

D I E N E U E B R E H M - B Ü C H E R E I

HAUTFLÜGLER III
SCHLUPF- UND GALLWESPEN

von

Dr. Ulrich Sedlag, Greifswald

Mit 39 Abbildungen und 1 Farbtafel



A. ZIEMSEN VERLAG · WITTENBERGLUTHERSTADT · 1959

Inhaltsverzeichnis

<p>Morphologische Kennzeichnung 4</p> <p>Lebensweise der Imagines 6</p> <p>Fortpflanzung 8</p> <p>Beziehungen zwischen Parasit und Wirt 12</p> <p>Larvalentwicklung und Verpuppung 17</p> <p>1. Überfamilie Cynipoidea, Gallwespen 23</p> <p style="padding-left: 20px;">Familie</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Cynipidae</i> 23</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Ibaliidae</i> 31</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Eucoilidae</i> 33</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Figitidae</i> 33</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Aspiceridae</i> 33</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Anacharitidae</i> 33</p> <p>2. Überfamilie Ichneumonoidea, Schlupfwespen (i. w. S.) 33</p> <p style="padding-left: 20px;">Familie</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Ichneumonidae</i> 36</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Braconidae</i> 43</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Aphidiidae</i> 50</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Agriotypidae</i> 56</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Evaniidae</i> 57</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Gasteruptionidae</i> 57</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Trigonalidae</i> 57</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Pachylommatidae</i> 59</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Aulacidae</i> 59</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Stephanidae</i> 59</p>	<p>3. Überfamilie Chalcidoidea, Erzwespen 59</p> <p style="padding-left: 20px;">Familie</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Agaonidae</i> 61</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Leucospidae</i> 64</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Chalcididae</i> 65</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Torymidae</i> 65</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Eurytomidae</i> 66</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Perilampidae</i> 66</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Eucharitidae</i> 67</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Pteromalidae</i> 68</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Eupelmidae</i> 70</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Encyrtidae</i> 70</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Enlophidae</i> 71</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Aphelinidae</i> 72</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Trichogrammatidae</i> 74</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Mymaridae</i> 75</p> <p>4. Überfamilie Proctotrupoidea (Serphoidea), Zehrwespen 76</p> <p style="padding-left: 20px;">Familie</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Ceraphronidae</i> 77</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Proctotrupidae</i> 77</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Diapriidae</i> 77</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Scelionidae</i> 77</p> <p style="padding-left: 40px;"><i>Platygasteridae</i> 79</p> <p>Literaturverzeichnis 81</p> <p>Register 82</p>
---	---

geringer Größe nur eine Larve ausreichend ernähren können. Konkurrenzkämpfe unter den Larven sind daher unvermeidlich. Möglicherweise liegt die Erklärung darin, daß die betreffende Art früher in einem anderen, größeren Wirt lebte und die Polyembryonie ein Überbleibsel aus der Vergangenheit darstellt. Manchmal sterben viele Embryonen schon sehr früh ab.

Beziehungen zwischen Parasit und Wirt

Die Beziehungen zwischen den Parasiten und ihren Wirten sind außerordentlich wechsellvoll und lassen die Klärung einiger Begriffe notwendig erscheinen, die schon bei der Besprechung der Larven nicht entbehrt werden können. Vorausschickend sei bemerkt, daß pflanzenfressende Arten, deren Angriff man manchmal (nicht sehr glücklich) ebenfalls als Parasitismus bezeichnet, in diesem Abschnitt keine Berücksichtigung finden.

Vorwiegend leben nur die Larven parasitisch, jedoch muß man die oben geschilderte Art des Blutsaugens vieler Imagines ebenfalls als Parasitismus ansprechen (temporärer Ektoparasitismus). Bei den *Scelionidae* (*Proctotrupoidea*) kommt wahrscheinlich sogar langandauerndes Saugen der Imago an einem Wirt vor (stationärer Ektoparasitismus). Imagines und Larven mancher Arten betätigen sich nicht als Parasiten, sondern als Räuber.

Die Unterscheidung von Parasiten und Räufern (Episiten, Praedatoren) macht eine kurze Erläuterung erforderlich. Zunächst muß darauf hingewiesen werden, daß die Begriffe Parasit, Parasitismus usw. in der allgemeinen Parasitologie und Medizin (Veterinärmedizin) einen anderen Inhalt haben als in bezug auf die entomophagen Insekten. Nach der dort üblichen Auslegung (vgl. Heft 113: Parasitismus im Tierreich) gehört der Normalfall der bei Hymenopteren, Dipteren u.a. Insekten vorkommenden Larvenentwicklung an oder in einem anderen Insekt gar nicht unter den Begriff Parasitismus. Werden Wirbeltiere von einem Parasiten befallen, so erliegen sie in der Regel diesem Angriff nicht, und so ist ein wesentliches Kriterium zur Unterscheidung von Räufern und Parasiten, daß diese im Gegensatz zu jenen das Opfer weder abtöten noch mehr oder weniger vollständig aufzehren. Gerade das Gegenteil trifft beim Parasitismus der entomophagen Insekten zu. Es wurde daher der Terminus „Raubparasitismus“ vorgeschlagen (vgl. z.B. Weber 1954), jedoch hat dieser sich gegenüber den lange gebrauchten Begriffen nicht durchsetzen können, zumal sich aus deren unterschiedlicher Anwendung kaum Mißverständnisse und Schwierigkeiten ergeben. Im übrigen gibt es bei der einen wie bei der anderen Definition Grenzfälle, die sich kaum in ein System einfügen lassen. Ein solcher liegt zum Beispiel vor, wenn ein Parasit nicht nur von seinem Wirt, sondern in mehr oder weniger starkem Maße auch von konkurrierenden Larven anderer Parasiten lebt. Im allgemeinen wird man jedoch eine Unterscheidung wie folgt vornehmen können:

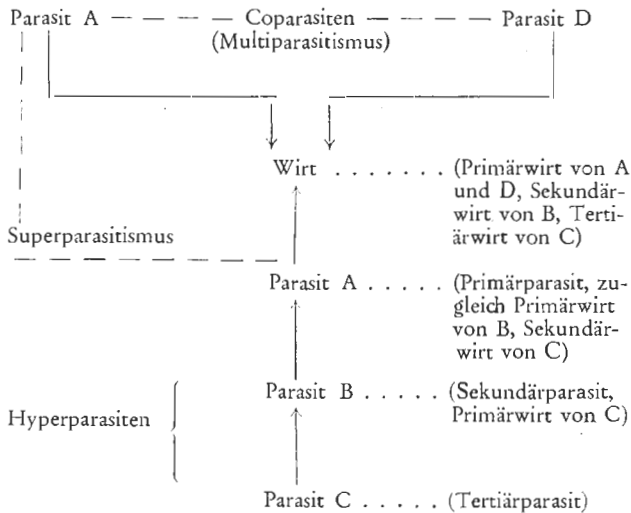
Räuber: Größer als Beute, Angriff führt unmittelbar zum Tode. Zur Entwicklung werden mehrere Opfer (Beutetiere) benötigt. Imagines ernähren sich oft in gleicher Weise wie die Larven.

Parasit: Kleiner als Beute, Angriff führt langsam zum Tode. Zur Entwicklung genügt ein Opfer (Wirt). Imagines fast immer freilebend mit anderer Lebensweise als die Larven.

Als Räuber wird man also diejenigen Wespen ansprechen, die Eier durch Aussaugen vernichten, und ebenso Larven, die sich nicht in einem einzelnen Ei entwickeln, sondern in einem Eikokon oder unter dem Deckel einer Schildlaus ein Ei nach dem anderen fressen. In Einzelfällen verfolgen Larven von Terebrantes sogar die Larven anderer Insekten.

Larven, die im Inneren ihres Wirtes heranwachsen, nennt man *Endoparasiten* (=Entoparasiten), Larven, die diesem äußerlich anhaften und höchstens mit dem vordersten Teil des Körpers ins Innere eindringen, *Ektoparasiten*. Endoparasiten herrschen bei freilebenden Wirten vor, Ektoparasiten bei Wirten in Kokons, Fraßgängen, Puppenwiegen usw. Für Ektoparasiten besteht die Gefahr, bei Häutungen mit der alten Haut abgestreift zu werden. Vor allem gilt das für die Eier, die daher oft über besondere Verankerungseinrichtungen verfügen. Die Art des Angriffes kann im Laufe der Entwicklung bei ein und demselben Individuum wechseln. So beginnen die Larven vieler Schlupfwespen als Endoparasiten und vollenden ihren Fraß als Ektoparasiten. Nur selten sind die Parasitenlarven auf ein bestimmtes Organ beschränkt, meist sind sie nicht einmal auf eine bestimmte Region des Körpers spezialisiert.

Einen Parasiten, der einen Pflanzenfresser oder Räuber angreift, unterscheidet man als *Primärparasit* von einem als *Hyperparasit* bezeichneten Parasiten eines anderen Parasiten. Hyperparasiten gibt es vor allem unter



den *Chalcidoidea*, aber auch unter den *Ichneumonoidea* (kaum jedoch bei den Braconidae), den *Cynipoidea* und den *Proctotrupoidea*. Die meisten sind sekundäre Parasiten, es können aber auch tertiäre Parasiten vorkommen, d.h. daß die Hyperparasiten ihrerseits von Parasiten befallen werden, und anscheinend kann die Komplikation noch eine Stufe weiter gehen. Einen Hyperparasiten, der äußerlich an seinem eigentlichen Wirt lebt, bezeichnet man als Ektoparasiten, auch wenn er im Inneren des Sekundärwirtes (der zugleich Primärwirt des Primärparasiten ist) lebt. Als Primärwirte für die Hyperparasiten kommen neben anderen Hymenopteren auch Dipteren in Frage. Das Weibchen kann wohl in den meisten Fällen das Vorhandensein des Primärparasiten vor der Eiablage feststellen, in anderen Fällen werden die Eier „auf gut Glück“ abgelegt. Hyperparasiten sind in der Regel weniger eng auf bestimmte Wirte spezialisiert als Primärparasiten. Gelegentlich kann die gleiche Art bald als Primärparasit, bald als Hyperparasit heranwachsen.

Einige weitere, leider uneinheitlich gebrauchte Begriffe kennzeichnen das Nebeneinandervorkommen von Parasiten, die vom gleichen Wirt leben (vgl. die schematische Darstellung). *Superparasitierung* ist die nochmalige Parasitierung durch die gleiche Art, sofern die Larven zu Konkurrenten werden, *Coparasitismus* die Parasitierung durch eine zweite Art. (Man findet auch beide Begriffe zusammenfassend durch den Begriff Epiparasitismus ersetzt.)

Naturgemäß sind die Beziehungen zwischen Parasit und Wirt nicht einfach zu übersehen. Viele als Primärparasiten eines bestimmten Wirtes angesehene Parasiten mögen sich noch als Hyperparasiten entpuppen. Andererseits wird man sicher bei weiteren als Hyperparasiten bekannten Wespen feststellen müssen, daß sie auch als Primärparasiten leben können. Genaue Kenntnis der Wirtsbeziehungen ist vor allem beim Versuch des Einsatzes von Parasiten zur biologischen Schädlingsbekämpfung unbedingt erforderlich, da es schon mehrfach vorgekommen ist, daß der vermeintliche Nützling in Wirklichkeit als Hyperparasit ein Schädling war.

Parasiten, bei denen gewöhnlich nur eine Larve in jedem Wirt ihre Entwicklung vollenden kann, werden als *solitär* bezeichnet; solche, bei denen mehrere oder viele Wespen aus einem Wirt schlüpfen, werden *gregär* oder *gesellig* genannt (Abb. 16).

Auch bei solitären Arten, die ihre Eier einzeln ablegen, sind häufig zunächst mehrere Larven vorhanden. Zum Superparasitismus kommt es dann, wenn die Weibchen nicht in der Lage sind, die bereits erfolgte Belegung des Wirtes zu erkennen. Aber die überzähligen Parasiten verschwinden im Laufe der Entwicklung. Teilweise geschieht das offensichtlich durch aktives Kämpfen zwischen den Junglarven, die oft Geschwister sind. Besonders große Mandibeln, durch die die ersten Larvenstadien ausgezeichnet sein können, werden als Anpassung an diesen notwendigen Kampf gedeutet. Nicht selten sind die konkurrierenden Larven sehr verschieden groß, da die Eiablagen mehrere Tage auseinander lagen: Die naheliegende Annahme, daß sich die ältere Larve dann

unschwer gegenüber der jüngeren durchsetzt, bestätigt sich häufig nicht, da die jüngere meist viel beweglicher ist. Offensichtlich kann die Eliminierung der überflüssigen Larven auch ohne Kämpfe erfolgen. Vielfach scheinen Enzyme oder Stoffwechselprodukte dafür verantwortlich zu sein. Präpariert man die Larven zum kritischen Zeitpunkt aus dem Wirt heraus, so findet man gegebenenfalls neben einer lebenden eine oder mehrere anscheinend unbeschädigte tote. Neuere Beobachtungen weisen allerdings auf die Möglichkeit hin, daß die unterlegene Larve vielleicht doch geringfügig verletzt wurde.

Ähnlich liegen die Verhältnisse oft beim Zusammentreffen zweier Coparasiten, doch kann in diesem Falle der Sieger unter Umständen von vornherein feststehen. So entwickelt sich bei der Begegnung einer Blattlausschlupfwespe aus der Familie der *Aphidiidae* (*Ichneumonoidea*) mit einem Blattlausparasiten der Gattung *Aphelinus* (*Chalcidoidea*) wohl stets der Vertreter der Aphidiidae. Beim Zusammentreffen irgendwelcher Hymenopterenparasiten mit Tachinen (Raupenfliegen) überleben in der Regel die Tachinen.

Ganz anders verhalten sich dagegen die geselligen Arten. Hier leben nicht nur die oft zahlreichen Nachkommen einer Mutter friedlich zusammen. Die große Zahl der gelegentlich aus einem Wirt schlüpfenden Wespen weist eindeutig darauf hin, daß in vielen Fällen auch aus mehreren Gelegen stammende Larven ihre Entwicklung abschließen können.

Eier bieten nur kleinen Parasiten ausreichende Entwicklungsmöglichkeiten. Vor allem sind Vertreter der *Chalcidoidea* und *Proctotrupoidea* auf diese Lebensweise spezialisiert. Andererseits können auch größere Parasiten ihre Eier in die anderer Insekten ablegen. In diesem Falle verzögert sich die Entwicklung, bis ein Stadium erreicht ist, das die nötige Nahrungsmenge garantiert.

Larven und Puppen bilden die Opfer der Mehrzahl der Parasiten. Nur selten verzögert sich die Entwicklung so weit, daß die Wespe erst aus der Imago schlüpft. Noch seltener wird erst die Imago mit einem Parasitenei belegt. Daß das z.B. bei Blattläusen vorkommt, bei denen sich ausgewachsene Tiere und Larven kaum unterscheiden, ist nicht verwunderlich. Aber auch Käferimagines können noch von Schlupfwespen angegriffen werden.

Häufig beobachtet man, daß sich das Opfer beim Angriff des Parasiten zur Wehr setzt. Blattläuse, Raupen oder Afterraupen machen heftige Abwehrebewegungen, bei denen der ganze Körper oder Körperteile ruckartig hochgeworfen werden (Abb. 9). Raupen beißen auch nach dem Angreifer. Manche Insekten spritzen Blut (Larven von Knopfhornblattwespen), sondern Sekrete aus besonderen Drüsen ab oder „spucken“ Darminhalt oder Sekrete. Unter Umständen wird dadurch der Angreifer zum Abdrehen veranlaßt. Diese Tatsache macht es übrigens verständlich, daß gesunde, kräftige Tiere in einem gewissen Grade weniger parasitiert werden als kranke oder durch mangelhafte Ernährung geschwächte.

Mit einer erfolgreichen Eiablage ist das Schicksal des Wirtes noch nicht besiegelt, denn der Körper kann noch über andere Abwehrkräfte verfügen. Es han-

delt sich dabei im wesentlichen um eine Abkapselung des Eies oder der daraus geschlüpften Junglarve durch Blutzellen, der eine Auflösung des Parasiten folgt.

Vielfach treten die Auswirkungen des Angriffs des Parasiten erst nach einiger Zeit in Erscheinung. Der Anstich wird offensichtlich kaum verspürt, und die Larven greifen zunächst weder Organe noch Gewebe an, sondern leben von der Körperflüssigkeit. Dadurch wird der Wirt geschwächt, er ist jedoch häufig imstande, Wachstum und Entwicklung fortzusetzen, wobei er in manchen Fällen wesentlich mehr Nahrung aufnehmen muß als ein unparasitierter Artgenosse. Die Nahrungsaufnahme des Schmarotzers kann auch längere Zeit ganz oder fast ganz hinausgezögert werden, so daß es selbst Wirten, deren Ei bereits parasitiert wurde, möglich sein kann, die Larvenentwicklung zu vollenden, einen Kokon zu spinnen und sich zu verpuppen, ehe der Parasit sein Zerstörungswerk vollendet. Relativ selten überlebt der Wirt das Ausschlüpfen des Parasiten längere Zeit. Vor allem ist das bei Imaginalparasiten von Käfern der Fall, z.B. *Perilitus* (*Braconidae*). Die parasitierten Coccinelliden können sogar noch Eier ablegen, und *Timberlake* (zit. nach *Escherich* 1942) konnte sogar aus einem Marienkäfer nacheinander zwei Parasitengenerationen züchten.

Ohne weiteres verständlich ist es, wenn sich ein Parasit hemmend auf die Entwicklung seines Wirtes auswirkt. Es kann jedoch auch das Gegenteil eintreten, nämlich eine Beschleunigung, so daß die Verpuppung schon im Herbst, statt im Frühjahr erfolgt. Das ist z. B. zu beobachten, wenn eine Goldfliege der Gattung *Lucilia* durch die Brackwespe *Alysia manducator* parasitiert wird.

In vielen Fällen werden Wachstum und Entwicklung des Wirtes dadurch unmöglich gemacht, daß die Wespen bei oder vor der Eiablage etwas Gift in die Wunde injizieren, das aus den Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates stammt. Seine Wirkung, die blitzartig oder ganz allmählich eintreten kann, lähmt das Opfer vollkommen. Hält die Lähmung nur kurze Zeit an, so mag sie keine andere Bedeutung haben, als die oft heftige Gegenwehr des Opfers zu unterdrücken. Nach dem Abklingen der Giftwirkung nimmt dieses seine normale Lebenstätigkeit wieder auf, so daß die Entwicklung der Larve unter den gleichen Umständen erfolgt wie bei ungelähmten Wirten. In der Regel hält die Giftwirkung aber lange an, und nicht selten erwacht das Opfer nie wieder aus seinem hilflosen Zustand. Damit ist seine Weiterentwicklung natürlich unmöglich gemacht. Schließlich kann das Gift auch tödlich wirken, so daß die Parasitenlarven eigentlich Aasfresser (Necrophagen) sind. Auch hier geht der Parasitismus ohne scharfe Grenze in eine andere, von ihm abzuleitende Lebensweise über, denn im Normalfall fressen die Larven zum Schluß ebenfalls am oder im toten Wirt.

Die Lähmung des Wirtes ist einer der Gründe dafür, daß ein Anstich nicht immer mit einer Eiablage gleichzusetzen ist. Vielfach werden sogar mehrere Lähmungsstiche ausgeführt, während die Eiablage selbst ohne Anstich neben dem Wirt erfolgt. In anderen Fällen mögen die Stiche nur dazu bestimmt sein, eine Wunde für die Nahrungsaufnahme zu schaffen, und schließlich stechen auch Parasiten, die weder an der Wunde lecken noch ihr Opfer lähmen, oft

(wenigstens scheinbar) zu, ohne daß ein Ei abgelegt wird. Man kann daher aus der Zahl der beobachteten Anstiche kaum auf die der abgelegten Eier schließen.

Nur relativ wenige Schlupfwespen sind monophag, d. h. auf einen einzigen Wirt angewiesen. Ihre Zahl wird sich mit zunehmender Kenntnis verringern. Bei Schmieck (1930) findet sich die auch noch von Eschrich (1941) übernommene Angabe, daß bei den Blattlausparasiten auf eine bestimmte Art meist auch ein bestimmter Wirt kommt. Dagegen finden wir bei Fulmek (1957) einen Durchschnitt von über 3,5 Wirten, und man kann sicher sein, daß sich diese Zahl noch merklich erhöhen wird.

In der Regel sind die Schlupfwespen daher als polyphag anzusehen, und einzelne Arten haben einen so großen Wirtskreis, mit Wirten aus verschiedenen Insektenordnungen, daß man bei ihnen von Pantophage spricht. Monophage Arten können meist nur so viele Generationen hervorbringen wie ihr Wirt, wenngleich es vorkommt, daß sich zwei Parasitengenerationen bei einer Wirtsgeneration entwickeln. Poly- und pantophage Parasiten haben viel weniger unter Mangel an geeigneten Wirten zu leiden und können daher leicht eine Generation auf die andere folgen lassen, solange es die Witterung gestattet.

Der Parasitismus der Schlupfwespen ist fast ganz auf Insekten beschränkt. Sie stehen damit im Gegensatz zu den parasitischen Dipteren, die ihnen in ihrer Lebensweise in gewissem Grade entsprechen, jedoch auch Tiere ganz anderer systematischer Zugehörigkeit angreifen (*Sarcophaga* als Regenwurmparasit, *Lucilia* als Krötenparasit, Dasselfliegen, Rachenbremsen usw.). Ausnahmen bilden die als Eiräuber oder Parasiten bei Spinnen lebenden Arten. Schließlich können von Proctotrupoiden auch Tausendfüßler (*Myriopoda*) angegriffen werden.

Oft ist die Parasitenliste eines Insektes sehr lang und weist Ei-, Larven- und Puppenparasiten, vielleicht auch noch Imaginalparasiten aus einer ganzen Reihe von Schlupfwespenfamilien auf. Andererseits gibt es auch zahlreiche Insekten, die absolut frei von Schlupfwespen sind. Meist ist dabei ihre geringe Körpergröße entscheidend. Es versteht sich von selbst, daß die kleinsten Hymenopteren selbst keine Parasiten haben können. Ebenso können sich auch in den kleinsten Käfern keine Parasiten mehr entwickeln. Als parasitenarm kann man die im Boden lebenden Insekten bezeichnen. Auffälligerweise scheinen die Apterygoten (Ur-Insekten) vollkommen von parasitischen Hautflüglern gemieden zu werden, obgleich manche Arten sehr häufig, ausreichend zugänglich und von genügender Größe sind.

Larvalentwicklung und Verpuppung

Die Larven (Abb. 3) sind in der Regel schwach sklerotisiert und unpigmentiert, so daß sie glasartig durchsichtig sind oder weiß erscheinen. Die Kopfkapsel ist schwach entwickelt und fast immer von gleicher Farbe wie der übrige Körper, der oft deutlich 12 oder 13 Segmente erkennen läßt. In anderen Fällen

ist die Segmentzahl geringer, oder es fehlen überhaupt Segmentgrenzen. Wenn Antennen vorhanden sind, sind sie sehr kurz. Augen und Beine treten nicht auf. Die Mandibeln können kräftig sein. Das ist einerseits bei Junglarven der Fall, die sich mit Hilfe der Mandibeln gegenseitig bekämpfen oder die Haut ihrer Wirte durchbrechen müssen; andererseits können gerade die Mandibeln der älteren Larven gut ausgebildet sein. Letzteres gilt für Endoparasiten, die erst

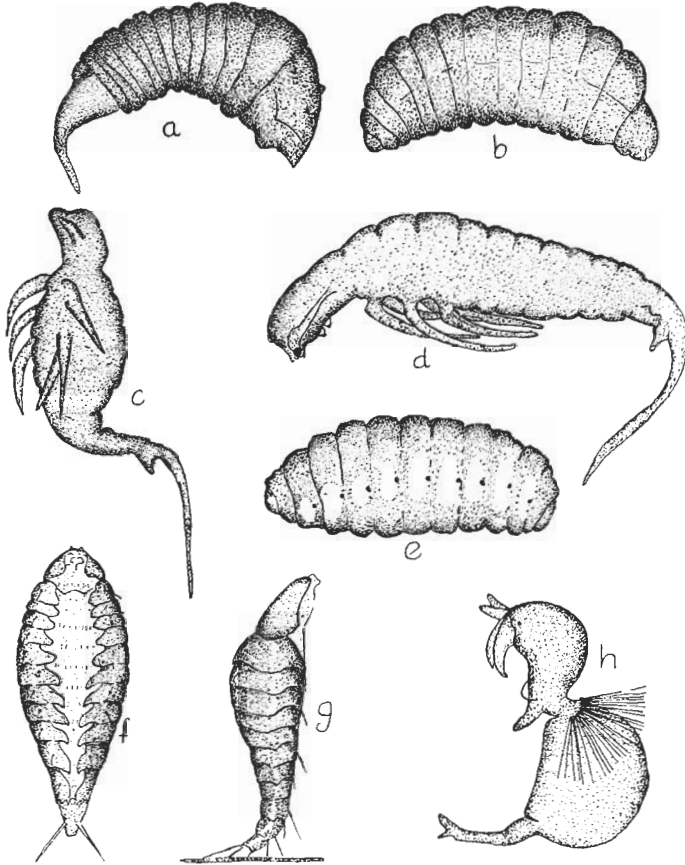
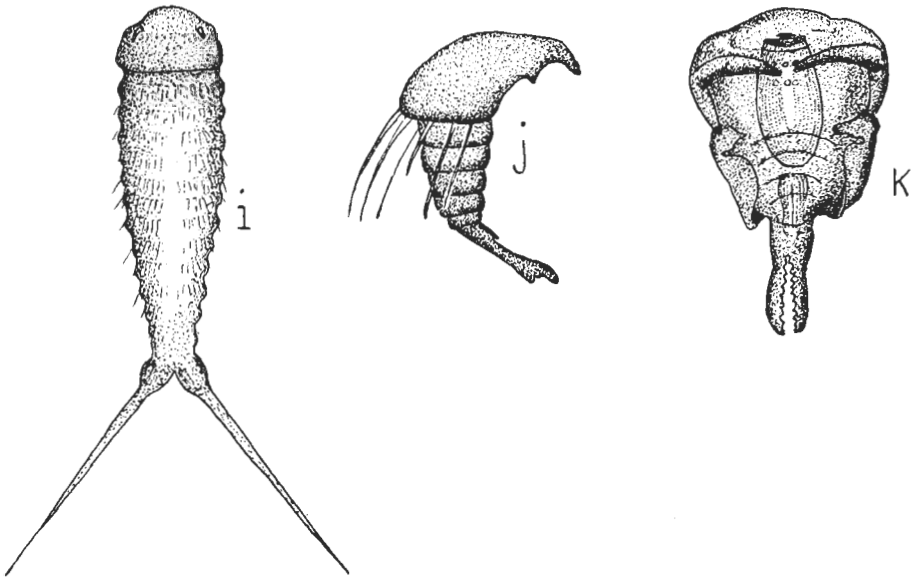


Abb. 3. Verschiedene Larventypen. Es wurden vor allem extreme Junglarven ausgewählt. Die älteren Larven sind meist madenförmig (vgl. a mit b und d mit e).
a, b) *Charips spec.* (Cynipoidea: Charipidae), 1. Stadium und erwachsene Larve
c) *Eucoila keilini* (Cynipoidea: Eucoilidae), 1. Stadium
d, e) *Cotonaspis rapae* (Cynipoidea: Eucoilidae), 1. Stadium und erwachsene Larve
f) Planidium von *Perilampus spec.* (Chalcidoidea: Perilampidae) von unten gesehen
g) Planidium von *Schizaspidia* (Chalcidoidea: Eucharidae) in Wartehaltung auf einem Blatt „stehend“ (von der Seite)
h) *Scelio fulgidus* (Proctotrupoidea: Scelionidae)

im letzten Stadium zum Ausbohren aus dem Wirt auf kräftigere Mundwerkzeuge angewiesen sind (manche Braconiden). Maxillen und Labium sind wesentlich schwächer entwickelt und oft bis zur Unkenntlichkeit zurückgebildet.

Die älteren Larven sind sehr einheitlich: Ihr Körper ist walzigrund, plump und infolge Platzmangels oft stark eingekrümmt. Man kann sie als *madenförmig* bezeichnen. Manche sind nach Abschluß des Fraßes durch nichts zu einer Bewegung zu veranlassen, so daß man kaum entscheiden kann, ob sie noch am Leben sind.

Ganz anders sieht das Bild aus, wenn man die Larven des ersten Stadiums vergleicht. Hier gibt es eine Fülle verschiedener Gestalten, und oft ist der Körper geradezu bizarr zu nennen. Manche Larven sind allerdings von Anfang an madenförmig, so daß sie sich im wesentlichen nur durch ihre Größe von den ausgewachsenen unterscheiden. Sehr häufig sind (mitunter körperlange) Schwanzanhänge, deren Funktion verschieden gedeutet wird. Sicher sind sie teilweise an der Fortbewegung der Larve beteiligt. In anderen Fällen scheinen sie eine gewisse Bedeutung für die Atmung zu besitzen. Als sicher kann man



i) Junglarve von *Agriotypus* (*Ichneumonoidea*: *Agriotypidae*)

j) *Anaphoidea nitens* (*Chalcidoidea*: *Mymaridae*)

k) Cyclopoid-Larve von *Trichacis* (*Proctotrupoidea*: *Scelionidae*)

a, b) nach Haviland aus Clausen, c) nach Keilin & Baume-Pluvinel aus Clausen, d, e) aus Escherich, f) aus Nikolskaja, g) nach Clausen, h) nach Noble aus Clausen, j) nach Clark aus Grassé, k) nach Eyers aus Escherich. Alle Figuren wurden von Ch. Uecker umgezeichnet.

annehmen, daß die Schwanzblasen, die z. B. die Kohlweißlingsschlupfwespe (*Apanteles glomeratus*; *Braconidae*) und verwandte Arten auszeichnen und auch von älteren Larven beibehalten werden, dem Gasaustausch dienen. (Die Schwanzblasen mancher Ichneumonidenlarven sind anders gebaut und wahrscheinlich keine Atmungsorgane.)

Als *Cyclopoïd*larven bezeichnet man die bei Zehrwespen vorkommenden eigentümlichen Larven, die sich durch einen sehr stark entwickelten Vorderkörper und mächtige Mandibeln auszeichnen und eher einem niederen Krebs als einer Insektenlarve ähnlich sehen. Hinter den Mandibeln liegt eine eigentümliche Reibeplatte. Als sehr primitiv hat das Auftreten von Segmentgrenzen am Kopf und das von Beinresten am ersten Thorakalsegment zu gelten. Das schlanke Abdomen endet in einer Schwanzgabel.

Planidium nennt man eine Wanderlarve, die stärker sklerotisiert und mit extremitätenähnlichen Fortsätzen ausgerüstet ist. Derartige Larven kommen bei Erzwespen vor, die ihre Eier in größerer Entfernung von ihrem Wirt oder auch vollkommen unabhängig von dessen Vorhandensein ablegen, so daß die Junglarve ihn aufsuchen oder auf ihn warten muß (s.unten). Ganz aberante Larven gibt es auch unter den parasitischen Cynipoïden.

Im Laufe der Entwicklung erfolgt in mehreren Stufen, die den einzelnen, durch Häutungen getrennten Stadien entsprechen, der Übergang zur typischen Altlarve. Damit wird die Beweglichkeit, die anfangs recht groß sein kann, allmählich eingeschränkt. Wenigstens ist das sehr häufig der Fall. Ektoparasiten können nach wie vor ihre Fraßstelle wechseln, und viele Larven verlassen ihren Wirt zur Verpuppung und spinnen in stundenlanger Arbeit einen Kokon. Einzelne räuberische Larven müssen zeitlebens umherkriechen. Die Zahl der Stadien ist für relativ wenige Arten bekannt. Im allgemeinen dürften es drei bis fünf sein.

Das Tracheensystem ist bei den Endoparasiten zunächst mehr oder weniger unentwickelt und geschlossen, so daß die Larve mit Hautatmung auskommen muß. Erst nach und nach öffnen sich die Stigmen. Gelegentlich wird offensichtlich der Eistiel als Atmungsorgan benutzt. So atmen die Larven mancher Chalcidoiden schon von Anfang an mit offenen Stigmen durch den Eistiel, der in der Stichwunde verankert ist und sie mit der atmosphärischen Luft verbindet.

Die Eintönigkeit, die die letzte Larve zeigt, wird durch eine erhebliche Mannigfaltigkeit abgelöst, wenn man die Verpuppung und die dazu getroffenen Vorbereitungen betrachtet. Zu diesen Vorbereitungen gehört die Abgabe des während der ganzen Larvenzeit zurückgehaltenen Kotes, wobei auch der größte Teil der larvalen Darmzellen abgestoßen wird (Abb. 33). Wie bei den Aculeaten tritt auch hier erst bei der verpuppungsreifen Larve eine Verbindung zwischen Mittel- und Enddarm auf. Ausnahmsweise wird der Kot erst von der frischgeschlüpften Imago entleert.

Gallerzeugende Gallwespen verpuppen sich immer im Inneren ihrer Galle. Bei den Parasiten verwandeln sich die Larven teils im Inneren des Wirtes, teils außerhalb, wobei sie in unmittelbarem Kontakt mit den ausgefräsen

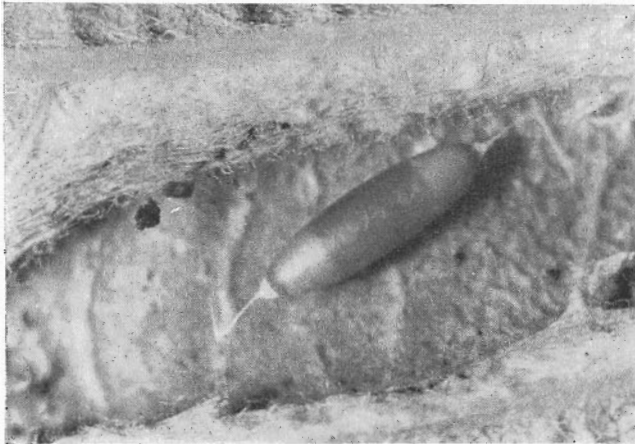
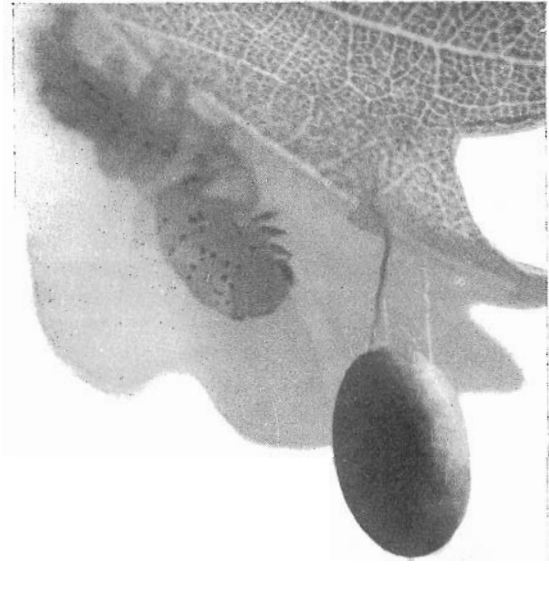


Abb. 4. a) Ichneumoniden-Kokon neben den Resten einer ausgefressenen Raupe. Der Kokon ist an Gespinstfäden aufgehängt.
 b) Braconiden-Kokon, mit endständigen Fäden im Inneren der Blattmine einer Kleinschmetterlingsraupe befestigt

Resten des Opfers bleiben oder sich weit davon entfernen können. Nicht selten wird die Bodenstreu aufgesucht.

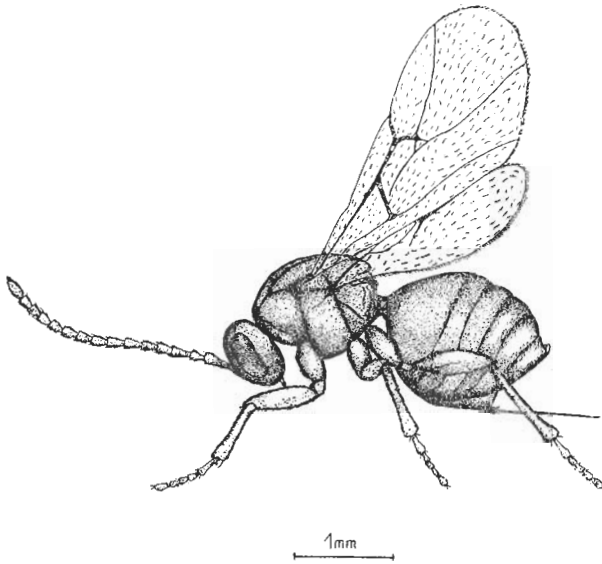
Häufig wird ein Kokon gesponnen (Abb. 4 und 18). In ihrer dabei gezeigten Spinnfähigkeit folgen die Hymenopteren an zweiter Stelle hinter den Lepidopteren. Die Kokons sind Einzelkokons oder Gemeinschaftsgespinnste geselliger Larven. Beträchtliche Unterschiede in Größe, Form, Farbe und Struktur lassen vielfach schon die Art erkennen. Die Wand ist mitunter zweischichtig. Manche Schlupfwespen (*Meteorus*) hängen ihre Kokons an Fäden auf, die eine beträchtliche Länge erreichen können. Wie bei den meisten anderen Insekten entammt das in feine Fäden ausgezogene Material den Speicheldrüsen.

Kokonlose Puppen findet man vor allem bei Arten, die den Schutz der Wirtspuppe oder des Wirtskokons genießen, ferner bei solchen, die in Fraßgängen oder Gallen geborgen sind. Daß manche Puppen völlig frei liegen können, zeigt Abb. 35. Bei Cynipoiden und Chalcidoiden gibt es überhaupt keine richtigen Kokons.

Den geschilderten Vorbereitungen braucht die *Verpuppung*, d. h. das Abstreifen der letzten Larvenhaut, unter der sich die Puppe schon deutlich abzeichnen kann (Vorpuppe, *Praepupa*), nicht unmittelbar zu folgen. Oft vergehen noch Monate, denn sehr häufig überwintert die ausgewachsene Larve, und nicht selten erfolgt auch bei den Schlupfwespen ein Überliegen. Darunter versteht man eine sehr starke Verzögerung der Entwicklung, die dazu führen kann, daß eine oder mehrere Flugperioden übersprungen werden. Die Ruhelarve ist fast stets merklich kürzer als beim Abschluß des Fraßes. Die Puppen sind verhältnismäßig weichhäutig und ganz überwiegend freigliedrig (*Pupa libera*), jedoch kommen ausnahmsweise (bei manchen Erzwespen) auch Mumienpuppen (*Pupa obtecta*) vor.

Die Imagines müssen oft beträchtliche Hindernisse überwinden, um ins Freie zu gelangen: Die Haut oder Puppe des Wirtes, dessen oder der eigene Kokon, die z. T. recht harten Wände von Gallen oder andere Pflanzenteile können sich in den Weg stellen. Bei manchen Arten werden von Puppenhüllen oder Kokons regelmäßige Deckel abgehoben. In anderen Fällen sind die Schlupflöcher sehr unregelmäßig begrenzt. Die Art des Schlupfloches läßt häufig Schlüsse darauf zu, wer es verfertigte. Zum Beispiel sind die Schlupflöcher von Eiparasiten viel kleiner als die von Raupen, Blattwespenlarven oder Wanzen. Blattlausparasiten (*Aphidiidae*) schneiden aus der parasitierten Blattlaus eine einseitig befestigt bleibende Scheibe, die das Schlupfloch als Deckel verschließt. Die Hyperparasiten nagen dagegen eine von zackig verlaufenden Rändern begrenzte Öffnung.

Die Gesamtentwicklung der Schlupfwespen beansprucht günstigstenfalls kaum mehr als eine Woche, so daß zahlreiche Generationen im Laufe eines Jahres aufeinander folgen können. In anderen Fällen kommen regelmäßig nur eine oder zwei Generationen im Jahr vor. Bei Gallwespen kann die Entwicklung einer Generation unter Umständen mehr als ein Jahr dauern. So ergänzen sich die zwei miteinander im Wechsel stehenden Generationen von *Biorhiza pallida*



a

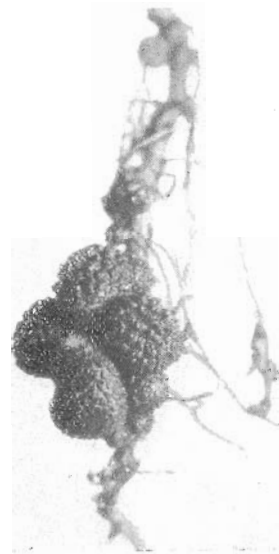


Abb. 5. *Biorhiza pallida*. a) Weibchen der zweigeschlechtlichen Generation (Zeichnung Ch. Uecker) b) Wurzelgallen der agamen Generation (Photo Dr. Ruppolt)

b

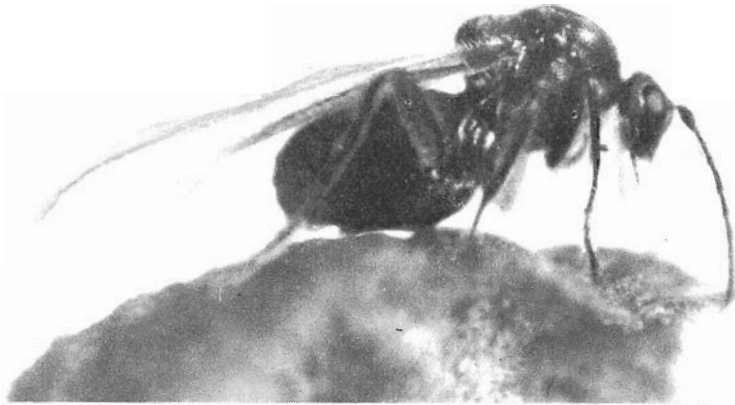


Abb. 6. *Cynips quercus-folii*

a) Die unscheinbare Knospengalle der zweigeschlechtlichen Generation an einem Eichenzweig (Größe etwa 2 mm)

b) So:ben aus einem Gallapfel geschlüpftes Weibchen der agamen Generation