

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 331—339	Bonn, November 1987
--------------------	--------	------	------------	---------------------

Zum Eiablageverhalten von *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* (Hym.: Ichneumonidae)

Karl-Heinz Lampe

Abstract. *Kristotomus triangulatorius* and *Monoblastus marginellus* (Ichneumonidae: Tryphoninae) are solitary ectoparasitoids of the larvae of *Apethymus braccatus* (Tenthredinidae), a sawfly living on oak. The two unipedicellate egg-types with the specific anchor-apparatus are shown in Fig. 1. The females of *M. marginellus* lay their eggs on the lateral sides of the thorax of the host larvae (Fig. 2), whereas egg-laying of *K. triangulatorius* is variable. Under natural conditions they prefer the lateral place just behind the head capsule (Fig. 2). Under laboratory conditions, however, more eggs are laid on the dorsal region of the host larvae (Fig. 3). This phenomenon cannot be explained by superparasitism only (Fig. 4). Nearly all eggs of both species are placed in an area of the host's body where they cannot be reached by the mandibles of the victim. By preferentially attacking fullgrown host larvae the two parasitoid species reduce the risk of egg-loss during the last moult of the host larvae (about 50 %). Since the females of *K. triangulatorius* and *M. marginellus* cannot discriminate parasitized host larvae from unparasitized ones the occurrence of super- and multiparasitism in the laboratory follows the laws of random distribution. Search-flight-behaviour of the females of *M. marginellus* is aggressive resulting in a more or less regular partitioning of flight space near the ground intraspecifically but interspecifically females of *K. triangulatorius* are forced away into the higher flight area of the oak trees. If host larvae are parasitized in this region they let themselves fall down to the ground and cannot be reached by *K. triangulatorius* for a second time. Therefore superparasitism is rare (Fig. 5) and the eggs of this parasitoid are regularly distributed. Multiparasitism, mainly caused by *M. marginellus*, reduces total efficiency of both parasitoid species (Fig. 5).

Key words. Hymenoptera, *Apethymus braccatus*, parasitoids, egg structure, oviposition behaviour, competition.

Einleitung

Die Biologie der Eichenblattwespe, *Apethymus braccatus* Gmelin, ist von Gregor & Martinek (1954) in der Slowakei untersucht worden. Die ♀ fliegen im Herbst und legen ihre Eier in taschenartige Vertiefungen der Rinde junger Eichenzweige. Nach der Überwinterung im Eistadium schlüpfen die Erstlarven (L1) im zeitigen Frühjahr. Die ersten sechs Larvenstadien ernähren sich von den noch jungen Eichenblättern. Das letzte Larvenstadium (L7) nimmt keine Nahrung mehr auf. In Norddeutschland begeben sich diese „Eonymphen“ Anfang Juni in die Bodenstreu und bauen eine glatte Erdhöhle. Eine Kokonbildung entfällt. Die Tiere verpuppen sich im August und schließen mit dem Schlüpfen im September ihre univoltine Entwicklung ab. Bis zum Kahlfraß führende Massenvermehrungen sind mehrfach bekannt geworden, z. B. aus Dänemark (Escherich 1942), aus der ČSSR (Gregor & Martinek 1954) und aus Ost-Österreich (Pschorn-Walcher 1982).

An parasitoiden Gegenspielern von *A. braccatus* listet Herting (1977) drei Arten auf: die von Gregor & Martinek (1954) gezogene Ichneumonidae *Absyrtus vicinator*

Thunberg und die von Hinz bei der Eiablage angetroffenen ♀ von *Kristotomus triangulatorius* (Grav.) und *Monoblastus marginellus* (Grav.) (s. Kerrich 1952). Letztere gehören unter den Ichneumonidae zu den Tryphoninae, einer Unterfamilie, deren Vertreter überwiegend Blattwespenlarven (Tenthredinoidea) attackieren (Ausnahme: Tribus Phytodietini und zahlreiche Eclytini an Lepidoptera-Larven). Ein besonderes Charakteristikum der ausschließlich solitär ektoparasitoiden Arten sind die einen Anker tragenden Eier. Diese werden bei der Parasitierung am Wirt befestigt, indem der Anker in die Larve eingestochen wird. Im Gegensatz zum Gros anderer ektoparasitoider Hymenoptera lähmen die Tryphoninae ihre Wirte bei der Eiablage meist nicht (und wenn, dann nur kurzzeitig). Die befallenen Wirtslarven können noch Nahrung aufnehmen und/oder eine Erdhöhle (mit oder ohne Kokon) bilden und damit ihre Entwicklung bis zum Präpuppenstadium fortsetzen. In der Regel schlüpft erst dann die Parasitoidenlarve und frißt den Wirt von außen auf (Kasparyan 1973).

K. triangulatorius und *M. marginellus* attackieren phänologisch zeitgleich die Altlarven von *A. braccatus*. Eine vergleichende Analyse der speziellen Parasitierungsmodi beider Tryphoninenarten sollte Hinweise auf deren Einnischung am Wirt sowie auf deren Parasitierungseffizienz geben.

Material und Methoden

Im Projensdorfer Gehölz, einem Buchenmischwald in Kiel, trat Anfang der 80er Jahre *A. braccatus* an drei freistehenden alten Eichen in Massen auf. Diese drei Bäume standen am Rande eines kleinen Fabrikgeländes. Den Untergrund bildete zu 70 % ein kurz gemähter Sportrasen und zu 30 % eine Werkstraße. Nächst benachbarte Eichen im Wald zeigten, obwohl nur 20 m entfernt, keinen nennenswerten Befall. Während der Retrogradationsphase der Blattwespe im Jahr 1983 konnten die ♀ von *K. triangulatorius* und *M. marginellus* bei der Eiablage beobachtet werden. Für die Parasitierungsanalysen wurden deshalb Ende Mai/Anfang Juni im 2-Tage-Rhythmus Blattwespenlarven eingesammelt und auf Parasitoidenbefall untersucht. Außerdem wurden ♀ beider Parasitoidenarten gekäschert und im Labor auf Wirtslarven zur Parasitierung angesetzt.

Ergebnisse

Im Freiland fliegen die ♀ von *M. marginellus* meist in Bodennähe und halten Ausschau nach abwandernden Altlarven von *A. braccatus*. Treffen sie während ihrer Suchflüge auf ein anderes Parasitoiden-♀, so wird dieses angegriffen und vertrieben. Dieses Verhalten hat intraspezifisch eine mehr oder minder gleichmäßige Aufteilung des Luftraumes in Bodennähe zur Folge. Gerät ein *K. triangulatorius*-♀ in den Bereich von *M. marginellus*, so wird es ebenfalls attackiert. Solchermaßen verdrängt — *K. triangulatorius* zeigt kein aggressives Begegnungsverhalten —, beschränkt sich ihr Aktionsraum überwiegend auf den Baumbereich. Erfolgt hier eine Eiablage, so lassen sich die betroffenen Wirtslarven in der Regel auf den Boden fallen. Die Hauptaktivität von *K. triangulatorius* liegt in den frühen Morgenstunden, während *M. marginellus* gegen Mittag verstärkt auftritt. Von jeweils 50 am 4. 6. 1983 gekäscherten Parasitoiden-♀ beider Arten entfielen auf *K. triangulatorius* am Morgen (6.00–8.00 Uhr) 43 und am Mittag (11.00–13.00 Uhr) nur noch 13 Individuen. Damit zeigen *K. triangulatorius* und *M. marginellus* bei der Parasitierung der Altlarven von *A. braccatus* in Raum und Tageszeit getrennte Aktivitätsmuster.

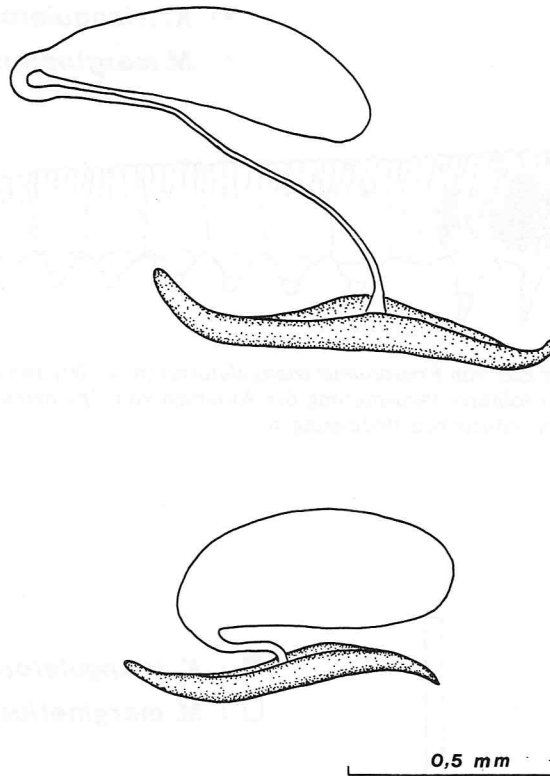


Abb. 1: Eier von *Kristotomus triangulatorius* (oben) und *Monoblastus marginellus* (unten).

Die Eier von *K. triangulatorius* und *M. marginellus* gehören zum unipedicellaten Typ (Abb. 1). Erstere sind langoval und tragen einen langen Stiel mit einem beidseitig konvex auslaufenden Anker. Die Eier von *M. marginellus* sind mit einem kurzen Eistiel und einem schwach S-förmig gebogenen Anker kompakter gebaut. Sie werden bei der Eiablage im Freiland fast ausnahmslos im lateralen Bereich der drei Thorakalsegmente und des ersten Abdominalsegments der Wirtslarve plaziert (Abb. 2). Das gilt auch für superparasitierte, d. h. mehrfach mit einem Ei belegte Wirte. Demgegenüber befestigen die ♀ von *K. triangulatorius* ihre langgestielten Eier unter natürlichen Bedingungen meist lateral in der tiefen Nackenfalte; nur in 7 von 100 Fällen (bzw. 16 von 56 bei den im Freiland seltenen Superparasitierungen, s. u.) erfolgte die Eiablage im dorsalen Thorakal- und vorderen Abdominalbereich des Wirtes (Abb. 2).

Bei der Eiablage im Labor in unbestückten Plastikbehältern (ohne Eichenblätter und -zweige, ohne Gras, Erde etc.) konnte für *M. marginellus* kein Unterschied zu der im Freiland vorgefundenen Verteilung der Eier am Wirt festgestellt werden. Demgegenüber waren die Eier von *K. triangulatorius* an den im Labor häufig superparasitierten Wirtslarven bimodal verteilt (Abb. 3). Die größte Eizahl wurde zwar auch hier in der Nackenfalte angetroffen, doch stieg der Anteil der im übrigen dorsalen Wirts-

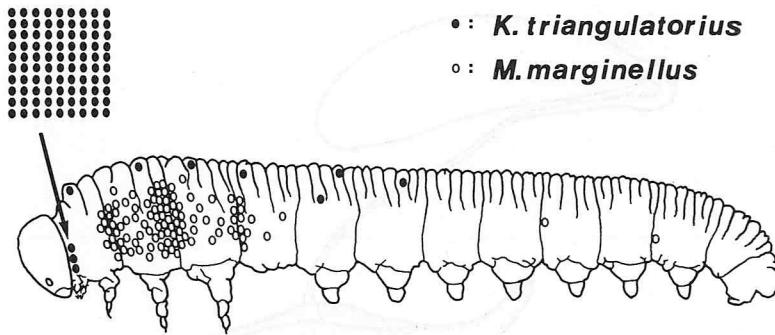


Abb. 2: Plazierung der Eier von *Kristotomus triangulatorius* (n = 100) und *Monoblastus marginellus* (n = 100) bei solitärer Parasitierung der Altlarven von *Apethymus braccatus*; Eiablage im Freiland unter natürlichen Bedingungen.

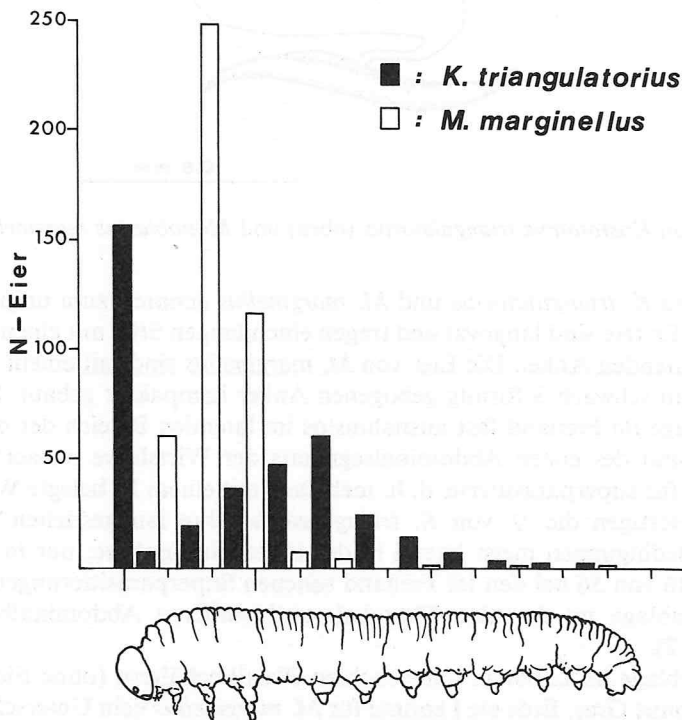


Abb. 3: Plazierung der Eier von *Kristotomus triangulatorius* (n = 377) und *Monoblastus marginellus* (n = 438) bei solitär und superparasitierten Altlarven von *Apethymus braccatus*; Eiablage im Labor in unbestückten Plastikbehältern.

körperbereich platzierten Eier mit einem Maximum im vorderen Abdomendrittel erheblich an. Was aber ist die Ursache dieser Verschiebung im Eiablagemuster? Eine Hypothese wäre folgende: Trifft ein *K. triangulatorius*-♀ auf eine unparasitierte Altlarve des Wirtes, so wird ein Ei in der Nackenfalte platziert. Ist hier bereits ein Ei vorhanden, so wird ein weiteres im übrigen Wirtskörperbereich befestigt. Im Idealfall würde das ♀ eine vorangegangene Belegung stets erkennen können und darauf, wie geschildert, reagieren. Die theoretisch zu erwartenden Trefferquoten der Nackenfalte würden dann bei solitärer Parasitierung 100 %, bei einfacher Superparasitierung 50 %, bei zweifacher Superparasitierung 33 %, bei dreifacher 25 % usw. betragen. Wie der Vergleich der im Labor gemessenen mit den idealen Werten in Abb. 4 zeigt, tritt zwar mit steigender Superparasitierung eine im statistischen Mittel reduzierte Nackenfaltenbelegung auf, jedoch nicht in dem postulierten Ausmaß. Die relativ hohe Streuung beruht auf der individuellen Variabilität im Eiablageverhalten. So wurden z. B. bis zu 10 Eier von einem ♀ in der Nackenfalte einer Wirtslarve platziert, ohne auch nur eines am sonstigen Körper abzulegen, während andere ♀ in diesem Bereich bis zu 5 Eier/Wirt befestigten, ohne die Nackenfalte zu berücksichtigen.

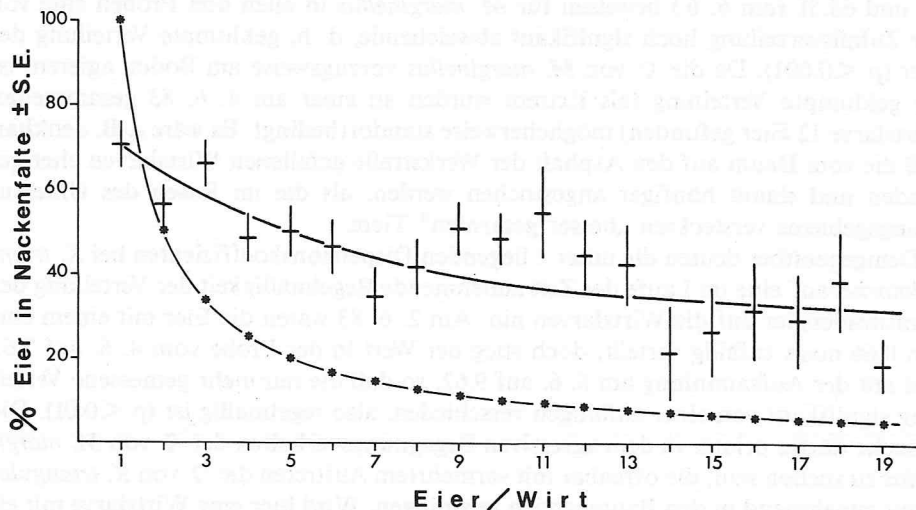


Abb. 4: Anteil der von *Kristotomus triangulatorius* in der Nackenfalte des Wirtes platzierten Eier bei Solitär- und Superparasitierung; Eiablage im Labor in unbestückten Plastikbehältern (*: theoretisch zu erwartende Werte bei ausschließlich primärer Belegung der Nackenfalte mit einem Ei, Erklärung im Text).

Mit ihrem Verteilungsmuster am Wirt liegen die Eier beider Tryphoninenarten weitestgehend außerhalb der Reichweite der Mandibeln der Wirtslarve, so daß das Risiko eines Eiverlustes durch Abbiß (Allen 1925) minimiert wird. Ein solches Verhalten der Wirtslarve konnte in keinem Fall beobachtet werden.

Obwohl beide Parasitoidenarten bei der Eiablage das letzte Larvenstadium des Wirtes (L7), die sogenannte Einspinnlarve, deutlich bevorzugen — wie andere Tryphoninenarten auch (vgl. Zinnert 1969, Kasparyan 1973, Pschorn-Walcher 1987) —,

konnten im Labor 58 Eiablagen von *M. marginellus* und 182 von *K. triangulatorius* (davon 96 in der Nackenfalte) am vorletzten, noch fressenden Larvenstadium des Wirtes (L6) registriert werden. Im Verlauf der Häutung zur L7 wurden 28 Eier von *M. marginellus* und insgesamt 86 von *K. triangulatorius* (davon 48 aus der Nackenfalte) abgestreift. Damit ist bei beiden Arten, unabhängig von der jeweiligen Platzierung der Eier am Wirt, während der Häutung der Wirtslarve mit Eiverlusten von ca. 50 % zu rechnen, einem Wert, den auch Zinnert (1969) bei anderen Tryphoninen mit einem ursprünglichen Ankerapparat feststellen konnte.

Wie erwähnt, scheuen die ♀ der zwei Tryphoninenarten vor Superparasitierung nicht zurück. Im Labor erfolgte die Parasitierung der Wirtslarven zufällig; ein Unterschied zur Poisson-Verteilung bestand nicht. Im Freiland hingegen wurden andere Verteilungstypen angetroffen. Abb. 5 zeigt, daß sowohl *K. triangulatorius* als auch *M. marginellus* letztendlich um 40 % der Wirte effektiv parasitieren konnten. Jedoch lagen die Anstichraten von *M. marginellus* mit zuletzt über 70 % erheblich höher als die bei *K. triangulatorius* gemessenen Werte von unter 50 %. Die Dispersionskoeffizienten (= Varianz : Mittelwert) liegen deutlich über 1, und die aus dem Vergleich mit einer Poisson-Verteilung ermittelten χ^2 -Werte von 12.65 (am 2. 6. 83), 56.12 (am 4. 6.) und 65.51 (am 6. 6.) beweisen für *M. marginellus* in allen drei Proben eine von der Zufallsverteilung hoch signifikant abweichende, d. h. geklumpfte Verteilung der Eier ($p < 0.001$). Da die ♀ von *M. marginellus* vorzugsweise am Boden agieren, ist die geklumpfte Verteilung (als Extrem wurden an einer am 4. 6. 83 gesammelten Wirtslarve 12 Eier gefunden) möglicherweise standortbedingt. Es wäre z. B. denkbar, daß die vom Baum auf den Asphalt der Werkstraße gefallenen Wirtslarven eher gefunden und damit häufiger angestochen werden, als die im Rasen des Untersuchungsgebietes versteckten „besser getarnten“ Tiere.

Demgegenüber deuten die unter 1 liegenden Dispersionskoeffizienten bei *K. triangulatorius* auf eine im Laufe der Zeit zunehmende Regelmäßigkeit der Verteilung der Parasitoideneier auf die Wirtslarven hin. Am 2. 6. 83 waren die Eier mit einem χ^2 von 0.66 noch zufällig verteilt, doch stieg der Wert in der Probe vom 4. 6. auf 7.63 und mit der Aufsammlung am 6. 6. auf 9.62, so daß die nunmehr gemessene Verteilung signifikant von einer zufälligen verschieden, also regelmäßig ist ($p < 0.01$). Die Ursache dürfte primär in dem aggressiven Begegnungsverhalten der ♀ von *M. marginellus* zu suchen sein, die offenbar mit vermehrtem Auftreten die ♀ von *K. triangulatorius* zunehmend in den Baumbereich verdrängen. Wird hier eine Wirtslarve mit einem Ei belegt, so läßt sie sich auf den Boden fallen und entgeht damit einer möglichen Doppelbelegung durch *K. triangulatorius*.

Die Zahl der vorgefundenen Multiparasitierungen (= Mehrfachbelegung einer Wirtslarve unter Beteiligung beider Tryphoninenarten), die zufällig erfolgen (Abb. 5), geht hauptsächlich auf das Konto der am Boden operierenden (folglich später angreifenden) ♀ von *M. marginellus*. An dieser Stelle sei erwähnt, daß in den Sektionen auch noch ein solitärer Endoparasitoid aus der Familie der Ichneumonidae festgestellt werden konnte. Die angetroffenen Junglarven erinnern an einen Vertreter der Gattung *Perilissus* Hlgr. (Pschorn-Walcher, mündl. Mitt.), und die nierenförmigen schwarzen Eier (0.64 x 0.22 mm) gleichen dem von Zinnert beschriebenen Ei von *P. limitarsis* Gravenhorst. Leider kollabierten die Laboranzuchten, so daß weder Wirtsnach Parasitoidenimagines gezogen werden konnten und eine wirklich sichere Be-

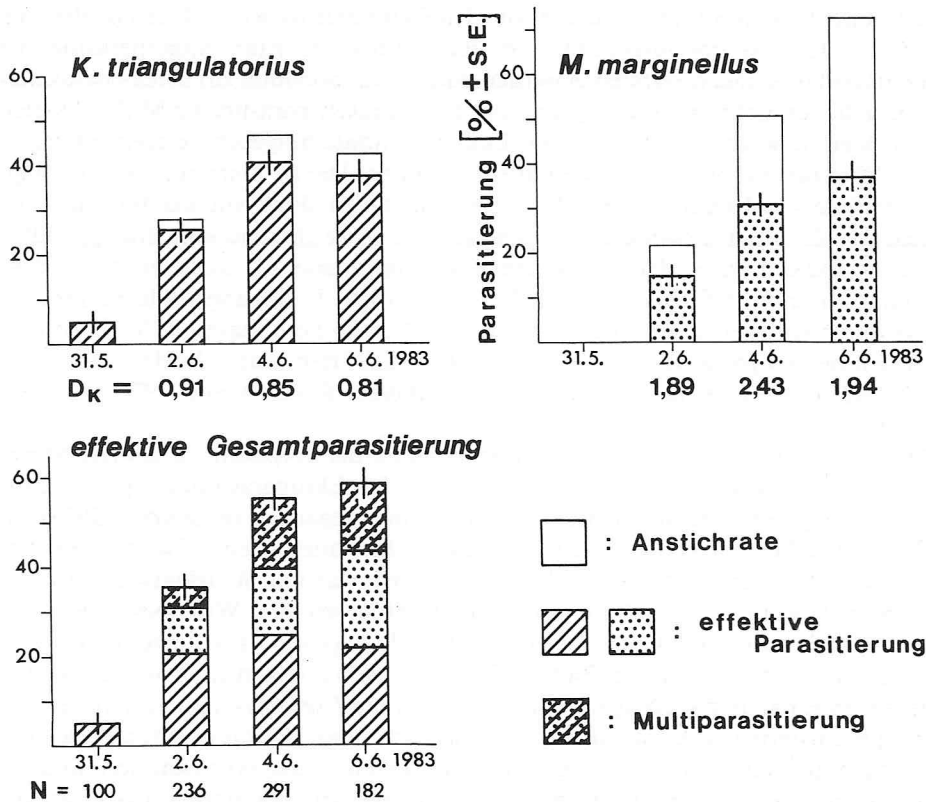


Abb. 5: Verlauf der Parasitierung von *Apethymus braccatus* durch *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* während der Retrogradationsphase des Wirtes (Kiel 1983; D_k = Dispersionskoeffizient; N = Zahl sezierter Wirtslarven).

stimmung des Endoparasitoiden nicht möglich war. Die Parasitierungsrate dieser Art lag mit effektiv $83\% \pm 4$ weit höher als die der untersuchten Tryphoninenarten. Mit einer Anstichrate von 194 % lag die Zahl der Superparasitierungen im Bereich einer Zufallsverteilung, ebenso wie die durch *K. triangulatorius* und *M. marginellus* verursachten Multiparasitierungen. Sollte eine der drei im Parasitoidenkomplex von *A. braccatus* angetroffenen Arten für den Zusammenbruch der Wirtspopulation im Jahr 1984 mitverantwortlich zeichnen, so käme nur der bislang noch nicht einwandfrei determinierte Endoparasitoid in Frage.

Diskussion

Innerhalb der larvalparasitoiden Hymenoptera nehmen die Tryphoninae biologisch eine Sonderstellung ein. Andere Ektoparasitoide lähmen im Normalfall ihren Wirt bei der Eiablage. Die aus dem Ei schlüpfende L1 beginnt zumeist unverzüglich mit der Nahrungsaufnahme. Aufgrund dieser „hit and run strategy“ kann sich der Wirt

nicht weiterentwickeln. Das bedeutet für den Ektoparasitoiden, daß er nur die zum Zeitpunkt des Anstichs vorgefundene Biomasse verwerten kann. Superparasitierung kann unter Umständen vermieden werden durch Nichtannahme (a) bereits parasitierter Wirtslarven oder (b) von aufgrund der Fraßtätigkeit parasitoider Mitkonkurrenten zu klein gewordenen Wirtslarven. Endoparasitoide hingegen belegen oft schon junge Wirtslarven, meist ohne dieselben zu lähmen. Die L1 können zwar unverzüglich schlüpfen und auch ein wenig Nahrung aufnehmen, doch wird der Wirt in vielen Fällen erst als Altlarve oder gar als Puppe getötet. Diese „hit and wait strategy“ führt zu einer Maximierung der vorhandenen Biomasse und oft auch zu einer Synchronisation mit der Entwicklung der Wirtsart. Etliche Endoparasitoide besitzen ein Diskriminierungsvermögen (oft erst nach einer kurzen Lernphase), d. h. sie können zwischen bereits parasitierten und unparasitierten Wirten unterscheiden und damit Superparasitierung vermeiden (van Lenteren, Bakker & van Aphen 1978; van Lenteren 1981).

Mit der Evolution ankertragender Eier konnten die Tryphoninen gewisse Merkmale der Endoparasitoiden erwerben. Das sonst für Ektoparasitoide typische Lähmungsvermögen ist bei den meisten Arten verloren gegangen (Kasparyan 1973), so daß die Wirtslarven (wie bei den Endoparasitoiden) auch nach erfolgter Parasitierung noch aktiv sind. Das gilt auch für *M. marginellus* und *K. triangulatorius*, die jedoch (im Gegensatz zu Endoparasitoiden) die Altlarven ihrer Wirte bevorzugt attackieren. Damit reduzieren beide Arten das bei 50 % liegende Risiko eines Eiverlustes durch Häutung der Wirtslarve. Pschorn-Walcher (1987) zeigte in einer vergleichenden Studie zum Eibau und Eiablageverhalten der Gattung *Exenterus*, daß auch Arten mit hoch spezialisierten Ankerapparaten, die praktisch keine Häutungsverluste erleiden, die Altlarven ihrer Wirte bevorzugen und mit diesen besser synchronisiert sind als andere *Exenterus*-Arten mit ursprünglicheren, weniger gut adaptierten Ankerformen. Offenbar hat für die Tryphoninen kein Evolutionsdruck bzw. Selektionsvorteil in einer — für endoparasitoide Insekten oft charakteristischen — Vorverlegung des zu attackierenden Wirtsstadiums bestanden. Die eingangs erwähnte Parallele mit der Entwicklung vieler Endoparasitoiden (hit and wait) ist damit eher zufälliger Natur.

Ein weiterer Unterschied zu vielen Endoparasitoiden besteht in dem Unvermögen, Superparasitierungen aktiv zu vermeiden. Dennoch können im Freiland, wie das Beispiel der überwiegend im Baumbereich aktiven *K. triangulatorius* zeigt, regelmäßige Verteilungen der Eier am Wirt angetroffen werden. Doch beruht das auf äußeren Faktoren wie z. B. dem Umstand, daß sich die jeweils betroffenen Wirtslarven zu Boden fallen lassen und damit einer möglichen Superparasitierung entziehen. Der auf den ersten Blick entstehende Eindruck, daß paradoxerweise die ♀ von *M. marginellus* durch ihr aggressives Begegnungsverhalten ihren interspezifischen Mitkonkurrenten auf den Baum verdrängen und ihm damit einen enormen Vorteil verschaffen, trägt; gilt es doch zu bedenken, daß der Aktionsbereich Boden mit seiner flächigen Struktur die Wirtsfindung erleichtert. Außerdem befinden sich am Boden in der Regel nur erwachsene, für eine Parasitierung bestens geeignete Wirtslarven.

Danksagung

Ich danke Herrn R. Hinz (Einbeck) für die Bestimmung der zwei Tryphoninenarten und Herrn Prof. Dr. H. Pschorn-Walcher (Kiel) für die Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Die ektoparasitoiden Schlupfwespen *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* (Ichnomonidae) verankern ihre Eier (Abb. 1) in der Haut der Altlarven der an Eiche lebenden Blattwespe *Apethymus braccatus* (Tenthredinidae). Dabei plaziert *M. marginellus* die Eier lateral am Thorax der Wirtslarve und *K. triangulatorius* überwiegend in der Nackenfalte (Abb. 2). Bei der Eiablage im Labor zeigt letztere Art durch vermehrte Anstiche im dorsalen Wirtskörperbereich ein bimodales Verteilungsmuster der Eier (Abb. 3), das mit dem Auftreten von Superparasitierung allein nicht erklärt werden kann (Abb. 4) und das die individuelle Variabilität im Eiablageverhalten unterstreicht. Mit ihrem Verteilungsmuster am Wirt liegen die Eier beider Tryphoninenarten außerhalb der Reichweite der Mandibeln der Wirtslarve und sind damit vor Abbiß geschützt. Das für beide Arten bei 50 % liegende Risiko eines Eiverlustes im Verlauf der Häutung der Wirtslarve wird durch bevorzugtes Attackieren des letzten Larvenstadiums von *A. braccatus* minimiert. *K. triangulatorius* und *M. marginellus* können aktiv weder Super- noch Multiparasitierung vermeiden; die Parasitierung der Wirtslarven erfolgt zufällig. Die ♀ von *M. marginellus* agieren vorzugsweise am Boden und zeigen ein aggressives Begegnungsverhalten, daß intraspezifisch eine mehr oder minder gleichmäßige Aufteilung des bodennahen Luftraumes zur Folge hat, interspezifisch jedoch die ♀ von *K. triangulatorius* in den Baumbereich verdrängt. Hier parasitierte Wirtslarven lassen sich in der Regel zu Boden fallen und entgehen damit einer möglichen Superparasitierung, so daß die Eier von *K. triangulatorius* regelmäßig verteilt sind (Abb. 5). Zufällige Multiparasitierungen erfolgen hauptsächlich durch *M. marginellus* und senken die Gesamteffizienz der zwei Tryphoninenarten (Abb. 5).

Literatur

- Allen, H. W. (1925): Biology of the red-tailed Tachina fly (*Winthemia quadripustulata* (F.)). — Tech. Bull. Miss. Agric. Exp. Station, 12.
- Escherich, K. (1942). Die Forstinsekten Mitteleuropas: Bd. 5. — Parey, Berlin und Hamburg.
- Gregor, F. & V. Martinek (1954): Pilatky *Apethymus braccatus* (Gmelin) A. *A. abdominalis* (Lepeletier) jako Skudci Dubu. — Zool. Ent. Listy 3: 191—201.
- Kasparyan, D. R. (1973): Ichneumonidae, Subfamilie Tryphoninae; Tribus Tryphonini. — Fauna USSR, Hymenoptera 3, 320 pp. (English Translation by Oxonian Press, New Dehli, 1981).
- Kerrich, G. J. (1952): A review, and a revision in greater part, of the Cteniscini of the old world (Hymenoptera: Ichneumonidae). — Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Ent. 2: 305—460.
- Lenteren, J. C. van (1981): Host discrimination by parasitoids. In: Nordlund, D. A., R. L. Jones & J. Lewis: Semiochemicals, their role in pest control. — Wiley & Sons, New York.
- , K. Bakker & J. J. M. van Alphen (1978): How to analyse host discrimination. — Ecological Entomology 3: 71—75.
- Pschorn-Walcher, (1982): Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen. In: Schwenke, W.: Die Forstschädlinge Europas, IV, Hautflügler und Zweiflügler. — Parey, Hamburg & Berlin, 4—234.
- (1987): Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae). — Bonn. zool. Beitr. 38: 73—86.
- Zinnert, K.-D. (1969): Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Larvenparasiten (Hymenoptera: Ichneumonidae und Braconidae) mitteleuropäischer Blattwespen aus der Subfamilie Nematinae (Hymenoptera: Tenthredinidae). — Z. ang. Ent. 64: 180—217; 277—306.

Dr. Karl-Heinz Lampe, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1.