

Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt  
für Land- und Forstwirtschaft  
Berlin-Dahlem

Heft 89

Juli 1957



**Begrenzungsfaktoren einer Gradation  
der Roten Kiefernbuschhornblattwespe  
(*Neodiprion sertifer* [Geoffr.]  
in Südwestdeutschland 1953 bis 1956**

Von

**Dr. Otto Friedrich Niklas und Dr. Jost Franz**

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft  
Institut für biologische Schädlingsbekämpfung, Darmstadt

(Leiter: Regierungsrat a. M. Dr. J. Franz)

Berlin 1957

*Herausgegeben*

*von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft  
Berlin-Dahlem*

Im Buchhandel zu beziehen durch den Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg  
Auslieferung: Berlin SW 68, Lindenstr. 44—47 (Westberlin)

## Inhalt

	Seite
I. Einleitung .....	5
1. Die Gradationen von <i>Neodiprion sertifer</i> in Europa .....	5
2. Die eigenen Untersuchungsgebiete und ihr Befall durch <i>Neodiprion sertifer</i> .....	7
3. Die Untersuchungsmethodik .....	7
II. Die Entwicklung von <i>Neodiprion sertifer</i> in den eigenen Untersuchungs- gebieten und die dortigen Begrenzungsfaktoren der einzelnen Stadien .....	8
1. Das Ei .....	8
a) Eiablage und Eivorrat .....	8
b) Die Ei-Mortalität .....	10
2. Die Larven .....	13
a) Die Larvenentwicklung .....	13
b) Die Larvenmortalität allgemein .....	16
c) Die Virose .....	17
d) Prädatoren und andere Mortalitätsfaktoren (außer der Virose) .....	19
3. Der Kokon .....	20
a) Das Einspinnen der erwachsenen Larven .....	20
b) Kokondichte und Kokonmortalität allgemein .....	20
c) Die Kokonparasiten .....	22
d) Die Kokonprädatoren .....	24
e) Die Kokonmortalität im Untersuchungsgebiet .....	25
4. Die Imago .....	27
III. Diskussion der Ergebnisse: Die Rolle der Begrenzungsfaktoren während einer Gradation von <i>Neodiprion sertifer</i> .....	29
IV. Zusammenfassung .....	32
V. Literatur .....	35

Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

## I. Einleitung

Zur biologischen Bekämpfung von *Neodiprion sertifer* (Geoffr.)\*) erfolgten im Jahre 1954 Feldversuche mit Polyedersuspensionen in einem Befallsgebiet bei Darmstadt (Nordwestrand des Odenwaldes, südlich Frankfurt am Main; Franz und Niklas, 1954). Hier und in der weiteren Umgebung war das Auftreten der Blattwespe seit 1953 verfolgt worden; bis zum Herbst 1956 lagen Untersuchungen über vier Generationen vor. Sie erlaubten eine zusammenfassende Darstellung der Begrenzungsfaktoren, ergänzt durch Beobachtungen aus anderen Befallsgebieten.

Ausgehend von mehrjährigen Arbeiten über biotische Widerstandsfaktoren von Nadelholz-Blattwespen begann Franz die Beobachtungen in und um Darmstadt im Jahre 1953; sie wurden 1954 gemeinsam mit Niklas erweitert und zu Versuchen über die Bekämpfung der Blattwespenlarven mit Polyedersuspensionen ausgebaut. 1955 und 1956 führte dann Niklas die ökologischen Freilanduntersuchungen zum Abschluß. In engem Zusammenhange hiermit erfolgten Grundlagenforschungen aus dem Institut über die Virose selbst, über ihre Verbreitung durch andere Glieder der Biozönose und über weitere Fragen in diesem Gesamtkomplex.

Ein Überblick über das Auftreten von *N. sertifer* in den USA und in Kanada ist hier nicht beabsichtigt, ebensowenig eine Zusammenfassung der wichtigsten Tatsachen über Natur und Wirkungsweise der Virose. Teilbefunde werden mit herangezogen, soweit sie für das Thema von Bedeutung sind.

Frau H. Monsheimer und Herrn W. Roth sei für ihre Hilfe bei den gesamten Freiland- und Laboratoriums-Untersuchungen gedankt. Herr Dr. K. Kütke, jetzt Pflanzenschutzamt Frankfurt a. M., hat im ersten Sommer der Untersuchungen die Freilandarbeiten mit überwacht. Die Untersuchungen der kranken Larven führte das insektenpathologische Laboratorium des Instituts unter Aufsicht von Herrn Dr. A. Krieg durch.

### 1. Die Gradationen von *N. sertifer* in Europa

In der Tab. 1 ist eine Zusammenstellung des auffälligen Vorkommens von *N. sertifer* nach den Angaben im Schrifttum versucht worden. Diese Angaben sind um so unsicherer, je weiter zurück der Berichtszeitraum liegt; außerdem erfassen sie nur die Gradationen, die in irgendeiner Form bearbeitet worden sind. Mindestens in den letzten fünfzig Jahren heben sich jedoch Zeitabschnitte eines etwa gleichzeitigen Schadauftretens der Blattwespe in weiten Teilen Europas heraus. Dies gilt für die Perioden 1893—1895, 1907—1913, 1918—1922, 1932—1934, 1938—1940, 1948—1950 und schließlich 1950—1956. In diesem letzten Zeitraum war *N. sertifer* in ganz Westdeutschland westlich der Elbe, in Belgien, (Ost-?) Frankreich und dem Saargebiet stark aufgetreten; die Massenvermehrungen waren von unterschiedlicher Stärke und scheinen örtlich zu sehr verschiedenen Zeiten abgeklungen zu sein.

Tab. 1. Gradationen von *N. sertifer* nach den Angaben der Literatur.  
(Befunde vor 1942 nach Schönwiese [1935] und Escherich [1942].)

Jahr	Land	Autor
1833	Österreich (bei Wien) .....	Escherich, 1942
1840	Deutschland (Rheinland) .....	Schönwiese, 1935
1860—1862	Deutschland (bei Köln, Aschaffenburg, Heilbronn, im Spessart) ...	Schönwiese, 1935
1878	Deutschland (bei Braunschweig) ...	Schönwiese, 1935

\*) Ordnung *Hymenoptera*; Familie *Diprionidae*; Subfamilie *Diprioninae*; Genus *Neodiprion* Rohwer (Muesebeck, Krombein and Townes, 1951). *N. sertifer* nach Geoffroy, 1785 in Fourcroy, Ent. Paris, Vol. 2, p. 378.

Jahr	Land	Autor
1891—1895	Deutschland (Riesengebirge, Harz) ..	Schönwiese, 1935
1895	Dänemark (Jütland) .....	Escherich, 1942
1903	Schweiz .....	Escherich, 1942
1907—1913	Norwegen .....	Escherich, 1942
1911	Deutschland (Aschaffenburg) .....	Schönwiese, 1935
1912	England .....	Escherich, 1942
1914—1918	Niederlande .....	Schönwiese, 1935
1916	Schweden .....	Escherich, 1942
1917	Tschechoslowakei (Böhmen) .....	Kolubajiv, 1938
1918—1922	Litauen .....	Escherich, 1942
1918—1919	Spanien .....	Schönwiese, 1935
1919	England .....	Schönwiese, 1935
1920—??	Schweden .....	Forsslund, 1945
1922—1929	Spanien .....	Schönwiese, 1935
1925	Polen .....	Escherich, 1942
1925—1926	Schweden .....	Forsslund, 1945
1925—1927	Rußland (Ukraine) .....	Schönwiese, 1935
1926—1928	England (Suffolk) .....	Robbins, 1931
1927	Tschechoslowakei (Böhmen) .....	Kolubajiv, 1938
1931	Deutschland (Bayern) .....	Escherich, 1932
1931—1933	Österreich (Süd-Kärnten) .....	Schönwiese, 1935
1932—1935	Deutschland (Westpreußen) .....	Schwerdtfeger, 1936
1932—1935	Tschechoslowakei (Böhmen) .....	Kolubajiv, 1938
1932—1933	Finnland .....	Kangas, 1941
1933	Schweden .....	Forsslund, 1945
1934	Österreich .....	Morris and Cameron, 1935
1934	Ungarn .....	Morris and Cameron, 1935
1934	Jugoslawien .....	Morris and Cameron, 1935
1934—1936	Österreich (Nieder-Österreich) .....	Escherich, 1942
1936	UdSSR (Kasachstan, Wolgarepublik)	Vorontzov, 1937
1937	Deutschland (Naumburg a. d. Saale)	Helm, 1937
1937—1938	Lettland .....	Brammanis, 1939, 1940
1937—1938	Tschechoslowakei .....	Kalandra und Pfeffer, 1939
1937—1938	Schweden .....	Forsslund, 1945
1937—1940	Deutschland (Mecklenburg) .....	Sturm, 1942
1938	Tschechoslowakei (Böhmen) .....	Kolubajiv, 1938
1939	Deutschland (Erzgebirge) .....	Gäbler, 1940
1939—1940	Finnland .....	Kangas, 1941; Lovásey, 1940
1943	Schweden .....	Forsslund, 1945
1948—1950	Belgien .....	Breny et Detroux, 1950; Breny, 1951, 1957; Galoux, 1952
1949	Deutschland (Lüneburger Heide) ...	Thalenhorst, 1952
1949	Schweden .....	Bird, 1953

Jahr	Land	Autor
1949—1951	Saargebiet .....	Husson, 1952
1949—1951	Deutschland (Spessart, Odenwald, Nord-Baden) .....	Beobachtungen Franz
1949—1954	Niederlande	Hein, 1956
1950—1954	Belgien .....	Breny, 1951—1956
1951	Deutschland (bei Bonn) .....	Haine, 1952
1952	Frankreich .....	Joly, 1953
1952—1954	Deutschland (südliches Oldenburg)..	Bruns und Schrader, 1955
1953—1954	Deutschland (Odenwald) .....	Beobachtungen Franz
1953—1954	Deutschland (östliche Lüneburger Heide) .....	Beobachtungen Niklas
1952—1956	Deutschland (bei Darmstadt) .....	Beobachtungen Franz und Niklas

## 2. Die eigenen Untersuchungsgebiete und ihr Befall durch *N. sertifer*

1953 trat *N. sertifer* in der weiteren Umgebung Darmstadts im Bereich der Forstämter Darmstadt, Jugenheim und Bad König (alle zum Odenwald gehörig) auf\*). 1954 war die Blattwespe in den beiden letztgenannten nur noch ganz geringfügig vorhanden, 1955 verschwunden. So blieb für eingehende Beobachtungen nur das Befallsgebiet »Scheffheimer Wiese« im Forstamt Darmstadt. Die Beschreibung dieses Bestandes und der Versuchsflächen ist schon an anderer Stelle gegeben worden (Franz und Niklas, 1954), eine Kartenskizze findet sich in vorliegender Arbeit (Abb. 5). Die Kiefern waren hier an die Stelle eines Fichtenbestandes getreten, der infolge Borkenkäferschäden abgeholzt und neu aufgeforstet werden mußte. Da die Jahrestriebe von 1952 entnadelt waren, muß *N. sertifer* bereits damals in merklichem Umfange vorhanden gewesen sein; ihr Auftreten ist ein Teil des obenerwähnten in ganz Westeuropa.

## 3. Die Untersuchungsmethodik

Die hier angewandten Methoden lassen sich in drei Gruppen einteilen: 1. »Freikontrollen«. Die *N. sertifer*-Larvenfamilien wurden hierbei nur frei am Zweig ausgezählt; abfallende tote oder abwandernde lebende Larven blieben unberücksichtigt. 2. Bei den »Rahmenkontrollen« wurden Kot- und Larvenfall durch randgeleimte, stoffbespannte Rahmen aufgefangen; diese Art der Überwachung beschränkte die Mitglieder der Larvenfamilien auf ihren Ort, beeinflusste sie aber ebensowenig wie die »Freikontrollen«. Gewisse Änderungen der Umwelteinflüsse waren 3. dort unvermeidlich, wo Beutel feinmaschigen Gaze-stoffes die zu beobachtenden Larvenfamilien einhüllten: »Beutelkontrollen«. Hier ist das Mikroklima gegenüber dem Freien sicher verändert; Parasiten werden bis auf solche abgehalten, die erwachsene oder eingesponnene Larven auch durch den Stoff hindurch anstecken, sofern die Wirtsstadien diesem nur anliegen. Andererseits lassen sich die Beutelkontrollen am genauesten auswerten. Tote Larven auch der jüngsten Stadien sind fast immer wiederzufinden, der Kot wird vollständig aufgefangen, überlebende und sich einspinnende Larven sind sicher zu erfassen. Die Auszählung der Larven in den Freikontrollen ergibt nur die Zahlen lebender Tiere; aus den Rahmenkontrollen verwehrt der Wind doch gelegentlich Material, zumal solches der Jungstadien, außerdem eignen sich die Rahmen schlecht zum Einspinnen der Altlarven (selbst Sandfüllung machte sie hierfür nicht brauchbarer).

\*) Den Bezirksforstämtern wie den Herren Revierverwaltern und ihren Beamten sei auch an dieser Stelle der Dank für die freundliche Unterstützung ausgesprochen.

Abb. 1 vergleicht die Larvenentwicklung von *N. sertifer* in den Frei-, Beutel- und Rahmenkontrollen. Während der ganzen Beobachtungsperiode weicht die Entwicklungskurve der Larven aus den Beutelkontrollen nur wenig von derjenigen für die Rahmenkontrollen ab. Der etwas größere Unterschied gegenüber der Entwicklung in den Freikontrollen ist hier wahrscheinlich methodisch in der ungünstigeren Erfassung der Larven begründet.

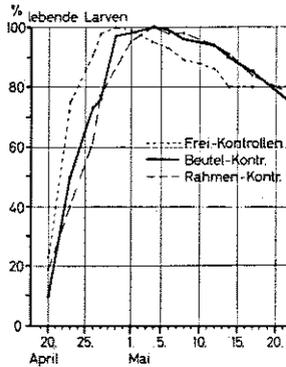


Abb. 1. Einfluß des Einbeuteln auf die Larvenentwicklung von *N. sertifer* im Freiland, verglichen mit Frei- und Rahmenkontrollen.

(Durchschnittswerte aller entsprechenden Versuche des Jahres 1954 mit insgesamt 24 Larvenfamilien und 1717 Larven.)

So ist den Gazebeuteln unbedingt der Vorzug zu geben, wo es auf genaues Erfassen aller Abgänge ankommt, auch wenn die Überwachung der Beutel zeitraubend ist. Der Einfluß des in den Beuteln gegenüber dem Freien geänderten Mikroklimas ist auf Larvenentwicklung und Kokonbildung sehr gering.

## II. Die Entwicklung von *N. sertifer* in den eigenen Untersuchungsgebieten und die dortigen Begrenzungsfaktoren der einzelnen Stadien

### 1. Das Ei

#### a) Eiablage und Eivorrat

Die Eiablage begann 1954 im Untersuchungsgebiet um den 15. 9., zog sich ohne nennenswerte Höhepunkte durch den Oktober hin und endete um den 2. 11. Sie verlief in den Jahren 1955 und 1956 ganz ähnlich. Die Wespen-♀♀ waren nahezu unbeeinflusst durch das, besonders 1954, überwiegend kalte und regnerische Wetter. Nur bei Regen selbst saßen sie unbeweglich, setzten aber nach dessen Aufhören an den noch tropfnassen Nadeln die Eiablage fort. (Gleiche Beobachtung bei Forsslund, 1945.)

Die Zahl der Eier je Nadel lag in Darmstadt zwischen 1 und 13, im Mittel bei 6,6 (Niklas, 1956); die Literatur nennt Werte zwischen 1 und 19, im Mittel aller ebenfalls 6,6 (Benjamin et al., 1955; Galoux, 1952; Kangas, 1941; Kolubajiv, 1938; Schönwiese, 1935; Schwerdtfeger, 1936; Sturm, 1942).

Deutlich werden nach Tab. 2 die Nadeln mit zunehmender Länge stärker belegt; lediglich extrem kurze wie lange fallen aus dieser Reihe heraus, wohl nur wegen zu geringer Beobachtungszahlen. Zu gleichen Feststellungen kommt Hein (1956), ebenso Ghent (1955) bezüglich der Eiablage von *Neodiprion americanus banksianae* Roh. an *Pinus banksianae* Lamb. Hier bevorzugen die ♀♀ außerdem deutlich die weniger gekrümmten Nadelkanten.

Tab. 2. Die Korrelation von Eizahl je Nadel und Länge der Kiefernadel bei *N. sertifer* (untersucht an Material der Versuchsfläche Darmstadt, 1954).

Nadellänge in mm	26-30	31-35	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75
Eier je Nadel:										
1 .....	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
2 .....	—	3	3	2	1	5	—	—	—	1
3 .....	1	2	5	7	2	6	1	—	—	—
4 .....	—	5	14	4	6	6	3	—	—	—
5 .....	—	10	7	7	8	6	1	1	1	1
6 .....	—	2	9	20	16	14	5	3	1	2
7 .....	—	1	3	4	10	17	10	5	—	—
8 .....	—	—	—	6	4	9	7	4	—	2
9 .....	—	—	—	2	2	8	3	1	1	—
10 .....	1	—	—	—	—	5	6	1	2	—
11 .....	—	—	—	—	—	2	1	2	—	—
12 .....	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—
13 .....	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
n .....	2	24	41	52	49	79	37	20	5	6
mittlere Eizahl je Nadel ....	6,5	4,7	4,6	5,6	5,9	6,4	7,4	8,4	8,0	5,8

Die Zahl der je Kiefertrieb im Freiland abgelegten Eier war in Darmstadt von Jahr zu Jahr verschieden:

Herbst 1952: 5—169, im Mittel 55,1 Eier je Trieb (n = 129)

Herbst 1953: 26—466, im Mittel 136,7 Eier je Trieb (n = 92)

Herbst 1954: 8—230, im Mittel 80,6 Eier je Trieb (n = 59)

Herbst 1955: 7—147, im Mittel 50,9 Eier je Trieb (n = 29)

An- und Abstieg dieser Mittelwerte scheinen deutlich gradationsbedingt zu sein. Dies erklärt wohl auch die unterschiedlichen Angaben in der Literatur, die 8—400 Eier je Kiefertrieb nennen (Angaben bei: Benjamin et al., 1955; Kangas, 1941; Kolubajiv, 1938; Schönwiese, 1935; Schwerdtfeger, 1936).

1954 und 1955 wurden im Herbst Pärchen von *N. sertifer* in Gazebeuteln an Kiefertriebe im Freiland gesetzt; die nur nach gutem Allgemeinzustand ausgesuchten Bäume hatten bisher Blattwespenbefall nicht gehabt. Hier legten die ♀♀ ihren Eivorrat zumeist entweder vollständig oder gar nicht ab, nur wenige (16—20%) teilweise (1954: 56, 1955: 125 Beutel). Restlose Eiablage erfolgte 1954 zu 59%, 1955 nur zu 15%; keine Eiablage fand 1954 bei 21%, 1955 dagegen bei 69% der gebeutelten ♀♀ statt. Auch Sturm (1942) beobachtete, daß gebeutelte *N. sertifer*-♀♀ nur schwer zur Eiablage schritten, stellte weitere Untersuchungen aber nicht an.

1955 erfolgten die gleichen Versuche auch an Kiefern eines stark befallenen Bestandes, und zwar an mehrjährig stark befallenen (3 Beutel) wie an wenig geschädigten (6 Beutel). Bei den stark befallenen Kiefern wurden weiter einige Pärchen an normale Triebe gesetzt (5 Beutel), andere dagegen an solche, die zwei Wochen vor Versuchsbeginn geringelt, im Saftfluß also gestört worden waren (3 Beutel). Leider fiel durch mutwillige Beschädigung gerade hier ein Teil der Beutel aus, so daß nur die vorstehend genannten Zahlen verfügbar blieben. Nur eines der drei ♀♀ an Trieben stark geschädigter Kiefern legte seinen Eivorrat nahezu vollständig ab, hingegen drei von

sechs ♀♀ an Trieben unbefressener Bäume. Von fünf an normalen Trieben stark beschädigter Kiefern gebeutelten Wespen legten zwei ihre Eier nahezu vollständig ab, von drei an geringelte Triebe gesetzten ♀♀ dagegen keines.

Die Eizahl der *N. sertifer*-♀♀ konnte nur in den Jahren 1954 und 1955 (Herbst) untersucht werden (abgelegte und seziierte reife Eier). Sie betrug im Mittel

1954 65,2 (n = 56)

1955 67,6 (n = 127),

war in beiden Jahren also nicht nennenswert verschieden.

Zwischen Kokonlänge und Eizahl besteht eine positive Korrelation (Thalenhorst, 1952): Kokons von 8,6—8,8 mm Länge hatten im Mittel 63 Eier je ♀, solche von 10,6 bis 10,8 mm Länge 107 Eier je ♀. Die Angaben der Literatur zur Eizahl von *N. sertifer* schwanken zwischen Werten von 65 bis 92 (Benjamin et al., 1955; Forsslund, 1945; Galoux, 1952; Hein, 1956; Kolubajiv, 1938; Sturm, 1942).

Es wurden also Nadeln größerer Länge stärker mit Eiern belegt, Kiefern geringeren Fraßgrades vor solchen stärkerer Entnadelung bevorzugt, im Saftzufluß gestörte (geringelte) Kieferntriebe schwächer belegt als normale des gleichen Baumes. Offenkundig erkennt das Wespen-♀ die Eignung der Kiefern zur Eiablage. Mehrjähriger Befall der Bäume schädigt diese merklich (Zuwachsverluste: vgl. Forsslund, 1945 und Galoux, 1952). Wiederholter Fraß mindert die Eignung der Kiefern zur Eiablage offenbar und bewirkt Rückgang der Eizahlen je Kieferntrieb. Ein Rückgang der Populationsdichte braucht darauf jedoch nicht zu folgen, weil die Wespen zu den bisher noch nicht oder nur schwach befallenen Bäumen oder Beständen ausweichen. Im eigenen Untersuchungsgebiet war dies besonders 1955 und 1956 auffallend.

#### b) Die Ei-Mortalität

Die Eientwicklung vollzieht sich bei uns während des ganzen Winters, durch niedrige Temperaturen nur verlangsamt. Beginn der Pigmentierung, vollständige Ausfärbung und Larvenschlüpfen erfolgen im April; diese Phasen gehen rasch ineinander über, Abb. 2 (vgl. Niklas, 1956).

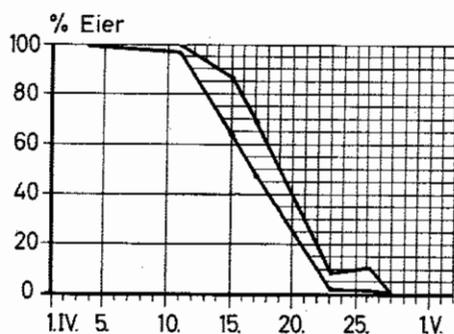


Abb. 2. Abschluß der Embryonalentwicklung und Schlüpfen der Eier von *N. sertifer*.

-  Embryo bis auf das Auge unpigmentiert,
-  Embryo voll pigmentiert (vgl. Abb. 3c),
-  Eitaschen verlassen.

In Ost-Kanada ist die Embryonalentwicklung von *N. sertifer* bereits zu Beginn des Winters beendet (Brygider, 1952); nach Elens (1953 c) deutet das frühe Larvenschlüpfen auf bessere Anpassung an niedrige Temperaturen hin, gemäß ihrer mehr nordischen Verbreitung im Vergleich zu *Diprion pini* und *D. pallidum*. Nach Schönwiese (1935) ruhte in Kärntener Eimaterial von *N. sertifer* die Embryonalentwicklung während des Winters; sie war im Laboratorium erst im Frühjahr wieder in Gang zu bringen. Nach Breny (1956 a, 1957) ist die Winterruhe der Embryonalentwicklung von *N. sertifer* eine »Pseudo-Diapause«, in erster Linie bedingt durch absinkenden Feuchtigkeitsgehalt im umgebenden und schützenden Gewebe der Kiefernadel. Dem nachgeordnet sind Temperatureinflüsse (vgl. auch Hein, 1956).

Die frisch geschlüpften Larven fressen zunächst die Nadeln ihrer Eigelege bis auf Mittelrippe und Eitaschen (Abb. 3 a und b), lassen diese vertrocknend zurück und wandern zu anderen Nadeln ab. An den vertrocknenden Nadelresten sind geschlüpfte und nicht geschlüpfte Eier am besten auszuzählen.

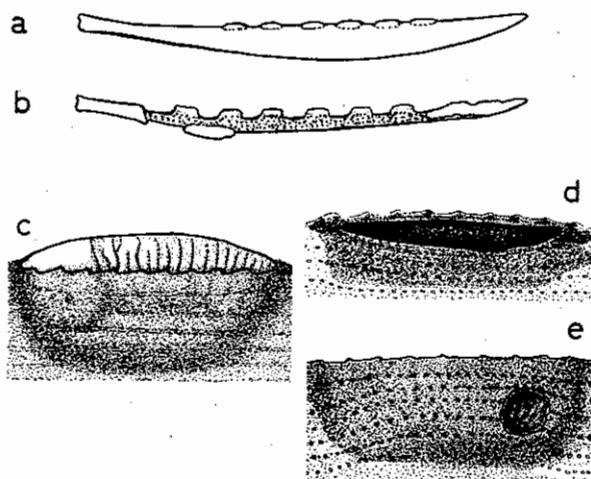


Abb. 3. a) normale Kiefernadel mit Eigelege von *N. sertifer*, b) befreßene Nadel mit verlassenen Eiern, c) voll pigmentierter, schlüpfreifer Embryo, d) parasitiertes Ei, Ansicht von Nadel-Oberkante her, e) vom Parasiten verlassenes Ei, Seitenansicht von der Nadelfläche her (vgl. Galoux, 1952; Fig. 2). (Zeichng. Niklas)

Die nicht geschlüpften Eier wurden nach »parasitiert« und »verschiedene Ursachen« getrennt. Parasitierte Eier, im Untersuchungsgebiet Darmstadt ausschließlich von *Tetracampe diprioni* Ferr. befallen, sind an der glänzend schwarzen Pigmentierung, verlassen zudem an der seitlichen Schlüpföffnung in der Nadel erkennbar (Abb. 3 d und e). Die »verschiedenen Ursachen« waren nicht genauer deutbar. Der Inhalt solcher Eier ist während der Monate November bis Januar gelblich-glasig, unstrukturiert, der Dotter geschrumpft, der Rest des Ei-Lumens mit Öltröpfchen gefüllt. Gegen Ende der Embryonalentwicklung abgestorbene Eier sind schwärzlich verfärbt, die geschrumpfte Kopfkapsel der Embryonal-Larve ist meist noch erkennbar.

Nach Tab. 3 hatte die Eimortalität 1953/54 mit 15,7% ihr Maximum, sie fiel bis Winter 1955/56 auf etwa die Hälfte ab, noch unter den Wert von 1952/53. Ebenfalls im Winter 1953/54 waren auffallend viele Gelege mit einem hohen Anteil abgestorbener wie parasitierter Eier vertreten. Letztere fanden sich in diesem Jahre zu 2,2%, im Jahre zuvor dürften es kaum mehr gewesen sein (nicht untersucht). 1954/55 ging

die Parasitierung auf 0,5% zurück, 1955/56 war sie verschwindend gering geworden. Die Eisterblichkeit aus »verschied. Ursach.« nahm im Verlauf der Wintermonate deutlich zu (Tab. 4); sie stieg bis Februar auf rund 5%, bis April dann auf den doppelten Wert an.

Tab. 3. Die Eisterblichkeit bei *N. sertifer* 1953 bis 1956  
(untersucht nach Ende des Schlüpfens jeweils im Mai;  
1952/53 Befallsgebiet »Tanne« bei Darmstadt, sonst Versuchsfläche).

Winter	1952/1953	1953/1954	1954/1955	1955/1956
a) Eisterblichkeit in %				
Eier normal verlassen .....	91,8	84,3	89,3	93,1
tote Eier: diverse Ursachen .....	8,2	13,5	10,2	6,9
parasitiert .....	?	2,2	0,5	0
(n) .....	(3963)	(13265)	(5042)	(1476)
b) Eigelege mit toten Eiern, diverse Ursachen; Anteil der Gelege in %				
0—10% der Eier tot .....	75	41	64	80
11—20% der Eier tot .....	16	44	13	3
21—30% der Eier tot .....	9	13	13	10
31% und mehr der Eier tot .....	0	2	10	7
c) Eigelege mit parasitierten Eiern; Anteil der Gelege in %				
0—1,0% parasitiert .....	—	52	97	—
1,1—5,0% parasitiert .....	—	33	3	—
5,1—10,0% parasitiert .....	—	10	—	—
10,1% und mehr parasitiert .....	—	5	—	—
Untersuchte Gelege bei b) und c):				
(n) .....	(44)	(93)	(60)	(29)

Tab. 4. Zunahme der Eimortalität bei *N. sertifer* im Verlauf des Winters 1954/1955.  
(Versuchsfläche Darmstadt; Mortalität ohne Anteil der Parasiten; untersucht im Zusammenhang mit der Eiparasitierung an fixierten, freipräparierten und gefärbten Eiern. Einzelheiten bei Niklas (1956). Mittelwerte aus dem gesamten Material des betr. Monats.)

	Ei-Mortalität	
	%	(unters. Eier n = )
30. 11. 1954 .....	0,6	( 976)
31. 12. 1954 .....	1,7	( 785)
31. 1. 1955 .....	2,3	( 785)
28. 2. 1955 .....	4,9	( 937)
31. 3. 1955 .....	5,5	( 823)
30. 4. 1955 .....	10,2	(2160)

Nach Galoux (1952) ist das Eistadium von *N. sertifer* Prädatoren besonders ausgesetzt; im Winter 1950 vernichteten Meisen (*Parus spec.*) 67% der überwinterten Gelege (vgl. seine Fig. 2). Forsslund (1945) berichtet, daß *Chrysopa ventralis* Curt. Eier von *N. sertifer* aussaugte; erstere Schädigungsart durch Prädatoren ist im vorliegenden Untersuchungsmaterial nur einmal in der Restpopulation 1957 aufgetreten, letztere nie. Von Eiparasiten bei *N. sertifer* berichtet die Literatur wenig; eine Zusammenstellung gibt Niklas (1956). Außerdem erwähnt Kolubajiv (1938) noch *Achrysocharella ruforum* Kraube mit 5% Vernichtungsanteil. Galoux (1952) nennt in seinem Material Eiparasiten »selten«, Schönwiese (1935) meldet ausdrücklich »keine Eiräuber und -parasiten«, Thalenhorst (1952) und Sturm (1942) geben 2,3% bzw. 37,5% Ei-Parasitierung an, ohne die beteiligten Arten zu nennen.

Benjamin et al. (1955) fanden, daß Eiablage von *N. sertifer* an *Pinus rigida* Mill. deren Nadeln schädigte. Sie fielen nach 60 Tagen ab, die Eier starben. Im eigenen Untersuchungsgebiet gab es gelegentlich rot verfärbte, austrocknende Nadeln, in denen, soweit sie belegt waren, die Eier auch abstarben. Die Ursache des Nadelsterbens ist unbekannt, die Eiablage war sie sicher nicht. Breny (1954) weist auf den Schutz der Eier durch ihre Lage in den Eitaschen lebender Kiefernadeln hin. In absterbenden und vertrocknenden Nadeln gehen durch den Feuchtigkeitsverlust auch in diese abgelegte Eier zugrunde.

Insgesamt betrug im Untersuchungsgebiet die Ei-Mortalität maximal 15,7%, Parasiten waren an ihr nur geringfügig, Prädatoren praktisch nicht beteiligt. Die sonstigen Todesursachen wurden nicht näher untersucht, ihr Anteil erreichte erst gegen Ende des Winters seinen Endwert. Nach der Literatur verursachen Prädatoren wie Parasiten nur selten hohe Verluste.

## 2. Die Larven

### a) Die Larvenentwicklung

Larvenentwicklung und -mortalität wurden im Darmstädter Untersuchungsgebiet durch die Frei-, Beutel- und Rahmenkontrollen erfaßt. Bis zum Beginn des Larvenabwanderns genügten die leichter auszählenden Frei- und Rahmenkontrollen; für den folgenden Entwicklungsabschnitt dienten die, tote und abspinnende Larven auch berücksichtigenden, Beutelkontrollen. Die Zahlenangaben für Larvenentwicklung und -mortalität sind aus den Werten beider Kontrollgruppen gewonnen, derart, daß mit dem Beginn des Larvenabwanderns Kokonbildung und Totenfall nach den Beutelkontrollen anteilig auf den Ausgangs- bzw. Maximalwert aller erfaßten Larven oder gesunden, schlüpfähigen Eier umgerechnet wurden.

Die Larven von *N. sertifer* durchlaufen beim Männchen 4, beim Weibchen 5 Häutungen (Schönwiese, 1935; Husson, 1952; Joly, 1953), bestätigt durch eigene Untersuchungen (durchgeführt in anderem Zusammenhange): Von 75 einzeln aufgezogenen Larven häuteten sich viermal 9 Tiere, 66 dagegen fünfmal. Erstere lieferten alle ♂♂, 58 der zweiten Gruppe ♀♀, bei den restlichen 8 war eine Geschlechtsbestimmung im Kokonstadium nicht möglich. Die Larvenentwicklung wurde ab 1954 durch Ausmessen der Kopfkapselbreiten an Durchschnittsproben der gesamten Population verfolgt (nicht nach allgemeinen Größen- und Zeichnungsklassen; Scheidter, 1934).

Hauptfraßpflanze ist *Pinus silvestris* L. (Gemeine Kiefer); die Literatur nennt weiter folgende Fraßpflanzen: *P. nigra* ssp. *austriaca* (Schwarzkiefer), *P. montana* (Bergkiefer), *P. strobus* (Weymouthskiefer), *P. banksiana* (Bankskiefer), *P. cembra* (Zirbelkiefer); *P. densiflora*, *P. thunbergii* (Schönwiese, 1935; Forsslund, 1945; Breny et Detroux, 1950; Hein, 1956). Überwandern auf Fichte fand im Untersuchungsgebiet nicht statt, wird aber gemeldet von Gäbler (1940) und Forsslund (1945); es gilt dort jedoch als Übervölkerungserscheinung. Bevorzugt werden nach allen Angaben 5—20jährige Kiefern, im eigenen Untersuchungsgebiet auch. In Süd-Kärnten befiel die Blattwespe dagegen besonders 25—35jährige Kiefern-Stangenhölzer (550 m Meereshöhe), in Finnland scheint diese Altersklasse bis zu den Althölzern hinauf ebenfalls stärker befallen worden zu sein (Schönwiese, 1935; Kangas, 1941).

Im Untersuchungsgebiet trat *N. sertifer* nur an der Gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*) auf. Befressen wurden hier 8—15jährige Kulturen; Bestandsränder und -lücken waren bevorzugt, jedoch nicht ausschließlich befallen. 1953 dauerte die Larvenentwicklung am längsten von allen vier Beobachtungsjahren: noch um den 23. 6. 1953 traten lebende Larven im Freiland auf. 1954 war dieser Befund am 4. 6. erreicht, 1955 fehlten lebende Larven ab 11. 6. und 1956 ab 15. 6. im Freiland, in jedem Jahre also wieder später als 1954 (Abb. 4). Die Monatsmittel von Lufttemperatur, relativer Luftfeuchtigkeit, Regenmenge und Sonnenscheindauer geben keine Erklärung hierfür, ebensowenig diejenigen kürzerer Zeitabschnitte. Auffallend abgekürzt sind gegenüber den anderen Jahren nach Abb. 4 die Stadien  $L_4$  und besonders  $L_5$  im Jahre 1954. Die Tab. 5 gibt die Mittel- bzw. Summenwerte der obengenannten Klimadaten für die Zeitabschnitte beider Larvenstadien in den vier Beobachtungsjahren wieder. Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und Sonnenscheindauer waren besonders für die Entwicklung der  $L_5$  im Jahre 1954 ausgesprochen ungünstig; lediglich die Regenmenge war in diesem Jahre von allen vier am geringsten. Ob dies allein zur Erklärung der 1954 verkürzten Larvenentwicklung ausreicht, kann nicht entschieden werden. Kleinklimatische Einflüsse sind sicher wesentlich, im einzelnen jedoch schwer zu erfassen. Wichtig scheint die Virose gewesen zu sein; sie ändert jedoch nicht die Entwicklungsdauer, sondern beendet nur früher oder später das Auftreten lebender Larven im Freilande. Die starke Verkürzung der  $L_4$ - und  $L_5$ -Stadien im Jahre 1954 scheint also nicht witterungsbedingt gewesen zu sein, sondern der Ausdruck erhöhter Sterblichkeit durch die Virose.

Tab. 5. *N. sertifer*: Mittel- bzw. Summenwerte der Klimadaten für die Dauer der Larvenstadien  $L_4$  und  $L_5$  in den Jahren 1953—1956 (Messungen der Station »Darmstadt-Bismarcksturm« des Deutschen Wetterdienstes).

	1953	1954	1955	1956
Larve 4 Lufttemperatur °C				
Mittel .....	15,2	12,9	11,2	14,8
relative Luftfeuchtigkeit in %				
Mittel .....	69	69	69	69
Sonnenscheindauer				
Summe ..... in Std.	215,5	132,4	184,7	201,6
Niederschlagshöhe				
Summe ..... in mm	51,4	42,0	49,5	32,3
Larve 5 Lufttemperatur °C				
Mittel .....	15,5	13,6	13,9	14,9
relative Luftfeuchtigkeit in %				
Mittel .....	74	74	71	76
Sonnenscheindauer				
Summe ..... in Std.	244,4	115,9	133,4	137,1
Niederschlagshöhe				
Summe ..... in mm	86,0	48,2	78,9	85,6

In der Literatur wird allgemein die Witterungsunempfindlichkeit der *N. sertifer*-Larven betont (Forsslund, 1945), ebenso aber auch die raschere Entwicklung bei trockenem, warmem Wetter (Schönwiese, 1935; Galoux, 1952). Nach Elens (1953 d) dauert die Gesamtentwicklung der als kontinental bezeichneten *N. sertifer* vom Eischlüpfen bis zur Kokonbildung bei 30° C 10 Tage, bei 13° C 32 Tage; Schwerdtfeger (1936) errechnet für die Stadien L<sub>1</sub>—L<sub>4</sub> eine Entwicklungsdauer von 46 Tagen, die ungefähr den Darm-

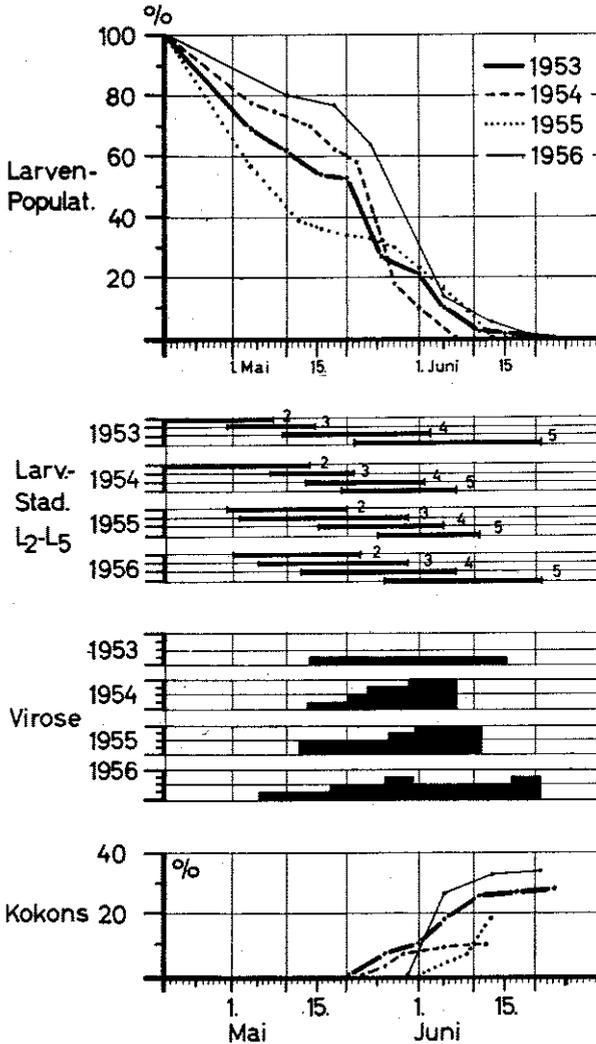


Abb. 4. Rückgang der Populationen lebender *N. sertifer*-Larven, Larvenentwicklung, Auftreten der Virose und Kokonbildung im Freiland 1953—1956.

Versuchsfläche Darmstadt (»Scheffheimer Wiese«). Von oben nach unten: Zahlen lebender Larven berechnet nach den Ausgangswerten gesunder, schlüpffähiger Eier = 100; vom Beginn des Larvenabwanderns an nach den Werten der Beuterkontrollen anteilig umgerechnet. Larvenstadien angegeben nach den Entwicklungskontrollen an Durchschnittsproben der gesamten jeweiligen Population.

Virose bewertet nach den Untersuchungen aller Toten des Materials, als Durchschnittswert eingesetzt: I = sehr schwach, II = schwach, III = mittel, IV = stark.

Kokonzahlen ebenfalls bezogen auf den jeweiligen Ausgangswert schlüpffähiger Eier = 100.

städter Verhältnissen im Mittel entspricht. Breny beschreibt (1955) den Schlüpfvorgang bei *N. sertifer* und stellt das Erscheinen der  $L_1$  in Abhängigkeit von den Witterungsfaktoren dar (1956 b). Auch diese letzteren Befunde stehen durchaus im Einklang mit den Beobachtungen am Darmstädter Material.

### b) Die Larvenmortalität allgemein

In der Tab. 6 sind die Rückgänge an lebenden Larven des Freilandes jeweils von der Kulmination des einen zu der des nächsten Larvenstadiums zusammengestellt (nähere Angaben siehe Legende zu Tab. 6). Bis zum Stadium  $L_2$  betrug der Rückgang 20–55%, 1953 lag er mit rund 30% in allen drei Beobachtungsgebieten dieses Jahres (Jugenheim, Bad König und Scheffheimer Wiese) nahezu gleich; 1954 war er mit rund 20% wesentlich geringer, ebenso 1956. 1955 jedoch lag er mit 55% auffallend hoch. Als Ursache hierfür wird die Temperatur als wahrscheinlich angenommen, näherte diese sich doch gerade um die Zeit des Larvenschlüpfens gemäß Tab. 7 im Jahre 1955 mehrmals dem Gefrierpunkt.

Tab. 6. Rückgang der Zahlen lebender Larven von *N. sertifer* im Freiland 1953–1956. (Angegeben nach den der Abb. 4 zugrunde liegenden Werten; jeweils bestimmt für das Zeitintervall vom Maximalauftreten eines Larvenstadiums zum nächsten. Vom Beginn des Abwanderns der Larven an liegen wie bei Abb. 4 die Werte der Beutelkontrollen zugrunde, der Rückgang betrifft dann also nur die Abgänge durch Totenfall, nicht durch etwaige Tätigkeit von Prädatoren. Rückgang jeweils in %, bezogen auf den Ausgangswert gesunder, schlüpffähiger Eier = 100 angegeben.)

	1953	1953	1953	1954	1955	1956
Forstamt:	Darmstadt	Jugenheim	Darmstadt	Darmstadt	Darmstadt	Darmstadt
Revier:	Tanne	Seeheim	Versuchsfläche	Versuchsfläche	Versuchsfläche	Versuchsfläche
Rückgang in %						
von Ei zu $L_1$ ....	30	35	30	15	8	20
von $L_1$ zu $L_2$ ....				5	47	
von $L_2$ zu $L_3$ ....	13		8	10	10	7
von $L_3$ zu $L_4$ ....	17	17	9	12	4	13
von $L_4$ zu $L_5$ ....	30	35	33	40	13	46

Die hohe Witterungsempfindlichkeit gerade der Larvenstadien  $L_1$ – $L_3$  wird von Schönwiese (1935) ausdrücklich betont; Schwerdtfeger (1936) findet bei seinen Untersuchungen hingegen keinen Hinweis hierauf. Nach Galoux (1952) sterben schlüpfende Eilarven gelegentlich dadurch, daß die sich hygroskopisch krümmende Kiefernnadel die Larven in den geöffneten Eihüllen abquetscht. Ein ähnlicher Effekt ist beim vorliegenden Material mit Sicherheit nicht vorhanden gewesen, ebensowenig hatten die toten Junglarven Polyederbefall.

Vom Stadium  $L_2$  zu  $L_3$  ging die Zahl lebender Larven nur um 7–13% zurück, von  $L_3$  zu  $L_4$  auch nur um unwesentlich höhere Beträge: 4–17%. Hoch dagegen waren die Rückgänge wieder vom Stadium  $L_4$  zu  $L_5$ . Hier überschritten sie mit 30–46% die Werte der Junglarvensterblichkeit. Eine Ausnahme hiervon macht das Jahr 1955, in dem die Zahl der Altlarven von  $L_4$  zu  $L_5$  um nur 13% zurückging\*).

\*) Wären die Larven-Abgänge jeweils in % des Maximalwertes des vorangegangenen Stadiums errechnet worden, so läge dieser Wert höher, die entsprechenden der anderen Jahre niedriger. Es sollte aber vermieden werden, noch eine andere Berechnungsweise zu verwenden als diejenige, die den Ausgangswerten der Abb. 4 zugrunde liegen.

Tab. 7. Lufttemperatur-Minima in den Jahren 1953 bis 1956 während des Schlüpfens der Larven von *N. sertifer* aus den Eiern. (Entnommen den Witterungsberichten des Deutschen Wetterdienstes, Station »Darmstadt-Bismarckturm«. **Fettdruck**: besonders kalte Tage; eingerahmt: Hauptzeit des Larvenschlüpfens.)

	1953 °C	1954 °C	1955 °C	1956 °C
20. April .....	5,8	<b>1,8</b>	<b>1,2</b>	<b>1,7</b>
21. April .....	5,9	3,7	3,4	<b>1,4</b>
22. April .....	6,2	7,7	3,1	3,4
23. April .....	8,9	4,0	<b>0,2</b>	3,8
24. April .....	7,6	4,7	5,6	5,9
25. April .....	10,2	7,2	<b>0,8</b>	3,3
26. April .....	5,0	7,3	<b>1,4</b>	5,6
27. April .....	7,8	2,7	6,8	6,6
28. April .....	9,4	4,3	10,3	7,8
29. April .....	7,0	5,2	10,1	9,5
30. April .....	5,4	5,8	13,0	6,6
1. Mai .....	7,9	6,2	12,9	5,1
2. Mai .....	10,6	6,5	11,1	7,0
3. Mai .....	12,3	3,9	8,6	5,7
4. Mai .....	13,1	7,7	6,6	6,7
5. Mai .....	9,2	5,2	8,9	7,7

Mit diesen Werten vergleichbare Angaben finden sich nur bei Schwerdtfeger (1936). Nach seiner Abb. 8 lassen sich die Rückgänge im Mittel beider Beobachtungsjahre und bezogen auf den Ausgangswert lebender Eier = 100 wie folgt angenähert angeben: Ei:  $L_1 = 10\%$ ;  $L_1:L_2 = 20\%$ ;  $L_2:L_3 = 11\%$ ;  $L_3:L_4 = 22\%$  und  $L_4:L_5 = 37\%$ . Diese Zahlen weichen nicht wesentlich von denen der Tab. 6 vorliegender Darstellung ab; sie sind allerdings ab  $L_4$  nicht unbedingt vergleichbar, weil bei Schwerdtfeger nur freilebende, ungebeutelte Larvenfamilien ausgezählt wurden.

Die Larven von *N. sertifer* haben also während ihrer Entwicklung zwei ausgeprägte Empfindlichkeitsperioden: Eine als Junglarven  $L_1-L_2$ , die zweite als Altlarven  $L_4-L_5$ . Die Mortalität der ersten Periode ist überwiegend durch die Witterung, also physiologisch, die der zweiten durch die Virose, also pathologisch bedingt.

### c) Die Virose

Die Virose der *N. sertifer*-Larven wurde von Escherich erstmalig 1913 beschrieben. Seitdem hat man anlässlich von Gradationen in Europa wiederholt Krankheitserscheinungen gemeldet, die entweder eindeutig auf die Virose hinweisen oder sie doch als Ursache wahrscheinlich machen: in Polen (Sitowski, 1925), 1926—1930 in England (Suffolk: Robbins, 1931), 1927—1932 in Lettland (Zimanas, 1937), 1935 in Westpreußen (Schwerdtfeger, 1936), 1944 in Schweden (Forsslund, 1945) und 1949—1950 in Belgien (Breny, 1951).

1949 begann man in Kanada, ausgehend von virustoten *N. sertifer*-Larven aus Schweden, Polyedersuspensionen zur biologischen Bekämpfung dieser nach Nordamerika eingeschleppten Blattwespe zu verwenden. Über die ersten Versuche wie über die folgenden Großbekämpfungsaktionen berichten Bird (1953), Bird and Whalen (1953), Dowden and Girth (1953) sowie Benjamin, Larsson and Drooz (1955); über die entsprechenden Versuche in Südwestdeutschland Franz und Niklas (1954) und Franz (1955).

Im Zusammenhang und gleichzeitig mit den Bekämpfungsversuchen erfolgten Grundlagenarbeiten über die Natur der Erreger, ihren Infektionsweg im Wirt, die Bedingungen für die Infektion des Einzeltieres wie für die Ausbreitung der Virose im Freiland (Bird, 1953, 1954 und 1955; Bird and Whalen, 1953; Dowden and Girth, 1953; Krieg 1955a und b, 1956).

Im Untersuchungsgebiet war die Virose bereits im ersten Jahr der planmäßigen Beobachtungen (1953) vorhanden; die hier gesammelten toten Larven lieferten das Polyedermaterial für die Versuche zur biologischen Bekämpfung 1954. Unter den 1953 genauer beobachteten Befallsgebieten (Bad König, Tanne, Seeheim und Darmstadt) trat die Virose lediglich in Bad König und Seeheim stark auf. In beiden Befallsgebieten war 1954 praktisch keine lebende *N. sertifer*-Larve zu finden. In den Beobachtungsgebieten Tanne und Darmstadt (= Versuchsfäche) hatten 1953 die Larven nur mäßigen Virusbefall, in ersterer deutlich schwächeren. 1954 dagegen erkrankten viele Larven der Versuchsfäche Darmstadt an der Virose. Deutlich hoben sich einige Zonen gehäuften Krankheitsauftretens heraus (Abb. 5). Zwei davon deckten sich teilweise mit denen der künstlichen Infektionen. Diese erfolgten zwar unter Abschirmung der behandelten Baumgruppen, so daß Verwehen der Suspensionen weitgehend vermieden wurde; es ist jedoch schwer zu entscheiden, wie weit sekundäre Verbreitung der Virose von den künstlichen Infektionsherden aus erfolgte. Für die beiden anderen in der

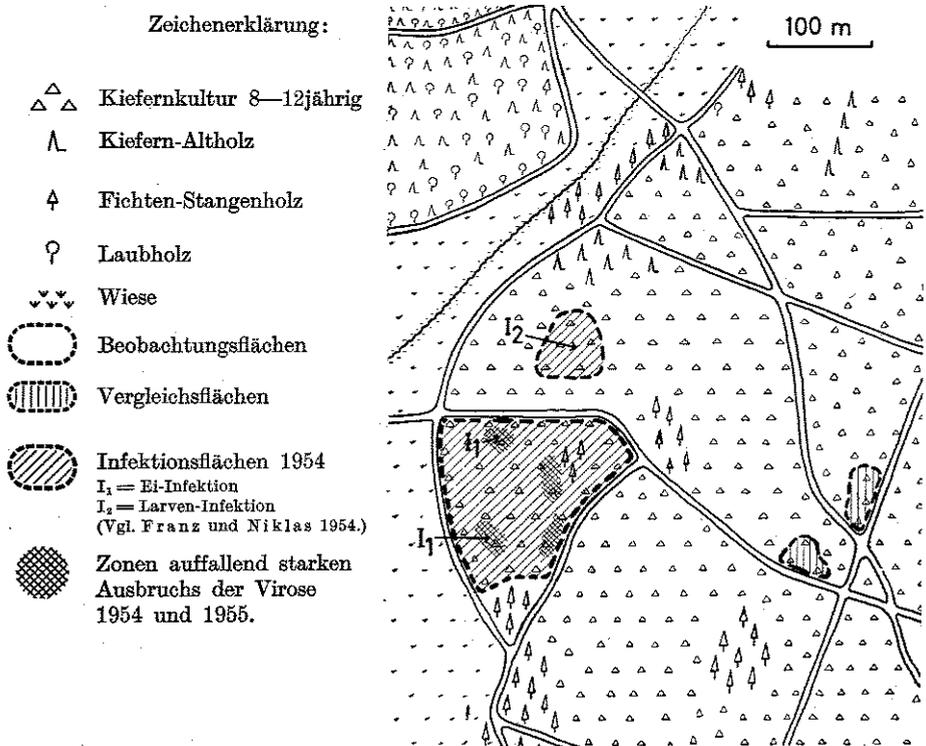


Abb. 5. *N. sertifer*-Befallsfläche im Forstamt Darmstadt. Revierförsterei Bessunger Forsthaus, Abteilungen 22 und 48. Versuchsfäche (»Scheffheimer Wiese«) in den Jahren 1953—1956.

Abb. 5 eingetragenen »Krankheitszonen« ist diese Möglichkeit jedoch auszuschließen, die Virose trat hier spontan massiert auf. 1955 bestanden die angegebenen Zonen weiter, insgesamt war die Virose jedoch etwas schwächer und vor allem weitläufiger verteilt zu beobachten, 1956 war dies noch stärker der Fall. Jetzt prägten sich Krankheitszonen nicht mehr aus; bei insgesamt sehr zurückgegangener Befallsdichte waren immer nur noch einzelne Larvenfamilien erkrankt, andere benachbarte dagegen äußerlich gesund.

Die Virose befiel vereinzelt schon die Larvenstadien  $L_2$  und  $L_3$ , jedoch immer schwach; der überwiegende Teil war an anderen Ursachen eingegangen. Tote Larven der Stadien  $L_4$  und  $L_5$  erlagen im Untersuchungsgebiet alle der Virose. Sie stellt also den wesentlichsten Mortalitätsfaktor in der obenerwähnten zweiten Empfindlichkeitsperiode während der Larvenentwicklung dar.

Im einzelnen werden diese Befunde erweitert durch Breny (1951), nach dem die Häutungsperioden besonders infektionsanfällig zu sein scheinen. Viruskrankte Larven der nordamerikanischen Arten *Neodiprion americana banksianae* Roh. und *N. lecontei* (Fitch.) reagieren gegenüber gesunden zunehmend schwächer photopositiv (Green, 1954).

#### d) Prädatoren und andere Mortalitätsfaktoren (außer der Virose)

Prädatoren haben unter den Mortalitätsfaktoren der *N. sertifer*-Larven im Untersuchungsgebiet nur eine ganz geringfügige direkte Rolle gespielt. Bei den für Abb. 4 benutzten Zahlen ist ihr Einfluß ausgeschaltet, da es sich hier um Auswertungen der vor Prädatoren geschützten Beutelkontrollen handelte. Einen Anhaltspunkt könnte der Vergleich von Rahmen- und Beutelkontrollen geben. In beiden werden abfallende Tote nahezu ganz bzw. ganz erfaßt; die Larven in den Beuteln sind geschützt, die der Rahmen aber frei den Prädatoren ausgesetzt, an dem unkontrollierten Abwandern wiederum durch Leimung verhindert. Für die Jahre 1954 und 1955 ergab ein solcher Vergleich eine so geringfügige Differenz, daß der Anteil fehlender, also möglicherweise von Prädatoren verschleppter Larven unter 3% gelegen hat. Dem entspricht die Beobachtung: Vögel sind beim Verzehren von *N. sertifer*-Larven durch uns nicht festgestellt worden, planmäßige Ansitz- oder Nestbeobachtungen erlaubte allerdings die Zeit nicht. *Formica rufa* L. mit ihren entsprechenden Rassen fehlte, mindestens als Kolonien nennenswerten Umfanges, im Beobachtungsgebiet. Lediglich die Raubwanze *Rhinocoris annulatus* (L.) wurde wiederholt beim Aussaugen der Larven gesehen; sie war im Beobachtungsgebiet selten.

Die Bedeutung solcher Prädatoren im Massenwechsel kann jedoch größer sein, als es ihrem zahlenmäßigen Auftreten und den hieraus bedingten direkten Eingriffen in die Wirtsdichte entspricht. So gelang der Nachweis, daß *R. annulatus* mit ihrem Kot die Polyeder in infektiöser Form ausscheidet, sie also von erkrankten Larven auf andere Stellen auszubreiten vermag. Das gleiche gilt von Vögeln (untersucht am Rotkehlchen, *Erithacus rubecula* L.) (Franz, Krieg und Langenbuch, 1955).

Im Schrifttum werden folgende Prädatoren bei Larven von *N. sertifer* aufgeführt: *Picromerus bidens* (L.) in Deutschland und Schweden (Gäbler, 1937 und Forsslund, 1945) und *Podisus placidus* Uhler in den USA (Benjamin, Larson and Drooz, 1955) (beide Arten *Hemiptera-Pentatomidae*); *Rhaphidia* spec. (Schwerdtfeger, 1936) (*Neuroptera*). *Formica rufa* L. bzw. eine ihrer Rassen hat nach Schwerdtfeger (1936) die *N. sertifer*-Larven in erheblichem Umfange eingetragen und diese Populationen rund 14 Tage früher als die nicht besuchten vernichtet. In Norddeutschland fanden sich 1954 (Cloppenburg; Bruns und Schrader, 1955) bis zu 30 m um Ameisennester herum keine lebenden Kokons unserer Art, erst außerhalb dieser Zone war ein nennenswerter Kokonbelag feststellbar, jedoch immer noch geringer als auf ameisenfreien Waldflächen. Kangas (1941) berichtet, daß Spinnen gelegentlich *N. sertifer*-Larven in erheblicher Zahl fingen, an einer Kiefer 15—20.

Folgende Vogelarten wurden beim Verzehren von *N. sertifer*-Larven beobachtet: Kohlmeise (*Parus major* L.), Blaumeise (*P. caeruleus* L.), Haubenmeise (*P. cristatus* L.), Wildhühner (*Tetrao urogallus* L. und *Lyrurus tetrix* L.), Star (*Sturnus vulgaris* L.) und Krähe (*Corvus spec.*) (zit. nach Franz, Krieg und Langenbuch, 1955); Kolubajiv (1938) nennt noch die Gebirgsstelze (*Motacilla cinerea* Tunst.), und in Kanada waren es *Dumetella carolinensis* = cat bird und *Bombycilla cedrorum* = cedar waxwing, deren Mageninhalt nach dem Fressen viruskranker Larven infektiöse *N. sertifer*-Polyeder enthielt (Bird, 1955). Gerber (1956) gibt eine Literatur-Übersicht über die Rolle der Vögel als Prädatoren von Blattwespenlarven, ohne jedoch *N. sertifer* besonders zu erwähnen.

Nichtviröse Krankheitserscheinungen werden im Schrifttum wenig genannt. Kangas (1941) erwähnt 1932/33 das Auftreten einer Pilzkrankheit und einer Bakteriose, die jedoch der Beschreibung nach auch eine Virose sein könnte; das gleiche gilt für die Angaben von Schoyen (1911) für Norwegen und Shiperowitsch (1927) für die Ukraine. Larvenparasiten werden im folgenden Abschnitt behandelt.

### 3. Der Kokon

#### a) Das Einspinnen der erwachsenen Larven

Mit dem Stadium  $L_4$  beginnt das Überwandern der Larven zu anderen Kieferntrieben, bedingt durch die verstärkte Fraßtätigkeit. Ausgewachsen begeben sich alle zum Einspinnen in den Boden. Um die Larvenverluste hierbei zu erfassen, wurden Larven ( $L_4/L_5$ ) auf isoliert stehende Kiefern in einem unbefallenen Teil des Bestandes übertragen und der Waldboden um diese herum durch 1,5 : 1,5 m große, randgeleimte und nach unten durch feinen Maschendraht verlängerte Holzrahmen umgeben. Neun Wochen nach dem endgültigen Verschwinden der Larven von den Fraßplätzen ergab Nachsuche im Boden folgende Kokonzahlen (diesjährige insgesamt, gesunde und beschädigte zusammen):

	Rahmen 1	Rahmen 2	Summe
Larven-Ausgangszahl .....	166	193	359
Kokons am 23. 8. 1954 .....	19	13	32
in % der Larven	11,1%	6,6%	8,7%

Hiernach haben die Verluste der abspinnenden Larven bis zum fertigen Kokon im Boden nahezu 92% betragen. In den Beutelversuchen bildeten sich, bezogen auf schlüpffähige Eier, 10–37% der Larven zum Kokon um; bezogen auf  $L_4$  als Ausgangszahl, waren es 22–89%. Hier waren Prädatoren ausgeschaltet, nur die Virose blieb wirksam. In dem obengenannten Versuch dürften also die Verluste aus unbekanntem Gründen (Virose der Wanderlarven, Kokonprädatoren?) besonders hoch gewesen sein. Im Schrifttum liegen hierzu vergleichbare Werte nicht vor.

#### b) Kokondichte und Kokonmortalität allgemein

Im Untersuchungsgebiet (wie auch z. B. in Holland: Hein, 1956) waren die Kokons von *N. sertifer* ausschließlich im Boden zwischen Wurzelzone und Mineralboden zu finden; Einspinnen an Heidekraut, Bodenstreu oder an den unteren Ästen der Kiefern, wie es Thalenhorst (1952) aus Norddeutschland, Forsslund (1945) aus Schweden sowie Morris und Cameron (1935) aus Südost-Europa berichten, erfolgte hier nie. Die Kokondichte war sehr ungleichmäßig, so daß auf ihre flächenweise

Ermittlung verzichtet wurde. Auch die Angaben der Literatur schwanken für die Werte der Kokondichte zwischen 9,3 und 120 Kokons je qm, deuten also ebenfalls die ungleichmäßige Larvendichte im Bestand an (z. B. Thalenhorst, 1952 und Galoux, 1952).

In den eigenen Aufsammlungen wurden die *N. sertifer*-Kokons zunächst in diesjährige (helle) und ältere (dunkle) getrennt, erstere weiter nach leer und voll geschieden. Volle kamen nach Übersommerung in Hygrostatenschalen (nach Zwölfer) bei 70% relativer Luftfeuchtigkeit in einem schattigen Raum bei Außentemperatur zum Schlüpfen; die Überliegenden hiervon blieben, ebenfalls bei Außentemperaturen, während des Winters im ungeheizten Glashaus. Die im Spätherbst hiervon immer noch nicht geschlüpften Kokons wurden dann durch Aufschneiden untersucht. Auch die Trennung nach Schadurhebern bei den leeren Kokons war nicht ohne Überschneidungen möglich. Zwischen den durch Zucht oder Versuch ermittelten Merkmalen an leeren Kokons fanden sich am Freilandmaterial nahezu alle Übergänge, wenn auch typische Formen überwogen. In den meisten Fällen war die Identifizierung nach den Resten des Kokoninhalts möglich, in einigen jedoch durch nachträglich eingedrungene Lebewesen oder Bodenteilechen ausgeschlossen. Typische Formen von Schädigungsspuren an den *N. sertifer*-Kokons unseres Materials sind in der Abb. 6 zusammengestellt. Im folgenden werden nur die Gruppen »normal verlassen« (d. h. durch *N. sertifer*), beschädigt bzw. verlassen durch »Prädatoren« und »Parasiten« unterschieden und nur fallweise noch weiter unterteilt.

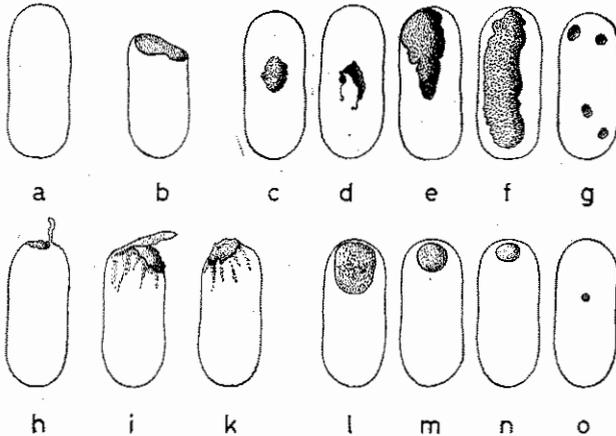


Abb. 6. Kokons von *N. sertifer*. a) normal, unbeschädigt, b) von *N. sertifer* verlassen, c)—g) von Prädatoren angefressen, h) von Vögeln angepickt, i)—k) von Kleinsäugetern angefressen, l)—o) von Parasiten verlassen: l) *Torocampus eques*, m) und n) *Aptesia basizona* bzw. *Exenterus* spec. (beide Arten nach den Schlüpföchern nicht trennbar), o) *Dahlbominus fuscipennis* (Zett.). (Zeichnung: Niklas.)

(Vgl. Galoux, 1952.) Hier Schlüpföffnungen der Parasiten nach gezüchteten Exemplaren bestimmt.

Die Entwicklungsruhe von der Kokonlarve bis zur Imago hat nach Elens (1953c) mit 99 Tagen bei 18° C ihr Optimum, bei niedrigeren wie höheren Temperaturen dauert sie länger. Die Mortalität dieses Entwicklungsabschnittes war im Laboratoriumsversuch bei 13° C am geringsten, die Feuchtigkeit der umgebenden Luft hatte einen nur geringen Einfluß hierauf.

Die meisten Schriftumsangaben über Widerstandsfaktoren bei Gradationen von Blattwespen beziehen sich auf das Kokonstadium. Dessen Suche erfordert einen relativ geringen Aufwand; durch die Länge der Kokonruhe (3½ Monate, bei Überliegen 12—24 Monate

mehr) ist dieses Stadium Widerstandsfaktoren besonders ausgesetzt; diese sind an den Kokons gut erkennbar oder werden durch Aufschneiden leicht ermittelt; schließlich lassen sich Parasiten in den Kokons besonders leicht zum Aussetzen in anderen Befallsgebieten transportieren.

### c) Die Kokonparasiten

Folgende Parasiten-Arten ergaben die Kokons der Grabungen und der Beutelkontrollen im Untersuchungsgebiet; ergänzt wird die Aufstellung durch die Zahlenangaben der 1953/1954 und 1954/1955 gezogenen Tiere\*):

	♂♂	♀♀	Summe
<i>Aptesis basizona</i> (Grav.) (= <i>Microcryptus basizonius</i> Grav.) ...	86	95	181
<i>Exenterus amictorius</i> (Panz.) (= <i>E. marginatorius</i> F.) .....	14	1	15
<i>Exenterus abruptorius</i> (Thnbg.) (= <i>E. cingulatorius</i> Holmgr.) ..	32	7	39
<i>Torocampus eques</i> Htg. ....	5	15	20
<i>Agrothereutes abbreviator</i> (F.) .....	0	2	2

*E. amictorius*, *E. abruptorius* und *T. eques* belegen die erwachsenen Wirtslarven und beenden die Entwicklung im Kokon; *A. basizona* und *A. abbreviator* legen ihre Eier in die Kokons. Ein Teil der Parasiten stammte aus den Kokons der Beutelkontrollen, daher sind die Zahlen gezogener Parasiten bei den ersten drei Arten relativ gering. Im allgemeinen geben sie jedoch ein gutes Bild von ihrer Häufigkeit im Untersuchungsgebiet. Nicht aufgeführt ist in vorstehender Übersicht *Dahlbominus fuscipennis* (Zett.). Dieser Chalcidier trat ausschließlich in den Kokons der Beutelkontrollen auf, ein Verhalten, auf das weiter unten näher eingegangen wird.

Der Katalog von Thompson (1950) zählt bei *N. sertifer* insgesamt 44 Arten von Ei-, Larven- und Kokonparasiten auf: *Braconidae* = 1, *Ichneumonidae* = 32, *Chalcididae* = 5, *Tachinidae* = 5 und *Sarcophagidae* = 1, allerdings aus dem gesamten Verbreitungsgebiet des Wirtes in Europa, Nordamerika und Ostasien zusammen. Nach den Parasitenlisten europäischer Gradationen von *N. sertifer* können folgende Arten als Hauptparasiten bei uns gelten: *Aptesis basizona* (Grav.), *Exenterus abruptorius* (Thnbg.), *E. amictorius* (Panz.), *Torocampus eques* Htg. und *Dahlbominus fuscipennis* (Zett.). Die Reihenfolge wechselt von Fall zu Fall; die eigenen Befunde entsprechen durchaus dieser Aufstellung. (Parasitenlisten bei: Sitowski, 1925; Robbins, 1931; Schönwiese, 1935; Kolubajiv, 1938; Lovàscy, 1940; Brammanis, 1940; Kangas, 1941 und Thalenhorst, 1952.)

*Aptesis basizona* (Grav.) hat nach Abb. 7 zwei Schlüpfperioden, zwei Generationen entsprechend. Die Schlupfwespen der Frühjahrgeneration sind entweder auf andere Wirtsarten oder auf überliegende *N. sertifer*-Kokons angewiesen, die der Sommergeneration belegen solche des Hauptwirtes. Paarung und Eiablage erfolgen alsbald nach dem Wespenschlüpfen. Die Entwicklungsdauer der Larven läßt bei 16,1° C zwei Gruppen erkennen, deren eine 84—93, die andere 55—75 Tage zur Entwicklung braucht; bei 19° C dauert die Entwicklung einheitlich 58 Tage (Thalenhorst, 1941). Der Anteil beider Gruppen wechselt je nach der Population, sie lassen sich zudem schwer trennen. Gelegentlich scheinen weitere Tiere einer dritten Generation aufzutreten, vor allem in Süd-Europa. Das Geschlechterverhältnis war im eigenen Material

\*) Für die freundliche Determinierung der Arten sei Herrn Studienrat R. Hinz, Einbeck (Hannover), auch an dieser Stelle vielmals gedankt.

$\sigma\sigma : \text{♀♀} = 1 : 1$ ; aus anderen Gebieten wird  $2 : 1$  angegeben. Der Parasit scheint seine Haupttätigkeit an Kokons im Boden zu entfalten; die Eizahl frischer  $\text{♀♀}$  beträgt 2–6, die älterer 8–16 (Angaben bei: Morris, Cameron und Jepson, 1937; Kolubajiv, 1938; Thalenhorst, 1941 und 1952).

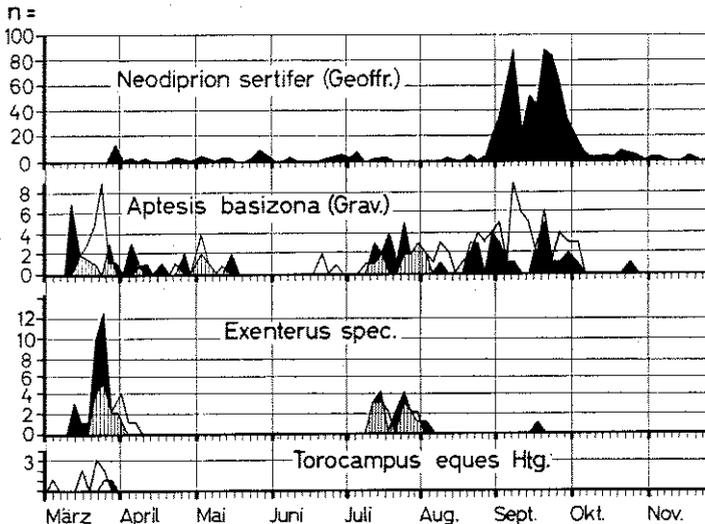


Abb. 7. Schlüpfen der Imagines von *N. sertifer* und ihren Kokonparasiten in den Laboratoriumszuchten 1954 und 1955.

Absolute Zahlen; Kokons bei Außentemperatur gehalten. Bei den Parasiten: Weiß =  $\text{♀♀}$ , Schwarz =  $\text{♂♂}$ , Überschneidungen schraffiert. Zahlenwerte 3tägig zusammengefaßt.

*Exenterus*-Arten, im eigenen Material *E. amictorius* und *E. abruptorius*, haben nach den Schlüpfperioden der Abb. 7 ebenfalls zwei Generationen. Die Arten legen ihre Eier an die erwachsenen Larven, ihre Entwicklung wird im Wirtskokon beendet. Die erste Generation der Parasiten koinzidiert mit der Larvenperiode von *N. sertifer*, die zweite Generation ist wieder auf Larven anderer Wirtsarten angewiesen.

Das Wirtsspektrum der *Exenterus*-Arten ist groß (Zusammenstellung bei Cushman, 1940 und Wilkes, 1942; hier auch Angaben über Zuchtbedingungen; ferner bei Reeks, 1952. All' dies sind Untersuchungen im Zusammenhange mit Parasiten-Importen nach Kanada und den USA). Nach Morris (1937) ist *E. abruptorius* univoltin wie der Wirt, legt seine Eier an die *N. sertifer*-Larven, ein Teil von ihnen entwickelt sich sofort, die übrigen erst nach  $2\frac{1}{2}$  Monaten, so daß derart zwei Schlüpfperioden der Imagines zustande kommen. Das Geschlechterverhältnis beträgt meist  $1 : 1$ , gelegentlich auch  $1 : 4$  (Verdacht auf biologische Rassen); die Eiablage von *E. marginatorius* beschreibt Scheidter (1934). Nach Schönwiese (1935) entwickelt sich nur ein Ei je Wirtslarve.

*Torocampus eques* Htg., im Untersuchungsgebiet an Zahl weit hinter den anderen Parasitenarten zurückstehend, schlüpfte in den Kokonzuchten nach Abb. 7 im März, dürfte im Freien aber später erscheinen und so zur Eiablage an die Larven von *N. sertifer* kommen. Die weitere Entwicklung erfolgt im Wirtskokon. In den vorliegenden Zuchten war das Geschlechterverhältnis  $1 : 3$ , nach Kolubajiv (1938)  $2 : 3$ ; nach Thalenhorst (1952) ist *T. eques* als univoltine Art gut an *N. sertifer* angepaßt.

*Dahlbominus (Microplectron) fuscipennis* (Zett.) ist stellenweise der bei weitem wichtigste Parasit, vor allem spielte er eine wesentliche Rolle bei der Nachführung gegen eingeschleppte schädliche Blattwespenarten in Nordamerika. Entsprechend liegen hier mehrere Spezial-Veröffentlichungen über diese Art vor (z. B.: Morris

und Cameron, 1935; Ulliyett, 1936 a und b; Morris, 1938; Burnett, 1951, 1953, 1954; Baldwin, 1954). Im Untersuchungsgebiet trat *D. fuscipennis* nur in den Kokons der Beutelzuchten auf:

	Freilandkokons aus dem Waldboden	Kokons aus den Beutelzuchten:	
	(ohne <i>D. fuscipennis</i> - Befall)	Untersuchte Kokons	Davon mit Befall durch <i>D. fuscipennis</i>
1953 .....	958	504	0
1954 .....	392	78	0
1955 .....	664	823	6
1956 .....	15	534	48

*D. fuscipennis* belegt nach allen Literaturangaben offenkundig überwiegend Wirtskokons, die sich oberhalb des Erdbodens, an der Vegetation usw. befinden (Thalenhorst, 1952; Morris und Cameron, 1935). Diese aber waren im Untersuchungsgebiet nur in den Beutelzuchten verfügbar; der Parasit ist hierher wohl von den Kokons anderer Tenthredinidenarten übergegangen.

#### d) Die Kokonprädatoren

Kleinsäuger spielen als Kokonprädatoren bei Tenthrediniden eine wichtige Rolle, besonders, weil die Kokons meist im Boden ruhen und hier längere Zeit, vor allem in den nahrungsarmen Herbst- und Wintermonaten, verfügbar sind. Fraßspuren der Kleinsäuger an den Kokons sind typisch (Abb. 6), ihr Vernichtungsanteil betrug in einzelnen Fällen bis zu 78% (Thalenhorst, 1952; Galoux, 1952). Bemerkenswert ist die an nord-amerikanischen Maus- und Spitzmausarten ermittelte Fähigkeit, gesunde *N. sertifer*-Kokons vor kranken, toten und parasitierten auszuwählen. Das Wahlvermögen steigt mit der Anpassung der jeweiligen Art an Insektennahrung allgemein und bedeutet eine wesentliche Steigerung der Wirksamkeit aller biotischen Widerstandsfaktoren (Morris, 1949; Holling, 1955). Für die europäischen Spitzmausarten dürfte dies ebenfalls gelten. Als Prädatoren an Kokons von *N. sertifer* fanden sich in Belgien *Apodemus sylvaticus* L., *Evothomys glareolus* Schreber und *Microtus arvalis* Pallas (Galoux, 1952). Im Untersuchungsgebiet wurden die als Kokonprädatoren aufgetretenen Kleinsäuger-Arten nicht bestimmt.

Weiter spielten Elateriden als Prädatoren an den Kokons der eigenen Versuchsgebiete eine Rolle. Ihr Vernichtungsanteil war schwer zu ermitteln, da ihre Fraßspuren nicht sehr typisch sind. Nach Morris (1951) stellten Elateriden in Ost-Kanada keinen wesentlichen Begrenzungsfaktor bei *Gilpinia hercyniae* dar. Ihr Beutespektrum war groß; nach Laboratoriumsversuchen vernichtete jede Elateriden-Larve im Mittel nur etwa einen Kokon in vier Monaten. Je nach Belagsdichte von Beute und Prädatör errechnet sich ein maximaler Vernichtungsanteil von 25%. Ähnliche Angaben macht Galoux (1952), der 7—26% durch Elateriden zerstörte *N. sertifer*-Kokons angibt; bei Thalenhorst (1952) waren es nur rund 3%.

Die Tätigkeit von Vögeln als Prädatoren an *N. sertifer*-Kokons war im Untersuchungsgebiet nur gering. Die in Abb. 6 wiedergegebenen Spuren fanden sich am Kokonmaterial aller Jahre zu weniger als 5%. Nach Galoux (1952) wurden 16—27% der Kokons von Vögeln aufgepickt; dieser Vernichtungsanteil ging im Verlauf der Blattwespengradation zurück. Kolubajiv (1938) beobachtete den Buchfink (*Fringilla coelebs*) beim Verzehren von *N. sertifer*-Kokons; Gerber (1956) stellte die Literatur über Vögel als Prädatoren von Tenthrediniden-Kokons zusammen.

Ameisen wurden bereits bei der Larven-Mortalität genannt; sie traten im Untersuchungsgebiet nicht auf. Obwohl sich ihre Tätigkeit nur gegen die Altlarven auf dem Wege zum Einspinnen richtet, wirkt sie sich doch bei der Kokondichte aus. Die Kokons selbst dürften den Ameisen kaum Angriffspunkte bieten (vgl. Bruns und Schrader, 1955).

#### e) Die Kokonmortalität im Untersuchungsgebiet

In Tab. 8 (siehe S. 24) ist das Gesamtergebnis aller Kokonsuchen, -zuchten und -untersuchungen aus den Jahren 1953 bis 1956 zusammengestellt. Das Material wurde zunächst nach äußeren Merkmalen getrennt, die unbeschädigten Kokons in Zucht genommen, die hiervon bis zum November des folgenden Jahres nicht geschlüpften anschließend sezirt.

Der Anteil von *N. sertifer*-Imagines liefernden Kokons nahm von Jahr zu Jahr ab. Überliegende aus dem Jahre 1952 und früher ergaben 1953 noch 29% Imagines, neue Kokons des gleichen Jahres nur 15%, den gleichen Anteil weiter die Überliegenden von 1953 im Jahre 1954. Neue Kokons von 1954 aber lieferten dann weniger als 1% *N. sertifer*-Imagines und ebenso die des Jahres 1955.

Parasitiert waren die neuen Kokons insgesamt folgendermaßen: 1953 = 14,6%, 1954 = 4,6%, 1955 = 13,8% und 1956 = 7,4%. Bei den Überliegenden der Suchen 1953 und 1954 lag die Parasitierung niedriger als beim entsprechenden Material neuer Kokons. Die Arten *A. basizona* und *Exenterus* spec. waren 1953 noch zu ungefähr gleichem Anteil vertreten, später ging *Exenterus* spec. immer stärker zurück. *Torocampus eques* trat nur in den Jahren 1953 und 1954 auf.

Prädatoren, die Kokons vernichteten, stellten den bedeutendsten Widerstandsfaktor in diesem Stadium dar; ihr Anteil stieg von Jahr zu Jahr an. Unter den überliegenden wie neuen Kokons 1953 betrug er rund 50%, bereits 1954 war er auf 80% angestiegen, 1955 auf etwa 84% und 1956 auf 88%. In all' diesen Fällen erhöht sich die relative Überlegenheit der Prädatoren dadurch, daß auch parasitierte Kokons gefressen werden (Insektivoren unter den Kleinsäugern überwogen hier nicht! Vgl. S. 24, Abschn. 3 d). Einen Rückgang der Raubfeinde könnten die Parasiten teilweise kompensieren.

1953 waren durch Prädatoren zerstörte Kokons nicht weiter nach Schadurhebern aufgegliedert worden. 1954 vernichteten Kleinsäuger und andere Raubfeinde noch ungefähr gleich viel, 1955 überwog die Tätigkeit der Kleinsäuger bei weitem. Nicht nur von Jahr zu Jahr, sondern auch innerhalb eines einzigen nahm deren Tätigkeit zu:

Sammelperiode	Vernichtet durch	
	Kleinsäuger	andere Prädatoren
27. 6.—12. 7. 1955 .....	52,2%	10,2%
1. 8.—17. 8. 1955 .....	68,5%	7,2%
5. 9.—13. 9. 1955 .....	80,8%	6,7%
Gesamtmaterial 1955		
helle Kokons (vgl. Tab. 8) .....	75,3%	9,1%

Diese Zunahme der Kleinsäuger-Tätigkeit kann man sich folgendermaßen vorstellen: Im Untersuchungsgebiet war 1954 der Höhepunkt der *N. sertifer*-Gradation, entsprechend auch die größte Kokondichte. Weiter hatte der Larvenfraß eine zunehmende Durchsonnung der Kiefernbestände verursacht, als Folge hiervon eine

Tab. 8. Die Kokomortalität im Untersuchungsgebiet.

Mortalität des Gesamtmaterials, zusammengestellt aus den Untersuchungsbefunden der Freilandkokons, dem Schlüpfergebnis äußerlich gesunder und dem Sezierungsbefund endgültig nicht geschlüpfter Kokons. Parasiten »div. Arten« (Spalte 8) bedeutet Kokons, deren Parasit entweder verloren ging oder dessen Spuren am bzw. im Kokon nicht identifizierbar waren; \*) in dieser Spalte = *Dahlbomius fuscipennis* (Zett). »Kokons mit Toten aller Stadien und Arten« (Spalte 11) bedeutet alle Mortalitätsursachen außer Prädatoren und Parasiten. (Die Gesamttabelle mit allen Teilbefunden war für den Druck zu umfangreich. Hektographierte Exemplare stehen allen Interessierten zur Verfügung. Die wichtigsten Angaben sind im Text enthalten.)

1 Jahr	2 Zeit der Suche Alter der Kokons	3 Untersuchte Kokons n =	4 Mortalität des Gesamtmaterials							
			5 Von <i>N. serfiter</i> verlassen %	6 Parasiten				7 Prädatoren		8 Tote aller Stad. und Arten %
			9 <i>A. basizonia</i> spec. %	10 <i>Ezen- terus</i> spec. %	11 <i>Toro- canpus</i> <i>egres</i> %	12 div. Arten %	13 Klein- säuger %	14 andere %	15 %	
1953	Bis 23. 6. 53 u. 6. 8.—23. 10. 53 dunkle Kokons, von 1952 und älter .....	2418	4,6	2,8	1,8	—	53,5	—	8,3	
	6. 8.—23. 10. 53 helle Kokons von 1953 .....	2383	7,1	7,3	0,2	—	50,8	—	19,9	
	22. 7.—2. 9. 54 dunkle Kokons, von 1953 und älter .....	5650	1,7	—	—	—	40,0	41,5	2,6	
1954	22. 7.—2. 9. 54 helle Kokons, von 1954 .....	2925	2,4	1,6	—	0,6	42,6	42,6	9,5	
	27. 6.—5. 9. 55 helle Kokons, von 1955 .....	6230	12,1	1,7	—	—	75,3	9,1	1,2	
1955	Kokons aus Beutelkontrollen 1955 .....	514	2,1	—	—	4,3*)	—	—	7,4	
	9. 7.—22. 8. 1956 helle Kokons, von 1956 .....	378	7,4	—	—	—	79,1	9,3	—	
1956	Kokons aus Beutelkontrollen 1956 .....	534	0,6	—	—	9,2*)	—	—	10,6	

zunehmende, sehr auffällige Vergrasung großer Teile des Bestandes. Dies aber bot den Kleinsägern ständig bessere Lebensmöglichkeiten. Ihren vermutlich steigenden Zahlen stand eine mit dem Jahre 1955 abnehmende Blattwespendichte gegenüber, die weniger gewordenen Kokons wurden daher immer stärker dezimiert.

Andere Mortalitätsfaktoren als Parasiten und Prädatoren erreichten nur bei den Kokons von 1953 einen Anteil von etwa 20%; in den anderen Jahren lag dieser unter 10%, 1955 nur bei 1,2%.

Die der Tab. 8 zugrunde liegenden Teilbefunde der Kokonuntersuchungen vermögen, jeder für sich, kein vollständiges Bild der Kokonmortalität zu geben. Bloße Bewertung nach äußeren Merkmalen genügt ebensowenig wie die Zuchtergebnisse der vollen Kokons; allenfalls könnte Sezieren der letzteren die Zucht ersetzen. Bei großem Kokonmaterial ist dies zeitraubend; Schlüpfsergebnisse wiederum erfordern, bei z. T. geringerem Zeitaufwand, eine erhebliche Wartezeit.

Literaturangaben zur Kokonmortalität bei *N. sertifer* liegen zahlreich vor. Der Anteil von Blattwespen-Imagines verlassenen Kokons schwankte zwischen 20% (Schönwiese, 1935) und 81,1% (Sturm, 1942); im allgemeinen scheinen es 20—25% gewesen zu sein.

Parasiten vernichteten einen sehr verschieden hohen Anteil der Wirtskokons. In Jugoslawien betrug er, allein durch *D. fuscipennis*, bis 78% (Morris and Cameron, 1935), in Süd-Kärnten waren es 71% (Schönwiese, 1935), in Finnland 48% (Kangas, 1941), in Böhmen 20—25% (Kolubajiv, 1938), in Belgien war ihr Anteil mit 7—14% recht gering (Galoux, 1952), in den Niederlanden konnten überliegende Kokons bis zu 96% parasitiert sein (Hein, 1956), und in Mecklenburg lag ihr Anteil mit 2,8% von allen verfügbaren Angaben am niedrigsten (Sturm, 1942). *N. sertifer*-Kokons der Lüneburger Heide 1949 wiesen 1,3—38,0% Parasitierung auf, recht verschieden bei den Vertretern der einzelnen Parasiten-(Hymenopteren-)Familien (Thalenhorst, 1952).

Je nach dem Zustand der Bodenvegetation fand Schönwiese (1935) eine sehr unterschiedliche Kokonparasitierung: Unter kahlem oder nur schwach vergrastem Boden waren es 30—75%, bei normalem bis dichtem Bewuchs 30% und bei starker Vergrasung 0%.

Prädatoren hatten in Finnland rund 13% der Kokons zerstört (Kangas, 1941), in Belgien 7—34% (Galoux, 1952). Hier waren Kleinsäger erheblich mehr beteiligt als Elateriden, beide Gruppen verstärkten ihre Wirkung von einem Jahr zum anderen (1948/49 zu 1949/50). Weiter waren hier bis zu 27% der *N. sertifer*-Kokons durch Vögel vernichtet worden. Dieser Anteil ging innerhalb der zwei Beobachtungsjahre zurück. Nach Hein (1956) konnten in den Niederlanden Vögel bei nicht zu hoher Konkondichte diese völlig eliminieren; Kleinsäger waren vorwiegend dort wirksam, wo *N. sertifer*-Befallsflächen an Ackerland grenzten.

Mykosen, Bakteriosen, Austrocknung usw. scheinen überall, wie im eigenen Material, nur eine geringe Rolle gespielt zu haben. Mykosen waren bis zu 10% beteiligt (Galoux, 1952: 0—2%; Schönwiese, 1935: rund 7%; Sturm, 1942: 9,2%; Thalenhorst, 1952: 1—10%). Umgekehrt wie bei der Kokonparasitierung fand Schönwiese (1935) Kokons aus stark bis sehr stark vergrastem Waldboden zu 20—25% verpilzt, unter schwach bis kaum vergrastem Boden waren es nur 0—7%. Hein (1956) gibt Ausfälle von 10—27,8% durch schimmelpilzähnlichen Befall der Larven in den Konkons an, wobei Bakterien evtl. auch beteiligt waren. Nach Kangas (1941) und Kolubajiv (1938) betrug die gesamte Mortalität durch Krankheiten 15% bzw. 18%.

#### 4. Die Imago

Der Anteil überliegender Kokons war im Untersuchungsgebiet mit 6—19% nicht hoch. Diese Gruppe wird dadurch wichtig, daß sie für bivoltine Kokonparasiten, deren eine Generation nicht mit dem Lebensablauf des Wirtes koinzidiert, ein Wirtsreservoir darstellt.

Angaben der Literatur nennen in den meisten Fällen maximal 3% überliegende Kokons (Sturm, 1942; Galoux, 1952; Thalenhorst, 1952). Nur Kangas (1941) und Kolubajiv (1938) geben wesentlich höhere Werte an: ersterer für Finnland 3—47%, letzterer für Böhmen im ersten Jahre 50%, im zweiten nur 1,5%. Die entsprechende Kokonparasitierung betrug in Finnland rund 48%, war also recht hoch, was auf den obenerwähnten Zusammenhang zwischen Kokons in Diapause und Parasiten hindeuten könnte. Mit einer 20—25%igen Kokonparasitierung in Böhmen, bei mindestens zeitweilig hohem Anteil an überliegenden Kokons, ist jedoch ein ähnlicher Zusammenhang nicht erkennbar. Jedenfalls spielt bei *N. sertifer* die Diapause im Gradationsgeschehen keine so wesentliche Rolle wie bei *Gilpinia hercyniae* (Htg.) in Kanada nach Untersuchungen von Prebble (1941).

Über die Imaginal-Mortalität liegen weder am eigenen Material noch aus der Literatur Beobachtungen vor. Nennenswert kann sie kaum sein. Der geringe Einfluß herbstlich kühlen und regnerischen Wetters auf Flug und Eiablage wurde bereits erwähnt, die gleichen Klimabedingungen während der Flugperiode setzen auch die Aktivität mindestens von Arthropoden unter den möglichen Prädatoren stark herab.

Das Geschlechterverhältnis der Imagines hatte im Untersuchungsgebiet folgende Werte:

	♂♂ : ♀♀
	% %
1953 überliegende (dunkle) Kokons .....	9 : 91 = 1 : 10
diesjährige (helle) Kokons .....	36 : 64 = 3 : 5
1954 überliegende (dunkle) Kokons .....	53 : 47 = 1 : 1
diesjährige (helle) Kokons .....	50 : 50 = 1 : 1
1955 diesjährige (helle) Kokons .....	50 : 50 = 1 : 1
diesjährige Kokons der Beutelkontrollen	59 : 41 = 3 : 2
1956 diesjährige (helle) Kokons .....	75 : 25 = 3 : 1
diesjährige Kokons der Beutelkontrollen	51 : 49 = 1 : 1

Im Mittel all' dieser Werte betrug das Verhältnis 48% ♂♂ zu 52% ♀♀, also rund 1 : 1. Anfangs überwogen die ♀♀, dann waren beide Geschlechter wie 1 : 1 vertreten, 1956 überwogen im Freilandmaterial die ♂♂.

♂♂ und ♀♀ von *N. sertifer* schlüpften gleichzeitig. In der Abb. 8 ist das Schlüpfen für das Jahr 1954 dargestellt; im verwendeten Kokonmaterial überwogen ♀♀ stark.

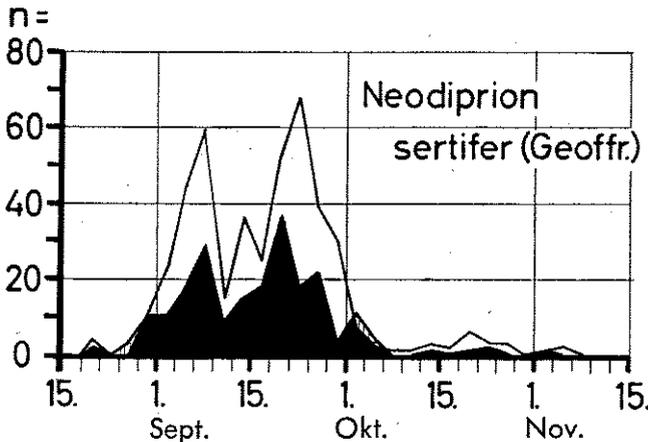


Abb. 8. Schlüpfverlauf der Imagines von *N. sertifer*. Kokonzuchten des Jahres 1954 (Versuchsfläche Darmstadt). Weiß = ♀♀, Schwarz = ♂♂. Überschneidungen schraffiert.

In der Literatur ist zumeist das Verhältnis von ♂♂:♀♀ = 1:3 angegeben. Kolubajiv (1938) vermerkt es als 23:77%, Sturm (1942) als 24:76%, Galoux (1952) nennt 1948/49 ♂♂:♀♀ = 30:70% und 1949/50 ♂♂:♀♀ = 26:74%, Thalenhorst (1952) 8:92 bzw. 55:45%. Analog den eigenen Beobachtungen darf vermutet werden, daß diese Verhältnisse nicht Gesamt-Mittel, sondern nur Teil-Relationen eines bestimmten Gradationsabschnittes darstellen.

### III. Diskussion der Ergebnisse: Die Rolle der Begrenzungsfaktoren während einer Gradation von *N. sertifer*

Die Einflüsse und Auswirkungen abiotischer wie biotischer Umweltfaktoren auf Entwicklung und Gradationsverlauf bei *N. sertifer* sind in Tab. 9 (S. 30) zusammengefaßt. Nur einige Faktoren und Zeitabschnitte im Lebensablauf der Blattwespe heben sich als wesentlich für ihren Massenwechsel heraus. Zunächst ist dies die Periode der L<sub>1</sub>, vor allem der eben geschlüpften Larven. Hier scheint die Temperatur als abiotischer Faktor wichtig zu sein, wenn sie nämlich zur Zeit des Larvenschlüpfens wiederholt auf den Gefrierpunkt absinkt. Die zweite Empfindlichkeitsperiode ist die der Altlarven mit der Virose als maßgeblichem biotischen Mortalitätsfaktor. Die dritte Periode ist das Kokonstadium. Hier können als biotische Mortalitätsfaktoren Parasiten, Krankheiten und Prädatoren (Vögel, Kleinsäuger) wirksam werden. Alle übrigen Einflüsse treten gegenüber den genannten zurück, auch wenn der eine oder andere von ihnen im Einzelfall durchaus einmal Bedeutung gewinnen kann.

Abb. 9 (S. 31) gibt schematisch den Einfluß der Mortalitätsfaktoren bei *N. sertifer* im Verlauf der Darmstädter Massenvermehrung wieder. Was den Beginn der Gradation auslöste, muß, wie meist in solchen Fällen, offen bleiben. Hier kann nur auf die eingangs belegte Feststellung hingewiesen werden, daß eine solche Blattwespenvermehrung im letzten Jahrzehnt in ganz West-Europa festzustellen war. Weite Ausdehnung und Gleichzeitigkeit lassen klimatische Ursachen vermuten. Die Ei-Mortalität lag im allgemeinen unter 10%, sie überstieg diesen Wert lediglich 1954, im Jahr des Höhepunktes der Populationsdichte. Die Junglarvenmortalität betrug nur 1955 gegen 50%, wo niedrige Temperaturen um die Zeit des Larvenschlüpfens vorherrschten, sonst rund 30%. Die Altlarven-Mortalität war hoch, mit der Virose als Haupt-Ursache. Nur 1955 lag ihr Anteil an der Gesamt-Mortalität dieser Stadien auffallend niedrig. Die Fraßschäden an den Kiefern näherten sich 1954 dem Maximum und erreichten es 1955 (nur Entnadelung, nicht Totalverlust!). Von da ab bewirkte der vom Larvenfraß unbeeinflusste Triebzuwachs wieder ein Begrünen und Schließen des stark durchlichteten Bestandes, begünstigt durch das überwiegend regnerische Wetter. Zugleich mit der Bestandsdurchlichtung nahm die Tätigkeit der Kleinsäuger zu, sichtbar an der begleitenden Kokonmortalität. Kokon-Parasiten spielten in allen Beobachtungsjahren eine geringe Rolle, infolge des Fehlens ausreichender Zwischenwirte, der Kokonruhe von *N. sertifer* ausschließlich im Boden und der hierdurch bedingten Unwirksamkeit von *D. fuscipennis*. Die Larvendichte schließlich, als sichtbarer Ausdruck des Wechselspiels von Vermehrungskraft der Blattwespe und Widerstandsfaktoren, zeigte 1954 ihr Maximum und sank danach ab.

Ob die mit zunehmender Populationsdichte vermehrt auftretende Virose im Beobachtungsgebiet durch Eier latent infizierter Blattwespen-♀♀ oder durch Prädatoren und Parasiten ausgebreitet wurde, ist schwer direkt zu entscheiden. Wahrscheinlich war der erstgenannte Weg der bedeutendere, da Prädatoren eine zu geringe Rolle

Tab. 9. Übersicht über den Einfluß abiotischer und biotischer Faktoren auf Entwicklung und Mortalität aller Stadien von *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) (Unter Berücksichtigung der im Schrifttum niedergelegten Beobachtungen nur des europäischen Verbreitungsgebietes und der eigenen Ermittlungen. Fehlende Angaben in der Tabelle zeigen nur solche der Beobachtungen, nicht Fehlen des betreffenden Einflusses an.)

Stadium	ABIOTISCHE FAKTOREN	BIOTISCHE FAKTOREN
Ei . . . . .	Witterung ohne erkennbaren Einfluß auf Ei-Mortalität. Tiefe Temperaturen, auch Frost, nur entwicklungsverzögernd.	Fraßpflanze Nadeln, physiologisch geschwächter Kiefern werden weniger mit Eiern belegt, in vertrockneten Nadeln sterben Eier ab. Prädatoren Durch Vogel im Winter gelegentlich Mortalität hoch, <i>Chrysopa ventralis</i> (Curt.) gelegentlich als Prädatör beobachtet, Mortalität hier? Parasiten <i>Tetracampe diprioni</i> Ferr. und <i>Achrysochara ruforum</i> Krause, Mortalität meist unter 5%. Krankheiten Ursachen unbekannt, Mortalität etwa 10—12%.
L <sub>1</sub> — L <sub>3</sub> . . . . .	Witterung durch Temperaturen um und unter 0° C gelegentlich Junglarvenmortalität von 50%.	Fraßpflanze Nadeln können durch hyroskopisches Einkrümmen L <sub>1</sub> beim Schlüpfen in den Eitaschen abquetschen. Prädatoren ohne nennenswerten Einfluß. Parasiten kein Einfluß. Krankheiten nicht nachgewiesen.
L <sub>2</sub> — L <sub>4</sub> . . . . .	Witterung Einfluß unbedeutend.	Fraßpflanze kein erkennbarer Einfluß auf Mortalität. Prädatoren kein erkennbarer Einfluß. Parasiten kein erkennbarer Einfluß. Krankheiten Virose erst ab L <sub>4</sub> stärker.
L <sub>4</sub> — L <sub>6</sub> . . . . .	Witterung Einfluß auf Mortalität unbedeutend. Struktur und Bewuchs beeinflussen Einspinnen der Larven zum Kokon, Ausmaß unbekannt.	Fraßpflanze ohne erkennbaren Einfluß. Prädatoren Einfluß meist gering, höher durch mögliche Virus-Übertragung bei Vögeln und Raubwanzen ( <i>Pezomachus bidens</i> L. und <i>Rhinoceros annulatus</i> L.). Desimierung abwardender Larven am Boden durch Ameisen gelegentlich hoch ( <i>Formica rufa</i> L.). Parasiten Da nur Larven/Kokon-Parasiten bekannt, siehe bei Kokons. Krankheiten Virose wichtigster Mortalitätsfaktor bei den Larven, auch über Imago auf das Ei übertragbar, hierdurch und durch Prädatoren (auch Parasiten?) Virose-Verbreitung.
Kokon . . . . .	Witterung nur allgemeiner Einfluß auf Entwicklung (Temp.), Kokon sonst gegen abiotische Faktoren gut geschützt. Boden stärkerer Bewuchs erhöht Kokonparasitierung, verringert Verpilzung.	Prädatoren Kleinsäuger wichtigster Mortalitätsfaktor, deren Tätigkeit beeinträchtigt von Durchlichtung der Kiefernbestände infolge Larvenfraßes, dadurch Vegrasung mit besseren Lebensbedingungen der Kleinsäuger. Eitaxiderien u. a. Prädatoren an Bedeutung geringer, abnehmend im Gradationsablauf. Parasiten Zahlreiche Arten (Aufzählung im Text), auch Larvenparasiten beenden Entwicklung im Kokon. Chalcidier <i>Daktobomus fuscipennis</i> (Zett.) stellenweise wichtig, wo Kokons vorwiegend oberhalb der Erdoberfläche gebildet werden. Im allgemeinen Kokommortalität durch Parasiten mit etwa 10—25% mäßig.
Imago . . . . .	Witterung ohne erkennbaren Einfluß auf Paarung, Flug und Eiablage.	Krankheiten Mortalität überall nicht erheblich. Fraßpflanze Wahlvermögen für physiologisch ungeschwächte Kiefern vorhanden, dadurch Befallsausbreitung auf unbefallene Einzelbäume bzw. Bestände. Prädatoren Mortalität vermutlich sehr gering.

spielten. Der gesellige Larvenfraß begünstigte die Ausbreitung der Virose zusätzlich, da auch wenige kranke Tiere einer Familie die meisten der übrigen infizieren. Derart gewann die Virose im Beobachtungsgebiet den Charakter eines Dichte-abhängigen Mortalitäts-Faktors. Das Maximum ihres Auftretens fiel mit dem Höhepunkt der Blattwespen-Populationsdichte zusammen. Die Kokon-Mortalität stieg, wie oben ge-

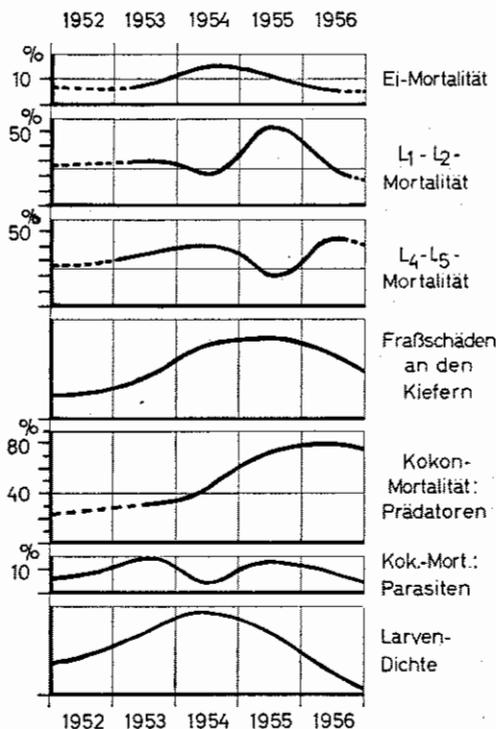


Abb. 9. Einfluß der wichtigsten Mortalitätsfaktoren und deren Folgeerscheinungen während der Gradation von *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) im Gebiet bei Darmstadt in den Jahren 1952—1956.

Schematisch; nach den im Text belegten Angaben. Zahlenwerte, soweit angegeben, jeweils in %, der betreffenden Stadien-Population. Sofern Zahlenangaben fehlen, handelt es sich um Relativwerte nach allgemeinen Beobachtungen und Schätzungen.

schildert, durch Kleinsäuger an, die Populationsdichte des Wirtes ging zurück, und die Virose trat immer sporadischer auf, ein Zustand, der im Beobachtungsjahr 1956 vorlag und dem Normalzustand der Populationsdichte zustrebte, wenn er ihn nicht gar schon erreicht hatte.

So war die Folge der wichtigsten Faktoren im Gradationsablauf: Zunahme der Wirtsdichte — hierdurch begünstigt a) Ausbruch der (endemischen) Virose als wichtigstem Begrenzungsfaktor, b) Bestandsdurchlichtung — Vergrasung — Kleinsäugervermehrung — Kokonmortalität durch diese — hierdurch endgültiges Abklingen der *N. sertifer*-Massenvermehrung im Befallsgebiet Darmstadt.

Im Schrifttum liegen nur einige Angaben über Gradationen von *N. sertifer* vor, deren Feststellungen mit den hier mitgeteilten zu vergleichen sind. Bei der westpreußischen Gradation (Schwerdtfeger, 1936) stellte offenkundig die Tätigkeit der Ameisen an den abwandernden Altlarven einen wichtigen, wenn nicht den entscheidenden Mortalitätsfaktor

dar. In Belgien (Galoux, 1952) schien bei einer Gradation, die allerdings vorwiegend erst im Kokonstadium des Schädlings untersucht wurde, dieser Entwicklungsabschnitt von *N. sertifer* der wesentlichste Angriffspunkt der Mortalitätsfaktoren zu sein, hier mit gleichen Vernichtungsanteilen durch Elateriden, Vögel und Kleinsäuger. Die bei der Kärntener Gradation (Schönwiese, 1935) geäußerte Annahme vorwiegend klimatisch wirksamer Begrenzungsfaktoren im Larvenstadium hat nicht viel Wahrscheinlichkeit (siehe auch Schwerdtfeger, 1936). In einer vergleichenden Betrachtung weist Thalenhorst (1953) auf folgende Tatsachen hin: Nächste *Diprion pini* (L.) hat *N. sertifer* die häufigsten Gradationen. Als eine der Arten mit langen Eizeilen verwundet sie die belegte Nadel stärker und setzt hierdurch wie durch den geselligen, also an einer Fraßpflanze auch massierten Larvenfraß deren Widerstandskraft rasch herab. Alle bivoltinen Parasiten sind an *N. sertifer* schlecht angepaßt, plurivoltine noch weniger; lediglich solche mit auch nur einer Generation sind voll wirksam. Eine wichtige Rolle im Massenwechsel der Art spielen die Altlarven-Krankheiten.

Im nordamerikanischen Schadgebiet von *N. sertifer* spielen dagegen Parasiten in der Populationsdynamik kaum eine Rolle, hier ist die Virose der entscheidende Faktor (Bird, 1955). Freilich erfolgte hier die Nachführung beider, der Parasiten wie der Virose, künstlich. Da *N. sertifer* in Kanada ihr Wohngebiet weiter ausdehnt, dürfte es sich bald zeigen, welche der natürlichen Feindarten am besten zu folgen vermögen.

#### IV. Zusammenfassung

Auf Grund vierjähriger Beobachtungen anlässlich einer Gradation von *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) (*Hym.-Tenthredinidae*) im Gebiet von Darmstadt (Rheinebene, südwestlich von Frankfurt a. M.) erfolgte die Zusammenstellung der hier wirksam gewordenen biotischen wie abiotischen Widerstandskräfte und ihrer Rolle in der Gradation.

Eine Übersicht über die Gradationen von *N. sertifer* in den vergangenen Jahrzehnten nach der Literatur weist auf mehrere Gradationswellen in Westeuropa hin.

Eiablage und Eientwicklung werden kurz beschrieben, über Eizahl der ♀♀ und Eidichte an der Fraßpflanze wird berichtet. Nur ein Eiparasit spielte im Untersuchungsgebiet eine allerdings geringfügige Rolle (*Tetracampe diprioni* Ferr.); die Eimortalität durch weitere (nicht näher untersuchte) Faktoren war mit rund 10% unbedeutend.

Wesentlich konnte die Junglarven-Mortalität werden, vor allem durch eine in diesem Stadium hohe Empfindlichkeit gegenüber Temperaturen nahe 0° C. Abgänge an den L<sub>2</sub>—L<sub>4</sub> waren demgegenüber gering.

Die Mortalität der Altlarven (L<sub>4</sub>—L<sub>5</sub>) mit der Virose als entscheidender Ursache war wiederum hoch. Ihr erlag ein bedeutender Anteil der Population, an manchen Stellen praktisch der gesamte Bestand.

Für die Kokons waren im Untersuchungsgebiet von den zahlreich aus der Literatur bekannten Parasiten nur vier Arten wichtig (*Aptesis basizona* (Grav.), *Exenterus amictorius* (Panz.), *E. abruptorius* (Thnbg.) und *Torocampus eques* (Htg.)). Der anderenorts oft sehr stark vertretene Chalcidier *Dahlbominus fuscipennis* (Zett.) spielte im Untersuchungsgebiet seiner Vorliebe für oberirdische Kokons entsprechend nur an eingebutelten Zuchten eine Rolle. Die natürlich eingesponnenen Kokons fanden sich immer im Boden. Der Vernichtungsanteil der Parasiten bei den Kokons war nicht hoch und in den einzelnen Gradationsjahren nur unwesentlich verschieden.

Entscheidend für die Restpopulation war im Untersuchungsgebiet die Tätigkeit der Kokonprädatoren, hier vor allem der Kleinsäuger. Ihre Wirksamkeit wurde ermöglicht durch die erhöhte Vergrasung infolge Larvenfraßes mit anschließender Bestandsdurchlichtung, die den Kleinsäufern günstige Lebensmöglichkeiten schuf.

Die Imaginalmortalität war nur gering; die Auswahl der Kiefern durch die Wespen-♀♀ erfolgte unter Vermeidung stark befallener und damit physiologisch geschwächerter Kiefern.

Im Vergleich der Mortalitätsursachen aller bisher genauer untersuchten Gradationen von *N. sertifer* zeichnen sich in der Biologie der Blattwespe deutlich mehrere Empfindlichkeitsperioden ab: Im Junglarvenstadium ist die Mortalität, durch ungünstige Temperaturen bedingt, abiotisch; die Altlarven erliegen der im Untersuchungsgebiet wie wohl im gesamten europäischen Befallsraum endemischen Virose; die Kokons wurden im Untersuchungsgebiet überwiegend durch räuberische Kleinsäuger vernichtet, anderenorts konnten daneben auch noch Elateriden und Vögel tätig gewesen sein.

Die biotischen Begrenzungsfaktoren sind, im ganzen genommen, von überragender Bedeutung. Sie wirken Dichte-abhängig und zeigen eine auch in anderen Fällen konstatierte Fähigkeit zu kompensatorischem Ausgleich.

### Summary

An outbreak of *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) on red pine (*Pinus silvestris* L.) near Darmstadt (Rhine valley, southwest of Frankfurt am Main) made possible a four year's study on the biotic and abiotic mortality factors and their rôle in the dynamics of the populations.

Literature records show several peaks of outbreaks in Europe during the past decades.

Oviposition and egg development are described as well as egg numbers of females and egg density on the food plant. The only egg parasite recorded at Darmstadt (*Tetracampe diprioni* Ferr.) was not numerous, egg mortality caused by other factors of minor importance.

Mortality of the hatching larvae was high, if temperatures were near 0° C. Losses of the L<sub>2</sub>—L<sub>4</sub> were comparatively small.

Mortality of the full grown larvae was considerable and caused mainly by the polyhedral virus disease which killed at some places practically the total population.

Only four of the numerous species of parasites cited in literature were found in this outbreak (*Aptesis basizona* (Grav.), *Exenterus amictorius* (Panz.), *E. abruptorius* (Thnbg.) and *Torocampus eques* (Htg.)). The chalcidid wasp *Dahlbominus fuscipennis* (Zett.), known from other places to play often an important rôle, was obtained only from cocoons of larvae reared in sleeves on the branches, according to the parasite's preference for cocoons spun above the ground. At Darmstadt cocooning took place only in the soil. The percentage of parasitized cocoons was low and of similar height in the different years of the outbreak.

Predators, particularly small mammals, were very important for that part of the population which escaped the mortality mentioned above. Feeding of the larvae had reduced the foliage of the pines, so better light conditions in the pine plantation caused heavier growth of the grass leading to more complete shelter for small mammals.

Mortality of adults was very low. The females avoid oviposition on defoliated pines.

A comparison of all outbreaks of *N. sertifer* known from literature and the present study shows that there are three critical periods in the life-history of this species: The newly hatched larvae are sensitive to unfavorable low temperatures near freezing point; the full grown larvae are killed by the virus disease which seems to occur all over Europe; cocoons are destroyed by small mammals, by elaterids, and birds.

Most of the biotic limiting factors are very important being density-dependent and showing the ability of compensation.

## V. Literatur

\*) = Arbeiten, die im Original nicht beschafft werden konnten; falls nach Referat zitiert, ist dies angegeben.

- Baldwin, W. F., Acclimation and lethal high temperatures for a parasitic insect. *Canad. J. Zool.* 32. 1954, 157—171.
- Benjamin, D. M., Larson, J. D., and Drooz, A. T., The European pine sawfly on the Henderson State Forest, Illinois, with notes on its biology and control. *J. Forestry* 53. 1955, 359—362.
- Bird, F. T., The use of a virus disease in the biological control of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoffr.). *Canad. Ent.* 85. 1953, 437—446.
- Bird, F. T., The use of virus diseases against sawflies. Rept. 6th Commonw. ent. Conf., London, 1954, 122—125.
- Bird, F. T., Virus diseases of sawflies. *Canad. Ent.* 87. 1955, 124—127.
- Bird, F. T., and Whalen, M. M., A virus disease of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoffr.). *Canad. Ent.* 85. 1953, 433—437.
- Brammanis, L.,\*) In: Aperçu de la présence des insectes nuisibles et des maladies des arbres dans les forêts domaniales de Lettonie en 1937/38. Riga 1939 (lettisch; zit. nach Rev. appl. Ent. (A) 28. 1940, 8).
- Brammanis, L.,\*) A survey of the forest pests in Latvia (lettisch; zit. nach Rev. appl. Ent. (A) 29. 1941, 85—86).
- Breny, R., Polyédrose chez *Neodiprion sertifer* Geoffr. *Parasitica* 7. 1951, 118—124.
- Breny, R., *Neodiprion sertifer* Geoffr., l'oeuf et le végétal. *Bull. Inst. agron., Stat. Rech. Gembloux* 22. 1954, 179—188.
- Breny, R., L'éclosion de l'oeuf de *Neodiprion sertifer* Geoffr. *Bull. Inst. agron., Stat. Rech. Gembloux* 23. 1955, 260—268.
- Breny, R., L'embryon de *Neodiprion sertifer* Geoffr. en période hivernale. *Bull. Inst. agron., Stat. Rech. Gembloux* 24. 1956 (a), 121—130.
- Breny, R., Considérations sur les apparitions larvaires chez *Neodiprion sertifer* Geoffr. *Bull. Inst. agron., Stat. Rech. Gembloux* 24. 1956 (b), 12—21.
- Breny, R., Contribution à l'étude de la diapause chez *Neodiprion sertifer* Geoffr. dans la nature. *Mém. Acad. R. Belg.* 30. 1957, Nr. 3, p. 1—86.
- Breny, R., et Detroux, L., Considérations sur la biologie et la nuisance de *Neodiprion sertifer* Geoffr. et rapport sur les traitements effectués en 1949 dans les pineraies de la région de Spa. *Parasitica* 6. 1950, 123—138.
- Bruns, H., und Schrader, A., Abnahme der Kokondichte der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer*) bei Nestern der Roten Waldameise. *Waldhygiene* 1. 1955, 59—61.
- Brygider, W., In what embryonic stage do the eggs of *Neodiprion* enter the winter diapause? *Canad. J. Zool.* 30. 1952, 99—108.
- Burnett, T., Effects of temperature and host density on the rate of increase of an insect parasite. *Amer. Naturalist* 85. 1951, 337—352.
- Burnett, T., Effects of temperature and parasite density on the rate of increase of an insect parasite. *Ecology* 34. 1953, 322—328.

- Burnett, T., Influences of natural temperatures and controlled host densities on oviposition of an insect parasite. *Physiol. Zool.* 27. 1954, 239—248.
- Cushman, R. A., A review of the parasitic wasps of the ichneumonid genus *Excenterus* Hartig. US Dept. Agric. Misc. Publ. nr. 354. 1940.
- Dovnar-Zapol'skii, D. P.,\*) On outbreaks of some forest pests. North Caucas. Plant Prot. Stat. Bull. nr. 2. 1926, 198 (russisch; zit. nach: Rev. appl. Ent. (A) 15. 1927, 234).
- Dowden, P. B., and Girth, H. B., Use of a virus disease to control European pine sawfly. *J. econ. Ent.* 46. 1953, 525—526.
- Elens, A. A., Étude écologique des lophyres en Campine (Belgique). I. Résistance à la désiccation des éonymphes de *Diprion pini* L., *D. pallidum* Kl. et *Diprion sertifer* Geoffr. (Hym.-Symphyta). *Agricultura* (2<sup>e</sup> Sér.) 1. 1953 (a), 1—18.
- Elens, A. A., Étude écol. ... II. Incubation des oeufs et adaption à la température chez *Diprion pini* L., *D. pallidum* Kl. et *D. sertifer* Geoffr. (Hym.-Symphyta). *Agricultura* (2<sup>e</sup> Sér.) 1. 1953 (b), 19—23.
- Elens, A. A., Étude écol. ... III. Développement du »stade cocon« et adaptations à la température des lophyres *Diprion pini* L., *D. pallidum* Kl. et *D. sertifer* Geoffr. (Hym.-Symphyta). *Agricultura* (2<sup>e</sup> Sér.) 1. 1953 (c), 79—91.
- Elens, A. A., Étude écol. ... IV. Développement larvaire et adaptations à la température chez *Diprion pini* L., *D. pallidum* Kl. et *D. sertifer* Geoffr. (Hym.-Symphyta). *Agricultura* (2<sup>e</sup> Sér.) 1. 1953 (d), 93—100.
- Escherich, K., Neues über Polyederkrankheiten. *Naturw. Ztschr. Land-, Forstw.* 11. 1913, 86 ff.
- Escherich, K., Das Vorkommen forstschädlicher Insekten in Bayern. *Forstwiss. Centralbl.* 54. 1932, 299—309, 317—332.
- Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. Band V. Berlin 1942 (*Diprion sertifer* Geoffr.: p. 116—120).
- Forsslund, K. H., Något om röda tallstekeln (*Diprion sertifer* Geoffr.) skadegerölse. *Meddel. Stat. Skogsförs.anst. H.* 34. 1945, 365—390.
- Franz, J., Die künstliche Verbreitung von Virosen einiger Blattwespen (Diprionidae) innerhalb und außerhalb ihres Endemiegebietes. *Verhandl. dtsh. zool. Ges. Erlangen* 1955, 407—412.
- Franz, J., und Niklas, O. F., Feldversuche zur Bekämpfung der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer* (Geoffr.)) durch künstliche Verbreitung einer Virusseuche. *Nachr.bl. dtsh. Pfl.schutzd., Braunschweig*, 6. 1954, 131—134.
- Franz, J., Krieg, A., und Langenbuch, R., Untersuchungen über den Einfluß der Passage durch den Darm von Raubinsekten und Vögeln auf die Infektiosität insektenpathogener Viren. *Ztschr. Pfl.krankh.* 62. 1955, 721—726.
- Gäbler, H., *Picromerus bidens* L. als Feind der Lophyrus-Larven. *Tharandter forstl. Jahrb.* 88. 1937, 51—58.
- Gäbler, H., *Lophyrus rufus* Retz. = *sertifer* Geoffr. an Bergkiefer und Fichte. *Anz. Schädl.kde.* 16. 1940, 22—23.
- Gahan, A. B.,\*) Notes on some genera and species of Chalcidoidea (Hym.). *Proc. ent. Soc. Washington* 40. 1938, 209—227 (zit. nach Rev. appl. Ent. (A) 27. 1939, 434).
- Galoux, A., La pullulation du lophyre roux (*Neodiprion sertifer* (Geoffr.)) dans la région spadoise (1948—1950). *Trav. Stat. Rech. Groenendal (Belg.)*, Sér. C, nr. 16. 1952, 1—31.
- Gerber, R., Blattwespen und ihre Larven und Puppen als Vogelnahrung. *Waldhygiene* 1. 1956, 193—199.

- Ghent, A. W., Oviposition behaviour of the jack-pine sawfly, *Neodiprion americanus banksianae* Roh. as indicated by an analysis of egg clusters. *Canad. Ent.* 87. 1955, 229—238.
- Green, G. W., Some laboratory investigations of the light reactions of the larvae of *Neodiprion americanus banksianae* Roh. and *N. lecontei* (Fitch.) (Hym.-Diprionid.). *Canad. Ent.* 86. 1954, 207—222.
- Haine, E., Weitere Bekämpfungsversuche mit *Euproctis chrysorrhoea* L. und *Diprion sertifer* Geoffr. *Anz. Schädl.kde.* 25. 1952, 129—132.
- Hein G., De plaag van de Rode Dennenbladwesp (*Diprion sertifer* Geoffr.). *Meded. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.* nr. 26. 1956, 1—22.
- Helm, A., Starkes Auftreten von Nadelholzschädlingen in Siedlungsgärten. *Kranke Pflanze* 14. 1937, 209—213.
- Holling, C. S., The selection by certain small mammals of dead, parasitized and healthy prepupae of the European pine sawfly (*Neodiprion sertifer* (Geoffr.)). *Canad. J. Zool.* 33. 1955, 404—419.
- Husson, R., Attaque des pinèdes de la Sarre par l'insecte *Neodiprion sertifer* Geoffroy. *Ann. Univ. Sarav. (Wiss.)* 1. 1952, 71—79.
- Joly, R., Les lophyres des pins. *Rev. forest. franç., Nancy*, nr. 4. 1953, 269—272.
- Kalandra, A., and Pfeffer, A.,\*) The more important injuries, diseases etc. 1937—38 in Czechoslovakia etc. *Ochrana Rostlin* 15. 1939, 26—33 (zit. nach *Rev. appl. Ent. (A)* 27. 1939, 469).
- Kangas, E., Beitrag zur Biologie und Gradation von *Diprion sertifer* Geoffr. *Ann. ent. fenn.* 7. 1941, 1—31.
- Kolubajiv, S., Beitrag zur Biologie der rotgelben Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion sertifer* Geoffr. = *Lophyrus rufus* Kl.). *Lesn. Práce, Pisek*, 17. 1938, 325—348.
- Krieg, A., Untersuchungen über die Polyedrose von *Neodiprion sertifer* (Geoffr.). *Arch. ges. Virusforsch.* 6. 1955 (a), 163—174.
- Krieg, A., Die Virusseuche der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer* (Geoffr.)). *Mitt. Biol. Bundesanst. H.* 83. 1955 (b), 92—95.
- Krieg, A., »Endogene Virusentstehung« und Latenzproblem bei Insektenviren. *Arch. ges. Virusforsch.* 6. 1956, 472—481.
- Lovácsy, P., On the parasites of *Neodiprion sertifer*. *Ann. ent. fenn.* 6. 1940, 62—66.
- Morris, K. R. S., The prepupal stage in Ichneumonidae, illustrated by the life-history of *Exenterus abruptorius* Thbg. *Bull. ent. Res.* 28. 1937, 525—534.
- Morris, K. R. S., *Eupelmella vesicularis* Retz. (Hym.-Chalc.) as a predator of another chalcid, *Microplectron fuscipennis* Zett. *Parasitology* 30. 1938, 20—32.
- Morris, K. R. S., and Cameron, E., The biology of *Microplectron fuscipennis* Zett. (Chalc.), a parasite of the pine sawfly (*Diprion sertifer* Geoffr.). *Bull. ent. Res.* 26. 1935, 407—418.
- Morris, K. R. S., Cameron, E., and Jepson, W. F., The insect parasites of the spruce sawfly (*Diprion polytomum* Htg.) in Europe. *Bull. ent. Res.* 28. 1937, 341—393.
- Morris, R. F., Differentiation by small mammal predators between sound and empty cocoons of the European spruce sawfly. *Canad. Ent.* 81. 1949, 1—7.
- Morris, R. F., The larval Elateridae of eastern spruce forests and their role in the natural control of *Gilpinia hercyniae* (Htg.). *Canad. Ent.* 83. 1951, 133—147.

- Muesebeck, C. F. W., Krombein, K. V., and Townes, H. K., Hymenoptera of America north of Mexico. Synoptic Catalog. US Dept. Agric. agric. Monogr. nr. 2. 1951.
- Niklas, O. F., Die Erzwespe *Tetracampe diprioni* Ferr. als Eiparasit der Kiefernblattwespe *Neodiprion sertifer* (Geoffr.). Beitr. Ent. 6. 1956, 320—332.
- Prebble, M. L., The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* (Hartig) Canad. J. Res. 19 (D). 1941, 295—362, 417—454.
- Reeks, W. A., Establishment of *Exenterus* spec., parasites of the European spruce sawfly, near points of introduction. Canad. Ent. 84. 1952, 76—86.
- Robbins, J. C.,\*) On a pine sawfly (*Diprion sertifer* Fourc.) and its parasites. Trans. Suffolk Naturalists' Soc., Norwich, 1. 1931, 177—179 (zit. nach Rev. appl. Ent. (A) 20. 1932, 309—310).
- Saunders, A.,\*) A pine sawfly (*Lophyrus rufus*) in Delamere woods. Quart. J. Forestry 6. 1912, 257—258.
- Scheidter, F., Eiablage eines *Lophyrus*-Parasiten, des *Exenterus marginatorius*. Forstent. Beitr. Nr. 31. Ztschr. Pfl.krankh. 44. 1934 (a), 500—502.
- Scheidter, A., Die einzelnen Larvenstadien von *Lophyrus rufus* Latr. Forstent. Beitr. Nr. 38. Ztschr. Pfl.krankh. 44. 1934 (b), 524—525.
- Schönwiese, F., Beobachtungen und Versuche anlässlich einer Übervermehrung von *Lophyrus sertifer* Geoffr. (= *rufus* Panz.) in Südkärnten in den Jahren 1931—1932. Ztschr. angew. Ent. 21. 1935 (a), 463—500.
- Schönwiese, F., Die *Lophyrus*-Kalamität 1931/32 in Kärnten. Centralbl. ges. Forstwesen 61. 1935 (b), 49—56, 69—74.
- Schoyen, F. H.,\*) *Lophyrus rufus* og dens optraeden paa vestlandet. Tidskr. Skogsbrug 19. 1911, 98—130.
- Schwerdtfeger, F., Zur Kenntnis der roten Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion sertifer* Geoffr. (*Lophyrus rufus* Panz.). Ztschr. Pfl.krankh. 46. 1936, 513—534.
- Seitner, M., *Lophyrus rufus* Ratz. (= *sertifer* Geoffr.) an der Zirbe im Kampfgürtel des Waldes. Centralbl. ges. Forstwesen 59. 1933, 129—131.
- Shiperovich, V. Y.,\*) The distribution of the tenthredinids injuring pines in the Pargolovo Experimental Reserve, and the factors checking their increase. Mitt. Leningrad. Forstinst. 34. 1927, 104—118 (russ., zit. nach: Centralbl. Bakt. usw., Abt. II, 75. 1928, 134—135).
- Sitowski, L.,\*) Sur la biologie des parasites de *Lophyrus*. Roczn. Nauk roln., Kraków, 14. 1925 (zit. nach: Escherich, 1942).
- Sturm, H., Untersuchungen über Buschhornblattwespen. (Schluß.) Ztschr. angew. Ent. 29. 1942, 601—635.
- Suzuki, A.,\*) On *Neodiprion sertifer* Geoffr. Ōyō Dobuts. Zasshi, Tōkyō, 6. 1934, 254—272. (japan., zit. nach: Rev. appl. Ent. (A) 23. 1935, 208).
- Thalenhorst, W., Die Temperatur-Entwicklungsfunktion von *Microcryptus basizonius* Grav. Anz. Schäd.l.kde. 17. 1941, 41—43.
- Thalenhorst, W., Das Auftreten von Kiefernbuschhornblattwespen in Norddeutschland 1949. Ztschr. angew. Ent. 34. 1952, 45—64.
- Thalenhorst, W., Vergleichende Betrachtungen über den Massenwechsel der Kiefernbuschhornblattwespen. Ztschr. angew. Ent. 35. 1953, 168—182.

- Thompson, W. R., A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Sect. 1, Part 4, 1950 (*N. sertifer*: pp. 70—71).
- Ulyett, G. C., Host selection by *Microplectron fuscipennis* Zett. (Hym.-Chalc.). Proc. R. ent. Soc. London (Ser. B) 120. 1936 (a), 253—291.
- Ulyett, G. C., The physical ecology of *Microplectron fuscipennis* Zett. (Hym.-Chalc.). Bull. ent. Res. 27. 1936 (b), 195—217.
- Vorontzov, A.,\*) Pests of trees planted for ameliorative purposes in western Kazakhstan and the Volga German Republic. Leningrad 1937 (russ., zit. nach: Rev. appl. Ent. (A) 26. 1938, 429).
- Wilkes, A., Notes on the laboratory propagation of three European species of *Exenterus* (Ichneumonidae), parasitic on sawflies. 72nd Rept. ent. Soc. Ontario 1941. Toronto 1942, 41—44.
- Zimanas, G.,\*) About the influence of humidity and temperature on the *Lophyrus sertifer* caterpillars. Ganta (Lettland) 2. 1937 (zit. nach: Escherich, 1942).
-