



Universität für Bodenkultur Wien

## MASTERARBEIT

# Häufigkeit und Diversität der Larval- und Larval-Pupalparasitoide von *Operophtera brumata* während der Progradation in Wien, Österreich

**Linus Früh**

Angestrebter akademischer Grad:  
Diplom-Ingenieur (Dipl.-Ing.)

Masterstudium Phytomedizin

Betreuer: Priv.-Doz. DI Dr. Gernot Hoch

Department für Wald- und Bodenwissenschaften

Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz

Wien, 22.10. 2014

## Danksagung

Die vorliegende Arbeit fand in Zusammenarbeit mit dem Bundesforschungszentrum für Wald (BFW) statt. Hier wurden die Raupen gesammelt, gezüchtet und untersucht. Daher geht an erster Stelle mein Dank an den Leiter des Instituts für Waldschutz des BFW, Dipl.-Ing. Dr. Christian Tomiczek; vielen Dank für die Bereitstellung der Räumlichkeiten, der Technik und vor allem für die Freistellung von Mitarbeitern, welche mir mit Rat und Tat zur Seite standen. Damit komme ich direkt auf meinen Betreuer, Priv.-Doz. DI Dr. Gernot Hoch, zu sprechen. Lieber Gernot, deine besonnene und exakte Art haben mir enorm geholfen, den „roten Faden“ zu finden und Struktur in die Arbeit zu bringen. Deine konstruktive Kritik hat mich aus so mancher Ohagassen der Arbeit herausgeführt und dem Ziel stets ein gutes Stück näher gebracht. Im selben Atemzug möchte ich Jim Connell nennen, welcher mich mit seinem Fachwissen über die Morphologie der Raupen und deren Zucht, aber auch beim Fallenbau und den Raupensammlungen sehr unterstützt hat. Außerdem haben mich seine herzliche Art und sein Humor immer aufgemuntert, wenn mich widrige Umstände hadern und zweifeln ließen.

Für die Bestimmung der Parasitoidenarten gebührt mein aufrichtiger Dank Dr. Czarek Bystrowski (Instytut Badawczy Leśnictwa; specjalista od Tachinidae - bardzo dziękuję!) und Dr. Mark R. Shaw (National Museums of Scotland, Edinburgh; expert in Ichneumonoidea - much obliged!), deren umfassendes Wissen und Erfahrung meine Reise in die Welt der Parasitoiden erhellt und erkenntnisreich gestaltet haben. Außerdem möchte ich Dr. Martin Schwarz (Biologiezentrum Oberösterreichisches Landesmuseum Linz) und Dr. Hans-Peter Tschorsnig (Naturkundemuseum Stuttgart) für Literaturhinweise und Ratschläge bezüglich der Bestimmung danken.

Für das Korrekturlesen und die vielen hilfreichen Vorschläge möchte ich M.<sup>in</sup> Sc. Susann Nitzsche und meinem lieben Bruder, Dipl. Ing. Immanuel Früh, danken. Ihr seid toll!

Gedankt sei natürlich auch meinen Eltern, Renate und Roland. Ihr habt mich auf meinen Weg gebracht, mich begleitet und unterstützt. Danke für Alles.

Zu guter Letzt sei allen meinen befreundeten Mitmenschen für seelischen und geistigen Beistand, willkommene Ablenkungen (u.a. in Form von Kuchen und Kaffee), kritische Diskussionen, Rückfragen, Hinweise und Durchhalteparolen gedankt.

## Kurzfassung

Der Kleine Frostspanner, *Operophtera brumata* (Lepidoptera, Geometridae), ist ein polyphager Blattfresser, welcher zyklisch in Gradationen auftritt und dabei durch Kahlfraß beträchtlichen wirtschaftlichen Schaden bewirken kann. In dieser Masterarbeit wurde die Häufigkeit, Diversität sowie die vertikale Verteilung der Larval- und Larval-Pupalparasitoide in einem Laubwaldgebiet in Wien untersucht. Dazu wurden Raupen an mehreren Zeitpunkten im Laufe der Larvalentwicklung anhand drei verschiedener Methoden gesammelt und weitergezüchtet: Raupen wurden (1) aus der Verjüngung händisch aufgelesen oder (2) aus der Krone durch Schütteln gesammelt; (3) abbaumende Raupen wurden in stationären Fallen aufgefangen. Nach der Bestimmung der Parasitoide folgte die Auswertung der Ergebnisse hinsichtlich der Präferenz für Entwicklungsstadien, Ort der Parasitierung und dominierenden Arten. Insgesamt waren 9,3% aller gesammelten Raupen parasitiert. Dabei wurden je nach Methode und Zeitpunkt der Sammlung 0 bis 21,2% Parasitierung gefunden. Bei den älteren Stadien konnte eine höhere Parasitierung festgestellt werden, ebenfalls waren aus der Strauchschicht gesammelte Raupen stärker parasitiert als jene aus Krone bzw. Falle. Ein Einfluss der Baumarten konnte bezüglich der Häufigkeit der Parasitierung nicht gefunden werden, es zeigte sich aber an *Quercus cerris* eine höhere Vielfalt der Parasitoide. Als häufigste Art trat *Cyzenis albicans* (Diptera, Tachnidae) auf, unabhängig von Sammlungsmethode und -zeitpunkt. Die maximale Parasitierung durch diese Art lag bei 20,4%. Des Weiteren wurden Parasitoide von drei anderen Lepidopterenarten qualitativ untersucht. Es wurde eine polyphage Tachinenart gefunden, die auch bei *O. brumata* vorkam, außerdem drei Ichneumonoidea, die nur bei anderen Wirten auftraten. Um einen Einfluss der Parasitoide auf die Populationsdynamik von *O. brumata* festzustellen sollten während der Gradation (Kulmination und Retrogradation) weitere Untersuchungen stattfinden.

Schlüsselworte: *Operophtera brumata*, Massenvermehrung, Parasitoide, *Cyzenis albicans*

## Abstract

Composition and frequency of larval and larval-pupal parasitoids of *Operophtera brumata* at the beginning of an outbreak in Vienna, Austria.

The winter moth, *Operophtera brumata* (Lepidoptera, Geometridae), is a polyphagous leaf-feeder that can have a considerable economic impact during cyclically occurring outbreaks. In this master thesis, the composition of its larval and larval-pupal parasitoids, their frequency, as well as their vertical distribution in the forest was studied in a deciduous woodland in Vienna in a year with increasing population densities. Therefore, larvae were collected using three different methods: (1) Larvae were sampled from the crowns by shaking branches of chosen trees, (2) picked by hand from trees in the understory, and (3) by fixed sheet-traps to collect individuals descending from tree crowns. The larvae were reared in ventilated glass jars on foliage; emerging parasitoids were recorded and determined with the help of experts. Depending on date and method of collection, 0 to 21.2% of larvae in a sample were parasitized. Overall 9.3% of collected larvae showed parasitism. *Cyzenis albicans* (Diptera, Tachinidae) was the most prevalent parasitoid species of *O. brumata*, independent from sampling method and date of collection. Maximum parasitism by this species was 20.4%. Samples from the understory showed significantly higher percentages of parasitized larvae. Collections from three different tree species counted almost the same level of parasitism, but larvae feeding on *Quercus cerris* showed the highest diversity of parasitoid species. Parasitoids in co-occurring lepidopteran species were studied qualitatively. One polyphagous tachinid that was also reared out of *O. brumata* as well as three polyphagous Ichneumonoidea not found in *O. brumata* were recovered. In order to get a complete picture of the influence of parasitoids on the population dynamics of *O. brumata*, it is necessary to have ongoing studies, for at least two further years during the outbreak and its collapse.

Keywords: *Operophtera brumata*, outbreak, parasitoid, *Cyzenis albicans*

## **Eidesstattliche Erklärung**

Ich erkläre hiermit an Eides Statt, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbständig angefertigt habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht.

Die Arbeit wurde bisher weder in gleicher noch in ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und auch noch nicht veröffentlicht.

Wien, 22.10.2014

\_\_\_\_\_ (Linus Früh)

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
<b>1.1</b>	<b>Stand des Wissens</b>	<b>2</b>
1.1.1	Biologie von <i>Operophtera brumata</i>	2
1.1.2	Schadwirkung von <i>Operophtera brumata</i>	2
1.1.3	Populationsdynamik von <i>Operophtera brumata</i>	2
1.1.4	Abiotische Faktoren	4
1.1.5	Biotische Faktoren	5
1.1.5.1	Wirtspflanze	5
1.1.5.2	Prädatoren	7
1.1.5.3	Pathogene	8
1.1.6	Parasitoide von <i>Operophtera brumata</i>	9
1.1.6.1	Biologische Kontrolle von <i>Operophtera brumata</i> in Nordamerika	10
1.1.6.2	Untersuchungen über Parasitoide in Mitteleuropa und Österreich	10
1.1.6.3	Biologie der Raupenfliegen (Tachinidae)	11
1.1.6.4	Biologie der Schlupfwespen	13
1.1.6.5	Parasitoide gemeinsam mit <i>Operophtera brumata</i> vorkommender Arten	14
1.1.6.6	Hyperparasitoide	15
1.1.7	Melanisierung	16
<b>1.2</b>	<b>Fragestellung und Erwartungen</b>	<b>17</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>19</b>
<b>2.1</b>	<b>Untersuchungsgebiet</b>	<b>19</b>
<b>2.2</b>	<b>Sammlung</b>	<b>20</b>
<b>2.3</b>	<b>Zucht</b>	<b>22</b>
<b>2.4</b>	<b>Kontrollgruppen</b>	<b>22</b>
<b>2.5</b>	<b>Bestimmung</b>	<b>23</b>
<b>2.6</b>	<b>Datenanalyse</b>	<b>23</b>
2.6.1	Parasitierungsrate	23
2.6.2	Statistische Auswertung	24
<b>3</b>	<b>ERGEBNISSE</b>	<b>25</b>
<b>3.1</b>	<b>Klimadaten und Phänologie</b>	<b>25</b>
<b>3.2</b>	<b>Entwicklung der Raupen der Kontrollgruppen auf Linde und Ahorn</b>	<b>27</b>
3.2.1	Kontrollgruppe <i>Operophtera brumata</i>	27
3.2.2	Kontrollgruppe <i>Erannis defoliaria</i>	28
<b>3.3</b>	<b>Parasitoide</b>	<b>30</b>
3.3.1	Parasitoide von <i>Operophtera brumata</i>	30
3.3.2	Parasitoide anderer Arten	30
3.3.3	Parasitierung von <i>Operophtera brumata</i> in der Kronen- und Strauchschicht	31
3.3.4	Parasitierung von <i>Operophtera brumata</i> nach Wirtsbaumarten	34
3.3.5	Parasitierung von Raupen aus den Fallen	36

3.3.6	Merkmale der gefundenen verpuppten Parasitoide von <i>Operophtera brumata</i> .....	38
3.3.7	Merkmale der gefundenen verpuppten Parasitoide anderer Arten.....	41
3.3.8	Merkmale der gefundenen adulten Ichneumonoidea von <i>Operophtera brumata</i> .....	42
3.3.9	Merkmale der gefundenen adulten Ichneumonoidea anderer Arten .....	44
<b>3.4</b>	<b>Hyperparasiten .....</b>	<b>46</b>
<b>4</b>	<b>DISKUSSION .....</b>	<b>47</b>
<b>4.1</b>	<b>Klima und Phänologie .....</b>	<b>47</b>
4.1.1	Klima .....	47
4.1.2	Phänologie .....	47
<b>4.2</b>	<b>Populationsdynamik von <i>Operophtera brumata</i> .....</b>	<b>48</b>
<b>4.3</b>	<b>Parasitoide.....</b>	<b>49</b>
4.3.1	Häufigkeit der Parasitoidenarten von <i>Operophtera brumata</i> .....	49
4.3.2	Parasitoide anderer Arten .....	51
<b>4.4</b>	<b>Hyperparasitoide .....</b>	<b>52</b>
<b>4.5</b>	<b>Ort der Parasitierung .....</b>	<b>52</b>
<b>4.6</b>	<b>Zeitpunkt der Parasitierung.....</b>	<b>53</b>
<b>4.7</b>	<b>Einfluss der Baumarten.....</b>	<b>53</b>
<b>4.8</b>	<b>Kritischer Vergleich der Sammlungsmethoden .....</b>	<b>54</b>
<b>4.9</b>	<b>Kritik der Bestimmungsmethoden .....</b>	<b>56</b>
<b>4.10</b>	<b>Hintergrund und Kritik der Angabe einer Parasitierungsrate .....</b>	<b>57</b>
<b>4.11</b>	<b>Mortalität durch unbekannte Ursachen.....</b>	<b>57</b>
<b>4.12</b>	<b>Melanisierung.....</b>	<b>58</b>
<b>4.13</b>	<b>Schlussfolgerungen.....</b>	<b>58</b>
	<b>LITERATURVERZEICHNIS .....</b>	<b>60</b>

## ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 1: Populationsentwicklung von <i>Operophtera brumata</i> .....	3
Abbildung 2: Luftbild des BFW und des Untersuchungsgebiets.....	19
Abbildung 3: Stationäre Folienfalle .....	20
Abbildung 4: Schütteln der Krone .....	21
Abbildung 5: Übersicht der Untersuchungsfläche mit Baumarten und Sammlungsorten .....	21
Abbildung 6: Aufbewahrungsboxen .....	22
Abbildung 7: Wetterdaten der Messstation BFW Hietzing mit Phänologiedaten sowie dem Zeitpunkt des Schlupfs von <i>O. brumata</i> und <i>E. defoliaria</i> .....	25
Abbildung 8: Raupen der Kontrollgruppe von <i>O. brumata</i> , gefüttert mit Linde .....	27
Abbildung 9: Raupen der Kontrollgruppe von <i>O. brumata</i> , gefüttert mit Ahorn.....	28
Abbildung 10: Kontrollgruppe <i>E. defoliaria</i> an Linde .....	29
Abbildung 11: Kontrollgruppe <i>E. defoliaria</i> an Ahorn.....	29
Abbildung 12: Verteilung der Raupen mit Parasitierung und anderen Mortalitätsfaktoren nach Ort und Zeitpunkt der Sammlung .....	32
Abbildung 13: Artenverteilung und Häufigkeit der Parasitoide nach Sammlungsdatum und ort .....	33
Abbildung 14: Verteilung der Raupen mit Parasitierung und anderen Mortalitätsfaktoren nach Baumarten.....	35
Abbildung 15: Häufigkeiten der Parasitoide von <i>O. brumata</i> nach Baumarten.....	35
Abbildung 16: Zustands der Raupen nach Sammlungsdatum aus den Fallen .....	37
Abbildung 17: <i>Perilampus ruficornis</i> neben Puparium von <i>Cyzenis albicans</i> und Puppenhülle von <i>O. brumata</i> .....	46

## TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 1: Abundanz und Konstanz der Parasitoide von <i>Operophtera brumata</i> in Mitteleuropa .....	11
Tabelle 2: Parasitierung und Verluste von <i>O. brumata</i> in Abhängigkeit vom Ort und Zeitpunkt der Sammlung .....	31
Tabelle 3: Parasitierung und Verluste von <i>O. brumata</i> aus der Krone .....	34
Tabelle 4: Parasitierung und Verluste von <i>O. brumata</i> aus Fallensammlungen .....	36
Tabelle 5: Aus Raupen von <i>O. brumata</i> geschlüpfte Ichneumonoidea .....	38
Tabelle 6: Aus Praepuppen geschlüpfte Ichneumonoiden .....	39
Tabelle 7.: Aus Praepuppen geschlüpfte Tachinen .....	39
Tabelle 8: Aus Puppen geschlüpfte Tachinen .....	40
Tabelle 9: Aus Puppen des Wirts <i>Agriopsis leucophaearia</i> geschlüpfte Tachinen .....	41
Tabelle 10: Adulte Ichneumonoidea von <i>O. brumata</i> .....	42
Tabelle 11: Adulte Ichneumonoidea aus dem Wirt <i>Alsophila aescularia</i> .....	44

# 1 Einleitung

Der Kleine Frostspanner, *Operophtera brumata* (Linnaeus 1758) (Lepidoptera, Geometridae), ist aus dem Obstbau bereits Ende des 19. Jahrhunderts als Schädling bekannt (WATTS 1867, KEPPEL 1880, HENSCHEL 1895). Dies hat dazu geführt, dass sich Wissenschaftler Anfang des 20. Jahrhunderts näher mit der Erforschung der Biologie dieses Insekts befassten (SCHNEIDER-ORELLI 1915: Schweiz, ESCHERICH 1918: Deutschland). Vermutlich in den 1920er Jahren wurde die in Europa heimische Art nach Kanada eingeschleppt, nach ersten Massenvermehrungen in den 1940er Jahren mit merklichen wirtschaftlichen Schäden durch großflächigen Kahlfraß wurde das Auftreten dokumentiert und publiziert (MACNAY 1949). In den folgenden Jahren sind sowohl in Nordamerika als auch Europa Untersuchungen bezüglich der Parasitoide des Kleinen Frostspanners angestellt worden, mit dem schließlich erfolgreichen Ziel der Nachführung natürlicher Gegenspieler (VARLEY & GRADWELL 1956, GRAHAM 1958, WYLIE 1960). Darauf aufbauend wurde in den folgenden Jahren der Hintergrund der Massenvermehrungen und ihr Zusammenbruch Gegenstand der Forschung, mit der Erkenntnis, dass bei der Art von einer zyklisch fluktuierenden Populationsdynamik auszugehen ist (EMBREE 1965, ALTENKIRCH 1991, HORGAN 1993, ROLAND 1998, LEMME 2000). Außerdem ging es um das Beschreiben, Analysieren, Verstehen und Modellieren der Wirt-Parasitoid-Interaktion (HERTING 1964, SECHSER 1969, ROLAND & EMBREE 1995, VINDSTAD et al. 2010). Viele Antworten haben aber auch neue Fragen aufgeworfen, welche die Komplexität der Art und ihrer Rolle im Ökosystem veranschaulichen.

Diese Arbeit soll im Zuge einer zunehmenden Populationsdichte (Progradation) von *Operophtera brumata* in Wien 2013 (CONNELL 2013) den Beginn einer mehrjährigen Untersuchung der Larval- und Larval-Pupalparasitoide markieren. Auch weil es in der Zwischenzeit in Österreich keine größeren Erhebungen mehr gab bietet es sich an, an die Arbeiten der 1960er Jahre anzuknüpfen. Ziel ist es, die bei *Operophtera brumata* lokal vorkommenden Arten der Parasitoide und ihre Häufigkeit zu bestimmen. Gleichzeitig in höheren Dichten auftretende Lepidopteren werden ebenfalls auf Parasitoide untersucht um festzustellen, ob generalistische oder spezialisierte Arten den Parasitoidenkomplex bestimmen. Schließlich werden Fragestellungen bezüglich der bevorzugten Orte der Parasitierung bzw. der Eiablage, sowie zu möglichen Auswirkungen der dritten trophischen Ebene, respektive Wirtsbaum-Parasitoid-Beziehung, verfolgt.

Zunächst wird ein Überblick aus der Literatur zur Biologie von *Operophtera brumata* und Hypothesen über den Hintergrund der Populationsdynamik gebracht sowie Näheres über dessen Parasitoide erläutert. Daraus haben sich die im folgenden Unterkapitel beschriebenen Fragestellungen mit entsprechenden Erwartungen entwickelt.

## 1.1 Stand des Wissens

### 1.1.1 Biologie von *Operophtera brumata*

Der Kleine Frostspanner, *Operophtera brumata*, (engl. winter moth), ist ein polyphages, univoltines Insekt. Der deutsche und englische Name leitet sich von der jahreszeitlich späten Aktivität der Adulten ab; diese schlüpfen erst nach den ersten kalten Tagen im Spätherbst. Ein weiteres auffälliges Merkmal der Art sind die Flügel der Weibchen, welche auf stummelförmige Ansätze reduziert sind. Nach dem Schlupf aus den in oberen Bodenschichten liegenden Kokons suchen sich die Weibchen einen Baum, um diesen kletternd zu erklimmen. Am Stamm findet die Paarung mit den flugtauglichen Männchen statt. Diese können die Lockstoffe der Weibchen auch aus größeren Entfernungen mit ihren Antennen wahrnehmen (KUDLER 1978). Der Kleine Frostspanner legt durchschnittlich 330 Eier pro Weibchen (SECHSER 1969). Die Anpassung des Schlupfes an das Aufspringen der Knospen Mitte April bis Anfang Mai und die Akzeptanz vieler Laubbäume als Wirtspflanzen sichert der Art eine ausreichende Nahrungsversorgung (VAN DONGEN 1997). Nach fünf Raupenstadien, die sich witterungsabhängig über einen Zeitraum von vier bis sechs Wochen entwickeln, baumen sich die Raupen zur Verpuppung im Boden ab (KUDLER 1978).

### 1.1.2 Schadwirkung von *Operophtera brumata*

Schäden im Forst, wie Zuwachsverluste, sind bei Massenvermehrungen durch Kahlfraß möglich. Kommen Gradationen anderer Arten, wie der Heidelbeerwintereule (*Conistra vaccinii* (Linnaeus, 1761)) oder des Großen Frostspanners (*Erannis defoliaria* (Clerck 1759)) hinzu, können Bäume empfindlich geschwächt werden. Dabei sind Eichen besonders gefährdet: Eichenwickler (*Tortrix viridana* (Linnaeus 1758)), Schwammspinner (*Lymantria dispar* (Linnaeus 1758)) und Eichenprozessionsspinner (*Thaumetopoea processionea* (Linnaeus 1758)) neigen ebenfalls zu Massenvermehrungen, dazu können die Blätter bei entsprechender Witterung von Eichenmehltau (*Microsphaera alphitoides* Griff. & Maubl.) befallen werden. Einzelne Bäume weisen schließlich für sekundäre Schaderreger z. B. dem Zweipunktigen Eichenprachtkäfer (*Agrilus biguttatus* (Fabricius 1777)) oder Schwächeparasiten wie dem Eichenfeuerschwamm (*Phellinus robustus* (P. Karst.) Bourdot & Galzin 1928) eine Prädisposition auf und sterben ab (DELB 2012). Im Obstbau ist außerdem durch Fraß an den Blütenknospen mit Fruchtverlust zu rechnen (KUDLER 1978).

### 1.1.3 Populationsdynamik von *Operophtera brumata*

Die Gradationen des Kleinen Frostspanners werden seit den 1940er Jahren genauer beobachtet und scheinen in leicht schwankenden Zyklen aufzutreten. In einem Untersuchungszeitraum von 30 Jahren wurden Phasen von 6-7 Jahren festgestellt, aber

auch längere Phasen (12-14 Jahre) mit weniger bedeutenden schwächeren Massenwechseln, sog. „Zwischenhochs“, ermittelt (s. Abb.1, ALTENKIRCH 1991). Es wird daraus gefolgert, dass die Kontrolle der Populationsentwicklung anhand der Werte aus den Vorjahren eine sichere Prognose bietet (kritischer Wert: Durchschnittlich 1 Weibchen/cm Leimring). Hinsichtlich des Managements wird auf die wichtige Rolle der natürlichen Regulationsfaktoren wie Tachiniden und parasitischen Hymenopteren hingewiesen, welche insbesondere bei Überlegungen bezüglich der chemischen Bekämpfung zu berücksichtigen seien (ALTENKIRCH 1991). In Kanada (Nova Scotia) wurden weniger starke Schwankungen mit Gradationen im Rhythmus von 8-9 Jahren festgestellt (MACPHEE 1988). In Norwegen wurde von 1972-1996 Zyklen mit Massenvermehrungen im Abstand von 9-10 Jahren gefunden (HOGSTAD 1997; s. Abb. 1).

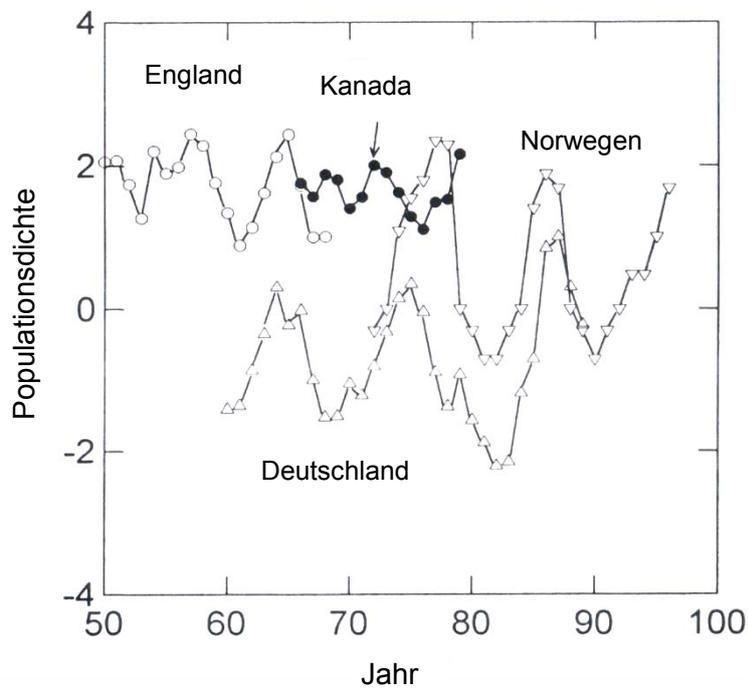


Abbildung 1: Populationsentwicklung von *O. brumata* (nach ROLAND 1998). Dargestellt ist die Dichte der Population im Verlauf der Zeit.

In Südwestdeutschland werden seit Ende der 70er Jahre bis 2012 Gradationen alle 8-9 Jahre beobachtet (DELB 2012). In Brandenburg wurde nach einer Gradation 2004 und dem darauffolgenden Zusammenbruch der Population seit 2010 wieder ein Anstieg der Dichte beobachtet (MÖLLER et al. 2014). Auch im Untersuchungsgebiet zeigte sich diese Entwicklung: zunächst trat die Art 2005 in hoher Dichte auf (Gradation), ging aber bereits im folgenden Jahr stark zurück (Retrogradation) und nimmt nach einer von 2008-2010 andauernden Latenzphase seit 2011 wieder zu (Progradation). Neben den bereits erwähnten Regelmäßigkeiten in der Dynamik lokaler Populationen ist bemerkenswert, dass Massenvermehrungen auch überregional synchron auftreten können (MYERS 1998). Die

Gründe für Massenvermehrungen von *Operophtera brumata* bleiben nach wie vor Gegenstand der Forschung, welche sich zunehmend auch mit komplexeren Modellen, z.B. einer Wirt-Pathogen-Prädatoren-Beziehung, befasst. Diesem Modell nach kann es zu irregulären, mit Werten aus längeren Versuchsreihen übereinstimmenden, Schwankungen kommen (DWYER et al. 2004).

#### 1.1.4 Abiotische Faktoren

Die Gründe für auffällige Parallelen in der Entwicklungsdynamik von Populationen über weite Entfernungen geben nach wie vor Anlass zur Diskussion. Als wichtigster, die Populationsdichte bestimmender Faktor gilt die zeitliche Koinzidenz des Schlupfes mit dem Knospenaustrieb, welcher wiederum von der Witterung abhängig ist (HOLLIDAY 1985; ROLAND 1998). Das erste Larvenstadium ist besonders auf die nährstoffreichen und gerbstoffarmen Knospenblätter angewiesen. Geringe Verschiebungen zwischen Knospenaustrieb und Raupenschlupf können daher für eine hohe Mortalität der Jungrauen und eine reduzierte Fitness der Folgegeneration sorgen (VARLEY & GRADWELL 1960, TIKKANEN & JULKUNEN-TIITTO 2003).

Die überregionale Synchronisation von lokalen Populationen wird vermutlich durch starke exogene Ereignisse beeinflusst ("Moran-Effekt"; MORAN 1953). In einer auf forstliche Lepidopteren bezogene Review wurde die Hypothese des Moran-Effekts überprüft (MYERS 1998). So seien in Jahren mit kühlerer Witterung im Frühjahr, ausgelöst durch Tiefs im Sonnenfleckenzyklus, global synchrone Massenvermehrungen bzw. ein starker Anstieg der Populationen von Waldinsekten zu beobachten. Es sei anzunehmen, dass auch *Operophtera brumata* von einem kalten Frühjahr profitiert, da durch die spät, aber plötzlich stark ansteigenden Temperaturen Schlupf und Austrieb besser synchronisiert werden. Diese Vermutung wird durch eine neuere Arbeit noch erweitert, dabei in Bezug auf Fluktuationen im Populationszyklus von *Epirrita autumnata* (Borkhausen 1794). Durch Tiefs im Sonnenfleckenzyklus, welche eine geringere Sonneneinstrahlung zur Folge hätten, sei die Ozonschicht dünner, was wiederum zu einer erhöhten Einstrahlung von UVB-Strahlen führe. Blätter, die einer erhöhten Strahlung ausgesetzt seien, hätten höhere metabolische Kosten UVB-schützende Pigmente zu produzieren, damit sei die Möglichkeit, fraßhemmende Stoffe zu produzieren, geringer (SELÅS et al. 2004). Eine Studie in Skandinavien über die Synchronisierung der Entwicklung von *Epirrita autumnata* und *Operophtera brumata* mit dem Sonnenfleckenzyklus kam zum Schluss, dass über größere Zeiträume gesehen kein Zusammenhang besteht (NILSSEN et al. 2007).

Als weiterer abiotischer Faktor sei die abhängig vom Breitengrad witterungsbedingte kürzere Puppenruhe erwähnt. Der somit im Norden gegenüber dem Süden verkürzte Zeitraum für

Puppenprädatoren und –parasitoide kann den Einfluss derselben merklich senken. Auch schlüpfen die Raupen im Norden später als im Süden, was das Zeitfenster für die Larvalparasitoide deutlich einschränkt. Damit wird die Zusammensetzung des Parasitoidenkomplexes wesentlich verändert (HOLLIDAY 1985). In nördlicheren Breiten können außerdem durch das kältebedingte Fehlen (kürzere Vegetationszeit) von Neben- oder Zwischenwirten Lebensräume mit vermindertem Gegenspielerpotential entstehen (LEMME 2000).

#### 1.1.5 Biotische Faktoren

Neben den abiotischen Faktoren Klima und Witterung sind aber auch externe biotische Faktoren wesentlich für den Zusammenbruch einer Gradation verantwortlich. Hier wären Wirtspflanze, Prädatoren, Pathogene und die Parasitoide zu nennen. Da die Parasitoide den Schwerpunkt dieser Arbeit darstellen, werden bisherige Erkenntnisse über sie in einem eigenen Unterkapitel (1.1.6) ausführlicher dargestellt.

Der auf die Populationsdynamik von *Operophtera brumata* einwirkende biotische Faktorenkomplex kann positive und negative Folgen haben. Eine klare Trennung und Quantifizierung einzelner Faktoren scheint nahezu unmöglich (LEMME 2000). Die genaue Analyse der Mortalitätsfaktoren und ihr Vergleich kann den Schlüsselfaktor für die Dynamik einer lokalen Population aufzeigen („key factor“, VARLEY & GRADWELL 1960). Prinzipiell sollten so viele Faktoren wie möglich aufgenommen werden um schließlich ein Gesamtbild im Kontext der Umgebung und beteiligter Biota interpretieren bzw. daraus Aussagen ableiten zu können (BELLOWS et al. 1992).

##### 1.1.5.1 Wirtspflanze

Die Wirtspflanze ist als Nährstofflieferant der limitierende Faktor für den Herbivoren. Dafür hat sich in der wissenschaftlichen Literatur der Begriff „bottom up“ eingebürgert („limited from below“, WHITE 1978). In Zusammenhang mit der Nahrung ergibt sich für den Herbivoren aber auch die Möglichkeit, die Ressourcen oder die Struktur der Wirtspflanze so zu nutzen, dass feindfreie Räume entstehen. Demnach kann feindfreier Raum als die Lebensweise definiert werden, welche die Verwundbarkeit einer Art zu ihren natürlichen Feinden reduziert oder eliminiert (JEFFRIES & LAWTON 1984). Dies kann sich u. A. auf Einlagern toxischer Pflanzenstoffe, äußerliche Tarnung, Nutzen von Verstecken oder besonderes Verhalten beziehen. Wenn es um die Bedeutung der einzelnen biotischen Faktoren geht, so wird den Pflanzen als Primärproduzenten, deren Morphologie/Struktur und den sekundären Pflanzenstoffen, also insgesamt dem sog. „bottom up“-Effekt ein stärkerer Einfluss als dem Top-Down-Effekt durch Prädatoren bzw. Parasitoiden beigemessen (POWER 1992, WHITE 1978). In der Natur treten häufig beide Effekte nebeneinander auf und werden durch viele Faktoren beeinflusst (z. B. Klima, Wetter, saisonale Schwankungen, strukturelle

Besonderheiten des Habitats oder der Landschaft; MARTIN & ALLGAIER 2011). *Operophtera brumata* scheint als polyphager Laubfresser keine Anpassung an bestimmte Baumarten bzw. deren sekundäre Pflanzenstoffe entwickelt zu haben. Dennoch fressen die Raupen häufig an Eichen, vor allem in späteren Stadien, da Eichen spättreibende Bäume sind und die jungen Blätter einen besonders hohen Nährstoffgehalt aufweisen. In Eichenblättern enthaltene Tannine können allerdings auch negative Folgen für die Entwicklung der Raupen und Puppen von *Operophtera brumata* haben, was aber erst mit zunehmendem Alter und damit zunehmendem Tanningehalt der Blätter von Bedeutung ist (FEENY 1986).

Eine bestimmte Reaktion der Wirtspflanze auf Fraß von Herbivoren wird auch als verzögerte induzierte Resistenz bezeichnet (delayed inducible resistance, DIR). In Finnland zeigte sich dies an *Salix* sp. und *Sorbus* sp. nach Kahlfraß durch *Epirrita autumnata* (NEUVONEN et al. 1987). Bei Kahlfraß durch *Operophtera brumata* an *Malus* sp. und *Quercus garryana* konnte im Folgejahr keine Beeinträchtigung des Puppengewichts festgestellt werden (ROLAND & MYERS 1987). Da im Untersuchungsgebiet 2012 kein Kahlfraß stattfand war im Untersuchungszeitraum der vorliegenden Arbeit kein DIR-Effekt zu erwarten, dieser könnte aber bei zunehmender Populationsdichte wieder interessant werden.

Bestimmte Lepidopteren zeigen einen Zusammenhang zwischen Wirtsbaumart und Parasitierung (LILL et al. 2002). Die an Ahorn und Esche fressenden Raupen von *Hyphantria cunea* (Lepidoptera, Arctiidae) seien stärker parasitiert als diejenigen an Pappel und Ulme. Daraus wird gefolgert, dass bestimmte Wirtsbäume für herbivore Lepidopteren einen „feindarmen“ bzw. „feindreichen“ Raum („enemy-reduced/-packed“ space) darstellen können. Eine Studie über *Epirrita autumnata*, welche sich mit baumartenspezifischer Parasitierung befasste, konnte keinen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Larvalparasitoiden und der Baumartenzusammensetzung im Habitat feststellen (RIIHIMÄKI et al. 2005). Ergebnisse aus England zeigen eine geringere Parasitierung von an Eiche fressenden *Operophtera brumata* im Vergleich zu anderen Baumarten (CHENG 1970).

Generalistische phytophage Insekten können mit einem Mix aus qualitativ hochwertiger Nahrung und alkaloidhaltigen (Pyrrolizidin) Pflanzen offenbar einen Mittelweg zwischen raschem Wachstum und Parasitierungsschutz wählen (SINGER et al. 2004). Das Verhalten von Raupen von *Estigmene acrea* (Lepidoptera, Arctiidae) unterstützt diese Hypothese, da sie in späteren Stadien die alkaloidhaltigen Pflanzen bevorzugen und somit Parasitoiden entgegenwirken können. Auch *Grammia geneura* (Lepidoptera, Arctiidae) frisst zeitweilig an der alkaloidhaltigen Wirtspflanze *Senecio longilobus* um sich vor Parasitierung zu schützen (SINGER et al. 2004a).

Manche Parasitoide, die ihre Eier auf die Fraßpflanze des Wirtes ablegen, z.B. *Cyzenis albicans* (Fallen 1810), scheinen bei der Eiablage bestimmte Baumarten zu bevorzugen. Eine häufigere Eiablage an Eiche, wie im Vergleich von befreßener Eiche mit Apfel

festgestellt (ROLAND 1986) wurde anhand von auf Apfel ausgebrachtem Eichenblattextrakt überprüft, was eine vermehrte Eiablage auf den beprobten Blättern bewirkte (ROLAND et al. 1989). Letztendlich könnte der Effekt an der durch Fraß bzw. Elicitoren induzierten Ausschüttung flüchtiger sekundärer Pflanzenstoffe (Volatile Organic Compounds, VOC), wie z.B. Borneol bei der Eiche, liegen (ROLAND et al. 1995). Eine positive Reaktion auf VOC aus befreiten Blättern ist auch bei parasitischen Wespen bekannt (WHITMAN & ELLER 1990). Ebenfalls konnte eine Bevorzugung des Wirtsbaumes seitens der Parasitoide über eine stärkere Parasitierung von an Birke (*Betula* spp.) als an Heidelbeere (*Vaccinium corymbosum*) fressenden *Operophtera brumata* beobachtet werden (HORGAN 1993).

Was die Architektur der Bäume angeht wurden bei *Panolis flammea* (Lepidoptera, Noctuidae) sowohl in *Pinus contorta* als auch *Pinus sylvestris* eine höhere Parasitierung in der Krone als am Boden bzw. in der Strauchschicht gefunden (HICKS et al. 2007). Außerdem ist die Parasitierung bei *Pinus sylvestris* annähernd doppelt so hoch als bei *Pinus contorta*. Das Ergebnis wird mit einer höheren Wirtsdichte in der Krone als auch mit einer übersichtlicheren Umgebung für die Parasitoiden, bzw. der Morphologie der Triebe (*Pinus contorta*: längere und dichtere Nadeln) erklärt (HICKS et al. 2007). Die Parasitierung von *Lymantria dispar* durch *Compsilura concinnata* (Tachinidae) findet anscheinend bevorzugt im unteren Kronenbereich statt (BARBOSA et al. 1975), andere Parasitoide halten sich hingegen lieber in der Krone (*Apanteles melanoscelus*, *Brachymeria intermedia*) oder in Bodennähe (*Cotesia laeviceps*) auf (WESELOH 1972). Die offensichtlich je nach Art unterschiedlichen bevorzugten Aufenthaltsorte der Parasitoide regen dazu an, die Ergebnisse der Artenverteilung genauer zu betrachten. Der wichtigste Parasitoid von *Operophtera brumata*, *Cyzenis albicans* scheint bevorzugt im unteren Bereich der Bäume Eier auf befreiten Blättern abzulegen (EMBREE & SISOJEVIC 1965, SECHSER 1969).

Letztendlich steht es außer Frage, dass die klimatisch und standörtlich bedingte Baumartenzusammensetzung das Vorkommen und den Komplex der Begleitarten und/oder der Gegenspieler beeinflussen kann (KERSLAKE 1996).

#### 1.1.5.2 Prädatoren

Räuber des Larvalstadiums von *Operophtera brumata* sind vor allem Ameisen, Käfer, Spinnen, Kleinsäuger und Vögel. Das Puppenstadium dient häufig Käfern (Carabidae, Staphylinidae und Elateridae) sowie Kleinsäugetieren, wie Spitzmäusen und Wühlmäusen, als Nahrung (KUDLER 1978, KLEMOLA et al. 2009). Die Einwirkung von Prädatoren auf Larven und Puppen ist dabei ein wichtiger, funktional dichteabhängiger Faktor, der sich aufgrund einer Sättigung aber nur bei geringen Dichten effektiv auf die Wirtspopulation auswirkt (ROLAND 1998). Sind viele Prädatoren vor Ort, welche sowohl parasitierte als auch unparasitierte Kokons fressen, können diese einen antagonistischen Effekt auf allfällige

Parasitoide haben (HASSELL 1980). Andererseits gibt es auch Untersuchungen, die zeigen, dass Käfer häufiger unparasitierte als parasitierte Kokons von *Operophtera brumata* fressen und damit Parasitierung und Prädation sogar synergistisch wirksam sein könnten (ROLAND & EMBREE 1995).

#### 1.1.5.3 Pathogene

Pathogenen - wie Pilzen, Mikrosporidien, Bakterien und Viren - wird unter natürlichen Bedingungen kein hoher Anteil an der Mortalität von *Operophtera brumata* eingeräumt. Obwohl sich die Pathogene bei hoher Populationsdichte schnell verbreiten wird nicht von einem langfristigen Einfluss derselben auf die Population ausgegangen (ROLAND & EMBREE 1995). Andere Autoren sprechen wiederum von einem deutlichen Einfluss durch Pathogene, z.B. können Nucleopolyhedroviren einen Anteil von 50% und mehr an der Mortalität der Population einnehmen (GRAHAM et al. 2004). Je nach Umweltbedingungen, genetischer Variabilität und Virulenz des Pathogens sowie Empfindlichkeit/Resistenz und Dichte der Wirtspopulation können Pathogene bei Insekten sehr unterschiedlich zur Geltung kommen (CORY & MYERS 2003, SHAPIRO-ILAN 2012). Die inundative Ausbringung von Pathogenen wie *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (B.t.) zur biologischen Kontrolle von *Operophtera brumata* kann bei drohendem Kahlfraß eine Möglichkeit sein den Schaden zu begrenzen. Diese Anwendung ist aber auch umstritten: B.t.-Präparate sind von kurzer Wirksamkeit, die Ausbringung kostenintensiv und ökologisch nicht unbedenklich, da auch andere Lepidopteren betroffen sein können (BOULTON 2004). Dem gegenüber steht der strengen Auflagen unterliegende, sorgfältig geplante und auf großen Waldflächen in den letzten Jahren erfolgreiche Einsatz von B.t. gegen die Eichenfraßgesellschaft (DELB 2012, MÖLLER et al. 2014).

### 1.1.6 Parasitoide von *Operophtera brumata*

Als Parasitoide werden Lebewesen bezeichnet, die zur Entwicklung eines Individuums ein Wirtstier benötigen, welches mit dem Abschluss ihrer Entwicklung stirbt (HAJEK 2004). In Bezug auf den Parasitoidenkomplex, die verzögerte, dichteabhängige Parasitierung und Einflüsse auf die Populationsentwicklung von *Operophtera brumata* wurde in den letzten 50 Jahren bereits viel Forschung betrieben; dieses Kapitel soll einen Überblick der wichtigsten Untersuchungen verschaffen.

Die Rolle der zeitlichen Koinzidenz Schlupf/Austrieb gilt als großräumig bedeutendster populationsbeeinflussender Faktor (ROLAND 1998), den Parasitoiden kommt die Rolle der dichteabhängig verzögert auftretenden Regulatoren zu. Auch wenn Parasitoide die zunehmende Häufigkeit ihres Wirts nicht verhindern können, so tragen sie doch dazu bei, dass dieser nicht über einen längeren Zeitraum in höheren Dichten auftritt (HORGAN et al. 1999). Untersuchungen an *Lymantria dispar* aus Österreich belegen ebenfalls eine verzögert dichteabhängigen Parasitoid-Wirt-Beziehung (HOCH et al. 2001 und 2006). In der Latenzphase der Populationsdynamik von *Operophtera brumata* ist mit einer geringen Parasitierung von ca. 5 % zu rechnen. Mit der Progradationsphase steigt die Populationsdichte der wirtsspezifischen Parasitoide nach der Theorie der verzögert dichteabhängigen Parasitoid-Wirt-Beziehung nur langsam und nimmt erst in der Kulminationsphase mit Werten von bis zu 80 % Parasitierung deutlich zu und trägt so schließlich wesentlich zum Einbruch der Population bzw. der Retrogradationsphase bei (EMBREE 1965, ROLAND 1995). Zwischen 2001-2005 befasste sich in Norwegen eine größere Studie mit dem Ziel die Rolle der Parasitoide in der Gradationsphase von *Operophtera brumata* und *Epirrita autumnata* zu bestimmen (SCHOTT et al. 2010). Obwohl relativ hohe Parasitierungswerte beobachtet wurden (bis zu 66 % bei *Operophtera brumata* bzw. 74 % bei *Epirrita autumnata*), konnte kein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen Parasitierungsrate und Zusammenbruch der Massenvermehrung festgestellt werden. Es wurde gefolgert, dass die Ergebnisse aus der Forschung über Parasitoid-Wirt-Beziehungen, welche häufig auf lokal beschränkten Untersuchungen basieren, in ihrer Relevanz für großräumige und langfristige Populationsentwicklungen falsch interpretiert werden können und dass die Ursache für den Zusammenbruch nicht allein die Parasitoide sind (SCHOTT et al. 2010).

Eine weitere, ebenfalls in Norwegen durchgeführte Studie untersuchte die Struktur des Parasitoidenkomplexes von *Operophtera brumata* und *Epirrita autumnata*. Häufigste Parasitoide waren *Phobocampe* sp., *Cryptus titubator* (Thunberg 1822) und *Agrypon flaveolatum* (Gravenhorst 1807). Es zeigte sich, dass die Struktur des Parasitoidenkomplexes, d.h. das Vorkommen und die Häufigkeit der einzelnen Arten, keinen

Bezug zur Dichte der Wirte aufweist. Dies ließ die Autoren eine Hypothese aufstellen wonach die Parasitoide von Wirten mit starken Schwankungen ihrer Populationsdichte bei der Entwicklung ihres Verbreitungsmusters einem „Lotterie“-Modell folgen. Demzufolge erreicht eine Parasitoidenart lokale Dominanz durch Rekolonisierung eines zunächst konkurrenzfreien Habitats bei steigender Wirtsdichte, unter der Voraussetzung des Mangels an Alternativwirten während der Abwesenheit der Hauptwirte (VINDSTAD et al. 2010).

#### 1.1.6.1 Biologische Kontrolle von *Operophtera brumata* in Nordamerika

Eine Einschleppung von *Operophtera brumata* von Europa nach Nordamerika erfolgte in den 1930er Jahren, gefolgt von regionalen Massenvermehrungen, die bisweilen mehrere Jahre andauerten (MACNAY 1949). Nach einigen Jahren der Forschung wurde in British Columbia, Nova Scotia, auf die biologische Kontrolle mittels der Nachführung natürlicher Gegenspieler, der Tachinen *Cyzenis albicans* sowie der Hymenopteren *Agrypon flaveolatum*, gesetzt (EMBREE 1965, ROLAND & EMBREE 1995). Der Einbruch der anhaltenden Gradationen von *Operophtera brumata* in Nordamerika durch die Etablierung der Gegenspieler, insbesondere *Cyzenis albicans* (GRAHAM 1958), unterstreicht die Bedeutung der Parasitoide in der Regulation der Frostspannerpopulation deutlich, und hat auch in den letzten Jahren nicht an Bedeutung verloren. So wurde eine mehrjährige Gradation in New England, Massachusetts im Rahmen eines Projektes unter der Leitung des Entomologen Joseph Elkinton von der University of Massachusetts mit der Einführung von *Cyzenis albicans* in einem seit 2005 andauernden Projekt bis zum Jahr 2011 wesentlich reduziert (UNIVERSITY OF MASSACHUSETTS AT AMHERST 2011).

#### 1.1.6.2 Untersuchungen über Parasitoide in Mitteleuropa und Österreich

In Nordwestdeutschland (Münster) wurden zwischen 1959 und 1961 bei *Operophtera brumata* hauptsächlich *Cyzenis albicans*, *Phorocera obscura* und *Lypha dubia*, seltener *Phobocampe crassiuscula*, *Agrypon flaveolatum* und sehr selten *Apanteles jucundus* (= *Cotesia jucunda*) gefunden (HERTING 1964). Ein umfassender Überblick über die Anfang der 1960er Jahre in Mitteleuropa erforschten Parasitoide des Kleinen Frostspanners wurde 1969 in Wien veröffentlicht (SECHSER 1969). Das Ergebnis aus 20 meist mehrjährigen Untersuchungen soll in der folgenden Tabelle (s. Tab. 1) kurz zusammengefasst dargestellt werden, die Biologie der Arten wird dann in den folgenden Unterkapiteln erläutert. Mit einbezogen sind auch Untersuchungen aus Österreich (gesammelt und bestimmt u.a. von Pschorn-Walcher 1959-1961); so wurden hier hauptsächlich die Tachinidae *Cyzenis albicans* und *Lypha dubia* (sehr selten *Phorocera obscura*, *Phrxye nemea* und *Blondelia nigripes*), die Ichneumonidae *Phobocampe crassiuscula* (und selten *Agrypon flaveolatum*, sehr selten

*Lissonota biguttata*) sowie sehr selten die Braconidae *Apanteles jucundus* (= *Cotesia jucunda*), gefunden.

Tabelle 1: Abundanz und Konstanz der Parasitoide von *Operophtera brumata* in Mitteleuropa (nach SECHSER 1969)

Abundanz Konstanz	dominierend (>40% rel. Häufigkeit)	25-40% rel. Häufigkeit	15-25% rel. Häufigkeit	5-15% rel. Häufigkeit.	zufällig (0-5% rel. Häufigkeit)
konstant (in 80-100% aller Proben)	<i>Cyzenis albicans</i>				
in 60-80%					
in 40-60% aller Proben	<i>Lypha dubia</i>	<i>Phobocampe crassiuscula, Phorocera obscura</i>	<i>Apanteles jucundus (=Cotesia jucunda)</i>	<i>Netelia latungula, Eulophus larvarum</i>	
in 20-40% aller Proben			<i>Agrypon flaveolatum</i>	<i>Blondelia nigripes, Rogas testaceus, Phryxe nemea, Meteorus sp.</i>	
gelegentlich (in 0-20% aller Proben)				<i>Phryxe longicauda</i>	<i>Lissonota biguttata, Sinophorus rufifemur, Smidtia conspersa</i>

Es wurden in Österreich keine *Rogas testaceus* (Braconidae, Rogadinae) gefunden, was daran liegen könnte, dass die Mumie der von *Rogas* spp. parasitierten Frostspannerraupe häufig übersehen wird (SECHSER 1969).

### 1.1.6.3 Biologie der Raupenfliegen (Tachinidae)

***Cyzenis albicans*** gilt als wirtsspezifisch (bzw. „obligat monophag, mit eng begrenztem Wirkkreis“; HERTING 1960) bei *Operophtera brumata*, auch wenn darüber hinaus die selteneren *Operophtera fagata* und *Theria rupicapraria* ebenfalls als Wirte dienen können (WYLIE 1960). Nach der Einführung in Kanada konnte auch eine erfolgreiche Parasitierung bei der dort heimischen Art *Operophtera bruceata* beobachtet werden (EMBREE & SISOJEVIC 1965). Dieser Parasitoid ist univoltin, überwintert im Kokon und schlüpft ungefähr zeitgleich mit *Operophtera brumata* im Frühjahr. Zwei Wochen nach der Paarung werden bis zu 2000 Eier auf befallene Blätter zumeist unterständiger Bäume in die Nähe von Wirtsraupen gelegt, die diese dann als Ganzes mit der Nahrung aufnehmen. Befindet sich die Frostspannerraupe in einem der ersten drei Stadien, kommt es häufig vor, dass die

Parasitoideneier mit der Nahrung zerkaut und dabei zerstört werden. Auch wenn mehrere Eilarven aufgenommen werden, kann nur eine von ihnen ihre Entwicklung beenden. Der Schlupf der Fliegenlarven erfolgt im Mitteldarm, danach bohren sie sich durch die Leibeshöhle und wandern zu den Speicheldrüsen, wo sie sich festsetzen. Die nächsten Stadien (L2 und L3, Puppe) werden erst nach der Verpuppung des Wirts gebildet. Nachdem der Wirt vollständig von Innen aufgezehrt ist, bildet die Larve ihr eigenes Puparium in der Wirtspuppe und überdauert so den Winter (HASSELL 1969, SECHSER 1969).

***Lypha dubia*** scheint *Operophtera brumata* nicht unbedingt zu bevorzugen, dennoch kann sie als zweihäufigste Tachinidae bei diesem Wirt auftreten (SECHSER 1969). Andere Autoren beschreiben die Art als unbedeutend in Bezug auf *Operophtera brumata* und reduzieren ihren Einfluss gar auf eine schwach reziprok dichteabhängige Funktion (VARLEY & GRADWELL 1968) oder gehen von einer konstanten, relativ niedrigen Populationsdichte aus (CHENG 1970). Es gilt *Operophtera fagata* als Hauptwirt (HERTING 1964). In England zeigte sich eine Bevorzugung von Wicklerarten (VARLEY 1956). Die adulten Fliegen sind im Herbst fertig entwickelt, überwintern aber im Kokon und schlüpfen im folgenden Frühjahr; damit ist auch diese Art univoltin. Die Eier werden in die Nähe der Wirte gelegt, worauf innerhalb weniger Minuten die L1 schlüpfen, aktiv den Wirt suchen, sich anheften und rasch einbohren (sog. „Kriechwinker“, HERTING 1960). Der Wirt kann sich bis zur Kokonbildung weiter entwickeln, danach wird er vollständig von innen aufgezehrt. Das letzte Larvenstadium verlässt die leere Wirtshülle und verpuppt sich nicht weit davon im Boden.

***Phorocera obscura*** hat offenbar *Erannis defoliaria* als bevorzugten Wirt, daneben werden u.a. *Operophtera brumata*, *Agriopsis aurantiaria* (Hübner 1799), *Agriopsis marginaria* (Fabricius 1776), *Alsophila aescularia* (Denis & Schiffermüller 1775) parasitiert (HERTING 1964). Auch können Noctuidae als Wirte dienen (DAY 1948). Die Eiablage erfolgt durch einen blitzschnellen Angriff der Fliege, bei dem sie in die Haut der Raupe eine kleine Wunde ritzt, worin das Ei innerhalb kürzester Zeit abgelegt wird; aus diesem schlüpft innerhalb von fünf Tagen L1, welches sich in den Wirt einbohrt (HERTING 1960). Wie die o.g. Raupenfliegen ist die Art solitär, univoltin und überwintert im Kokon (SECHSER 1969).

***Blondelia nigripes*, *Phryxe nemea* und *Phryxe longicauda*** sind polyphage, plurivoltine, meist solitäre, bisweilen gregäre, bei *Operophtera brumata* seltenere Tachiniden. Die Larven überdauern die kalte Jahreszeit in Kokons von überwinternden Wirten. Die Puppenruhe dauert nur ca. zwei Wochen, danach suchen sich die Fliegen den nächsten Wirt. Das Ei wird per Legestachel injiziert. Frostspannerraupe werden noch während der Fraßperiode abgetötet, die Verpuppung erfolgt außerhalb des Wirts im Boden (SECHSER 1969).

#### 1.1.6.4 Biologie der Schlupfwespen

Bei der in den 60er Jahren gefundenen *Phobocampe crassiuscula* (Ichneumonidae, Campopleginae) handelt es um zwei Arten, *Phobocampe tempestiva* und *Phobocampe brumatae* sp. n. (CARLSON 1979, HORSTMANN 2009). Die aus *Operophtera brumata* schlüpfende *Phobocampe tempestiva* wird als plurivoltine, wirtswechselnde, koinobionte, solitäre Art bezeichnet (HERTING 1964). Die Adulten schlüpfen als ca. 6 mm große schwarze Wespen bereits im Juni und können *Operophtera fagata*, *Agriopsis* spp. und *Tortrix viridana* als Neben- bzw. Sommerwirte nutzen. Die Überwinterung kann sowohl in Wirten als auch im Kokon erfolgen. Der Kokon ist graubraun mit einem hellen Streifen in der Mitte, ovoid, glatt, ca. 5mm lang und 3mm breit (PSCHORN-WALCHER 1960, SECHSER 1969, YU 2012).

*Cotesia jucunda* ist eine plurivoltine, solitäre, koinobionte Braconidae aus der Unterfamilie Microgastrinae und kommt an *Operophtera brumata* und *Erannis defoliaria* vor. Weitere Wirte sind u.a. *Epirrita autumnata*, *Pieris brassicae*, *Operophtera fagata*, *Eupithecia pimpinellata* (YU 2012). Das Ei wird von den Weibchen bei einer raschen Attacke mit dem Legestachel in die Raupe injiziert, dabei wird das dritte Stadium bevorzugt. Innerhalb von zwei Wochen ist die Larvenentwicklung abgeschlossen und die L3 verlässt den sterbenden oder schon toten Wirt, um ihren gelblichen, locker gespinstähnlich aufgebauten, ca. 3,5 mm langen Kokon zu spinnen. Bereits nach ca. acht Tagen schlüpfen die Adulten und machen sich auf die Suche nach dem nächsten Wirt (SECHSER 1969).

*Agrypon flaveolatum* ist eine polyphage, koinobionte Ichneumonide aus der Unterfamilie Anomalinae und tritt neben *Operophtera brumata*, *Operophtera fagata* und *Theria rupicaprararia* auch an zahlreichen anderen Macro- und Microlepidopteren auf (THOMPSON 1957, YU 2012). Die Parasitierung findet erst nach der Verpuppung des Wirts im Boden statt. Damit zählt die Art zu den reinen Puppenparasitoiden und wird daher in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt.

In Europa treten aus der Gattung *Aleiodes* (Braconidae, Rogadinae) mehrere, morphologisch unterschiedliche, Formen der gleichen Art bei *Operophtera brumata* auf. Dabei wird als Sammelbezeichnung *Aleiodes gastritor* agg. verwendet. *Aleiodes gastritor* agg. ist plurivoltin, koinobiont und nicht spezialisiert. Von dieser Art parasitierte Raupen stellen mit dem dritten bis fünften Larvenstadium ihre Entwicklung ein. Dabei mumifiziert die äußere Haut der Raupe, auch die Kopfkapsel bleibt mit dem Rumpf verbunden, während sich im Inneren der Parasitoid verpuppt. Nach 2-3 Wochen schlüpfen die ca. 5mm großen, orange gefärbten Wespen aus der posterior gelegenen selbstgenagten Öffnung (SHAW 2006).

*Rogas testaceus* (= *Rogas luteus*) (Braconidae, Rogadinae) wurde als Parasitoid etwas seltener gefunden (SECHSER 1969). Da innerhalb der Unterfamilie Rogadinae zahlreiche Neuordnungen stattfanden (BROAD et al. 2012) und die Art aktuell nicht als Parasitoid von *Operophtera brumata* gelistet ist (YU 2012), muss davon ausgegangen werden, dass es sich

um eine andere Art handelt, womöglich aus der Gattung der sehr schwer voneinander unterscheidbaren *Aleiodes* spp. (ZALDÍVAR-RIVERÓN et al. 2008).

***Eulophus larvarum*** (Eulophidae, Eulophinae) ist ein idiobiontisch, gregär lebender, plurivoltiner Ektoparasit. Nach dem Schlupf aus Überwinterungswirten im Mai legen die Weibchen im Durchschnitt sechs Eier in die Intersegmentalhäute der Frostspanner (L2 bis L4). Die schlüpfenden Larven beißen sich an der Eiablagestelle fest und beginnen am Wirt zu saugen. Dieser stellt seine Entwicklung ein und stirbt ca. eine Woche später (SECHSER 1969).

***Lissonata biguttata*** (Ichneumonidae, Banchinae) ist ein relativ seltener, solitärer, plurivoltiner, wirtswechselnder Endoparasitoid. Typisch ist der durchsichtige Kokon mit der gelblich gefärbten Puppe (HERTING 1964).

***Netelia latungula*** (Syn. *Bessobates latungula*) (Ichneumonidae, Tryphoninae) ist ein seltenerer, zumeist univoltiner, idiobionter Solitärparasitoid der Praepuppe, welcher außer bei *Operophtera brumata* auch bei *Operophtera fagata*, *Cabera pusaria*, *Eupithecia* sp. und *Lymantria dispar* vorkommen kann (HERTING 1964, YU 2012).

1.1.6.5 Parasitoide gemeinsam mit *Operophtera brumata* vorkommender Arten  
Neben den Geometridae *Erannis defoliaria*, *Alsophila aescularia* und *Agriopsis leucophaearia* (Denis & Schiffermüller 1775) können auch Noctuidenarten wie *Conistra vaccinii* im Forst, insbesondere an Eichen, als Komplexschädlinge auftreten (HERTING 1964, KUDLER 1978, PATOČKA 1980, 1999).

***Erannis defoliaria*** ist neben *Operophtera brumata* eine auch im Untersuchungsgebiet häufigere Art (KREHAN 2006). Bei den Parasitoiden gibt es zwar Überschneidungen mit den an *Operophtera brumata* vorkommenden Arten (s. Kap. 1.1.6.3 und 1.1.6.4), als häufigste Art tritt aber wohl ***Phorocera obscura*** auf (SECHSER 1969). Mit ***Dusona insignita*** hat *Erannis defoliaria* außerdem einen relativ wirtsspezifischen, univoltinen Parasitoiden. Dieser bohrt sich aus dem Präpuppenstadium auf eine charakteristische Weise zwischen Kopfkapsel und erstem Prothorakalsegment aus („Nackensprengung“; HERTING 1964). Der Kokon, in welchem die Überwinterung erfolgt, ist 9-10mm lang und graubraun, ohne auffällige Bänderung. Neben einigen ***Protapanteles*** und ***Cotesia*** sp. kommen auch *Aleiodes*-Arten vor (***Aleiodes gastritor*** agg.) (YU 2012).

***Alsophila aescularia*** wird hauptsächlich von den Ichneumonoidea ***Dusona leptogaster***, ***Agrypon*** sp., ***Meteorus*** sp. und ***Phobocampe pulchella*** sowie den Raupenfliegen ***Oswaldia muscaria***, ***Phorocera obscura*** und ***Smidtia conspersa*** parasitiert (HERTING 1964; KUDLER 1978, YU 2012).

Mit dem Wirt *Conistra vaccinii* in Beziehung stehen neben *Wagneria gagatea*, *Earinus elator*, *Macrocentrus linearis* und *Microplitis* spp. auch Aleiodes-Arten, wie *Aleiodes testaceus* und *Aleiodes similis*. Die womöglich häufigste Art *Aleiodes similis* ist ein Solitärparasitoid, bivoltin und parasitiert neben Noctuiden wie *Conistra vaccinii* und *Xestia xanthographa* auch Arten der Gattungen *Conistra* und *Orthosia* (SHAW 2002).

#### 1.1.6.6 Hyperparasitoide

Hyperparasitoide sind Parasitoide, die andere Parasitoide parasitieren. Dabei gibt es neben obligaten Arten, die auf einen Primärparasitoiden angewiesen sind auch fakultative Hyperparasitoide, welche selbst als Primärparasitoid auftreten können (SULLIVAN 1987; HAJEK 2004). Zu den häufigsten Hyperparasitoiden von *Operophtera brumata* zählen Chalcidoidea der Gattung *Perilampus*, in Österreich ist dies *Perilampus ruficornis* (Perilampidae, Perilampinae). Diese Art kann bei den Primärparasiten *Cyzenis albicans*, *Lypha dubia*, *Phryxe nemea* und *Phorocera obscura* als Hyperparasitoid, aber auch als Primärparasitoid auftreten (u.a. bei *Operophtera brumata*, *Lymantria dispar*, *Tortrix viridana*; NOYES 2013). Damit ist die Art als fakultativer Hyperparasitoid zu bezeichnen. Die Eiablage erfolgt indirekt auf befallene Blätter; die *Perilampus*-Larven müssen ihren Wirt selbst finden. Allerdings scheint dies nicht aktiv zu erfolgen: die Larven können stundenlang bewegungslos an der gleichen Stelle verharren, um sich dann an einen zufällig vorbeikriechenden Wirt zu heften und einzubohren. Nun tritt eine Entwicklungspause ein, die erst von der Verpuppung des Wirts im Boden unterbrochen wird. Ist ein Primärparasitoid wie *Cyzenis albicans* vorhanden, wird dessen L3 abgewartet, erst dann erfolgt das Einbohren in den selbigen. Die Verpuppung erfolgt im ausgehöhlten Dipterentönnchen bzw. Frostspannerkokon, der Schlupf des Imago erfolgt im darauffolgenden Frühjahr (SECHSER 1969). Des Weiteren können *Meteorus* spp., *Astiphromma* spp. und *Euceros albitarsus* als Hyperparasitoide von Geometriden und Noctuiden auftreten (HERTING 1964, YU 2012).

### 1.1.7 Melanisierung

Bei *Operophtera brumata* ist eine dichteabhängige Zunahme von melanisierten Individuen, mit unbekanntem Hintergrund, festzustellen (HAGEN et al. 2003). Bei Spodoptera-Arten überwiegt in höheren Dichten ebenfalls eine dunklere, melanine Form, was auf eine erhöhte Prophenoloxidaseaktivität in der Kutikula zurückzuführen ist. Melanine Formen zeigten eine erhöhte Resistenz gegen den entomopathogenen Pilz *Beauveria bassiana* und konnten die Eier eines Ektoparasitoiden häufiger einkapseln (WILSON 2001). Eine Überprüfung des Merkmals bei *Operophtera brumata* hinsichtlich eines positiven Effekts für die Art brachte weder einen Schutz vor Parasitierung noch vor Pathogenen zu Tage. Im Gegenteil: die melaninen Raupen wiesen eine höhere Mortalität aufgrund unbekannter Ursachen auf (HAGEN et al. 2006). Bei *Lymantria dispar* wurde nach der Infektion mit Mikrosporidien eine erhöhte Prophenoloxidaseaktivität, einhergehend mit verstärkter Melanisierung der Hämolymphe festgestellt (HOCH et al. 2004). Damit könnte eine Melanisierung bei *Operophtera brumata* womöglich auch auf eine Infektion mit Mikrosporidien hindeuten.

## 1.2 Fragestellung und Erwartungen

Zu den vielschichtigen ökologischen Zusammenhängen, insbesondere zwischen Wirt und Parasitoid, gibt es nach wie vor Forschungsbedarf, um ein klareres Bild dieser Biozönose zu gewinnen. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Einfluss von Larval- und Larvalpupal-Parasitoiden auf die Populationsentwicklung von *Operophtera brumata*. Sie soll, beginnend in der Progradationsphase, den Anfang eines mehrjährigen Forschungsvorhabens darstellen.

Der Fokus liegt auf der Artenzusammensetzung der Parasitoide von *Operophtera brumata* und ihrer Häufigkeit. Neben der Frage welche Arten auftreten wurde auch deren Häufigkeit untersucht, um herauszufinden, ob bestimmte Arten dominant sind. Die Angaben über Parasitierungsraten in der Literatur schwanken stark; im Allgemeinen kann in der Progradation mit einer geringeren Parasitierung gerechnet werden. Vermutlich ist die Parasitierung zu diesem Zeitpunkt nicht von signifikantem Einfluss auf die Populationsentwicklung von *Operophtera brumata*. In der Vergangenheit wurden die folgenden Parasitoide in absteigender Reihenfolge am häufigsten gefunden: *Cyzenis albicans*, *Lypha dubia*, *Phobocampe tempestiva*, *Phorocera obscura*, *Cotesia jucunda*.

Die Parasitierung anderer, zeitgleich bzw. leicht zeitversetzt auftretender Spanner- und Eulenarten war ebenfalls Gegenstand der Untersuchungen. Es wurde geprüft, ob in diesem Gebiet parallel auftretende Spanner- und Eulenarten „eigene“ Parasitoide haben oder generalistische Parasitoide dominieren. Aus der Literatur ist bekannt, dass spezialisierte Parasitoide in der Gradationsphase bei *Operophtera brumata* dominant sind; andere, in geringeren Dichte auftretende Lepidopteren werden vermutlich eher von Generalisten parasitiert.

Zusätzlich wurde das Vorkommen von *Operophtera brumata* an unterschiedlichen Bäumen untersucht, um einen Einfluss der Baumart auf die Parasitoide auszuschließen bzw. nachzuweisen. Es war davon auszugehen, dass verschiedene Baumarten keinen signifikanten Effekt auf die Entwicklung des Wirts oder die Populationsdichte der Parasitoide haben, da *Operophtera brumata* polyphag ist. Damit sollte sich die Entwicklung der einerseits mit *Tilia cordata* und andererseits mit *Acer platanooides* gefütterten Raupen nicht unterscheiden. Bei *Quercus cerris* könnten womöglich mehr Parasitoidenarten als bei anderen Baumarten gefunden werden, da Eichen über eine höhere Diversität an herbivoren Lepidopteren verfügen.

Es wurde außerdem die vertikale Verteilung der Parasitoide in der Vegetation überprüft. Die Struktur der Bäume scheint je nach Parasitoidenart unterschiedlich bevorzugt werden. Dazu wurden drei verschiedene Methoden verwendet, welche einen Vergleich von in der Krone bzw. Strauchschicht fressenden gegenüber sich abbaumenden Raupen ermöglichen sollten.

Nach Angaben aus der Literatur ist *Cyzenis albicans* in der Strauchschicht häufiger als in der Krone zu finden.

Melanisierte Raupen wurden gesondert erfasst und auf einen potentiellen Unterschied in der Parasitierung hin untersucht. Es sollte geklärt werden wie viele Individuen von *Operophtera brumata* Anzeichen einer Melanisierung aufweisen und ob dies die Parasitierungsrate beeinflusst. Aus der Literatur ist bisher nicht bekannt, dass melanisierte Raupen in Bezug auf die Parasitierung einen Unterschied zu normal gefärbten Raupen zeigen, was die Vermutung nahelegt, dass Melanisierung keinen Schutz vor Parasitierung bietet.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden in einem Laubmischwald am Gelände des BFW in Hietzing, Wien (Koordinaten: 48°10'40.8"N, 16°18'07.2"E), durchgeführt. Dieses war in den letzten Jahren wiederholt Grundlage für die Untersuchung des Kleinen Frostspanners. Der Wald ist unbewirtschaftet, Eingriffe finden nur zur Sicherung von Wegen statt, es gibt einen hohen Totholzanteil.

Es handelt sich um eine vertikal stark strukturierte Fläche. Vorherrschende und herrschende Bäume (>120 Jahre; *Quercus cerris*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*) umgeben eine Gruppe jüngerer Bäume (>40 Jahre; die vorgenannten sowie *Carpinus betulus*) mit niedrigeren Baumhöhen (CONNELL 2012). In der Strauchschicht finden sich neben den bereits genannten Arten *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Crataegus monogyna*, *Prunus avium*, *Cornus mas* (Kornellkirsche), *Corylus avellana*, *Forsythia* sp., *Sambucus nigra*. *Hedera helix* ist sehr häufig und in einzelnen Bäumen auch in der Krone stark ausgebreitet.

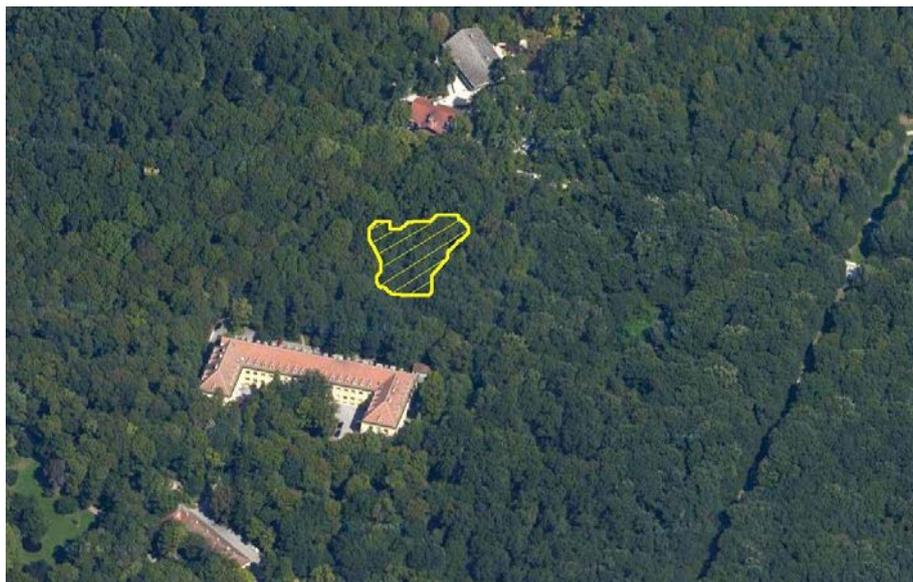


Abbildung 2: Luftbild des BFW (© Google Maps) und des Untersuchungsgebiets (schraffiert; J. Connell)

Wetterdaten wurden direkt am Standort durch eine Wetterstation mit kombiniertem Lufttemperatur-Luftfeuchtesensor (Modell HMP45C der Firma Vaisala) und Niederschlagssensor auf Wippenbasis (Modell 52202 der Firma Young) erhoben. Eine Beobachtung der Phänologie der Bäume, insbesondere des Entwicklungszustands der Knospen, fand ab der zweiten Aprilwoche im Abstand von zwei Tagen statt.

## 2.2 Sammlung

Zur Bestimmung des Auftretens von Parasitoiden wurden insgesamt 1082 Individuen von *Operophtera brumata* aktiv und passiv gesammelt. Dabei handelte es sich um Raupen, in der letzten Fallensammlung aber auch um Vorpuppen. Zusätzlich wurden Raupen der Arten *Erannis defoliaria*, *Alsophila aescularia*, *Agriopsis leucophaearia* und *Conistra vaccinii* vom 25.4.-16.5. mit den drei folgenden Methoden gesammelt:

1. „Stationäre Plane“ (passiv, zur Sammlung abbaumender Raupen): Es wurden in vier stationären Fallen (s. Abb. 3) im 3-5 tägigen Rhythmus über den gesamten larvalen Entwicklungszyklus Proben genommen (=10 Probenahmeterminen), um sowohl in frühen als auch in späten Stadien parasitierende Arten aufzunehmen bzw. unterscheiden zu können. Die Fallen sind wie aus der Zeichnung ersichtlich (Abb. 5) über das Untersuchungsgebiet verteilt. Sie bestanden aus 3x4m großen Wetterschutzfolien, in deren Mitte ein Loch geschnitten und welche an 2m langen Latten bzw. umstehenden Bäumen aufgespannt wurden. Darunter war ein 10l Eimer mit einem Spanngurt befestigt. Da bei höheren Niederschlägen die Auffangbehälter rasch voll laufen, wurden Behälter mit größeren Löchern, welche mit Schwämmen versehen sind, verwendet. Somit war ein Abfließen des Wassers möglich, ohne dass die aufgefangenen Raupen verlorengelangen.



Abbildung 3: Stationäre Folienfalle

Photo: J. Connell

2. Probenahme in der Strauchschicht (aktiv): Hier wurden 20 Bäumchen (s. Abb. 5) von max. 2m Höhe zufällig ausgewählt und markiert. Davon sind 11 *Ulmus*, 2 *Tilia*, 2 *Acer*, 2 *Carpinus*, 2 *Prunus*, 1 *Crataegus*. Es fanden zwei Sammlungen (1.5. und 9.5.) statt. Dabei wurden jeweils alle auf den Bäumchen vorkommenden Raupen gesammelt, davon waren insgesamt 218 *Operophtera brumata*.

3. Probenahme in der Kronenschicht ("Crown-Knock-Down"; aktiv): Die Krone dreier ca. 18 m hoher Bäume (*Quercus cerris* am Waldrand, *Acer platanoides* im Wald, *Carpinus betulus* solitär vor dem Gebäude) wurden mittels Seil geschüttelt, das mithilfe einer Schleuder (Big Shot® BS10) über einen starken Ast der Krone geschossen wurde; herunterfallende Raupen wurden dann von der ausgelegten Folie geklaubt (s. Abb. 4). Dabei wurden aus der Vielzahl der Raupen insgesamt 400 Individuen zur Zucht zufällig ausgewählt. Diese Probenahme fand zweimal statt, jeweils am selben Tag wie in der Strauchschicht.



Abbildung 4: Schütteln der Krone

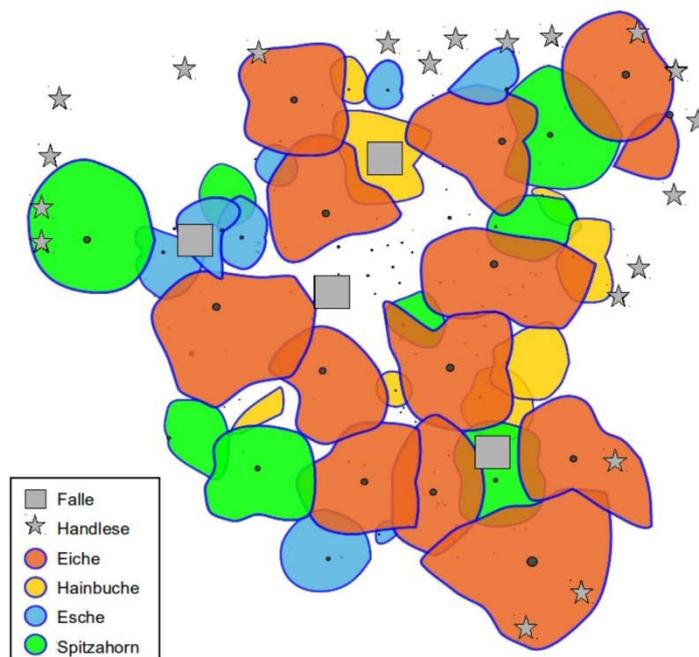


Abbildung 5: Übersicht der Untersuchungsfläche mit Baumarten und Sammlungsstellen (nach CONNELL 2012)

### 2.3 Zucht

Gesammelte Larven wurden in Gläsern (500-1000 ml Größe), ausgelegt mit einem befeuchteten Tuch, gehalten und mit frisch geschnittenen Blättern von Laubbäumen, vorzugsweise Hainbuche oder Spitzahorn, gefüttert. Die Gläser wurden mit Gaze parasitoidensicher und atmungsaktiv verschlossen und an der Nordseite des BFW in wetterfesten Boxen mit Lüftungsschlitzen und transparentem Deckel aufbewahrt.



Abbildung 6: Aufbewahrungsboxen, Anfang April 2013

Die gesammelten Raupen wurden in Gruppen von je 20 Individuen aufgeteilt und alle 2-3 Tage kontrolliert. Auskriechende Parasitenlarven und die irdischen Hüllen der Wirte sowie gebildete Kokons wurden separiert, gemessen und fotografiert. Moribunde und tote Raupen wurden aus der Zucht entnommen. Waren sie von einem weißlichen Myzel bedeckt, galt als Todesursache ein entomopathogener Pilz. Anders aussehende wurden seziiert, war kein Parasitoid zu finden galt die Todesursache als undeterminiert. Anschließend wurden die Gläser gereinigt, mit Danklorix® (2,8 g Natriumhypochlorit per 100 g Flüssigkeit, 1:10 mit H<sub>2</sub>O verdünnt) oder EtOH 70% desinfiziert sowie mit frischen Blättern gefüllt (SHAW 1997). Mikroskopische Untersuchungen und Aufnahmen erfolgten mit dem Auflichtmikroskop Nikon™ DMZ800 mit Kameraadapter und Kamera Nikon™ Coolpix P6000.

### 2.4 Kontrollgruppen

Die Kontrollgruppen, bestehend aus Raupen der Arten *Operophtera brumata* und *Erannis defoliaria*, die aus 2012 am BFW gesammelten Eiern geschlüpft waren, wurden mit frischen Blättern von verschiedenen Baumarten der Untersuchungsfläche gefüttert (je eine Gruppe mit den frühtreibenden Arten *Acer* und *Tilia*). Dies sollte es ermöglichen, auszuschließen, dass sich im Futter für die Raupen für die Parasitoidenuntersuchung Blätter mit

Parasitoideneiern befinden (die Tachinidae *Cyzenis albicans* legt ihre Eier auf den Blättern in die Nähe der Raupen). Außerdem dienten die Kontrollgruppen der Beobachtung der Larvalentwicklung unter dem Einfluss unterschiedlicher Nahrung. Die Kontrollgruppen wurden ebenfalls in den Aufbewahrungsboxen unter den Temperaturbedingungen der Umgebung gehalten.

## 2.5 Bestimmung

Die vorläufige Bestimmung der Parasitoidenarten fand anhand der Merkmale der Adulten, bei ungeschlüpften Arten über Merkmale des Pupariums, mit der vorhandenen Bestimmungsliteratur statt (HERTING 1960, HERTING 1964, SECHSER 1969, TOWNES 1969A, TOWNES 1969C, VAN ACHTERBERG 1990, GIBSON 1993, WAHL & SHARKEY 1993, SHAW 2006, BROAD 2011, BROAD ET AL. 2012). Anschließend erfolgte eine Überprüfung durch Mark Shaw (Schottisches Nationalmuseum Edinburgh; Ichneumonoidea) und Czarek Bystrowski (Forest Research Institute, Raszyn; Tachinidae).

Die spät schlüpfenden Hyperparasitoide wurden bis auf Familienebene nach WAHL & SHARKEY (1993) bestimmt, danach konnte per Ausschlussprinzip nach NOYES (2013; *Universal Chalcidoidea Database* des Natural History Museum, London), eine Vermutung hinsichtlich der Art geäußert werden. Außerdem wurde unterstützend die Datenbank von YU (2012: *Home of Ichneumonoidea*) zu Rate gezogen, welche alle bekannten Wirte der Ichneumonoidea auflistet.

## 2.6 Datenanalyse

### 2.6.1 Parasitierungsrate

Die Parasitierungsrate wird wie folgt definiert und berechnet:

Die Anzahl der von Parasitoiden verlassenen Raupen oder Puppen wird durch die Zahl der gesammelten Raupen, abzüglich der im Untersuchungszeitraum verloren gegangenen Raupen, geteilt. Nach der Multiplikation mit 100 steht die Parasitierungsrate in Prozent.

$$\frac{P}{(Rt - Rv)} * 100 = PR$$

P: Anzahl parasitierte Raupen; Rt: Anzahl gesammelter Raupen im Zeitraum;  
Rv: Im Untersuchungszeitraum verlorene Raupen; PR: Parasitierungsrate [%]

Die Parasitierung wird jeweils probenspezifisch errechnet und verglichen (siehe Einleitung

und Diskussion), und damit ein „apparent parasitism“ erhalten. D.h. die Parasitierung kann einem Zeitraum und, wenn auch eingeschränkt, einem Ort zugeordnet werden.

### 2.6.2 Statistische Auswertung

Die Datenverarbeitung, Auswertung und graphische Darstellung erfolgte mithilfe des Programms OpenOffice, Version 3.5.7.2, der Oracle Corporation. Zur statistischen Auswertung diente das Programm SPSS® 19 der Firma IBM™. Mit Hilfe eines vierseitigen Chi<sup>2</sup>-Tests wurde auf Signifikanz geprüft.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Klimadaten und Phänologie

Das Frühjahr 2013 in Österreich begann mit einer von Mitte März bis 10. April andauernden Kälteperiode mit Temperaturen, die deutlich vom langjährigen Mittelwert für die Jahreszeit abweichen. Der letzte Eistag wurde in der Station Wien Hohe Warte am 24.3. mit  $-0,7^{\circ}\text{C}$  Tagesmaximaltemperatur gemessen. Erst ab 10. April näherten sich die Temperaturen dem langjährigen Mittel an, ab Mitte April war dann ein starker Anstieg der Temperaturen zu verzeichnen. Mit  $25,2^{\circ}\text{C}$  Höchstwert am 18.4.13 war zu diesem Datum bereits der erste Sommertag erreicht. Der Anstieg setzte sich bis Mitte Mai fort, danach waren die Temperaturen ausgeglichener bzw. nahmen zu Monatsende wieder ab. Insgesamt war der März  $1,8^{\circ}\text{C}$  kälter, der April 2013  $1,3^{\circ}\text{C}$  wärmer und der Mai wieder um  $0,6^{\circ}\text{C}$  kälter als das klimatologische Mittel im Bezugszeitraum 1981-2010 (ZAMG 2014). An der Messstation am BFW ergaben sich für das Lokalklima des Untersuchungsgebietes ganz ähnliche Werte: Ende März bis in die erste Aprilwoche hinein gab es unterdurchschnittlich tiefe Temperaturen, die Niederschläge fielen in Form von Schnee, welcher bis in die zweite Aprilwoche hinein liegen blieb. Die zweite Aprilwoche war von einem starken Anstieg der Temperaturen geprägt, was sich direkt auf Flora und Fauna auswirkte.

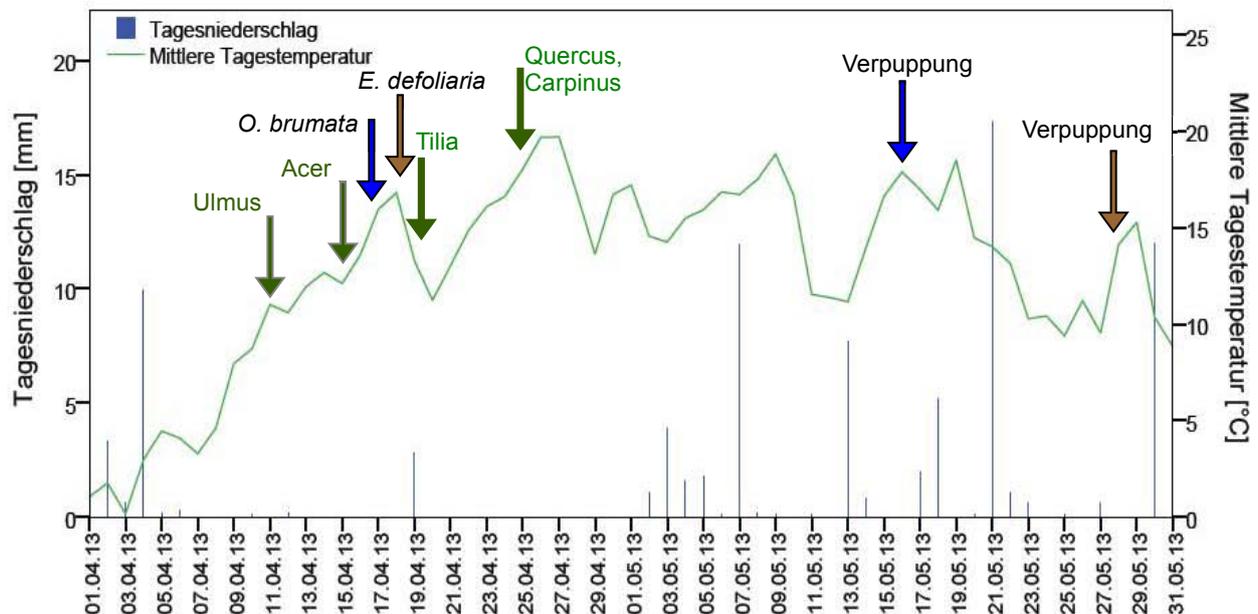


Abbildung 7: Wetterdaten der Messstation BFW Hietzing von 1.4.-31.5.2013 mit Phänologiedaten sowie dem Zeitpunkt des Schlupfs von *O. brumata* und *E. defoliaria*. Die Niederschlagswerte (blaue Striche) sind aufsummiert, die Temperaturen (grüne Linie) sind gemittelt aus 15-Minuten-Messwerten. Mit Pfeilen markiert sind der Zeitpunkt des Knospenaufbruchs (grün) sowie Schlupf bzw. Verpuppung der Frostspanner (blau bzw. braun).

So begann das Aufbrechen der Knospen mit den frühtreibenden Arten *Ulmus glabra* (ab 11.4.2013), *Acer platanoides* ab 15.4.2013 (Blüte Anfang Mai) und *Tilia cordata* ab 19.4.13 (Blüte Mitte Juni) und setzte sich mit den spätreibenden Arten *Carpinus betulus* und *Quercus cerris* ab dem 25.4.13 fort (s. Abb. 1). In diesen Zeitraum des Knospenaufbruchs der frühtreibenden Arten setzte der Schlupf von *Operophtera brumata* (17.4.) und *Erannis defoliaria* (18.4.) aus den Kontrollgruppen ein. Die Temperaturen blieben in den ersten zwei Dritteln des Monats Mai unverändert hoch (>15°C mittlere Tagestemperatur), wurden nur von drei kälteren Tagen vom 11.-13.5. unterbrochen und nahmen im letzten Monatsdrittel wieder ab. Die Entwicklung von *Operophtera brumata* war in knapp vier Wochen, die von *Erannis defoliaria* in sechs Wochen abgeschlossen (s. Abb.1). Bezüglich der Niederschläge konnten in Wien Abweichungen vom langjährigen Mittel von Minus 30 bzw. Minus 70% für März bzw. April verzeichnet werden. Dazu im Gegensatz war der Mai 2013 einer der niederschlagsreichsten (+80% Abweichung vom langjährigen Mittel) seit Beginn der Aufzeichnungen (ZAMG 2014). Stärkere Niederschläge, wie am 3.6., 7.5. und 13.5. auch im Untersuchungsgebiet vorkommend, ließen die stationären Fallen mit Wasser volllaufen, was einen Verlust der bis dahin in den Fallen vorhandenen Raupen zur Folge hatte.

## 3.2 Entwicklung der Raupen der Kontrollgruppen auf Linde und Ahorn

### 3.2.1 Kontrollgruppe *Operophtera brumata*

Die Raupen der Kontrollgruppe von *Operophtera brumata* schlüpften am 17.4.2013. Insgesamt war in den ersten Tagen eine hohe Mortalität zu verzeichnen. Von den 80 geschlüpften Raupen haben nur 50% die ersten fünf Tage überlebt. Bei der mit Linde gefütterten Kontrollgruppe setzte sich der Negativtrend fort, hier konnten am 20.5.13 nur vier verpuppte Individuen festgestellt werden. Die Entwicklungsgeschwindigkeit verlief unregelmäßig, Häutungen waren im Abstand von fünf bis sieben Tagen zu beobachten, der Übergang vom zweiten zum dritten Stadium vollzog sich offenbar schon innerhalb von drei Tagen (s. Abb. 8).

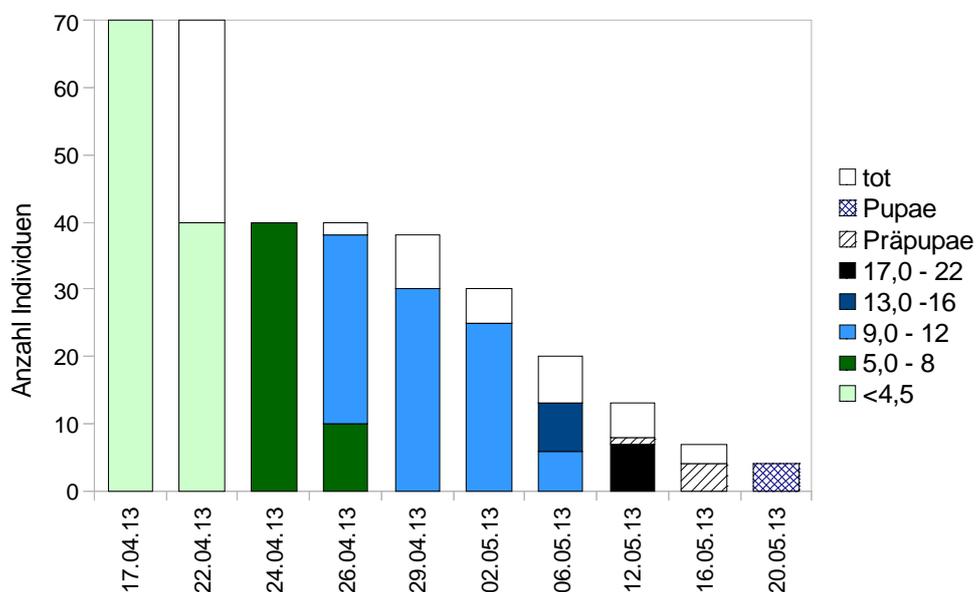


Abb. 8: Raupen der Kontrollgruppe von *O. brumata*, gefüttert mit Linde. Der Untersuchungszeitraum reicht von Schlupf bis Verpuppung. In den Balken ist die Häufigkeit der Raupen in Größengruppen [Länge in mm] in Graustufen dargestellt, was in etwa der Häufigkeit der einzelnen Stadien entspricht. Die Änderung des Zustands ist besonders hervorgehoben: weiß=tot, Diagonalschraffur=Präpupae, Kreuzschraffur=Pupae.

Bei der Kontrollgruppe Ahorn trat zunächst auch eine hohe Mortalität der Eiraupen auf, hier blieben die weiteren Verluste bei einem Wert von 50% (s. Abb. 9).

Zur Einschätzung der Entwicklungsgeschwindigkeit wurden die Raupen in Größengruppen eingeteilt, wobei die Beobachtung von Häutungen das Ende der Größengruppe bzw. Abschluss des Stadiums markierte. Es war festzustellen, dass die Raupen der Kontrollgruppe Ahorn gegenüber der Kontrollgruppe Linde ihre Entwicklung schneller

abgeschlossen haben (fünftes Stadium am 6.5. gegenüber 12.5.; erste verpuppte Individuen am 12.5. (Ahorn) gegenüber 20.5. (Linde). Wie bei der mit Linde gefütterten Kontrollgruppe schien sich vom zweiten zum dritten Stadium die Entwicklung zu beschleunigen, auch der Übergang vom vierten zum fünften Stadium war schnell vollzogen bzw. konnte nicht beobachtet werden (s. Abb. 9).

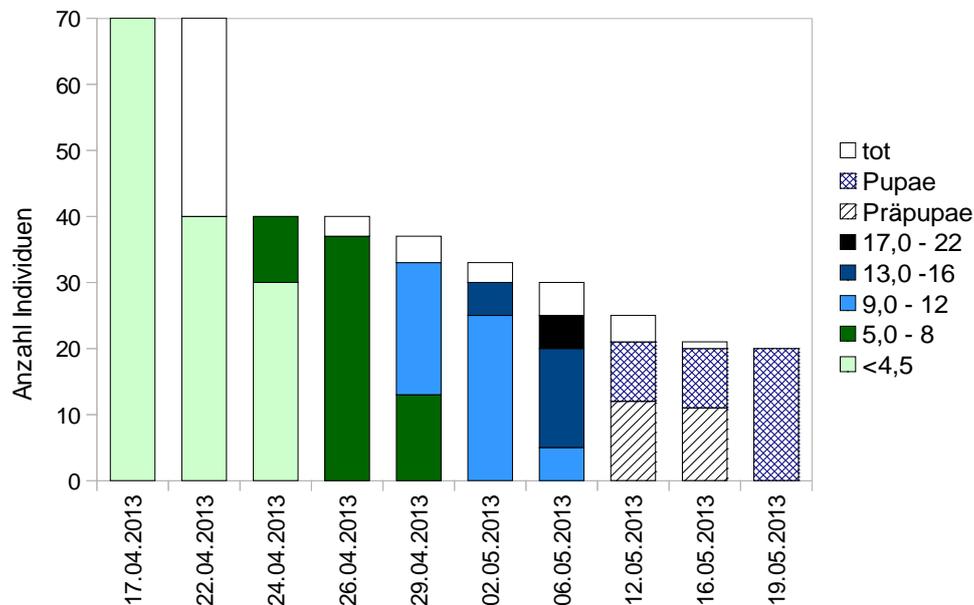


Abb. 9: Raupen der Kontrollgruppe von *O. brumata*, gefüttert mit Ahorn. Der Untersuchungszeitraum reicht von Schlupf bis Verpuppung. In den Balken ist die Häufigkeit der Raupen in Größengruppen [Länge in mm] dargestellt, was in etwa der Häufigkeit der einzelnen Stadien entspricht. Die Änderung des Zustands ist besonders hervorgehoben: weiß=tot, Diagonalschraffur=Präpupae, Kreuzschraffur=Pupae.

### 3.2.2 Kontrollgruppe *Erannis defoliaria*

Die Ergebnisse der Kontrollgruppe von *Erannis defoliaria* sind in Abb. 10 und Abb. 11 dargestellt. Dabei unterscheiden sich die Gruppen in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit anscheinend kaum voneinander. Auffällig ist in der Ahorn-Gruppe das Datum vom 6.5. mit fünf „vermissten“ Raupen, was vermutlich auf Entomophagie zurückzuführen ist, sowie die zunehmenden Verluste gegen Ende der Entwicklung.

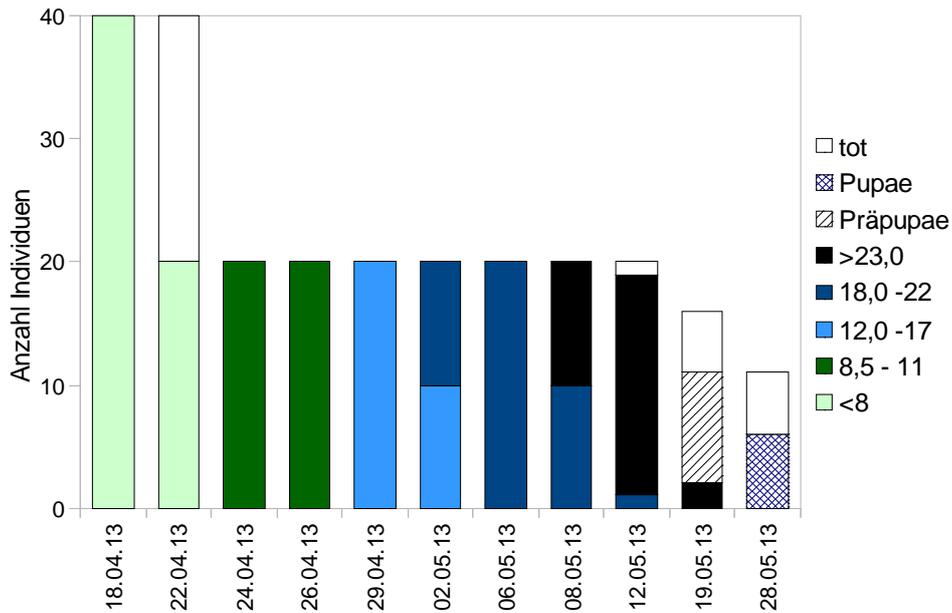


Abbildung 10: Kontrollgruppe *E. defoliaria* an Linde. Der Untersuchungszeitraum reicht von Schlupf bis Verpuppung. In den Balken ist die Häufigkeit der Raupen in Größengruppen [Länge in mm] in Graustufen dargestellt, was in etwa der Häufigkeit der einzelnen Stadien entspricht. Die Änderung des Zustands ist besonders hervorgehoben: weiß=tot, Diagonalschraffur=Präpuppe, Kreuzschraffur=Puppe.

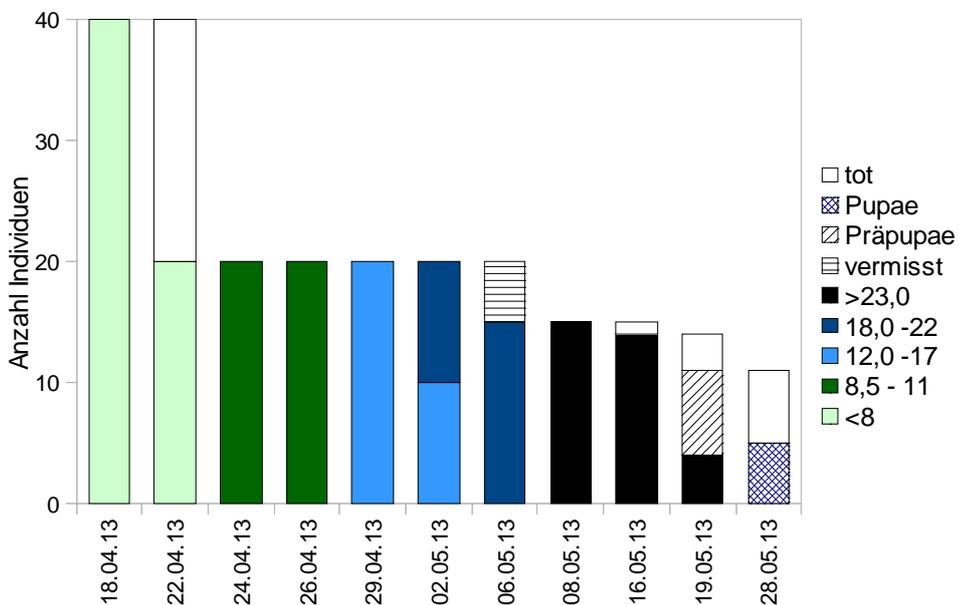


Abbildung 11: Kontrollgruppe *E. defoliaria* an Ahorn. Der Untersuchungszeitraum reicht von Schlupf bis Verpuppung. In den Balken ist die Häufigkeit der Raupen in Größengruppen [Länge in mm] in Graustufen dargestellt, was in etwa der Häufigkeit der einzelnen Stadien entspricht. Die Änderung des Zustands ist besonders hervorgehoben: weiß=tot, Diagonalschraffur=Präpuppe, Kreuzschraffur=Puppe.

### 3.3 Parasitoide

#### 3.3.1 Parasitoide von *Operophtera brumata*

Die bei den Versuchen gefundenen Parasitoide konnten den folgenden Arten zugeschrieben werden:

##### **Tachinidae**

*Cyzenis albicans* (Fallen 1810)

*Lypha dubia* (Fallen 1810)

*Phorocera obscura* (Fallen 1810)

##### **Ichneumonidae**

*Lissonota biguttata* Holmgren 1860

*Phobocampe tempestiva* (Holmgren 1860)

##### **Braconidae**

*Glyptapanteles* sp. (vermutlich *G. mygdonia* (Nixon 1973))

*Cotesia sericea* (Nees 1834)

*Aleiodes gastritor* (Thunberg 1822) agg.

In den folgenden Unterkapiteln wird näher auf das örtliche und zeitliche Vorkommen der Arten eingegangen, in Kapitel 3.3.6 (Tachiniden) und 3.3.7 (Ichneumoniden) sind neben Photographien der Arten Beschreibungen der Merkmale zu finden.

#### 3.3.2 Parasitoide anderer Arten

Wirt *Alsophila aescularia* (Denis & Schiffermüller 1775)

**Ichneumonidae:** *Phobocampe* sp., vermutlich *Phobocampe pulchella* Thomson 1887

**Eulophidae:** *Euplectrus* sp.

Wirt *Conistra vaccinii* (Linnaeus 1761)

**Braconidae:** *Aleiodes similis* (Curtis 1834), *Aleiodes* cf. *similis*

Wirt *Agriopsis leucophaearia* (Denis & Schiffermüller 1775)

**Tachinidae:** *Phorocera obscura* (Fallen 1810)

Da aufgrund von Entomophagie und anderen Schwierigkeiten, die während der Zucht dieser Wirtsarten auftraten, hohe Verluste entstanden sind, kann leider keine quantitative Auswertung dieser Ergebnisse erfolgen. Merkmale und Photos sind in Kapitel 3.3.8 aufgeführt.

### 3.3.3 Parasitierung von *Operophtera brumata* in der Kronen- und Strauchschicht

Bei den ortsspezifischen Probenahmen am 1.5. und 9.5.2013 wurden insgesamt 567 Individuen von *Operophtera brumata* gesammelt. Auffällig ist die stärkere Parasitierung der beim zweiten Datum gesammelten Raupen im Vergleich zu denjenigen der ersten Sammlung. Auch ist bei der Sammlung aus der Strauchschicht insgesamt eine höhere Mortalität durch Parasitoide zu beobachten als in der Krone (16% gegenüber 9%, s. Tab. 2 und Abb. 12;  $\chi^2=5,649$ ,  $p=0,017$ ,  $FG=1$ ). Die Mortalität durch Pathogene und unbekannte Ursachen unterschied sich dagegen nicht wesentlich (26,2 % in der Krone gegenüber 27,9% in der Strauchschicht, Tab.2).

Tabelle 2: Parasitierung und Verluste von *Operophtera brumata* in Abhängigkeit vom Ort und Zeitpunkt der Sammlung. Undeterminiert = Mortalität durch unbestimmte Ursachen

	Krone			Strauch		
	01.05.13	09.05.13	Gesamt	01.05.13	09.05.13	Gesamt
Gesammelt	213	136	349	105	113	218
Vermisst	7,0%	1,5%	4,9%	5,7%	0,0%	2,8%
N	198	134	332	99	113	212
Verpuppt	60,1%	71,6%	64,8%	67,7%	46,0%	56,1%
Parasitiert gesamt	5,6%	14,2%	9,0%	10,1%	21,2%	16,0%
<i>C. albicans</i>	3,5%	9,0%	5,7%	5,1%	20,4%	13,2%
<i>P. obscura</i>	-	3,0%	1,2%	-	-	-
<i>P. tempestiva</i>	0,5%	0,7%	0,6%	3,0%	0,9%	1,9%
<i>L. biguttata</i>	-	0,7%	0,3%	-	-	-
<i>Glyptapanteles</i> sp.	0,5%	-	0,3%	-	-	-
<i>C. sericea</i>	0,5%	-	0,3%	-	-	-
<i>L. dubia</i>	0,5%	0,7%	0,6%	-	-	-
<i>Aleiodes</i> sp.	-	-	-	2,0%	-	0,9%
Pathog. u. unbek. Ursachen						
Pilze	15,2%	4,5%	10,8%	2,0%	5,3%	3,8%
Undeterminiert	19,2%	9,7%	15,4%	20,2%	27,4%	24,1%

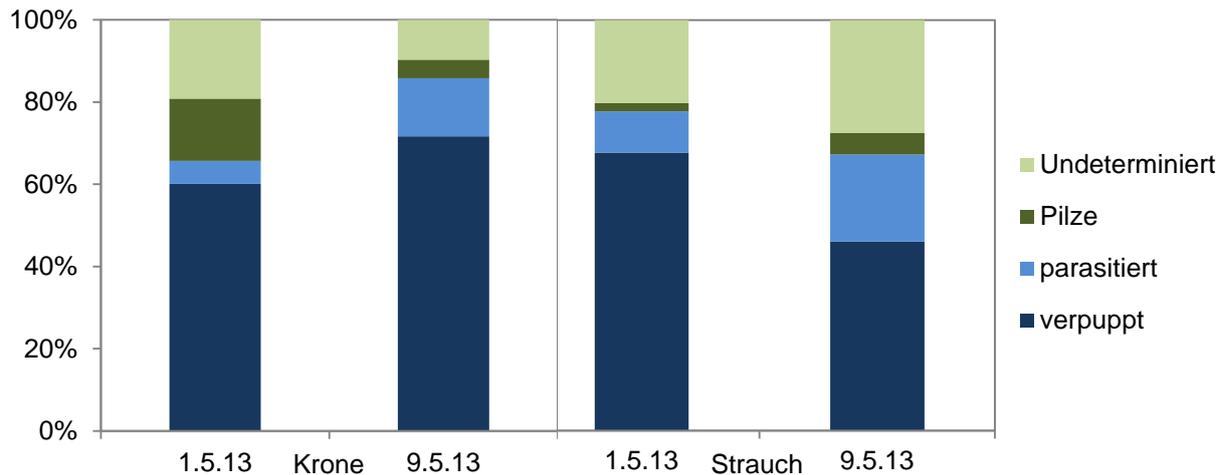


Abbildung 12: Verteilung der Raupen mit Parasitierung und anderen Mortalitätsfaktoren nach Ort und Zeitpunkt der Sammlung. Die Balken geben den relativen Anteil in Prozent wieder. Aus der Strauchschicht gesammelte Raupen sind mit signifikant höherem Anteil parasitiert. Raupen, die aus ungeklärten Umständen verstorben sind werden als „Undeterminiert“ klassifiziert.

Nach Bestimmung der Arten konnten drei Tachinenarten und fünf Schlupfwespenarten unterschieden werden. Dabei traten nur drei Arten häufiger als zweimal auf: die Ichneumonide *Phobocampe tempestiva* sowie die Tachiniden *Phorocera obscura* und *Cyzenis albicans*. Unter den Parasitoiden dominierte *Cyzenis albicans* deutlich und erreichte Parasitierungsraten zwischen 3,5 und 20,4%. Alle anderen Arten kamen selten über 1% (s.Tab.2, Abb. 13). Dabei unterscheidet sich das Auftreten offenbar in Abhängigkeit von Ort und Zeitpunkt der Sammlung. Wie aus Tabelle 2 und Abb. 13 ersichtlich konnte sowohl beim zweiten Sammlungsdatum ( $\chi^2=23,964$ ,  $p<0,001$ ,  $FG=1$ ) als auch in der Strauchschicht ( $\chi^2=7,936$ ,  $p=0,005$ ,  $FG=1$ ) wesentlich mehr mit *Cyzenis albicans* parasitierte Raupen gefunden werden im Vergleich zur ersten Sammlung und der Sammlung aus der Krone. Darüber hinaus wurde mit 8 in der Krone zu 3 in der Strauchschicht mehr Arten in der Krone gefunden.

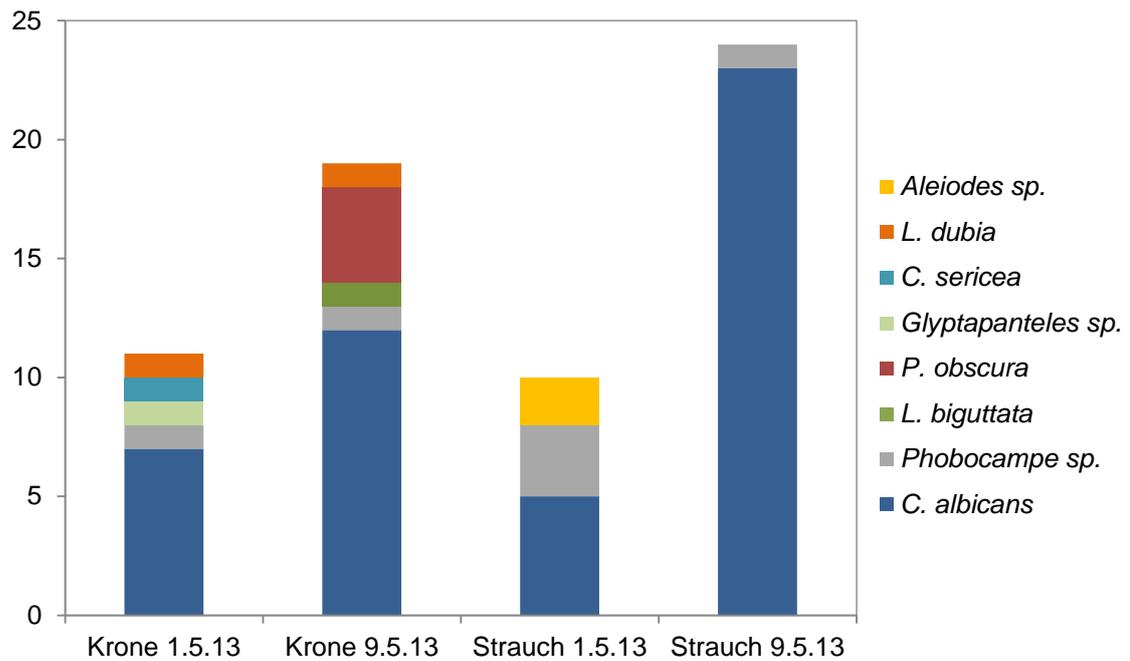


Abbildung 13: Artenverteilung und Häufigkeit der Parasitoide nach Sammlungsdatum und -ort. Die Balken geben die Anzahl der Individuen wieder. Deutlich zeigt sich *Cyzenis albicans* am häufigsten vertreten. Die Raupen der zweiten Sammlung sind signifikant höher von *Cyzenis albicans* parasitiert als diejenigen der ersten Sammlung (9.5.13 gegenüber 1.5.13). Außerdem wurden in der Krone mehr Arten als in der Strauchschicht gefunden.

### 3.3.4 Parasitierung von *Operophtera brumata* nach Wirtsbaumarten

Am 1.5. und 9.5. aus der Krone gesammelte Raupen zeigen bei Betrachtung der Prozentzahlen Unterschiede in der Parasitierung von 6,8% an Ahorn bis 12,6% an Eiche (s. Tab. 3 und Abb. 14). Die Berechnung des  $\chi^2$ -Werts ergibt im Vergleich von *A. platanoides* und *Quercus cerris* 2,988 bei  $p=0,084$  (Freiheitsgrad=1). Der *Exakte Test nach Fisher* ergibt eine *exakte Signifikanz* von 0,095. Wird *Carpinus betulus* mit in die Berechnungen einbezogen (FG=2) ist  $\chi^2=3,000$  bei  $p=0,223$ , d.h. die Baumarten haben keinen signifikanten Effekt auf die Parasitierung. Werden die Raupen hingegen in Bezug auf die Mortalität in Augenschein genommen ergibt sich nach Baumarten unterteilt für  $\chi^2$  ein Wert von 21,954 bei  $p<0,001$  (FG=2), also ein deutlicher Unterschied zwischen den Wirtsbaumarten.

Tabelle 3: Parasitierung und Verluste von *O. brumata*, aus der Krone geschüttelt, nach Baumarten unterteilt. Undeterminiert = Mortalität durch unbestimmte Ursachen

		<i>Q. cerris</i>	<i>C. betulus</i>	<i>A. platanoides</i>
Gesammelt		88	120	140
Vermisst		1	5	8
N		87	115	132
Verpuppt		83,9%	65,2%	50,8%
Parasitiert	gesamt	12,6%	8,7%	6,8%
	<i>C. albicans</i>	4,6%	6,1%	6,1%
	<i>P. obscura</i>	2,3%	1,7%	-
	<i>P. tempestiva</i>	1,1%	0,9%	-
	<i>L. biguttata</i>	1,1%	-	-
	<i>Glyptapanteles</i> sp.	1,1%	-	-
	<i>C. sericea</i>	1,1%	-	-
	<i>L. dubia</i>	1,1%	-	0,8%
	<i>Aleiodes</i> sp.	-	-	-
Pathog. u. unbek. Ursachen				
	Pilze	3,4%	10,4%	15,9%
	Undeterminiert	-	15,7%	26,5%

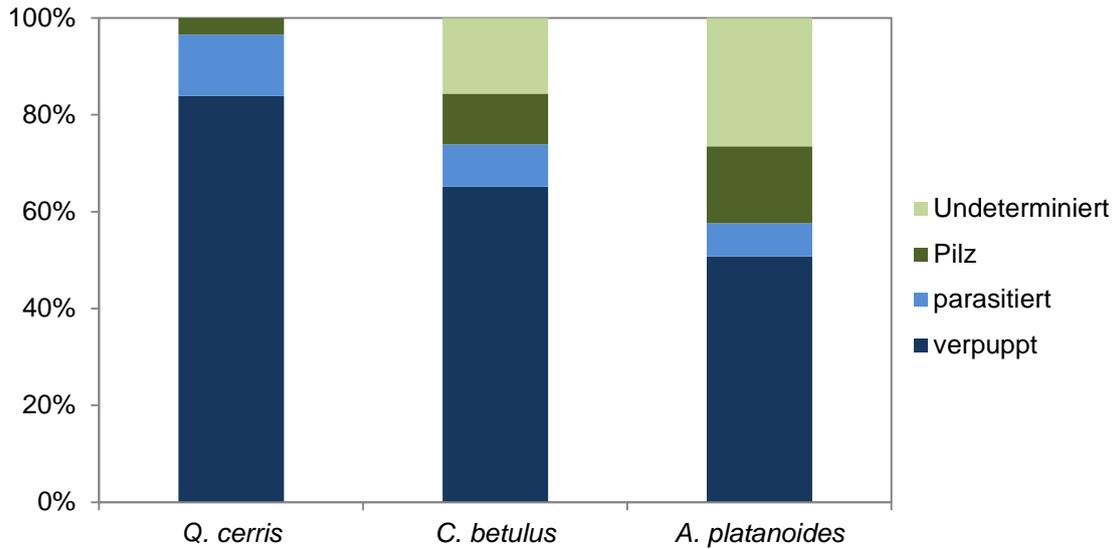


Abbildung 14: Verteilung der Raupen mit Parasitierung und anderen Mortalitätsfaktoren nach Baumarten. Relative Häufigkeiten der Vorkommnisse nach Baumart, in den Balken prozentual dargestellt.

Die höchste Diversität an Parasitoidenarten findet sich bei *Quercus cerris*: 8 Arten gegenüber 3 bei *Carpinus betulus* und 2 bei *Acer platanoides* (s. Tab. 3 und Abb. 15), wobei die Häufigkeiten sehr gering sind und somit auch eine statistische Auswertung nicht erfolgt. *Cyzenis albicans* tritt im Vergleich mit den anderen Parasitoiden an allen drei Baumarten am häufigsten auf. *Aleiodes*-Arten konnten in aus der Krone geschüttelten Raupen nicht gefunden werden.

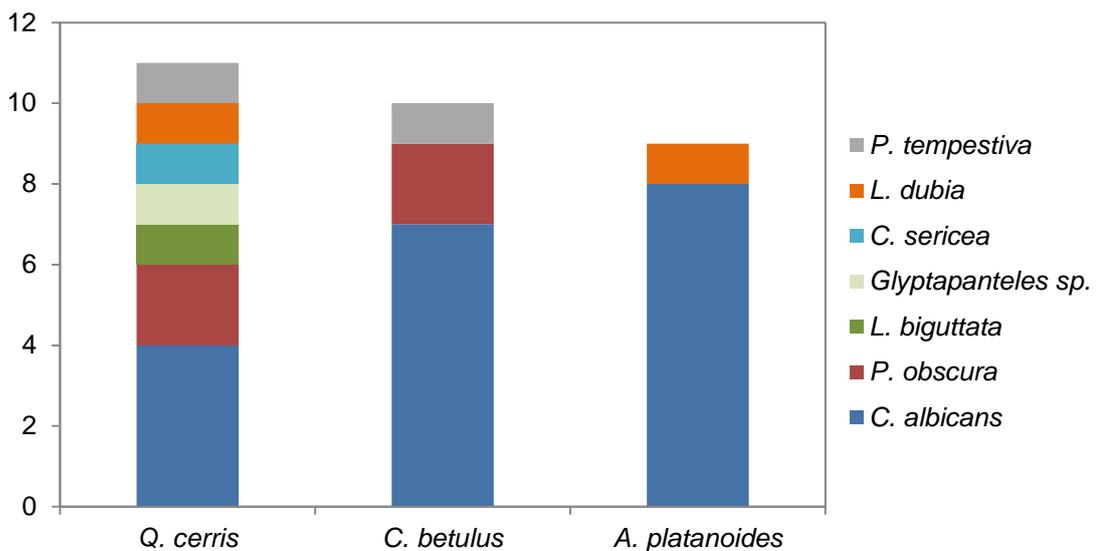


Abbildung 15: Häufigkeiten der Parasitoiden von *O. brumata* nach Baumarten, in absoluten Zahlen.

### 3.3.5 Parasitierung von Raupen aus den Fallen

Die Ergebnisse der Fallensammlung wurden wesentlich vom Wetter beeinflusst. Stärkere Regenfälle ließen am 3., 7. sowie 13. Mai die Fallen volllaufen und führten so zum Verlust der sich bis dahin dort gesammelten Raupen. Tendenziell ist gegen Ende der Entwicklung bzw. bei im letzten Stadium befindlichen gesammelten Raupen eine stärkere Parasitierung zu beobachten, wenn von der Sammlung am 2.5. mit nur 16 Individuen, davon eines parasitiert, abgesehen wird. In der Sammlung vom 16.5.13 befanden sich mehrere Hymenopteren-Kokons, aus denen Mitte Juni *Phobocampe* sp. schlüpften. Diese wurden nicht in die Daten einbezogen. Am selben Datum in der Falle gefundene Tachinenpuparien (aus welchen allerdings keine Imagines schlüpften) wurden ebenfalls nicht eingerechnet. Als dominierende Parasitoidenart zeigt sich in der Fallensammlung *Cyzenis albicans*. Auffällig ist außerdem, dass nur zwei der gefundenen Parasitoide den Hymenopteren zugehörig sind (s. Tab. 4 und Abb. 16).

Tabelle 4: Parasitierung und Verluste von *Operophtera brumata* aus Fallensammlungen nach Sammlungsdatum. In der ersten Woche nach Schlupf waren kaum Raupen in den Fallen. Am 3., 7. und 13.5. kam es nach Starkregenereignissen zum Überlaufen der Fallen und Verlust der Raupen. Undeterminiert = Mortalität durch unbestimmte Ursachen

	25.4.13	29.4.13	02.5.13	04.5.13	06.5.13	09.5.13	16.5.13	Gesamt
Gesammelt	6	55	16	48	45	220	32	422
Vermisst	-	3	-	2	-	-	-	5
N	6	52	16	46	45	220	32	417
Verpuppt	33,3%	51,9%	50,0%	26,1%	28,9%	58,2%	65,6%	54,9%
Parasitiert gesamt	-	-	6,3%	4,3%	2,2%	8,6%	12,5%	6,8%
<i>C. albicans</i>	-	-	6,3%	2,2%	2,2%	6,4%	12,5%	5,3%
<i>L. dubia</i>	-	-	-	-	-	1,4%	-	0,8%
<i>P. obscura</i>	-	-	-	-	-	0,5%	-	0,3%
<i>Aleiodes</i> sp.	-	-	-	2,2%	-	0,5%	-	0,5%
Pathog. u. unbek. Ursachen								
Pilz	-	3,8%	12,5%	34,8%	37,8%	4,5%	-	11,9%
Undeterminiert	66,7%	44,2%	31,3%	34,8%	31,1%	28,6%	21,9%	26,6%

Pathogene spielen bei der Mortalität der Raupen offenbar eine wesentliche Rolle. Dabei kann nur für einen Teil der verstorbenen Raupen mit relativer Sicherheit gesagt werden, dass eine Pilzkrankung ursächlich war (rasch auswachsendes Pilzmycel). Bei „Undeterminiert“ kann es sich um Faktoren wie Stress, Bakterien, Viren und Mikrosporidien handeln. Es lässt sich feststellen, dass die Mortalität, insbesondere durch Pilze, bei den Proben vom 4.5. und 6.5. am höchsten war (ca. 70%, s. Abb. 16). Am 9.5. gesammelte Raupen wiesen demgegenüber eine reduzierte Mortalität von ca. 40% auf.

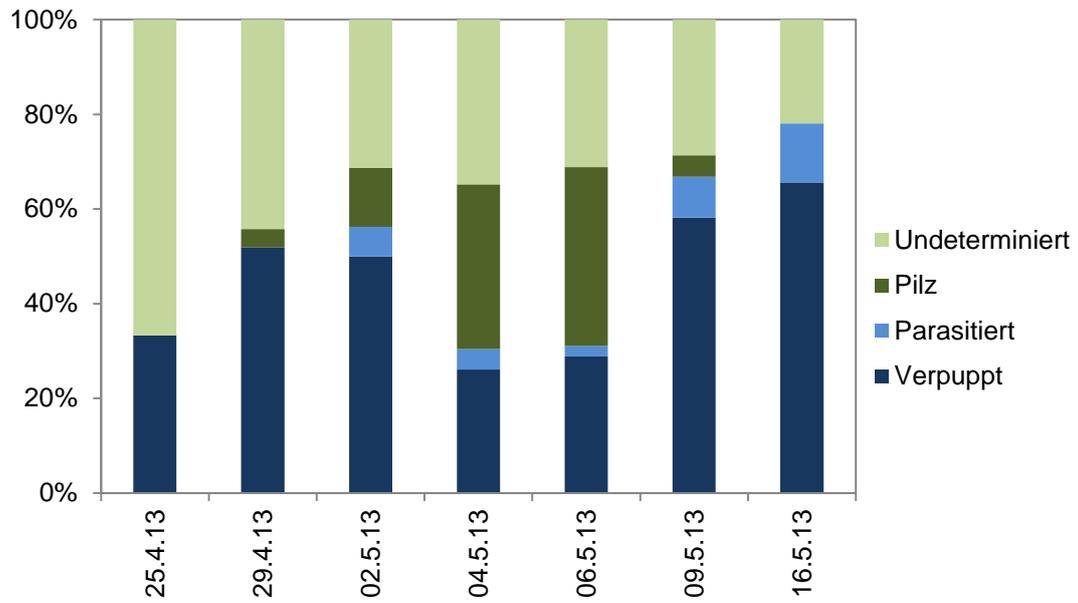


Abbildung 16: Zustand der Raupen nach Sammlungsdatum aus den Fallen. Die Balken geben die relative Häufigkeit an. Pilz = Mortalität durch entomopathogene Pilze, Parasitiert = Mortalität durch Parasitoide, Undeterminiert = Mortalität durch unbekannte Ursachen (z.B. Stress, Viren, Bakterien etc.).

### 3.3.6 Merkmale der gefundenen verpuppten Parasitoide von *Operophtera brumata*

Die bereits zuvor erwähnten gefundenen Parasitoide konnten aufgrund der Form, Größe und Struktur ihrer Kokons bzw. Puparien bestimmt werden. Nachfolgend (s. Tab. 5-8) sind die wichtigsten Merkmale für die häufigsten Parasitoide von *Operophtera brumata* aufgeführt (eigene Beschreibung, wenn gefunden, sonst nach HERTING 1965 oder SECHSER 1969).

Tabelle 5: Aus Raupen von *O. brumata* geschlüpfte **Ichneumonoidea**

#### ***Phobocampe tempestiva***

- Geschlüpft zwischen 12.5 und 16.5.
- Kokon graubraun, ellipsoid, ca. 5mm lang
- ledrige, runzelige Oberfläche



#### ***Cotesia sericea*** (Kokon hellgelb) und ***Glyptapantales*** sp. (Kokon weiß)

- Geschlüpft 15.5
- Kokon hellgelb, länglich, ca. 3 mm lang
- Kokon weiß, länglich, ca. 4 mm lang
- Filzige Struktur



#### ***Aleiodes gastritor*** agg.

- Geschlüpft/verpuppt zw. 6.5. und 13.5.
- Verpuppung im mumifizierten Wirt
- Mumie bräunlich, matt, glatt, ca. 8mm lang



Merkmale potentieller Parasitoide, die im Raupenstadium von *Operophtera brumata* schlüpfen:

***Phryxe* sp.**

Prothorakalhörnchen sehr kurz; Hinterstigmen durch  $\frac{1}{5}$  ihrer Breite getrennt, 4 mäandrische Schlitze.

***Blondelia nigripes***

Terminalhöcker stark hervortretend; Hinterstigmen durch  $\frac{1}{2}$  ihrer Breite getrennt, 3 gerade Schlitze:

Tabelle 6: Aus Praepuppen geschlüpfte Ichneumoniden

***Lissonota biguttata***

- Geschlüpft 29.5.
- Kokon transparent, sehr fein, ca. 8 mm lang
- Puppe gelblich



Tabelle 7.: Aus Praepuppen geschlüpfte Tachinen

***Lypha dubia***

- Geschlüpft zw. 10.5 u. 21.5.
- Puparium braunrot ca. 5 mm lang
- leicht glänzend, glatt
- Prothorakalhörnchen  $\frac{1}{3}$  der Segmentbreite
- Hinterstigmen 3 gerade Schlitze



Merkmale potentieller Parasitoide, die im Praepuppenstadium von *Operophtera brumata* schlüpfen:

**Ichneumonoidea:** Kokon schwarzgrau: ***Netelia latungula***

Tabelle 8: Aus Puppen geschlüpfte Tachinen

---

***Cyzenis albicans***

- Geschlüpft zwischen 14.6. und 26.6.
- Puparium braun, ca. 4 mm lang
- Segmentierung sichtbar
- keine Prothorakalhörnchen
- Hinterstigmen abstehend, ca. 10-15 unregelm. Schlitze



***Phorocera obscura***

- Geschlüpft zwischen 14.6. und 18.6.
- Puparium dunkelbraun
- Segmentierung deutlich sichtbar
- Länge der Prothorakalhörnchen ca.  $\frac{1}{2}$  der Segmentbreite
- Hinterstigmen klein, flach, durch  $\frac{2}{3}$  ihrer Breite getrennt, 3 gerade Schlitze



Merkmale potentieller Parasitoide, die im Puppenstadium von *Operophtera brumata* schlüpfen:

#### **Ichneumonoidea**

##### ***Agrypon flaveolatum***

Dünn, weißlich transparent, in der leeren Wirtshülle

#### **Tachinen**

##### ***Smidtia conspersa***

Hinterstigmen erhoben, zylindrisch, 3 gerade Schlitze

### 3.3.7 Merkmale der gefundenen verpuppten Parasitoide anderer Arten

Nachfolgend (s. Tab. 9) sind Merkmale der verpuppten Parasitoide anderer Arten aufgeführt, wenn von diesen keine Bilder des Adultstadiums aufgrund von nicht erfolgtem Schlupf gemacht werden konnten. Geschlüpfte Adulte anderer Arten sind in Kap. 3.3.9 (Tab. 11) aufgeführt.

Tabelle 9: Aus Puppen des Wirts *Agriopsis leucophaearia* geschlüpfte Tachinen

#### ***Phorocera obscura***

- Geschlüpft am 18.6.
- Puparium dunkelbraun
- Segmentierung deutlich sichtbar
- Länge der Prothorakalhörnchen ca.  $\frac{1}{2}$  der Segmentbreite
- Hinterstigmen klein, flach, durch  $\frac{2}{3}$  ihrer Breite getrennt, 3 gerade Schlitze



### 3.3.8 Merkmale der gefundenen adulten Ichneumonoidea von *Operophtera brumata*

Nachfolgend sind Merkmale und Photos von gefundenen adulten Ichneumonoidea von *Operophtera brumata* aufgelistet (s. Tab. 10). Als Bestimmungsliteratur und Beschreibungshilfe diente insbesondere der Schlüssel von WAHL & SHARKEY (1993).

Tabelle 10: Adulte Ichneumonoidea von *O. brumata*

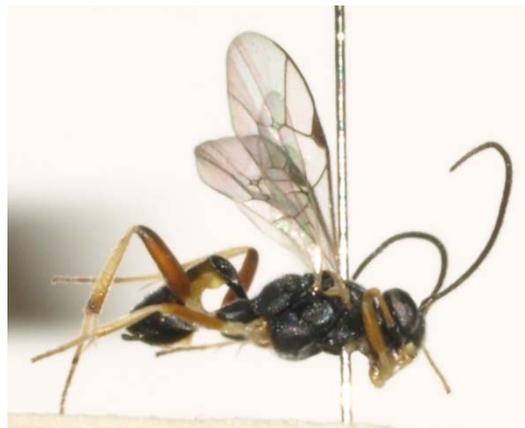
#### ***Aleiodes gastritor*** agg. (Braconidae, Unterfamilie Rogadinae)

- Körperlänge 4,5 mm
- Thorax honig-hellbraun bis auf dunkelbraunes Propodeum, Abdomen bronze-messingfarben mit Ausnahme von Tergum 1-3 (dunkelbraun)
- Antennen mit 36 Segmenten
- Stigma auf Vorderflügel mehrfarbig, nicht scharf abgegrenzt; Übergang von dunkel (apical) zu hell (basal)
- Costalader angrenzend zum Stigma verdickt
- Hinterflügel mit gewölbter Ader des Radialsektors



#### ***Phobocampe tempestiva*** (Ichneumonidae, Unterfamilie Campopleginae)

- Körperlänge 4 mm; Körperfärbung schwarz (bis auf braune Beine)
- Körperoberfläche fein gekörnelt.
- Dunkles, einfarbiges Stigma auf Vorderflügel; Areolet geschlossen
- Clypeus nicht deutlich vom Gesicht abgegrenzt
- Erstes metasomales Segment lang und schmal, apikal geweitet
- Unterscheidet sich von der sehr ähnlichen *Phobocampe punctata* durch die schmalere Area superomedia auf dem Pronotum; nur ca. 1,5 mal so breit wie lang; bei *P. punctata* ca. 2 mal so breit wie lang



***Lissonota biguttata*** (Ichneumonidae, Unterfamilie Banchinae)

- Körperlänge 8 mm; Körperfarbe schwarz, Beine hellbraun
- Langer Ovipositor mit dorsaler Einkerbung unterhalb der Spitze.
- Clypeus konvex, vom Gesicht durch Furche abgesetzt
- Metasomale Terga 2-4 mit 2 tiefen, schräg submedial verlaufenden Furchen.



***Glyptapanteles* sp.**, vermutlich *G. mygdonia* (Braconidae, Unterfamilie Microgastrinae)

- Körperlänge 3,5mm; Beine hellbraun
- Mesotibia mit apikal dunklerer Färbung
- Antennen mit 16 Flagellomeren
- Flügeladerung im apikalen Drittel des Flügels sehr stark reduziert
- Metasoma verkürzt
- Erstes metasomales Segment mit stark reduziertem Mediotergit; Stigmen auf separatem Laterotergit



***Cotesia sericea*** (Braconidae, Unterfamilie Microgastrinae)

- Körperlänge 3mm
- Beine dunkelbraun
- Antennen mit 16 Flagellomeren/Segmenten
- Flügeladerung im apikalen Drittel des Flügels sehr stark reduziert
- Metasoma verkürzt
- Erstes metasomales Segment mit stark reduziertem Mediotergit; die Stigmen auf separatem Laterotergit



---

Die Unterfamilie der Microgastrinae, gehört mit annähernd 2500 beschriebenen (davon 757 in der Paläarktis) und global bis zu 46000 geschätzten Arten zu den artenreichsten Unterfamilien der parasitischen Wespen gehören (FERNÁNDEZ 2007, FERNÁNDEZ-TRIANA & WARD 2014). Dies erschwert eine genaue Bestimmung der Arten ungemein, und daher ist die Angabe des Artnamens der *Glyptapanteles* sp. (s. Tab. 9) auch nur eine Vermutung.

### 3.3.9 Merkmale der gefundenen adulten Ichneumonoidea anderer Arten

Als Bestimmungsliteratur und Beschreibungshilfe diente der Schlüssel von WAHL & SHARKEY (1993).

Tabelle 11: Adulte Ichneumonoidea aus dem Wirt *Alsophila aescularia*

#### ***Phobocampe* sp.** (Ichneumonidae, Unterfamilie Campopleginae)

- Körperlänge 4mm; Körperfarbe schwarz (bis auf braune Beine)
- Körperoberfläche fein gekörnelt
- Dunkles, einfarbiges Stigma auf Vorderflügel; Areolet geschlossen
- Clypeus nicht deutlich vom Gesicht abgegrenzt
- Erstes metasomales Segment lang und schmal, apikal geweitet



#### ***Euplectrus* sp.** (Chalcidoidea, Unterfamilie Eulophidae)

- Körperlänge 1,5 mm
- Körperfarbe schwarz (bis auf gelbliche Beine, Fühler und Mandibeln)
- Flügeladerung komplett reduziert bis auf eine Ader, welche in Subcostalader, Costalader, Postcostalader und Stigmalader unterteilt ist
- Tarsen mit 4 Tarsomeren
- Dornfortsatz an Tibia kurz und gerade



***Aleiodes similis*** (Curtis 1834), Braconidae, Rogadinae

- Körperlänge 4,5 mm
- Thorax honig-hellbraun bis auf dunkelbraunes Propodeum, Abdomen bronze-messingfarben mit Ausnahme von Tergum 1-3 (dunkelbraun)
- Antennen mit 36 Segmenten
- Stigma auf Vorderflügel mehrfarbig, nicht scharf abgegrenzt; Übergang von dunkel (apical) zu hell (basal)
- Costalader angrenzend zum Stigma leicht verdickt
- Hinterflügel mit gewölbter Ader des Radialsektors



***Aleiodes* cf. *similis***

- wie *Aleiodes similis* (s.o.), aber schmaler
- Antennen mit 35 Segmenten



### 3.4 Hyperparasiten

Aus zwei Puparien von *Cyzenis albicans* sind im Januar 2014 jeweils eine ca. 4 mm große Erzwespe (Chalcidoidea) der Art ***Perilampus ruficornis*** (Fabricius 1793) (Perilampidae) geschlüpft (s. Abb. 17).



Abbildung 17: *Perilampus ruficornis* neben Puparium von *Cyzenis albicans* und Puppenhülle von *O. brumata*.

Folgende Merkmale sprechen für die Zugehörigkeit zu den Chalcidoidea (GIBSON 1993; vergleiche Abb. 219):

- Aderung des Vorderflügels: Reduziert; Fehlen der Costalader, nur Subcostalader deutlich ausgeprägt;
- Lateral gesehen reicht das Pronotum nicht bis zur Tegula
- Antennen länger als Kopf
- Erstes Metasomales Segment nicht knotenförmig
- Zweites Metasomales Segment mit größtem Durchmesser

Weitere Merkmale, die für die Familie der Perilampidae sprechen:

- Mesopleuron mit schräger Furche
- Tarsi mit 5 Tarsomeren
- Stigmalader und Postcostalader relativ lang, Stigma apikal verdickt
- 11 Antennenglieder

## 4 Diskussion

### 4.1 Klima und Phänologie

#### 4.1.1 Klima

Das mitteleuropäische feuchtkontinentale Klima bietet sowohl für *Operophtera brumata* als auch dessen Parasitoide günstige Bedingungen. Die kürzeren Vegetationsperioden in Nordeuropa gehen zu Lasten der natürlichen Gegenspieler (LEMME 2000). Das zunächst kalte Frühjahr 2013 in Wien mit Minusgraden bis Ende März und erst Mitte April stark ansteigenden Temperaturen hat die Entwicklung von *Operophtera brumata* nicht negativ beeinflusst. Die ab Mitte April anhaltend hohen Temperaturen sorgten darüber hinaus für einen raschen Abschluss der Raupenstadien, was der Vitalität der Population zu Gute kam (siehe Unterkapitel Phänologie).

Das Starkregenereignis vom 3.5. und die leichteren Niederschläge vom 4.5. und 5.5. (s. Kap. 3.1, Abb. 7) haben womöglich die hohe Mortalität in den Proben vom 4.5. und 6.5. durch Pilze beeinflusst, welche von einer höheren Blattfeuchte und damit optimalen Bedingungen für Keimung und Verbreitung von Pilzsporen profitierten (Kapitel 3.3.5, Tab. 4 und Abb. 16). Am 9.5. gesammelte Raupen wiesen demgegenüber eine reduzierte Mortalität von ca. 40% auf, was vermutlich den für die Raupen günstigen (bzw. für die Pilze ungünstigen) Bedingungen geschuldet ist (zwei Tage ohne Niederschlag, mittlere Tagestemperatur von 16-18°C).

Die am 3.5., 7.5. und 13.5. durch Regenfälle erfolgten Verluste von in Fallen befindlichen Raupen verzerren das Ergebnis und können zu einer falschen Bewertung der tatsächlich erfolgten Parasitierung führen. Wird die Fallensammlung vom 9.5. mit derjenigen vom gleichen Tag aus Strauch und Krone verglichen (Kap. 3.3.3, Tab. 2 und Abb. 12), fällt die geringere Parasitierung auf (Falle: 8,6%, Krone: 14,2%, Strauch: 21,2%). Ein Erklärungsansatz wäre, dass sich die meisten der aus der Falle gesammelten Raupen bereits im Vorpuppenstadium befunden haben und damit einer Parasitierung durch Larvalparasitoide über einen kürzeren Zeitraum ausgesetzt waren als diejenigen der Kronen- bzw. Strauchsammlung. Letztere waren noch im 5. Raupenstadium und damit länger den Angriffen der Parasitoiden ausgesetzt bzw. fraßen mehr mit Parasitoideneiern belegte Blätter. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre eine Unterschätzung von auf Blättern haften gebliebenen parasitierten Individuen, welche damit nur selten in die Fallen gelangen, was auf dem Papier eine geringere Parasitierung bedeutet.

#### 4.1.2 Phänologie

Raupenschlupf (bei Raupen der Kontrollgruppe vom 17.-18.4.) und Knospenaustrieb waren bezüglich der Arten Ulme (um den 11.4.), Ahorn (um den 16.4.) und Linde (um den 19.4.) gut synchronisiert, was die Grundlage für eine optimale Entwicklung der auf diesen Bäumen

schlüpfenden Raupen darstellte. Die räumliche und zeitliche Koinzidenz von Knospenaustrieb und Schlupf gilt als Basis für Massenvermehrungen von *Operophtera brumata* (ROLAND 1998). Hier ist anzumerken, dass sich der Austrieb einzelner Bäume der gleichen Art um mehrere Tage gegenüber den angegebenen Daten verzögerte. Mitte Mai 2013 konnte eine sehr heterogene Belaubungsdichte benachbarter Bäume beobachtet werden, so standen deutlich verlichtete (auffällig bei *Quercus cerris*) neben relativ unbefressenen Bäumen. Erklärbar wäre dies mit der nicht zu unterschätzenden Mobilität der Raupen (v. a. in den ersten Stadien), welche sich bei Mangel an Nahrung (durch späteren Austriebs einzelner Bäume) per Winddrift oder am Raupenfaden abbaumend zum nächsten Baum oder Strauch bewegen können.

#### 4.2 Populationsdynamik von *Operophtera brumata*

Die Häufigkeit von *Operophtera brumata* im Untersuchungsgebiet nahm nach einer Latenzphase 2007-2010 seit 2011 wieder zu (CONNELL 2012), sodass im Jahr 2013 von einer Progradationsphase gesprochen werden kann. Im Frühjahr 2014 kam es schließlich durch *Operophtera brumata* und andere Arten an vielen Bäumen im Untersuchungsgebiet zu Kahlfraß (Hoch, persönl. Mitt.). Eine ähnliche Entwicklung konnte auch in anderen Regionen Mitteleuropas festgestellt werden, so z. B. in Baden-Württemberg mit einer Gradation 2005, darauf folgender Latenzphase sowie 2011/2012 wieder zunehmender Populationsdichte (DELB 2012). Nach der Hypothese des „Moran-Effekt“ kann die Populationsdichte einer Art aufgrund eines exogenen Faktors überregional synchronisiert sein. Dies ist möglicherweise auf Tiefs im Sonnenfleckenzyklus zurückzuführen, welche überregional mit kühleren Temperaturen von März bis Juni in Verbindung gebracht werden (MORAN 1953, MYERS 1998; s. Kap. 1.1.4). Das kalte Frühjahr 2013 hätte also mit einer niedrigeren Sonnenaktivität in Zusammenhang stehen sollen. Nach einer leichten Zunahme der Sonnenaktivität seit 2010 kam es für 2013/2014 zu einem etwas stärkeren Anstieg; es kann somit von einem schwachen Hoch im Zyklus gesprochen werden. Damit ist der Sonnenfleckenzyklus für 2013/2014 keine gute Basis als Erklärung für die überregionale Synchronisierung derzeitiger Massenvermehrungen von *Operophtera brumata*. Der zeitlichen und räumlichen Koinzidenz von Raupenschlupf und Knospenaustrieb, also Schwankungen im lokalen Klima, kann einer wesentlich höheren Bedeutung für die Populationsdynamik als der Einfluss der Sonnenaktivität unterstellt werden.

Das Ergebnis der Untersuchung der Kontrollgruppen zeigte für *Operophtera brumata* eine bessere Entwicklung an Ahorn als an Linde (s. Kap. 3.2.1). Dies mag daran liegen, dass die Lindenknospen gegenüber Ahorn eine verzögerte Entwicklung aufwiesen und sich zum Zeitpunkt des Raupenschlupfs in einem für Jungraupen noch unverzehrbaren Zustand

befanden. Hier sei aber auch auf die hohe Mortalität der Jungraupen bei Ahorn hingewiesen; im Gegensatz zur Fütterung mit Linde nahm die Mortalitätsrate bei Ahorn im Laufe der Zeit aber ab. Bei der Kontrollgruppe Linde konnten sich am Ende nur 5% der Ausgangspopulation verpuppen, bei Ahorn waren es immerhin 35 % der geschlüpften Raupen. Dies deutet auf eine Anpassung an den Austrieb des Spitzahorns hin (VAN DONGEN 1997, TIKKANEN & JULKUNEN-TIITTO 2003). Tatsächlich stehen im Untersuchungsgebiet Spitzahörner als vorherrschende und herrschende Bäume, wogegen sich Winterlinde nur in der Strauchschicht befindet. Hiermit kann vermutet werden, dass die die Mehrzahl der Raupen an einen Schlupf an Linde nicht angepasst waren und damit eine wesentlich reduzierte Überlebenschance hatten. Daher kann es für den Großteil der Population in heterogenen Beständen und bei starken Schwankungen der Phänologie zu deutlichen Verlusten kommen. Die ebenfalls mit Ahorn oder Linde gefütterten Kontrollgruppen von *Erannis defoliaria* wiesen keinen wesentlichen Unterschied im Abschluss der Stadien auf. Die höchste Mortalität war im ersten und zum letzten Raupenstadium zu beobachten. Es zeigte sich, dass *Erannis defoliaria* ca. eine Woche länger als *Operophtera brumata* braucht, um die Entwicklung zum Puppenstadium abzuschließen. Die langsamere Entwicklung ist vermutlich der Endgröße geschuldet. Das bisweilen bei *Erannis defoliaria* beobachtete entomophage Verhalten, was womöglich auch aus dem Mangel an Nahrung heraus entstand, könnte einzelne Raupen so verletzt oder geschwächt haben, dass diese zugrunde gingen.

### 4.3 Parasitoide

#### 4.3.1 Häufigkeit der Parasitoidenarten von *Operophtera brumata*

Von den gesammelten Raupen waren 9,3 % parasitiert. Nach der Theorie der verzögert dichteabhängigen Parasitoid-Wirt-Beziehung ist die Populationsdichte der wirtsspezifischen Parasitoide in der Progradationsphase des Wirts noch nicht sehr hoch und nimmt erst in der Kulminationsphase deutlich zu (EMBREE 1965, ROLAND 1995). Während der Latenzphase ist mit Werten von ca. 5% Parasitierung zu rechnen (HASSELL 1969, ROLAND 1995). Die Populationsdichte wirtsspezifischer Parasitoide steigt nur langsam und nimmt erst in der Kulminationsphase mit Werten von bis zu 80% Parasitierung deutlich zu (EMBREE 1965, ROLAND 1995). Der Wert von 5 % wurde 2013 bereits überschritten, was eine starke Zunahme der Parasitierung und schließlich den Zusammenbruch der Frostspannerpopulation in den kommenden zwei Jahren (2014-2016) vermuten lässt.

Bei den Arten dominiert *Cyzenis albicans* (absolut und relativ). Spätere Raupenstadien waren signifikant höher parasitiert als eine Woche früher gesammelte Raupen. Außerdem waren aus der Strauchschicht gesammelten Raupen wesentlich häufiger von *Cyzenis*

*albicans* parasitiert als Raupen aus der Krone. Dies deckt sich mit den Untersuchungen der vergangenen Jahrzehnte (u.a. HERTING 1965, HASSELL 1969, ROLAND 1986), die ebenfalls *Cyzenis albicans* als Hauptparasitoid feststellen konnten. *Lypha dubia*, *Phorocera obscura* und *Phobocampe tempestiva* werden auch in dieser Reihenfolge in den 50er/60er Jahren als die nächsthäufigen Arten beschrieben (SECHSER 1969), wurden aber 2013 im Untersuchungsgebiet seltener gefunden. Des Weiteren auftretende Arten (*Aleiodes gastritor* agg., *Lissonota biguttata*, *Cotesia sericea* und *Glyptapanteles mygdonia*) sind Einzelfunde und kommen sehr selten vor (auch bei SECHSER 1969). *Cotesia jucunda* wurde nicht gefunden, in Untersuchungen der 50er/60er Jahre in mittlerer Häufigkeit vorkommend (SECHSER 1969). Das seltene Auftreten von *Aleiodes* spp. in der Vergangenheit könnte damit zu tun haben, dass die Art häufig übersehen wurde (SECHSER 1969). Beim Fund von *Cotesia jucunda* könnte dies an Fehlern Sechsers in der Artbestimmung liegen: die Art ist aus der Unterfamilie der schwer bestimmbaren Microgastrinae, in der zwischenzeitlich auch viele Neuordnungen vorgenommen wurden (FERNÁNDEZ 2007, SHAW 2014 persönl. Mitt.). Womöglich kam es zu einer Verwechslung der Art mit der ähnlichen, hier gefundenen *Cotesia sericea*.

Von den in Nordamerika eingeführten Parasitoiden von *Operophtera brumata* konnten sich dort nur *Agrypon flaveolatum* und *Cyzenis albicans* dauerhaft etablieren, was sich mit hohen Parasitierungsraten und dem Ende der dauerhaften Massenvermehrungen (hin zu fluktuierendem Auftreten) von *Operophtera brumata* bemerkbar machte (GRAHAM 1958, EMBREE 1965, ROLAND & EMBREE 1995, ELKINTON 2011). Da zunächst von einer relativ hohen Wirtsspezifität von *Cyzenis albicans* ausgegangen worden war (WYLIE 1960), in den 60er Jahren in Kanada aber auch bei anderen, verwandten Arten Parasitierungen festgestellt wurden (z.B. *Operophtera bruceata*; EMBREE & SISOJEVIC 1965), sollte vor einer Nachführung in andere Regionen die mögliche Parasitierung dort vorkommender Lepidopteren überprüft werden. Die Wirkung der Nachführung der zuvor genannten Parasitoidenarten auf die Populationsdynamik des Wirtes kann durch die lokale Fauna deutlich beeinflusst werden. Sind beispielsweise viele Prädatoren (Mäuse, Käfer etc.) vor Ort, werden sowohl parasitierte als auch unparasitierte Kokons gefressen, was einen antagonistischen Effekt für die Parasitoide zur Folge haben kann (HASSELL 1980). Dazu im Widerspruch stehen die Ergebnisse einer neueren Untersuchung: Diese zeigen, dass parasitierte Kokons eher verschmäht werden und damit Parasitierung und Prädation sogar synergistische Effekte bewirken könnte (ROLAND & EMBREE 1995). Die vielfältigen, auf die Parasitoid-Wirt-Beziehung einwirkenden Faktoren machen deren Komplexität deutlich – dies betont die Wichtigkeit des Kontextes von Untersuchungsergebnissen und unterstreicht die Bedeutung weiterer Forschung auf diesem Gebiet.

#### 4.3.2 Parasitoide anderer Arten

Bei *Alsophila aescularia* wurden zwei Arten gefunden: Ein Individuum des Solitärparasitoiden *Phobocampe* sp., vermutlich *Phobocampe pulchella*, sowie aus einer Wirtsraupe acht Individuen des Gregärparasitoiden *Euplectrus* sp. Weitere Parasitoide dieses Wirts sind *Acampsis alternipes*, *Dusona leptogaster*, *Oswaldia muscaria*, *Blepharomyia amplicornis*, *Phorocera obscura* und *Smidtia conspersa*, wovon die letzten beiden auch bei *Operophtera brumata* vorkommen können (HERTING 1964; KUDLER 1978).

Aus dem Wirt *Conistra vaccinii* schlüpften *Aleiodes similis* und *Aleiodes* cf. *similis*. Die Art *Aleiodes similis* ist ein Solitärparasitoid, bivoltin und parasitiert neben Noctuiden wie *Conistra vaccinii* und *Xestia xanthographa* auch Arten der Gattungen *Conistra* und *Orthosia* (SHAW 2002). Die früher zur Gattung *Rogas* gezählten *Aleiodes*-Arten sind morphologisch sehr ähnlich, was in der Vergangenheit womöglich zu Fehlbezeichnungen als *Rogas* sp. Dass die Art aus dem gleichen Wirt, im selben Untersuchungsgebiet geschlüpft, zwei unterschiedliche Formen ausbildet, wirkt zunächst ungewöhnlich. *Aleiodes* cf. *similis* kommt nicht in Großbritannien vor, *Aleiodes similis* hingegen schon (SHAW 2014, persönl. Mitt.). In den 60er Jahren wurde die Art vermutlich als *Rogas* sp. bei unterschiedlichen Eulenarten gelistet (u.a. als *Rogas nigricornis* bei *Orthosia gothica*; HERTING 1964). Das Auftreten dieser Art in unterschiedlicher Form ließe sich möglicherweise mit einer hohen phänotypischen Plastizität der Art erklären.

Zwei Individuen von *Agriopsis leucophaearia* waren von *Phorocera obscura* parasitiert. Da die Art auch bei *Operophtera brumata* gefunden wurde bestätigt sich ihre bereits zuvor beschriebene nicht spezifische Wirtswahl. Weitere, hier nicht gefundene Parasitoide von *Agriopsis leucophaearia* wären *Blondelia nigripes*, *Ophion parvulus*, *Aphanistes armatus* (HERTING 1964). Wenn die Populationsdichte von *Operophtera brumata* in den kommenden Jahren wie prognostiziert noch zunimmt könnte sich das unspezifische Parasitierungsverhalten von *Phorocera obscura* für die Art als vorteilhaft erweisen: ihr häufigeres Vorkommen verschafft ihr einen Vorsprung gegenüber anderen polyphagen Parasitoiden, den sie bei zunehmender Wirtsdichte noch ausbauen kann (VINDSTAD et al. 2010; NGUYEN-NGOC et al. 2012). Um diese Vermutung zu untermauern sollten bei künftigen Studien weitere im Untersuchungsgebiet zu Massenwechseln neigende Arten, wie z.B. *Orthosia* spp., *Erannis defoliaria*, *Colotois pennaria* und *Ptilophora plumigera* (HOCH 2014, persönl. Mitt.), in die Untersuchung miteinbezogen werden.

#### 4.4 Hyperparasitoide

Bei der Bestimmung der aus Puparien von *Cyzenis albicans* geschlüpften Erzwespen besteht die begründete Vermutung, dass es sich um *Perilampus ruficornis* handelt. Laut Chalcoidea-Datenbank ist dies die einzige Art der in Österreich vorkommenden Perilampidae, welche *Cyzenis albicans* als Wirt hat (NOYES 2013). Da insgesamt nur zwei Individuen der Art gefunden wurden ist ihr Auftreten als selten einzuordnen und der Einfluss auf die Populationsentwicklung von *Cyzenis albicans* als sehr gering zu betrachten.

#### 4.5 Ort der Parasitierung

Die Auswertung der Ergebnisse zeigt eine stärkere Parasitierung der aus der Strauchschicht als aus der Krone gesammelten Raupen. Hier lässt sich bei den zum ersten Termin gesammelten Raupen nicht feststellen, ob sich diese bereits zuvor in der Strauchschicht aufgehalten oder (z.B. aufgrund einer Parasitierung, was einer starken Störung gleichkäme) aus der Krone abgebaumt haben. Die zweite Sammlung fand an denselben Sträuchern statt: hier muss der Großteil der Raupen also aus dem entsprechenden Kronenschirm kommen. Da zwischen der ersten und der zweiten Sammlung ein Zeitraum von einer Woche lag ist eine eindeutige Zuordnung der Herkunft der Parasitoide nicht möglich. Bei der im Untersuchungsgebiet höheren Parasitierung durch *Cyzenis albicans* in der Strauchschicht kann nicht gesagt werden, dass diese *Operophtera brumata* dort parasitiert haben, genauso könnte dies auch in der Krone passiert sein d.h. die Wirte die Tachinen-Eier dort aufgenommen haben. Hier könnte es bei zukünftigen Studien von Nutzen sein, befreßene Blätter aus Krone und Strauchschicht auf die Anzahl der abgelegten Eier zu untersuchen, um den bevorzugten Eiablageort von *Cyzenis albicans* zu ermitteln. Auch wäre es möglich, gezüchtete Wirtsraupen in unterschiedlichen Höhen im Untersuchungsgebiet zu platzieren, um eine Bevorzugung bestimmter Bereiche durch die Parasitoide zu beobachten.

#### 4.6 Zeitpunkt der Parasitierung

Bei den später gesammelten Raupen konnte generell eine höhere Parasitierung festgestellt werden. Insbesondere die Anzahl der durch *Cyzenis albicans* parasitierten Raupen unterscheidet sich signifikant im Vergleich zu denjenigen, welche eine Woche zuvor gesammelt wurden. Das Ergebnis deckt sich mit der in den 1960er Jahren gewonnenen Erkenntnis, dass Raupen von *Operophtera brumata* von *Cyzenis albicans* erst ab dem vierten Stadium parasitiert werden (HASSELL 1969, SECHSER 1969). Dass die früher gesammelten Raupen weniger stark parasitiert waren erklärt sich mit der Größe der Mandibeln von *Operophtera brumata* und der Eier von *Cyzenis albicans*; bis zum dritten Stadium ist das Verhältnis offenbar derart gestaltet, dass bei der Aufnahme der Nahrung auch das darauf abgelegte Ei zerkaut wird. Erst danach sind die Mandibeln so groß, dass die meisten Eier unversehrt in den Verdauungstrakt der Raupe gelangen (HASSELL 1969). Bei den anderen Arten lässt sich kein Unterschied zwischen erster und zweiter Sammlung feststellen. Allerdings sind die Häufigkeiten auch sehr gering, womit eine statistische Auswertung und damit eine fundierte Aussage nicht möglich ist.

#### 4.7 Einfluss der Baumarten

Bei der diesbezüglichen Auswertung war die (nicht signifikant) höhere Parasitierung und (aufgrund geringer Häufigkeiten nicht auf Signifikanz untersuchte) Artenzahl bei *Quercus* im Vergleich zu *Carpinus* und *Acer* auffällig, wobei es sich außer bei *Cyzenis albicans* und *Phorocera obscura* um Einzelfunde handelte. Die Behauptung, dass an Eiche fressende Raupen stärker parasitiert sind, wäre somit rein spekulativ und widerspricht Ergebnissen aus England, die eine geringere Parasitierung von an Eiche fressenden *Operophtera brumata* beobachteten (CHENG 1970). Die Tatsache, dass an Eichen mehr Lepidopterenarten vorkommen als an Ahorn oder Hainbuche bzw. die Fauna im Mikrohabitat Eiche eine höhere Diversität aufweist ist hingegen bekannt (PATOČKA 1999). Für *Q. cerris* listet die HOSTS Datenbank über 200 Arten gegenüber 43 bei *Acer platanoides* und 39 bei *Carpinus betulus* auf (ROBINSON et al. 2010). Eine höhere Zahl von Lepidopterenarten bedeutet prinzipiell für eine höheren Zahl von Parasitoidenarten das Vorkommen eines passenden Wirts. Zumindest für die polyphagen Parasitoide ist es von Vorteil, wenn mehr Wirte vorkommen. Solange keine Massenvermehrung einer bestimmten Art stattfindet, sind sie mit der höheren Artenvielfalt auf der Eiche vermutlich besser versorgt als auf Bäumen mit geringerer Artenvielfalt. *Cyzenis albicans* richtet sich als wirtsspezifische Art vermutlich eher nach lokal häufigerem Vorkommen, also nach der Fraßintensität von *Operophtera brumata*. Dennoch scheint *Cyzenis albicans* bei der Eiablage bestimmte Baumarten zu bevorzugen, allerdings

auch in des Grades der Befressenheit der Blätter. Dies konnte in der Vergangenheit anhand einer häufigeren Eiablage an befressener Eiche gegenüber in gleichem Maße befressenen Apfel festgestellt werden (ROLAND 1986), was durch Fraß an Eiche ausgeschütteten VOC (Borneol) liegen könnte (ROLAND 1995). Auch wurde eine insgesamt stärkere Parasitierung von an Birke als an Heidelbeere fressenden *Operophtera brumata* beobachtet (Vergleich von Untersuchungsflächen, auf denen jeweils nur eine der beiden Wirtspflanzen vorhanden ist; HORGAN 1993). Eine Überprüfung des Einflusses der Baumarten auf die Aktivität von *Cyzenis albicans* könnte bei höheren Parasitierungsraten durchaus interessante Ergebnisse zutage bringen.

Der in dieser Arbeit „nebenbei“ bemerkte Effekt der Baumarten auf die Mortalität – an Eiche fressende Raupen mit der geringsten, an Ahorn mit der höchsten Mortalität - lässt Mutmaßungen über apathogene sekundäre Pflanzenstoffe in den Eichenblättern anstellen. Dabei ist zu vermuten, dass die Raupen zunächst an anderen Bäumen fraßen, da der Blattaustrieb der Eichen erst eine Woche später als der Schlupf der Raupen stattfand. (SINGER et al. 2004) beschrieben ein ähnliches Verhalten bei *Estigmene acrea* (Lepidoptera, Arctiidae) als Mittelweg zwischen raschem Wachstum und Parasitierungsschutz. Dies könnte Gegenstand einer ernährungsphysiologischen Studie über den Kleinen Frostspanner in Zusammenhang mit Parasitoiden und/oder Pathogenen werden.

Da 2012 im Untersuchungsgebiet keine Entlaubung stattfand war für 2013 keine DIR-Reaktion zu erwarten. Ein Top-Down-Effekt durch DIR ist aber nach wie vor Gegenstand wissenschaftlicher Studien zum Verständnis der Populationsdynamik von zu Massenwechseln neigenden Insekten (NEUVONEN et al. 2007). Um eine ebensolche Auswirkung auf die Populationsentwicklung von *Operophtera brumata* festzustellen bzw. auszuschließen sollten zukünftige Studien diese Fragestellung miteinbeziehen. So würde es sich nach dem 2014 stattgefundenen Kahlfraß anbieten, für 2015 eine entsprechende Arbeit zu verwirklichen.

#### 4.8 Kritischer Vergleich der Sammlungsmethoden

Die drei gewählten Probenahmemethoden weisen Vor- und Nachteile auf. Die Sammlung aus der Krone ergab die meisten Parasitoiden-Arten, aber keinen Fund von *Aleiodes* spp. Der Vorteil dieser Probenahme besteht darin, dass alle beweglichen Raupen aus einem bestimmten Bereich erfasst werden. Die Methode erfasst keine Wirte, die zum Zeitpunkt der Probenahme schon vom Parasitoiden verlassen wurden, wie z.B. *Aleiodes*-Mumien an den Blättern. Es wird also durch die Aufzucht und Beobachtung der Wirte der "apparent parasitism", also der Parasitierung zum Zeitpunkt der Sammlung, festgehalten. Für weitere Studien wäre es wichtig, zu häufigeren, auch früheren Zeitpunkten Proben zu nehmen.

Außerdem könnte die Methode zu einer gezielten Entnahme ganzer Zweige (und der genaueren Untersuchung derselben) per Seilklettertechnik oder Hebebühne aus der Krone abgewandelt werden, was allerdings mit wesentlich höherem Aufwand verbunden ist.

Die Methode „Fallensammlung“ muss grundsätzlich in Frage gestellt werden. Hier wurden nur abbaumende Raupen gesammelt. Da sich die Raupen prinzipiell erst zur Verpuppung im Boden abbaumen, muss angenommen werden, dass es sich hier um Raupen handelt die auf eine Störung reagiert haben oder geschwächt sind. Der Vergleich mit der Kronensammlung könnte diese Mutmaßung bestärken, da dort weniger durch unbekannte Ursachen gestorbene Raupen auftreten und sich mehr Raupen verpuppt haben als bei in der Falle gesammelten Raupen. Stärkere Niederschläge reißen außerdem Lücken in die Aufnahmeserie und erschweren die Auswertung ungemein. Mit einzelnen, „mobilen“ Sammlungen (wie der Kronen- oder Strauchsammlung) lässt sich ohne Verluste gezielter Ort und Zeitraum eingrenzen, daher sollten diese in Zukunft bevorzugt werden.

Ein Nachteil der Sammlung aus der Strauchschicht ist die Unbestimmtheit, ab welchem Zeitpunkt sich die Raupen dort aufgehalten haben. Die Mortalität durch unbekannte Ursachen ist geringer als bei der Fallensammlung und annähernd so hoch wie in der Krone; hier müsste es sich also um Raupen handeln, die sich aus einem anderen Grund in der Strauchschicht aufhalten. Dies könnte das Abbaumen nach der versuchten oder erfolgreichen Oviposition eines Parasitoids oder aufgrund der Schwächung durch eine Parasitierung sein. Es kann also festgestellt werden, dass in der Strauchschicht höhere Dichten parasitierter Raupen auftreten, sollte aber nicht notwendiger Weise daraus geschlossen werden, dass mehr Attacken durch Parasitoide ebendort passiert sind. Ein gravierenderes Problem ist in der vorliegenden Arbeit entstanden, weil die Sträucher bei der ersten Sammlung weitgehend leergesammelt wurden, so dass die Herkunft der Raupen der zweiten Probe kaum zu rekonstruieren ist. Eine Isolierung von einzelnen Sträuchern mit einer „raupenmigrationssicheren“ Installation wäre u.U. möglich, würde aber für die Parasitoide wahrscheinlich ebenfalls eine Hürde darstellen, die sie zu vermeiden suchen. Bei zukünftigen Studien könnte es von Nutzen sein, befallene Blätter aus Krone und Strauchschicht auf die Anzahl der abgelegten Eier zu untersuchen. So ließe sich jedenfalls der bevorzugte Eiablageort des Hauptparasiten *Cyzenis albicans* ermitteln.

Insgesamt war die Stichprobenanzahl für eine Progradationsphase etwas zu niedrig angesetzt, sodass durch die geringe Parasitierung nicht ausreichend Individuen für eine statistische Auswertung zur Verfügung standen. Dazu sei angemerkt, dass die Untersuchung und Zucht von über 1000 Raupen, die während der Studie gesammelt wurden, die Arbeitskapazität von einer Person voll in Anspruch nahm. Bei einer höheren Stichprobenanzahl bzw. arbeitsintensiveren Untersuchungen wäre mindestens eine weitere Person zu beschäftigen, insbesondere wenn es um die aufwändigere Zucht in Einzelhaltung

gehen würde. Dafür ließen sich dann auch die anderen Lepidopterenarten in intensivere Untersuchungen miteinbeziehen

Mit einem exakter auf die Fragestellung „Einfluss der Baumarten“ zugeschnittenen Methodendesign ließe sich der Einfluss der Baumarten besser beantworten. Für eine Varianzanalyse müssten mehrere Bäume der gleichen Art und ähnlicher Struktur ausgewählt werden, um zu vergleichen, wie sehr die Parasitierung dort variiert. Außerdem müsste sichergestellt werden, dass die gesammelten Individuen nur an der Zielbaumart fressen. Dies würde einen nicht zu unterschätzenden Aufwand bedeuten: Es gilt die Bäume gegen am Faden schwebende Jungraupen und abbaumende Raupen zu isolieren (z. B. durch eine Abschirmung bis auf halber Höhe mit transparenten Kunststoffplanen) und Raupen an der Abwanderung zu hindern (z. B. durch einen Wassergraben).

#### 4.9 Kritik der Bestimmungsmethoden

In dieser Arbeit wurden zur Bestimmung der Parasitoiden deren Morphologie, ihr geographisches Vorkommen und die Kenntnis des Wirts als wichtigste Merkmale zu Rate gezogen. Dies hatte bereits in der Vergangenheit zu Falschidentifikationen geführt und konnte auch in dieser Arbeit einige Individuen nicht sicher einer Art zuweisen. Daher sei an dieser Stelle auf die Möglichkeit hingewiesen, die Arten mittels molekulargenetischer Untersuchungen zu bestimmen bzw. diese Methode ergänzend und unterstützend bei Unsicherheiten mit den klassischen Mitteln oder bei kryptischen Arten einzusetzen (ALEX SMITH et al. 2013). Als besonders geeignet zur Artbestimmung erwies sich die mitochondriale Cytochrom C Oxidase subunit I (COI), da sie über ein breites Spektrum an phylogenetischen Merkmalen verfügt (HEBERT et al. 2003). Ein Fragment des nuklearen 28S rRNA Gens kann ebenfalls mit genetischen Markern verglichen werden. Beide Methoden wurden, auch in Kombination, zur Bestimmung der phylogenetischen Abstammung und Einteilung der Rogadinae in Triben verwendet (ZALDÍVAR-RIVERÓN et al. 2008). Mittlerweile ist für die Ichneumonoidea eine beträchtliche Sammlung an Sequenzen zusammengekommen, welche in einer frei zugänglichen globalen Datenbank vorliegen und einen wesentlichen Beitrag zur Klärung taxonomischer und phylogenetischer Fragen leisten können (QUICKE et al. 2012).

#### 4.10 Hintergrund und Kritik der Angabe einer Parasitierungsrate

Die Parasitierungsrate kann als Maß für die Effizienz der Parasitoide, auf die Population eines Wirts einzuwirken, dienen. Die Angabe erfolgt generell in Bezug auf eine Parasitoidenart, um deren Einfluss auf den Wirt feststellen bzw. deren Bedeutung im Vergleich zu anderen Arten bewerten zu können.

Prinzipiell sollte mit verallgemeinernden Aussagen über die Parasitierung und einer Angabe einer pauschalen Parasitierungsrate vorsichtig umgegangen werden, gilt es doch viele Parameter zu berücksichtigen: Zeitpunkt des Ein- und Austritts des Wirts in das parasitierungsfähige Stadium, Eiablage- und Schlupfrate der Parasitoide (=„Verschwinden“ des parasitierten Wirts). Soll eine Aussage über die Parasitoiden als Mortalitätsfaktor getroffen werden, wird es komplizierter, da jeglicher Einfluss der Parasitoiden auf ihre Wirte berücksichtigt werden muss (z.B. Host feeding; gelähmte, aber nicht mit Eiern belegte Wirte; Wirte, die durch das Trauma der Oviposition sterben etc.; VAN DRIESCHE 1983). Aus diesen Gründen lag der Schwerpunkt der Arbeit beim Identifizieren der Parasitoiden an bestimmten Arten, Zeiten und Orten und ihrer relativen Häufigkeit im Vergleich der unterschiedlichen Arten. Die Forschungsarbeiten der letzten Jahrzehnte welche sich näher mit der Parasitierung von *Operophtera brumata* befassten haben die Ergebnisse häufig mit der Angabe von zusammengefassten Parasitierungsraten dargestellt (z. B. SECHSER 1969, HORGAN 1993, SCHOTT 2010. Aussagen und Hypothesen ähnlicher Studien sind diesbezüglich zu hinterfragen. Bei der Auswertung der Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit wurden Parasitierungsraten ebenfalls angegeben, allerdings bezogen auf die einzelnen Sammlungen; auffällig sind die deutlichen Unterschiede nach Ort der Sammlung. Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass die Parasitierungsrate immer genauer betrachtet, also örtlich und zeitlich differenziert werden sollte, d.h. dass nicht ein einzelner pauschaler Wert für die Parasitierung von *Operophtera brumata* für das Jahr 2013 (und/oder die ganze Region) angegeben werden kann.

#### 4.11 Mortalität durch unbekannte Ursachen

Das Zusammenleben der Raupen auf engem Raum und die Konkurrenz um Nahrung kann grundsätzlich immer Stress für die Raupen zur Folge haben, was sie prinzipiell anfälliger für die Infektion mit Pathogenen machen kann. Auch erfolgt die Übertragung von Pathogenen auf engem Raum viel rascher als wenn die Individuen weiter voneinander entfernt, ohne Kontakt zu infizierten Raupen und deren Kot, fressen würden (SHAPIRO-ILAN et al. 2012). Daher ist eine Übertragung der Ergebnisse aus einer Zucht in die Natur immer kritisch zu betrachten. Pathogene können den Verlust parasitierter Raupen zur Folge haben, wobei

gestorbene Raupen meist sezirt wurden. Trotzdem können Parasitoidenlarven oder -eier übersehen worden sein. In diesem Fall wäre die Parasitierungsrate unterschätzt worden.

#### 4.12 Melanisierung

Die für die vorliegende Arbeit zunächst aufgenommene Idee, einen Zusammenhang zwischen Melanisierung und Parasitierung zu untersuchen, wurde aufgrund nur weniger melaniner Individuen von *Operophtera brumata* wieder verworfen. Da melanine Formen erst in größerer Zahl auftreten wenn die Populationsdichte sehr hoch ist kann dieser Punkt womöglich Untersuchungsgegenstand von in den nächsten Jahren folgenden anschließenden Arbeiten werden.

#### 4.13 Schlussfolgerungen

Von im Jahr 2013 gesammelte Raupen von *Operophtera brumata* waren 9,3% durch Larval- und Larval-Pupalparasitoide parasitiert. Dies entspricht in etwa den Erwartungen, der Grad der Parasitierung ist während der Progradationsphase in der Regel gering. Mit zunehmender Dichte ist nach der Theorie der verzögert dichteabhängigen Parasitoid-Wirt-Beziehung in den kommenden Jahren von einem deutlichen Anstieg der Parasitierung auszugehen. In Abhängigkeit von Zeitpunkt und Ort der Sammlung schwanken die Werte für die Parasitierungsraten in den einzelnen Proben von 0 bis 21,2 %.

Als dominante Parasitoidenspezies hat sich *Cyzenis albicans* herausgestellt. Diese wirtsspezifische, univoltine Art wurde unabhängig von Ort bzw. Methode am häufigsten gefunden. Der Zeitpunkt der Sammlung zeigte ein deutlich geringeres Vorkommen von *Cyzenis albicans* bei in den ersten drei Stadien gesammelten Raupen von *Operophtera brumata*, was ein Hinweis darauf sein könnte, dass die Parasitoideneier von den ersten Raupenstadien bei der Aufnahme meistens zerkaut werden. Weitere, nur in geringer oder sehr geringer Häufigkeit bei *Operophtera brumata* gefundene Parasitoide sind die wirtswechselnden, univoltinen Tachiniden *Lypha dubia* und *Phorocera obscura* sowie die polyphagen, bi- oder plurivoltinen Hymenopteren *Phobocampe tempestiva*, *Aleiodes gastritor* agg., *Lissonota biguttata*, *Cotesia sericea* und *Glyptapanteles mygdonia*.

Bei den anderen, nur qualitativ untersuchten, Lepidopteren-Arten wurden die folgenden Parasitoide gefunden: Bei *Alsophila aescularia* je eine *Phobocampe* sp. (vermutlich *Phobocampe pulchella*), und *Euplectrus* sp., bei *Conistra vaccinii* zweimal eine *Aleiodes similis*, auffälligerweise in unterschiedlicher Form und bei *Agriopsis leucophaearia* zweimal ein Individuum von *Phorocera obscura*. Damit könnte die letztgenannte Art in den nächsten Jahren einen Vorsprung gegenüber anderen, selteneren polyphagen Parasitoiden, die aktuell

nur bei einem Wirt auftreten, besitzen. Die *Aleiodes*-Arten sollten für eine genauere Bestimmung in Zukunft zusätzlich molekulargenetisch untersucht werden. Die Wirtspflanze schien keine Auswirkung auf die Häufigkeit der Parasitoide zu haben, womöglich aber auf deren Diversität, da an Eiche sieben Arten gefunden wurden, an Hainbuche nur drei und Ahorn nur zwei Arten auftraten.

Die Mortalität durch unbekannte Ursachen war hoch und stellte in vielen Proben die Hauptmortalität dar. Künftige Untersuchungen sollten danach trachten, diese Ursachen zu klären, d.h. Pathogene bestimmt oder durch eine Anpassung der Züchtungsmethode versucht werden, die Ausbreitung von Pathogenen zu minimieren. Das hieße auch, über aufwändige Einzelhaltung nachzudenken, insbesondere bei zu Entomophagie neigenden Arten. Um das Auftreten seltenerer Parasitoide und die Zusammensetzung des Parasitoidenkomplexes zu verstehen, sind mehrjährige Untersuchungen von elementarer Bedeutung: Nur so lässt sich verstehen, welche Art lokal häufiger werden (oder Dominanz erreichen) kann, in dem sie in der Progradation des Wirts ein zunächst mehr oder weniger konkurrenzfreies Habitat besiedelt (VINDSTAD et al. 2010, NGUYEN-NGOC et al. 2012). Andernfalls bleibt der Blick auf die Arten nur eine Momentaufnahme.

## Literaturverzeichnis

- Alex Smith, M., Fernández-Triana, J. L., Eveleigh, E., Gómez, J., Guclu, C., Hallwachs, W., Hebert, P. D. N., Hrccek, J., Huber, J. T., Janzen, D., Mason, P. G., Miller, S., Quicke, D. L. J., Rodriguez, J. J., Rougerie, R., Shaw, M. R., Várkonyi, G., Ward, D. F., Whitfield, J. B. & Zaldívar-Riverón, A. (2013). DNA barcoding and the taxonomy of Microgastrinae wasps (Hymenoptera, Braconidae): impacts after 8 years and nearly 20.000 sequences. *Molecular Ecology Resources*, 13, 168-176.
- Altenkirch, W. (1991). Zyklische Fluktuation beim Kleinen Frostspanner (*Operophtera brumata* L.). *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 162, 2-7.
- Barbosa, P., Capinera, J. L., & Harrington, E. A. (1975). The gypsy moth parasitoid complex in western Massachusetts: a study of parasitoids in areas of high and low host density. *Environmental Entomology*, 4, 842-846.
- Bellows Jr, T. S., Van Driesche, R. G., & Elkinton, J. S. (1992). Life-table construction and analysis in the evaluation of natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 37, 587-612.
- Boulton, T. J. (2004). Responses of non-target Lepidoptera to FORAY 48B® *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* on Vancouver Islands, British Columbia, Canada. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 23, 1297-1304.
- Broad, G. (2011). Identification key to the subfamilies of Ichneumonidae (Hymenoptera). Dept. of Entomology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK. <http://www.brc.ac.uk/sites/www.brc.ac.uk/files/pictures/resources/ichneumonidae-subfamily-key.pdf>. (Abgerufen am 5.9.2013).
- Broad, G.R., Shaw, M.R., Godfray, H.C.J. (2012). Checklist of British and Irish Braconidae (Hymenoptera). <http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/files/braconidae-checklist-for-web-34139.pdf>. (Abgerufen am 08.05.2014).
- Carlson, R. W. (1979). Family Ichneumonidae. In: Krombein, K. V., Hurd, P. D., Smith, D. R., Burks, B. D. (Eds.), *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. S. 315-740.
- Cheng, L. (1970). Timing of attack by *Lypha dubia* Fall. (Diptera: Tachinidae) on the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae) as a factor affecting parasite success. *Journal of Animal Ecology*, 39, 313-320.
- Connell, J. (2013). Wirtsbaumwahl durch aufbaumende Weibchen des Kleinen Frostspanners, *Operophtera brumata* L.: Ergebnisse einer vierjährigen Studie in Wien. *Forstschutz Aktuell* 57/58, 22-26.
- Cory, J. S., & Myers, J. H. (2003). The ecology and evolution of insect baculoviruses. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 239-272.
- Day, C.D. (1948). *British Tachinid Flies*. T. Buncle & Co.. Ltd., Market Place, Abroath. 150 S.
- Delb, H. (2012). Eichenschädlinge im Klimawandel in Südwestdeutschland. *FVA-einblick*, 2012, 11-14.
- Dwyer, G., Dushoff, J., & Yee, S. H. (2004). The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks. *Nature*, 430, 341-345.
- Embree, D. G. (1965). The population dynamics of the winter moth in Nova Scotia: 1954-62. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 46, 5-57.
- Embree, D. G., & Sisojevic, P. (1965). The bionomics and population density of *Cyzenis albicans* (Fall.) (Tachinidae: Diptera) in Nova Scotia. *The Canadian Entomologist*, 97, 631-639.
- Escherich, K. (1918). Das Frostspannerproblem. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 4, 141-145.
- Feeny, P.P. (1986). Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology*, 14, 805-817.
- Fernández, J. (2007). An overview and update of the Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae) holdings in the Canadian National Collection, Ottawa. *Newsletter of the Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*, 26, 51-54.
- Fernández-Triana J., Ward D. (2014). Microgastrinae Wasps of the World. <http://microgastrinae.myspecies.info/microgastrinae/microgastrinae>. (Abgerufen am 28.6.14).

- Gibson, G. A.P. (1993). Superfamilies Mymarommatoidea and Chalcidoidea. In: Goulet, H., Huber, J.T. (Eds.): Hymenoptera of the world: an identification guide to families. Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario; Research Branch Agriculture Canada. S. 570-655.
- Graham, A. R. (1958). Recoveries of introduced species of parasites of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.)(Lepidoptera: Geometridae), in Nova Scotia. The Canadian Entomologist, 90(10): 595-596.
- Graham, R. I., Tyne, W. I., Possee, R. D., Sait, S. M., & Hails, R. S. (2004). Genetically variable nucleopolyhedroviruses isolated from spatially separate populations of the winter moth *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) in Orkney. Journal of invertebrate pathology, 87, 29-38.
- Hagen, S. B., Sørlibraten, O., Ims, R. A., Yoccoz, N. G. (2006). Density-dependent melanism in winter moth larvae (Lepidoptera: Geometridae): a countermeasure against parasitoids? Environmental Entomology, 35, 1249-1253.
- Hagen, S. B., Ims, R. A. and Yoccoz, N. G. (2003), Density-dependent melanism in sub-arctic populations of winter moth larvae (*Operophtera brumata*). Ecological Entomology, 28, 659-665.
- Hajek, A. (2004). Natural enemies - an introduction to biological control. Cambridge University Press. 378 S.
- Hassell, M. P. (1980). Foraging strategies, population models and biological control: a case study. Journal of Animal Ecology, 49, 603-628.
- Hassell, M.P. (1969). A study of the mortality factors acting upon *Cyzenis albicans* (Fall.), a tachinid parasite of the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)). Journal of Animal Ecology, 38, 329-39.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S.L., deWaard, J.R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society London, 270, 313-321.
- Henschel, G. A. (1895). Die schädlichen Forst- und Obstbaum-Insekten, ihre Lebensweise und Bekämpfung. Paul Parey, Berlin. 758 S.
- Herting, B. (1960). Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen Diptera, Tachinidae. Monographien zur angewandten Entomologie, Beihefte zur Zeitschrift für angewandte Entomologie. Nr. 16. Paul Parey, Hamburg und Berlin. 188 S.
- Herting, B. (1964). Die Parasiten der in Nordwestdeutschland an Obstbäumen und Laubholz schädlich auftretenden Spanner- und Eulenraupen (Lep.: Geometridae, Noctuidae, Thyatiridae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 55, 236-263.
- Hicks, B.J. , Aegerter, J.N. , Leather, S.R. , Watt, A.D. (2007). Differential rate of parasitism of the pine beauty moth (*Panolis flammea*) depends on host tree species. Scottish Forestry 61, 5-10.
- Hoch, G., Kalbacher G., & Schopf A. (2006). Gypsy moth revisited: studies on the natural enemy complex of *Lymantria dispar* L.(Lep., Lymantriidae) during an outbreak in a well known gypsy moth area. Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie, 15, 201-204.
- Hoch G., Zubrik, M., Novotny, J. & Schopf, A. (2001). The natural enemy complex of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) in different phases of its population dynamics in eastern Austria and Slovakia - a comparative study. Journal of Applied Entomology, 125, 217-227.
- Hoch, G., Solter, L. F. & Schopf, A. (2004). Hemolymph melanization and alterations in hemocyte numbers in *Lymantria dispar* larvae following infections with different entomopathogenic microsporidia. Entomologia Experimentalis et Applicata, 113, 77–86.
- Hogstad, O. (1997). Population fluctuations of *Epirrita autumnata* Bkh. and *Operophtera brumata* (L.)(Lep., Geometridae) during 25 years and habitat distribution of their larvae during a mass outbreak in a subalpine birch forest in central Norway. Fauna Norvegica. Serie B, Norwegian Journal of Entomology, 44, 1-10.
- Holliday, N.J. (1985). Maintenance of the phenology of the winter moth (Lepidoptera: Geometridae). Biological Journal of the Linnean Society, 25, 221-234.
- Horgan F G; Myers, J H; Van Meel, R (1999). *Cyzenis albicans* (Diptera: Tachinidae) does not prevent the outbreak of winter moth (Lepidoptera: Geometridae) in birch stands and blueberry plots on the lower mainland of British Columbia. Environmental entomology, 28, 96-107.

- Horgan, F. G. (1993). Factors affecting the mortality of winter moth in the lower mainland of British Columbia. Dissertation, University of British Columbia. 179 S.
- Jeffries, M. J. & Lawton, J. H. (1984). Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 23, 269-286.
- Kerslake, J. E., & Hartley, S. E. (1996). Winter moth (*Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae)) outbreaks on Scottish heather moorlands: Effects of host plant and parasitoids on larval survival and development. *Bulletin of entomological research*, 86, 155-164.
- Klemola, N., Heisswolf, A., Ammunét, T., Ruohomäki, K., & Klemola, T. (2009). Reversed impacts by specialist parasitoids and generalist predators may explain a phase lag in moth cycles: a novel hypothesis and preliminary field tests. In *Annales Zoologici Fennici*, 46, 380-393.
- Kudler, J. (1978). Familienreihe Geometroidea. In: Schwenke, W. (Ed.): *Die Forstschädlinge Europas: ein Handbuch in 5 Bänden unter Mitw. zahlr. Wissenschaftler. Band 3: Schmetterlinge*. Parey, Hamburg und Berlin. S. 218-265.
- Krehan, H. (2006). Der Frostspanner - Probleme mit den verschiedenen Arten in Österreich. In: Dujesiefken, D. & Kockerbeck, P. (Eds.): *Jahrbuch der Baumpflege 2006*. Thalacker Medien, Braunschweig. S. 148-153.
- Lemme, H. (2000). Populationsdynamik der Frostspanner *Operophtera fagata* (Scharf.) und *Operophtera brumata* (L.) während einer Retrogradation in Ebereschen-Bestockungen des Erzgebirges. Dissertation, Technische Universität Dresden. 238 S.
- Lill, J.T., Marquis, R.J. and Ricklefs, R.E. (2002). Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature*, 417, 170-3
- MacNay, C. G. (1949). A summary of the more important insect infestations and occurrences in Canada in 1949. *Annual Report of the Entomological Society of Ontario*, 80, 57-77.
- MacPhee, A., Newton, A., & McRae, K. B. (1988). Population studies on the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae) in apple orchards in Nova Scotia. *The Canadian Entomologist*, 120, 73-83.
- Martin, K. & Allgaier, C. (2011). *Ökologie der Biozönosen*. Springer, Berlin und Heidelberg. S. 247-316.
- Möller, K. (2014). Hauptstelle für Waldschutz, Landesbetrieb Forst Brandenburg, Landeskompetenzzentrum Forst Eberswalde. [http://forst.brandenburg.de/media\\_fast/4055/2014\\_01\\_WSInfo.pdf](http://forst.brandenburg.de/media_fast/4055/2014_01_WSInfo.pdf). (Abgerufen am 15.5.2014).
- Möller, K. u.a. (2014). Aktuelle Waldschutzsituation. Hauptstelle für Waldschutz, Landesbetrieb Forst Brandenburg, Landeskompetenzzentrum Forst Eberswalde. Ausgabe 01/2014 vom 28.04.2014.
- Moran, P. A. P. (1953). The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. *Australian Journal of Zoology* 1, 291-298.
- Myers, J.H. (1998). Synchrony in outbreaks of forest lepidoptera: a possible example of the Moran effect. *Ecology*, 79, 1111-1117.
- Neuvonen, S., Haukioja, E., & Molarius, A. (1987). Delayed inducible resistance against a leaf-chewing insect in four deciduous tree species. *Oecologia*, 74, 363-369.
- Nguyen-Ngoc, D., Nguyen-Huu, T., & Auger, P. (2012). Effects of fast density dependent dispersal on pre-emptive competition dynamics. *Ecological Complexity*, 10, 26-33.
- Nilssen, A. C., Tenow, O., & Bylund, H. (2007). Waves and synchrony in *Epirrita autumnatal* *Operophtera brumata* outbreaks. II. Sunspot activity cannot explain cyclic outbreaks. *Journal of animal ecology*, 76, 269-275.
- Noyes, J.S. (2013). Universal Chalcidoidea Database. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>. (Abgerufen am 6.3.2014).
- Patočka, J. (1980). Die Raupen und Puppen der Eichenschmetterlinge Mitteleuropas. Monografien zur Angewandten Entomologie 23. Hamburg und Berlin, Paul Parey. 188 S.
- Patočka, J., Kulfan, J., Turčáni, M., Krištín, A. (1999). Schmetterlinge (Lepidoptera) als Eichenschädlinge. In: Patočka, J., Krištín, A., Kulfan, J., & Zach, P. (Eds.): *Die Eichenschädlinge und ihre Feinde*. Institut für Waldökologie der Slowakischen Akademie der Wissenschaften, Zvolen. S. 152-250.
- Power, M. E. (1992). Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, 73, 733-746.

- Pschorn-Walcher, H. (1960). Untersuchungen über eine subalpin an Heidelbeeren (*Vaccinium myrtillus* L.) lebende Form des Kleinen Frostspanners (*O. brumata*, f. *myrtillivora* Hoffm.). Pflanzenschutzberichte 25, 3-22.
- Quicke, D. L., Alex Smith, M., Janzen, D. H., Hallwachs, W., Fernández-Triana, J., Laurenne, N. M., Zaldívar-Riverón, A., Shaw, M.R., Broad, G.R., Klopstein, S., Shaw, S.R., Hrcek, J., Hebert, P.D., Miller, S.E., Rodriguez, J.J., Whitfield, J.B., Sharkey, M.J., Sharanowski, B.J., Jussila, R., Gauld, I.D., Chesters, D., Vogler, A.P. (2012). Utility of the DNA barcoding gene fragment for parasitic wasp phylogeny (Hymenoptera: Ichneumonoidea): data release and new measure of taxonomic congruence. *Molecular ecology resources*, 12, 676-685.
- Riihimäki, J., Kaitaniemi, P., Koricheva, J., & Vehviläinen, H. (2005). Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia*, 142, 90-97.
- Robinson, G. S., Ackery, P. R., Kitching, I. J., Beccaloni, G. W. & Hernández, L. M. (2010). HOSTS - A Database of the World's Lepidopteran Hostplants. Natural History Museum, London. <http://www.nhm.ac.uk/hosts>. (Abgerufen am: 22.08.2014).
- Rodriguez, J. J., Fernández-Triana, J. L., Smith, M. A., Janzen, D. H., Hallwachs, W., Erwin, T. L., Whitfield, J. B. (2013). Extrapolations from field studies and known faunas converge on dramatically increased estimates of global microgastrine parasitoid wasp species richness (Hymenoptera: Braconidae). *Insect Conservation and Diversity*, 6, 530-536.
- Roland, J. (1986). Parasitism of winter moth in British Columbia during build-up of its parasitoid *Cyzenis albicans*: attack rate on oak v. apple. *Journal of Animal Ecology*, 215-234.
- Roland, J. (1998). The population dynamics of *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae). In Dempster, J.P. & McLean, I.F.G. (Eds.): *Insect populations in theory and in practice*. Chapman and Hall, London. S. 309-321.
- Roland, J. & Embree, D. G. (1995). Biological Control of the Winter Moth. *Annual Review of Entomology*, 40, 475-92.
- Roland, J. & Myers, J. H. (1987). Improved insect performance from host-plant defoliation: winter moth on oak and apple. *Ecological Entomology*, 12, 409-414.
- Roland, J., Denford, K. E., & Jimenez, L. (1995). Borneol as an attractant for *Cyzenis albicans*, a tachinid parasitoid of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae). *The Canadian Entomologist*, 127, 413-421.
- Roland, J., Evans, W. G. & Myers, J. H. (1989). Manipulation of oviposition patterns of the parasitoid *Cyzenis albicans* (Tachinidae) in the field using plant extracts. *Journal of insect behavior*, 2, 487-503.
- Schneider-Orelli, O. (1915). Weitere Versuche über die Lebensweise und Bekämpfung des kleinen Frostspanners. *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz*, 29, 522-33.
- Schott, T., Hagen, S. B., Ims, R. A., Yoccoz, N. G. (2010). Are population outbreaks in sub-arctic geometrids terminated by larval parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79, 701-8.
- Sechser, B. (1969). Der Parasitenkomplex des Kleinen Frostspanners (*Operophtera brumata* L.) (Lep., Geometridae) unter besonderer Berücksichtigung der Kokonparasiten. Dissertation, Universität für Bodenkultur, Wien.
- Selås, V., Hogstad, O., Kobro, S., & Rafoss, T. (2004). Can sunspot activity and ultraviolet-B radiation explain cyclic outbreaks of forest moth pest species? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 1897-1901.
- Shapiro-Ilan, D., Bruck, D.J., Lacey, L.A. (2012). Principles of epizootiology and microbial control. In: Vega, F.E. & Kaya, H.K. (Eds.): *Insect Pathology*. Academic Press, London, Waltham, San Diego. S. 29-72.
- Shaw, M. R. (1997). Rearing Parasitic Hymenoptera. Amateur Entomologists' Society, London. 46 S.
- Shaw, M. R. (2002). Host ranges of *Aleiodes* species (Hymenoptera: Braconidae), and an evolutionary hypothesis. In: Melika, G. & Thuroczy, C. (Eds.): *Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control; International Symposium: "Parasitic Hymenoptera: Taxonomy and Biological Control"* (14-17 Mai 2001, Kőszeg, Ungarn). Agroiinform, Budapest. S. 321-327.
- Shaw, S. R. (2006). *Aleiodes* wasps of eastern forests: a guide to parasitoids and associated mummified caterpillars. US Department of Agriculture, Forest Service, FHTET. 128 S.

- Singer, M. S., Carrière, Y., Theuring, C., & Hartmann, T. (2004a). Disentangling food quality from resistance against parasitoids: diet choice by a generalist caterpillar. *The American Naturalist*, 164, 423-429.
- Singer, M. S., Rodrigues, D., Stireman III, J. O., & Carrière, Y. (2004). Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology*, 85, 2747-2753.
- Sullivan, D. J. (1987). Insect hyperparasitism. *Annual Review of Entomology*, 32, 49-70.
- Thompson, W. R. (1957). *A Catalogue Of Parasites And Predators Of Insect Pests*, Section 2; Host Parasite Catalogue, Part. 4. Hosts Of The Hymenoptera (Ichneumonidae). S. 333-561.
- Tikkanen, O. P., & Julkunen-Tiitto, R. (2003). Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia*, 136, 244-251.
- Townes, H. T. (1969a). Genera of Ichneumonidae, Part 1 (Ephialtinae, Tryphoninae, Labiinae, Adelognathinae, Xoridinae, Agriotypinae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 11, 1-300.
- Townes, H. T. (1969c): Genera of Ichneumonidae, Part 3 (Lycorininae, Banchinae, Scolobatinae, Porizontinae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 13, 1-307.
- University of Massachusetts at Amherst (2011). Entomologists begin to control winter moth infestation in eastern Massachusetts. *ScienceDaily*.  
<http://www.sciencedaily.com/releases/2011/09/110907163917.htm>. (Abgerufen am 15.07.2014).
- van Dongen, S., Backeljau, T., Matthysen, E., & Dhondt, A. A. (1997). Synchronization of hatching date with budburst of individual host trees (*Quercus robur*) in the winter moth (*Operophtera brumata*) and its fitness consequences. *Journal of Animal Ecology*, 66, 113-121.
- van Driesche, R.G. (1983). The meaning of "percent parasitism" in studies of insect parasitoids. *Environmental Entomology*, 12, 1611-22.
- van Achterberg, C. (1990). Illustrated key to the subfamilies of the Holarctic Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zoologische Mededelingen Leiden*, 64, 1-20.
- Varley, G. C. & Gradwell, G. R. (1960). Key factors in population studies. *Journal of Animal Ecology*, 29, 399-401.
- Varley, G. C. & Gradwell G.R. (1956). Oak defoliators in England. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology*, 13, 133-136.
- Vindstad, O. P. L., Hagen, S. B., Schott, T. & Ims, R. A. (2010). Spatially patterned guild structure in larval parasitoids of cyclically outbreaking winter moth populations. *Ecological Entomology*, 35, 456-463 .
- Wahl, D. B. & Sharkey, M. J. (1993). Superfamily Ichneumonoidea. In: Goulet, H., Huber, J.T. (Eds.): *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario; Research Branch Agriculture Canada. S. 358-509.
- Wang, X.-G. & Daane, K. M. (2014). Cannibalism of parasitoid-attacked conspecifics in a non-carnivorous caterpillar. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 151, 112-121.
- Watts, E. (1867): *The orchard and fruit garden: their culture and produce*. Frederick Warne & Co., London. 188 S.
- Weseloh, R. M. (1972). Spatial distribution of the gypsy moth [Lepidoptera: Lymantriidae] and some of its parasitoids within a forest environment. *Entomophaga*, 17, 339-351.
- White, T. C. R. (1978). The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 33, 71-86.
- Whitman, D. W., & Eller, F. J. (1990). Parasitic wasps orient to green leaf volatiles. *Chemoecology*, 1, 69-76.
- Wilson, K., Cotter, S. C., Reeson, A. F. & Pell, J. K. (2001). Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters*, 4, 637-649.
- Wint, W. (1983): The Role of Alternative Host-Plant Species in the Life of a Polyphagous Moth, *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Animal Ecology*, 52, 439-450.
- Wylie, H. G. (1960). Insect parasites of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae) in western Europe. *Entomophaga*, 5, 111-129.
- Yu, D. S. (2012). Home of Ichneumonoidea. <http://www.ichneumonoidea.name/index.php>. (Abgerufen am 27.8.2014).

- Zaldívar-Riverón, A., Shaw, M. R., Sáez, A. G., Mori, M., Belokoblylskij, S. A., Shaw, S. R., & Quicke, D. L. (2008). Evolution of the parasitic wasp subfamily Rogadinae (Braconidae): phylogeny and evolution of lepidopteran host ranges and mummy characteristics. *BMC evolutionary biology*, 8, 329.
- Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik (ZAMG), Wien (2014). Klima / Klima aktuell / Monatsrückblick (März, April, Mai 2013). <http://www.zamg.ac.at/cms/de/klima/klima-aktuell/monatsrueckblick/weterrueckblick?monat=04&jahr=2013>. (Abgerufen am 30.2.2014).