* (L.), winter moth (Lepidoptera: Geometridae). In: Biological control programmes against insects and weeds in Canada 1959—1968. Techn. Comm. No. 4, Commonw. Inst. biol. Control: 167—175.
- Frankton, C. & Mulligan, G. A. 1970. Weeds of Canada. Canada Dept. Agric., Publ. 948, 217 S.
- Forbes, S. A. 1915. The insect, the farmer, the teacher, the citizen, and the state. Illinois State Lab. Nat. Hist.: Urbana, Ill.
- Franz, J. M. 1961. Biologische Schädlingsbekämpfung. In: Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV., 3. Lief., 2. Aufl. Paul Parey, Berlin & Hamburg: 1—302.
- Franz, J. M. & Krieg, A. 1972. Biologische Schädlingsbekämpfung. Paul Parey, Berlin & Hamburg, 208 S.
- Girard, D. H. 1971. List of intercepted plant pests, 1969. U. S. Dept. Agric., Agric. Res. Service, ARS 82-6-4, 77 S.
- Gösswald, K. 1951. Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Metta Kinan Verlag, Lüneburg, 160 S.
- Holloway, J. K. 1964. Projects in biological control of weeds. In: DeBach, P. (edit.): Biological Control of insect pests and weeds. Chapman & Hall Ltd., London: 650 bis 670.
- Huffaker, C. B. 1964. Fundamentals of biological weed control. ditto.: 631—649.
- Inturbe, A. C. & Ruano, M. A. 1963. The sugar cane froghopper and its control in Mexico. Proc. int. Soc. Sug. Cane Technol. **11**: 650—657.
- Jepson, W. F. 1954. A critical review of the world literature on the lepidopterous stalk borers of tropical graminaceous crops. Commonw. Inst. Ent. London, 127 S.
- Jüttner, O. 1959. Ertragskundliche Untersuchungen in wicklergeschädigten Eichenbeständen. Forstarchiv **30**: 78—83.
- Kloft, W. 1955. Untersuchungen an der Rinde von Weißtannen (*Abies pectinata*) bei Befall durch *Dreyfusia* (*Adelges*) *piceae* Ratz. Z. ang. Ent. **37**: 340—348.
- — 1960. Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. Z. ang. Ent. **45**: 337—381; **46**: 42—70.
- Kochler, W. & Kolk, A. 1969. Studies on the significance of multiple parasitism in *Rhyacionia buoliana* Schiff. population dynamics. Prace Inst. Badaw. Lesnictwa, **374**: 64—86.
- Krebs, C. J. 1972. Ecology. Harper & Row, Publ. New York, Evaston, San Francisco, London, 694 S.
- Lindroth, C. H. 1957. The faunal connections between Europe and North America. Almquist & Wiksell, Stockholm, 344 S.
- Margalef, R. 1969. Perspectives in ecological theory. The Univ. Press, Chicago-London, 2nd. ed., 111 S.

- McCook, H. 1882. Ants as beneficial insecticides. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia: 263—271.
- Metcalf, C. L. & Flint, W. P. 1939. Destructive and useful insects — their habits and control. McGraw-Hill Book Comp., New York & London, 981 S.
- Neilson, M. M., Martineau, R. & Rose, A. H., 1971. *Diprion bercyniae* (Hartig), European spruce sawfly (Hymenoptera: Diprionidae). In: Biological control programmes against insects and weeds in Canada 1959—1968. Techn. Comm. No. 4, Commonw. Inst. biol. Control: 137—143.
- Odum, E. P. 1971. Fundamentals in ecology. W. B. Saunders Comp., Philadelphia, London, Toronto, 574 S.
- Osche, G. 1973. Ökologie. Herder, Freiburg, Basel, Wien, 143 S.
- Otto, D. 1967. Die Bedeutung der *Formica*-Völker für die Dezimierung der wichtigsten Schadinsekten — Ein Literaturbericht. Waldhygiene 7: 65—90.
- — 1970. Einige grundsätzliche Feststellungen zur Einsatzmöglichkeit von *Formica polyctena* Foerst. im Forstschutz. Tag. Ber. dt. Akad. Landw. Wiss. Berlin 110: 87 bis 108.
- Pemberton, C. E. & Williams, J. R. 1969: Distribution, origins and spread of sugar cane insect pests. In: Pests of sugar cane (J. R. Williams, et. al., edit.). Elsevier Publ. Comp. Amsterdam, London, New York: 1—9.
- Pschorn-Walcher, H. & Zwölfer, H. 1956. Neuere Untersuchungen über die Weißtannenläuse der Gattung *Dreyfusia* C. B. und ihren Vertilgerkreis. Anz. Schädldkde. 29: 116—122.
- — 1968. Konkurrenzercheinungen in Parasitenkomplexen als Problem der Biologischen Schädlingsbekämpfung. Anz. Schädldkde. 41: 71—76.
- Reich, H. 1974. Rückblick auf die Entwicklung des Pflanzenschutzes im Alten Lande seit 1946. Mitt. Obstbauversuchsrings des Alten Landes, 29: 83—90.
- Schröder, D. 1974. A study of the interactions between the internal larval parasites of *Rhyacionia buolina* (Lepidoptera: Olethreutidae). Entomophaga 19: 145—171.
- Schwerdtfeger, F. 1957. Die Waldkrankheiten. Paul Parey, Berlin & Hamburg, 485 S.
- — 1963. Ökologie der Tiere I. Autökologie. Paul Parey, Berlin & Hamburg, 461 S.
- Sechser, B. 1970. Der Parasitenkomplex des kleinen Frostspanners (*Operophtera brumata* L. Lep., Geometridae) unter besonderer Berücksichtigung der Kokonparasiten. Z. ang. Ent. 66: 1—35 und 114—160.
- Todd, F. E. & McGregor, S. E. 1960. The use of honey bees in the production of crops. Ann. Rev. Ent. 5: 265—278.
- U. S. National Acad. Sci. 1969. Insect-pest management and control.—Principles of plant and animal pest control, vol. 3, Publ. 1695, Nat. Acad. Sci., 508 S.
- Waterhouse, D. F. & Wilson, F. 1968. Biological control of pests and weeds. Science Journal 4: 31—37.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. Ann. Rev. Ent. 8: 307—337.
- Wellenstein, G. 1952. Zur Ernährung der Roten Waldameise. Z. Pflanzenkr. 59: 430 bis 451.
- — 1954. Was können wir von der Roten Waldameise im Forstschutz erwarten? Beitr. Ent. 4: 117—138.
- — 1965. Die Einwirkung der Waldameisen (*Formica-rufa*-Gruppe) auf die Biozönose-Methoden und Ergebnisse. Collana Verde 16: 369—392.
- Wilson, F. 1960. A review of the biological control of insects and weeds in Australia and Australian New Guinea. Techn. Comm. No. 1 Commonw. Inst. biol. Control, 102 S.

- Z w ö l f e r, H. 1961. A comparative analysis of the parasite complexes of the European fir budworm, *Choristoneura murinana* Hb., and the North American spruce budworm, *C. fumigerana* Clem. Tech. Bull. No. 1, Commonw. Inst. biol. Control: 1—162.
- — 1970. The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970): 405 bis 418.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter S c h r ö d e r, European Station, C.I.B.C., Delémont, Schweiz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [066](#)

Autor(en)/Author(s): Schröder Dieter

Artikel/Article: [Gedanken über die Begriffe "schädliche" und "nützliche" Insekten. 1-20](#)