

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

Heft 100

Oktober 1960



# Das Trichogramma-Problem

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft  
Institut für Zoologie, Berlin-Dahlem

Berlin 1960

*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 61, Lindenstraße 44-47 (Westberlin)

## Inhalt

	Seite
Mayer, K.: Verhaltensstudien bei Eiparasiten der Gattung <i>Trichogramma</i> (Hym. Chalcididae) .....	3
Quednau, W.: Über die Identität der <i>Trichogramma</i> -Arten und einiger ihrer Ökotypen .....	11

## Verhaltensstudien bei Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* (Hym. Chalcididae)

Von Dr. Karl Mayer

Bereits in den Jahren 1925—1935 waren auf Anregung von Prof. A. Hase Versuche unternommen worden, Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* in Deutschland bei der biologischen Bekämpfung von Schadinsekten einzusetzen. Zahlreiche experimentelle Untersuchungen wurden von Hase und seinen Mitarbeitern sowie Freilandversuche von Eidmann, Wellenstein und Zwölfer durchgeführt. Neben einigen Erfolgen wurden jedoch häufiger Fehlschläge beobachtet, deren Ursachen in der Wahl ungeeigneter Parasitenstämme und ungünstigen ökologischen Bedingungen zu suchen waren. Inzwischen sind insbesondere von Flanders in den USA und Telenga in der Sowjetunion Verfahren ausgearbeitet worden, in denen diese Eiparasiten erfolgreich zur Schädlingsbekämpfung eingesetzt werden können. Es mußte daher angenommen werden, daß die verwendeten Formen eine größere Aktivität als unsere einheimischen Arten aufweisen oder die Bekämpfungsmethoden besser auf die biozönotischen Verhältnisse abgestimmt wurden (Mayer 1955).

Daher wurden eingehende Studien über das Verhalten verschiedener Arten der Gattung *Trichogramma* durchgeführt und das Wirt-Parasit-Verhältnis zu einheimischen Schädlingen quantitativ analysiert. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft verdanke ich die großzügige Bereitstellung von Mitteln, die im Verlauf von sieben Jahren eingehende Untersuchungen verschiedener Problemkomplexe in Zusammenarbeit mit meinem Mitarbeiter W. Quednau ermöglichten. An dieser Stelle sei noch einmal mein Dank allen Instituten und Kollegen für ihre großzügige Unterstützung unseres Vorhabens durch Überlassung von Parasitenmaterial, ohne die eine eingehende Bearbeitung des Arten- und Ökotypenkomplexes nicht möglich gewesen wäre. Besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Ferrière-Genf, der die Bestimmung unseres Ausgangsmaterials bereitwilligst übernommen und uns seinen Klassifikationsentwurf überlassen hatte, sowie Herrn Prof. Flanders-Riverside, der uns über die Physiologie und das Verhalten amerikanischer Formen unterrichtete. Da die *Trichogramma*-Literatur allein einen Band ausfüllen würde, sei hier nur die Literatur zum engeren Fragenkomplex zitiert:

Da die vorhandenen Systeme der Gattung *Trichogramma* in der Bewertung einiger taxonomischer Merkmale voneinander abwichen, wurde zunächst das Artproblem bearbeitet. Mit der bereits von Flanders (1931) angewandten Züchtungsmethodik bei verschiedenen Temperaturen gelang es dann, morphologische, ethologische und physiologische Unterscheidungsmerkmale für eine einwandfreie Diagnose zu sichern. Die physiologisch-systematische Analyse hat bewiesen, daß mit ihrer Hilfe eine einwandfreie Trennung von Artcharakteren möglich ist, die dem Museologen nur als Varianten einer Art — *T. evanescens* — erscheinen müssen. Mit der Temperatur ändern sich meist die Färbung und die Länge der Flügelfransen; doch ist eine sichere Artdiagnose möglich, da diese Veränderungen für jede Art spezifisch sind (Quednau 1955, 1957a, 1957c, 1960). Bei unter gleichen Bedingungen aufgezogenen Wirten und Parasiten konnten Unterschiede in der Präferenz bestimmter Wirte festgestellt werden (Quednau 1955, 1956a). Doch zeigten spätere Befunde, daß diese biologische

Testung an Freilandmaterial nicht allgemein verwendet werden kann. Sind doch meist bei den im Freiland gesammelten Parasiten die Wirte und deren Nährpflanzen nicht bekannt; diese aber sind gerade für das Verhalten des Eiparasiten wesentlich verantwortlich (Mayer und Quednau 1959).

Abiotische Faktoren wirken sich nicht nur auf die Entwicklung, Lebensdauer und Mortalität aus, sondern bestimmen auch die Leistungsfähigkeit des Parasiten. Die Veränderung der Fruchtbarkeit durch Temperatureinflüsse zeigt, daß tiefgreifende physiologische Veränderungen des Parasiten vor sich gehen, die bisher nur unter dem Einfluß biotischer Faktoren nachgewiesen wurden. So konnte auch durch Aufzucht der Wespe unter Wechsel von Temperatur-, Feuchtigkeits- und Lichtbedingungen die Leistungsfähigkeit von *Trichogramma* gesteigert werden (Stein und Franz 1960). Während des Puppenstadiums wird eine Phase festgestellt, in der die Dauer der Temperatureinwirkung über die Farbe und Aktivität der später schlüpfenden Imago entscheidet. Kälteeinwirkung im Präpupastadium löst eine Diapause aus und ermöglicht den Tieren eine Überwinterung bei Temperaturen, die sonst den Tod zur Folge haben. Diese Erkenntnisse ermöglichten auch eine Verbesserung der bereits von Telenga (1954) beschriebenen Konservierungsmethode der Schlupfwespen, die in der praktischen Anwendung unter unseren Klimabedingungen größere Bedeutung gewinnen wird (Quednau 1957b).

Auch das Licht beeinflusst das Verhalten der Parasiten und ist die Ursache der beim Schlüpfakt beobachteten Tagesperiodizität, wie Kadlubowski bei seinen Arbeiten über *T. evanescens* und *T. embryophagum* in Dahlem zeigen konnte. So erfolgt nach eigenen Versuchen bei normalem Tag- und Nachtwechsel das Schlüpfen von *T. fasciatum* in einem deutlichen Maximum gegen 7<sup>00</sup> (Abb. 1). Dennoch verlassen

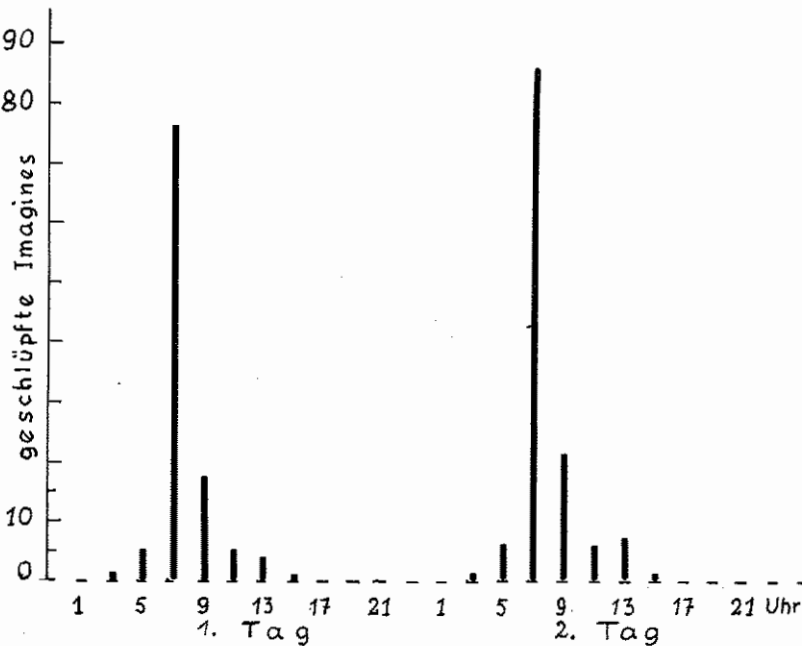


Abb. 1. Schlüpfrythmik von *Trichogramma fasciatum* (Perkins) aus *Ephestia*-Eiern. (Tp. 23°C, rel. F. 40 %, normaler Wechsel von Tag und Nacht)

in unseren Zuchten einige Tiere auch bei völliger Dunkelheit die Puppe. Das Flugphänomen wird nach Kadłubowski (1960) vom Licht ausgelöst, während die Aktivitätsschwelle von der Temperatur abhängig ist. Bei vollem Tageslicht beträgt ihr unterer Wert 12,5°C für *T. embryophagum*. In Versuchen mit 8400 Lux setzte der Flug bei 18°C, mit 650 Lux dagegen erst bei 20°C ein (Kadłubowski pers. Mitt.). Die Flugaktivität nimmt bei Temperaturen über 25°C ab, die Tiere bleiben dann auf den Eiern sitzen. Das Licht bewirkt auch eine stärkere Parasitierung, die das Siebenfache gegenüber unbelichtet betragen kann, wie in unseren Laborzuchten festgestellt wurde.

Der Einfluß biotischer Faktoren wurde an den Orientierungsreaktionen bei der Auswahl des Wirtes durch *T. embryophagum-cacoeciae* untersucht. Die Parasitierungsergebnisse in den verschiedenen Reizfeldern unter gleichen Temperatur-, Feuchtigkeits- und Beleuchtungsbedingungen dienten dabei als Vergleichswerte. Werden Eier auf Papierfolien gereicht, so bewirken taktile Reize eine fünffache Erhöhung gegenüber solchen ohne Folie. Ein über alte Rosenkohlblätter oder Kiefernnadeln geleiteter Luftstrom bewirkt eine geringere Belegung als Laborluft. Werden die Eier auf alten Kohlblättern angeboten, so wird eine stärkere Ablehnung festgestellt. Sie ist auch im Verhältnis zu frischen Kohlblättern größer, so daß die Wahrnehmung chemischer und taktiler Reize anzunehmen ist. Bei Wahl zwischen Apfel- und Kohlblättern bevorzugt *T. embryophagum-cacoeciae* das Reizfeld des Apfels, während bei *T. evanescens* keine Unterschiede der Parasitierung in beiden Reizfeldern zu beobachten sind. Es sei hier nur erwähnt, daß auch Plastikfolien (chemische Zusammensetzung unbekannt) gegenüber Papier selbst von einseitig entfühlerten Weibchen noch abgelehnt werden; erst nach Entfernung beider Antennen sind Unterschiede nicht mehr festzustellen. Neben taktilen und chemischen Reizen wird auch die elektrostatische Aufladung an Folien wahrgenommen.

Lange Reflexketten optischer, chemischer und taktiler Reize bewirken somit die Auswahl des zur Eiablage vorgesehenen Wirtes (Quednau 1956b). Die Reaktion auf eine Reizqualität ist von der bestehenden Reizstruktur abhängig, die das Optimum des Einzelreizes für den Parasiten bestimmt (Kontrast u. dgl.). Keinesfalls ist aber damit die Entwicklung der aus den Eiern schlüpfenden Larven gewährleistet. Die durch Nährpflanze und Wirt gebildeten Reizstrukturen lösen nur die Reaktionen aus, welche die Funktion »Eiablage« sichern. In vielen Fällen entwickeln sich zwar die Larven, kommen aber nicht ins Puppenstadium, da eine abortive Entwicklung durch den Wirt eingeleitet wurde. Wie komplex diese Verhältnisse sind, zeigt die Parasitierung in *Cimex*, bei der die Ernährung des Wirtes über den Nachwuchs des Parasiten entscheidet (Mayer 1957, Quednau 1957b).

Diese Erkenntnisse tragen zur Entwirrung des Resistenzproblems bei und bewirken eine Revision der herrschenden Anschauungen. Ethologische Resistenz hält den Parasiten vom Wirt zurück, da die Reizfelder aus genetischen oder umweltbedingten Gründen nicht dem die Eiablage steuernden Funktionskreis entsprechen. So kann die Nährpflanze (Abb. 2, 1) des Wirtes (Quednau 1959), ein Belag (Abb. 2, 2) von Staub (Flanders 1941) oder Pflanzenschutzmitteln (Ingram u. a. 1948, Stein 1960) die Art des Geleges (Fankhänel 1957, Quednau 1957a) sowie die äußere Struktur oder chemische Reize der Oberfläche (Abb. 2, 3) des Wirtseies (Quednau 1956a) eine Eiablage durch den anfliegenden Parasiten begünstigen oder verhindern. Bei Anstichversuchen kann das Chorion die Bestiftung unmöglich machen oder den Parasiten so schwächen (Quednau 1955), daß die Zahl späterer Parasitierungen vermindert wird (Abb. 2, 4). Im Wirt können dann Eiinhaltsstoffe (Quednau 1956b) oder physiologische Faktoren die Entwicklung verhindern, wie das oben erwähnte Beispiel der

*Cimex*-Passage zeigt. Ebenso wird eine Verzögerung der Schlüpftermine beobachtet (Abb. 2, 5). So induzieren viele Wirte, die nur eine Generation im Jahr aufweisen, eine Diapause, so daß die Tätigkeit der Trichogrammen schon sehr früh während der Vegetationsperiode beendet wird (Bonnemaison 1945).

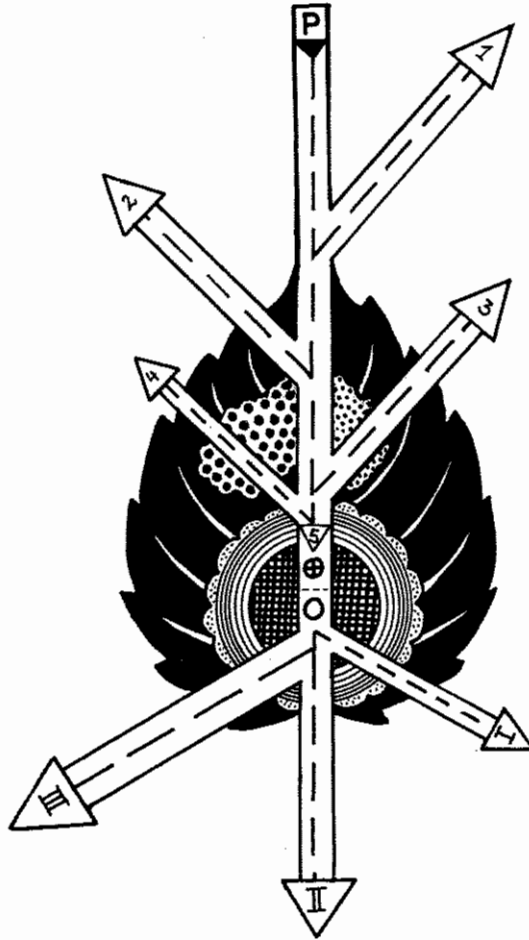


Abb. 2. Das Verhalten der Imagines von *Trichogramma* im Wirtsfeld bei der Eiablage und beim Schlüpfen

(Die Pfeile stellen die An- und Abflugbahnen dar; ihre Breite gibt die Stärke der Veränderungen des Parasiten (P: 1-4) und seiner Brut (O: I-III) wieder. Weitere Erklärungen im Text.)

Experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, daß die Zahl der Wirte ad libitum erweitert werden kann (Fulmek 1955, Mayer 1959, Quednau 1955). Ökologisch betrachtet müßten auch die Wirte aufgenommen werden, die, wie *Tenebrio molitor*, den Parasiten zur Eiablage veranlassen, ohne ihm Entwicklungsmöglichkeiten zu bieten, da sie ihn von der Parasitierung »schädlicher« Biozönoseglieder ablenken.

Diese Ergebnisse lassen erkennen, wie unzulänglich unsere Anschauungen über Haupt- und Nebenwirte sind. Nicht die taxonomische Art des Wirtes ist entscheidend, sondern sein physiologischer Wert in dem jeweiligen Lebensraum bestimmt die Eignung als Wirt für einen Parasiten, der nicht als Spezies, sondern als Strukturelement in Erscheinung tritt. Viele Beispiele über das Versagen von Parasiten beweisen die Richtigkeit dieser Theorie. Die summarische Erfassung von Gliedern einer Biozönose nach ihrer taxonomischen Kategorie ist synökologisch wertlos.

Der Einfluß des Wirtes auf Geschlecht und Gestalt des Parasiten ist schon lange bekannt. Die aus großen Wirtseiern sich entwickelnden übergroßen Weibchen sind aber nicht alle befähigt, auch eine ihrer Gestalt entsprechend größere Parasitierung hervorzubringen. Während nach *Cimex*-Passagen die Parasitierungserfolge stark abnehmen, werden nach Entwicklung in *Estigmene* und *Arctia* ungewöhnliche Steigerungen beobachtet (Flanders 1935, Mayer und Quednau 1959). Es erscheint demnach nicht notwendig, durch mühevollen Selektion der Individuen aggressive Typen zu züchten, wie es bereits in Spanien versucht wurde (Urquijo 1950). Eine Erklärung für diese Verhaltensweise scheint die ebenfalls beobachtete Änderung in der Orientierung der Imagines zu geben. Nach Züchtung aus bestimmten Wirten veranlaßt die negative Geotaxis den Parasiten, in einer für die Art spezifischen Geschwindigkeit die Schwerereize zu überwinden (Quednau 1958). *Arctia*-Passagen bewirken dagegen eine völlige Umstimmung. Schnelle Formen werden träge, während langsame Formen mit relativ großen Geschwindigkeiten nach oben streben. Diese Verhaltensänderung läßt auf die Anwesenheit neurophysiologisch aktiver Stoffe im *Arctia*-Ei schließen.

In Abb. 2 sind die verschiedenen Möglichkeiten der Beeinflussung des Eiparasiten in Gestalt oder Aktivität durch die Stärke der Pfeile dargestellt, die eine Verminderung (I) oder Verstärkung (III) dieser Eigenschaften andeuten. Der nach unten gerichtete Pfeil (II) läßt erkennen, daß der Parasit den Reaktionstyp des Muttertieres aufweist.

So wird verständlich, daß eine biologische Testung von Freilandtieren ohne Kenntnis der Entwicklungsbedingungen nur bedingt zur Artbestimmung der morphologisch nicht zu unterscheidenden Weibchen angewandt werden kann.

Bei der Beurteilung des ökologischen Wertes bestimmter Parasitenpopulationen ist die physiologische Beschaffenheit des vorherrschenden Wirtes zu berücksichtigen. Nach den Untersuchungen von Ryvkin (1959) bestimmt ihre Sukzession die Dauer der aktiven Phase des Parasiten während der vegetativen Periode.

In großen Populationen werden weiterhin Veränderungen in der Reaktionsnorm während der Eiablage beobachtet. Bereits bestiftete Eier sind durch Repellentstoffe markiert und werden von einzelnen Weibchen nicht belegt (Salt 1958). Eigene Untersuchungen bestätigten die Beobachtungen von Meyer (1939), daß bei hoher Parasitendichte solche Eier nicht mehr gemieden werden, so daß auch in kleinen Wirten mehrere Parasiten zur Entwicklung gelangen, die sich, wie oben bereits erwähnt, ethologisch von Einzeltieren unterscheiden können. Außerdem paaren sich Trichogrammen, wenn überhaupt, nur mit Partnern gleicher Größe (Narayanan und Chacko 1957).

Diese Ergebnisse veranschaulichen den Einfluß der Lebensgemeinschaft auf den Parasiten. Die Stärke des Regulationsfaktors wird durch die Glieder der Biozönose selbst bestimmt. Eine zahlenmäßige Erfassung des Parasitierungserfolges an einem Wirt im Labor allein kann daher nur einen unvollständigen Aufschluß über seine Bedeutung geben. So wird verständlich, daß bei Verwendung des Parasiten in der biologischen Bekämpfung immer wieder der Einsatz bodenständiger Formen gefordert

wird (Telenga 1956). Dies beweisen u. a. die Untersuchungen von Kadłubowski (pers. Mitt.) in Polen, der einige Zeit am hiesigen Institut gearbeitet hat. Zur Bekämpfung von *Acantholyda nemoralis* wurde in Polen *T. embryophagum* verwandt, die im Laboratorium an *Dendrolimus pini* aufgezogen wurde. Mit zunehmender Eiablagetätigkeit von *Acantholyda* stieg die Aktivität des Eiparasiten, der in den Kronen etwa 80 bis 90% der Eier parasitierte. Die Trichogrammen wurden jedoch nur von Mitte Mai bis Anfang August beobachtet, da sie dann in eine durch den Wirt *Acantholyda* induzierte Diapause gehen, während *Dendrolimus* kaum parasitiert wurde.

Zur Analyse der Raum-Massen-Beziehungen bei *Trichogramma*-Populationen wurde eine Methode entwickelt, die eine Bestimmung des Einflusses bekannter biotischer und abiotischer Faktoren erlaubte. Dabei zeigte sich die Spezialisierung der verschiedenen *Trichogramma*-Arten, obwohl nur der Wirt *Ephestia künniella* geboten wurde. An Kohl und niedrigen Modellpflanzen ist bei *T. evanescens* der Parasitierungserfolg am günstigsten, an hohen Atrappen und Apfelstämmchen dagegen stark gemindert (Quednau 1959). Die Art *T. minutum* verhält sich ähnlich, doch ist sie weit anspruchsloser gegenüber Höhen- und Reizunterschieden durch Kontaktgerüche, während *T. embryophagum-cacoeciae* mehr auf chemische Reize anspricht.

Die Schlupfwespen orientieren sich primär phototaktisch. Lockstoffe haben im Gegensatz zu Repellentstoffen geringere Bedeutung. Kohl ist für *T. embryophagum-cacoeciae* abschreckend, für *T. evanescens* dagegen neutral. Der Einsatz von *T. embryophagum-cacoeciae* in einem Kohlfeld ist daher nicht angebracht.

Die verhaltensbiologischen Untersuchungen erklären Beobachtungen im Freiland, nach denen *T. embryophagum-cacoeciae* meist in Obstgehölzen, *T. evanescens* meist im Kohlfeld verbreitet ist. Die Wirksamkeit dieser umweltlabilen Eiparasiten wird weitgehend durch das Milieu bestimmt, aus dem sie hervorgegangen sind. So kommt es zu einer Ausbildung zahlreicher Ökotypen, die nur in bestimmten Lebensräumen geeignete Entwicklungsbedingungen finden und sich in ihrer Entwicklungsdauer, dem biologischen Optimum und ihrer Reaktionsbereitschaft unterscheiden. Damit hat sich gerade *Trichogramma* als geeignetes Modelltier zum Studium der mannigfaltigen Verflechtungen erwiesen, welche die Glieder von Lebensgemeinschaften verbinden. Die Biozönose verleiht den in ihr vereinten Individuen eine eigene Prägung, wie die Physiologie und Ethologie der Parasitenspezies beweisen. Die Ergebnisse der Untersuchungen an *Trichogramma* zwingen uns zu einer Revision althergebrachter Begriffe, die sich in der gebräuchlichen Definition nur als idealisierte Grenzfälle erwiesen haben.

So ist der Artbegriff im Sinne der Kleinschmidt'schen Formenkreislehre viel weiter zu fassen. Je nach den herrschenden Umweltbedingungen tritt die Species in verschiedenen Formen auf, die sich in ihrer Morphologie, Physiologie und Ethologie unterscheiden. Die taxonomische Analyse bedarf zu ihrer Ergänzung unbedingt des Experimentes. Daher ist eine eindeutige Charakterisierung des Biosystems Wirt-Parasit durch Bestimmung ihrer taxonomischen Kategorie allein nicht möglich. Die in der Ökologie gewählte Klassifikation in Haupt- und Nebenwirte gilt — zeitlich beschränkt — nur in bestimmten Lebensgemeinschaften. Immunität oder Resistenz sind daher weitgehend von den im Zeitpunkt der Eiablage herrschenden biozönotischen Bedingungen abhängig. Letztere wirken auf die Reizsituation des Wirtefeldes oder die Physiologie des Wirtes ein, so daß die Eiablage unterbleibt oder nur eine abortive Entwicklung erfolgen kann.

Durch die Analyse des Wirt-Parasit-Verhältnisses der Trichogrammen war es möglich, eine Reihe von Faktoren zu erfassen, die einen Einfluß auf das Verhalten und die Entwicklung dieser Eiparasiten ausüben. Obwohl sie nicht immer gleichzeitig einwirken, ist ihre Kenntnis für die Entwicklung wirksamer Bekämpfungs-



methoden gerade unter den bei uns herrschenden Kulturbedingungen wichtig. Die Arbeiten von Franz (1959) und seinen Mitarbeitern über den praktischen Einsatz im Freiland haben unsere Ergebnisse bereits in gewissem Umfang bestätigt.

Die Bedeutung unserer Kenntnisse über das Verhalten entomophager Insekten für die Praxis wird die Zukunft lehren. Auf Grund seiner sich über Jahrzehnte erstreckenden Erfahrung über den Parasitismus der Insekten spricht Salt (1958) die Hoffnung aus:

»Perhaps in the future biologists will be asked to produce parasites to specification for the destruction of particular pests, as chemists develop their synthetic molecules. But a great deal of research, especially on the behaviour of parasites, will have to be done first.«

### Summary

A survey is given on the behavior of egg-parasites of the genus *Trichogramma* as influenced by factors deriving from the host and its food-plant. The abiotic system does not only affect the length of life cycle and the longevity of the parasite, but also its fecundity. The rhythm of hatching and the flight activity depend on temperature and light influences. Oviposition is controlled by optical, chemical, and tactile stimuli, so that a host may be neglected entirely due to the behavior of the parasite. Suitability of the host for the parasite does not basically depend on the host as a species but more on the status of host as a nutrient. Development may be abortive or give origin to adults of different shape and/or behavior. At a high population density of the parasite there are reactions of behavior which result in a progeny of a new type of ecological adaptation. This can explain the existence of different species and ecotypes of the parasite in the habitat. *Trichogramma* is an outstanding example for studying the complex net of connections between the representatives of an ecosystem. There is a need for revising the terms »species« and »resistance« since behavior was not considered so far in the definitions. A profound knowledge of behavior is the key for selecting suitable forms of parasites for practical use in biological control work and for developing methods of breeding them.

### Literatur

- Bonnemaison, L., Arrêts de développement et diapause. Ann. Épiphyties, Paris, 11. 1945, 19—56.
- Fankhänel, H., Der Goldafter (*Euproctis chrysothoea* L.) als Eichenschädling im Elbauegebiet und die Bedeutung seiner Parasiten. Ber. 8. Wanderversamml. dtsh. Ent. 1947 München. 1957, 105—119.
- Ferrière, Ch., et Geier, P., Observations sur l'occurrence de l'atrophie alaire chez *Trichogramma cacoeciae* Marchal. Mitt. schweiz. ent. Ges. 29. 1956, 397—403.
- Flanders, S. E., The temperature relationships of *Trichogramma minutum* as a basis for racial segregation. Hilgardia, Berkeley, 5. 1931, 395—406.
- , Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma*. Pan-Pacific Ent. 11. 1935, 175—177.
- , Dust as an inhibiting factor in the reproduction of insects. J. econ. Ent. 34. 1941, 470—471.
- , Abortive development in parasitic *Hymenoptera* induced by the food-plant of the insect host. J. econ. Ent. 35. 1942, 834—835.
- Flanders, S. E., and Quednau, W., Taxonomy of the genus *Trichogramma*. Entomophaga, Paris, (im Druck).
- Franz, J., Die gegenwärtige Situation der biologischen Schädlingsbekämpfung in Deutschland. Anz. Schädl.kunde 29. 1956, 38—41.
- Fulmek, L., Wirtsbereich von *Trichogramma evanescens* Westw. und *T. minutum* Ril. Anz. Schädl.kunde 28. 1955, 113—116.
- Ingram, I. W., Bynum, E. K., and Charpentier, L. J., Experiments with insecticides against the sugarcane borer in 1947. J. econ. Ent. 41. 1948, 914—918.

- Kadłubowski, W., Z teorii i praktyki wykorzystania kruszynyka (*Trichogramma* sp.) w ochronie roślin. (On the theory and practice of utilizing the *Trichogramma* sp. to protect plants.) *Ekologia Polska* (Ser. B), Warszawa, 1958, 105—111.
- , Zur Frage der Imaginalaktivität des Eiparasiten *Trichogramma embryophagum* Hart. (*Chalcidoidea*, *Hym.*). Ref. XI. Int. Entomol. Kongr. Wien 1960, Sekt. 13a.
- Mayer, K., Das *Trichogramma*-Problem. *Nachr.bl. dtsh. Pfl.schutzd.*, Braunschweig, 7. 1955, 131—133.
- , Der Einfluß ökologischer Faktoren auf das parasitäre Verhalten von Insekten. *Ber. 100-Jahrfeier dtsh. ent. Ges. Berlin* 1956. 1957, 122—134.
- , Die Krankheiten und Parasiten der Ahorneule (*Acronicta aceris* L.) *Anz. Schäd.l.kunde* 32. 1959, 18—21.
- Mayer, K., und Quednau, W., Verhaltensänderungen bei Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* unter dem Einfluß des Wirtes. *Ztschr. Parasitenkunde* 19. 1959, 35—41.
- Meyer, N. F., (A contribution of the presence of selective power in the parasitic wasp *Trichogramma evanescens* Westw.) *Zool. Ž. (Zool. J.)*, Moskva, 18. 1939, 212—220.
- Narayanan, E. S., and Chacko, M. J., Superparasitism in *Trichogramma evanescens* Riley, an egg parasite of sugarcane and maize borers in India. *Proc. indian Acad. Sci. (Sect.B)* 45. 1957, 122—128.
- Ryvkin, B. V., (On the biology and economic importance of *Trichogramma embryophagum* Htg.) *Ent. Obozr. (Ent. Übersicht)*, Moskva, 38. 1959, 382—393.
- Quednau, W., Über einige neue *Trichogramma*-Wirtes und ihre Stellung im Wirt-Parasiten-Verhältnis. Ein Beitrag zur Analyse des Parasitismus bei Schlupfwespen. *Nachr.bl. dtsh. Pfl.schutzd.*, Braunschweig, 7. 1955, 145—148.
- , Die biologischen Kriterien zur Unterscheidung von *Trichogramma*-Arten. *Ztschr. Pfl.krankh.* 63. 1956 (a), 333—344.
- , Der vollständige Parasitismus bei *Trichogramma* als biologisches Phänomen. *Ztschr. Parasitenkunde* 17. 1956 (b), 360—364.
- , Berichtigung. *Dtsch. ent. Ztschr. N.F.* 4. 1957 (a), 364.
- , Über den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Eiparasiten *Trichogramma cacoeciae* Marchal. Eine biometrische Studie. *Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem* H. 90. 1957 (b), 63 S.
- , Der Wert des physiologischen Experimentes für die Artsystematik von *Trichogramma*. (*Hym. Chalcididae*). *Ber. 100-Jahrfeier dtsh. ent. Ges. Berlin* 1956. 1957 (c), 87—92.
- , Über einige Orientierungsweisen des Eiparasiten *Trichogramma* auf Grund von Licht- und Schwereereizen. *Anz. Schäd.l.kunde* 31. 1958, 83—85.
- , Über eine Methode zur Messung von Biozönoseeinflüssen unter Verwendung von Eiparasiten der Gattung *Trichogramma*. *Ztschr. Pfl.krankh.* 66. 1959, 77—86.
- , Über die Identität der *Trichogramma*-Arten und einiger ihrer Ökotypen (*Hym. Chalcid. Trichogrammatidae*). *Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem* H. 100. 1960, 11—50.
- Salt, G., Parasite behaviour and the control of insect pests. *Endeavour* 17. 1958, nr. 67, S. 145—148.
- Stein, W., Untersuchungen über die Möglichkeit einer Bekämpfung von Raubmilben in Zuchten der Getreidemotte (*Sitotroga cerealella* [Oliv.]) durch Anwendung von Akariziden. *Ztschr. Pfl.krankh.* 67. 1960, 77—87.
- Stein, W., und Franz, J., Die Leistungsfähigkeit der Gattung *Trichogramma* nach Aufzucht unter verschiedenen Bedingungen. *Naturwissenschaften* 47. 1960, 262—263.
- Telenga, N. A., (Über die Winterdiapause der *Trichogramma evanescens* Westw.) *Biol. Bek.meth. Schadinsekten*, Kiew, 1954, 34—54.
- , (Untersuchungen über *Trichogramma evanescens* Westw. und *T. pallida* Meyer. und ihre Verwendung zur biologischen Bekämpfung von Schadinsekten in der UdSSR.) *Ent. Obozr. (Ent. Übersicht)*, Moskva, 35. 1956, 599—610.
- Urquijo P. Landaluze, Aplicación de la genética al aumento de la eficacia al *Trichogramma minutum* en la lucha biológica. *Bol. Pat. veg., Ent. agric.*, Madrid, 18. 1950, 1—12.

**Über die Identität der *Trichogramma*-Arten  
und einiger ihrer Ökotypen  
(Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae)**

(Mit 9 Abbildungen und IV Tafeln)

Von Dr. Wolfgang Quednau

### Inhalt

	Seite
A. Einleitung .....	13
B. Gesichtspunkte für die Analyse von Artkomplexen bei <i>Trichogramma</i>	14
1. Entwicklungsdauer .....	14
2. Farbe und Pigmentierung .....	15
3. Morphologische Unterschiede .....	16
4. Parasitierungsrhythmus .....	17
5. Thelytokie und Kreuzbarkeit der Ökotypen .....	21
6. Wirtekreis .....	22
7. Geographische Verbreitung .....	25
8. Ökologische Nischen .....	26
C. Nomenklaturprobleme .....	26
D. Besprechung der einzelnen <i>Trichogramma</i> -Arten .....	29
E. Bestimmungsschlüssel für die <i>Trichogramma</i> -Arten .....	36
F. Schlußfolgerungen .....	37
Zusammenfassung .....	37
Literatur .....	38
Tafeln .....	43

Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft



## A. Einleitung

Die Trichogrammen stellen eine Parasitengruppe von erstaunlichem Pluralismus ihrer Formen dar. Einförmig in ihrer äußeren Struktur gibt ihre innere Komplexität dem ungeübten Betrachter viele Rätsel auf. Dies beruht weniger auf einer besonders großen Variabilität der einzelnen Arten als vielmehr auf einer eigentümlichen Veränderlichkeit ihrer ökologischen Valenz, die, offenbar als Kompensationsprinzip gegenüber einer Rückentwicklung der Wirtsfindungsinстинkte, im Zuge der hohen Spezialisierung als Eiparasiten erworben wurde. Diese Polyvalenz äußert sich physiologisch in mannigfacher Weise. Es seien hier nur der Farbwechsel, der bedeutende Wirtekreis und der Wechsel der ökologischen Nischen genannt. Die wenigen zuverlässigen morphologischen und physiologischen Kriterien der Artdiagnose sind äußerst subtiler Natur. Die Analysen müssen nach Möglichkeit an lebendem Material vorgenommen werden. Auf Grund dieser komplizierten Verhältnisse wird verständlich, daß früher alle Trichogrammen als eine einzige, sehr variable Art aufgefaßt wurden. Diese Ansicht konnte aber nach dem zunehmenden Interesse an der Biologie dieser Nützlinge nicht weiter aufrechterhalten werden. Es sind heute etwa 10 gute *Trichogramma*-Arten bekannt. Die vorliegende Schrift macht sich zur Aufgabe, die Identität dieser Arten soweit herauszuarbeiten, wie das für eine gute internationale Verständigung notwendig ist.

Der Formenbestand der Trichogrammen zeichnet sich durch einen dualistischen Zug aus. Auf der einen Seite stehen verhältnismäßig wenige Arten. Ihre Selbständigkeit ergibt sich durch einen für die betreffende Art typischen Modus der Ausbildung morphologischer und physiologischer Merkmale als Reaktionsspektrum auf die jeweils herrschenden Umweltverhältnisse. Diese Reaktionsnorm ist erblich fixiert und in der Regel nicht zu beeinflussen. Andererseits zeigt sich innerhalb der einzelnen Arten eine starke Tendenz zur Herausbildung physiologischer Anpassungsformen, welche in ihrem parasitären Verhalten verschieden reagieren und hier »Ökotypen« genannt werden sollen. Die Ökotypen erwerben einen besonderen Anpassungsgrad an bestimmte Lebensräume und Wirte, oftmals sind sie auch fortpflanzungsbiologisch spezialisiert (Thelytokie). Besondere morphologische Differenzierungen fehlen in der Regel gänzlich. Die eigentlichen Artmerkmale werden durch diese Anpassungserscheinungen nicht verändert. Es ist für die Durchführung biologischer Bekämpfungsmaßnahmen wichtig, zu wissen, mit welcher Art und mit welchem Ökotyp gearbeitet wird. Es ist ferner vielfach notwendig, zu entscheiden, ob ein Nützling einen Ökotypus einer bereits bekannten Art oder etwa eine neue Art darstellt. Die folgenden Ausführungen sollen am Beispiel *Trichogramma* zeigen, wie eine experimentelle Lösung solcher Fragen erreicht werden kann.

Bei der Beschaffung von lebendem *Trichogramma*-Material unterstützten mich viele Kollegen des In- und Auslandes. Ihnen sei an dieser Stelle besonders herzlich gedankt. Vor allem denke ich dabei an Dr. M. Baggiolini (Nyon), Dr. J. Brenière (Tananarive), Dr. B. D. Burks (Washington, D. C.), Mr. R. H. Curtis (Ventura), Prof. S. E. Flanders (Riverside), Dr. C. Fleschner (Riverside), Dr. A. D. Hinkley (Honolulu), Dr. W. Kadłubowski (Poznań), Dr. U. Meurer (München), Prof. R. Pussard (Antibes), Dr. B. Puttler (Riverside), Prof. Dr. Sandner (Warschau), Dr. E. Schlinger (Riverside), Dr. J. C. Schread (New Haven), Prof. Dr. G. Weltenstein (Freiburg i. B.) und Prof. J. Wille (Lima).

## B. Gesichtspunkte für die Analyse von Artkomplexen bei *Trichogramma*

Im allgemeinen lassen sich die *Trichogramma*-Arten durch folgende Kriterien unterscheiden:

1. Die Zahl der zur vollständigen Entwicklung (von der Eiablage bis zum Schlüpfen der Imago) bei 30°C benötigten Tage und Stunden.
2. Die Farbe und Pigmentverteilung bei den Weibchen eines bei einer Temperatur von 30°C gezüchteten Stammes.
3. Die Länge und Anzahl der an der männlichen Fühlergeißel vorhandenen Haare. Die Länge der Fransen am Vorderflügelrand. Die Länge des Ovipositors. Die Anordnung der Haare auf der Scheibe des Vorderflügels.

Als Kriterien für intraspezifische Ökotypen können gelten:

1. Die Ausbildung bestimmter Parasitierungsrhythmen (flach oder steil).
2. Die Ausbildung bestimmter Anpassungsformen mit besonderer Wirtepräferenz.
3. Veränderungen im Geschlechterverhältnis. Herausbildung thelytoker Formen mit uniparental bisexueller Fortpflanzung.

### 1. Entwicklungsdauer

Die Bestimmung der Entwicklungsdauer bei 30°C liefert ein sehr gutes Mittel zur Trennung von Arten und Artgemischen. In Abb. 1 sind die charakteristischen Zeitspektren aufgetragen, gemessen als kürzeste Entwicklung von je 300 Individuen im Wirt *Ephestia kühniella* bei 80% rel. Feuchte (einstündige Belegung der Wirtseier). Die Artnamen wurden absichtlich in der alten Form belassen um die artenmäßige Zusammengehörigkeit bestimmter Ökotypen zu verdeutlichen. *T. embryophagum*, *T. semblidis* und *T. semifumatum* haben eindeutig verschiedene Entwicklungszeiten. Die Arten des *Trichogramma evanescens*-Komplexes (*T. evanescens*, *T. fasciatum* und *T. australicum*) lassen sich nur mit Hilfe anderer Untersuchungen trennen.

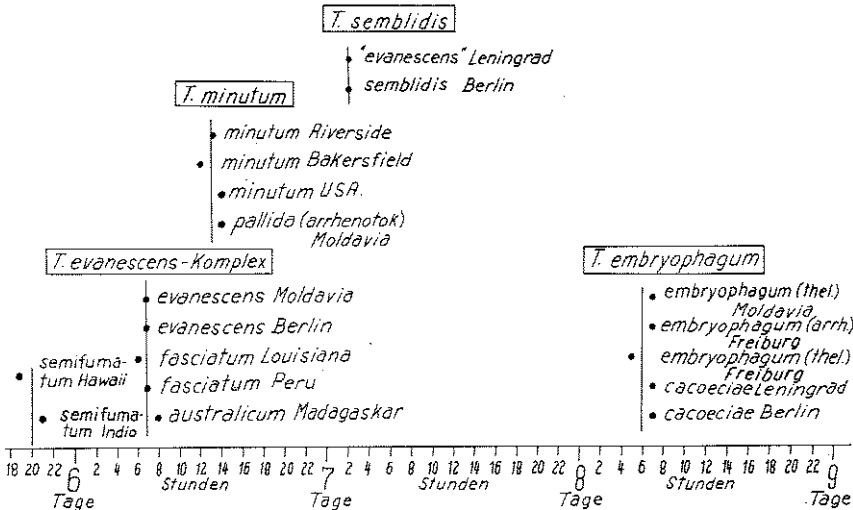


Abb. 1. Spektrum der Entwicklungsdauer verschiedener *Trichogramma*-Arten bei 30°C und 80% rel. F. im Wirt *Ephestia kühniella*.

Die Länge der Entwicklungszyklen ist bei den einzelnen Arten genetisch fixiert. Eine Veränderung unter sonst gleichen Bedingungen ist experimentell nicht möglich, wohl aber bei Verwendung einiger anderer Wirte und geringer Luftfeuchtigkeit (Quednau 1957).

## 2. Farbe und Pigmentierung

Die Farbmerkmale der meisten *Trichogramma*-Arten sind von der Zuchttemperatur abhängig. Dabei werden in der Wärme bei gleichzeitiger Reduktion der Pigmente

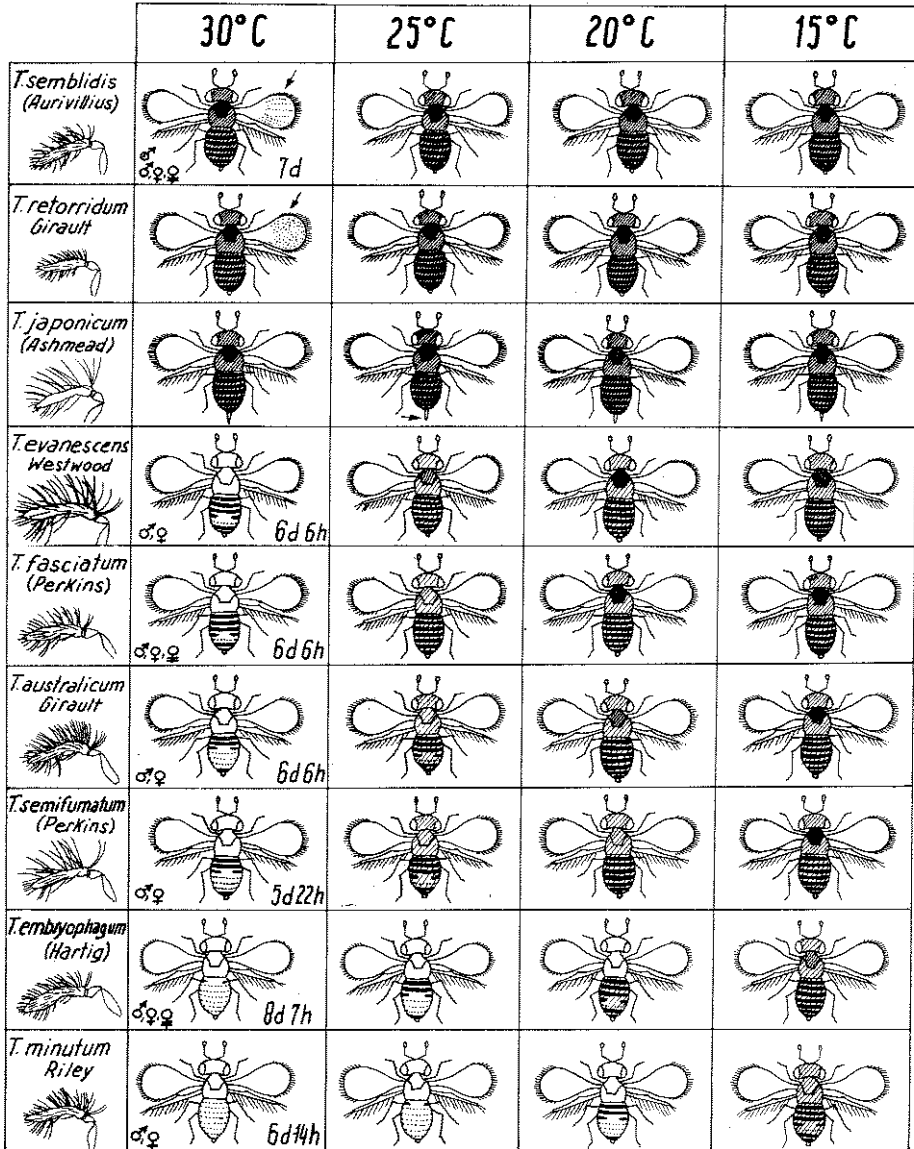


Abb. 2. Farbspektrum der Weibchen verschiedener *Trichogramma*-Arten.

gelbliche Farbtöne ausgebildet, in der Kälte bei gleichzeitiger Pigmentverdichtung dunkle Farben (Abb. 2). Die Farbinduktion findet auf dem frühen Puppenstadium statt (Quednau 1957). Die Männchen sind immer stärker pigmentiert und dunkler als die Weibchen. Bei *T. semblidis* und wahrscheinlich auch bei *T. retorrimum* und *T. japonicum* sind beide Geschlechter bei allen Temperaturen gleichmäßig schwarzbraun. Die Weibchen des *T. evanescens*-Komplexes behalten auch bei 30°C die dunklen Ringe auf dem Abdomen, während diese bei den Arten *T. embryophagum* und *T. minutum* völlig aufgelöst werden. Eine Unterscheidung der *Trichogramma*-Arten nach den Farben der Weibchen, die sich unterhalb 20°C entwickelt haben, ist nicht möglich. Die Art des Farbumschlages ist genetisch fixiert. Es gelang bisher nicht, den Farbreaktionstypus experimentell zu verändern. Er ist auch von Einflüssen des Wirtes unabhängig.

### 3. Morphologische Unterschiede

Die morphologischen Merkmale geben nach einer Feststellung von Farbspektrum und Entwicklungstyp erst die Entscheidung für eine bestimmte Art. Sie sind wenig auffällig, jedoch bei einiger Übung leicht zu erkennen. Vor allem werden die Beborstungstypen der männlichen Fühlerkeulen von Umweltfaktoren kaum verändert. Es gibt jedoch eine gewisse Streuung der Maße, hauptsächlich in Abhängigkeit von der Größe des Wirtseies (vgl. Abb. 7–9). Ferner läßt die Verlängerung des Ovipositors bei *T. japonicum* (Tafel III, 5) und die bei *Trichogramma* sonst nicht vorkommende diffuse Anordnung der Haarreihen auf der Scheibe des Vorderflügels bei *T. retorrimum* (Tafel III, 2) keine Verwechslung mit anderen Formen zu. Anders steht es mit der Beborstung des Vorderflügelrandes, die erheblichen Schwankungen unterliegt. Sie ist bei den Arten *T. semblidis*, *T. retorrimum*, *T. japonicum* und *T. fasciatum* immer verhältnismäßig lang, bei *T. embryophagum* aber nur bei etwa 30°C ausgesprochen kurz. Bei den übrigen *Trichogramma*-Arten hat die Ausbildung des Vorderflügelrandes wenig Charakteristisches. In der Regel werden lange Randhaare ausgebildet, wenn die Schlupfwespen aus kleineren Wirtseiern (*Ephestia*, *Sialis*, *Galleria* usw.) stammen. Dies gilt für hohe und niedrige Zuchttemperaturen. Bei *Trichogrammen* aus *Arctia* und *Barathra* (große Wirtseier) ist die Behaarung relativ kürzer. Die Zahl und Anordnung der Haarreihen auf Vorder- und Hinterflügel variiert sehr stark und läßt sich für taxonomische Zwecke nicht verwerten (Oldroyd und Ribband's 1936). Die von Girault u. a. angestrebte Klassifizierung der Arten nach der Stärke der Entwicklung der vom Stigma ausgehenden Haarreihen sowie nach der Anzahl der Haarreihen auf der Fläche des Hinterflügels ist wegen der außerordentlich großen Variation nicht durchführbar. Die männlichen Fühlerkeulen (Clavus oder Geißel) geben gute Unterscheidungsmerkmale. Es kommt hierbei vor allem auf die Anzahl der vorhandenen Haare (von 30 bis 90) und das Verhältnis der Länge der Haare zur Gliedbreite an. Einzelheiten sind aus den Abbildungen sowie aus dem Bestimmungsschlüssel auf S. 36 zu entnehmen. Es gibt auch einige wenige Fälle, wo besondere morphologische Merkmale durch Ernährungseinflüsse des Wirtseies induziert werden. Diese Induktionen sind artspezifisch, aber modifikatorisch, verschwinden also beim Übergang auf andere Wirte. Hierher gehören die Erscheinungen wie die obligatorisch ungeflügelten Männchen mit gynäkoiden Antennen bei *T. semblidis* aus den Eiern von *Sialis lutaria* (Salt 1937), ferner die obligatorische Stummelflügeligkeit der Frühjahrsgeneration von Ökotypen der Art *T. embryophagum*, die aus dem Wirt *Cacoecia rosana* geschlüpft sind (Marchal 1936, Ferrière und Geier 1956). Fakultativ entstehen ungeflügelte Männchen und stummel-



flügelige Weibchen bei allen *Trichogramma*-Arten als Kümmerformen infolge Überbelegung der Wirtseier. Stummelflügeligkeit entsteht ferner modifikatorisch bei *Trichogramma*-Stämmen, die oberhalb 32°C gezüchtet wurden. Telenga (1959) hat versucht, nach dem Bau des inneren Diaphragmal-Sklerites eine Artentrennung vorzunehmen. Nach eigenen Untersuchungen gelingt eine sichere Unterscheidung nur zwischen *T. evanescens* (Ende des Sklerites wenig gekrümmt, spitz) und den Arten des *T. embryophagum*-Komplexes (Ende des Sklerites stark gekrümmt, stumpf abgerundet). Da weitere Differenzierungen an dem Sklerit nicht auftreten und die beiden genannten Artengruppen auch durch andere Kriterien viel sicherer unterschieden werden können, ist die Form des Diaphragmas für die Taxonomie der *Trichogrammen* nur von untergeordneter Bedeutung.

#### 4. Parasitierungsrhythmus

Das Verhalten bei der Eiablage gehört zu den wichtigsten Lebensäußerungen parasitischer Hymenopteren. Daher ist die Feststellung des Parasitierungsrhythmus von großem Wert für das Erkennen bestimmter Arten und Ökotypen. Bei guter Adaptation an den Wirt *Ephestia* oder *Sitotroga* lassen sich bei den einzelnen *Trichogramma*-Arten zwei verschiedene Grundtypen von Parasitierungskurven unterscheiden, die als »steil« oder »flach« bezeichnet werden können. Die Fruchtbarkeitsbestimmung wird bei 27°C an einem Überschuß von *Ephestia*-Eiern (etwa 50 bis 100 Stück pro Eikarte) im Kartenwechseltest mit 20 frisch geschlüpften Testweibchen vorgenommen. Wo nicht anders vermerkt, wurden die Herkünfte aus dem Wirt *Ephestia kühniella* bei 27°C und 80% rel. Feuchte gezogen. Eine steile Kurve zeugt von hoher Anfangsaktivität und gleichzeitig kurzer Lebensdauer des Parasiten (Abb. 3e), eine flache dagegen von niedriger Anfangsaktivität und langer Lebensdauer (Abb. 3d). Bei den schlecht adaptierten oder neu eingewöhnten Stämmen verlaufen die Kurvenäste zunächst von unten nach oben, bedingt durch geringe Eiablageziffern, und auch in den folgenden Lebenstagen werden vielfach keine besonders hohen Aktivitäten verzeichnet. Die Weibchen solcher Stämme parasitieren dann bisweilen erst am 4. Lebenstag oder überhaupt nicht (Abb. 3a—c).

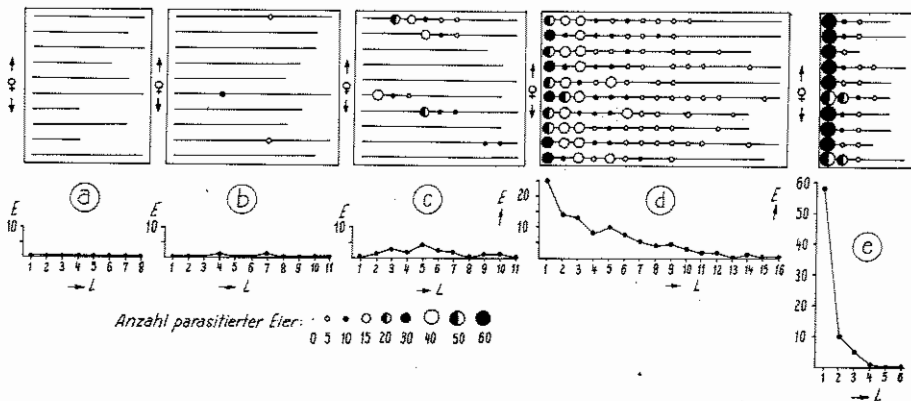


Abb. 3. Diagramm zur Veranschaulichung der Adaptation und der Aufnahme von Aktivitätskurven bei der Eiablage von *Trichogramma*.

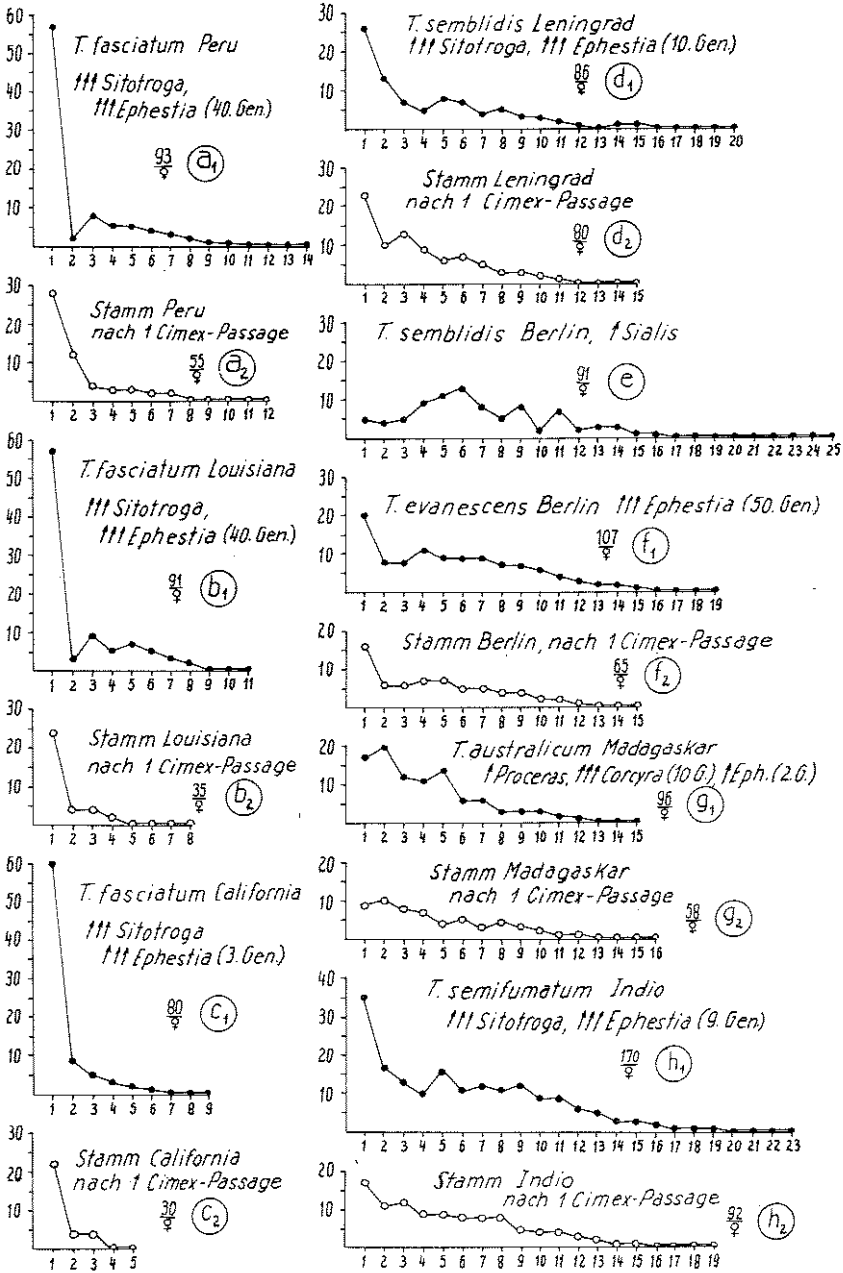


Abb. 4. Parasitierungskurven verschiedener *Trichogramma*-Ökotypen. Dunkle Arten. Linke Spalte: Ökotypen von *T. fasciatum*, rechte Spalte: Ökotypen von *T. semblidis*, *T. evanescens*, *T. australicum* und *T. semifumatum*. Abszisse: Lebensstage, Ordinate: parasitierte Wirtseier.

Viele der hier aufgeführten Ökotypen waren bereits an *Sitotroga* gewöhnt, so daß gleichzeitig eine gute Parasitierung an *Ephestia* erfolgt. Die steilen Parasitierungskurven der *Ephestia*-Herkünfte sind charakteristisch für die Arten *T. fasciatum* und

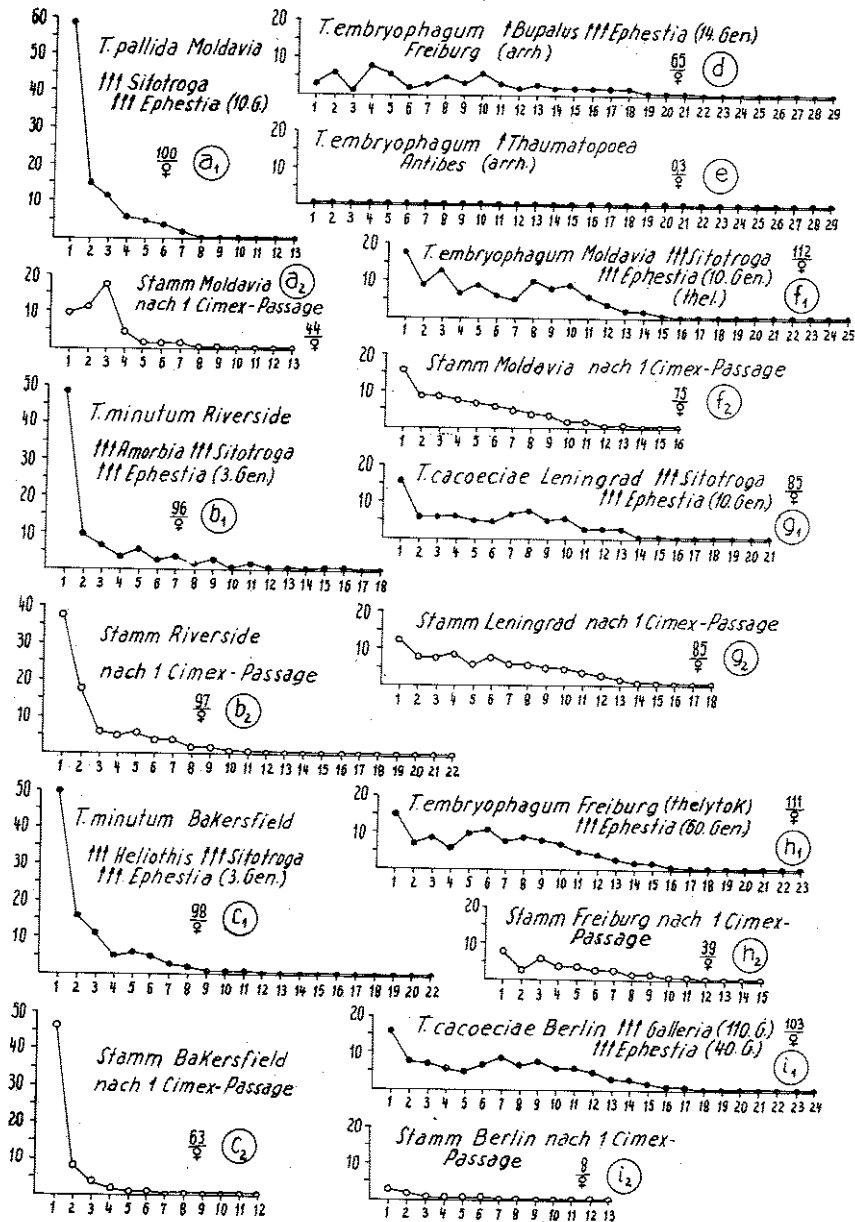


Abb. 5. Parasitierungskurven verschiedener *Trichogramma*-Ökotypen. Gelbe Arten. Linke Spalte: Ökotypen von *T. minutum*, rechte Spalte: Ökotypen von *T. embryophagum*. Abszisse: Lebensstage, Ordinate: parasitierte Wirtseier.

*T. minutum (pallida)*, ganz gleich, ob es sich um Biotypen aus USA, Rußland oder Südamerika handelt. Einen ausgesprochen flachen Verlauf der Kurven finden wir bei *T. embryophagum* (mit den Biotypen »*embryophagum*« und »*cacoeciae*«). Etwas steiler verlaufen die Aktivitätskurven bei *T. semblidis* (an *Ephestia* adaptiert) und bei *T. evanescens*. Das Kurvenbild bei den hier berücksichtigten Ökotypen von *T. australicum* und *T. semifumatum* ist nicht ganz eindeutig zu bezeichnen.

Zum besseren Verständnis der Kurven auf Abb. 4 und 5 soll hier noch kurz auf den Begriff der Adaption eingegangen werden. Man nimmt an, daß im »Genpool« der Chromosomen von *Trichogramma* die Anlagen für bestimmte Wirtepräferenzen bei den einzelnen Individuen mehr oder weniger stark entwickelt sind. Stößt nun eine Parasitenpopulation auf einen bisher nicht besuchten Wirt X, so gibt es Individuen, die besonders angriffslustig sind, andere dagegen lehnen ab. Nur die ersteren haben Nachkommen an diesem Wirt X, wenn er physiologisch geeignet ist, was in diesem Beispiel angenommen wird. In der folgenden Generation erhöht sich der Prozentsatz der angriffslustigen Tiere mehr und mehr, und auch die Bevorzugung des Wirtes X nimmt allmählich zu, meist jedoch erst nach einer größeren Zahl von Generationen. Dieser Prozeß der Adaptation führt zur Ausbildung von Dauermodifikationen oder Ökotypen. Es handelt sich um einen Selektionsvorgang, d. h. es tritt eine Auslese von besonders »veranlagten« Individuen ein. Diese Selektion erweist sich aber nicht als erfolglos. Bestimmte Umweltfaktoren wirken, vermutlich in Form der Nahrungsstoffe im Wirtsei, irgendwie richtend (polarisierend) auf die zunächst noch ungeordnet vorhandenen Anlagen im Genpool. Die Folge ist eine zunehmende Verbesserung des Wirt-Parasit-Verhältnisses zum Wirt X. In günstigen Fällen kann nach 100 Generationen eine 10-fache Steigerung der Fruchtbarkeit von *Trichogramma* an diesem Wirt erzielt werden. Wegen der im Spiel befindlichen genetischen Komponente wurden die Adaptationsformen früher auch als »biologische Rassen« bezeichnet. Die Adaptation hat aber mit »spontanen« Veränderungen des Erbgutes, mit Mutationen, zunächst nichts zu tun, denn nach dem Überwechsellern der an den Wirt X gewöhnten Parasiten auf einen anderen »schlechten« Wirt Y, kommen die erworbenen physiologischen Anpassungsmerkmale nicht mehr in vollem Umfang zur Geltung. Allerdings gilt dies nicht für alle *Trichogramma*-Wirte gleichsinnig und auch bei den einzelnen Arten in sehr unterschiedlicher Weise. Je nach der physiologischen Struktur des neuen Wirtes Y, manchmal sogar schon nach einer Generation, kann es zu einer erheblichen Störung des Wirt-Parasit-Verhältnisses zu dem Wirt X kommen, wenn die Herkünfte aus dem Wirt Y an dem ursprünglichen Wirt X getestet werden. Es handelt sich also nicht um eine Veränderung der Gene, sondern um eine umweltbedingte Verschiebung von Wirtpräferenzen. Die Adaptationen sind eine im Tier- und Pflanzenreich (Pilze, Bakterien) weitverbreitete Erscheinung. Ihr genaues Studium war jedoch bisher nur an wenigen, sich rasch entwickelnden Objekten möglich. Die Adaptation gehört zu den wichtigsten Evolutionsfaktoren und ist für die Erhaltung des Lebens von besonderer Bedeutung (sog. »epigenetische Faktoren« nach Waddington 1959). Allerdings ist die »Anpassung« kein aktiver Vorgang, wie noch von Lamarck angenommen wurde. Die Populationen haben ja keinen Einfluß darauf, in welcher Weise die Ausmerzungen ungeeigneter Individuen bei gleichzeitiger Förderung der besser »angepaßten« stattfindet. Die Anlagen des besser angepaßt Seins müssen schon vorher im Genom durch Mutation ausgebildet worden sein.

Die Art und Weise, wie das Wirt-Parasit-Verhältnis durch Einschalten eines ungewohnten Wirtes beeinflußt wird, kann in vielen Fällen zur Erkennung von Ökotypen bei *Trichogrammen* benutzt werden. Wir beschränken uns hier auf die

Betrachtung des Verhältnisses nach dem Übergang auf den Wirt *Cimex lectularius* (Blutnahrung vom Meerschweinchen). Die *Cimex*-Herkünfte einiger Ökotypen reagieren nach einer einmaligen Passage durch *Cimex* ausgesprochen negativ gegenüber *Ephestia*, so daß die Äste der Parasitierungskurven wesentlich verkürzt oder sogar zu einer waagerechten Linie reduziert werden, z. B. bei *T. fasciatum*, *T. pallida* (Moldavia), *T. embryophagum (cacoeeciae)* Berlin und *T. embryophagum* (thelytok) Freiburg. Andere Formen lassen sich durch eine solche Übertragung auf *Cimex* nur geringfügig beeinflussen, z. B. *T. embryophagum (cacoeeciae)* Leningrad und *T. minutum* Riverside, Bakersfield. Bei Herkünften aus anderen Wirten werden ähnliche Beziehungen festgestellt. *T. semblidis*, wenn aus *Sialis*-Eiern gezüchtet, geht verhältnismäßig zögernd an *Ephestia* (vgl. Abb. 4e), während an *Ephestia* gewöhnte Stämme der gleichen Art eine völlig andere Aktivitätskurve zeigen (Abb. 4d). Ökotypen von *T. embryophagum* aus dem Forst verhalten sich gegenüber *Ephestia*-Eiern vielfach negativ. Besonders stark war die Abneigung eines Stammes aus *Thaumatopoea pityocampa*, bei dem sämtliche Testweibchen *Ephestia*-Eier fast völlig ablehnten. Aus *Bupalus piniarius* geschlüpfte Ökotypen (München und Freiburg i. B.) parasitierten Mehlmotteneier zunächst nur schwach, adaptierten sich aber nach einer größeren Generationenzahl (Abb. 5d, e). Weitere Einzelheiten über das Verhalten der Ökotypen verschiedener *Trichogramma*-Arten werden im Abschnitt D (S. 29) mitgeteilt.

### 5. Thelytokie und Kreuzbarkeit der Ökotypen

Die meisten *Trichogramma*-Arten sind arrhenotok bisexuell. In der Regel entstehen als Nachkommen befruchteter Weibchen zwei Drittel Weibchen und ein Drittel Männchen. Durch günstige Ernährungsverhältnisse in großen Wirtseiern kann sich das Geschlechterverhältnis phänotypisch weiter zugunsten der Weibchen verschieben, so daß bis zu 80—90% Weibchen entstehen (z. B. bei *T. embryophagum* aus *Dendrolimus* oder *Thaumatopoea*). Es ist eine Eigentümlichkeit mehrerer *Trichogramma*-Arten, Ökotypen mit ausschließlich thelytoker Fortpflanzungsweise entwickelt zu haben. Die thelytoke Parthenogenese ist nicht für eine bestimmte Art charakteristisch, sondern nur für die ökologische Form (Telenga 1959). Die Fortpflanzung ist dann uniparental aber immer noch bisexuell, da hin und wieder einmal vereinzelt Männchen auftreten können (Spanandrie). Die Morphologie dieser Männchen ist leider nur ungenügend bekannt. Die Thelytokie kann durch Umweltfaktoren ausgelöst werden. Experimente zur künstlichen Erzeugung solcher Formen sind bei *Trichogramma* noch nicht gelungen. Marchal (1936) erzielte zufällig einen thelytoken Stamm von *Trichogramma semblidis* nach der 3. Generation an *Ephestia* (Ursprung *Sialis*), aber nur bei einem Bruchteil der Population, die sonst unter völlig gleichen Bedingungen gehalten wurde. In eigenen Versuchen entstand nach etwa 50 Generationen an *Ephestia* unter Massenzuchtverhältnissen die uniparentale Form von *T. embryophagum* und verdrängte die biparentalen Ausgangsformen (Ursprung *Bupalus*). Thelytoke Ökotypen sind auch bekannt bei *T. fasciatum* (= *brasiliense* Ashmead). Sie wurden noch nicht gefunden bei den übrigen Arten, insbesondere nicht bei *T. evanescens* und *T. minutum*.

Telenga (1959) hat festgestellt, daß es eine große Anzahl geographischer Formen der gleichen *Trichogramma*-Art gibt, die sich nicht miteinander kreuzen. In seinen Untersuchungen kreuzten sich Formen von *T. evanescens*, die im Abstand von 200 bis 300 km gefangen worden waren, nicht mehr miteinander. Nach 8—12 Monaten Aufenthalt unter den gleichen Bedingungen wurden von ihm Paarungen beobachtet. Leider fehlen Angaben darüber, ob diese Paarungen zu fruchtbaren Kreuzungen

fürten. Mischt man nämlich verschiedene *Trichogramma*-Arten miteinander, so finden auch Paarungen statt, die Nachkommen der Weibchen sind aber stets Männchen von der Spezies der Weibchen der Elterntiere. Harland und Atteck (1933) weisen auf die Schwierigkeiten hin, mehrere biologische Rassen von *T. minutum* zu kreuzen, was ihnen nur in einem Fall gelang, wobei eine Neukombination der Wirtepräferenz erzielt wurde. In eigenen Versuchen mit *T. minutum* und *T. semblidis* erwiesen sich die beiden kalifornischen Ökotypen Avocado strain Riverside und Cotton strain Bakersfield von *T. minutum* als kreuzbar. Es war aber nicht möglich, die beiden amerikanischen Formen mit der russischen Form *T. minutum (pallida)* aus Moldavia zu kreuzen. Ebenso versagte ein Kreuzungsversuch zwischen den zwei *T. semblidis*-Ökotypen aus Berlin und Leningrad. In allen diesen Versuchen war das Wirte- und Temperaturmilieu zumindest über 10 Generationen gleich gewesen (*Sitotroga*- oder *Ephestia*-Eier).

## 6. Wirtekreis

Die Zahl der möglichen *Trichogramma*-Wirte liegt bei allen Arten außerordentlich hoch. Es kommen für jede einzelne *Trichogramma*-Art über 200 verschiedene Eitypen aus den Ordnungen der *Lepidoptera*, *Diptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera* und *Neuroptera* in Betracht (Muesebeck, Krombein and Townes 1951, Fulmek 1955). Alle Arten parasitieren irgendwie an Eiern von *Barathra brassicae*, *Agrotis centigrum*, *Agrotis segetum*, *Scotogramma trifolii*, *Caradrina ambigua*, überhaupt an Noctuiden, *Pieris rapae*, *Carpocapsa pomonella*, *Cacoecia rosana*, *Arctia caja*, *Phalera bucephala*, *Amphidasia betularia* und anderen Geometriden, ferner an *Gnorimoschema operculella*, *Ephestia kühniella*, *Sitotroga cerealella*, *Galleria mellonella* und *Cimex lectularius*. Die Wirtepräferenzen sind nicht so sehr artbedingt als vielmehr umweltbedingt. Eine sichere Unterscheidung der *Trichogramma*-Arten nach ihren Wirten ist daher wegen der wenig entwickelten Wirtsspezifität nicht möglich. Jedoch sind viele *Trichogramma*-Ökotypen in der Natur, wenn sie sich in bestimmten Biozönosen eingelebt haben, praktisch oligo- wenn nicht sogar monophag. Einige wenige Arten haben eine begrenzte artkonstante Spezifität gegenüber sehr wenigen Wirten erlangt, die so weit gehen kann, daß solche »Testwirte« als Brutgelegenheit für andere *Trichogramma*-Arten zunächst aus physiologischen Gründen ausscheiden. Am bekanntesten sind als Testwirte *Sialis flavilaterata* (nur durch *T. semblidis* parasitierbar) und *Pieris brassicae* (nur durch *T. evanescens* und bestimmte thelytoke Rassen von *T. embryophagum* parasitierbar, Quednau 1956, 1957). Eine Wirtepräferenz von *Trichogramma* wurde früher angezweifelt (z. B. Hase 1925 u. a.) und die Schlupfwespe als »pantophag« bezeichnet. Durch Vereinfachung und Verfeinerung der Fruchtbarkeitsanalysen wurde bald offensichtlich, daß die *Trichogramma*-Wirte als Brutgelegenheiten verschiedene Qualität haben und daß man im Ökosystem »Vorzugswirte« und »gelegentliche Wirte« unterscheiden muß (Quednau 1955).

Die Beeinflussung der Wirtswahl gelingt bei *Trichogramma* verhältnismäßig leicht, wie schon im Abschnitt über Adaptationen ausgeführt wurde. Die Parasiten greifen mangels geeigneter Brutgelegenheiten praktisch alle Körper an, die irgendwie sphärische Gestalt haben, eine bestimmte Größe nicht überschreiten und deren Oberfläche keine abschreckenden Stoffe enthält. Im Zuge der Adaptation über eine größere Zahl von Generationen und durch Gruppeneffekte werden jedoch viele Barrieren physiologischer Art mehr oder weniger leicht überwunden. Auf Grund dieser Tatsachen gelingt auch die Massenzucht dieser Entomophagen an Wirten, die sie in der Natur niemals antreffen würden. Der taktile Sinn ist bei den *Trichogrammen* ausgezeichnet

entwickelt, der chemische nur für bestimmte Reizqualitäten. Letzterer spielt bei der eigentlichen Wahrnehmung der Wirte eine untergeordnete Rolle. Auch ist er meist mit taktilem Sinn gekoppelt (Kontaktgeruch). Der optische Sinn hat nur Steuerungsfunktionen. Die Wirtseier müssen frisch abgelegt sein, da ein zu weit entwickelter Embryo von den Schlupfwespen oft nicht abgetötet wird. Dagegen können tote oder unbefruchtete Eier als *Trichogramma*-Wirt vollkommen geeignet sein, solange nur die Eiinhaltstoffe in flüssiger Form vorliegen. Große Wirtseier werden in Gegenwart kleinerer bevorzugt angegriffen, jedoch nur bei eindeutig sphärischer Gestalt und Abwesenheit bestimmter Oberflächenstoffe, oftmals auch nur bei Helligkeit. Der Schlüsselreiz für das Anstechen wird von der sphärischen Krümmung der Eischale gebildet. Die mechanische Beschaffenheit der äußeren Eihülle spielt eine große Rolle. An hartschaligen, großen Eiern erschöpfen sich die *Trichogrammen* rasch, so daß die Fruchtbarkeit an diesen Wirten geringer bleibt als an kleineren, dünnchaligen Eiern. Erstaunlich ist das Vermögen der Parasiten, in kleine Wirte nur 1 Ei, in große aber mehrere zugleich bei einem Legeakt abzulegen. Die Zahl der in der Natur aus Eiern von *Dendrolimus* schlüpfenden *Trichogramma embryophagum* kann ungefähr 33 betragen (Ryvkin 1959). Ein Übrigbleiben von Nahrungsstoffen im Wirt bedeutet für den Parasiten meist den Tod oder die Entstehung abnormer Individuen (Physogastrie). Letztere sind unfähig, aus der Eischale des Wirtes zu schlüpfen oder bleiben im Schlupfloch hängen. Die Überbelegung von kleineren Eiern wird meist durch Duftmarken, welche die *Trichogramma*-Weibchen hinterlassen, verhindert, kommt sie trotzdem vor, so entstehen überwiegend Männchen von reduziertem Wuchs (runts, walkers, avortons, Zwergmännchen) und mit Stummelflügeln (Salt 1936). Der ideale *Trichogramma*-Wirt hat eine Schalendicke von nicht über  $5 \mu$  und einen Durchmesser von etwa  $0,5 \text{ mm}$ . Diesen Eityp verkörpern am besten die Noctuiden, die als die ursprünglichen Wirte aller *Trichogrammen* anzusehen sind. Aus großen Wirten schlüpfen meist größere Individuen des Parasiten mit verhältnismäßig längerem Legebohrer und erhöhter Fruchtbarkeit (Flanders 1935). Solche Riesen sind zum Anstechen hartschaliger Eier besonders prädestiniert, verschmähen aber auch kleine Wirte nicht, deren Ausmaße oft erheblich unter der Körpergröße des Parasiten liegen.

Der Parasitierungserfolg einer *Trichogramma*-Spezies in der Biozönose hängt nicht allein vom Wirt-Parasit-Verhältnis ab, sondern sehr wesentlich von der Temperatur, der Gradation und Sukzession der in Frage kommenden Wirtespezies und der günstigen Auswirkung dieser Faktoren auf Vermehrung und Ausbreitung der Parasiten (Raum-Massen-Verhältnis). Die massenhafte Entstehung von *Trichogramma*-Schlupfwespen aus geeigneten Reservoiren und das zeitliche Zusammentreffen (Koinzidenz) mit neu einsetzenden Eiablagen irgendwelcher als Wirte geeigneter Schädlinge, bedingt durch günstige Witterungseinflüsse, ist die Ursache für die in manchen Jahren im Freiland zu beobachtende vernichtende Wirkung der *Trichogrammen* (natürliche Regelung, bis zu 98% Parasitierung). Wie reichhaltig eine ökologische Sukzession von Wirten sein kann, hat Klomp (1953) am Beispiel der im Forst vorkommenden *T. embryophagum* geschildert. Der Parasit erzeugt in Holland in einem Jahr mindestens 5 Generationen in nachfolgenden Wirtseiern: *Panolis* oder *Acantholyda* (1 oder 2 Generationen), *Bupalus*, *Semiothisa* oder *Eliopa* (2 oder 3 Generationen), und *Acantholyda* oder *Larentia* (2 Generationen). Die in Deutschland im Kohlfeld auftretende *T. evanescens* benötigt im allgemeinen zwei Wirte, um sich in mindestens 5 Generationen jährlich erfolgreich fortzupflanzen. Die Sukzession verläuft wie folgt: *Barathra* (2 oder 3 Generationen), *Pieris* (1 oder 2 Generationen), *Barathra* (1 oder 2 Generationen). In günstigen Jahren ist die Parasitierung an *Barathra* zunächst gering, bedingt durch die Verluste der überwintrenden Generation. Bei zunehmendem Eulenflug und Ansteigen

der Eiablageziffern des Schmetterlings kommt es bis Ende Juli zu einer Gradation des Parasiten, bei der die Parasitierung der Euleneier über 90% betragen kann. Im August ist dann vielfach ein Massenflug des Kohlweißlings bei gleichzeitigem Abklingen der Eulenspopulation zu beobachten (Abb. 6).

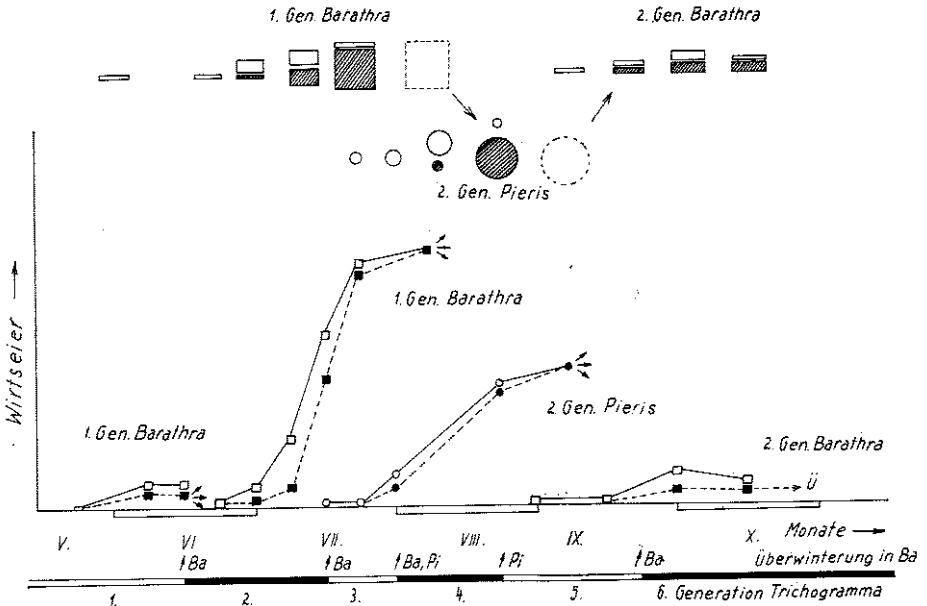


Abb. 6. Diagramm zur Gradation von *Trichogramma* im 2 Wirt-System (*T. evanescens* im Kohlfeld). Eckige Flächen: *Barathra*, runde Flächen: *Pieris*. Schraffierte Flächen: parasitiert.  
 —■— Eiablagen von *Barathra* —●— Eiablagen von *Pieris*  
 - - - □ - - - davon parasitiert - - - ○ - - - davon parasitiert

Da sich bereits größere Mengen von *Trichogrammen* in der Biozönose befinden, werden die *Pieris*-Eier von der Parasitierungswelle mit erfaßt, obgleich sie nicht zu den bevorzugten Wirten gehören. Eine weitere Gradation des Parasiten an *Pieris* führt dann oft zu einer 96%igen Vernichtung der Eier dieses Schädling. Im Spätsommer und Herbst treten dann wieder Eulen auf, deren Eier von den noch verbleibenden *Trichogrammen* heimgesucht werden. Die herbstlichen Eiablagen der Eulen bilden den Ausgangspunkt für die überwinternde Generation des Parasiten. In ungünstigen Jahren wird dagegen durch Kühle und Trockenheit die Entstehung eines Reservoirs der Parasiten in Euleneiern verzögert oder verhindert. Dadurch entgehen später die Kohlweißlinge der *Trichogrammmierung*. Durch den Zusammenbruch der Parasitenpopulation kann ein Anschluß an die noch im Herbst auftretenden Eulen nicht gefunden werden, so daß die *Trichogrammen* in solchen Fällen aussterben, falls keine erneute Zuwanderung von Parasiten aus anderen Gebieten erfolgt. Es ist zu bemerken, daß die Rolle von *Trichogramma* bei einer Massentwicklung dieses Parasiten verhältnismäßig passiv bleibt, da er sich wie ein Stäubemittel nach den Gesetzen des Zufalls über die mit Wirten besetzten Flächen verteilt (Pollenprinzip). Besondere Mechanismen der Wirtsfindung treten unter solchen Umständen überhaupt nicht mehr



in Erscheinung. Das ist auch der Grund, weswegen bei einer »inundativen« Freilassung von *Trichogramma* so überaus große Mengen von Parasiten benötigt werden. Das Verfahren hat überhaupt nur dann einen Sinn, wenn sehr starke Eiablagen des Schädlings beobachtet werden. Anderenfalls gehen die meisten Parasiten zugrunde, bevor sie ihre Eier ablegen konnten. Nach erfolgter Anreicherung der Biozönose mit *Trichogramma* liegen die Verhältnisse wesentlich günstiger. Die vom Parasiten zurückzulegenden Wege sind dann kürzer und die Wahrscheinlichkeit für das Auffinden frischer Eigelege, die sich oft unmittelbar neben dem parasitierten befinden, ist größer. Es besteht jedoch immer die Gefahr, daß die Gradation des Schädlings vorzeitig zum Stillstand kommt.

Die Wichtigkeit der Reservoirbildung für die Einstellung des biologischen Gleichgewichtes lehrt auch folgendes Beispiel aus Hawaii (nach freundlicher Mitteilung von Dr. A. D. Hinckley). Nach Einführung von *T. semifumatum* (Perk.) wurde dieser Nützlichling bald zu einer potentiellen Gefahr für die Kaktusmotte *Castoblastis cactorum*, deren Eityp einen gelegentlichen Wirt für *Trichogramma* darstellt. Diese Eier werden aber nur dann in stärkerem Maße parasitiert, wenn kurz zuvor ein starkes Auftreten von Eulen auf den umgebenden Grasflächen zu beobachten war. Die Euleneier dienen (als Vorzugswirte) als Reservoir für *Trichogramma*. — Die thelytoke Ökotype »*cacoeciae*« der Art *T. embryophagum* hat in vielen Gegenden Europas als einzigen Wirt den Wickler *Cacoecia rosana*. Der Parasit wird durch einen Diapausemechanismus in seiner Biozönose vor dem Aussterben geschützt. Er hat nur 2 Generationen im Jahr. Dieser Zyklus ist jedoch fakultativ, denn sobald die Weibchen des Parasiten andere Wirte finden, sind sie imstande, sich normal mit mehreren Generationen im Jahr fortzupflanzen. Eine echte Diapause hat auch die biparentale *T. embryophagum* im Wirt *Acantholyda*, allerdings nur ein Teil der in diesem Wirt vorhandenen Population, der bisweilen erst im nächsten Jahr zum Schlüpfen kommt (Scheidter 1926). Hierdurch ist die Erhaltung der Art vortrefflich gesichert. Zu erwähnen ist noch, daß nicht alle Wirte von *Trichogramma* für die Überwinterung des Parasiten in gleicher Weise geeignet sind. Die günstigsten Bedingungen bieten hier wiederum die Eier von Eulen, während z. B. in *Arctia caja* die Parasiten auf dem Präpuppenstadium zugrunde gehen, wenn sie in diesem Wirt überwintert werden.

## 7. Geographische Verbreitung

Obgleich die Gattung *Trichogramma* kosmopolitisch verbreitet ist, treten die einzelnen Arten nur in ganz bestimmten Teilen der Erde auf. In manchen Fällen wird dieses Bild durch künstliche Ansiedelungen von *Trichogramma* getrübt, jedoch sind Einbürgerungen nicht heimischer *Trichogramma*-Arten in fremden Gebieten bisher nur selten geglückt. Es lassen sich 4 große Verbreitungsgebiete unterscheiden (Tafel IV). Die Europäische Verbreitungszone, die auch Teile Nordafrikas und Westasiens einschließt, enthält die Arten *T. semblidis*, *T. evanescens*, *T. embryophagum* und *T. minutum* (*pallida*). Die zweite oder Amerikanische Verbreitungszone enthält als typische Elemente die Arten *T. fasciatum*, *T. retorridum*, *T. semifumatum* und *T. minutum*, dazu aber auch *T. semblidis*. Über die *Trichogrammen* des ostasiatischen Raumes wissen wir noch wenig. Die bekannteste Form ist *T. japonicum*. Schließlich wäre noch zu unterscheiden das Südasiatich-Australische Verbreitungsgebiet. Die Arten sind noch nicht alle erforscht, am bekanntesten ist *T. australicum*. Es ist zu prüfen, ob die Gattung *Trichogramma* auf dem afrikanischen Kontinent überhaupt heimisch ist (Äthiopische Region) und ob sie nicht durch die nahe verwandte Gattung *Trichogrammatoidea* (mit gegliederten Fühlergeißeln der Männchen) vertreten wird. Sicher

ist, daß *T. fasciatum*, *T. retorridum* und *T. semifumatum* sowie *T. japonicum* und *T. australicum* in Europa nicht vorkommen. Ebenso scheint *T. embryophagum* im nordamerikanischen Raum nicht ansässig zu sein und wird dort, offenbar auch im Forst, von *T. minutum* vertreten. Die von Howard und Fiske (1911) versuchte Importierung der »*cacoeciae*«-Rasse von *T. embryophagum* von Frankreich nach USA hat offenbar nicht zur Einbürgerung geführt. *T. semblidis* und *T. minutum* sind sowohl auf dem nordamerikanischen wie auf dem europäischen Kontinent vertreten (vgl. Girault 1911). Dagegen fehlt *T. evanescens* vollkommen in der neuen Welt. *T. japonicum* und *T. australicum* sind typische Arten ihres Verbreitungsgebietes.

### 8. Ökologische Nischen

Die einzelnen *Trichogramma*-Arten neigen zu einer gewissen Bevorzugung bestimmter ökologischer Nischen, ohne daß diese Bindung jedoch starr zu sein braucht. Man kann die *Trichogramma* einteilen in Moorformen, Feldformen und Baumformen (Flanders 1937). Diese Einteilung deckt sich in der Regel mit den Farbmerkmalen der bei 30°C gezüchteten *Trichogramma*-Weibchen. Die Baumformen sind in der Regel bei 30°C gelb, die Moorformen niemals. Die Feldformen gehören dem gelb-gebänderten Typ (bei 30°C) an. Die »habitat selection« unterliegt einer größeren Freizügigkeit. Vor allem bei der Überschneidung von Lebensräumen, auch bei Freilassungsexperimenten können gelbe Formen Feldareale besiedeln und dunkle Formen in Baumkronen heimisch werden. Vielfach entwickeln solche Stämme später Ökotypen von besonderer Eigenart. Aus Astrachan ist eine Population von *T. evanescens* bekannt, die sich an andere Wirte angepaßt hat und das Leben im Baum bevorzugt (Ščepetilnikova, Prager Konferenz 1958). In Kalifornien lebt eine Ökotype der gelben Art *T. minutum* in Baumwollfeldern an *Heliothis obsoleta*. Auch wandert *T. evanescens* bisweilen in feuchte Biotope ein und ähnelt dann im Verhalten sehr *T. semblidis* und *T. japonicum* (z. B. an Eiern von *Chilo*). Dagegen tritt *T. evanescens* in Mitteleuropa im Moor nicht auf. Andererseits können die schwarzbraune *T. semblidis* und die gelbe *T. embryophagum* (*cacoeciae*-Rasse) in günstigen Jahren ins Kohlfeld einwandern (Wirt: *Barathra brassicae*). Die biparentale *T. embryophagum* scheint dagegen ausschließlich auf Kiefernwälder beschränkt zu bleiben und nur dort die ihr zusagende ökologische Nische zu finden.

### C. Nomenklaturprobleme

Das Problem der richtigen Benennung der einzelnen *Trichogramma*-Arten erwies sich als nicht weniger schwierig als die Entwirrung der biologischen Komplexe. Es ist der großen Hilfsbereitschaft vieler Wissenschaftler, besonders in den Vereinigten Staaten von Nordamerika zu danken, daß Verf. die Möglichkeit hatte, seine Literatur- und Materialkenntnis so zu erweitern, daß in dem seit 50 Jahren bestehenden Gewirr von *Trichogramma*-Namen langsam Ordnung entsteht. Die meisten Typen sind verloren, vieles aus Beschreibungen dient mehr als Hilfsmittel zur Interpolation. Als sicherer Weg erwies sich immer wieder das eingehende biologische Studium des lebenden Materials oder die Überprüfung wirklich einwandfreier Präparate. Ein wesentlicher Fortschritt besteht schon darin, daß es gelang, die unterschiedliche Handhabung der Namen in der Literatur auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen um zu unterscheiden, was neu und was identisch ist. Um die Vervollkommnung der *Trichogramma*-Nomenklatur haben sich in neuerer Zeit besonders Ferrière (1947), Flanders (1938), Flanders und Quednau (1960) und Telenga (1959) bemüht.

Nachdem als Typus der Gattung *T. evanescens* Westwood 1833 festgesetzt worden war, wurden zunächst *T. minutum* Riley 1871 in den USA und *T. semblidis* (Aurivillius 1897) in Europa beschrieben. Die bereits 1838 erfolgte Beschreibung der gelben Forstform *T. embryophagum* durch Hartig geriet frühzeitig in Vergessenheit. Die Selbständigkeit dieser Arten sollte erst Jahrzehnte später allgemein anerkannt werden. Das Unglück wollte es, daß Riley für die Beschreibung seiner *T. minutum* die auf dem Feld gesammelten dunkelen Phänotypen dieser sonst in der Wärme gelben Art zugrunde legte und kurz darauf eine Beschreibung der gelben Phänotypen der gleichen Art unter dem Namen *T. pretiosum* veröffentlichte. Erst Girault (1906) erkannte den Zusammenhang zwischen Farbwechsel und Temperatur. Tatsächlich existierten aber in den USA zumindest 2 verschiedene *Trichogramma*-Arten (Peterson 1930, Flanders 1935), eine dunkle »Feldform« und eine gelbe (in der Kälte dunkle) »Baumform«. Die Benennung dieser beiden Arten wechselte dann fortwährend, indem die einen Autoren die dunkle Form als *T. minutum*, die gelbe Art aber als *T. pretiosum* oder doch als *T. minutum* (yellow race) auffaßten.\*) Da die Riley'schen Typen verlorengegangen waren und eine Präokkupation des Namens *pretiosum* unter gleichzeitiger Neubenennung der dunklen Art auf Schwierigkeiten stieß, entschied man sich zunächst dahin, die beiden Arten und weitere später entdeckte Formen als verschiedene Rassen (gelbe, graue dunkle) der Art *T. minutum* zu bezeichnen. Die Rassen wurden erstmalig von Flanders (1930) auch nach der Länge der Entwicklungszyklen unterschieden. Des weiteren wurde in den USA die biometrische Methode zur Unterscheidung von Rassen bei *Trichogramma* weiter ausgebaut (Lund 1934, 1938, Bowen 1936). Im allgemeinen zweifelte man damals noch die artenmäßige Verschiedenheit von *T. minutum* gegenüber *T. evanescens* an, so daß die amerikanischen *Trichogrammen* vielfach als *T. evanescens* geführt wurden. Als dann später die Auffassung von der Einheitlichkeit der amerikanischen Formen als Spezies nicht mehr zu halten war, entschloß man sich, als vorläufige Lösung die europäischen Artnamen für die amerikanischen Arten zu übernehmen, und zwar wurde nun die gelbe Art als *T. embryophagum*, die graubraune Art als *T. evanescens* und eine inzwischen festgestellte schwarze Art als *T. semblidis* bezeichnet (Flanders 1938). Inzwischen waren unabhängig von dieser Entwicklung weitere *Trichogramma*-Arten von Ashmead (*T. japonicum*, *T. brasiliense*), von Girault (*T. retorrimum*, *T. australicum*, *T. euprocitidis*) und von Perkins (*T. fasciatum*, *T. luteum*, *T. semifumatum*) beschrieben worden. Ihre Identität war bis auf wenige Ausnahmen nicht sicher feststellbar. Im Jahre 1934 wurden von Eidmann die ersten gesicherten Befunde über morphologische Merkmale bei 2 verschiedenen *Trichogramma*-Arten an den Fühlerkeulen der Männchen und dem Vorderflügelrand veröffentlicht. Die Abbildungen tragen die Unterschrift »*T. minutum*« und »*T. evanescens*«. »*T. minutum*«, eine Feldform war aus den USA nach Pommern importiert worden, um in einer Großaktion im Forst zur Unterstützung der einheimischen Forstform »*T. evanescens*« eingesetzt zu werden. Diese Aktion schlug unter anderem wegen der mangelnden Anpassung der *T. minutum* fehl. Auf Grund der Abbildungen wird aber klar, daß *T. minutum* die heutige *T. fasciatum* (Perkins), und *T. evanescens* die heutige *T. embryophagum* (Hartig) war.

Nach Auffindung einer Reihe deutlicher morphologischer und physiologischer Unterschiede (Quednau 1956) ergibt sich, daß die Namen *T. embryophagum* und *T. evanescens* für die früher in den USA als *T. minutum* bezeichneten *Trichogrammen* keine

\*) Aus diesem Grunde sind in den vor dieser Arbeit veröffentlichten Publikationen von Quednau die Namen *T. minutum* Riley und *T. pretiosum* Riley für die dunkle amerikanische Art *T. fasciatum* (Perkins) verwendet worden.

Gültigkeit haben. Verf. ist in Übereinstimmung mit Prof. S. E. Flanders zu der Auffassung gelangt, daß die amerikanische gelbe Baumform weiterhin als *T. minutum* Riley zu führen ist. Für die graubraune Feldform (grey race of *T. minutum*) aus den Südstaaten der USA, welche auch zur Bekämpfung von *Diatraea saccharalis* im Zuckerrohr eingesetzt wird, soll zukünftig der Name *T. fasciatum* (Perkins) stehen. Perkins hatte diese Art ursprünglich aus Mexiko aus dem gleichen Habitat beschrieben. Nachdem die Girault'sche Beschreibung von *T. retorrimum* eindeutig ist, kann eine weitere dunkle, bei 30°C gelb gebänderte Feldform aus Kalifornien und Hawaii als *T. semifumatum* (Perkins) anerkannt werden. Sie war vorher als *T. minutum* dark race of Mexico bezeichnet worden. Von den beiden Arten Ashmeads erweist sich *T. japonicum* als gute Art, während *T. brasiliense* offenbar eine thelytoke Rasse von *T. fasciatum* darstellt. Von weiteren Arten Giraults ist *T. australicum* eindeutig, *T. euproctidis* jedoch synonym zu *T. minutum* Riley. Die Arten *T. flavum* und *T. helocharae* von Perkins sind sehr schwer zu beziehen. Vermutlich sind sie ebenfalls mit *T. minutum* Riley identisch, aber die Beschreibungen sind zu kurz und unvollständig um diesen Schluß zu rechtfertigen.

In Europa wurde 1915 durch Wolff *T. embryophagum*, die Art des Kiefernwaldes, unter dem Namen *T. piniperdae* Wolff neu beschrieben. Die Identität der beiden Arten steht außer Zweifel, der letztere Name wird synonym. Später hat Marchal (1936) in seiner sehr bemerkenswerten Monographie über die Trichogrammen die thelytoke Rasse der Art *T. embryophagum* ausführlich beschrieben, die er *T. cacoecciae* Marchal nennt. Es fehlen jedoch Daten über die Entwicklungsdauer bei 30°C und die Morphologie der spanandrisch auftretenden Männchen. Bei Marchal wird übrigens *T. semblidis* noch nicht als selbständige Art aufgefaßt. Diesen Schritt erwägt erst Salt (1939) in seiner mustergültig durchgeführten Analyse des Eiparasiten der Schlammfliege.

Die etwas abweichend gehandhabte Verwendung von Artnamen der Gattung *Trichogramma* in der russischen Literatur muß noch erörtert werden, um die Orientierung über die Identität der einzelnen Formen zu erleichtern. *T. evanescens* wird von fast allen Autoren als die dunkle Form der Feldes aufgefaßt, von mehreren allerdings unter Einbeziehung von *T. semblidis*. Mokrezecki und Bragina (1916) bezeichnen die Feldform noch allgemein als *T. semblidis* und unterscheiden eine gelbe thelytok parthenogenetische Art als *T. fasciatum*. Ferrière hat (1947 i. l.) mit Recht darauf hingewiesen, daß mit dieser Bezeichnung die amerikanische *T. fasciatum* (Perkins) nicht gemeint ist. Es handelt sich vielmehr um eine thelytoke Rasse von *T. embryophagum*. Schreiner (1907) beschreibt aus Rußland eine hellbräunlich gelbe, bisexuelle Art aus Eiern von *Carpocapsa pomonella*. Diese Form wird in der Literatur auch als *T. carpocapsae* Schreiner oder als *T. carpocapsae* Ashmead geführt. Nach Überprüfung toten Materials der Schreiner'schen Form aus Leningrad (im US National Museum, Washington D. C.) handelt es sich wahrscheinlich um eine *T. evanescens*, die in Baumkronen auftrat (vgl. S. 26). *T. evanescens* hat in Rußland noch zwei Synonyme (nach Telenga 1959), *T. barathrae* Scriptschinsky und *T. turkestanika* Meyer.

Die gelben Trichogrammen werden von den Russen wie folgt unterschieden: Telenga (1958) und Ščepetilnikova nennen zwei Arten, eine uniparentale (thelytoke) *T. embryophagum* (entspricht der multivoltinen thelytoken Rasse »*cacoecciae* von *T. embryophagum*) und eine zweite Art, die *T. cacoecciae* genannt wird. Letztere ist ziemlich komplex. Man unterscheidet drei biologische Rassen: 1. *T. cacoecciae*

*cacoeciae* (entspricht der bivoltinen thelytoken Rasse »*cacoeciae*« von *T. embryophagum*), thelytok, 2. *T. cacoeciae pallida* (entspricht *T. minutum* Riley), arrhenotok, 3. *T. cacoeciae pini* (entspricht der biparentalen und arrhenotoken *T. embryophagum* des Kiefernwaldes), arrhenotok. Diese Benennung erscheint wenig zweckmäßig, zumal die Art *T. pallida* nach eigenen Untersuchungen sowohl morphologisch als auch auf Grund des kurzen Entwicklungszyklus von *T. embryophagum* deutlich verschieden ist. Überdies hat Ryvkin (1959) im Gegensatz zu Telenga *T. embryophagum* eindeutig als die biparentale gelbe Art des Kiefernwaldes charakterisiert, deren Männchen die typischen kurzhaarigen Fühlerkeulen aufweisen. Es liegt auch kein Grund vor, die beiden thelytoken Ökotypen von *T. embryophagum* auf verschiedene Arten zu verteilen, zumal die morphologischen Merkmale der spanandrischen Männchen nicht bekannt sind. Die Entwicklungsdauer beträgt bei den von mir untersuchten thelytoken *T. embryophagum*-Ökotypen aus Rußland stets 8 Tage und 7 Stunden bei 30°C (*embryophagum* Moldavia und *cacoeciae* Leningrad), was zugunsten einer Zugehörigkeit zu *T. embryophagum* spricht, wenn nicht spätere Untersuchungen eine andere Auffassung stützen sollten. Ferner ist bekannt, daß die russische »*T. cacoeciae pallida*« zumindest als Art mit *T. minutum* Riley identisch ist. In eigenen Untersuchungen über die sog. *T. pallida* Moldavia wurden Entwicklungszyklus und Parasitierungsrhythmus sowie die morphologischen Merkmale in Übereinstimmung mit den Merkmalen der amerikanischen *T. minutum* Riley gefunden. Deshalb wäre es besser, »*T. pallida*« unter dem Namen *T. minutum* aus dem *cacoeciae-embryophagum*-Komplex zu lösen. Die russische *T. minutum* kann allenfalls als eigener Ökotyp gegenüber der amerikanischen *T. minutum* betrachtet werden, so geringfügig sind die Unterschiede.

## D. Besprechung der einzelnen *Trichogramma*-Arten

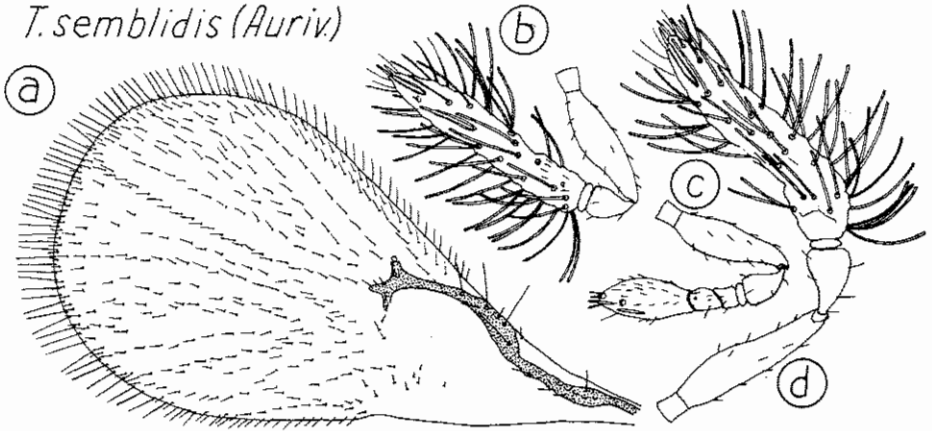
### 1. *Trichogramma semblidis* (Aurivillius 1897)

(Abb. 7 a-d, Tafel II, 5 u. 6)

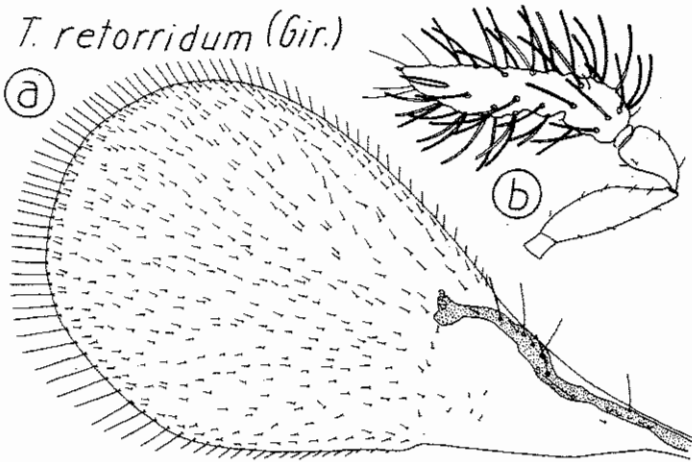
(Syn.: *Oophthora semblidis* Auriv. 1897, *T. evanescens*, *T. minutum* vieler Autoren)

Farbe beider Geschlechter bei allen Temperaturen schwarzbraun. Meist biparental und arrhenotok. Entwicklungszyklus 7 Tage bei 30°C und 80% rel. F. in *Ephestia*. Vorderflügelscheibe mit regelmäßigen Haarreihen, Rand meist langhaarig (bei allen Temperaturen). Antennen des Männchens kurz, mit kurzen Haaren. Habitat: Ufervegetation, Felder, Weingärten. Natürlicher Wirtekreis: *Sialis flavilaterata* und *S. infumata* (Testwirte), *Tabanus* sp., *Chrysops* sp., *Barathra brassicae*, *Conchylis ambiguella*, *Polychrosis botrana*, *Rhynchites auratus* (Diapause?), *Pieris rapae*. Nicht an *Pieris brassicae*. Parasitierungskurve an *Ephestia* flach und lang (für Formen aus *Ephestia*, *Galleria*, *Cimex* und *Sialis*). Sehr eindeutige Art: Dimorphismus der Männchen aus *Sialis*, flügellos mit gynäkoiden Antennen, selten geflügelt mit normalen Antennen. Aus *Arctia caja* Männchen meist geflügelt, z. T. ungeflügelt. Ökotypen aus dem Kohlfeld (Wirt: *Barathra brassicae*) sind an *Galleria mellonella* schlecht, solche aus dem Moor (Wirt: *Sialis*) besser adaptiert. Hierher gehört auch eine schwarze Ökotype »*Trichogramma evanescens*« aus Leningrad. Die Diapause des Präpuppenstadiums wird schon bei +8°C aufgehoben. In Europa und Nordamerika regelmäßig im Frühjahr (V—VI) an *Sialis* Eiern anzutreffen. Im Spätsommer und Herbst (IX—X) oft in Kohlfeldern. Überwinterung im Moor in Eiern von *Tabanus*.

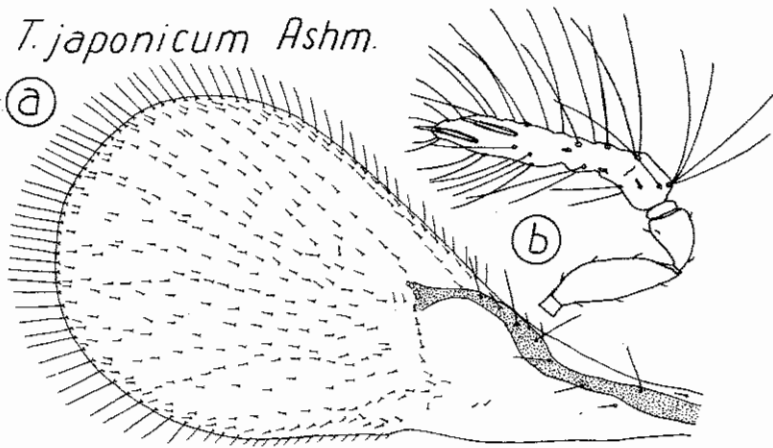
*T. semblidis* (Auriv.)



*T. retorridum* (Gir.)



*T. japonicum* Ashm.



## 2. *Trichogramma retorridum* (Girault 1911)

(Abb. 7. Tafel II, 4, Tafel III, 2)

(Syn.: *Pentarthron retorridum* Girault 1911)

Farbe wie bei voriger Art. Arrhenotok. Entwicklungszyklus und Parasitierungsrhythmus nicht bekannt. Vorderflügelscheibe mit diffuser Beborstung, Rand langhaarig. Antennen des Männchens kurz mit kurzen Haaren. Habitat: Felder. Natürlicher Wirtekreis: *Meliana albilinea*, *Papilio pergamea*, *Pieris rapae*, *Colias eurytheme*. Bisher nur aus Nordamerika bekannt. Einige Ökotypen in Luzernefeldern Südkaliforniens.

## 3. *Trichogramma japonicum* Ashmead 1904

(Abb. 7. Tafel II, 3, Tafel III, 5)

(Syn.: *Neotrichogramma acutiventre* Girault 1911, ? *T. chilonis* Ishii 1941, ? *T. jezoensis* Ishii 1941).

Farbe wie bei voriger Art. Arrhenotok. Ovipositor kräftig entwickelt, deutlich über die Hinterleibspitze hinaus verlängert. Vorderflügelscheibe mit regelmäßigen Haarreihen, Rand lang behaart. Antennen des Männchens mit langen Haaren. Habitat: Feuchte Feldregionen. Natürlicher Wirtekreis: *Schoenobius incertellus*, *S. bipunctifer*, *Chilo simplex*. Japan, China, Java. Bisher bekannte Ökotypen aus Reisfeldern.

## 4. *Trichogramma evanescens* Westwood 1833

(Abb. 8, Tafel I, 2, Tafel II, 1)

(Syn.: *T. latipennis* Haliday 1838, *T. vitripennis* Walker 1851, *T. carpocapsae* Schreiner 1907, *T. barathrae* Skriptschinsky 1928, *T. turkestanica* Meyer 1940, *T. semblidis* vieler Autoren).

Farbe der Weibchen bei 30°C gelbbraun, Thorax ockergelb, Abdomen gelbbraun, gebändert. Arrhenotok. Entwicklungszyklus 6 Tage und 6 Stunden in *Ephestia* bei 30°C und 80% rel. F. Vorderflügelansatz bei 30°C mittellang. Antennen des Männchens mit langen Haaren. Vorderflügelbasis bei Herkünften aus kühlem Milieu gedunkelt. Sehr polyvalente Art. Habitat: vorwiegend Felder, selten arboreal. Natürlicher Wirtekreis: *Barathra brassicae*, *Agrotis segetum*, *Pieris brassicae* (Testwirt!), *Plutella maculipennis*, *Carpocapsa pomonella*, *Hyphantria cunea*, *Pegomyia hyoscyami*, *Syrphus* sp. Parasitierungskurve an *Ephestia* flach und lang (für Formen aus *Ephestia*, *Galleria* und *Cimex*). Hauptsächliches Verbreitungsgebiet Europa. In Mitteleuropa in Kohlfeldern. Auch aus Ägypten (Wirt: *Chilo*) bekannt.

Abb. 7. Morphologische Unterscheidungsmerkmale von *Trichogramma*-Arten (Männchen). Oben: *T. semblidis* (Auriv.) (a) Flügel (aus *Ephestia* 27°C), (b) Fühler (aus *Galleria* 27°C), (c) Fühler des ungeflügelten Männchens (aus *Galleria* 27°C), (d) Fühler (aus *Ephestia* 27°C). — Mitte: *T. retorridum* (Girault), aus *Colias*, USA, Freiland. (a) Flügel, (b) Fühler. — Unten: *T. japonicum* Ashmead aus *Schoenobius*, China, Freiland. (a) Flügel, (b) Fühler. Vergrößerung etwa 200×.

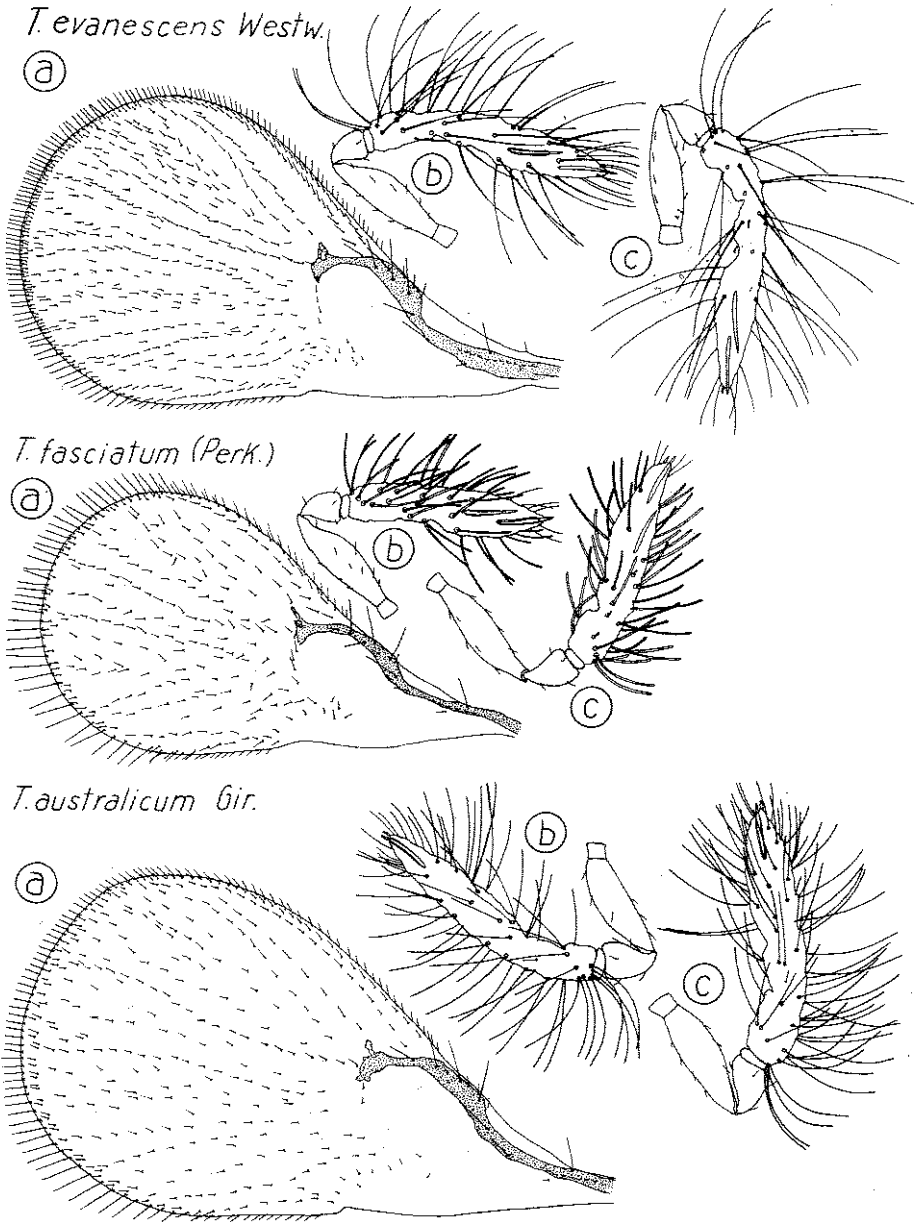


Abb. 8. Morphologische Unterscheidungsmerkmale von *Trichogramma*-Arten (Männchen). Oben: *T. evanescens* Westw. (a) Flügel (aus *Barathra* 27°C, Berliner Stamm), (b) Fühler (aus *Barathra* 27°C, Berliner Stamm), (c) Fühler (aus *Ephestia* 27°C, Moldavia-Stamm). — Mitte: *T. fasciatum* (Perkins). (a) Flügel (aus *Ephestia* 27°C), (b) Fühler (aus *Ephestia* 27°C), (c) Fühler (aus *Cimex* 27°C). — Unten: *T. australicum* Gir. (a) Flügel (aus *Proceras* 27°C), (b) Fühler (aus *Ephestia* 27°C), (c) Fühler (aus *Proceras* 27°C). Vergrößerung etwa 200×.



### 5. *Trichogramma fasciatum* (Perkins 1912)

(Abb. 8, Tafel III, 1 u. 6)

(Syn.: *Pentarthron fasciatum* Perkins 1912, *T. minutum* Riley, grey race of Louisiana Flanders 1930, *T. evanescens* Lund 1938, ? *T. brasiliense* Ashmead 1904)

Farbe der Weibchen bei 30°C gelblich grau, Thorax gelb, Abdomen graubraun, gebändert. Arrhenotok oder thelytok. Entwicklungsdauer 6 Tage und 6 Stunden in *Ephestia* bei 30°C und 80% rel. F. Vorderflügelansätze ziemlich lang. Antennen des Männchens kurz mit kurzen Haaren. Verhältnismäßig stenöke Art. Habitat: Felder. Natürlicher Wirtekreis: *Danaus menippe*, *Diatraea saccharalis* (Zuckerrohr), thelytoke Form aus *Mescinia peruella* (Baumwolle, Peru) bekannt. Herkünfte aus *Ephestia* und *Galleria* nicht an *Pieris brassicae*. Parasitierungskurve steil und kurz. Hauptsächliches Verbreitungsgebiet Nord- und Südamerika. Vermutlich auch nach Indonesien und Indien eingeführt.

### 6. *Trichogramma australicum* Girault 1912

(Abb. 8, Tafel I, 5)

Farbe der Weibchen bei 30°C überwiegend orange-gelb, Abdomen gelb, gebändert. Arrhenotok. Entwicklungsdauer 6 Tage und 6 Stunden in *Ephestia* bei 30°C und 80% rel. F. Vorderflügelansätze nicht charakteristisch. Antennen des Männchens lang mit mittellanger, sehr dichter Behaarung. Habitat: Felder. Wirte: *Proceras sacchariphagus* (Zuckerrohr), *Corcyra cephalonica*. Parasitierungskurve an *Ephestia* flach und lang (für Formen aus *Proceras*, *Ephestia* und *Cimex*). Australien, Madagaskar, Mauritius.

### 7. *Trichogramma semifumatum* (Perkins 1910)

(Abb. 8, Tafel I, 4)

(Syn.: *Pentarthron semifumatum* Perkins 1910, *T. minutum* Riley, dark race of Mexico Flanders 1930)

Farbe der Weibchen bei 30°C überwiegend orangegelb, Abdomen gelb, gebändert. Arrhenotok. Entwicklungsdauer 5 Tage und 20 Stunden in *Ephestia* bei 30°C und 80% rel. F. Flügelansätze mittellang. Antennen des Männchens mit längerer, lockerer Behaarung. Vorderflügelbasis bei Herkünften aus kühlem Milieu gedunkelt. Habitat: Felder. Natürlicher Wirtekreis: *Colias eurytheme*, *Platynota stultana* (Luzerne), *Protoparce sexta* und *P. cingulata*, *Heliothis obsoleta*, *Etiella zinckenella*, *Cactoblastis cactorum*. Nicht an *Pieris brassicae*. Parasitierungskurve an *Ephestia* flach und lang (für Formen aus *Sitotroga*, *Ephestia*, *Cimex* und *Cactoblastis*). Kalifornien, Mexico, Hawaii.

Diese Art steht *T. evanescens* sehr nahe. Sie unterscheidet sich aber vor allem durch den kürzeren Entwicklungszyklus und die andersartige Fühlerbehaarung bei den Männchen, ferner durch die Ablehnung von *Pieris brassicae*.

### 8. *Trichogramma embryophagum* (Hartig 1838)

(Abb. 9, Tafel I, 1, Tafel II, 2)

(Syn.: *Encyrtus embryophagum* Hartig 1838, *T. piniperdae* Wolff 1915, *T. evanescens* vieler Autoren, *T. cacoeciae* Marchal 1927, 1936, *T. pini* Meyer 1940, *T. cacoeciae pini* Telenga 1959, *T. embryophagum* Telenga 1959).

Farbe der Weibchen bei 30°C hell zitronengelb, Abdomen nicht dunkel pigmentiert. Geschlechterverhältnisse verschieden. Entwicklungszyklus 8 Tage und 7 Stunden in

*Ephestia* bei 30°C und 80% rel. F. Vorderflügelansätze sehr kurz (bei 30°C, sonst länger). Antennen des Männchens kurz, mit kurzer und sehr dichter Behaarung. Parasitierungskurve flach und lang.

Die arrhenotoke Nominatform ausschließlich arboreal (Kiefernwälder). Natürlicher Wirtekreis: *Dasychira pudibunda*, *Thaumtopoea pityocampa*, *Dendrolimus pini*, *Panolis griseo-variegata*, *Acantholyda nemoralis* u. A. spec. (Diapause), *Larentia* spec., *Bupalus* und andere Geometriden. Überwinterung meist in *Acantholyda*. Nicht an *Pieris brassicae*. *Galleria*-Eier werden von Formen aus *Bupalus* und *Ephestia* meist abgelehnt. Ökotypen aus *Thaumtopoea* parasitieren *Ephestia*-Eier nicht, solche aus *Bupalus* nur schwach.

Eine thelytoke (uniparentale) Rasse (= *cacoeciae* Marchal 1927) euryök, arboreal (Laubbäume und Obstgehölze), bisweilen sogar im Feld. Wirtekreis: *Cacoecia rosana* (Diapause, nur 2 Generationen jährlich) und andere Tortriciden, *Orthosia circellaris*, *Barathra brassicae*, *Euproctis chrysorrhoea*. *Galleria*-Eier werden angenommen. Herkünfte aus *Galleria* von Ökotypen aus Berlin und Moldavia auch an *Pieris brassicae*. Nur in Europa vorkommend.

### 9. *Trichogramma minutum* Riley 1871

(Abb. 9, Tafel I, 3)

(Syn.: *T. pretiosa* (!) Riley 1879, *T. minutissimum* Packard 1880, *T. pretiosa* var. *nigra* Girault 1906, ? *T. helocharae* Perkins 1907, *T. euproctidis* Girault 1911, ? *T. flavum* Perkins 1914, *T. minutum* Riley yellow race of California etc. Flanders 1930, *T. pallida* Meyer 1940, *T. cacoeciae pallida* Telenga 1959).

Farbe der Weibchen bei 30°C hell zitronengelb, Abdomen nicht pigmentiert. Arrhenotok. Entwicklungszyklus 6 Tage und 14 Stunden in *Ephestia* bei 30°C und 80% rel. F. Vorderflügelansätze mittellang (bei 30°C, bei tieferen Temperaturen länger). Antennen des Männchens mit ziemlich langen Haaren. Parasitierungskurve steil. Ziemlich polyvalent, hauptsächlich arboreal (Obstgehölze), daneben auch im Felde (Baumwolle) vorkommend. Wirtekreis: *Danaus menippe*, *D. disippus*, *Alletia* (*Alabama*) *argillacea*, *Heliothis obsoleta*, *Carpocapsa pomonella*, *Laspeyresia molesta*, *Amorbia essigana* (Avocado). Stämme aus *Ephestia* und *Galleria* nicht an *Pieris brassicae*. *Galleria*-Eier werden von *Amorbia*-Herkünften abgelehnt. Nordamerika (USA, Kanada), Südrubland. Hierher gehört auch die im kanadischen Forst beobachtete gelbe *Trichogramma*-Art (Wirt: *Choristoneura fumiferana*).

### 10. *Trichogramma koehleri* Blanchard 1928

Biologische Daten sind nicht bekannt. Die offenbar gelbe Art tritt in Argentinien (La Plata) an *Laphygma frugiperda* und *Coloradina venata* auf. Arboreal (z. B. Pfirsich). Vermutlich mit voriger Art identisch. Die Beschreibung der Art (vgl. auch De Santis, L., Dagi 1, nr. 5, 1942, 5–8) war nicht erhältlich.

### 11. *Trichogramma luteum* Girault 1912

Entwicklungsdauer bei 30°C 7,5 Tage. Andere biologische Daten sind nicht bekannt. Vermutlich nicht mit *Trichogramma*, sondern mit *Trichogrammatoidea* kongenerisch. Baumbiotop. Wirte: *Dichrocrocis crocodora* (Kaffee), *Heliothis obsoleta* (Citrus). Südafrika, Kongo, Süd-Rhodesien, (vgl. Jones 1936, Ferrière 1930).

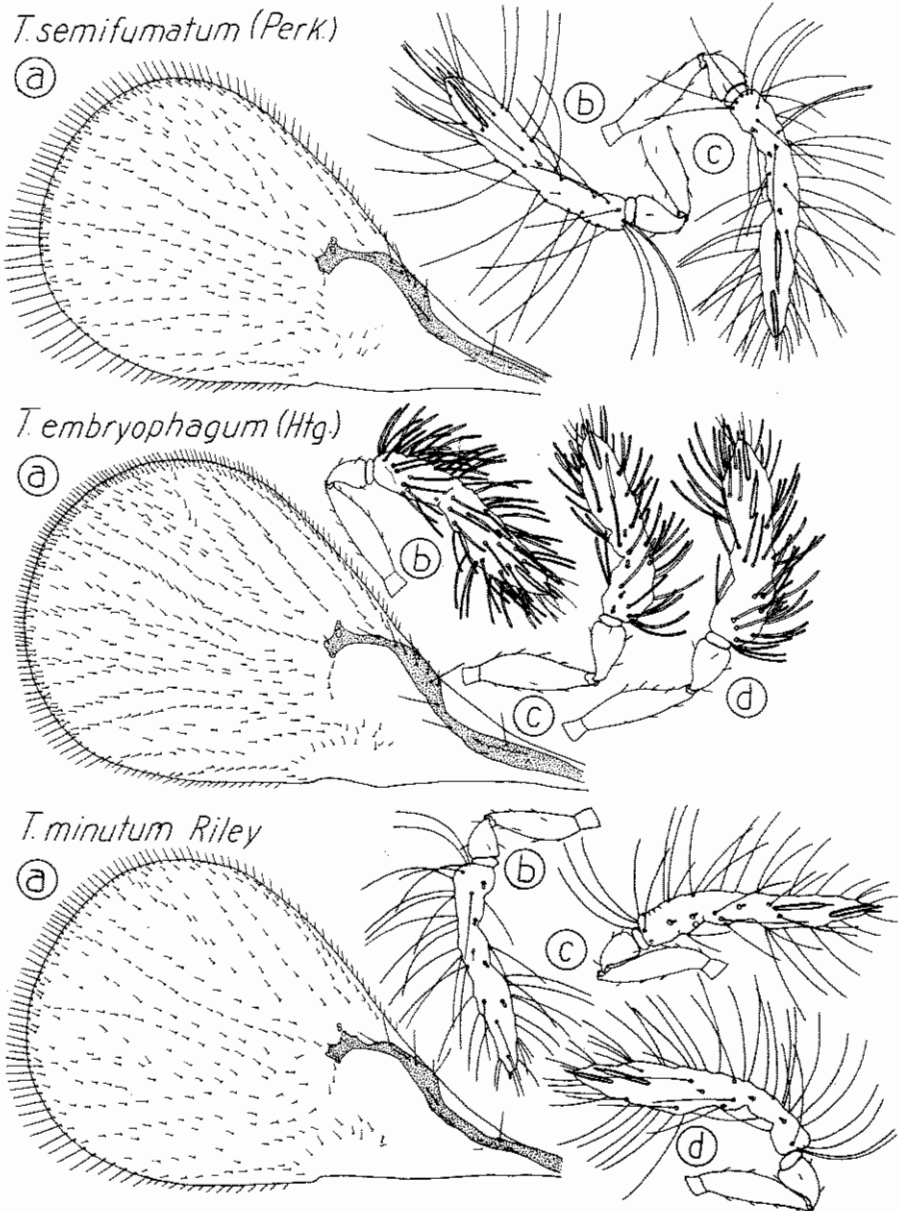


Abb. 9. Morphologische Unterscheidungsmerkmale von *Trichogramma*-Arten (Männchen).  
 Oben: *T. semifumatum* (Perk.). (a) Flügel (aus *Protoparce*, Freiland, USA), (b) Fühler (aus *Protoparce*, Freiland, USA), (c) Fühler (aus *Cactoblastis*, Freiland, Hawaii). — Mitte: *T. embryophagum* (Hartig). (a) Flügel (aus *Barathra* 27°C), (b) Fühler (aus *Barathra* 27°C), (c) Fühler (aus *Thaumatopeoa*, Freiland), (d) Fühler (aus *Ephestia* 27°C). — Unten: *T. minutum* Riley. (a) Flügel (aus *Galleria* 27°C, USA-Stamm), (b) Fühler (aus *Galleria* 27°C, Moldavia-Stamm), (c) Fühler (aus *Galleria* 27°C, USA-Stamm), (d) Fühler (aus *Ephestia* 27°C, USA-Stamm). Vergrößerung etwa 200×.

### E. Bestimmungsschlüssel für die *Trichogramma*-Arten

- 1 (6) Beide Geschlechter, auch bei 30°C, schwarzbraun. Vorderflügelrand, auch bei 30°C, meist lang behaart (*T. semblidis*-Komplex).
- 2 (5) Clavus der ♂ Antenne mit kurzen Haaren, diese 1½–2mal so lang wie Glied breit, ihre Zahl 40–60. Länge des Ovipositors normal.
- 3 (4) Vorderflügelscheibe mit regelmäßigen Haarreihen. Clavus der ♂ Antenne 6mal so lang wie breit. Bisweilen ungeflügelte ♂♂ (aus *Sialis* u. a.) mit gynäkoiden Fühlerkeulen. Entwicklungsdauer in *Ephestia* bei 30°C 7 Tage. Auch thelytoke Ökotypen. **T. semblidis** (Aurivillius)
- 4 (3) Vorderflügelscheibe mit diffuser Beborstung. Clavus der ♂ Antenne 4–5mal so lang wie breit. **T. retorridum** (Girault)
- 5 (2) Clavus der ♂ Antenne mit langen Haaren, diese 3mal so lang wie Glied breit, ihre Zahl 30–40. Ovipositor deutlich die Hinterleibspitze überragend. Vorderflügelscheibe mit deutlichen Haarreihen. **T. japonicum** Ashmead
- 6 (1) Weibchen bei 30°C zumindest am Thorax gelb oder orange gelb. Flügelscheibe mit regelmäßigen Haarreihen. Ovipositor normal. Ungeflügelte Zwergmännchen mit verlängerten Haaren an den Fühlerkeulen.
- 7 (14) Weibchen bei 30°C mit gebändertem Abdomen. Hauptsächlich Feldformen. (*T. evanescens*-Komplex).
- 8 (13) Entwicklungsdauer in *Ephestia* bei 30°C 6 Tage und 6 Stunden.
- 9 (12) Clavus der ♂ Antenne mit 40–50 Haaren.
- 10 (11) Haare am Vorderflügelrand mittellang. ♂ Clavus 6–7mal so lang wie breit, Haare von 3facher Gliedbreite. Fühlerkeulen des ♀ schmal elliptisch. Tiere mehr bräunlich. Parasitierungskurve flach. **T. evanescens** Westwood
- 11 (10) Haare am Vorderflügelrand länger. ♂ Clavus nur 5mal so lang wie breit, Haare von 1½facher Gliedbreite. Fühlerkeulen des ♀ gedrungener. Tiere mehr graubraun. Parasitierungskurve steil. Auch thelytoke Ökotypen. **T. fasciatum** (Perkins)
- 12 (9) Clavus der ♂ Antenne mit über 70 Haaren, diese von 2½facher Gliedbreite. Vorderflügelrand mittellang behaart. Tiere mehr gelblich-braun. **T. australicum** Girault
- 13 (8) Entwicklung in *Ephestia* bei 30°C 5 Tage und 20 Stunden. Haare am Vorderflügelrand mittellang. ♂ Clavus 7mal so lang wie breit, Haare von 3½facher Gliedbreite, ihre Zahl 40–60. Tiere mehr bräunlich. **T. semifumatum** (Perkins)
- 14 (7) Weibchen bei 30°C mit unpigmentiert hellgelbem Abdomen oder dieses nur am 1. und 2. Ring schwach bereift. Hauptsächlich Baumformen. (*T. embryophagum*-Komplex).
- 15 (16) Entwicklungsdauer in *Ephestia* bei 30°C 8 Tage 7 Stunden. Haare am Vorderflügelrand bei 30°C kurz. ♂ Clavus 5mal so lang wie breit, Haare von 1½facher Gliedbreite, ihre Zahl 50–90. ♀ mit dunkeler Färbung und Stummelflügeln aus *Cacoecia rosana* (Frühjahrgeneration). Parasitierungskurve flach. Auch thelytoke Ökotypen. **T. embryophagum** (Hartig)
- 16 (15) Entwicklungsdauer in *Ephestia* bei 30°C 6 Tage und 14 Stunden. Haare am Vorderflügelrand bei 30°C länger. ♂ Clavus 6mal so lang wie breit, Haare von 2½facher Gliedbreite, ihre Zahl 40–60. Parasitierungskurve steil. **T. minutum** Riley

## F. Schlußfolgerungen

Die vorstehenden Ausführungen haben gezeigt, wie außerordentlich komplex die Biologie der Gattung *Trichogramma* ist und wie leicht eine umweltbedingte Beeinflussung der Wirt-Parasit-Verhältnisse eintritt. Vom Standpunkt einer experimentellen Ökologie muß dazu festgestellt werden, daß die Möglichkeiten einer Domestikation bestimmter *Trichogramma*-Ökotypen noch nicht voll ausgeschöpft worden sind. Trotzdem hat die praktische Anwendung von *Trichogramma* in den letzten Jahren in einigen klimatisch begünstigten Ländern einen deutlichen Aufschwung genommen. Man bedient sich dabei in zunehmendem Maße der bodenständigen Ökotypen, weil diese eben am besten an die örtliche Biozönosestruktur angepaßt sind. Wenn auch der Erfolg des Einsatzes von *Trichogramma* wesentlich vom Gradationsfluß der Wirte abhängig ist, so wird eine genaue Kenntnis der Parasitenpezies die Aufklärung von Gesetzmäßigkeiten im Wirt-Parasit-Gefüge erleichtern. Die Analyse äußerlich nicht zu unterscheidender Formen oder Artengemische der Gattung *Trichogramma* kann, wenn die hier behandelten Kriterien berücksichtigt werden, zur erfolgreichen Durchführung solcher Forschungen beitragen.

## Zusammenfassung

Die Gattung *Trichogramma* besteht aus einer Anzahl sehr komplexer Arten. Die Komplexität ist bedingt durch eine ungewöhnlich stark entwickelte Fähigkeit von Populationen, sich an eine bestimmte neue Umgebung zu gewöhnen. Als Ergebnis einer solchen Adaptation werden neue Ökotypen gebildet. Die Merkmale, welche die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Art angeben (z. B. Farbreaktion, Länge der Entwicklungsdauer, Morphologie der Antennen), werden nicht verändert, jedoch können die Wirt-Parasit-Beziehungen erheblich beeinflußt werden. Da die physiologischen Merkmale eines Ökotypus, erworben durch Selektion und Anpassung, zeitweilig reversibel sind oder zumindest von neuen Veränderungen in der Biozönosestruktur abhängen, erweisen sie sich nicht als genetisch fixiert. Adaptationen kommen vor hinsichtlich der Wirtepräferenz, der Wahl der ökologischen Nischen und betreffen mitunter auch die Fortpflanzungsweise (uniparental oder biparental bisexuell). Ein umfassender Überblick wird über die morphologischen und biologischen Merkmale der bisher bekannten *Trichogramma*-Arten gegeben. Die Artanalysen werden vervollständigt durch Angaben über Fruchtbarkeit, Wirtekreis und geographische Verbreitung. Die Situation der Nomenklatur wird eingehend besprochen. Die Liste der aufgeführten *Trichogramma*-Arten umfaßt: *T. semblidis* (Aurivillius), *T. retorrídum* (Girault), *T. japonicum* Ashmead, *T. evanescens* Westwood, *T. fasciatum* (Perkins), *T. australicum* Girault, *T. semifumatum* (Perkins), *T. embryophagum* (Hartig) und *T. minutum* Riley.

## Summary

The genus *Trichogramma* represents a certain number of very complex species. This complexity is brought about by an unusual ability of populations to adapt themselves into a new type of environment. As a result of such an adaptation new ecotypes are formed. Their species' characters are not altered (e. g. color response to temperature, length of life cycle, structure of antennae), but the host-parasite-relations may be influenced to a considerable degree. Since the physiological characters of an ecotype, acquired through selection and adaptation, are temporarily reversible or at least affected by new changes in the structure of the ecosystem they do not seem to be genetically fixed. Adaptations occur in the type of host preference, the type of habitat selection and the type of reproduction (uniparental or

biparental). A comprehensive survey is given on the morphological and biological characters of the so far known species of the genus *Trichogramma*. The analysis of the species is supported by data on fecundity, host range and geographical distribution. The situation of nomenclature is discussed in detail. The list of *Trichogramma* species given in this paper comprises: *T. semblidis* (Aurivillius), *T. japonicum* Ashmead, *T. retorridum* (Girault), *T. evanescens* Westwood, *T. fasciatum* (Perkins), *T. australicum* Girault, *T. semifumatum* (Perkins), *T. embryophagum* (Hartig), and *T. minutum* Riley.

## Literatur

- Ashmead, W. H., Classification of the chalcid flies of the superfamily *Chalcidoidea* with descriptions of new species in the Carnegie Museum collected in South America by Herbert H. Smith. Publ. Carnegie Mus. Ser. nr. 21. Mem. Carnegie Mus. 1. 1904, nr. 4, p. 225—551.
- , Descriptions of new *Hymenoptera* from Japan II. J. ent. Soc. New York 12. 1904, 146—165.
- Aurivillius, Ch., En ny svensk äggparasit. Ent. Tidskr. 18. 1897, 249—255.
- Barber, G. W., Efficiency of *Trichogramma minutum* Riley in relation to population density of its host. J. econ. Ent. 29. 1936, 631.
- Bare, C. O., Some remarks concerning the egg parasite, *Trichogramma minutum*, in Florida. J. econ. Ent. 28. 1953, 803—819.
- Bezdenko, T. T., (Einsatz von *Trichogramma* gegen den Apfelwickler in Weißrußland.) Zašč. Rast. ot Vred., Boleznej (Pfl.schutz gegen SchädL., Krankh.), Moskva, 2. 1960, 16—17.
- Bowen, M. F., A biometrical study of two morphologica similar species of *Trichogramma*. Ann. ent. Soc. Amer. 29. 1936, 119—125.
- De Zulueta, A., Le polymorphisme des mâles chez l'hyménoptère *Trichogramma evanescens*. Verh. 5. int. Kongr. Vererb.wiss. Berlin. 1927, 1606—1611.
- Eidmann, H., Zur Kenntniss der Eiparasiten der Forleule, insbesondere über die Entwicklung und Ökologie von *Trichogramma minutum* Riley. In: Die Forleule in Preußen im Jahre 1933, Hannover 1934, 56—77.
- Ferrière, C., On some egg-parasites from Africa. Bull. ent. Res. 21. 1930, 33—44.
- , Les espèces ou races biologiques de *Trichogramma* (*Hym. Chalc.*). Verh. schweiz. naturf. Ges. 127. 1947, 92—93.
- Ferrière, C., et Faure, J. C., Sur *Trichogramma evanescens* Westw. parasite des oeufs de *Pieris brassicae* L. Rev. Path. vég., Ent. agric. France 11. 1924, 104—118.
- Ferrière, Ch., et Geier, P., Observations sur l'occurrence de l'atrophie alaire chez *Trichogramma cacoeciae* Marchal (*Hym. Chalcid.*) Mitt. Schweiz. ent. Ges. 29. 1956, 397—403.
- Flanders, S. E., Races of *Trichogramma minutum*. Pan-Pacific Ent. 7. 1930, 20—21.
- , The temperature relationships of *Trichogramma minutum* as a basis for racial segregation. Hilgardia, Berkeley, 5. 1931, 395—406.
- , Two described species of *Trichogramma* validated. Pan-Pacific Ent. 11. 1935, 79.
- , Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma*. Pan-Pacific Ent. 11. 1935, 175—177.
- , Habitat selection by *Trichogramma*. Ann. ent. Soc. Amer. 30. 1937, 208—210.
- , Identity of the common species of American *Trichogramma*. J. econ. Ent. 31. 1938, 456.
- , The bisexuality of uniparental *Hymenoptera*, a function of environment. Amer. Naturalist, Lancaster (Pennsylv.), 79. 1945, 122—141.

- Flanders, S. E., and Quednau, W., Taxonomy of the genus *Trichogramma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae). Entomophaga, Paris, 1960. (im Druck).
- Fulmek, L., Wirtsbereich von *Trichogramme evanescens* Westw. und *T. minutum* Ril. Anz. Schädlingskd. 28. 1955, 113—116.
- Girault, A. A., *Trichogramma pretiosa* Riley: Colour variations in the adult with description of a new variety. Canad. Ent. 38. 1906, 81—82.
- , Synonymic and descriptive notes on the chalcidoid family *Trichogrammatidae* with descriptions of new species. Trans. amer. ent. Soc. 37. 1911, 43—83.
- , On the identity of (*Trichogramma*) *Neotrichogramma japonicum* (Ashmead). Canad. Ent. 43. 1911, 192—194.
- , On the identity of the most common species of the family *Trichogrammatidae* (Hymenoptera). Bull. Wisconsin nat. hist. Soc. 9. 1911, 135—165.
- , Descriptions of nine new genera of the chalcidoid family *Trichogrammatidae*. Trans. amer. ent. Soc. 37. 1911, 1—42.
- , Australian Hymenoptera Chalcidoidea I. The family *Trichogrammatidae* with descriptions of new genera and species. Mem. Mus. Queensland 1. 1912, 66—116.
- , Notes on the chalcidoid Hymenoptera of the family *Trichogrammatidae* with descriptions of a new sub-genus from Australia. Rev. russe Ent., Petersburg, 13. 1913, 292—294.
- Harland, S. C., and Atteck, O. M., Breeding experiments with biological races of *Trichogramma minutum* in the West Indies. Ztschr. indukt. Abst., Vererb.lehre 64. 1933, 54—76.
- Hase, A., Beiträge zur Lebensgeschichte der Schlupfwespe *Trichogramma evanescens* Westwood. Arb. Biol. Reichsanst. 14. 1925, 171—224.
- Howard, L. O., et Fiske, W. F., The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth. US Dept. Agric. Bur. of Entom. Bull. nr. 91. 1911.
- Jones, E. P., The egg parasites of the cotton boll worm, *Heliothis armigera* Hubn. (*obsoleta* Fabr.) in Southern Rhodesia (*Telenomus ullyetti* and *Trichogramma lutea*). Mazoe Citrus Exp. Stat. ann. Rept. 1936 (Publ. S. Afr. Co. 6). 1937, 37—105.
- Klomp, H., Die Bedeutung der populationsdynamischen Forschung in der angewandten Entomologie. Mitt. Biol. Zentralanst. Berlin-Dahlem H. 75. 1953, 28—33.
- Kryger, J. P., The European *Trichogramminae*. Ent. Meddel., København, 12 (2. Ser., 7). 1919, 257—354.
- Lukašević, A. L., (Schädlingsbekämpfung mit Hilfe von *Trichogramma*.) Sad i Ogorod (Obst- u. Gemüsegarten) nr. 5. 1959, 31—32.
- Lund, H. O., Some temperature and humidity relations of two races of *Trichogramma minutum* Riley (Hym. Chalcididae). Ann. ent. Soc. Amer. 27. 1934, 324—340.
- , Studies on longevity and productivity in *Trichogramma evanescens*. J. agric. Res. 56. 1938, 421—439.
- Marchal, P., Les trichogrammes. Ann. Epiphyties, Paris, 2. 1936, 447—550.
- Martin, C. H., Biological studies of two hymenopterous parasites of aquatic insect eggs. Ent. amer., Lancaster, 8. 1928, 105—156.
- Mayer, K., und Quednau, W., Verhaltensänderungen bei Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* unter dem Einfluß des Wirtes. Ztschr. Parasitenkunde 19. 1959, 35—41.
- Meyer, N. F., (Species and races of the genus *Trichogramma* Westw.) Bull. Plant. Prot., Leningrad, nr. 4. 1940, 70—77.

- Mokrezecki, S. A., and Bragina, A. P., The rearing of *Trichogramma semblidis* Aur. and *fasciatum* P. in the laboratory and temperature experiments on them. Salgir exp. pomol. Stat. Simferopol 1916, 13. p. (Ref. Rev. appl. Ent. 5, 1917, 155—156).
- Moutia, A., and Mamet, R., A review of twenty-five years of economic entomology in the island of Mauritius. Bull. ent. Res. 36. 1946, 439—472.
- Muesebeck, C. F., Krombein, K. V., and Townes, H. K., *Hymenoptera* of America North of Mexico (Synoptic Catalog). US Dept. Agric., agric. Monogr. 2. 1951, 1420 p.
- Oldroyd, H., and Ribbands, C. R., On the validity of trichiation as a systematic character in *Trichogramma* (*Hym. Chalcididae*). Proc. R. ent. Soc., London (Ser. B) 5. 1936, 148—152.
- Perkins, R. C. L., Parasites of leaf-hoppers. Ent. Ser. Exp. Stat. Hawaiian Sugar Planters Assoc. Bull. 4. 1907, 66p.
- , Supplement to *Hymenoptera* (Previously treated in vol. 1). In: Fauna Hawaiiensis by David Sharp 2. 1910, part 6, 600—686. (Cambridge Univ. Press).
- , Parasites of insects attacking sugar cane. Ent. Ser. Exp. Stat. Hawaiian Sugar Planters Assoc. Bull. 10. 1912, 27p.
- , On the hymenopterous genera *Trichogramma* Westwood, and *Pentarthron* Riley. Trans. R. ent. Soc. London 4. 1914, 603—605.
- Peterson, A., How many species of *Trichogramma* occur in North America? J. New York ent. Soc. 38. 1930, 1—8.
- , A biological study of *Trichogramma minutum* Riley as an egg parasite of the oriental fruit moth. US Dept. Agric. techn. Bull. nr. 315. 1930, 1—21.
- Quednau, W., Über einige neue *Trichogramma*-Wirte und ihre Stellung im Wirt-Parasit-Verhältnis. Ein Beitrag zur Analyse des Parasitismus bei Schlupfwesen. Nachr.bl. dtsh. Pfl.schutzd., Braunschweig, 7. 1955, 145—148.
- , Die biologischen Kriterien zur Unterscheidung von *Trichogramma*-Arten. Ztschr. Pfl.krankh. 63. 1956, 334—344.
- , Der Wert des physiologischen Experimentes für die Artsystematik von *Trichogramma* (*Hym. Chalcididae*). Ber. 100-Jahrfeier dtsh. ent. Ges. Berlin 1956. 1957, 87—92.
- , Über den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Eiparasiten *Trichogramma cacoeciae* Marchal. (Eine biometrische Studie). Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem H. 90. 1957, 63 S.
- , Über eine Methode zur Messung von Biozönose-Einflüssen unter Verwendung von Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* (*Hym. Chalcididae*). Ztschr. Pfl.krankh. 66. 1959, 77—86.
- Riley, C. V., Third annual report on the noxious, beneficial and other insects of the State of Missouri: 1871. 1871, 157—158.
- , Parasites of the cotton worm. Canad. Ent. 11. 1879, 161—162.
- Ryvkin, B. V., (On the biology and economic importance of *Trichogramma embryophagum* (Hartig) (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*)). Ent. Obozr. (Ent. Übersicht), Moskva, 38. 1959, 382—393.
- Salt, G., Experimental studies in insect parasitism. IV. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens* J. exper. Biol. 13. 1936, 363—375.
- , The egg-parasite of *Sialis lutaria*: a study of the influence of the host upon a dimorphic parasite. Parasitology 29. 1937, 539—553.
- , Further notes on *Trichogramma semblidis*. Parasitology 30. 1939, 511—522.
- Scheidter, F., Forstentomologische Beiträge 4. Parasiten aus den Eiern der *Lyda stellata* Christ. Ztschr. Pfl.krankh. 36. 1926, 146—151.



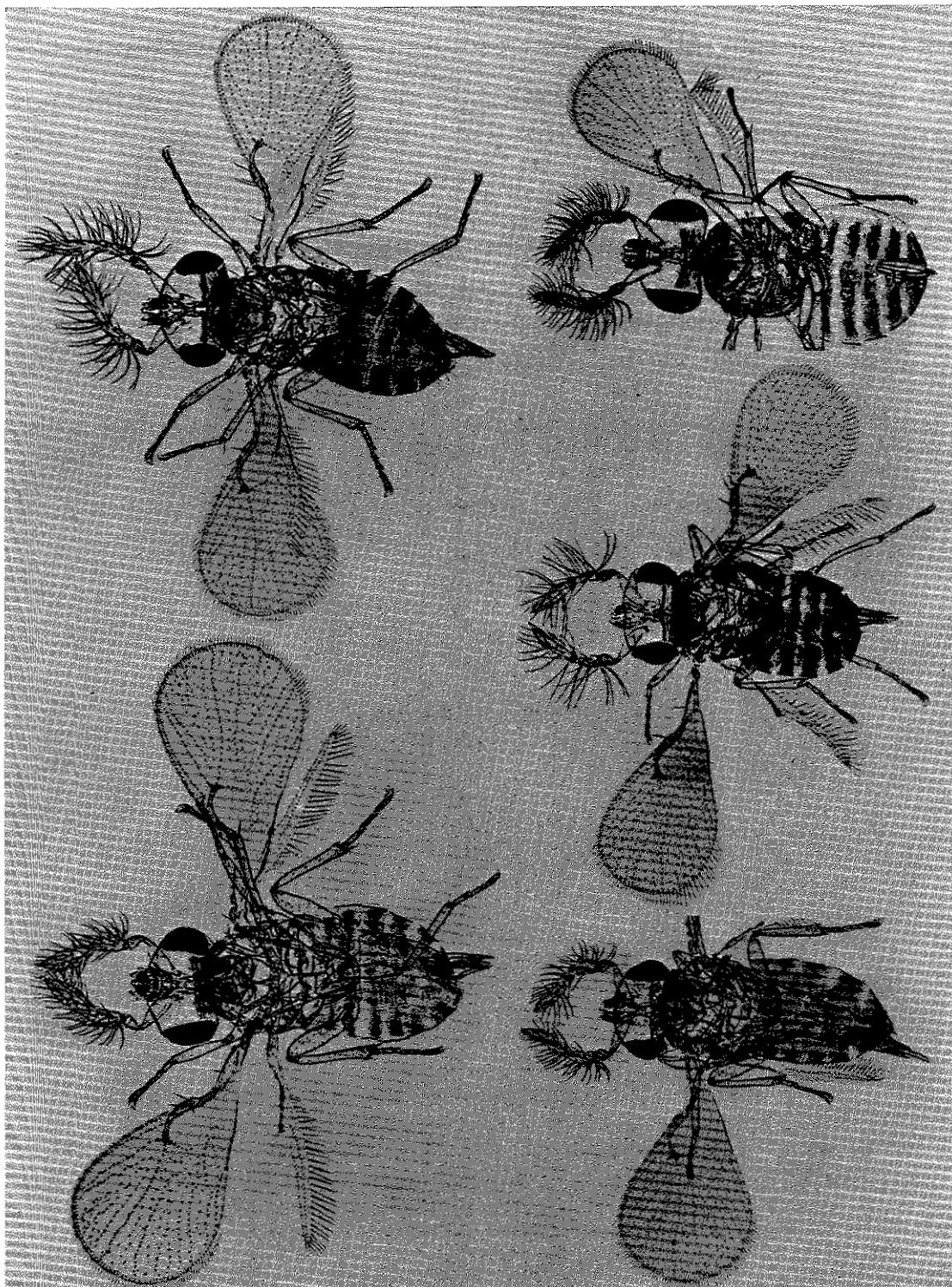
- Schreiner, J. T., Zwei neue interessante Parasiten der Apfelmade *Carpocapsa pomonella* L. Ztschr. wiss. Insekt.biol. 3. 1907, 217—220.
- Schulze, Hanna, Über die Fruchtbarkeit der Schlupfwespe *Trichogramma evanescens* Westwood. Ztschr. Morph., Ökol. Tiere 6. 1926, 553—585.
- Scriptchinsky, G. P., (Zur Biologie von *Trichogramma barathrae* sp. n.) Rept. Bur. appl. Ent. Leningrad 3. 1928, 219—224.
- Swezey, O. H., A preliminary list of the hymenopterous parasites of *Lepidoptera* in Hawaii. Proc. hawaii. ent. Soc. 3. 1915, 99—109.
- Telenga, N. A., (*Trichogramma evanescens* Westw. and *T. pallida* Meyer (Hym. Trichogrammatidae) and their employment for destroying pest insects in the USSR.) Ent. Obozr. (Ent. Übersicht), Moskva, 35. 1956, 599—609.
- , Biologische Schädlingsbekämpfung an den landwirtschaftlichen Kulturen und Forstpflanzen in der UdSSR IX. Int. Konferenz für Quarantäne, Pflz. krankh. u. Pfl. schutz Moskau, Aug. 1958, 3—17.
- , (Taxonomische und ökologische Charakteristik der Arten der Gattung *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae).) Naučn. Trudy ukrainsk. naučn.-issled. Inst. Zašč. Rast. (Wiss. Arb. ukrain. wiss. Forsch.-Inst. Pfl.schutz) 8. 1959, 124—130.
- Van Steenburgh, W. E., *Trichogramma minutum* Riley as a parasite of the oriental fruit moth (*Laspeyresia molesta* Busck) in Ontario. Canad. J. Res. 10. 1934, 287—314.
- Waddington, C. H., Evolutionary systems.—Animal and human. Nature, London, 183. 1959, 1634—1638.
- Walker, F., Notes on *Chalcididae* and descriptions of various new species. Ann., Mag. natural Hist., London, 7. 1851, 210—216.
- Westwood, J. O., Descriptions of several new British forms amongst the parasitic hymenopterous insects. Phil. Mag. J. Sci. (London/Edinb./Dublin) 2. 1833, 444.
- , Descriptions of some minute hymenopterous insects. Linn. Soc. London, Trans. Zool. 1. 1879, 583—593.
- Wolff, M., Die europäischen Trichogrammatinen, unter Berücksichtigung ihrer praktischen Bedeutung als Schmarotzerinsekten. Ztschr. Forst-, Jagdwesen 47. 1915, 471—479, 543—568.

**Tafeln I bis IV**

Vergrößerung für Tafeln I—III etwa 75 mal

## TAFEL I

- (1) *T. embryophagum* (Hartig), ♂, 27°C, Wirt: *Barathra brassicae*, Berlin. Ursprung: *Bygatus pinivarius*, München (Dr. U. Meurer).
- (2) *T. evanescens* Westwood, ♂, 27°C, Wirt: *Barathra brassicae* (Ursprung), Berlin.
- (3) *T. minutum* Riley, ♂, 27°C, Wirt: *Amerbia esigana* (Ursprung), Riverside, California, USA (Dr. C. A. Fleschner).
- (4) *T. semifumatum* (Perkins), ♂, 29. 7. 1959, Freilandtemperatur, Wirt: *Platynota stultana* (Ursprung), Brawley, California, USA (Dr. E. Schlinger).
- (5) *T. australeum* Girault, ♂, 28°C, Wirt: *Coryra cephalonica* (5. Generation), Tananarive. Ursprung: *Proceras sacchariphagus*, Diégo Suarez, Madagaskar (Dr. J. Brenière).



5

4

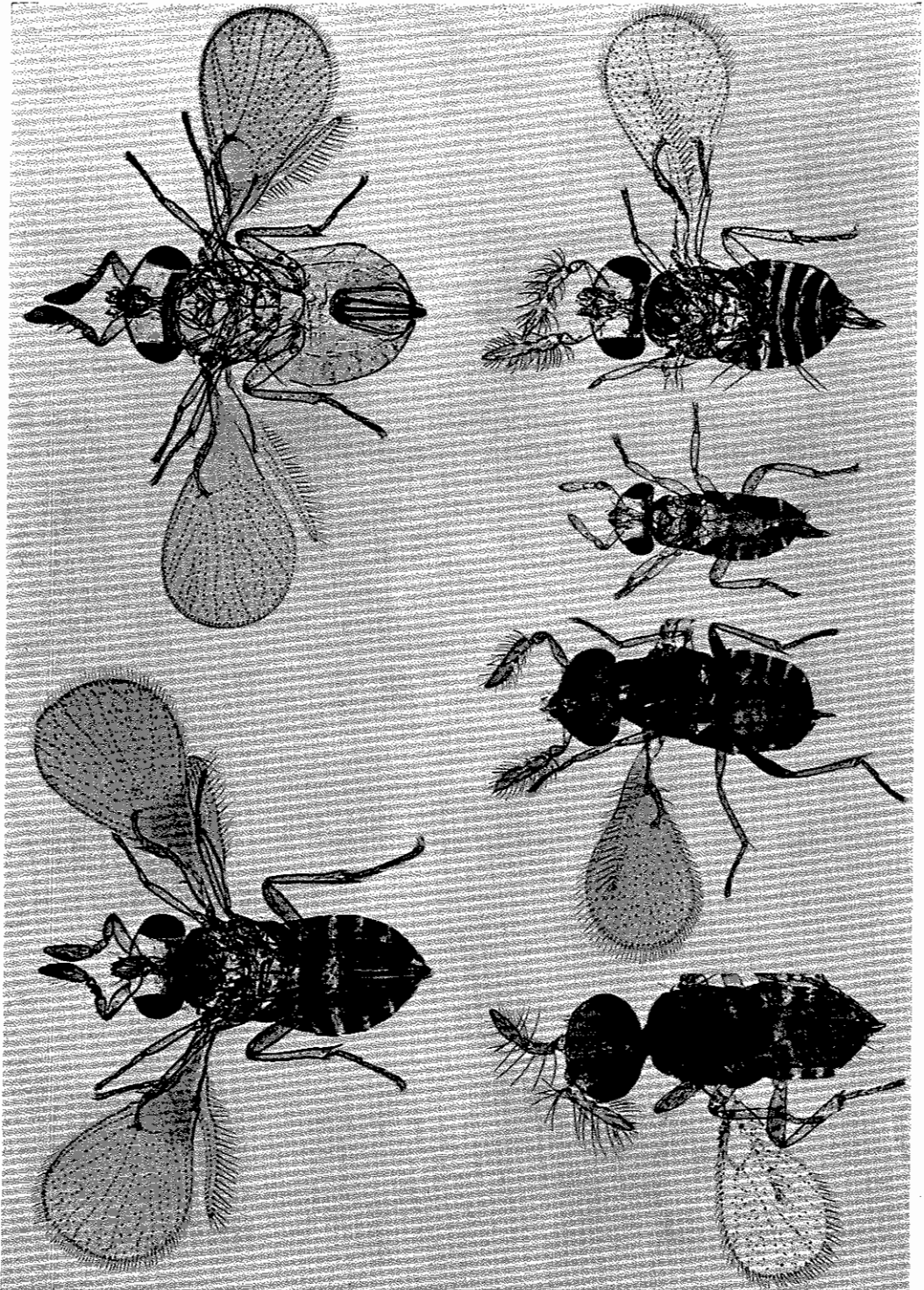
3

2

1

## TAFEL II

- (1) *T. evanescens* Westwood, ♀, Freilandtemperatur, 26. 8. 1954, Wirt: *Barathra brassicae* (Ursprung), Berlin.
- (2) *T. embryophagum* (Hartig), ♀, 27°C, Wirt: *Barathra brassicae*, Berlin. Ursprung: *Bupalus piniarius*, München (Dr. U. Meurer).
- (3) *T. japonicum* Ashmead, ♂, Freilandtemperatur (?), Wirt: *Schoenobius incertellus*, China (Dr. B. D. Burks).
- (4) *T. reitorridum* (Girault), ♂, Freilandtemperatur, 8. 8. 1959, Wirt: *Cobias eurytheme* (Ursprung), Borrego Valley, California, USA (Dr. E. Schlinger).
- (5) *T. semblidis* (Aurivillius), ♂ ungeflügelt, 27°C, Wirt: *Galleria mellonella* (15. Generation), Berlin. Ursprung: *Barathra brassicae*, Berlin.
- (6) *T. semblidis* (Aurivillius), ♂, 27°C, Wirt: *Epphestia kühnella*, Berlin. Ursprung: *Statis flavilaterata*, Berlin.



3

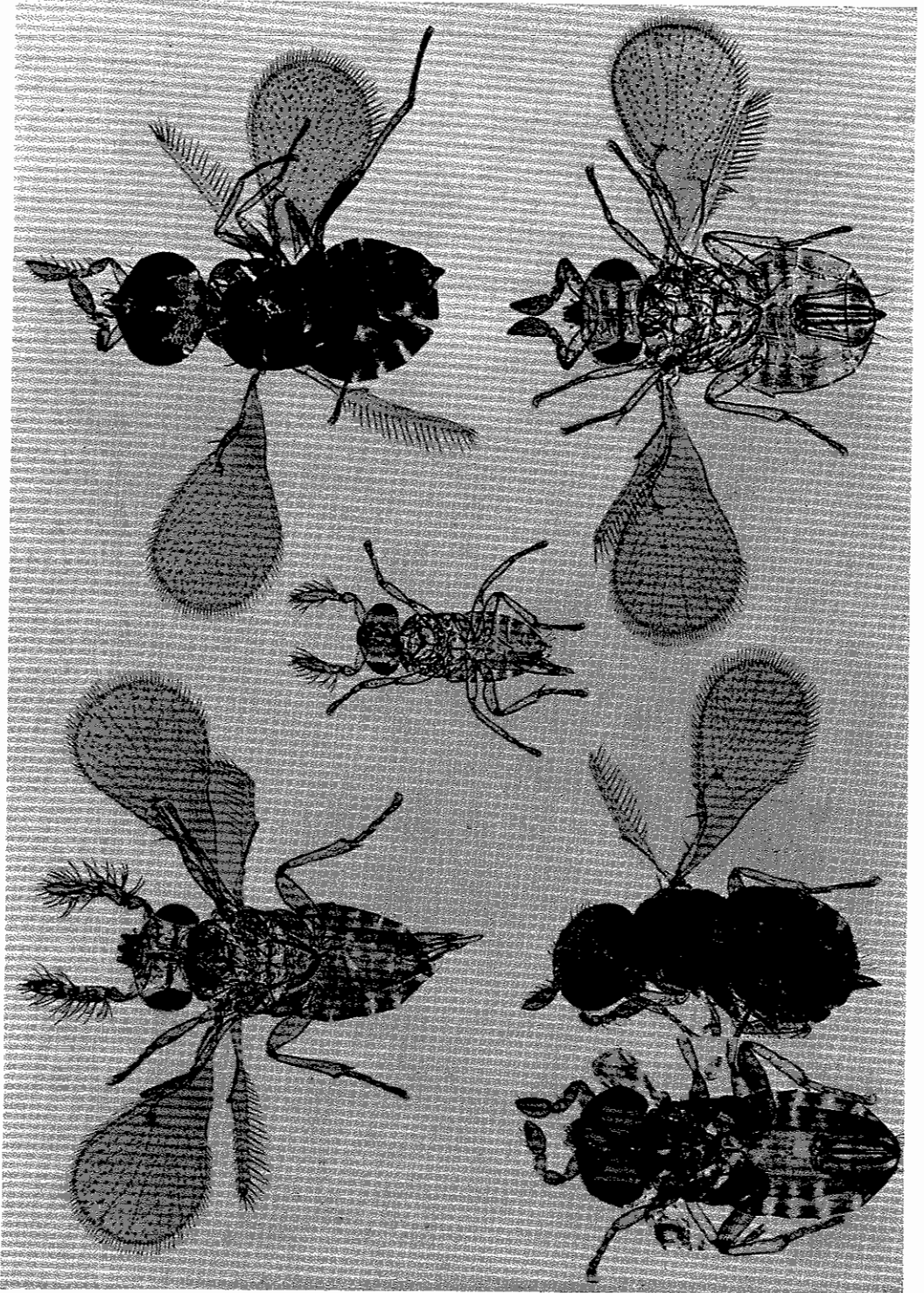
4

5

6

## TAFEL III

- (1) *T. fasciatum* (Perkins), ♂, 27°C, Wirt: *Barathra brassicae*, Berlin. Ursprung: *Sitotroga cerealella*, Baton Rouge, Louisiana, USA (Dr. R. W. Burrell).
- (2) *T. retorturidum* (Girault), ♀, Freilandtemperatur, 8. 8. 1959, Wirt: *Colias eurytheme* (Ursprung), Borrego Valley, California, USA (Dr. E. Schlinger).
- (3) *T. fasciatum* (Perkins), ♂ ungeflügelt, 27°C, Wirt: *Barathra brassicae*, Berlin. Ursprung: *Sitotroga cerealella*, Baton Rouge, Louisiana, USA (Dr. R. W. Burrell).
- (4) *T. embryophagum* (Hartig), Ökotypus *cacoeciae* Marchal, ♀, ungeflügelt, Freilandtemperatur, 30. 3. 1958, Wirt: *Cacoecia rosana*, Schweiz (Dr. M. Baggiolini).
- (5) *T. japonicum* Ashmead, ♀, Freilandtemperatur (?), Wirt: *Schoenobius incertellus*, China (Dr. B. D. Burks).
- (6) *T. fasciatum* (Perkins), ♀, 28°C, Wirt: *Ephesia kühniella*, Berlin. Ursprung: *Sitotroga cerealella*, Baton Rouge, Louisiana, USA (Dr. R. W. Burrell).



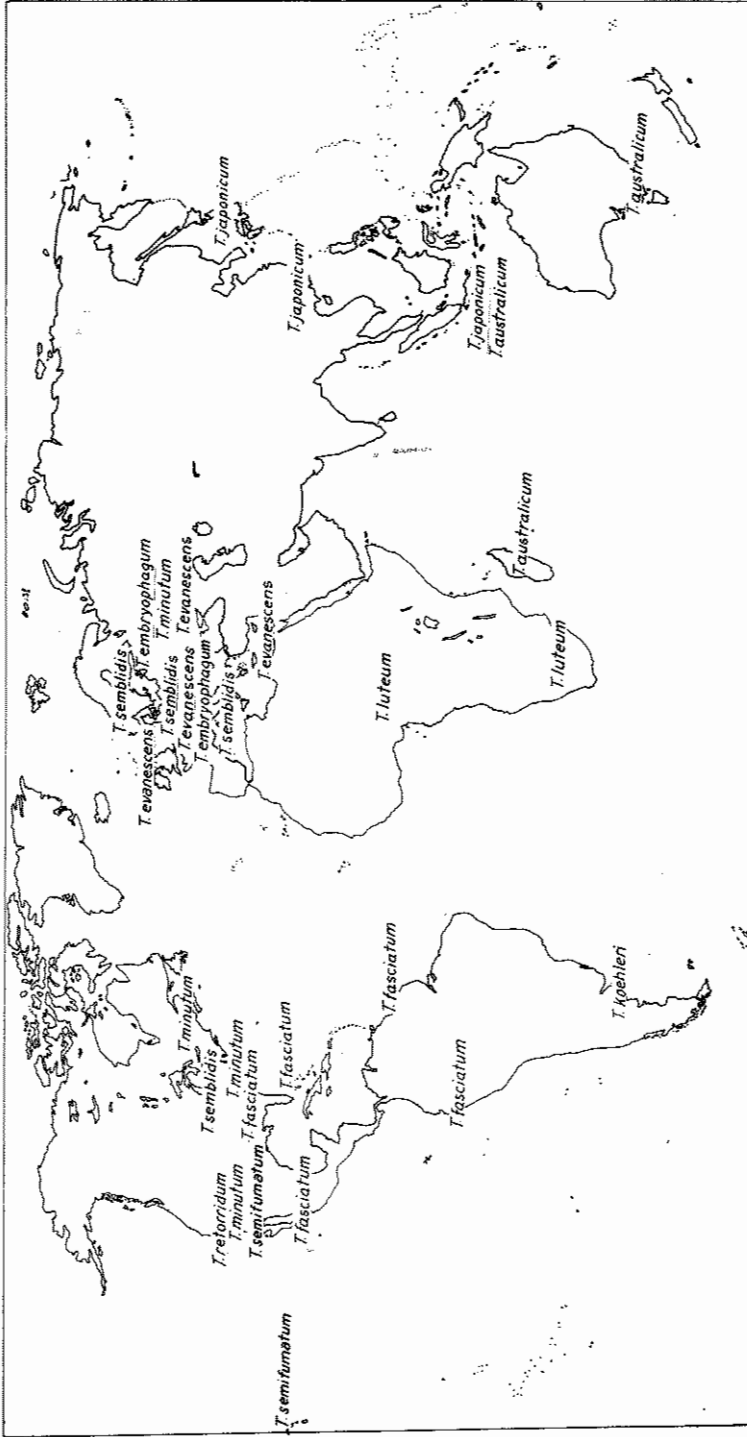
6

5

4



TAFEL IV



Geographische Verbreitung der *Trichogramma*-Arten.