

Parasitische Hymenopteren in der wissenschaftlichen Forschung*

Rudolf Abraham

Abstract: Taxonomic investigations in parasitic Hymenoptera are still important. In this group there are several species of economic interest and most papers consider these two themes. A few papers deal with problems of general interest e.g. host-parasite-relationship (activity of females searching for and stinging hosts, influence of parasitoid larvae on hosts and vice versa, regulation of populations, coevolution of parasitic Hymenoptera and hosts).

Einige Erfolge bei der Bekämpfung von Schädlingen mit parasitischen Hymenopteren haben das Interesse an dieser Gruppe seit langem wach gehalten. Dennoch werden sie wenig bearbeitet, weil einerseits sehr viele Arten beschrieben wurden, andererseits sind sehr viele klein oder sogar winzig, so daß die Bestimmung große Schwierigkeiten bereitet. Der Gedanke, mit ihnen schädliche Insekten bekämpfen zu können, ist älter als die Flut von Neubeschreibungen aus dem vorigen Jahrhundert. So ist bekannt, daß der Forstentomologe Hartig schon 1827 die Einrichtung von Raupenzwingern zur Massenzucht von Parasiten vorgeschlagen hat (FRIEDERICHS 1930). Inzwischen weiß man, daß der Einfluß parasitischer Hymenopteren auf ihre Wirtspopulationen sehr unterschiedlich ist, so daß jetzt verständlich wird, wie über ihre Bedeutung bei der Bekämpfung von schädlichen Insekten auseinander gehende Meinungen entstehen konnten. Den langsamen Meinungswandel über die Nutzbarkeit parasitischer Hymenopteren als Vertilger von schädlichen Insekten ist z. B. bei RATZEBURG (1844, 1848, 1852) nachzulesen.

1. Systematik i. w. S.

Die Phase der unbegrenzten Artbeschreibungen ist in Europa zu Ende. Es gibt nur vereinzelte Neubeschreibungen, und erfreulicherweise werden nach und nach Teilgruppen durch Revisionen und Kataloge bearbeitbar, so daß auch Nichtspezialisten mit diesen Tieren arbeiten können. Eine Übersicht über alle Gruppen der Hymenopteren entstand

* Herrn Prof. Dr. W. Tischler zum 70. Geburtstag gewidmet.

durch die Veröffentlichung von KÖNIGSMANN (1976-1978) über das phylogenetische System der Hymenoptera. Mit Hilfe solcher systematischer Vorarbeiten sind die parasitischen Hymenopteren auch für andere Bereiche der Forschung zugänglich gemacht worden. Man muß bei der Arbeit mit diesen Tieren berücksichtigen, daß zwar die meisten parasitisch lebenden Hymenopteren auch zu der systematischen Einheit Terebrantia (= Hymenoptera parasitica) gehören, aber die Terebrantia-Larven haben nicht alle eine parasitische Lebensweise wie z. B. die Cynipidae, Agaonidae oder viele Eurytomidae und Torymidae. Andererseits gibt es diese parasitische Lebensweise außerhalb der Terebrantia bei den Symphyta und mehrfach bei den Aculeata. Sie kommt bei anderen Insekten, so besonders bei Dipteren vor, deren Larven bei Insekten, Regenwürmern und sogar Wirbeltieren leben. Da bei allen die Larven ihre Wirte zum Schluß abtöten, werden sie im Gegensatz zu klassischen Parasiten häufig Parasitoide genannt. Dieser Ausdruck beschreibt eine Lebensweise und ist keine Bezeichnung für eine systematische Einheit.

2. Ökonomische Aspekte

Die ersten Versuche biologischer Schädlingsbekämpfung mit parasitischen Hymenopteren wirken aus heutiger Sicht dilettantisch. Bedenkenlos wurden Arten in fremden Regionen ausgesetzt, um dort auftretende Schädlinge zu bekämpfen. Die heutigen Verfahren sind kritisch und setzen ein genaues Wissen über die Artzugehörigkeit und die Biologie von Wirt und Parasit voraus (s. FRANZ, KRIEG 1976). Die Mißerfolge und Fehlschläge und die gelegentlichen Erfolge regten eine intensive Forschung über die Biologie der betreffenden Arten an, die auch auf wirtschaftlich indifferente Arten ausgedehnt wurde, weil man unter ihnen potentielle Feinde von Schadinsekten vermutet. Vor allen Dingen läßt sich an indifferenten Arten beobachten, wie in natürlichen Synusien die Regulation funktioniert, die man auch in Kulturlflächen anstrebt. Auf alle Fälle bestehen gute Aussichten, mit parasitischen Hymenopteren erfolgreich biologische Schädlingsbekämpfung zu betreiben, auch wenn man das im angewandten Bereich pessimistischer sieht.

3. Wirt - Parasit - Beziehungen

Bei den meisten Arbeiten über die Biologie parasitischer Hymenopteren handelt es sich in irgendeiner Weise um einen Beitrag zu den Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Parasit. Die ersten Informationen in dieser Hinsicht waren Wirtsangaben, die zwar wichtig sind, aber wenig erklären. Die darauf aufbauenden Untersuchungen konzentrieren sich hauptsächlich auf die Imagines. Sie sind leichter zu bearbeiten als die Larven, die erst in neuerer Zeit z. T. mit völlig neuen Fragen als Objekte gebraucht werden (VINSON, IWANTSCH 1980).

3.1. Die Beziehungen zwischen Imago und Wirt umfassen die Bereiche: Suche der Wirtshabitate, Suche der Wirtsindividuen, Prüfung der Wirte und Anstich (DOUTT 1959). Die Arbeiten dazu werden i. a. unter ökologischen, ethologischen oder sinnesphysiologischen Aspekten durchgeführt. Die Aktivitäten der Imagines sind nicht spezifisch für entomophage Parasiten, denn vergleichbare Verhaltensweisen gibt es bei all den Insekten, die als Imagines ganz bestimmte Teile z. B. an Pflanzen, Samen oder Knospen suchen, um dort ihre Eier abzulegen. Die Effizienz einer Art der parasitischen Hymenopteren bei der Vernichtung von Nachkommen seines Wirtes ist aber allein abhängig von der Such- und Anstichaktivität der weiblichen Imagines. Deshalb wird in vielen Arbeiten dieser Teil der Beziehungen zwischen Parasit und Wirt behandelt.

Je nachdem wieviel Eier abgelegt werden, sind die Arten in Solitär- und Gregärparasiten eingeteilt (BACHMEIER 1958). War der Wirt selbst ein Parasit, handelt es sich um einen Hyperparasit. Super- und Multiparasitismus sind eigentlich nur ein Zeichen für eine gewisse Unzulänglichkeit der ♀♀ bei der Prüfung des Wirtes.

Mit mathematischen Modellen wird versucht, den Einfluß von parasitischen Hymenopteren auf ihre Wirte zu beschreiben. Diese Modelle sind anfangs noch übersichtlich, gehen dann aber von stark vereinfachten Bedingungen aus und können die möglichen Abweichungen nicht erfassen, die sich im Freiland durch den Einfluß des in Mitteleuropa sehr wechselhaften Wetters oder durch den Einfluß unerwartet auftretender anderer Arten ergeben (NICHOLSON & BAILEY 1935). Arbeiten mit Modellen werden durch den Wunsch gefördert, im angewandten Bereich über die Beschreibung von beobachteten Phänomenen hinaus eine Prognose von Populationsentwicklungen geben zu können. Nach wie vor ist aber eine umfassende Kenntnis der parasitischen Hymenopteren, ihrer Vielfalt unterschiedlichster Anpassungen an besondere Wirte und ihre ökologischen Ansprüche die beste Voraussetzung, um ihre Bedeutung als Regulationsmechanismus ihrer Wirtspopulationen überblicken zu können.

Das graphische Modell dieser Beziehungen stellt ein Nahrungsnetz dar, das bei TISCHLER (1951) „biozönotischer Konnex“ genannt wurde. Diese Modelle, wie sie z. B. ASKEW (1975) benutzt, zeigen die möglichen Beziehungen aller beteiligten Arten untereinander und enthalten niemals quantitative Angaben.

3.2. Die Beziehungen zwischen Larve und Wirt sind dadurch gekennzeichnet, daß einer von beiden abgetötet wird. Der Tod des Wirtes hat dazu geführt, daß parasitische Hymenopteren nicht als echte Parasiten angesehen werden. Sie leben aber wenigstens zeitweise in oder auf einem lebenden Wirt, und für die Entoparasiten unter ihnen ergeben sich daraus die gleichen physiologischen Probleme wie bei klassischen Parasiten. Der Parasit muß die Abwehrmechanismen, speziell die Einkapselung durch Hämocyten, umgehen, indem er entweder schneller frißt und wächst, als der Wirt ihn einkapseln kann, oder er liegt in hämocytenfreiem Gewebe (Fettkörper, Ganglien), oder er maskiert seinen Körper und wird daher vom Wirt nicht als Fremdkörper angesehen. Kann die Larve auf eine der genannten Weisen die Abwehr umgehen, so liegt eine Wirtseignung vor (DUOTT 1959). Fehlt diese Eignung, wird die Parasitenlarve vernichtet. Über die tatsächliche Häufigkeit von Parasitenverlusten im Vergleich zu erfolgreichen Parasitierungen ist bisher nichts bekannt. Durch die Maskierung böten Eier und Larven parasitischer Hymenopteren geeignete Objekte für die Untersuchung von Oberflächenreaktionen in artfremden Lebewesen, die in der Immunbiologie intensiv bearbeitet werden.

Ein weiterer Weg, die Abwehr zu umgehen, liegt dann vor, wenn das Parasiten-♀ beim Anstich oder die Larve selbst den Wirt lähmt. Hier schließt sich in den Wirt-Parasit-Beziehungen der Teil an, den VINSON (1975) Wirtsregulation nannte. Der Parasit beeinflusst seinen Wirt mit von ihm abgegebenen Substanzen so, daß er für ihn geeignet wird. So kann z. B. die Verpuppung vorverlagert werden, wie es in den Schilfgallen durch die Bracnide *Polemon liparae* GIRAUD in *Lipara lucens* MEIGEN geschieht.

4. Evolution

Auf Grund der äußeren Strukturen von Imagines ist eine Vorstellung über die einzelnen wahrscheinlich monophyletischen Gruppen entstanden. Die Schwesterguppen inner-

halb der Terebrantia sind aber unklar (KÖNIGSMANN 1978 a). Zur Entstehung der parasitischen Lebensweise bei Hymenopteren gibt es zahlreiche und z. T. geistreiche Ideen. Eine endgültige Auffassung hat sich bisher nicht gebildet. Die Vorstellung, daß Hymenopteren durch den Kontakt mit anderen Insekten im Pflanzengewebe, das beide als Nahrungssubstrat nutzten, zu Parasiten wurden, läßt jedoch darauf aufbauende Hypothesen für die weitere Entwicklung in verschiedenen Richtungen zu.

Über die Ursachen der explosionsartigen Artentfaltung ist bei weitem nicht so viel nachgedacht worden, wie über die Entstehung der parasitischen Lebensweise. ASKEW (1968) hat sich mit der Speziation der Chalcidoidea auseinandergesetzt. Seine Gedanken haben sicher für viele Hymenopteren Gültigkeit: Eine schnelle Selektion von Mutanten ist durch die haploiden ♂♂ und durch eine verstärkte Inzucht wegen der Geschwisterpaarungen möglich. Die Isolation der entstehenden neuen Arten geschieht hier durch die Suche und den Anstich nur des neuen Wirtes. Das erfolgt möglicherweise im ursprünglichen Lebensraum neben den Tieren, die den alten Wirt weiter parasitieren, also sympatrisch.

Für die weitere Bearbeitung der Terebrantia-Evolution lassen sich verschiedene hypothetische Wege der Anpassung skizzieren. Die inter- und intraspezifische Konkurrenz auf einem Wirt oder die zunehmende Abwehr durch den Wirt könnten ausgereicht haben, um immer wieder neue Anpassungen an neue zufällig gefundene Wirte auszulösen.

Die m. E. ursprüngliche ektoparasitische Lebensweise an Wirten in einem Substrat erklärt, warum vor allen Dingen holometabole Insekten parasitiert werden. Nur diese sind in der Lage, als Larven im Substrat zu leben, in dem auch die ursprünglich phytophagen Hymenopteren-Larven vorkamen. Es scheint unerheblich, ob anfangs je eine Larve oder eine Puppe als Wirt genutzt wurde. Im Substrat lebende Larven sind i. a. so unbeweglich, daß die ebenfalls unbewegliche Parasitenlarve am Wirt bleiben konnte. Die Unbeweglichkeit des Wirtes blieb auch dann eine Voraussetzung für die Parasitierung, wenn Wirte außerhalb von Substraten genutzt wurden. Hier boten sich wieder Holometabola mit ihren Vorpuppen und Puppen an sowie Eigelege oder einzelne Eier. Bei den Eiern besteht eine der wenigen Möglichkeiten, auch hemimetabole Insekten zu parasitieren. Weitere hemimetabole Wirte sind die ebenfalls unbeweglichen Schildläuse und die fast bewegungslosen Blattläuse.

Neue Wirte fanden sich bei den vielen vorhandenen kleinen Arten der Insekten. - Eine Anpassung an immer kleinere Wirte und schließlich an die schon erwähnten Eier endete mit Arten wie Mymaridae, deren Körpergröße sich bis auf 0,2 mm reduzieren ließ.

Eine weitere Möglichkeit, neue Wirte zu finden, bestand nach dem Übergang zur entoparasitischen Lebensweise. Durch Prädisposition oder Anpassung mußten Wirtseignung oder Wirtsregulation gegeben sein. Bei einem frei laufenden Wirt kann die Larve nicht verloren gehen, und sie wird nicht abgestreift, wenn er sich häutet. Außerdem kann durch die Parasitierung der freien Larven der Wirt angestochen werden, bevor Konkurrenten ihn erreichen, oder bevor er sich in einem ursprünglichen Versteck verpuppt. In den Fällen, wo die Larve angestochen wird, die Entwicklung des Parasiten aber erst in der Puppe erfolgt, ist vermutlich die Puppe der ursprüngliche Wirt.

Bei den klassischen Parasiten nimmt mit der gegenseitigen Anpassung die Schädigung des Wirtes ab. Diese Art der Anpassung ist bei parasitischen Hymenopteren wie bei allen Parasitoiden kaum denkbar. Trotzdem haben sich bei den Hymenopteren im Lauf der Koevolution die Wirt-Parasit-Beziehungen so verändert, daß von der Wirtspopulation - unabhängig von der Dichte - nur ein mehr oder weniger konstanter Anteil verloren geht.

Die Schonung betrifft nicht das einzelne Individuum, sondern die ganze Wirtspopulation. Es entstanden dabei spezialisierte, d. h. monophage und meist univoltine Parasiten.

'82 DROSE

Die weiteren Arbeiten an parasitischen Hymenopteren können einerseits ihre ökologische Bedeutung im Freiland klären. Ihre Rolle als Regulationsmechanismus ist unbestritten. Ob die einzelnen Arten aber eine wirksame oder eine unbedeutende, ob sie eine dichteunabhängige oder dichteabhängige Verminderung ihrer Wirte verursachen, ist meist nicht bekannt. Welche Ansprüche die Arten an eine Kulturlandschaft stellen, ist nur wenig bearbeitet worden und nur zu verstehen, wenn die Beziehungen in dem jeweiligen biozönotischen Konnex erkannt sind. Die Wirte zu kennen, reicht aber noch nicht aus, denn die Art kann nur existieren, wenn auch die Imagines Nahrung z. B. Nektar finden. Eihe m. E. bisher unbeachtete Bedeutung erhalten die parasitischen Hymenopteren im Zusammenhang mit der Diskussion um die Schadstoffakkumulation in Nahrungsketten. Bei Arten, die zu mehreren aus einem Wirt schlüpfen wie Gregärparasiten oder bei Polyembryonie ist die Wirkung in bezug auf die Akkumulation ganz anders als bei Episiten. Die im Wirt zusammengekommene Schadstoffmenge wird auf mehrere Individuen verteilt. Da bei manchen Insektenarten mehr Individuen durch Parasiten als durch Räuber vernichtet werden, muß die Bedeutung dieser Schadstoffverteilung mit untersucht werden.

Die Arbeit an parasitischen Hymenopteren muß sich andererseits aber auch mit der Systematik und besonders der ihrer Larven als den wirklich parasitischen Stadien beschäftigen. KÖNIGSMANN (1978 a) fordert, daß dabei das Verhalten zu berücksichtigen ist, in der Hoffnung, daß damit auch die Schwestergruppenverhältnisse geklärt werden können.

Literatur:

- ASKEW, R. R. (1968): Considerations on speciation in Chalcidoidea (Hymenoptera). - *Evolution* **22**, 642-645.
- ASKEW, R. R. (1975): The organization of Chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts. In: PRICE, P. (ed.): *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. 130-153. Plenum New York, London.
- BACHMAIER, F. (1958): Beitrag zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven. - *Beitr. Entom.* **8**, 1-8.
- DUOTT, R. L. (1959): The biology of parasitic Hymenoptera. - *Ann. Rev. Ent.* **4**, 161-182.
- FRANZ, J. M., KRIEG, A. (1976): *Biologische Schädlingsbekämpfung*. 2. Auflage. Parey Berlin, Hamburg.
- FRIEDERICH, K. (1930): *Die Grundlagen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie insbesondere der Entomologie*. 2. Band: *Wirtschaftlicher Teil*. Parey Berlin.
- KÖNIGSMANN, E. (1976-1978): Das phylogenetische System der Hymenoptera. - *Dtsch. Ent. Z., N. F.* 1. Teil: **23** (1976), 253-279; 2. Teil: **24** (1977), 1-40; 3. Teil: **25** (1978 a), 1-55; 4. Teil: **25** (1978 b), 365-435.
- NICHOLSON, A. J., BAILEY, V. A. (1935): The balance of animal populations. - *Proc. zool. Soc. London* 1935, 551-598.
- RATZBURG, J. T. C. (1844, 1848, 1852): *Die Ichneumoniden der Forstinsekten in forstlicher und entomologischer Beziehung, ein Anhang zur Abbildung und Beschreibung der Forstinsekten*. Bde 1-3. Nicolai Berlin.
- TISCHLER, W. (1951): Der biozönotische Konnex. *Biol. Zentralbl.* **70**, 517-523.

- VINSON, S. B. (1975): Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: PRICE, P. (ed.): Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. 14-48. Plenum New York, London.
- VINSON, S. B., IWANTSCH, G. F. (1980): Host suitability for insect parasitoids. - Ann. Rev. Ent. 4, 397-419.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Rudolf Abraham, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum,
Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13.