©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N. F. 7	5	331—347	Freiburg im Breisgau 1. Dezember 1959

Zum Parasitismus der Fächerflügler (*Strepisptera*)*

von

RUDOLF GAUSS, Zarten b. Freiburg i. Br.**

Mit Taf. 14, Fig. 2—Taf. 16, Fig. 3

Inhaltsübersicht

Seite
Einleitung 331
Phylogenie und Stellung im System 333
Metamorphose und Morphologie 334
Die Primärlarve 334
Die Sekundärlarve 335
Die Puppe 336
Die Imago 336
Männchen 336
Weibchen 337
Begattung, Befruchtung und Larvengeburt 338
Wirtsarten und Vorkommen 340
Generationenzahl und Geschlechterverhältnis 341
Befall der Wirtsgeschlechter, Einzelbefallstärke und Ausbohrstellen 342
Gegenseitiges Verhalten von Wirt und Fächerflügler 344
Veränderungen an stylopisierten Wirten 345
Die Übertragung der L_1 auf neue Wirte 346
Schlußbetrachtung 346
Schrifttum 347

Einleitung

Wenn vom Parasitismus bei Insekten die Rede ist, denkt man im allgemeinen zunächst an Schlupfwespen und deren Verwandte (*Ichneumonidae, Braconidae, Chalcididae* u. a.), einige wenige andere Haut- und Zweiflügler (*Chrysididae, Mutillidae, Vespidae, Cynipidae, Apidae, Conopidae, Tachinidae* u. a) und allenfalls noch an die Fächerkäfer (*Rhipiphoridae*), deren Schmarotzertum uns mehr oder weniger häufig begegnet und daher einigermaßen gut bekannt ist. Hinzu kommt noch, daß wir uns als „*Homo oeconomicus*" in der Hauptsache mit — nach menschlichen Begriffen — „Nützlingen" oder

* Herrn Prof. Dr. H. BISCHOFF, Berlin, zum 70. Geburtstag.
** Forstschutzstelle Südwest, Wittental b. Freiburg i. Br.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

„Schädlingen", die wirtschaftlich eine Rolle spielen, intensiv beschäftigen und von den sogenannten „Indifferenten", wenn überhaupt, dann nur am Rande Notiz nehmen.

So ist bisher der verhältnismäß kleinen, nur parasitisch lebenden Insektenordnung der Fächerflügler, *Strepsiptera,* nur äußerst geringe Beachtung geschenkt worden. Dies verwundert um so mehr, als die Strepsipteren in das wohl interessanteste Kapitel des Parasitismus überhaupt gehören und in überseeischen Zuckerrohr-Gebieten zeitweise in der biologischen Bekämpfung von schädlichen Zikadenarten bereits eine gewisse Bedeutung erlangt haben. Auf der ganzen Erde beschäftigten sich meines Wissens kaum fünfzig Wissenschaftler mit ihnen; die Mehrzahl davon auch nur, wenn sie als Spezialisten für Hymenopteren oder Homopteren, die die häufigsten Wirte stellen, mit den Fächerflüglern in Berührung kamen. Der erste, relativ späte Fund einer Strepsiptere stammt aus dem Jahre 1794 von Rossi, der das Tier, es handelte sich um *Xenos vesparum* Rossi, die sogenannte *Wespenbreme* auf der Feldwespe, *Polistes gallicus* L., entdeckte und für eine parasitische Hymenoptere hielt.

Schon der wissenschaftliche Name *Strepsiptera* deutet auf eine geringe, diesen Kerbtieren zuteil gewordene Beachtung hin. Auf deutsch heißt er „Dreh- oder Schraubenflügler" und zeigt, daß diese Insekten zunächst nur nach toten männlichen Stücken, bei denen die rudimentären bzw. umgewandelten Vorderflügel spiralartig zusammentrocknen, benannt wurden. Der deutsche Name „Fächer- oder Kolbenflügler" ist viel zutreffender, bezeichnet er doch die noch zu besprechenden Besonderheiten der Flugorgane weit richtiger.

Sowenig geklärt die noch zu erörternde systematische Stellung der Fächerflügler auch heute noch ist, so eindeutig bekannt und dargestellt ist das Grundsätzliche über Parasitierung, Metamorphose, Lage der schmarotzenden Stadien im Wirt und über den eigen- und einzigartigen Begattungsvorgang einiger „Standardtypen", nicht nur in der Spezialliteratur, sondern auch in einschlägigen Lehrbüchern (4, 8, 13, 15, 16, 21). Deshalb ist man einigermaßen erstaunt, in den erst 1951 und 1953 erschienenen Heften Nr. 47 (Sedlag, Hautflügler I) und Nr. 113 (Hüsing, Parasitismus im Tierreich) der als gut und lehrreich anerkannten „Neuen Brehm-Bücherei" über Fächerflügler die Tatsachen völlig umkehrende Darstellungen zu finden. Dies und meine eigenen Funde und Beobachtungen veranlassen mich, dem Wunsche des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz, Freiburg i. Br., gerne nachzukommen, einiges über Morphologie und Biologie dieser interessanten Kerbtierordnung zusammenfassend mitzuteilen, soweit es sich um das mitteleuropäische Faunengebiet handelt und der mir zur Verfügung stehenden Literatur entnommen werden konnte, um so mehr, da die Strepsipteren-Literatur infolge ihrer Verstreutheit in Fachzeitschriften, oft auch in speziellen Hymenopteren- und Homopterenarbeiten, nur schwer zugänglich ist. Herrn Prof. Dr. W. Ulrich, Berlin, möchte ich an dieser Stelle besonders herzlich für Zurverfügungstellung von Literatur, wertvolle Hinweise und für die freundliche Bestätigung der Bestimmung meiner Funde aus dem badischen Raum danken.

Entsprechend den Bezeichnungen, die für eine Parasitierung durch andere Schmarotzer üblich geworden sind, wie z. B. „ichneumoniert" durch Schlupfwespen, „chalcidiert" durch Zehrwespen, „tachiniert" durch Raupenfliegen, „conopiert" durch Blasenkopffliegen usw., nennt man von Strepsipteren befallene Insekten nach der wohl bekanntesten Fächerflüglergattung *Stylops* „stylopisiert".

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Phylogenie und Stellung im System

Durch einen bei Danzig gefundenen Bernstein-Einschluß des Männchens der ausgestorbenen Art *Mengea tertiaria* MENGE (GROTE), *Mengeidae,* dem einzigen fossilen Fund bisher, sind die Strepsipteren bereits aus dem unteren Oligozän (Tertiär) nachgewiesen (15) (Taf. 14, Fig. 2).

Die phylogenetische Entwicklung der Fächerflügler und ihre Einordnung in das System sind bis heute noch umstritten. Es hat im Laufe ihrer Erforschung alle nur erdenklichen Ansichten darüber gegeben. So wurden sie von verschiedenen Autoren den *Hymenoptera* (ROSSI 1794), den *Diptera* (LATREILLE 1807, LAMARCK 1816), den *Hemiptera* (nach MEINERT 1896), den *Trichoptera* (GEGENBAUR 1827) und den *Neuroptera* (SHUCKARD 1840) zugeordnet, aber auch als eigene Ordnung, z. B. zwischen *Lepidoptera* und *Diptera* stehend (LATREILLE 1817), angesehen. JEANNEL (7, 8) stellt sie noch 1951 als Ordnung in die Überordnung *Hymenopteroidea* (Hautflüglerartige). Mit mehreren der von ihm angeführten Merkmale ließe sich jedoch auch eine eventuelle stammesgeschichtliche Entwicklungsbeziehung zu anderen Insektenordnungen erklären. Andere wieder können durch die Spezialisierung zum Parasitismus denen von parasitischen Hautflüglern ähnlich geworden sein. Die Hauptmerkmale deuten aber m. E. wohl auf die mögliche Richtigkeit ihrer Coleopteren-Verwandtschaft hin. Nach einigen Autoren (z. B. KIRBY 1813) stellen die Fächerflügler lediglich eine Familie der *Coleoptera* dar, die in verwandtschaftliche Beziehung zu der ebenfalls parasitisch, und zwar bei *Vespidae* und *Blattidae* lebenden Käferfamilie *Rhipiphoridae* gesetzt wird (12, 14). Diese Ansicht wird von HORION (briefl. Mitteilung) und den meisten Coleopterologen nicht geteilt. Zum besseren Vergleich mit diesen ziemlich seltenen und auch wenig bekannten, schmarotzenden Käfern bringe ich in Taf. 14, Fig. 3 die Ansichtszeichnung eines Männchens des Wespenkäfers, *Metoecus paradoxus* L., das am 5. 10. 1956 in Zarten b. Freiburg i. Br. am Flugloch eines Erdnestes der Deutschen Wespe, *Paravespula germanica* F., von mir erbeutet wurde[1].

Nach mehreren morphologischen und auch biologischen Merkmalen — erwähnt seien hier nur die triungulide Primärlarve, die bei Hymenopteren nicht vorkommende Viviparie, der im Gegensatz zu den Hymenopteren als Hauptträger der Flugleistung extrem stark ausgebildete Metathorax und die wie bei den Coleopteren allein häutigen Hinterflügel der Strepsipteren-Männchen — ist mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß käferartige Tiere die Vorfahren auch der Fächerflügler waren, die sich später aber durch ihre Entwicklung zum Parasitismus zu ihrer heutigen Gestalt abgewandelt haben. Danach ist m. E. die von HANDLIRSCH, ULRICH und anderen vertretene Einteilung, die den Fächerflüglern den Rang einer eigenen Ordnung *Strepsiptera* in der Überordnung

---

[1] HORION berichtet 1956 in „Faunistik der mitteleuropäischen Käfer", Bd. V, *Heteromera,* S. 123 (Entom. Arb. a. d. Mus. G. FREY, Tutzing): HOFFER (1883) bestreitet die Angaben früherer Autoren, daß *Metoecus paradoxus* L. auch in Nestern von *Paravespula germanica* F. schmarotzt, da er sämtliche seiner über 600 Exemplare lediglich bei oder aus *Paravespula vulgaris* L.-Nestern erhalten hat. Bei meinem Fang von *Metoecus paradoxus* L. handelt es sich aber einwandfrei um ein Nest von *Paravespula germanica* F., was durch die aus demselben Nest erbeuteten Wespen beiderlei Geschlechts und auch Arbeiterinnen nachgewiesen werden konnte. Ein weiteres, ebenfalls mit braunen Flügeldecken versehenes Männchen von *Metoecus paradoxus* L. erhielt ich am 25. 8. 1959 aus Wittental b. Freiburg i. Br. von Herrn Prof. Dr. Dr. G. WELLENSTEIN, in dessen Wohnung (im 2. Stock) es gefangen wurde. In unmittelbarer Nähe des betreffenden Wohnraumes befand sich nur ein Nest von *Paravespula vulgaris* L. unter dem Dach.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Coleopteroidea (Käferartige) gleichwertig neben der Ordnung *Coleoptera* einräumt, die vorläufig zutreffendste Lösung dieser umstrittenen Frage (15, 16, 18). Um nicht noch weitere Verwirrung in der schon oft als nur dem Selbstzweck dienend verleumdeten Systematik zu schaffen, sollte es m. E. bei der jetzt allgemein gebräuchlichen und gewohnten Einteilung bleiben und eine endgültige Entscheidung erst getroffen werden, wenn noch das eine oder andere fossile oder rezente „missing link" entdeckt oder gefunden wird und die bisherigen Familien, Gattungen und Arten morphologisch und biologisch eingehender als bisher bearbeitet sind. Von den meisten bekannten und beschriebenen Arten und sogar Gattungen sind entweder nur Männchen, oder Weibchen oder Larvenformen, in manchen Fällen lediglich stylopisierte Wirtsarten gefunden und die Fächerflügler danach benannt worden. Vielfach wurden nur einige wenige Tiere oder sogar nur ein einziges Exemplar zur Neubenennung von Arten oder gar Gattungen herangezogen. Es gibt daher leider noch keine gültige Aufstellung und Benennung aller bislang gemachten Funde. „Aus diesen Gründen", schreibt LAUTERBACH 1953 (11), „habe ich auf Benennung der vorliegenden *Stylops*-Art (an eine Bestimmung ist gar nicht zu denken) verzichtet und mich bemüht, sie durch Herkunft und Wirt zu definieren."

Metamorphose und Morphologie

Die lebendgebärenden Fächerflügler durchlaufen eine polymetabole Entwicklung. Ihre einzelnen Verwandlungsstadien sind:

1. Das im Weibchen sich entwickelnde und bis einschließlich zur Primärlarve ebendort reifende Ei,
2. die nach der Larvengeburt frei bewegliche, oligopode Primärlarve (L_1),
3. die madenartige, extremitätenlose, endoparasitische Sekundärlarve (L_2) mit, je nach Art und Gattung, keiner weiteren oder bis zu vier Häutungen,
4. die stationäre, teilweise aus dem Wirt ragende Puppe und
5. die nur im männlichen Geschlecht schlüpfende, als Weibchen in der Puppenhaut verbleibende Imago.

Ausnahmen hiervon bilden die im mitteleuropäischen Raum nicht vorkommenden Arten der primitiven Familie *Mengeidae*, die den Wirt schon als Sekundärlarve verlassen und sich außerhalb desselben verpuppen sollen. Bei ihnen besitzt auch das Weibchen — im Gegensatz zu der bei uns heimischen Familie *Stylopidae* — Augen, Antennen und Beine, aber keine Flügel und ist eigenbeweglich. Von dieser Familie sind *Lepismatidae* als Wirte bekannt (9). Diese nicht mitteleuropäischen Formen sollen im weiteren unberücksichtigt bleiben, da sie uns nicht begegnen. Sie haben aber, wie der im baltischen Raum gefundene Bernstein-Einschluß zeigt, in vorgeschichtlicher Zeit auch in unserem Gebiet gelebt.

Die Primärlarve (L_1) als Transport-, Verbreitungs- und Infektionsstadium

Die mikroskopisch kleine, triungulide Primärlarve, die an die Triungulinuslarve der *Meloidae* und *Rhipiphoridae* erinnert, ist in Kopf, Brust und Hinterleib geteilt und hat eine *Lepisma*-ähnliche Gestalt von graugelblicher Farbe. Sie besitzt jederseits am Kopf dunkel pigmentierte, gehäuft angeordnete Ocellen und außer zwei gebogenen, stäbchenartigen Mandibeln nur rudimentäre Mundwerkzeug- und Antennenanlagen. Nach bisheriger Kenntnis soll sie keinerlei

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Nahrung zu sich nehmen. Der Thoraxteil ist mit drei Beinpaaren ausgestattet, deren eingliedrige Tarsen in Borsten oder Haftscheiben enden. Am zehnten Abdominalsegment sind zwei relativ lange, starre Borsten kugelig eingelenkt, die die Larven auch zum Springen befähigen. Nach SAUNDERS kann die Länge einer Sprungstrecke z. B. bei *Xenos vesparum*-L_1 bis zur 50fachen Körperlänge erreichen. Nach Auffinden eines passenden Wirtes bohrt die L_1 sich mit Hilfe der Mandibeln meist in das Wirtsabdomen, häufig auch in andere Stellen ein, von wo aus sie dann in das Abdomen weiterwandert. Man nahm bislang an, daß die L_1 bei Hymenopterenwirten nur bereits geschlüpfte Wirtslarven stylopisieren. LINSLEY konnte neuerdings nachweisen, daß die L_1 einer amerikanischen *Stylops*-Art sich auch in die Eier ihres *Andrena*-Wirtes einbohren kann (ULRICH, briefl. Mitteilung). Die Lebensdauer der L_1 ist relativ kurz. Sie beträgt außerhalb des Weibchens je nach Art bis zu acht Tagen (1, 15). Wenn kein Wirt in dieser Zeit gefunden wird, stirbt die L_1. Der aktive Ausbreitungsradius wird mit ungefähr einem Meter angegeben. Durch Ortswechsel mit ihnen behafteter Wirte werden die L_1 passiv über erheblich weitere Räume verbreitet.

Die Sekundärlarve (L_2) als Ernährungsstadium

Nach dem Eindringen in den Wirt häutet sich die L_1 zu der madenartigen, extremitätenlosen Sekundärlarve. An Stelle der Ocellenanhäufungen sind nur noch kleine Pigmentflecke vorhanden, die nach und nach auch verschwinden. Der Kopfteil der elfenbeinweißen L_2 ist vom übrigen Körper leicht abgesetzt und besitzt auf der Ventralseite eine spaltförmige Mundöffnung. Einzelne kleine Erhebungen lassen auf rudimentäre Reste von Mandibeln und Maxillen oder Labium schließen. An den Thorax schließt sich ohne besonderen Übergang das aus zehn Segmenten bestehende Abdomen an. Die Körperform wird zunehmend zylindrisch mit abgerundeten Enden. Die L_2 lebt als echter Endoparasit im Wirtsabdomen, vollständig umgeben von Blutflüssigkeit und Gewebe des Wirtes. Der relativ mächtige Mitteldarm ist vom Enddarm und damit vom After getrennt, so daß keine Defäkation stattfinden kann. Der sämtliche Mundwerkzeuge entbehrende Mund ist offen und kann keine geformte Nahrung vom Wirtsgewebe abtrennen. Da Schluckbewegungen im Mund beobachtet werden konnten, nimmt man an, daß die Ernährung hauptsächlich aus Wirtsblut besteht und ohne Aufnahme von Ballaststoffen durch die Mundöffnung oder aber auf osmotischem Wege durch die äußerst zarthäutige Körperwand geschieht. Auch die Atmungsfrage ist noch ungeklärt. Man vermutet vorläufig, daß die L_2 den notwendigen Sauerstoff dem Wirtskörper ebenfalls auf osmotischem Wege entnimmt, wie es auch endoparasitische Entwicklungsstadien gewisser Tachinen und Schlupfwespen tun.

In späteren Entwicklungsstufen lassen sich bereits die Geschlechter unterscheiden. Männliche L_2 besitzen dann an den Thorakalsegmenten auf der Ventralseite sechs knopfartige Erhebungen als Anlagen der künftigen Beine. Ihr Kopfteil ist durch eine deutlicher werdende Naht vom Thorax getrennt und die Antennen- und Augenanlagen werden sichtbar. Weibliche L_2 zeigen auch weiterhin keine Beinanlagen und lassen eine zunehmende Verschmelzung von Kopf- und Brustteil erkennen. Auch am Abdomen ergeben sich Unterschiede. Bei der männlichen L_2 bildet sich in dem beinahe konisch zugespitzten Abdominalende im neunten Segment die Genitalöffnung, während bei der weiblichen L_2 die beiden letzten Segmente zu einem einzigen, stumpf gerundeten Endsegment ohne Genitalöffnung verschmelzen.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die Puppe als Ruhe- und Umformungsstadium

Die vollständig entwickelten Larven beiderlei Geschlechts dringen mit Kopf- und Brustteil durch die Intersegmentalhaut zwischen zwei Segmenten aus dem Wirtsabdomen zur Verpuppung hervor (Taf. 15, Fig. 1).

Die männliche Puppe bildet sich nun wie eine Dipterenpuppe frei innerhalb der letzten, nur im herausragenden Vorderteil erhärteten und stark chitinisierten Larvenhaut, die dort ein bolzenförmiges, oben halbkugeliges, schwarzbraun pigmentiertes und glänzendes Aussehen erhält und an ein Tachinen-Tönnchen erinnert. Die Puppe selbst ist coleopteren-artig gemeißelt und läßt bereits Kopf mit Augen, Brustteil mit anliegenden Bein- und Flügelscheiden und Hinterleib deutlich erkennen. Bei der weiblichen Puppe liegt das herausragende Vorderteil als schüppchenartiges, heller braun chitinisiertes Gebilde dem Wirtsabdomen mit der Dorsalseite flach auf. Das Abdomen bleibt als kaum segmentierter, unförmig praller Sack in seiner ganzen Länge im Wirt. Im Gegensatz zur männlichen Puppe trennt sich die letzte Larvenhaut nicht von der Puppenhaut, sondern bleibt ihr innig verbunden. Die einzige noch erkennbare Trennlinie zwischen Kopf und Thorax ist in der ventralen Naht zu erblicken, die die spätere imaginale Brutspalte ergibt. Der sekundäre Sexualdimorphismus der Fächerflügler zeigt sich jetzt in den Puppen sehr deutlich.

Die Imago als Fortpflanzungsstadium

Die als Imago freilebenden Männchen (Taf. 16, Fig. 1) erinnern in gewisser Weise in ihrem Habitus an die männlichen Imagines der Coleopterengattung *Rhipidius* der Familie *Rhipiphoridae*, bei denen die Antennen auch gefächert, die Vorderflügel stark verkürzt und die Hinterflügel nicht einschlagbar sind. Die Strepsipterenmännchen sind aber wesentlich zarter gebaut. Die einzelnen Thoraxteile und Abdominalsegmente sind durch sehr ausgeprägte und weiche Zwischenhäute miteinander verbunden und besonders im stärker chitinisierten Thorax leicht gegeneinander verschiebbar im Gegensatz zu dem fast starr zusammengesetzten und daher kompakter wirkenden Coleopterenkörper. Die Fächerflügler-Männchen haben einen kurzen, queren Kopf mit mehr oder weniger gestielten, brombeerartigen ocellären Augenkomplexe und je nach Art vier bis siebengliedrige, oft recht lange Antennen (s. Taf. 16, Fig. 1), deren dritte Glieder, bei mehreren Gattungen auch die folgenden, seitlich stark verlängert und verbreitert sind, so daß die Fühler gegabelt oder gefächert erscheinen. Die Antennen sind mit einer Anzahl von Sinnesorganen besetzt, deren Bedeutung noch nicht eindeutig bekannt ist. Man nimmt an, daß sie als Hilfsorgane beim Aufsuchen der Weibchen dienen. Da die Imagines keinerlei Nahrung zu sich nehmen, sind die Mundteile bis auf zwei, wahrscheinlich bedeutungslos gewordene, messerartige Mandibeln, eine winzige Mundöffnung und jederseits zwei weitere, zweiteilige Anhänge, deren Entstehung und Bedeutung von einzelnen Autoren unterschiedlich aufgefaßt wird, stark rudimentär. Auch der größtenteils mit Luft gefüllte Darm ist weitgehend reduziert. Pro- und Mesothorax stellen nur schmale segmentale Chitinringe dar, da die dort inserierten Halteren offenbar keine stärkere Muskulatur benötigen. Dadurch scheint der Kopf frei auf einem dünnen Hals zu sitzen, wie es bei Hymenopteren und anderen Insektenordnungen tatsächlich der Fall ist. Der m. E. zu Unrecht von Jeannel (7, 8) als freistehend bezeichnete Kopf der Strepsipteren-Männchen wurde von ihm auch als eines der Merkmale für die Hymenopteren-Verwandtschaft gedeutet.

Das vordere Flügelpaar ist zu kleinen, kolbenförmigen Halteren umgebildet,

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

die aller Wahrscheinlichkeit nach als Stimulations- und Gleichgewichtsorgane während des Fluges dienen. Wenn diese Halteren ausgeschaltet sind, werden die Tiere, wie Versuche ergaben, flugunfähig oder ihr Flug wird zumindest ungeschickt und ungerichtet, wie es ähnlich auch Versuche mit Dipteren gezeigt haben (6). Die von nur wenigen, schwach ausgebildeten und nicht zusammenhängenden Längsadern durchzogenen, sehr großen Hinterflügel sitzen an dem außergewöhnlich stark ausgebildeten und mit erheblicher Muskulatur ausgestatteten Metathorax. Sie können nur der Länge nach fächerartig gefaltet, nicht dagegen zur Verkürzung eingeschlagen werden.

Die verhältnismäßig kurzen und kräftigen, zum aktiven Fortbewegen aber wenig geeigneten Beine fungieren fast nur als Klammerorgane während der Begattung auf dem Wirtsabdomen. Sie haben — bei unseren Formen — klauenlose Tarsen, deren einzelne Glieder, je nach Art zwei bis vier, eine bläschenartige, feinbehaarte Sohle besitzen. Sie erinnern damit entfernt an die Tarsalendglieder der *Thysanoptera* oder, vielleicht besser, an die Pulvillenanhänge vieler *Diptera*.

Das Abdomen stellt ein in zehn Segmente geteiltes, beinahe schlauchartiges, relativ weiches Gebilde dar, das zum größten Teil mit im Metathorax bereits beginnenden, ehemals paarigen, zu einer Gonade verschmolzenen Hoden ausgefüllt ist. Nach Entlassung der Samenfäden bei mehrmals möglichen Kopulationen schrumpft der Hinterleib bis auf ungefähr die Hälfte seiner ursprünglichen Länge zusammen. Das neunte Abdominalsegment, welches das zehnte ventral überragt, trägt als Begattungsorgan die in Ruhe zurückgeklappte Penisscheide mit dem vorstreckbaren Penis. Die Lebensdauer der Strepsipteren-Männchen ist recht kurz und beträgt nur wenige Stunden. Bei zwei von mir gezogenen *Xenos vesparum*-Männchen trat nach je zwei beobachteten Begattungen der Tod nach fünf Stunden ein. Zwei weitere Männchen lebten, ohne kopuliert zu haben, auch nur fünf bzw. fünfeinhalb Stunden. Die von mir gezogenen vier Männchen schlüpften alle in der Mittagszeit zwischen 12.00 und 14.00 Uhr. Infolge ihrer großen Hinterflügel und der starken Metathorax-Muskulatur sind die Männchen relativ gute Flieger. Während ihrer kurzen Lebenszeit sind sie mit Ausnahme der Begattungen dauernd in fliegender Bewegung. Aber auch während der Kopulation verhalten sie sich keinen Augenblick ruhig. Die Halteren kreisen auch dann fast ununterbrochen und der ganze Körper vibriert in anscheinend starker Erregung. Nur die Hinterflügel sind dann unbewegt und nach hinten ein wenig längsgefaltet, so daß ihre Vorderränder dabei einen stumpfen Winkel zueinander bilden. Wenn die Bewegungen, besonders aber die der Halteren nachlassen oder ganz aufhören und nur die Beine noch unkontrollierte Zuckungen ausführen, während das Tier mit mantelartig um den Körper geschlagenen Hinterflügeln seitlich oder rücklings auf dem Boden liegt, steht das Ableben kurz bevor.

Die im Wirt verbleibenden Weibchen (Taf. 16, Fig. 2) sind so eigenartig gestaltet, daß es in keiner Insektenordnung eine Parallele gibt. Nur bei den schon genannten *Rhipiphoridae* und den Sackträgern, *Psychidae (Lepidoptera)*, kommt etwas Ähnliches vor. Bei einigen Arten dieser beiden Familien verbleibt auch das larvenartige, mit nur rudimentären Extremitäten und Mundwerkzeugen ausgestattete Weibchen in der allerdings nicht mehr innig mit ihm verbundenen Puppenhaut und wird auch dort normal durch die Genitalöffnung, die sich am Abdomenende befindet, begattet. Das Strepsipteren-Weibchen dagegen unterscheidet sich überhaupt nicht von der Puppe, mit deren Haut es bis auf eine

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

ventral gelegene Zone innig verbunden bleibt. Es stellt eigentlich nur einen plumpen, anhanglosen Ei- und später Larvenbehälter dar. Der Körper ist in die zwei Abschnitte, Cephalothorax außerhalb und Abdomen innerhalb des Wirtes, gegliedert. Der Cephalothorax ist in der Seitenansicht flach und dem Wirtsabdomen dicht anliegend, in der Aufsicht abgerundet trapezförmig. Die ehemaligen Thorakalsegmente sind nur noch auf der dem Wirt zugekehrten, weicheren und helleren Dorsalseite an dunkler pigmentierten Resten der Nahtlinien zu erkennen. Auf der stark chitinisierten, dem Wirt abgekehrten Ventralseite befindet sich im oberen Drittel an der Verschmelzungsstelle von Kopf und Thorax eine Querspalte mit verstärkten Chitinrändern, die mit einer Membran aus der Larvalcuticula verschlossen ist. Es ist die als Brutspalte bezeichnete am Körpervorderende neu entstandene, weibliche Genitalöffnung, die je nach Gattung schlitzförmig oder breitoval geformt ist. Das seitlich an der breitesten Stelle des Cephalothorax liegende Stigmenpaar hat mehrfach zu Verwechslungen mit Augen geführt, die aber überhaupt nicht vorhanden sind. Vor der Brutspalte liegt die bedeutungslos gewordene Mundöffnung mit jederseits kleinen Erhebungen, die als Reste der Mund- und Tastwerkzeuge aufzufassen sind. Das sackförmige, völlig im Wirt verbleibende Abdomen ist vom Cephalothorax durch eine halsartige Einschnürung getrennt und vollkommen weichhäutig. Nur im Abdomen löst sich die Imaginalhaut in einer partiellen Häutung auf der Bauchseite in einer mehr oder weniger breiten Zone über mehrere Segmente von den im übrigen innig mit ihr verbundenen Larven- und Puppenhäuten. Der hierdurch entstehende Hohlraum bildet den sogenannten Brutkanal, der sich oft durch eine dunklere Färbung vom übrigen, elfenbeinweißen Abdomen abhebt. In diesen Brutkanal münden die segmentalen Gebärorgane, die sich, je eins im zweiten bis sechsten Segment — nach Art und Gattung verschieden, jedoch im Höchstfall nur fünf, meist weniger — in der Leibeshöhle befinden und dort frei im Raum, zunächst verschlossen, enden. Im Inneren sind sie mit zum Brutkanal gerichteten Spinulae ausgestattet, die sich auf der Imaginalcuticula, also der Brutkanal-Innenwand, die der als Außenwand dienenden Larven- und Puppenhaut gegenüberliegt, bis zum Cephalothorax fortsetzen. Die Außenhaut des Brutkanals zeigt durch einen schwach chitinisierten Fleck je Gebärorgan die Anzahl derselben an. Der Leibeshohlraum des Weibchens ist bei fast völlig reduziertem Darm, Gefäß- und Nervensystem prall mit Eiern gefüllt, die ohne Zusammenhang durch Ovariolen innerhalb des Fettkörpers und der reduzierten Organe eingebettet sind. Ihre Zahl kann über 2000 Stück betragen. Die tatsächliche Lebensdauer ist nicht genau anzugeben. Es hat den Anschein, als ob das Weibchen nach der Eireife als Individuum abstirbt und der Gebärapparat bis zur erfolgten Larvengeburt ein eigenständiges Leben weiterführt. Man kann daher wohl erst nach der Geburt der Larven vom eigentlichen Tod des Weibchens sprechen und muß demgemäß den Strepsipterenweibchen, besonders aber denen, die nach im Herbst geschehener Begattung überwintern, um erst im folgenden Frühjahr die Larven zu entlassen, eine den Männchen gegenüber um ein Vielfaches größere Lebensdauer zurechnen.

Begattung, Befruchtung und Larvengeburt

Die Imagines beider Geschlechter sind nach dem oben Gesagten als reine Fortpflanzungsorgane anzusprechen, deren gesamter Organismus allein der Arterhaltung dient.

Sofort nach dem Schlüpfen, das nach Aufspringen des Puppenoberteils (Oper-

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

culum) an dazu vorgebildeter Naht mit großer Schnelligkeit geschieht und kein langsames Herausarbeiten, Erhärtenlassen der Flügel oder ähnliche Vorbereitungen wie bei anderen Insekten erfordert, fliegt das Männchen in einer Art Schwirrflug mit beinahe senkrecht hängendem Körper und sich drehendem Abdomen aufgeregt auf der Suche nach begattungsbereiten Weibchen umher. Nach LAUTERBACH (11) und anderen Autoren besteht sicherlich eine Duftanlockung, die vermutlich von in den NASSONOW'schen Drüsen des weiblichen Cephalothorax produziertem Duft ausgeht und nur nach einer bestimmten Eireife erfolgt. Der Duft wird vom Männchen wahrscheinlich mit Hilfe der antennalen Sinnesorgane aufgenommen. Daß die Lockwirkung nur von dem Cephalothorax ausgeht, konnte durch verschiedenartige Versuche nachgewiesen werden (17). Vor der bestimmten Eireife und nach erfolgter Begattung scheint keine Lockwirkung zu bestehen. Derartige Sexualduftstoffe sind auch bei Lepidopteren bekannt, besonders bei den im eischweren Zustand schlecht oder gar nicht fliegenden Spinnerweibchen. Ein weiteres Beispiel dafür sind die bereits erwähnten Sackträger, *Psychidae,* deren ebenfalls madenförmige Weibchen auch nicht eigenbeweglich sind.

Der Begattungsakt, bei dem sich das Männchen am Wirtsabdomen festhält, ist im allgemeinen recht kurz und dauerte z. B. bei zwei von mir beobachteten Männchen von *Xenos vesparum* ROSSI und je zwei Kopulationen jedesmal kaum eine halbe Minute. Mehrfachbegattungen sind keine Seltenheit. Mit dem ausgeklappten Oedeagus wird die Brutspalten-Membran durchschlagen und die Spermien werden frei in den Cephalothorax entlassen. Nach der Begattung wird die durch das Männchen verursachte Öffnung in der Membran wahrscheinlich mit Wundsekret wieder geschlossen. Eine Öffnung ist nach der Kopula nicht zu finden, statt dessen aber ein unregelmäßiger, dunkelpigmentierter Fleck, der bei unbegatteten Weibchen nicht vorhanden ist (11). Die Spermien bewegen sich nun selbständig durch die Interzellularen des Cephalothorax in die eischwere Leibeshöhle, wo die Befruchtung geschieht. Bei den Strepsipteren liegt eine echte Leibeshöhlenträchtigkeit vor, denn nach der Befruchtung entwickeln sich die Eier im Weibchen zu Primärlarven. Zu gegebener Zeit, die sich weitgehend dem Lebenszyklus der stylopisierten Wirtsart angepaßt hat, degeneriert oder zerreißt der Verschluß der Gebärorgane und die Larven wandern anscheinend aktiv in die peristaltische Preßbewegungen ausführenden Gebärorgane.

Die Spinulae sind beim Weitertransport der Larven durch die Gebärorgane in den Brutkanal eine Hilfe. Nach und nach sind alle Larven in dem sich ausdehnenden Brutkanal angelangt, während die entleerte Leibeshöhle entsprechend zusammengedrückt wird. Auch der ventrale Raum des Cephalothorax, die sogenannte Bruttasche ist mit Larven angefüllt. Im Weibchen herrscht jetzt ein Überdruck, der zu dem für die Suche nach neuen Wirten günstigen Zeitpunkt durch die andrängenden Primärlarven so stark wird, daß die mürbe gewordene Membran in der Brutspalte aufreißt und die Larven, in mehr oder weniger großen Klumpen zusammenhängend, später auch einzeln, ausgestoßen werden (11, 12). Nun bewegen sich die L_1 selbständig zunächst auf dem Wirtsabdomen, das um diese Zeit durch die in Massen auf ihm befindlichen, winzigen Tierchen wie grau bestäubt aussieht. Nach ULRICH (15) „hat dieses Bild der auf dem Wirtsabdomen herumwimmelnden L_1 den Entomologen der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts viel zu raten gegeben, bis es dem Scharfblick v. SIEBOLD's (1843) gelang, den Lebenszyklus der Strepsipteren aufzuklären und die wahre Natur jener ‚Milben' und ‚Schmarotzertierchen' zu bestimmen".

Die sicher enormen Verluste durch Gefahren, denen die L_1 ausgesetzt sind,

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

und die möglichen Zufälligkeiten, bis und ob sie einen neuen Wirt finden, werden von der Natur durch die ungeheure Menge, die ein Weibchen hervorbringen kann — bei einer Art wurde außerdem noch Polyembryonie festgestellt — in etwa ausgeglichen, um die Art nicht aussterben zu lassen.

Wirtsarten und Vorkommen

Im mitteleuropäischen Raum werden nur aculeate Hymenopteren und Homopteren stylopisiert. Eine allgemein gültige Liste darüber aufzustellen ist heute noch nicht möglich, da erstens eine ganze Anzahl von Wirtsarten wohl als stylopisiert bekannt ist, die dazugehörigen Parasiten selbst oft noch nicht beobachtet, gezogen oder bestimmt werden konnten, zweitens umgekehrt eine Reihe von Strepsipterenarten ohne dazugehörigen Wirt beschrieben wurden und drittens, wie oben schon gesagt, die Systematik der Ordnung *Strepsiptera* bislang nicht genügend gesichert ist. Die in unserem Gebiet am häufigsten befallenen Wirte sind *Andrena, Polistes, Delphacidae* und *Halictus* mit den schon recht gut bearbeiteten und bekannten Sprepsipteren-Gattungen — in gleicher Reihenfolge — *Stylops, Xenos, Elenchus* und *Halictoxenos.* Auch *Ammophila* mit der Fächerflügler-Gattung *Eupathocera* sind öfter beobachtet und gefunden worden. Die Fächerflügler sind auf jeden Fall häufiger und weiter verbreitet als bisher angenommen. Sie wurden nur zu wenig beachtet, erstens wegen ihrer geringen Größe — die mitteleuropäischen Arten liegen in der Größenordnung von einem bis fünf Millimeter für die leichter zu beobachtenden Männchen, während die im Wirt versteckten Weibchen meist zwei- bis dreimal so groß sind —, zweitens wegen der nur kurzen Lebensdauer der freifliegenden Männchen und drittens wegen der parasitischen Lebensweise in bei uns nicht „wirtschaftlich ins Gewicht fallenden" Wirten. Weiterhin befinden sich, wie oben schon erwähnt, die meisten Kenner der Strepsipteren unter den Spezialisten für die Wirtsarten. Ihre Mitteilungen über Fächerflügler sind daher häufig in Spezialarbeiten über die Wirte versteckt und kommen oft nicht zur allgemeinen Kenntnis oder sind für speziell an Strepsipteren Interessierte nur schwer auffindbar. „Was die Frage der Häufigkeit der Gattung Xenos und der Strepsipteren überhaupt betrifft, so würde ich sagen, daß sie überall ‚nicht selten' sind. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß die Strepsipteren praktisch von niemandem beachtet werden und nur wenige Kenner sie zu suchen und zu finden wissen. In der intensiv besammelten Umgebung Berlins beispielsweise haben wir im Laufe der Jahre mehr Strepsipteren finden können, als nach den Sammelergebnissen der vergangenen Jahrzehnte zu erwarten war." (Ulrich, briefl. Mitteilung.)

In Zarten, Kirchzarten und Freiburg i. Br. konnte ich selbst 1958 und 1959 insgesamt 69 *Polistes gallicus* L. mit 108-facher Stylopisierung durch *Xenos vesparum* Rossi erbeuten. Davon stammt ein *P. gallicus*-Weibchen aus Freiburg i. Br., je ein *P. gallicus*-Männchen und -Weibchen sowie zwei -Larven aus Kirchzarten. Die restlichen 64 *P. gallicus,* darunter acht Männchen und 56 Weibchen fing ich in Zarten bei Freiburg i. Br. beim Besuch von blühendem *Solidago canadensis* L., bzw. Fallobst (zwei am 11. 9. 1958) und in der Wohnung (angeflogen am 25. 10. 1959).

Zur Frage der möglichen Spezialisierung von *Xenos vesparum* Rossi auf den *Wirt Polistes gallicus* L. mag folgende Beobachtung einen Beitrag liefern: In der Zeit vom 7.—24. 5. 1959 konnten von G. Ewald und mir an mehreren nahe beieinanderliegenden Feldsteinhaufen auf einer Wiese bei Kirchzarten fünfzehn begonnene und besetzte, offen angebrachte Nestbauten von *Polistes kohli* D. T. registriert werden. Am 24. 5. fand ich in dem größten Steinhaufen, un-

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

ter Steinen recht versteckt, noch ein einzelnes, erst vor kurzem begonnenes Nest von *Polistes gallicus* L. mit einem Weibchen, das zunächst keine Stylopisierung erkennen ließ, sich aber später doch als mit einem von L_1 verlassenen *Xenos*-Weibchen besetzt herausstellte. Dieses Nest befand sich nur einen halben Meter vom nächsten und einen bzw. zwei Meter von zwei weiteren *Polistes kohli*-Nestern entfernt. Obwohl das *P. gallicus*-Nest stylopisierte Wespen hervorbrachte, konnte an keinem der *P. kohli*-Nester trotz genauester Beobachtung eine Stylopisierung festgestellt werden, was bei der nahen Verwandtschaft der beiden Wespenarten und der räumlichen Nähe der Nester doch hätte eintreten können. Nach dem Fang des stylopisierten *P. gallicus-Männchens* am 25. 7. 1959 nahm ich das Nest am 27. 7. mit und stellte es in meinem Garten in Zarten auf, wo sich seine sieben Bewohner, das parasierte Muttertier entfernte ich zur Untersuchung, sehr schnell eingewöhnten.

Von Leimtafeln, die in Schwetzingen und Graben (Nordbaden) zur statistischen Erfassung der Biozönose der nahen und weiteren Entfernung von Kolonien der Kahlrückigen Waldameise, *Formica polyctena* FÖRST., vom 4.—7. und 16.—21. 6. 1958 ausgelegt waren, konnten bei der Auswertung drei Männchen der Zikaden-Strepsiptere *Elenchus tenuicornis* KIRBY (*walkeri* CURT.) genommen werden. Stylopisierte Wirte, es sind mehrere Kleinzikaden-Arten der Gattung *Liburnia* (*Calligypona*), konnten leider nicht nachgewiesen werden. Die in der Taf. 16, Fig. 3 wiedergegebene Ansichtszeichnung wurde von mir nach einem Canadabalsam-Präparat eines der beiden Fundexemplare aus Schwetzingen angefertigt. Sie zeigt sehr deutlich die Schrumpfung des Abdomen, die relativ großen Hinterflügel und die für *Elenchus* typischen, sehr langen Antennen. Es ist nicht bekannt, daß bei den bisher berichteten Beobachtungen über Massenflüge von Fächerflügler-Männchen oder bei Lichtfängen die Gattung *Elenchus* vertreten gewesen ist. Deshalb handelt es sich bei unserem Fund sehr wahrscheinlich um den ersten Fang, sicher aber um den ersten Leimtafelfang fliegender *Elenchus*-Männchen (ULRICH, briefl. Mitteilung). Nach der mir zugänglich gewesenen Literatur ist dies auch gleichzeitig der erste Nachweis der genannten Art für Baden.

Generationenzahl und Geschlechterverhältnis

Die mögliche Zahl der Generationen in einem Jahr richtet sich vielfach nach der Zahl der Wirtsgenerationen und nach dem betreffenden Klima. Bei einigen *Andrena*-Arten, die bei uns zwei Generationen haben, kommen auch zwei *Stylops*-Generationen vor. Andere wieder, die hier nur eine Wirts- und Parasitengeneration aufweisen, können im Süden Europas deren zwei hervorbringen. Bei *Polistes-Xenos* werden zwei Generationen des Parasiten vermutet, da Wirtsbrut während des Frühjahres und Sommers dauernd vorhanden sei und von SAUNDERS (1853) einmal bereits Anfang Juli ein *Polistes*-Männchen mit von L_1 verlassenem *Xenos*-Weibchen gefunden wurde, während im allgemeinen die reifen *Xenos*-Imagines erst im Spätsommer und Herbst zu beobachten seien. Bei dem einmaligen Fund von SAUNDERS vor über hundert Jahren, der meines Wissens inzwischen nicht durch neuere Funde bestätigt werden konnte, kann es sich um ein abnorm früh gereiftes *P. gallicus*-Männchen mit ebenfalls frühzeitig reifem Parasiten gehandelt haben, oder aber, und das halte ich für wahrscheinlicher, es war der seltene Fall der Überwinterung[2] eines *Polistes*-Männ-

[2] Am 24. 12. 1959 fing ich auf dem Speicher meiner Wohnung ein überwinterndes *P. gallicus*-Männchen, das mit einem leeren männlichen Puparium von *X. vesparum* besetzt war.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

chens. Mein frühester Fund von stylopisierter *Polistes* war der eines Männchens am 25. Juli 1959, bei dem das *Xenos*-Männchen erst am 6. 8. schlüpfte. Bei meinen vom 30. 8. bis 11. 9. 1958 und vom 25. 7. bis 25. 10. 1959 erhaltenen 69 stylopisierten *Polistes gallicus* (1958 = 16, 1959 = 53) befanden sich 47 Wespen bzw. Larven mit insgesamt 70 *Xenos*-Männchen (1958 = 6 Wespen mit 9 *Xenos*-Männchen, 1959 = 40 Wespen und eine Larve mit 61 *Xenos*-Männchen). Von diesen waren bis auf neun *Xenos*-Männchen (1958 = 1, 1959 = 8) alle bereits vor dem Fang geschlüpft. Von den nicht geschlüpften *Xenos*-Männchen verließen vier am 1. 9. 1958, am 6., 20 und 21. 8. 1959 ihr Puparium, vier schlüpften überhaupt nicht und die männliche L_2 in der *P. gallicus*-Larve kam nicht zur Weiterentwicklung. Der Schlüpftermin vom 1. 9. liegt m. E. schon reichlich spät. Da nach meinen Beobachtungen die Bautätigkeit von *Polistes gallicus* in witterungsmäßig normalen Jahren erst Mitte Mai beginnt, die ersten *Polistes*-Imagines und damit die *Xenos*-Puppen der neuen Generation frühestens im Juli erscheinen und die Hauptschlüpfzeit der *Xenos*-Männchen in den August fällt, möchte ich für *Xenos vesparum* doch nur eine Generation im Jahr annehmen. Dies um so mehr, als nach meinen Beobachtungen trotz der überaus langen, abnorm warmen und trockenen Vegetationsperiode 1959, die eine eventuelle zweite Generation hätte erwarten lassen können, selbst für dieses Jahr mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit nur eine Generation von *Xenos vesparum* vorlag.

Die Frage des Geschlechterverhältnisses bei den Strepsipteren ist noch nicht eindeutig geklärt. Während im allgemeinen angenommen wird, daß die Weibchen häufiger als Männchen vorkommen, wahrscheinlich auch, weil ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann, lassen Beobachtungen von Massenflügen besonders von *Stylops*-Männchen (12, 15) die Möglichkeit offen, daß sich unter Umständen die Männchen in der Mehrzahl befinden können. Bei *Xenos vesparum* war nach meinen Fängen 1958 und 1959 ein derart gegensätzlicher Befund in der Geschlechterzahl festzustellen, daß — zumindest für die beiden Beobachtungsjahre und die Art — kein konstantes, sondern ein wechselndes Überwiegen der Geschlechter vorzuliegen scheint. 1958 betrug bei einer Gesamtzahl von 23 erfaßten *Xenos vesparum* der Männchenanteil nur 39 %, während 1959 von insgesamt 85 Parasiten 72 % Männchen waren. Trotz der verschieden hohen Gesamtzahl beider Jahre glaube ich doch, die entsprechenden Ergebnisse vergleichen zu dürfen, da der Besatz mit *Xenos* 1958 auch im ganzen vergleichsweise geringer war als 1959. Von 84 erfaßten *P. gallicus* waren 1958 nur 16 stylopisiert, während von 93 untersuchten *P. gallicus* 1959 sich 53 als von *Xenos* befallen herausstellten. Um Doppelzählungen bei dieser Untersuchung zu vermeiden, wurden den wieder freigelassenen, nicht parasitierten *Polistes* die linken Vorderflügel geringfügig gestutzt.

Befall der Wirtsgeschlechter, Einzelbefallstärke, Ausbohrstellen

Beide Wirtsgeschlechter werden stylopisiert und es finden sich auch häufig Strepsipteren beiderlei Geschlechts in einem Wirtstier. Eine Auswahl nach Geschlechtern durch den Parasiten bei Hymenopteren ist auch kaum denkbar, da in jedem Falle die noch nicht geschlechtsunterschiedene Wirtsjunglarve oder gar das Ei das Befallsstadium ist. Die bei *Polistes* z. B. den stylopisierten Weibchen gegenüber geringe Zahl von befallenen Männchen ist auf das im ganzen geringere Auftreten von Männchen und das meist auch spätere Erscheinen derselben zurückzuführen. Bei den von mir in zwei Jahren erfaßten stylopisierten

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Polistes waren nur 9 Männchen gegenüber 58 Weibchen parasitiert. Da bei *Polistes* normalerweise die Männchen schon im Herbst nach erfolgter Begattung sterben, sind die dort schmarotzenden *Xenos*-Weibchen ebenfalls zum Sterben verurteilt, falls sie nicht auch im toten Wirt lebend überwintern können. Bis auf wenige Beobachtungen, bei denen aus erst kurze Zeit vorher verendeten Wirten noch lebende Strepsipteren festgestellt und gezogen werden konnten, ist darüber noch nichts bekannt. Auch das von mir in Nestnähe gefangene *Polistes*-Männchen starb nur einen Tag vor dem am 6. 8. 1959 geschlüpften *Xenos*-Männchen. Bei den anderen mitteleuropäischen Hymenopterenwirten liegen ähnliche Verhältnisse wie bei *Polistes* vor. Bei den Homopterenwirten spielt das Geschlecht für die Stylopisierung keine Rolle, da die Wirtsgeschlechter in der für die Fortpflanzung der homopterenspezifischen Strepsipteren günstigen Jahreszeit gleichzeitig vorhanden sind.

Die Befallstärke des Einzelwirts durch Fächerflügler kann sehr unterschiedlich sein. Vom meinen 1958/59 untersuchten 69 stylopisierten *Polistes* waren

43 einfach,
17 zweifach,
6 dreifach,
2 vierfach und
1 fünffach

befallen. Bei amerikanischen *Polistes* sollen schon bis zu zehn und bei Zikaden bis zu elf Parasiten je Wirt festgestellt worden sein (15). Apiden und andere Hymenopteren werden je Einzeltier weniger stark befallen. Bei den oben genannten Zahlen handelt es sich nur um äußerlich sichtbare Stylopisierung. Der Befall kann pro Wirtstier noch höher sein, wenn durch Überbesatz oder andere Entwicklungsstörungen nicht alle vorhandenen Strepsipterenlarven zur Verpuppung gelangt sind. Diese Larven sterben dann im Wirt ab. Um auch solche Fälle in etwa zu erfassen, wurden von mir 6 sichtbar stylopisierte und 20 äußerlich gesunde *Polistes* daraufhin untersucht. Dabei ergab sich für keine der sezierten Wespen ein nicht zur Entwicklung gekommener Parasit.

Als Ausbohrstellen der sich verpuppenden Strepsipteren-Larven kommen, von abnormen Ausnahmen abgesehen, nur die Intersegmentalhäute des Wirtsabdomen in Betracht. Von Fächerflügler-Männchen werden im allgemeinen die mittleren, von -Weibchen die Intersegmentalhäute im letzten Abdominaldrittel zur Verpuppung bevorzugt. Die ersten Tergite und die Sternite überhaupt werden nur in Ausnahmefällen, wie z. B. bei Überbesatz, dazu herangezogen. Verdeutlicht wird dies durch die in nachfolgender Tabelle angeführten absoluten Zahlenwerte meines Sammelergebnisses 1958 und 1959:

Tabelle 1: Ausbohrstellen von

bei 67 *Polistes gallicus* gefundenen		104 *Xenos vesparum*	
	gesamt	davon Männchen,	Weibchen
unter 3. Tergit	1	1	—
„ 4. „	17	17	—
„ 5. „	50	36	14
„ 6. „	30	12	18
„ 4. Sternit	2	2	—
„ 5. „	2	1	1
„ 6. „	2	—	2

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Während bei Hymenopteren hauptsächlich die dorsalen, seltener die ventralen Intersegmentalhäute von den Parasiten benutzt werden, schieben sich die verpuppungsreifen Fächerflüglerlarven bei den Homopterenwirten oft auch an den Körperseiten hervor. Dies ist um so leichter, da bei ihnen die Segmente relativ weich sind und nicht, wie bei den Hymenopteren, sich zum großen Teil schuppenartig überdecken.

Gegenseitiges Verhalten von Wirt und Fächerflügler

Von mehreren Autoren wird berichtet, daß gesunde Tiere der Wirtsart sich feindlich gegen stylopisierte Artgenossen verhalten. Dies wird durch meine Beobachtung an einem *Polistes gallicus*-Nest bestätigt. Das bereits erwähnte *Polistes*-Männchen, das mit einem Männchen und drei Weibchen von *Xenos-vesparum* besetzt war, versuchte am 25. 7. 1959 dreimal hintereinander, sich auf dem Nest niederzulassen. Jedesmal wurde es noch in der Luft von mehreren gesunden Nestinsassen angegriffen und verjagt, wobei auffiel, daß die Wespen von ihrem Stachel keinen Gebrauch machten, sondern den Eindringling mit den Mandibeln bedrohten und auch bearbeiteten. Beim dritten Anflugversuch wurde dem Männchen durch Biß quer über die Coxe des rechten Hinterbeines dieses glatt abgetrennt. Erst daraufhin ließ das Tier von weiteren Annäherungsversuchen ab und ließ sich erschöpft etwa einen halben Meter vom Nest entfernt nieder. Nach zwanzig Minuten flog es ab, kehrte aber nach vier weiteren Minuten auf denselben Platz zurück, wo es dann von mir gefangen und im Zwinger bis zu seinem Tode, der trotz reichlicher Nahrung am 5. 8. eintrat, gehalten wurde. In demselben Nest waren am 27. 7. bereits 17 Zellen verlassen. Nach längerer Beobachtung fanden sich aber immer nur insgesamt acht Wespen, das stylopisierte Muttertier mitgezählt, am Nest ein. Vermutlich waren die übrigen geschlüpften Wespen stylopisiert und, wie auch das beobachtete Männchen, durch die gesunden Tiere nach dem Schlüpfen verjagt worden. Das mit einem nach Entlassung der L_1 nun toten *Xenos*-Weibchen behaftete Muttertier wird allem Anschein nach von den inzwischen geschlüpften Imagines nicht mehr als parasitiert betrachtet und daher nicht angegriffen. Während der Zeit, in der ich das Nest in meinem Garten hielt, wurden bis auf zwei alle übrigen 43 Zellen von Imagines verlassen. Als stärksten Besatz konnte ich jedoch nur 22 Tiere, darunter 7 Männchen, zählen. Aus den beiden restlichen, noch nicht verdeckelt gewesenen Zellen waren am 17. 8. zwei Wespenlarven herausgezerrt und auf den Boden geworfen worden, wie ich beobachten konnte. Bei der Untersuchung erwiesen sie sich als mit je zwei *Xenos*-L_2 (1 Männchen und 3 Weibchen) besetzt. Ob die Stylopisierung der Grund für das Herausschaffen aus dem Nest gewesen ist, vermag ich nach dieser einmaligen Beobachtung nicht zu beantworten. Unter den vom 19. 8. 1959 an beim Blütenbesuch von *Solidago canadensis* gefangenen, stylopisierten Wespen befanden sich sicher auch ehemalige Angehörige meines Nestes. Bei diesem Blütenbesuch konnte allerdings kein Angriff oder Meiden von gesunden gegenüber stylopisierten Feldwespen beobachtet werden. Ich konnte sogar eine Kopula zwischen einem befallenen Männchen und einem gesunden Weibchen beobachten. Auffallend war hingegen, daß in den frühen Morgen- und späten Abendstunden nur stylopisierte Tiere sich am *Solidago* aufhielten. Im Zwinger gemeinsam gehaltene, gesunde und parasitierte Tiere zeigten keine Gegnerschaft. Das am 1. 9. 1958 gefangene, mit vier *Xenos*-Weibchen besetzte *Polistes*-Männchen führte vier beobachtete

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Begattungen an gesunden Weibchen aus, während es an stylopisierten Weibchen kein Interesse zeigte. Dies kann aber auch dadurch erklärt werden, daß diese entweder bereits begattet oder aber infolge der Parasitierung nicht begattungsbereit waren. Das öfter genannte „feindliche" Verhalten von Wirten gegenüber zur Kopulation anfliegenden Strepsipteren-Männchen möchte ich nach meinen Beobachtungen an *Polistes-Xenos* eher ein „ängstliches" nennen. Die Wespen versuchten immer mit erhobenem Kopf und nach oben gerichteten Antennen in Abwehrstellung dem Parasiten auszuweichen, ohne auch nur einmal anzugreifen. Wenn aber das *Xenos*-Männchen erst auf dem Wespenabdomen Fuß gefaßt hatte, kümmerte sich weder die betroffene Wespe noch andere, in der Nähe befindliche Tiere weiter um den kleinen Kobold.

Bei den kleinen Zikadenwirtsarten sollen Kopulationen der Strepsipteren durch die heftigen Reaktionen der Wirte gegen die anfliegenden Parasiten-Männchen häufig scheitern. Eine in der Literatur genannte geringere Aktivität der stylopisierten als der gesunden Tiere konnte ich bei *Polistes* nicht feststellen. Vielmehr möchte ich das Gegenteil sagen. Die stylopisierten Wespen waren ganz allgemein sehr viel aufmerksamer und flüchtiger und ließen sich erheblich schwerer fangen als die gesunden.

Veränderungen an stylopisierten Wirtstieren

Durch Stylopisierung können bei dem Wirt mehr oder weniger wesentliche Veränderungen hervorgerufen werden. Die auffälligsten sind wohl die Deformierungen, die durch das Hervorbrechen der Parasitenlarven zur Verpuppung entstehen. An Hymenopteren zeigt sich dies durch bei männlichen Strepsipterenpuparien erheblich auseinanderklaffenden, bei weiblichen -Puppen weniger abgehobenen Abdominalsegmenten, während stylopisierte Homopteren infolge des weicheren Hinterleibes und der nach beinahe allen Seiten sich ausbohren könnenden Schmarotzer meist reichlich verunstaltet aussehen. Abgesehen von den genannten Veränderungen können aber Pigmentierungs-, Behaarungs-, Kopfgrößen- und wahrscheinlich auch Flügelgeäder-Unterschiede auftreten, die außerhalb der normalen Variationsbreite der betreffenden Wirtsart liegen. Bei der Gattung *Andrena* waren sie z. B. so auffallend, daß man sogar einige neue Arten aufstellte und benannte, bis schließlich festgestellt wurde, daß es sich nur um durch Befall von Strepsipteren verursachte Unterschiede handelte. Die neubeschriebenen Arten mußten dann wieder eingezogen werden. Auch in der Verhaltensweise sollen Änderungen durch Stylopisierung eintreten. So soll z. B. *Ammophila spec.* infolge Parasitierung durch eine *Eupathocera*-Art ihre Beuteraupen nicht, wie normal der Länge nach unter dem Körper mit dem Kopf nach vorne, sondern quer oder schräg zum Körper mit dem Hinterende voran transportiert haben (Olberg, Urania 1958). Durch Aufbaustoffentzug oder auch nur räumliche Behinderung in der Entwicklung oder Lage der weiblichen Geschlechtsorgane im Wirtsabdomen tritt oft eine „parasitäre Kastration" auf, die eine erfolgreiche Begattung und Befruchtung beim Wirt behindert oder gar ausschließt. Während stylopisierte Hymenopteren bei nicht zu starkem Befall noch lange weiterleben können, sterben befallene Homopteren meist nach dem Schlüpfen der Primärlarven ab.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die Übertragung der L_1 auf neue Wirte

Es gibt bisher noch zu wenig einwandfreie Beobachtungen zu dieser Frage, um sie eindeutig beantworten zu können. Nach der mir bekannten Literatur sind wir größtenteils noch auf spekulative Vermutungen über dieses Problem angewiesen. Eine Form der Übertragung wird darin als möglich angesehen, daß die L_1, etwa analog den Triungulinuslarven der *Meloidae*, beim Blütenbesuch stylopisierter Wirte auf neue Wirte oder auch auf Brut- oder Futterschmarotzer der betreffenden Wirtsart übergehen können und sich zu dem Nest bzw. der Brutzelle transportieren lassen. Weiterhin kann bei gemeinschaftlich übernachtenden oder überwinternden Wirten *(Polistes, Halictus)* die Suche nach einem Transportmittel zu neuer Wirtsbrut erfolgreich sein. Eine andere Möglichkeit, die sehr wahrscheinlich bei den Homopteren in Frage kommen dürfte, stellt die Übertragung während der Kopula oder auch während der Eiablage der Wirte dar. Auch ein aktives Aufsuchen eines neuen Wirtes durch die L_1 ist denkbar, besonders bei Massenauftreten von Zikaden oder bei der relativ großen Individuenzahl bei den staatenbildenden und nestbauenden Hymenopterenwirten. Bei dem von BAUMERT (1) bei *Elenchus tenuicornis* festgestellten „planlosen" Verhalten der L_1 den Zikaden gegenüber und bei den übrigen Schwierigkeiten bleibt im großen und ganzen das Auffinden neuer und passender Wirte sehr dem Zufall überlassen, worauf auch die sonst wahrscheinlich nicht notwendige, ungeheure Nachkommenzahl eines einzigen Fächerflügler-Weibchens hindeutet. Auch das Wetter und der jeweilige Standort spielen zum großen Teil erschwerende Rollen bei der Weiterverbreitung der Strepsipteren.

Schlußbetrachtung

Nach dem bisher in mehr oder weniger groben Umrissen ausgeführten Überblick und der Mitteilung meiner eigenen Beobachtungen ist zu ersehen, daß schon einiges über diese kleine, aber desto interessantere Insektenordnung der Fächerflügler bekanntgeworden, daß aber auch noch eine ganze Reihe von Problemen und Fragen offen und unbeantwortet geblieben ist. Ein weites Feld der Forschung bietet sich hier noch an. Es ist durchaus möglich, daß mir bei meiner Zusammenstellung des bisher Bekannten und bei der Auslegung meiner Beobachtungen Fehldeutungen unterlaufen sein können. Diese aber sollten angewandte Forschung und auch Praktiker dazu anregen, offengebliebene Fragen über die bislang recht stiefmütterlich behandelte Insektenordnung *Strepsiptera* nicht allein der reinen Wissenschaft an den Universitäten zu überlassen, sondern mit ihr zusammen sich mehr und näher mit deren Lösung zu befassen, zumal, da die Fächerflügler häufiger vorhanden und weiter verbreitet als bisher angenommen sind, und es sich, wie eingangs erwähnt, gezeigt hat, daß auch diese Tiere bei der Vernichtung von Schadinsekten durchaus eingesetzt werden können. Es ist weiterhin auch möglich, daß aus den bei diesen Parasiten, ihrer Lebensweise und ihrem Verhalten gewonnenen Erkenntnissen später praktische Nutzanwendungen auf vielleicht ähnliche Verhältnisse bei anderen Schmarotzern zugunsten der biologischen Schädlingsbekämpfung gezogen werden können.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Schrifttum:

(1) BAUMERT, D.: Mehrjährige Zuchten einheimischer Strepsipteren an Homopteren. 1. Hälfte, Larven und Puppen von *Elenchus tenuicornis* KIRBY. — Zool. Beitr. N. F., 3, 3, 1958[3].

(2) BISCHOFF, H.: Biologie der Hymenopteren. — Berlin 1926.

(3) BROHMER, P.: Fauna von Deutschland. — Leipzig 1925.

(4) EIDMANN, H.: Lehrbuch der Entomologie. — Berlin 1941.

(5) HOFENEDER, K.: Verzeichnis der Strepsipteren und ihrer Wirte. — Beitr. Entom., 2, 1952.

(6) FRANZ, E.: Der Flug der Insekten. — Natur und Volk, 89, 9/10, 1959.

(7) JEANNEL, R.: Sur la Position systematique des Strepsiptères. — Rev. fr. Entom., 11, 1944.

(8) — l. c. GRASSÉ, P.: Traité de Zoologie. — 10. Bd. 2. Abschn., Paris 1954.

(9) v. KÉLER, ST.: Entomologisches Wörterbuch. — Berlin 1956.

(10) KUHNT, P.: Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands. — Stuttgart 1913.

(11) LAUTERBACH, G.: Begattung und Larvengeburt bei den Strepsipteren. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie der *Stylops*-Weibchen. — Z. Parasitenkunde, 16, 1954.

(12) LINDENBERG, H.: Der Parasitismus der auf *Chloriana*-Arten *(Homoptera, Cicadina)* lebenden Strepsiptere *Elenchinus chlorionae* n. sp. sowie die Einwirkung derselben auf ihren Wirt. — Acta zoologica fennica, 22, Helsingfors 1939.

(13) NASSONOW, N. V.: Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Aus dem Russischen übersetzt v. A. v. SIPIAGIN, mit Anmerk. und einem kritischen Anhang, herausgegeben v. K. HOFENEDER. — Ber. naturw.-med. Ver., 33, Innsbruck 1910.

(14) REITTER, E.: Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches, 3. Bd. — Stuttgart 1911.

(15) ULRICH, W. l. c. SCHULZE, P.: Strepsiptera, Fächerflügler, in Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 23. — Berlin 1927.

(16) — l. c. BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G.: Fächerflügler, Strepsiptera, in: Die Tierwelt Mitteleuropas, 5. Bd. — Leipzig 1930.

(17) — l. c. ABDERHALDEN, E.: Fang und Züchtung von Strepsipteren, in Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 7, Berlin u. Wien 1933.

(18) — Die Mengeiden *(Mengenillini)* und die Phylogenie der Strepsipteren. — Z. Parasitenkunde, 13, 1943.

(19) — Unsere Strepsipteren-Arbeiten, Zool. Beitr. 2, 2/3, 1956.

(20) WEBER, H.: Biologie der Hemipteren. — Berlin 1930.

(21) — Grundriß der Insektenkunde. — Stuttgart 1954.

(Am 26. 10. 1959 bei der Schriftleitung eingegangen.)

[3] Die 2. Hälfte (Imagines, Lebenszyklus u. Artbestimmung, Zool. Beitr., N. F., 4, 3, 1959) der Arbeit von BAUMERT (1) erschien erst im November 1959 und konnte im Text nicht berücksichtigt werden. Darin werden alle bisher weltweit beschriebenen *Elenchidae* als zur einzigen Art *Elenchus tenuicornis* KIRBY gehörig betrachtet (s. S. 333 u. 341). In Mitteleuropa, England und Japan hat diese Art zwei Generationen, in Finnland, sicher klimatisch bedingt, nur eine. Die Generationen sind unabhängg von den auch örtlich gegeneinander verschobenen Lebenszyklen der Wirtsarten. *E. tenuicornis* ist auf die Homopterenfamilie *Dalphacidae*, wahrscheinlich auf alle Arten, spezifiziert (s. S. 341). Auf Grund ausgedehnter Laborzuchten wird das Geschlechterverhältnis mit drei bis vier Männchen zu einem Weibchen angegeben. Falls keine rezente Einschleppung vorliegen sollte, wird das Vorkommen dieser Art auch in Australien als weiterer Beweis für das erdgeschichtlich hohe Alter der *Strepsiptera* überhaupt gewertet.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tafel 14

Fig. 1: Segelfalter *(Papilio podalirius).*

Fig. 2: Bernstein-Einschluß der fossilen Strepsiptere *Mengea tertiaria* MENGE (GROTE) Danzig. Unteres Oligozän (Tertiär) (aus ULRICH 1927).

Fig. 3: Wespenkäfer, *Metoecus paradoxus* L., Männchen, schmarotzt bei Faltenwespen, *Vespidae* (Orig. v. Verf.).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Fig. 1

Fig. 2

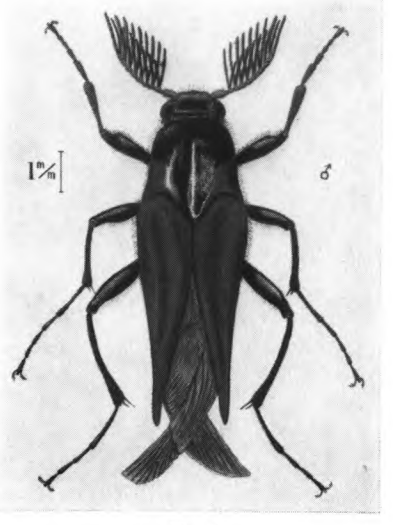


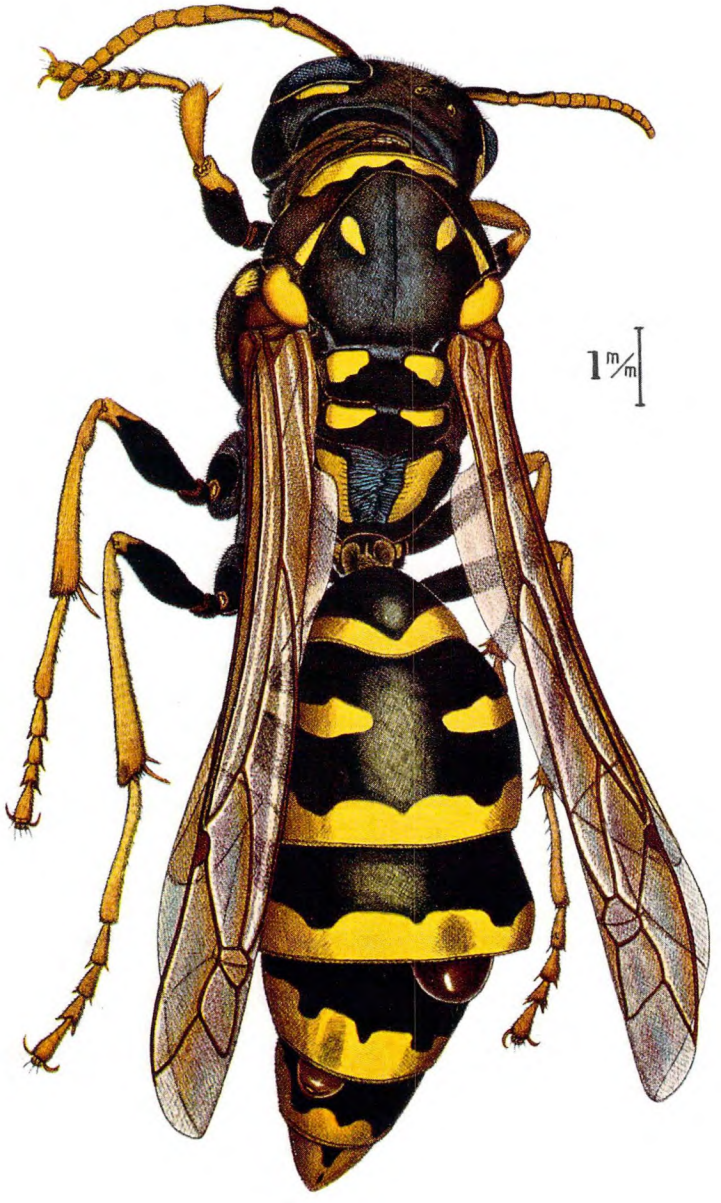
Fig. 3

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tafel 15

Fig. 1: Stylopisierte Feldwespe, *Polistes gallicus* L. Unter dem 4. und 5. Tergit ein männliches und ein weibliches Puparium der Wespenbreme, *Xenos vesparum* Rossi (Orig. v. Verf.).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at



©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tafel 16

Fig. 1: Wespenbreme, *Xenos vesparum* Rossi, Männchen (Orig. v. Verf.).

Fig. 2: Wespenbreme, *Xenos vesparum* Rossi, Weibchen. Links: Seiten-, Mitte: Ventral- und rechts: Dorsalansicht (Orig. v. Verf.).

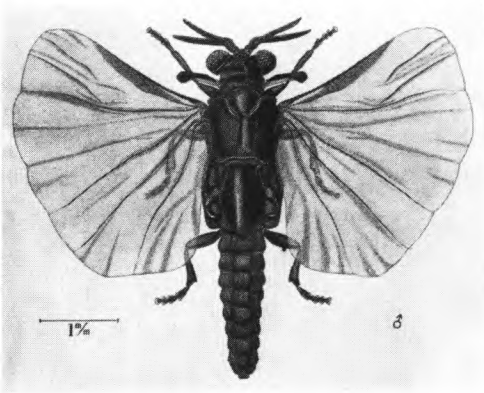
Fig. 3: Zikaden-Fächerflügler, *Elenchus tenuicornis* Kirby, Männchen (Orig. v. Verf.).

Fig. 4: Deformiertes, braunes Weibchen der Gottesanbeterin, *Mantis religiosa* L., Hartheim bei Breisach/Br. (Orig. v. Verf.).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

R. Gauss, Monstrosität der Gottesanbeterin

Fig. 1



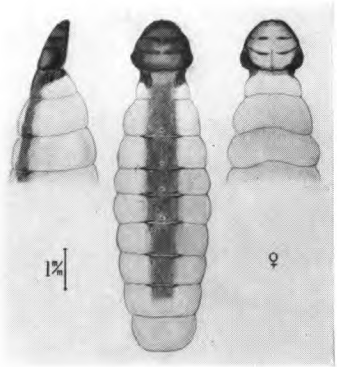


Fig. 2

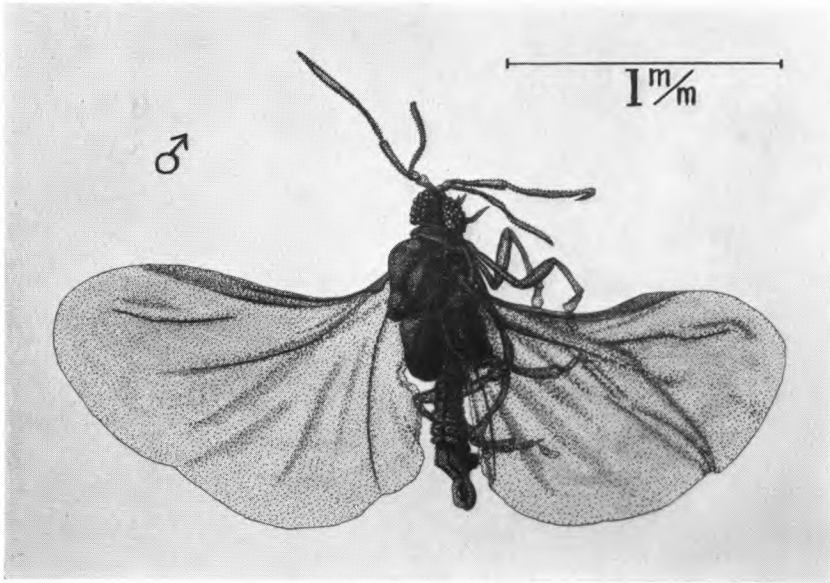


Fig. 3

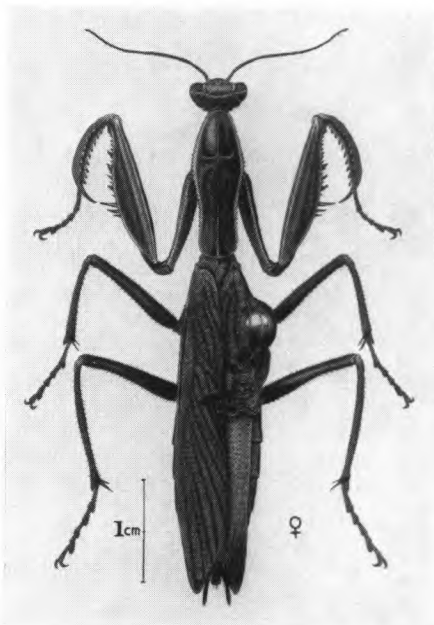


Fig. 4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.

Jahr/Year: 1957-1960

Band/Volume: NF_7

Autor(en)/Author(s): Gauss [Gauß] Rudolf

Artikel/Article: Zum Parasitismus der Fächerflügler (1959) 331-347