

Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae)

Hubert Pschorn-Walcher

Abstract. Eggs of ectoparasitic *Exenterus*-species (Ichneumonidae) are anchored in the skin of larvae of Diprionid sawflies. Three types of anchor-apparatus can be distinguished which are shown in Fig. 1 (based upon Mason 1967). The three types represent a phylogenetic line commencing with primitive, unipedicellate anchors (*E. adspersus*, *E. tricolor*), and, through intermediate forms (*E. vellicatus*, *E. confusus*, *E. amictorius*), leading to the highly developed anchors typical for the four members of the *E. abruptorius*-group. The development of the oocytes of *E. vellicatus* demonstrates that the unipedicellate type is the original state from which the bipedicellate type has been derived (Fig. 2). Species with simple, unipedicellate anchors lay their eggs precisely on such areas of the host's skin where they cannot be reached by the mandibles of the victim (Fig. 3). Species with highly specialized, deeply embedded eggs disperse them over the entire sawfly abdomen (Fig. 4). Species with primitive anchors attack mature, feeding larvae and pre-spinners in about equal proportions, often suffering heavy egg losses during the last moult of the host. Species of the advanced *E. abruptorius*-group oviposit exclusively on the pre-spinning instar, which has also lost the defense reaction typical for feeding Diprionid larvae. As pre-spinners soon drop to the ground, this instar is only shortly available for oviposition. By evolving a high degree of host specificity, species of the *E. abruptorius*-group have, however, well adapted themselves phenologically and ecologically to their respective host species. The three parasitoid species attacking the three spruce-feeding Diprionid species represent a relatively primitive, little differentiated lineage, whereas evolution of egg structure and oviposition behaviour has progressed further in the species group attacking pine-feeding Diprionids; one species of this group has been able to move onto *Monoctenus* spp. feeding on juniper (Cupressaceae) (Fig. 5).

Key words. Hymenoptera, Diprionid sawflies, parasitoids, *Exenterus* spp., egg structure, oviposition behaviour.

Einleitung

Die Vertreter der artenreichen Unterfamilie der Tryphoninae (Familie Ichneumonidae = Schlupfwespen s. str.) schmarotzen als Ektoparasiten (genauer: Parasitoide) vorwiegend bei den Afterraupen der Blattwespen (Tenthredinoidea); nur die Angehörigen der Tribus der Phytodietini befallen die Raupen verschiedener Klein- und Großschmetterlinge. Alle Tryphoninae zeichnen sich durch eine biologische Besonderheit aus: Sie legen ihre mit einem Anker versehenen Eier in die Haut noch fressender oder erwachsener Wirtslarven ab. Im Gegensatz zu den meisten anderen ektoparasitischen Hymenopteren paralisieren die Tryphoninae die Wirtsruppen jedoch nicht, so daß sich diese noch einspinnen und zum Präpuppenstadium umformen können. Meist wird nur ein Ei je Afterraupe abgelegt, doch kommt auch Superparasitierung mit 2 oder mehr Eiablagen je Wirtslarve vor. In der Regel schlüpfen die Eier erst nach der Kokonbildung der Wirte, und die Parasitoiden saugen dann die Präpuppen aus.

Stets kann sich nur ein einziges Individuum des Parasiten pro Wirtskokon entwickeln; es liegt also Solitärparasitismus vor (Pschorn-Walcher 1973).

Die Eiablage der Tryphoninen ist in mehrfacher Hinsicht riskant: die in der Wirtshaut verankerten Eier können von der Wirtslarve abgebissen und vor allem bei der Häutung abgestreift werden. Ebenso können sie beim Abwandern der Einspinnlarven in die Bodenstreu oder im Zuge der Kokonbildung beschädigt oder abgerissen werden. Für die Weibchen der Tryphoninae ist es also geradezu „lebenswichtig“, ihre Eier an solchen Stellen des Wirtskörpers zu plazieren, an denen sie von den Mandibeln der Wirtsruppe nicht erreicht werden können und/oder sie so fest und sicher am Wirt zu verankern, daß sie der Gefahr des Abstreifens bei der Häutung und Kokonbildung des Wirtes entgehen. Ein Weg hierzu besteht auch darin, möglichst erwachsene Wirtslarven bzw. Einspinnlarven zu attackieren, wobei die Eier dann höchstens noch eine einzige Wirtshäutung (von der Altlarve zur Einspinnlarve/Präpuppe) zu überstehen haben.

Zur Befestigung ihrer Eier am Wirt haben die Tryphoninae einfache bis hochkomplizierte Ankerstrukturen entwickelt, mit deren Hilfe sie an der Wirtshaut angeheftet, meist aber fest am Körper des Wirtes verankert werden. Diese Anker können nur knopfförmig sein; häufig jedoch sind sie gestielt und tragen eine Haftscheibe oder einen richtigen „Schiffsanker“; oder es sind hochkomplizierte Gebilde vorhanden, die das Ei schalenförmig umschließen und es mit Widerhaken tief in der Wirtshaut verankern. Die Anker sind oft so charakteristisch, daß manche Tryphoninen-Arten anhand ihrer Eier leichter bestimmt werden können als auf der Basis imaginaler Merkmale (Zinnert 1969, Kasparyan 1973).

Innerhalb der Tryphoninae nimmt die artenreiche, in Eurasien und Nordamerika verbreitete Gattung *Exenterus* eine gewisse Sonderstellung ein: (1) alle Arten schmarotzen als einzige Vertreter der Tryphoninae ausschließlich bei den Buschhorn-Blattwespen der Familie Diprionidae. (2) Die Ankerstrukturen innerhalb der Gattung *Exenterus* weisen eine ungewöhnlich große Mannigfaltigkeit auf, die von relativ primitiven Typen bis zu den höchstkomplizierten, bei Tryphoninen bekannten Verankerungsmechanismen reicht. Die ausgeprägte Wirtsspezifität und Einnischung auf eine einzige Blattwespenfamilie, sowie die Ausbildung zunehmend komplizierter und besser adaptierter Ankerapparate, lassen vermuten, daß die Vertreter der Gattung *Exenterus* sich schon sehr früh auf Wirte der Familie Diprionidae spezialisiert und zusammen mit diesen eine lange, gemeinsame Evolution durchgemacht haben.

Da die Anker der häufigsten europäischen *Exenterus*-Arten schon von Mason (1967) beschrieben wurden, soll hier auf deren Bau nur insoweit eingegangen werden, als dies zum Verständnis der nachfolgenden Kapitel notwendig erscheint. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es zu prüfen, ob engere Beziehungen zwischen der Form (dem Ausbildungsgrad) der Anker und (1) der Plazierung der Eier am Wirt, (2) dem zur Eiablage bevorzugten Wirtsstadium sowie (3) dem Grad der Wirtsspezifität der einzelnen *Exenterus*-Arten bestehen. Eine Klärung dieser etho-ökologischen Fragen sollte Hinweise darauf geben, inwieweit es diesen Parasitoiden im Zuge der Evolution gelungen ist, den geschilderten Gefahren ihres risikoreichen Eiablageverhaltens durch die Ausbildung hochadaptierter Ankermechanismen und entsprechend co-adaptierter Verhaltensanpassungen bei der Auswahl geeigneter Wirtsindividuen und günstiger Eiablageorte am Wirt zu entgehen.

Anker-Typen bei den Eiern von *Exenterus* spp.

Insgesamt kommen in Europa 9 Arten der Gattung *Exenterus* vor, denen in Mitteleuropa 16 Diprioniden-Arten (in ganz Europa über 20 Arten) als potentielle Wirte gegenüberstehen (Pschorn-Walcher 1982). Sie verteilen sich auf 2 Artengruppen: (1) die primitivere *amictorius*-Gruppe mit den Arten *E. amictorius* Panz., *E. adpersus* Htg., *E. tricolor* Roman, *E. vellicatus* Cushm. und *E. confusus* Kerrich sowie (2) die phylogenetisch höher stehende *abruptorius*-Gruppe mit den Arten *E. abruptorius* Thunbg., *E. simplex* Thoms., *E. oriolus* Htg. und *E. ictericus* Grav. Letztere Art steht etwas isoliert und wurde daher gelegentlich in eine eigene Gattung gestellt, ein Vor-

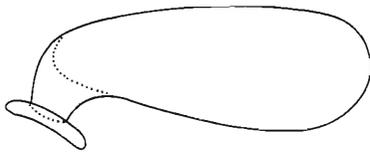
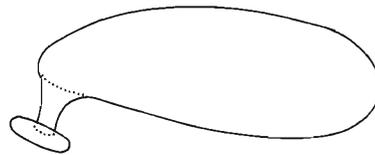
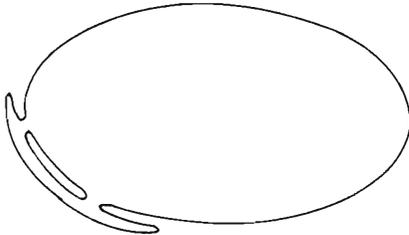
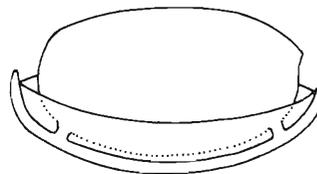
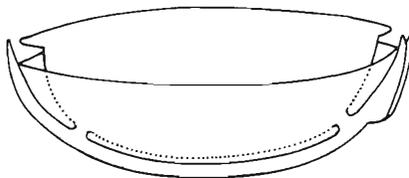
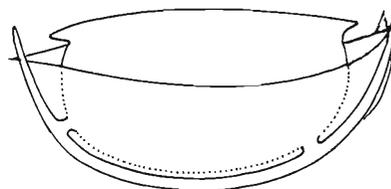
*E. adpersus**E. tricolor**E. vellicatus**E. amictorius**E. abruptorius**E. ictericus*

Abb. 1: Ankerformen europäischer *Exenterus*-Arten (nach Mason 1967; teilweise nach eigenen Präparaten umgezeichnet).

gehen, das aber wenig Berechtigung hat (Mason 1967). Eine weitere Art, *E. claripennis* Thoms. wird hier als identisch mit *E. amictorius* angesehen, wofür auch Mason (l. c.) plädiert. Bei den Ankerformen lassen sich 3 mehr oder minder deutliche Entwicklungstypen unterscheiden, die im folgenden kurz besprochen werden sollen.

Exenterus adpersus-Typ (Abb. 1)

Hierher gehören die beiden Arten *E. adpersus* und *E. tricolor*. Die Anker der Eier beider Arten sind von recht einfachem Bau, wie er auch bei vielen anderen Tryphoninen (mit gewissen Abwandlungen) vorliegt (vgl. Zinnert 1969, Kasparyan 1973). Es tritt nur ein Eistiel auf, der am acephalen Eipol ansetzt und an dessen Ende ein kleiner scheibenförmiger Anker sitzt. Wie Abb. 1 zeigt, sind die Unterschiede bei beiden Arten relativ gering. Der Eistiel von *E. adpersus* ist kräftiger, elliptisch verdickt, und die Ankerscheibe ist etwas größer als jene von *E. tricolor*.

Exenterus amictorius-Typ (Abb. 1)

Dieser Typus nimmt eine Art Übergangsstellung vom einfachen zum hochkomplizierten Ankertyp ein. Er ist charakterisiert durch den Beginn eines neuen Bauplans, der stufenweise von *E. vellicatus*, über *E. confusus*, zum bereits relativ hoch entwickelten Ankerapparat von *E. amictorius* führt. Die ursprünglich elliptische Ankerscheibe wird wesentlich vergrößert und nunmehr von 2 Eistielen getragen, die relativ dünn und stark verkürzt sind. Bei *E. vellicatus* liegt der 2., neu erworbene Eistiel dem ersten noch stark genähert, also noch in der acephalen Hälfte des Eies. Eine Untersuchung der Ovariolen der Weibchen von *E. vellicatus* hat ergeben, daß bei den unreifen Oocyten noch ein einziger endständiger Eistiel mit scheibenförmigem Anker vorliegt. Die Ankerscheibe verlängert sich im Zuge der Eireifung zur cephalen Eihälfte hin, und erst jetzt bildet sich durch eine Vorwölbung von der Oocyte aus ein 2. sekundärer Eistiel, der mit der langovalen Ankerscheibe Kontakt aufnimmt, wie dies aus Abb. 2 ersichtlich ist. Beim Ei von *E. confusus* ist die Vergrößerung des Ankers erneut weiter fortgeschritten, und der 2. Eistiel ist nunmehr auf die vordere Hälfte des Eies gerückt, so daß er näher dem cephalen Pol zu liegen kommt. Der Anker selbst ist bereits flach schalenförmig ausgebildet und trägt an beiden Enden einen zahnartigen Fortsatz, der am cephalen Pol gegabelt erscheint. Diese Zähne dienen als eine Art Widerhaken zur besseren Fixierung des Ankers in der Wirtshaut. Einen ähnlichen Ankerapparat finden wir bei *E. amictorius*, doch ist nun der Anker noch deutlicher schalenförmig entwickelt und umschließt fast die ganze untere Hälfte des Eies, so daß dieses noch tiefer in den Rumpf des Wirtes eingebettet werden kann. Während das Ei von *E. vellicatus* nach dessen Ablage noch fast völlig über die Wirtshaut herausragt, ist jenes von *E. confusus* schon etwas versenkt und dasjenige von *E. amictorius* ragt nur mehr mit seiner oberen Hälfte über die Kuticula der Wirtslarve empor.

Exenterus abruptorius-Typ (Abb. 1)

Die Umbildung des Ankers zu einem schalenförmigen Gebilde findet seine höchste Vollendung bei den verbleibenden 4 Arten (*E. abruptorius*, *E. simplex*, *E. oriolus* und *E. ictericus*), deren Anker-Apparate in ihrem Bauplan weitgehend identisch sind. Der Anker umhüllt wie eine Nußschale das Ei fast bis zu seinem oberen Rand. Das Ei

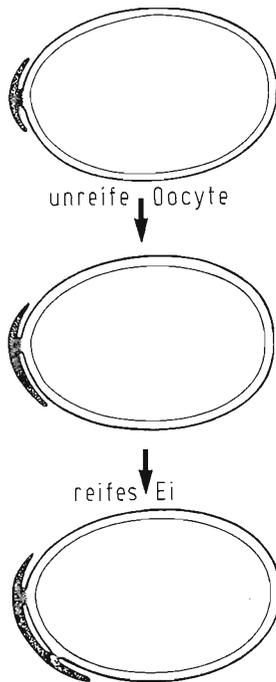


Abb. 2: Entwicklung des bipedicellaten Ankers von *Exenterus vellicatus* bei Oocyten verschiedener Reifegrade (Anker und Eistiele punktiert).

selbst ist dorsal ziemlich abgeflacht und trägt an beiden Enden je einen zungenförmigen Fortsatz, die sich nach der Eiablage eng an die Wirtshaut anlegen und wohl als „Wundverschluß“ dienen. Das Ei wird praktisch vollständig in den Wirtskörper eingesenkt, so daß seine Oberfläche kaum die Kutikula der Wirtshaut überragt. Widerhaken unterschiedlicher Form an beiden Enden des Ankers garantieren eine feste Einbettung des Eies im Rumpf der Wirtslarven. Der Ankerapparat vom *E. abruptorius*-Typ zählt zu den höchst entwickelten, von Tryphoninen bekannten Befestigungsmechanismen. Er ähnelt in seinem Bauplan stark den Ankern der (mit *Exenterus* verwandten) Gattung *Eridolius*, die insofern noch komplizierter erscheinen, als daß hier auch seitliche Widerhaken (zusätzlich zu den endständigen Ankerzähnen) auftreten können (vgl. Abb. 4 in Zinnert 1969).

Abwehrverhalten der Wirtslarven; Eiablage der Parasitoiden

Abwehrreaktionen der Wirtslarven

Die Larven der Diprioniden weisen ein familientypisches Abwehrverhalten auf, mit dem sie Räuber und Parasiten abzuschrecken versuchen. Die Larven heben ruckartig den Vorderkörper an — häufig auch gleichzeitig das Hinterende — und nehmen so eine langgestreckte L- oder U-förmige Drohhaltung an. Dabei erbrechen sie ein blasen-

förmiges, wieder einziehbares Tröpfchen Harzsubstanz, die sie im Zuge der Nahrungsaufnahme in Divertikeln des Vorderdarms gespeichert haben (Blum 1981). Indem sie mit dem Kopf gegen den Angreifer schlagen, versuchen sie, diesen mit dem klebrigen Terpenoidtropfen zu beschmieren und abzuwehren. Dieses Verhalten ist sowohl bei solitären Arten mit einzeln fressenden Larven als auch bei den gregären, in Geschwisterverbänden lebenden Formen ausgebildet. Bei den in Kolonien fressenden Arten tritt zusätzlich noch das sogenannte „Schnippen“ auf. Dabei schlagen die Larven bei Störungen mehr oder minder synchron mit dem Vorderkörper auf und ab, und diese gemeinsamen Schnippbewegungen werden in Abständen von wenigen Sekunden solange wiederholt, wie die Reizsituation anhält. Das Schnippen pflanzt sich rasch auf benachbarte Larvenkolonien fort, wobei schon geringfügige Störungen eine solche Kettenreaktion über mehrere, am gleichen Ast fressende Larvenfamilien hinweg auslösen können. Gesellig fressende Arten zeigen zudem häufig eine aposematische Warnfärbung, während solitär fressende in der Regel eine grünliche Tarnfärbung aufweisen (Prop 1960, Ghent 1960).

Die Weibchen der Larvenparasiten fliegen bei der Wirtssuche zunächst nur eine günstige Warteposition an der Peripherie einer Larvenkolonie an. Einige Schlupfwespenarten (*Lamachus* spp. etc.) und Raupenfliegen (*Drino* spp.) versuchen von dort aus, sich im Zeitlupentempo an eine nahegelegene Wirtslarve anzuschleichen, bis sie diese mit dem vorgestreckten Legebohrer erreichen können. Lösen sie beim Zielobjekt eine Schreckreaktion aus, so weichen sie rasch zurück. Diese Angriffe auf Wirtslarven einer Kolonie können stunden- (bis tage-)lang fortgesetzt werden (Eichhorn 1980). Andere Schlupfwespen hingegen, wie die hier interessierenden *Exenterus*-Arten, überfallen günstig erreichbare Wirte in einem blitzschnellen Angriff, um ein Ei abzulegen, und fliegen ebenso rasch wieder auf ihren „Ansitz“ zurück, so daß sie in der Regel der Abwehrreaktion ihrer Opfer entgehen.

Eiablagevorgang

Wie erwähnt, geht die Eiablage der *Exenterus*-Arten so rasch vor sich, daß eine genaue Beobachtung kaum möglich ist. Sicher ist, daß dabei nur der Anker im Legebohrer entlang gleitet, während das Ei unten heraushängt. Dadurch wird nur der Anker unter die Wirtshaut plaziert. Bei den schalenförmigen Eiern vom *E. abruptorius*-Typ wird der Anker offenbar zunächst umgestülpt und zusammengeklappt, ähnlich wie ein vom Wind umgedrehter und zusammengedrückter Regenschirm. So gleitet er durch den Legebohrer und wird in den Wirt eingestochen. Dann schnappt er wieder in seine normale Position zurück und liegt nun eng dem versenkten Ei an. Mason (1967) hat dies recht anschaulich gemacht, wenn er sagt, man stelle sich eine große Melone (als Ei des Parasiten) vor, die in einem aufgespannten Regenschirm liegt und durch zwei Fortsätze (die Eistiele) im Schirm befestigt ist. Durch die einsetzende Wundreaktion (Kallusbildung) wird der Anker zusätzlich fixiert, so daß schließlich eine Art hartschalige, braune Kapsel entsteht, in die das Ei teilweise (beim *amictorius*-Typ) oder fast zur Gänze (beim *abruptorius*-Typ) eingebettet ist.

Die Embryonalentwicklung der *Exenterus*-Eier beginnt bereits vor der Kokonbildung der Wirte, das Schlüpfen jedoch stets erst hinterher. Dabei schlüpfen die Junglarven vom *adpersus*-Typ am cephalen Eipol aus und saugen sich, mit ihrem Hinterende noch

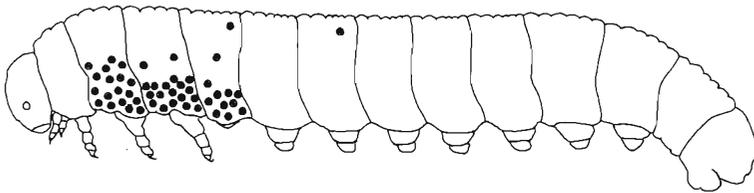
in der leeren Eihülle steckend, am Wirt fest. In der Regel verlassen sie aber die Eihülle bald. Bei den Arten mit hochentwickelten, schalenförmigen Ankern platzt das Chorion dorsomedial auf; die Junglarven schlüpfen also „nach oben“ aus dem Ei und beißen sich dann irgendwo am Körper der Eonymphe (Präpuppe) des Wirtes fest. Die Junglarven von *Exenterus* spp. und verwandter Tryphoninen besitzen dorsal und lateral kräftige, lange Borsten (vgl. Abb. 11 in Zinnert 1969), mit deren Hilfe sie sich gegen die feste Kokonwand des Wirtes stemmen. So können sie sich — „auf dem Rücken laufend“ — behende auf dem weicheren Wirtskörper fortbewegen.

Plazierung der Eier am Wirt

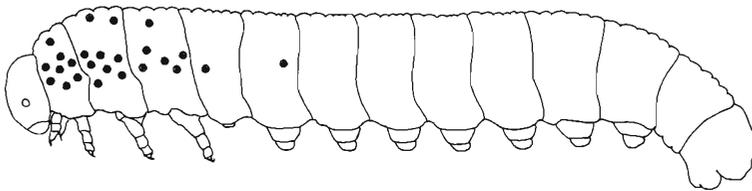
Bisher sind erst von 5 *Exenterus*-Arten genügend Eiablagen registriert worden, um Aussagen über die genauen Eiablageorte am Wirtskörper machen zu können. Von den übrigen Arten sind nur Einzelbefunde bekannt. Da diese meist bei den seltenen, solitären Diprioniden schmarotzen, ist eine ausreichende Materialbeschaffung wenig aussichtsreich.

Ähnlich wie bei den Ankerformen, lassen sich auch bei der Plazierung der Eier am Wirt 3 Typen unterscheiden: Der 1. Typ ist durch eine gezielte, auf einen engen Körperbereich der Wirtslarve lokalisierte Eiablage charakterisiert (Abb. 3). Hierzu gehören *E. adspersus* und *E. tricolor*. Ersterer legt seine Eier praktisch nur auf dem Meso- und Metathorax sowie auf das 1. Abdominalsegment der Afterraupen ab. Zudem wird auf diesen 3 Segmenten ganz eindeutig der ventrale und latero-ventrale Bereich bevorzugt. Die meisten Eiablagen findet man demnach zwischen den Mittel- und Hintercoxen der Thorakalbeine, bzw. neben oder hinter deren Hüften. (In der Lateralansicht in Abb. 3 kommt die Häufung der Eier im ventralen Bereich nicht so deutlich zum Ausdruck.) Auch bei *E. tricolor* konzentriert sich die Eiablage auf den Thorakalbereich der Afterraupen, doch werden hier die lateralen und dorso-lateralen Partien von Pro-, Meso- und Metathorax bevorzugt. Der 2. Typ wird von *E. amictorius* repräsentiert (Abb. 3). Diese Art bevorzugt zwar ebenfalls noch den dorsalen Bereich von Meso- und Metathorax, legt aber in etwa 40 % der Fälle auch im dorsalen Teil der vorderen Abdominalsegmente ab. Dem 3. Typ schließlich gehören *E. oriolus* und *E. abruptorius* an, bei denen die Eier sich praktisch über den ganzen Rumpf der Wirtsruppen verteilt finden. Bei *E. oriolus* häufen sich die Eiablagen im dorsalen Bereich der Abdominalsegmente 3–8, während am Thorax, sowie lateral und ventral nur wenige anzutreffen sind (Eichhorn 1981). Bei *E. abruptorius* ist die Verteilung der Eier noch gleichmäßiger. Es werden alle 13 Segmente als Eiablageorte genutzt, nur die ventralen Segmentzonen werden kaum belegt (Abb. 4).

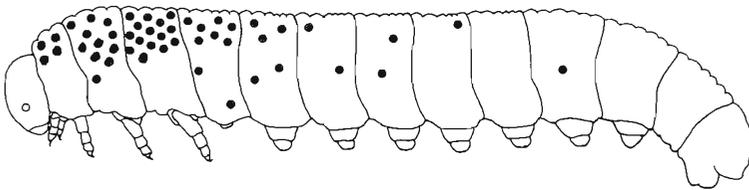
Vergleicht man die Ankerformen der 5 Arten (Abb. 1) mit der Plazierung ihrer Eier (Abb. 3, 4), so wird eine klare Korrelation erkennbar: Die beiden Arten mit dem primitivsten Ankertyp (*E. adspersus*, *E. tricolor*) legen ihre Eier gezielt und eng lokalisiert in einem Körperbereich der Wirtslarven ab, wo sie von den Mandibeln der Opfer nicht erreicht werden können. Demgegenüber sind *E. oriolus* und *E. abruptorius* mit ihren hochentwickelten Ankertypen bei der Eiablage wenig wählerisch, weil bei ihnen die tief im Wirtskörper verankerten Eier praktisch unangreifbar sind, selbst wenn sie auf die den Mandibeln der Wirtslarve zugänglichen, hinteren Abdominalsegmente abgelegt werden. *E. amictorius* nimmt sowohl hinsichtlich Ankerform, wie auch bezüg-



E. adspersus (50 Eier auf *N. sertifer*)



E. tricolor (25 Eier auf *G. polytoma*)



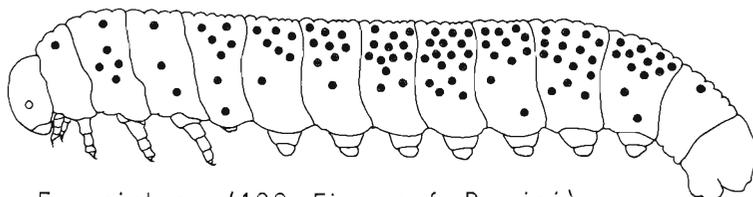
E. amictorius (50 Eier auf *N. sertifer*)

Abb. 3: Eiablageorte von drei *Exenterus*-Arten mit primitiven Ankertypen.

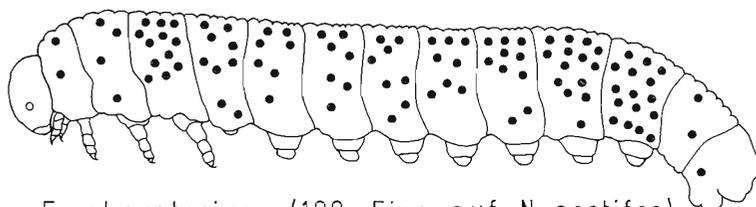
lich der Eiplazierung, eine Mittelstellung zwischen den beiden genannten Artenpaaren ein.

Bevorzugte Wirtsstadien

Bei den Diprioniden durchlaufen die Männchen 4, die Weibchen 5 fressende Larvenstadien. Sind die Larven voll erwachsen, so häuten sie sich noch ein weiteres Mal zur sogenannten „Einspinnlarve“, die keine Nahrung mehr aufnimmt und spätestens innerhalb von 1–2 Tagen zur Kokonbildung abwandert. Die Einspinnlarve ist gleich groß wie das letzte fressende Larvenstadium, unterscheidet sich aber deutlich in der reduzierten (blassen) Färbung und Beborstung. Nach dem Kokonspinnen wandelt sich die Einspinnlarve durch Schrumpfung und Verdickung — aber ohne eine weitere Häutung — zum Ruhestadium der sogenannten Eonymphe (frühes Präpuppenstadium)



E. oriolus (100 Eier auf *D. pini*)



E. abruptorius (100 Eier auf *N. sertifer*)

Abb. 4: Eiablageorte von zwei *Exenterus*-Arten mit komplizierten Ankerstrukturen.

um. Daraus folgt, daß Eier von *Exenterus* ssp., welche auf fressende Afterraupen abgelegt werden, mindestens eine Wirtshäutung (von der männlichen L_4 oder weiblichen L_5 zur Einspinnlarve) zu überstehen haben. Werden hingegen erst die Einspinnlarven befallen, so können die Eier nur noch bei der Kokonbildung beschädigt, aber nicht mehr im Verlauf einer Häutung abgestreift werden, da die Wirte noch im Präpuppenstadium am Parasitenbefall zugrundegehen. Für die Parasitoiden-Weibchen wäre es daher biologisch vorteilhaft, möglichst alte Wirtslarven zu befallen, um Eiverluste durch Häutungen zu begrenzen; zudem zeigen Einspinnlarven keine Abwehrreaktionen mehr, wohl aber können sich die Larven nun spiralig zusammenrollen.

Die Befallsfeststellung ist vor allem bei den Einspinnlarven schwierig, weil dieses Stadium im Freiland nur kurze Zeit und zudem schwer zu finden ist. Man kann aber das bevorzugte Wirtsstadium leicht durch einen Vergleich der Parasitierung der Altlarven und der Eonymphen in den frisch gesponnenen Kokons ermitteln. Findet man in den Larvenproben vom Baum keine *Exenterus*-Eier, wohl aber eine hohe Parasitierung der eingesponnenen Eonymphen im Boden, so ist dies ein Hinweis darauf, daß erst die Einspinnlarven mit Eiern belegt wurden. Hierzu ein Beispiel: Am 1. Juni 1964 wurden in einer Kiefernkultur im Wiener Becken 120 fressende Altlarven von *Neodiprion sertifer* Geoff. gesammelt und auf Eier von *E. abruptorius* untersucht, jedoch kein einziges Ei gefunden. Wenige Tage später wurde unter den gleichen Befallsbäumen eine Bodenprobe mit frisch gesponnenen Kokons entnommen. Dabei wiesen 76 von 100 untersuchten Eonymphen jeweils 1–3 Eier dieses Parasitoiden auf.

Zahlreiche Untersuchungen dieser Art in den letzten 20 Jahren haben ergeben, daß nur 2 *Exenterus*-Arten häufig Altlarven parasitieren, während alle andern Arten Ein-

spinnlarven deutlich bevorzugen oder nahezu ausschließlich befallen. Am frühesten greift *E. adspersus* an. Insgesamt fanden sich 46,5 % seiner Eier auf den Altlarven von *N. sertifer* (L₄ bzw. L₅), während 53,5 % erst auf Einspinnlarven abgelegt wurden. Ähnliche, wenn auch weniger umfangreiche Beobachtungen wurden bei *E. tricolor* gemacht. In 3 Fällen konnte auch *E. confusus* auf erwachsenen Larven von *Gilpinia polytoma* Htg. festgestellt werden; da aber aus den Kokonproben erheblich mehr Imagines dieser Art schlüpften, darf angenommen werden, daß *E. confusus* Einspinnlarven deutlich bevorzugt. Demgegenüber wurden *E. amictorius*, *E. oriolus* und *E. abruptorius* bisher fast ausschließlich aus Kokonproben und nur sehr selten aus Larvenproben erhalten. Das gilt bei *E. amictorius* sowohl für *Diprion pini* L. als Wirt (Eichhorn 1981), als auch für *N. sertifer*. Obwohl bisher nur wenige Zuchtbefunde vorliegen, dürfte Ähnliches für *E. simplex* als Parasit von *Microdiprion pallipes* Fall. zutreffen. Von *E. vellicatus* und *E. ictericus* liegen bisher keine Beobachtungen vor.

Aus dem Gesagten ergibt sich eindeutig, daß die beiden Arten mit dem primitiveren Ankertyp (*E. adspersus*, *E. tricolor*) häufig bereits fressende Altlarven ihrer Wirte befallen, während Arten mit höher entwickelten Ankerstrukturen eindeutig bis ausschließlich Einspinnlarven bevorzugen. *E. confusus* scheint in beiden Kriterien eine Mittelstellung einzunehmen.

Wirtsspezifität

Das Wirtsspektrum der 9 europäischen *Exenterus*-Arten ist relativ gut bekannt. Eine Ausnahme machen nur die solitär lebenden *Gilpinia*-Arten an Kiefern, die in der Regel so selten sind, daß Kokonsuchen zur Erfassung ihrer *Exenterus*-Parasitierung kaum durchführbar sind (Pschorn-Walcher 1982). Diese Wirte sind daher in Abb. 5, die einen Überblick über den Wirtskreis der europäischen *Exenterus*-Arten gibt, weggelassen worden. Es wurden also von den an Kiefern fressenden Diprioniden nur die gut untersuchten, gesellig lebenden Vertreter berücksichtigt.

Abb. 5 zeigt, daß innerhalb der Gattung *Exenterus* 3 Typen von Wirtsspektren vorliegen. Die erste Gruppe umfaßt die drei ausschließlich bei den solitären Fichten-Diprioniden schmarotzenden Arten. Von diesen sind *E. tricolor* als ursprünglichste Art — mit dem primitivsten Ankersystem — sowie *E. vellicatus* bei allen drei Wirtsarten gleichermaßen vertreten, während *E. confusus* bereits gewisse Spezialisierungstendenzen zeigt. Eine ähnliche Situation treffen wir auch bei den 5 in Kiefern-Buschhornblattwespen schmarotzenden Arten an. Die Art mit dem ursprünglichsten Ankertyp, *E. adspersus*, konnte aus allen gregären, auf *Pinus* fressenden Wirtsarten gezogen werden, wenn auch meist nur in geringen Dichten. Auch *E. amictorius* besitzt noch ein relativ breites Wirtsspektrum, das aber schon eine deutliche Bevorzugung der beiden *Diprion*-Arten erkennen läßt, bei denen die Art als Hauptparasit in Erscheinung tritt, während sie bei den anderen Wirtsarten meist nur eine Nebenrolle spielt. *E. oriolus* und vor allem *E. simplex* und *E. abruptorius*, alles Arten mit hochspezialisierten Ankern, sind weitgehend bis hochgradig monophag, und das gilt auch für *E. ictericus*, der bisher nur aus *Monoctenus juniperi* L. an Wacholder gezogen wurde, und der, wie erwähnt, innerhalb der Gattung *Exenterus* eine etwas isolierte Stellung einnimmt, während sein Ankertyp weitgehend dem von *E. abruptorius*/*E. simplex* entspricht.

Exenterus-Art	Ei-typ	Picea		Pinus spp.						Juniperus
		Gilpinia abieticola	G. polytoma / hercyniae	Gilpinia socia	Gilpinia pallida	Diprion similis	Diprion pini	Microdiprion pallipes	Neodiprion sertifer	Monoctenus spp.
<i>E. tricolor</i>		■	■							
<i>E. vellicatus</i>		■	■							
<i>E. confusus</i>			■							
<i>E. adpersus</i>				■	■	■	■	■	■	
<i>E. amictorius</i>				■	■	■	■	■	■	
<i>E. oriolus</i>						■	■			
<i>E. simplex</i>							■	■		
<i>E. abruptorius</i>								■	■	
<i>E. ictericus</i>										■

Abb. 5: Ankertypen und Wirtsspezifität europäischer *Exenterus*-Arten (dicke Balken = Vorzugswirt, dünne Balken = Nebenwirte).

Festzuhalten bleibt, daß Arten mit einem relativ ursprünglichen Ankermechanismus einen geringeren Grad an Wirtsspezifität aufweisen als Arten mit hochspezialisierten Ankerapparaten. Letztere haben in der Regel ein sehr enges Wirtsspektrum, und 3 *Exenterus*-Arten sind bisher mit Sicherheit jeweils nur bei einer einzigen Wirtsortart als monophage Schmarotzer nachgewiesen.

Diskussion

Mehrere Gründe sprechen dafür, daß der einfach gebaute, unipedicellate Eityp von *E. adpersus* und *E. tricolor* der phylogenetisch ursprünglichere ist. (1) Die Oocyten-Entwicklung von *E. vellicatus* (Abb. 2) verdeutlicht, daß bei den unreifen Oocyten zunächst nur ein Eistiel vorhanden ist, und zwar am acephalen Eipol. Der 2. Stiel des Ankers wird erst im Zuge der Eireifung gebildet. Damit steht nunmehr auch fest, daß bei den höheren Tryphoninen der acephale Eistiel der primäre, der cephale hingegen der sekundäre ist. (2) Morphologische Merkmale der Imagines (Kutikula-Skulpturierung etc.) weisen *E. tricolor* als die primitivste Art der Gattung *Exenterus*

aus. Die große Ähnlichkeit (und schwierige Bestimmbarkeit) der Männchen von *E. tricolor* mit jenen von *E. vellicatus*, *E. confusus* und *E. adspersus* (Kerrich 1952) deutet ferner darauf hin, daß die bei den solitären Fichten-Diprioniden schmarotzenden *Exenterus*-Arten, sowie *E. adspersus* als polyphager Parasit der Kiefern-Buschhornblattwespen, nahe miteinander verwandt und ebenfalls als relativ ursprünglich anzusehen sind. (3) Der Wirtskreis von *E. adspersus* und auch (innerhalb der Wirtsarten an Fichte) von *E. tricolor* ist noch recht umfangreich, während ei- und imaginalmorphologisch höher stehende Arten eine ausgeprägte Wirtsspezifität aufweisen. (4) Diese Befunde stimmen gut mit dem allgemeinen Trend in der Evolution der Tryphoninae überein, der von recht einfachen, unipedicellaten zu sehr komplexen, bipedicellaten Eitypen führt, wie dies Zinnert (1969) und Kasparyan (1973) in einem Stammbaumschema für die Tribus der Exenterini bzw. der Tryphonini zum Ausdruck gebracht haben.

Die Verteilung der Eier am Wirt zeigt, daß ursprüngliche Arten der Gattung *Exenterus* ihre primitiven, unipedicellaten Eier noch sehr gezielt am Wirtskörper anbringen mußten, um ein Abbeißen durch die Wirtslarven zu vermeiden, während Arten mit höher entwickelten Ankerapparaten auf eine solche ortsgebundene Spezialisierung im Eiablageverhalten zunehmend verzichten konnten. Letzteres erscheint biologisch vorteilhaft, weil eine zielgerichtete Eiablage wegen des Abwehrverhaltens der Wirtslarven zeitlich aufwendiger und riskanter ist als eine unspezifische, welche viel unkomplizierter und rascher zu bewerkstelligen ist. Zinnert (1969) hat insgesamt 10 Tryphoninen-Arten mit einfachen, unipedicellaten Ankern (ähnlich dem *E. adspersus*-Typ) untersucht. Davon verankerten 5 Arten ihre Eier ausschließlich in der Kopfkapsel oder im „Nacken“ der Wirtslarven, 3 Arten im Thorakalbereich, eine Art überraschenderweise im Enddarm (Eiablage durch die Afteröffnung), und nur eine einzige Art mit ursprünglichem Ankerbau wies eine recht unspezifische, über den Thorax und die ersten 7 Abdominalsegmente der Afterraupen verteilte Eiplazierung auf. Demgegenüber zeigten 4 von 5 Arten der Gattung *Eridolius* mit komplizierten, schalenförmigen Ankern (vom *E. abruptorius*-Typ) keine oder nur eine schwach ausgeprägte Ablageort-Präferenz; nur eine *Eridolius*-Art plazierte ihre Eier stets am Pro- und Mesothorax der befallenen Wirtslarven. Da Zinnert (l. c.) ausschließlich Nematinen-Wirte parasitologisch untersucht hat, die ein anderes Abwehrverhalten aufweisen (S-förmige Schreckstellung), sind seine Angaben nur bedingt vergleichbar. Dennoch zeigt sich auch bei dieser Wirtsgruppe offenbar ein ähnlicher Trend in der Evolution des Eiablageverhaltens ihrer Tryphoninen-Parasiten, wie bei den Diprioniden und ihren Schmarotzern aus der Gattung *Exenterus*.

Mit der Entwicklung effektiver Ankerstrukturen ging offenbar das Hinausschieben der Eiablage auf ein möglichst spätes Wirtsstadium, d. h. auf die Einspinnlarven einher. Auch dieser Trend ist biologisch vorteilhaft, weil dadurch Eiverluste durch das Abstreifen der Eier im Zuge von Larvenhäutungen vermieden werden konnten. Zudem ist bei den Einspinnlarven die Abwehrreaktion rückgebildet. Zinnert (1969) konnte bei zwei an Nematinen schmarotzenden Tryphoninen mit relativ einfach gebauten Ankern Eiausfälle von 50 % bis über 80 % feststellen, wenn die Eiablage im Labor auf noch fressende Wirtslarven erzwungen wurde. In Wahlversuchen wurden hingegen fast ausschließlich Einspinnlarven angenommen, jüngere Wirtsstadien jedoch verschmäht.

Die Beschränkung der Eiablage auf Afterraupen, die unmittelbar vor der Kokonbildung stehen, macht eine möglichst perfekte zeitliche Koinzidenz mit diesem nur kurzfristig verfügbaren Wirtsstadium erforderlich. Diese Synchronisation wurde durch die Einnischung auf eine einzige Wirtsart, d. h. durch eine Entwicklung von der Polyphagie zur Monophagie, begünstigt. Eine solche zeitliche und räumliche, wirtsgebundene Spezialisierung war vor allem bei den an Kiefern-Diprioniden schmarotzenden *Exenterus*-Arten angezeigt, weil deren Wirte auf den verschiedenen Kiefernarten (Weißkiefer, Schwarzkiefer, Latschenkiefer, Zirbe) schon allein aus Standortgründen phänologisch und ökologisch viel stärker isoliert sind als die auf Rotfichte, unserer einzigen heimischen *Picea*-Art, lebenden *Gilpinia*-Arten. Die geringe Anzahl von Fichten-Diprioniden (drei Arten in Mitteleuropa) und ihre Beschränkung auf eine einzige Baumart dürfte auch der Grund dafür sein, daß sich die mit ihnen vergesellschaftete *tricolor*-Linie der Gattung *Exenterus* nur relativ wenig weiterentwickelt und insgesamt nur 3 Arten mit noch recht primitiven Ankerformen hervorgebracht hat (Abb. 5). Demgegenüber hat sich die auf den artenreicheren und ökologisch stärker diversifizierten Kiefern-Buschhornblattwespen schmarotzende *Exenterus*-Linie, ausgehend vom ursprünglichen *E. adspersus*-Typ, stärker entfalten können und vor allem hochspezialisierte Arten mit komplizierten Ankerstrukturen ausgebildet, wie sie durch die Angehörigen der *E. abruptorius*-Gruppe gekennzeichnet sind. Einem Vertreter dieser Entwicklungslinie (*E. ictericus*) ist darüber hinaus im Zuge der Evolution der Übergang von den ursprünglicheren Pinaceae auf die abgeleiteten Cupressaceae und damit die Erschließung eines neuen Wirtskreises, repräsentiert durch die beiden auf Wacholder lebenden *Monoctenus*-Arten der Unterfamilie Monocteninae, gelungen, so daß (wie Abb. 5 zeigt) insgesamt 6 von 9 europäischen Arten aus diesem Hauptast der Gattung *Exenterus* hervorgegangen sind.

Zusammenfassung

Die Eier der ektoparasitischen *Exenterus*-Arten (Ichneumonidae) werden in der Haut der Afterraupen von Buschhorn-Blattwespen (Diprionidae) verankert. Es werden 3 Ankertypen unterschieden und in Anlehnung an Mason (1967) abgebildet (Abb. 1). Die drei Typen entsprechen einer phylogenetischen Reihe, die mit primitiven, unipedicellaten Eiern beginnt und über Zwischenformen zu hochkomplizierten, zweistielligen Ankerapparaten führt. Anhand der Oocytenentwicklung von *E. vellicatus* wird nachgewiesen, daß der acephale Eistiel der primäre ist und der cephal sekundär erworben wurde (Abb. 2). Arten mit primitiven, einstielligen Ankern legen ihre Eier gezielt und eng lokalisiert an solchen Stellen der Wirtslarven ab, an denen sie nicht von den Mandibeln der Opfer erreicht werden können (Abb. 3). Höher evoluierte Arten mit tief in den Wirtskörper versenkten Eiern plazieren ihre Eier wahllos am Rumpf der Wirtslarven (Abb. 4). Arten mit ursprünglichen Ankern befallen sowohl fressende Altlarven als auch Einspinnlarven. Durch die Häutung vom letzten Larvenstadium zum Einspinnstadium können beträchtliche Eiverluste durch Abstreifen der Eier eintreten. Demgegenüber attackieren höher evoluierte *Exenterus*-Arten ausschließlich Einspinnstadien, welche auch keine Abwehrreaktionen mehr aufweisen. Da Einspinnlarven bald den Boden aufsuchen, ist dieses Stadium nur kurzzeitig angreifbar. Durch Ausbildung einer ausgeprägten Wirtsspezifität haben sich die stärker abgeleiteten *Exenterus*-Arten jedoch phänologisch und ökologisch eng an ihren jeweiligen Wirt angepaßt. Die drei bei den drei Fichten-Buschhornblattwespen schmarotzenden *Exenterus*-Arten repräsentieren eine relativ ursprüngliche, wenig differenzierte Entwicklungslinie. Demgegenüber ist die Entwicklung bei den auf Kiefern-Diprioniden parasitierenden Arten hinsichtlich Eiform und Eiablageverhalten weiter fortgeschritten; einer Art dieser Gruppe ist der Übergang auf an Cupressaceen (*Juniperus*) lebenden Diprionidae der Gattung *Monoctenus* gelungen (Abb. 5).

Literatur

- Blum, M. S. (1981): Chemical defenses of arthropods. — Academic Press, New York, 562 pp.
- Eichhorn, O. (1980): Autökologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini*: (L.), (Hym.: Diprionidae). V. Untersuchungen über larvenparasitische Tachinen, insbesondere über *Drino gilva* Htg. — Z. angew. Ent. 89: 455–470.
- (1981): Dito; VII. Zur Kenntnis der Kokonparasiten und *Exenterus*-Arten. — Z. angew. Ent. 92: 252–285.
- Ghent, A. W. (1960): A study of the group-feeding behaviour of the larvae of the jack pine sawfly, *Neodiprion pratti banksianae* Roh. — Behaviour 16: 110–148.
- Kasparyan, D. R. (1973): Ichneumonidae. Subfamilie Tryphoninae; Tribus Tryphonini. — Fauna USSR 3, Teil 106, 320 pp. (in Russisch).
- Kerrich, G. J. (1952): A review, and a revision in greater part, of the Cteniscini of the old world (Hymenoptera: Ichneumonidae). — Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Ent. 2: 305–460.
- Mason, W. R. M. (1967): Specialization in the egg structure of *Exenterus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in relation to distribution and abundance. — Canad. Ent. 99: 375–384.
- Prop, N. (1960): Protection against birds and parasites in some species of tenthredinid larvae. — Arch. Neerl. Zool. 13: 1–65.
- Pschorn-Walcher, H. (1973): Die Parasiten der gesellig lebenden Kiefern-Buschhornblattwespen (Familie Diprionidae) als Beispiel für Koexistenz und Konkurrenz in multiplen Parasit-Wirt Komplexen. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 66. Jahresvers.: 136–145.
- (1982): Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen. In: Schwenke, W.: Die Forstschädlinge Europas, IV, Hautflügler und Zweiflügler. — P. Parey, Hamburg & Berlin, 4–234.
- Zinnert, K.-D. (1969): Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Larvenparasiten (Hymenoptera: Ichneumonidae und Braconidae) mitteleuropäischer Blattwespen aus der Subfamilie Nematinae (Hymenoptera: Tenthredinidae). — Z. angew. Ent. 64: 180–217; 277–306.

Prof. Dr. Hubert Pschorn-Walcher, Lehrstuhl für Ökologie, Zoologisches Institut der Universität, Biozentrum, D-2300 Kiel.