

Der Einfluss der arthropodenjagenden Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata) auf die Evolution ihrer Beutetaxa

Bernhard Jacobi

„Dr. KROMBEIN has shown (...) that 20.000 caterpillars of a single species of olethreutid moth were used to provision 250 nests of a Floridan vespid. The enormous pressure exerted on the populations of the (...) prey species has been clearly and convincingly demonstrated (...).“

J.F.G. CLARKE im Vorwort zu KROMBEIN (1967)

Einleitung

Ein möglicher Einfluss der Stechimmen auf die Evolution ihrer Beutetaxa wurde bisher kaum diskutiert. Dies hatte wahrscheinlich vor allem zwei Gründe.

Zunächst scheint die allgemein akzeptierte Vorstellung, dass die Populationen spezialisierter Episiten von den Populationen ihrer jeweiligen Wirte abhängig sind, diesen Gedanken unakzeptabel gemacht zu haben. Eine solche einseitige Abhängigkeit widerspricht jedoch nicht einer Selektionswirkung. Lediglich ein Auslöschen der Wirtspopulationen durch die Spezialisten ist (unter natürlichen Bedingungen) theoretisch ausgeschlossen. Der zweite Grund für die Nichtverfolgung dieser Denkrichtung dürfte in der Schwierigkeit, quantitative Daten über den Beitrag der spezialisierten Episiten zur Gesamt mortalität ihrer Beutetaxa sein. Hierbei wäre auch wichtig zu unterscheiden, ob die Beutetiere mehrheitlich vor oder nach ihrer eigen Fortpflanzung den jeweiligen Populationen entnommen werden.

Im Folgenden sollen einige Gesichtspunkte zur Anregung diesbezüglicher Überlegungen und möglichst Untersuchungen angesprochen werden.

I. Zwei Hypothesen

Die Bienen sind erdgeschichtlich schon sehr alt (> 80 Mio J.). Allgemein wird akzeptiert, dass sie von arthropodenjagenden Grabwespen abstammen. Daraus kann man schließen, dass das Episit-Beuteverhältnis zwischen den Grabwespen und ihren Beutetaxa noch wesentlich älter ist. Möglicherweise lebten die Vorfahren der Grabwespen ähnlich, wie es heute bei *Larra* der Fall ist. Unter den Wegwespen zeigt *Eoferreola* eine entsprechend urtümliche Lebensweise (ähnlich den Hymenoptera Parasitica). Entsprechende Formen aculeater Hymenopteren lebten sicherlich 200 Mio J. oder mehr vor unserer Zeit. Die Beziehung zwischen arthropodenjagenden Aculeaten und ihren Beutetaxa ist demnach sehr alt.

Enge Spezialisierungen (wie *Larra* auf *Gryllotalpa*, *Eoferreola* auf *Eresus*) bestehen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit schon sehr lange. Im Gegensatz dazu dürfte ein äußerst breites Beutespektrum, wie es die sozialen Faltenwespen (und unter diesen besonders ausgeprägt die calyptodomen Genera) aufweisen, ausgesprochen modern (apomorph) sein, vergleichbar der Polylektie bei *Apis*. Diese Generalisten unter den insektenjagenden Stechimmen verursachen auch ganz anders geartete Adaptionsreaktionen bei ihren Beutetaxa, wie z.B. verschiedene Formen der Sphecoïdie (JACOBI, 2003).

Heute erbeuten zahlreiche Grabwespen (Sphecidae s.l.) weit überwiegend Arten bestimmter Familien von Beutetaxa (Syrphidae, Calliphoridae, Curculionidae, Pentatomidae u.v.a.). Entsprechendes gilt für viele Wegwespen (Pompilidae) bezüglich ihrer Spinnenbeute. Vielfach werden bestimmte Arten aus diesen Familien als Hauptbeuteart in sehr großer Zahl eingetragen (so *Episyrphus balteatus* von *Ectemnius cavifrons*, *Brachyderes incanus* von *Cerceris arenaria* u.v.a.).

Bei entsprechend hoher Dichte der spezifischen Episiten dürften diese für einen recht hohen Anteil an der Gesamtmortalität ihrer Beutetiere verantwortlich sein. Siehe hierzu auch das vorangestellte Zitat (Hypothese 1).

Aus einem solchen Szenario folgt, dass die betreffenden Episiten entwicklungsgeschichtlich über einen nennenswerten Selektionsdruck für die Steigerung etwa vorhandener Abwehrmittel der Beutetaxa sorgten (Hypothese 2).

Ein evolutives Wettrennen wäre eine denkbare Folge (Koevolution). Dass zumindest eine parallele Optimierung von Merkmalsausprägungen bei den spezifischen Episiten und ihren Beutetaxa stattgefunden haben muss, wird bei genauerer Betrachtung der beiden Kontrahenten deutlich. Jedes der beiden Taxa verfügt über abgeleitete Merkmale, die den Beutefang erfolgreicher zu machen respektive zu erschweren geeignet sind.

Daher lohnt ein Blick auf die Erfordernisse des Überlebens bzw. die Schutzmittel in Morphologie und Verhalten, über die die von arthropodenjagenden Stechimmen am häufigsten genutzten Beutetaxa heute verfügen:

II. Überlebensimperative für Beutetaxa

- sei kaum sichtbar (> Aufsuchen bzw. Anfertigung von Verstecken, Tarnung)
- sieh gefährlich aus (> Warntracht, Mimikry)
- entdecke den Episiten zuerst (> Optimierung der Sinnesausstattung, v.a. Augen, Erschütterungssinn)
- lasse dich nicht greifen! Entkomme im letzten Moment (> Fallreflex, Rettungssprung, Blitzstart zum Fluge)
- lasse dich, einmal ergriffen, nicht umdrehen (> Hafteinrichtungen, Klammerreflex, Napfschnecken-Strategie)

Tab. 1: Übersicht über Schutzeffekte, Schutzmittel mit Beispieltaxa und zugehörige spezifischen Episiten

Schutzeffekt	Schutzmittel (speziell)	Beispiel Beutetaxon	Episit(en) (spez.)
Sichtbarkeit minimieren	gedeckt sitzen	viele Insekten	
	Versteck anfertigen	Zünslerlarven z.B. <i>Pyrausta aurata</i>	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
	Tarnkleid (Mimese i.w.S.)	Schildkäfer (<i>Cassida</i> sp.)	<i>Cerceris albofasciata</i> & <i>C. tenuivittata</i>
	eingraben	Erdeulnraupen (Noctuidae)	<i>Podalonia</i> sp. & <i>Ammophila</i> sp.
	nachts fressen	<i>Otiorhynchus</i> sp.	<i>Cerceris arenaria</i>
Sichtbarkeit erhöhen	Wartracht	Besprechung an anderem Ort	
	Mimikry		
Entkommen in letzter Minute	Fallreflex	kleinere Rüsselkäfer	<i>Cerceris</i> -Arten
	Rettungssprung	Zikaden	<i>Gorytes</i> , <i>Harpactus</i> , <i>Mimesa</i> , <i>Bembecinus</i>
		Flohkäfer	<i>Entomognathus</i> , <i>Cerceris</i>
		Zünslerlarven	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> & <i>gazella</i>
		Springschwänze	<i>Microstigmus</i> , Ameisen, <i>Stenus</i> sp. (Col., Staphylinidae)
		Heuschrecken	<i>Prionyx</i> , <i>Sphex</i> , <i>Tachysphex</i> ,
	Blitzstart zum Fluge	Buprestidae Syrphidae Calliphoridae	<i>Cerceris bupresticida</i> <i>Ectemnius</i>
	explosiver Kraftstart	<i>Merodon</i> , <i>Volucella</i>	große <i>Ectemnius</i> -Arten, <i>Bembix</i>
Festhalten, Unterseite schützen	Verstärkte tarsale Haftpolster	Schildkäfer (<i>Cassida</i> sp.)	<i>Cerceris albofasciata</i> & <i>C. tenuivittata</i>
	kräftige Beine, Klammerreflex	größere Rüsselkäfer (Curculionidae)	<i>Cerceris arenaria</i>
Keinen Angriffspunkt bieten	glatter Panzer (wie poliert)	Chrysomelidae Coccinellidae Nitidulidae	<i>Cerceris</i> -Arten
	Toment	Bruchidae	<i>Cerceris</i> -Arten
	herabzogener Panzerrand	Schildkäfer (<i>Cassida</i> sp.)	<i>Cerceris albofasciata</i> & <i>C. tenuivittata</i>
	Stachelarmatur	Stachelkäfer (<i>Hispa</i>)	<i>Cerceris</i>
	nadelstichige Skulpturierung (Fingerhuteffekt)	Chrysididae Mutillidae Curculionidae	<i>Palarus</i> , <i>Cerceris</i>
	starke Überlappung der Tegumente	Curculionidae	<i>Cerceris</i>

Tab. 1: Fortsetzung.

Schutzeffekt	Schutzmittel (speziell)	Beispiel Beutetaxon	Episit(en) (spez.)
Nicht zum Beutespektrum (Größe) gehören	Körpergröße reduziert (>Sammeln)	viele Käferarten	<i>Cerceris</i> , <i>Entomognathus</i>
		Zwergzikaden	<i>Gonatopus</i> , <i>Antaeon</i> , <i>Crossocerus</i>
	Körpergröße erhöht (>Ringen)	<i>Volucella</i> , <i>Tabanus sudeticus</i>	große <i>Ectemnius</i> -Arten, <i>Bembix</i> sp.
Früherkennung von Episiten	Hochentwickelte Augen	Diptera (Syrphidae, Tabanidae u.a.) Coleoptera (Buprestidae)	große <i>Ectemnius</i> -Arten, <i>Bembix</i> sp. <i>Cerceris bupresticida</i>
	Hochentwickelter Erschütterungssinn	viele kleine Coleoptera	<i>Entomognathus</i> , <i>Cerceris</i> sp.
Abwehr von Episiten	Wehrsekret (reizend oder giftig)	Heteroptera (Wanzen)	<i>Astata</i> , <i>Dinetus</i> , <i>Dryudella</i> , <i>Lindenius</i>
		Ameisen (Formicinae)	<i>Aphilanthops</i>
		Ameisen (Dolichoderinae)	<i>Tracheliodes</i>
	hervorgewürgte Verdauungsssekrete	Lepidoptera (L)	<i>Ammophila</i> , <i>Podalonia</i> , <i>Ancistrocerus</i>
		Orthoptera	<i>Prionyx</i> , <i>Sphex</i> , <i>Tachysphex</i>
		Coleoptera (Chrysomelidae)	<i>Cerceris</i>
	Schaum aus Exkreten	Schaumzikaden (Cercopidae)	<i>Argogorytes</i>
	Mandibeln	viele Coleoptera, Orthoptera und Hymenoptera	
	Wehrstachel	Bienen (Apoidea)	<i>Palarus</i> , <i>Philanthus</i> , <i>Cerceris-rybyensis</i> -Gruppe
		Ameisen (Myrmicinae)	<i>Clypeadon</i> , <i>Listropygia</i>

- sei ekelig (> Wehrsekrete, Verdauungssaft hervorwürgen, Schaum, giftige und übelriechende Sekrete)
- beiße oder steche, wenn möglich (> Einsatz von Mandibeln und ggf. Wehrstachel)
- weiche dem Episiten aus (> kleinräumige, tageszeitliche, klimatische Vermeidung)

III. Schutzmittelsyndrome der Stechimmen-Beutetaxa

Käfer

- Rüsselkäfer: meist harte Elytren und überlappende Elemente des Exoskelettes („Hinterschnitte“), nadelstichige Skulpturierung (auch bei Mutilliden und Chrysiden), Fallreflex oder extrem feste Anklammerung an das Substrat
- Kleinrüssler: geringe Körpergröße, Fallreflex
- Prachtkäfer: große Augen, Xerophilie, hohe Agilität, blitzschneller Start zum Fluge
- Schwarzkäfer: Nachtaktivität und/oder gesteigerte Körpergröße, Wehrsekrete
- Blattkäfer i.w.S.: spezialisierte Ernährung von z.T. giftigen Pflanzen, Absonderung von Verdauungsflüssigkeit, Tarsenpolster
- Schildkäfer: Tarnfarbe, herabgezogene Panzerränder, extreme Haftleistung der Tarsenpolster
- Stachelkäfer: Stachelarmatur
- Flohkäfer: Sprungbeine, geringe Körpergröße
- Samenkäfer: Seidenhaare, geringe Körpergröße

Bienen

- soziale Lebensweise mit Arbeiterinnen
- späte Flugzeit der Jungköniginnen
- Bevorzugung von Bewölkungsphasen durch Jungköniginnen (eigene unpubl. Beobachtungen an *Lasioglossum calceatum*)
- häufige erratische Wechsel der Blüten/Köpfchen (beim Sammeln und bei der Nektaraufnahme)

Fliegen

- hochentwickeltes Flugvermögen
- hochentwickeltes Sehvermögen
- Mimikry

Urinsekten (Springschwänze)

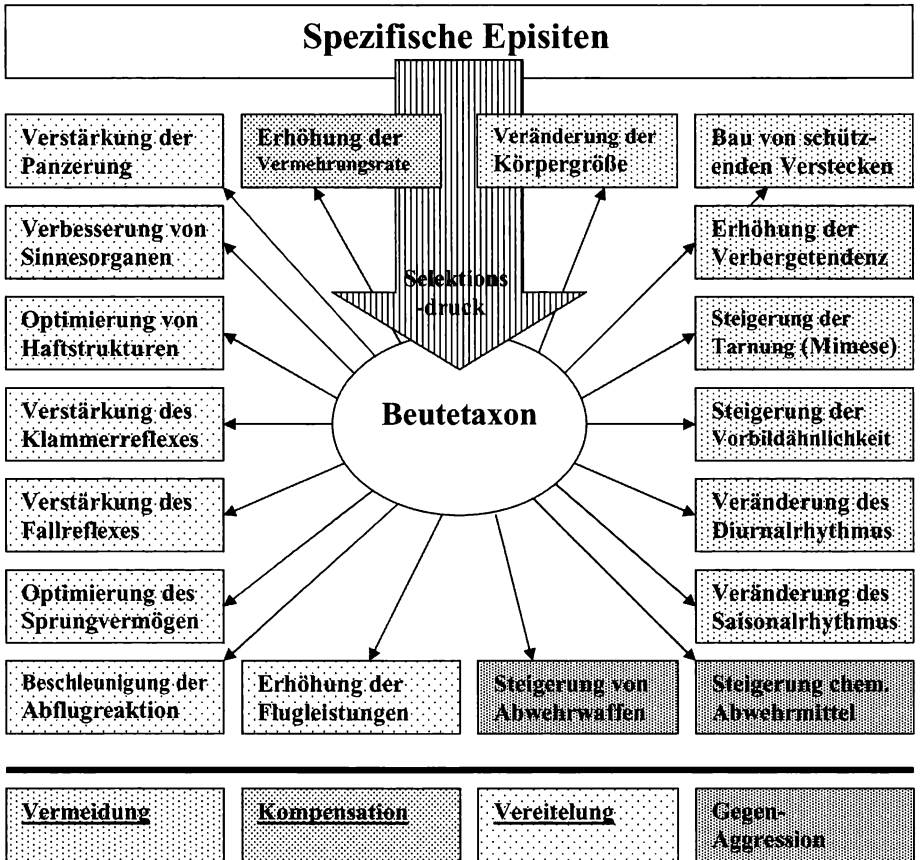
- Sprungvermögen durch Sprunggabel und Tubus

Rhynchota (Zikaden)

- Sprungflug durch Sprungbeine und Flügel
- z.T. Schaumhülle für Nymphen

Rhynchota (Wanzen)

Abb. 1: Mögliche evolutionäre Antworten auf den Selektionsdruck durch spezifische Episiten.



- Wehrsekret
- eine das Eintragen erschwerende Körperform

Spinnen

- Giftklauen
- Spinndrüsen

IV. Schlussfolgerungen

Man sollte meinen, dass die Mortalität der Träger/Anwender solcher Schutzmittel durch letztere gesenkt würde. Das scheint aber nicht der Fall zu sein, jedenfalls nicht im Bezug auf spezialisierte Episiten. Interessant ist in diesem Zusammenhang der Gedanke, dass es die Spezialisten sein könnten, die gewissermaßen als evolutio-

näre „Trainer“ ihrer Beutetaxa fungieren, die durch deren Einwirkung erworbene gesteigerte Ausbildung von Schutzmitteln zu einer Senkung der episitenbedingten Mortalität aber überwiegend in Bezug auf Generalisten unter den Episiten führt. In einem koevolutiven „Wettrennen“ mit einem spezialisierten Episiten kommt es eben darauf an, keinen Boden zu verlieren. D.h. die Mortalität bzw. Jagderfolg stiege nicht an, wenn beide Arten optimiert werden. Letztlich verursachte der spezifische Episit aber Adaptionen bei seinem Beutetier, die dazu führen, dass dieses in vermindertem Maße von Generalisten erbeutet wird. Das käme dem Spezialisten möglicherweise als zusätzlicher Beuteanteil zugute.

So erklärt sich Heikertingers Feststellung, eigentlich als Gegenargument gegen die von Darwinisten behaupteten Anpassungsvorteile vorgebracht, dass unabhängig von vortrefflichen Schutzmitteln alle Arten zumindest von Spezialisten erbeutet und verzehrt werden, also „ihren Tribut entrichteten“. Darin ist aber kein Widerspruch zum Wert von Adaptionen (wie Mimikry etc.) zu sehen. In der Natur ist Stillstand (was die Veränderung der Mortalitätsrate betrifft) eben nicht Rückschritt, sondern ein achtbarer Erfolg im Bemühen ums Dasein (struggle for existence).

Literatur

- HEIKERTINGER, F. (1954): Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. Gustav Fischer Verlag, Leipzig.
- JACOBI, B. (2003): Merkmalsabhängige Beutewahl der Hornissen *Vespa crabro* und *V. orientalis* (Hymenoptera) im Blühhorizont. Verh. Westd. Entom. Tag 2001, S.135-147.
- KROMBEIN, K.V. (1967): Trap-nesting Wasps and Bees - Life Histories, Nests and Associates. Smithsonian Press, Washington D.C.

Bernhard Jacobi
Dieckerstr. 26
D-46047 Oberhausen
h.b.jacobi@gmx.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [2002](#)

Autor(en)/Author(s): Jacobi Bernhard

Artikel/Article: [Der Einfluss der arthropodenjagenden Stechimmen \(Hymenoptera, Aculeata\) auf die Evolution ihrer Beutetaxa 151-157](#)