Zeitschrift: Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Baselland

Band: 33 (1985)

Artikel: Stammesgeschichtliche Entwicklung und Funktionsweise des Stechapparates bei Hautflüglern (Hymenoptera)

Autor: Meier, Jürg

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-676760

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Stammesgeschichtliche Entwicklung und Funktionsweise des Stechapparates bei Hautflüglern *(Hymenoptera)*

von Jürg Meier

Für die freundliche Unterstützung bei der Herstellung der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen möchte ich den Herren PD Dr. R. Guggenheim und M. Düggelin (Labor für Rasterelektronenmikroskopie, Universität Basel) herzlich danken. Den Herren Professoren T.A. Freyvogel und L. Jenni (Schweizerisches Tropeninstitut Basel) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung - Summary 180

1 Einleitung 181

2 Zur Evolution des Stechapparates 182
2.1 Grundbauplan des Ovipositors 182
2.2 Unterordnung *Symphyta* (Pflanzenwespen) 184
2.3 Unterordnung *Apocrita* (Taillenwespen) 184
2.3.1 Teilordnung *Terebrantes* (Schlupf- oder Legewespen) 185
2.3.2 Teilordnung *Aculeata* (Stechwespen) 188

3 Funktionsweise des Stechapparates bei Stechwespen 190
3.1 Das Ausschachten des Stechapparates 190
3.2 Das Aufrichten des Stachels 191
3.3 Das Einbohren des Stachels 192
3.4 Verlust des Stechapparates bei Honigbienen 193

4 Vergiftungsverlauf beim Menschen 197
4.1 Anaphylaktische Reaktionen 197

5 Literatur 199

Zusammenfassung

Die zu den Hautflüglern *(Hymenoptera)* zählenden Bienen, Wespen und Hornissen sind die medizinisch bedeutsamsten Gifttiere der Schweiz. Ausgehend von heute lebenden, stammesgeschichtlich ursprünglichen Arten wird die Evolution des Stechapparates der Hautflügler vorgestellt. Dieser lässt sich aus einem Eilegeapparat (Ovipositor) herleiten, der zunächst zur Eiablage in pflanzliche Gewebe dient und heute noch bei den Vertretern der Unterordnung *Symphyta* (Pflanzenwespen) verwirklicht ist. Bei den Vertretern der Teilordnung *Terebrantes* (Schlupf- oder Legewespen), deren Larven meist in Arthropodenwirten parasitieren, erfüllt er die Doppelfunktion eines Giftapplikationsinstrumentes und eines Eiablageorgans. Bei den höchstentwickelten, teilweise sozial lebenden Hautflüglerarten der Teilordnung *Aculeata* (Stechwespen) erfüllt er, losgelöst vom Fortpflanzungsgeschäft, als Wehrstachel Verteidigungsfunktion. Bei manchen Arten kann er sogar zurückgebildet sein. Der Stechvorgang bei hochentwickelten Hymenopteren wird in seinen Einzelheiten beschrieben. Schliesslich werden bei den medizinisch bedeutsamsten Vertretern (Bienen, Wespen, Hornissen) die verschiedenen, aufgrund von Stichen möglichen Vergiftungserscheinungen vorgestellt.

Summary

Envenomation by insects of the order *Hymenoptera* is an almost universal experience. Insect stings, although usually only uncomfortable or annoying, can also cause serious illness and even endanger life. In consequence the social hymenopteran species (bees, wasps and hornets) are the most important venomous animals not only in Switzerland, but probably also on a worldwide base.

Evolutionary aspects of the hymenopteran sting apparatus are discussed. In the more primary phytophagus symphytes *(Symphyta)* the sting apparatus accomplishes its original function of an ovipositor, whereas in the terebrantes *(Apocrita; Terebrantes)* a lot of zooparasitoid species use it for paralyzing their victims with the secretion of an ovipositor venom gland before laying their eggs into them. Many of the highly evolved social bee and wasp species *(Apocrita; Aculeata)* however need neither an ovipositor nor a paralyzing instrument for the care of their progeniture, since they take charge of them in a beehive. Thus, the sting apparatus serves for defense purposes. In many ant species the sting apparatus is eventually reduced.

The functional mechanism of the stinging process in *Aculeata* is basically described. Finally, the possible signs and symptoms after hymenopteran envenomation are mentioned with special reference to allergic complications.

1 Einleitung

Mit gegen einer Million rezenter Arten stellen die Insekten die bei weitem artenreichste Klasse des Tierreiches dar. Damit machen sie etwa zwei Drittel aller bekannten Tierarten aus (WEBER 1947). In der Ordnung Hautflügler *(Hymenoptera)* mit bisher etwa 110 000 beschriebenen Arten findet man die in bezug auf Körperbau und Verhalten höchstentwickelten Formen (KAESTNER 1973). Hymenopteren sind aber nicht nur dank ihrer Allgegenwart in praktisch jedem erdenklichen Lebensraum – mit Ausnahme der Hochsee – eine biologisch äusserst faszinierende Tiergruppe; vielmehr enthalten sie weltweit auch die medizinisch bedeutsamsten Gifttiere. Hymenopterenstiche verursachen in den USA und wahrscheinlich auch in Europa jährlich die meisten durch Gifttiere hervorgerufenen Todesfälle (MINTON 1974). In der Schweiz erfordern Hymenopterenstiche weitaus häufiger medizinische Behandlungen als alle übrigen Unfälle mit Gifttieren zusammen (Tab. 1).

Im folgenden soll einerseits die stammesgeschichtliche Entwicklung (Evolution) und Funktionsweise des Stechapparates der Hymenopteren vorgestellt und andererseits der mögliche Verlauf von Stichvergiftungen beim Menschen kurz dargelegt werden. Erfreulicherweise ist unser Verhältnis zu den Hymenopteren, trotz ihrer medizinischen Bedeutung, nicht von der übertriebenen und unbegründeten Furcht belastet, die viele Menschen den übrigen Gifttieren infolge Unkenntnis entgegenbringen. Wenn diese Übersicht beim Leser zur Einsicht führt, dass die Giftapparate der Hymenopteren im speziellen – wie die analogen Strukturen anderer Gifttiere im allgemeinen – nicht a priori dazu dienen, dem Menschen zu schaden, sondern vielmehr, der betreffenden Tierart zu nützen (HEDIGER 1958), so hat sie das erreicht, was sich der Verfasser erhofft.

TIERGRUPPE	1980			1981			1982		
	Kinder	Erwachsene	Total	Kinder	Erwachsene	Total	Kinder	Erwachsene	Total
Hymenopteren (Bienen, Wespen, Hornissen)	26	53(2)	79	25	35(2)	60	37	59	96
Vipern und Verwandte	1	4	5	1	6	7	3(1)	7(2)	10
Uebrige Schlangen 1)	1	16(4)	17	2	7(2)	9	2	12(2)	14
Marine Tiere (Fische und Wirbellose)	4	4	8	0	20(2)	20	0	12(1)	12
Diverse (inkl. Tollwutverdacht 2)	7	10(1)	17	19	9	28	22	40	62
Unsichere Vergiftungen	-	-	-	4	4	8	10	3	13

In Klammern: Anzahl schwere Vergiftungen / 1): inklusive Unfälle mit tropischen Giftschlangen

2): Tollwut ist eine Virusinfektion, die streng genommen den Gifttierunfällen nicht zugeordnet werden darf!

Tab. 1: Statistik der Gifttierunfälle in der Schweiz 1980–1982
(aus: Jahresbericht des Schweiz. Toxik. Informationszentrums)

2 Zur Evolution des Stechapparates

Die Ordnung *Hymenoptera* wird in die Unterordnungen *Symphyta* (Pflanzenwespen) und *Apocrita* (Taillenwespen) gegliedert. Die *Apocrita* werden weiter in die Teilordnungen *Terebrantes* (Schlupf- oder Legewespen) und *Aculeata* (Stechwespen) unterteilt (KAESTNER 1973; WEBER 1974; Abb. 1). Die Hymenopterenmännchen entwickeln sich aus unbefruchteten Eiern und sind in der Regel einfach gebaut. Alle Weibchen der Hymonopteren zeichnen sich durch den Besitz eines Eilegeapparates (Ovipositor) aus, der sich bei höher entwickelten Formen *(Aculeata)* zu einem Wehrstachel ausdifferenziert oder nurmehr rudimentär vorhanden ist.

2.1 Grundbauplan des Ovipositors

Am Insektenkörper, der sich durch das Vorhandensein eines segmentierten, panzerartigen Aussenskelettes auszeichnet, lassen sich die drei grossen Abschnitte Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen) unterscheiden. Die gut sichtbaren Rückenplatten (Tergiten) und Bauchplatten (Sterniten) bestehen aus hartem Chitin und sind durch elastische Membranen (Pleuren) miteinander verbunden (vgl. Abb. 5a). Die letzten Hinterleibssegmente sind bei den Hymenopterenweibchen mehr oder weniger stark abgewandelt und bilden den Ovipositor (Abb. 2). Das 8. Segment bildet ein Paar dreieckiger Chitinplatten, die als vordere oder erste Valviferen bezeichnet werden. Von diesen entspringt je ein langer, beweglicher und nach rückwärts gebogener Chitinanhang, die erste Valvula. Der Tergit des 9. Segmentes reicht weit bauchwärts. An ihm sitzen zwei weitere Chitinplatten, die hinteren oder zweiten Valviferen. Diese tragen je eine zweite Valvula, also ebenfalls nach hinten gebogene Anhänge, die mit den ersten Valvulae des 8. Segments so verfalzt sind, dass sie eine Legeröhre bilden (Abb. 2c). Hinten an den zweiten Valviferen sitzen schliesslich die dritten Valvulae, welche die aus den ersten und zweiten Valvulae gebildete Legeröhre im Ruhezustand scheidenartig umhüllen.

Am Aufbau des Hymenopteren-Ovipositors beteiligen sich also vorrangig die Abdominalsegmente 8 und 9. Obwohl nicht nur die soeben erwähnten chitinösen Skelettelemente, sondern auch Muskeln und Nerven integrierende Bestandteile bilden, wird der Begriff «Ovipositor» einschränkend auf die an seinem Aufbau beteiligten Chitinelemente angewandt (OESER 1961). In diesem Sinne besteht der Ovipositor also aus den zwei Valviferen-Paaren, drei Valvulae-Paaren und dem 9. Tergiten beziehungsweise den aus diesen ableitbaren Strukturen. Der in Abb. 2 skizzierte Grundbauplan unterliegt nun innerhalb der verschiedenen Unter- beziehungsweise Teilordnungen der Hymenopteren verschiedentlich einem Funktionswechsel, der auch die grossen Linien seiner Entstehungsgeschichte aufzeigt.

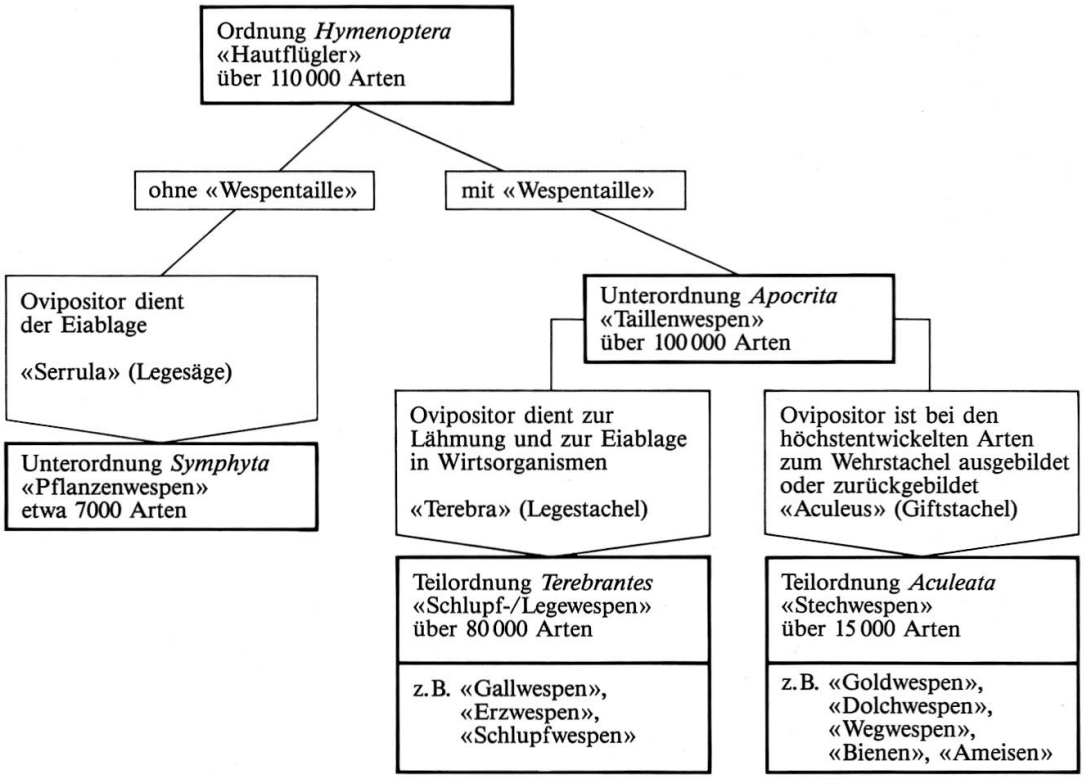

Abb. 1: Systematische Übersicht der Hymenopteren

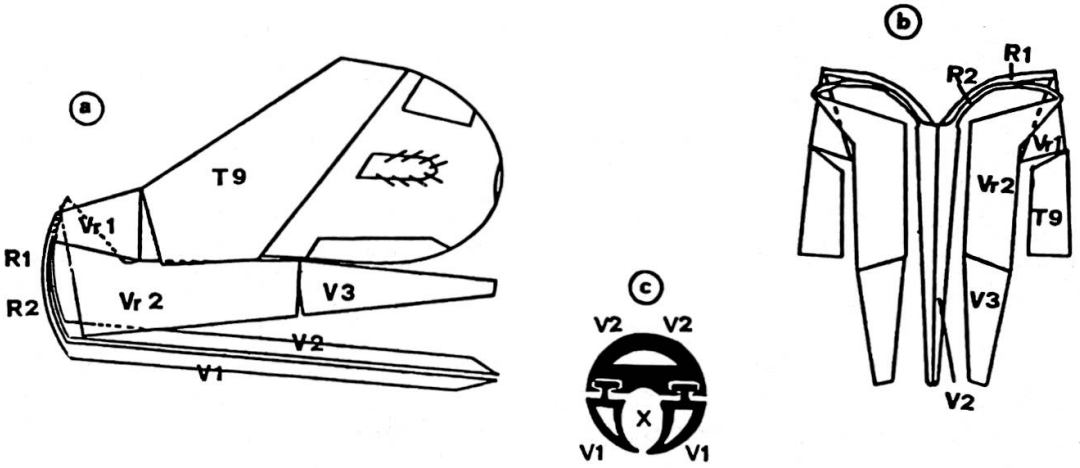

Abb. 2: Grundbauplan des Hymenopteren-Ovipositors
a) Seitenansicht
b) Dorsalansicht
c) Legebohrer- bzw. Stachelquerschnitt
x = Ei- bzw. Giftrinne

Abkürzung	Bezeichnung	Herkunft	Funktion/Weitere Benennungsmöglichkeiten
T 9	9. Tergit	9. Segment	«Quadratische Platte» } dienen zur Bewegung der «Sägeblätter» bzw. «Stechborsten» (V 1)
Vr 1	Valvifer 1	8. Segment	«Dreiecksplatte»
Vr 2	Valvifer 2	9. Segment	«Oblonge Platte»
V 1	Valvula 1	8. Segment	«Sägeblätter» bzw. «Stechborsten»
V 2	Valvula 2	9. Segment	«Schienenrinne» bzw. «Stachelrinne»; Führungsleisten der V 1
V 3	Valvula 3	9. Segment	«Sägescheide» bzw. «Stachelscheide»; Hüll- und Tastorgan
R 1	Ramus 1	8. Segment	Elastische Chitinverbindung zwischen Vr 1 und V 1
R 2	Ramus 2	9. Segment	Elastische Chitinverbindung zwischen Vr 2 und V 2

2.2 Unterordnung *Symphyta* (Pflanzenwespen)

Als hervorstechendstes Merkmal dieser entwicklungsgeschichtlich altertümlichsten Hautflüglergruppe gilt das Fehlen der «Wespentaille». Ihr Hinterleib sitzt in voller Breite am Thorax (Abb. 3), und der Ovipositor liegt relativ frei am Abdomenende (Abb. 4).

An seiner Basis münden der Ovidukt sowie Anhangsdrüsen der weiblichen Geschlechtsorgane, mit deren mukösem Sekret die Eier wahrscheinlich für den Transport durch den Ovipositor gleitfähig gemacht werden (Robertson 1968). Die als «Sägeblätter» ausgebildeten Valvulae 1 bewegen sich bei der Eiablage gegeneinander und werden von den zu einer unpaaren «Schienenrinne» verschmolzenen Valvulae 2 geführt.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen werden die Eier in Blätter, Stengel oder verholzte Pflanzenteile eingebracht. Da das solitär lebende Weibchen im vorliegenden Falle zur Eiablage einen Ort aufsucht, der den Eiern Schutz gewährt und den auskriechenden, pflanzenfressenden Larven das Auffinden der passenden Nahrungsquelle stark erleichtert, spricht man von **Brutfürsorge** (Weber 1947).

Trotz ihres gefährlichen Aussehens sind die ausgewachsenen Pflanzenwespen absolut harmlos, da die Anhangsdrüsen der weiblichen Geschlechtsorgane keine giftigen Sekrete produzieren.

2.3 Unterordnung *Apocrita* (Taillenwespen)

Die zweite Unterordnung der Hymenopteren zeichnet sich durch das Vorhandensein einer «Wespentaille» aus. Bemerkenswerterweise ist diese «Wespentaille» nicht zwischen Thorax und Abdomen ausgebildet. Vielmehr ist das erste Abdominalsegment fest mit dem Thorax verbunden (Weber 1974).

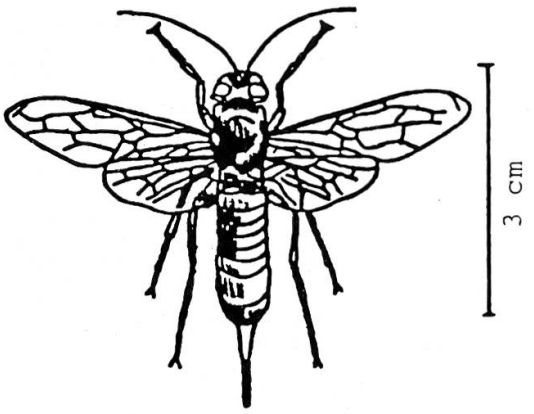

Abb. 3: Riesenholzwespe *(Sirex gigas)* (nach KAESTNER, 1973)

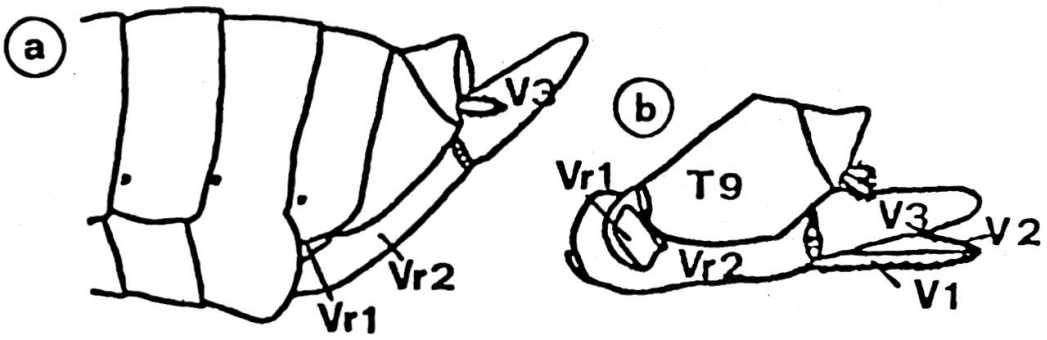

Abb. 4: Getreidehalmwespe *(Cephus pygmaeus)* (nach OESER, 1961)
a) Seitenansicht des Abdomenendes. Der Ovipositor liegt relativ frei.
b) Seitenansicht des Ovipositors.

Die «Wespentaille» entsteht durch eine Verschmälerung des zweiten Hinterleibssegmentes zu einem «Stiel» (Petiolus). Dadurch wird das Abdomen viel beweglicher und erlaubt einen wesentlich vielseitigeren Einsatz des Ovipositors.

2.3.1 Teilordnung *Terebrantes* (Schlupf- oder Legewespen)

Aufgrund des weitverbreiteten Einbringens ihrer Nachkommenschaft in verschiedene Arthropodenwirte (Schmetterlingsraupen, Pflanzenwespenlarven, Spinnen, Zecken u.a.) wurde diese artenreichste Hautflüglergruppe früher oft als «Parasitica» bezeichnet. Gewöhnlich sind es Larven von landbewohnenden, bisweilen aber auch die Eier oder Larven von süsswasserbewohnenden Arthropoden, die als «Nährsubstrat» für die Nachkommenschaft ausgewählt werden. Im letzteren Falle umhüllen sich die Wespenweibchen zur Eiablage im Wasser mit einer Luftblase (KAESTNER 1973). Die Eier

werden zuweilen äusserlich am Wirt angebracht oder in dessen unmittelbarer Nähe abgelegt. Den interessantesten Fall für unsere Betrachtung bilden aber zweifellos jene Terebranten, die ihre Eier durch Anstechen eines Wirttieres in dessen Körperinneres versenken. Anstelle einer «Serrula» (=Legesäge) ist hier der Ovipositor zur «Terebra» (=Legebohrer, -stachel) umfunktioniert. Dieser ist im Vergleich zu den Pflanzenwespen mehr oder weniger ins Körperende eingezogen, sofern er nicht benutzt wird (Abb. 5). Mit dieser funktionell-anatomischen Veränderung geht auch eine Veränderung gewisser Anhangsdrüsen der weiblichen Geschlechtsorgane einher, dienen doch die «Sauren Drüsen» nunmehr der Giftproduktion (ROBERTSON 1968).

Die Giftsekrete können hochspezifisch sein. Beispielsweise wurde errechnet, dass 1 mg Gift der Brackwespe *(Bracon hebetor)* etwa 200 kg Schmetterlingsraupen der grossen Wachsmotte *(Galleria mellonella)* zu lähmen imstande sein soll (BEARD 1963, 1978).

Sehr oft bleibt der gelähmte Wirt über längere Zeit am Leben und dient der sich inseits entwickelnden Larve gleichsam als lebende «Konservenbüchse». Studien über den Stoffwechsel derart gelähmter Wirtstiere haben jedoch gezeigt, dass das lähmende Gift nicht als Konservierungsmittel angesehen werden darf. Degenerative Prozesse treten beim gelähmten Tier schneller auf als bei der unbeeinflussten Wirtslarve (NIELSEN 1935). Dennoch dürfte das Weiterbestehen der elementaren Lebensfunktionen im gelähmten Zustand einen gewissen konservierenden Einfluss ausüben.

Neben hochspezifischen Giften, die eine Wirkung nur auf wenige Wirtsorganismen ausüben können, werden auch Schlupfwespengifte mit breitem Wirtsspektrum gefunden. Ausserdem sind auch Terebranten bekannt, deren Gifte den Wirt zwar ausserordentlich rasch, jedoch nur für kurze Zeit zu immobilisieren vermögen. Während dieser kurzen Zeitspanne erfolgt die Eiablage der Schlupfwespe (CLAUSEN 1940).

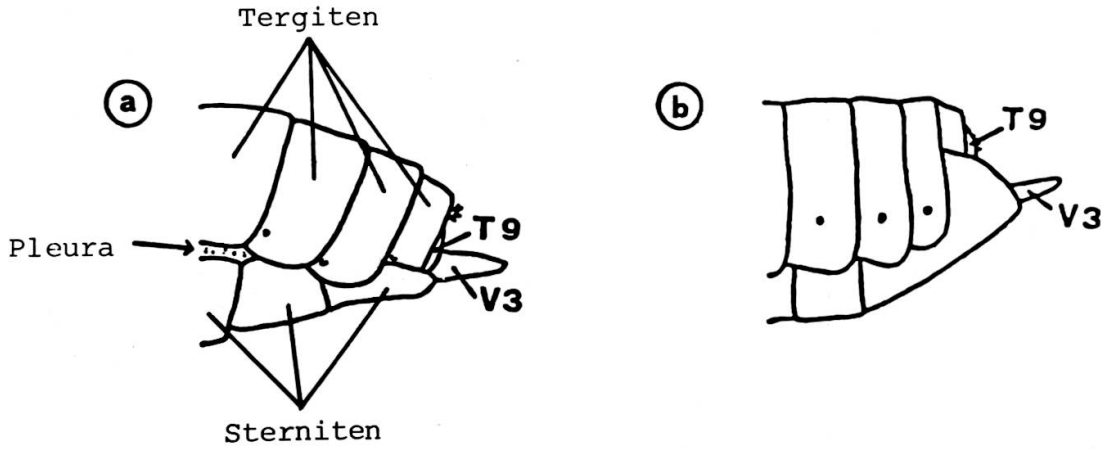

Abb. 5: Seitenansicht des Abdomenendes von Terebranten (nach OESER, 1961)
a) *Platylabus iridipennis (Ichneumonidae)*
b) Brackwespe *Apanteles congestus (Braconidae)*

Besonders faszinierend ist das Brutfürsorgeverhalten holzbohrender Terebranten. So versenkt beispielsweise die Holzwespenschlupfwespe *(Dolichomitus imperator)* ihre Eier in die im Holz verborgen lebende Larve der Riesenholzwespe *(Sirex gigas)* (Abb. 6). Erstaunlich bei diesem Vorgang ist vor allem die Tatsache, dass das gut 3 cm lange Tier seinen etwa 6 cm langen Legestachel zielsicher in die Wirtslarve einbohrt. Das Extrem der holzbohrenden Schlupfwespen bildet die kolumbianische Gattung *Iphiaudax* mit Legestachel von bis zu 17,5 cm Länge bei einer Körpergrösse von 1,4 cm. Derart lange Ovipositoren können zuweilen aus dem Abdomen heraushängen oder im Ruhezustand im Hinterleib geborgen sein. Die Stachelkammer dehnt sich dann bis in die Abdomenbasis aus, ja, Teile des Ovipositors können gar in einem hornförmigen, bis zum Kopf ragenden Dorsalfortsatz des 2. Abdominalsegmentes geborgen sein (KAESTNER 1973).

Auch Pflanzen dienen bestimmten Terebranten als Schutz und Nahrung für ihre Nachkommenschaft. Es handelt sich um die mehrere Familien umfassende Gruppe der «Gallwespen». Die Gallenbildung ist eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf eine innewohnende Gallwespenlarve. Weder die mechanische Schädigung beim Anstich noch das Sekret der Giftdrüsen induzieren diese Bildung, sondern chemische Reize, die vom sich entwickeln-

Abb. 6: Holzwespenschlupfwespe *(Dolichomitus imperator)* beim Anstich einer Larve der Riesenholzwespe *(Sirex gigas)*.

den Insekt ausgehen, nachdem der Embryo im Ei vollständig entwickelt ist (KAESTNER 1973). Die Gallenbildung nützt sowohl der Pflanze als auch dem Insekt. Erstere kann hierdurch den «Feind» in der Galle örtlich und zeitlich beschränken, letztere lebt im idealen Nährsubstrat (WEBER 1974).

Vom volkswirtschaftlichen Standpunkt aus besehen, dürften die Terebranten zu den bedeutendsten «Nützlingen» des Tierreiches gehören, halten sie doch dank ihres Larvenparasitismus wichtige «Schädlinge» in engen Grenzen.

2.3.2 Teilordnung *Aculeata* (Stechwespen)

Obwohl schon bei manchen Terebranten der Ovipositor im Verlaufe der Evolution mehr oder weniger ins Abdomen eingezogen wurde, ist diese als «Internation» bezeichnete Erscheinung doch erst für die *Aculeata* typisch (OESER 1961; vgl. Abb. 7). Das «Gesetz der Internation» besagt, dass Organe zunächst frei an Oberflächen auftreten, bei weiterer Entwicklung aber ins Körperinnere versenkt oder überdeckt werden (REMANE 1952). Gerade im Zusammenhang mit der beobachteten Einstülpung des Stechapparates der *Aculeata* ist die Feststellung von REMANE (1952) von Bedeutung, «dass bei homologen Organen ein geringer Internationsgrad des Organs mit hoher Wahrscheinlichkeit als primitiver gewertet werden darf, als ein stärkerer Internationsgrad».

Bei praktisch sämtlichen Arten der *Aculeata* ist ferner der Ovipositor zu einem wehrhaften Giftstachel («Aculeus») umfunktioniert und steht mit dem Fortpflanzungsverhalten nurmehr selten in Zusammenhang. Die Eileiter münden ventral der Ovipositorbasis in die Geschlechtsöffnung (Abb. 7). Das Gift der «Sauren Drüse(n)» wird in einem Reservoir gespeichert. Es wird bei Bedarf je nach Tierart entweder durch Muskelkontraktion im Reservoir oder, wo solche Muskeln fehlen, durch eine an den Innenseiten der Valvulae 1 liegende Membranstruktur ausgestossen. Letztere, als «Pumpenkolben und Ventil» wirkende Strukturen wurden oft unter der unglücklichen Bezeichnung «Hemmplättchen» beschrieben (OESER 1961).

Neben der Brutfürsorge (Sorge für Schutz und Nahrung für die Nachkommenschaft) spielt auch **Brutpflege** im Leben der weiblichen *Aculeata* eine vorrangige Rolle und ist bei vielen Arten mit der Bildung von Staaten verbunden (vgl. SCHMID 1980; VON FRISCH 1969). Unter Brutpflege versteht man jede *nach* der Eiablage durch die Eltern zum Nutzen der Nachkommenschaft ausgeübte Tätigkeit, die zu deren Schutz oder Nahrungsversorgung dient (WEBER 1974).

Solitär lebende Arten treiben Brutfürsorge, indem sie ein Ei an einen vorgängig durch Stich(e) gelähmten Arthropodenwirt legen. Dieser wird von der auskriechenden Larve gewöhnlich innert Wochenfrist gefressen (WEBER 1974). Entweder bleiben hierbei Ei und Nahrungstier am Ort des Überfalls

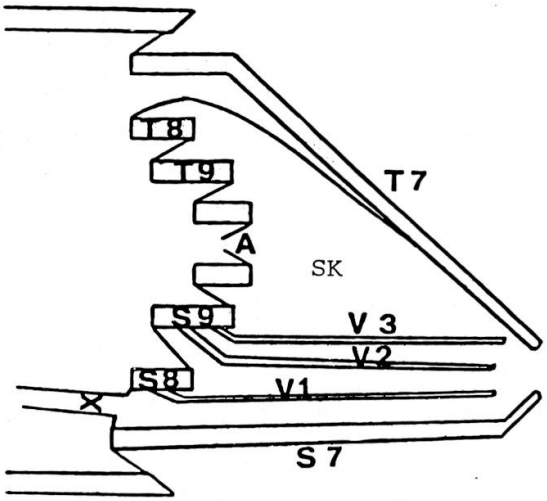

Abb. 7: Schema des Stechapparates der *Aculeata* (nach KAESTNER, 1973)
T = Tergit
S = Sternit
X = weibl. Geschlechtsöffnung
A = Anus
Die den Stachelapparat bildenden Segmente sind im Körperende in einer Stachelkammer (SK) geborgen.

liegen, oder ein bis mehrere Opfer werden mit dem Ei zusammen in einer «Nährkammer» eingeschlossen. Daneben sind auch viele **Brutschmarotzer** bekannt, die ihre Eier in die versorgten Bauten sozialer Stechwespen ablegen. Je nach Art wird sich die auskriechende Larve von den zusätzlich eingetragenen gelähmten Futterinsekten oder aber von den Wirtslarven ernähren.

Bei den sozialen *Aculeata* dient der Stechapparat der Verteidigung. Er wird nicht mehr zum Beuteerwerb benötigt, zumal die Larven meist von geschlechtssterilen Arbeiterinnen durch Kopfdrüsensekrete ernährt werden. Am Nesteingang sozialer Wespen und Bienen finden sich oft Arbeiterinnen im Wachtdienst. Jeder Eindringling wird mit den Fühlern geprüft. Gehört er nicht zum Volk, so wird er angegriffen. Der Geruch von abgegebenem Gift hat eine zusätzliche Alarmfunktion. Bei der Deutschen Wespe *(Paravespula germanica)* kann ein solcher Alarm jederzeit durch das Zerquetschen einer sauren Drüse ausgelöst werden. Sofort fliegen einige Mitbewohner herbei und greifen den Eindringling an. Es scheint, dass der Giftgeruch auch dazu führt, dass einem Opfer zusätzliche Stiche meist in unmittelbarer Nähe des Initialstiches zugefügt werden.

Bei vielen Ameisen (Familie *Formicidae*) und bei der Unterfamilie der «Stachellosen Bienen» *(Melliponinae)* ist der Stechapparat mehr oder weniger zurückgebildet. Anstelle des fehlenden Stachels behelfen sich diese Tiere zur Verteidigung mit ihren ausserordentlich gut entwickelten Mandibeln des Mundteils. Nach einem Biss kann entweder mit der noch funktionellen Giftdrüse Gift in die Wunde eingeträufelt werden, oder andere Drüsen (Analdrü-

sen, Mandibulardrüsen) treten an ihre Stelle. Bei der Unterfamilie der Schuppenameisen *(Formicinae)* muss allerdings mehr von einer Umbildung als von einer Rückbildung des Stechapparates gesprochen werden. Zwar fehlt auch hier der Stachel, die Reste des Stechapparates erlauben aber, Gift über weite Distanzen zu verspritzen. Auch hier wird durch den Geruch des verspritzten Giftes die Umgebung gewarnt. Erwähnt sei des weiteren, dass die Giftdrüsensekrete mancher Ameisen auch als «Spurflüssigkeit» zum raschen Wiederauffinden des Nestes dienen können (KAESTNER 1973).

Zusammenfassend soll festgehalten werden, dass der Hymenopteren-Ovipositor ursprünglich wohl zum Einbringen von Eiern in pflanzliche Gewebe gedient hat. Im Verlauf der Stammesgeschichte wurde er zur Immobilisierung von Arthropodenwirten unter gleichzeitiger Eiablage umfunktioniert und schliesslich, vom Fortpflanzungsgeschäft losgelöst, zur Verteidigung eingerichtet. Er kann – und dies ist wahrscheinlich der stammesgeschichtlich «modernste» Fall – aber auch zurückgebildet werden, dort, wo andere Strukturen des Organismus die Verteidigungsfunktion übernehmen. Glücklicherweise finden wir unter den heute lebenden Arten der Hymenopteren noch alle Übergänge dieser faszinierenden Evolution.

3 Funktionsweise des Stechapparates bei Stechwespen

Wohl jedermann hat im Laufe seines Lebens ein- oder mehrmals die schmerzhafte Erfahrung durchgemacht, von einer Biene oder einer Wespe gestochen worden zu sein. Erstaunlicherweise wurde der eigentliche Stechvorgang in der verfügbaren Literatur nur recht oberflächlich abgehandelt. Im folgenden wird deshalb der Versuch unternommen, das Prinzip dieses komplexen Vorganges in Anlehnung an verschiedene Autoren (RIETSCHEL 1938; SNODGRASS 1956; SPRADBERY 1973; EDERY et al. 1978; O'CONNOR u. PECK 1978) auf einfache Weise zu veranschaulichen. Zu diesem Zweck lösen wir das Geschehen in die folgenden drei Phasen auf:

3.1 Das Ausschachten des Stechapparates (Abb. 8)

Will eine Wespe oder Biene stechen, so kippt sie den ganzen Stechapparat um eine waagrechte Achse, die zwischen dem 8. und 9. Tergit quer zur Körperlängsachse verläuft, bauchwärts. Ursache des Ausschachtens ist eine Einwärtsbewegung des 7. Sterniten (RIETSCHEL 1938). Diese Kippbewegung führt dazu, dass der Stachel die Stachelscheiden (Valvulae 3) verlässt.

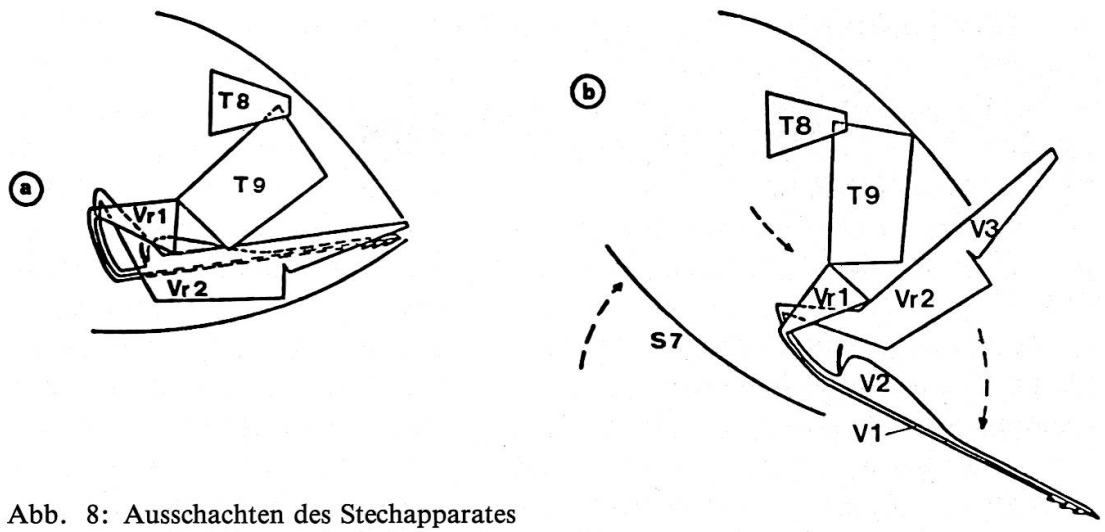

Abb. 8: Ausschachten des Stechapparates
a) Stechapparat in Ruhelage
b) Ausschachten des Stechapparates infolge der Einwärtsbewegung des 7. Sterniten (S 7).

3.2 Das Aufrichten des Stachels (Abb. 9)

Bei allen *Aculeata* findet man an der Stachelrinnenbasis (V 2) ein «Gabelbein» (Furcula), an welches von den oblongen Platten (Vr 2) herkommende Muskeln inserieren (Abb. 9, M). Eine Kontraktion dieser Muskeln führt zu einer Vorwärtsbewegung des Stachels, die ihn stärker aufrichtet (Abb. 9, b).

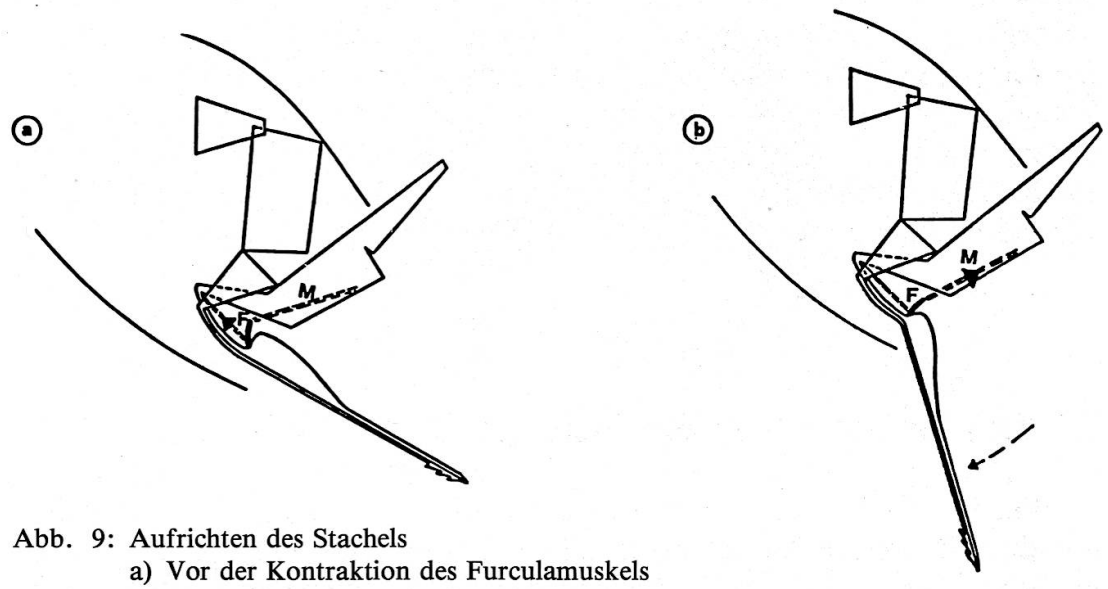

Abb. 9: Aufrichten des Stachels
a) Vor der Kontraktion des Furculamuskels
b) Nach der Kontraktion des Furculamuskels
M = Muskel
F = Furcula (Gabelbein)

3.3 Das Einbohren des Stachels (Abb. 10)

Vermutlich führt schon die Bewegung des Abdomens in «Feindrichtung» mit gleichzeitigem Ausschachten und Aufrichten des Stechapparates zu einem Einstich in dessen Haut (Maschwitz u. Kloft 1971). Die oblongen (Vr 2) und quadratischen (T 9) Platten des Stechapparates sind über Protraktor- (M.p.) und Retraktormuskeln (M.r.) miteinander verbunden (Abb. 10, a). Wird nun der Protraktormuskel kontrahiert (Abb. 10, b), so führt dies über die Dreiecksplatte (Vr 1) und ihren Ramus (R 1) zu einer Vorwärtsbewegung der einen Stechborste (V 1). Diese wird in die Haut eingestossen. Die anschliessende Erschlaffung des Protraktormuskels (Abb. 10, c) führt wieder zum Ausgangszustand – mit dem entscheidenden Unterschied, dass die Widerhaken der Stechborste diese in der gesetzten Wunde festhalten. Die anschliessende Kontraktion des Retraktormuskels (Abb. 10, d) bewirkt eine Rückwärtsbewegung der Stechborste. Da diese aber durch ihre Widerhaken in der Wunde verankert bleibt, kommt es tatsächlich zu einer Vorwärtsbewegung der Stachelrinne (V 2). Da der Stachel nicht nur eine, sondern zwei unabhängig voneinander bewegliche Stechborsten besitzt, führen die alternierenden Kontraktionen der beidseits vorhandenen Protraktor- und Retraktormuskeln zu einem raschen Einbohren des Stachels.

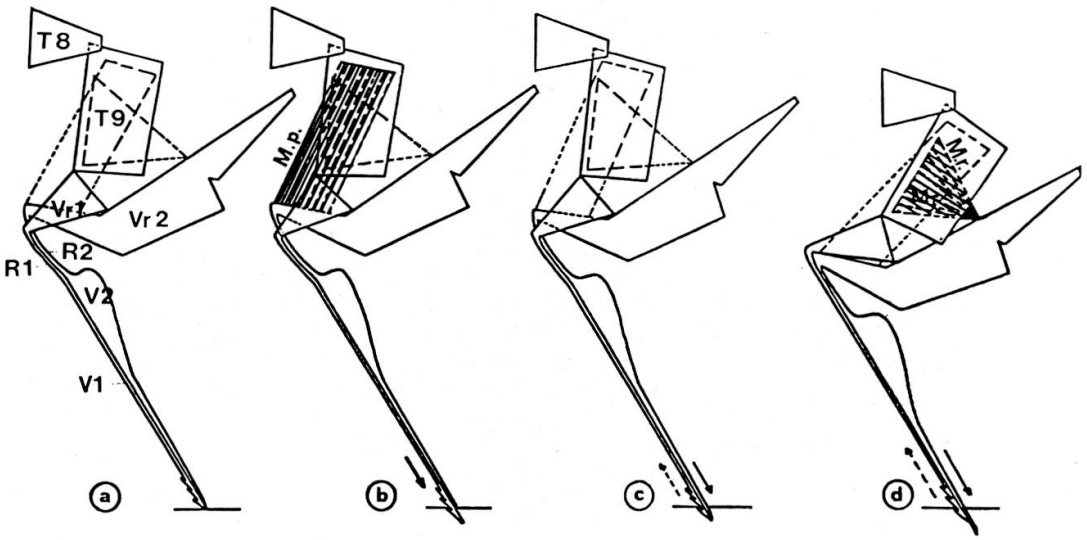

Abb. 10: Einbohren des Stachels
a) Ausgangszustand
b) Kontraktion des Protraktormuskels (M.p.)
c) Zustand nach Erschlaffen des Protraktormuskels
d) Kontraktion des Retraktormuskels (M.r.)

3.4 Verlust des Stechapparates bei Honigbienen

Wenn eine Arbeiterin der Honigbiene *(Apis mellifera)* ein Säugetier sticht, bleibt ihr Stachel in der Regel in dessen elastischer Haut stecken. Der ganze Stechapparat mit den zugehörigen Anhangsdrüsen wird aus dem Abdomen herausgerissen. An dieser Verletzung geht die Biene innert kurzer Zeit zugrunde (von Frisch 1969; Maschwitz u. Klotz 1971).

Darwin (1859) sah in diesem Stachelverlust ein für das Überleben der Art nachteiliges Phänomen, weil ja die Biene dies mit dem Tode bezahlt. Als Ursache wurden die ausgeprägten Widerhaken an den Stechborsten angesehen.

Nun sind aber Widerhaken an den Stechborsten der *Aculeata* weitverbreitet (Oeser 1961). Das Vorhandensein beziehungsweise Fehlen von Widerhaken an den Stechborsten kann demnach nicht alleinige Ursache des Stachelverlustes sein. Immerhin deuten eigene Untersuchungen darauf hin, dass diese Widerhaken dennoch einen gewissen Beitrag zum Stachelverlust leisten.

Ein rasterelektronenmikroskopischer Vergleich der Stachelspitzen der Deutschen Wespe (Abb. 11) und der Honigbiene (Abb. 12) zeigt nämlich, dass die Widerhaken der Deutschen Wespe im Stachelquerschnitt liegen (Abb. 13), während diejenigen der Honigbiene aus diesem herausragen (Abb. 14). Durch diese Besonderheit der Widerhakenanordnung lässt sich der Bienenstachel aus der elastischen Säugetierhaut nur durch Überwindung

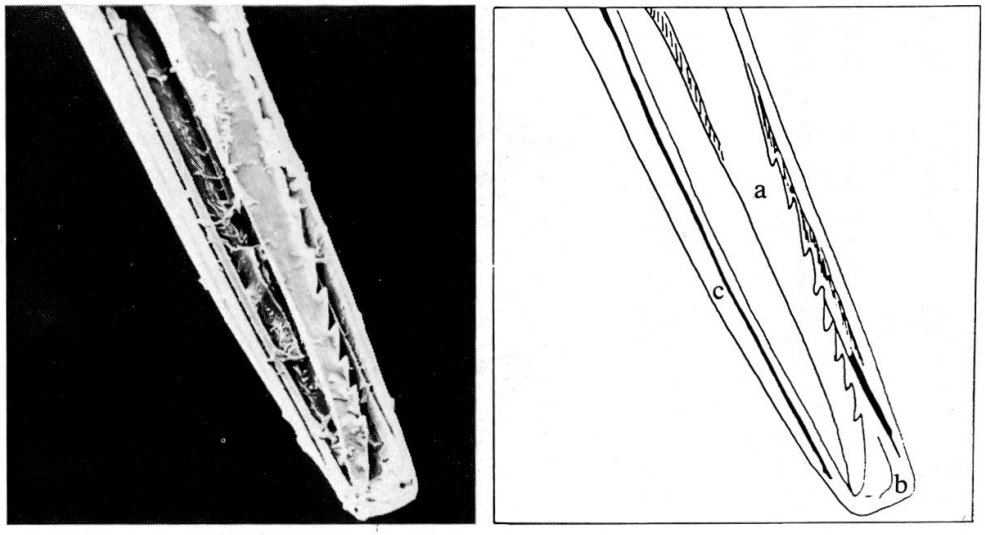

Abb. 11: Stachelspitze der Deutschen Wespe *(Paravespula germanica)* von unten. Links rasterelektronenmikroskopische, 260fach vergrösserte Aufnahme. Rechts Schema.
a) Stechborste (Valvula 1)
b) Stachelrinne (verschmolzene Valvulae 2)
c) Chitinfalz, in welchem die (hier entfernte) zweite Stechborste geführt wird.

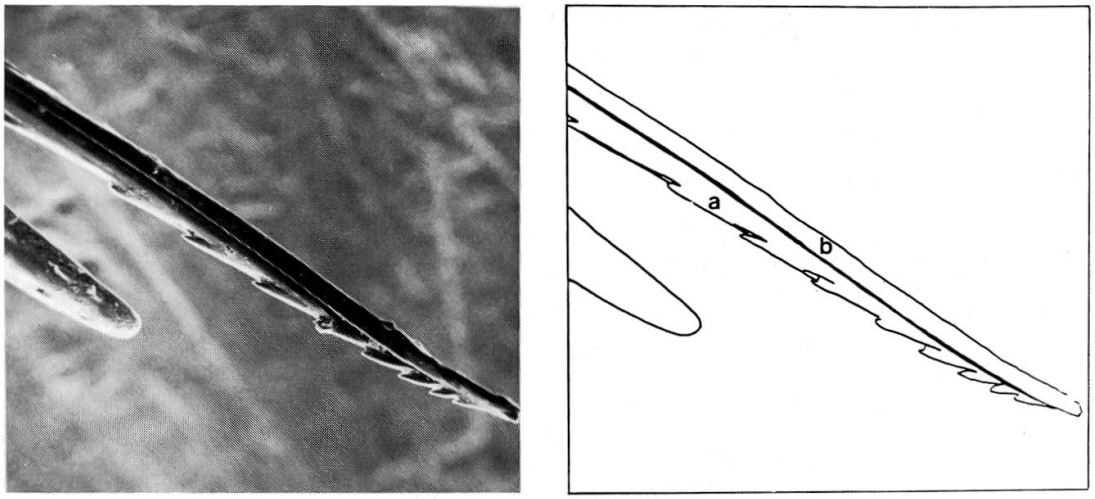

Abb. 12: Stachelspitze der Honigbiene *(Apis mellifera)* von der Seite. Links rasterelektronenmikroskopische, 240fach vergrösserte Aufnahme. Rechts Schema.
a) Stechborste (Valvula 1)
b) Stachelrinne (verschmolzene Valvulae 2)

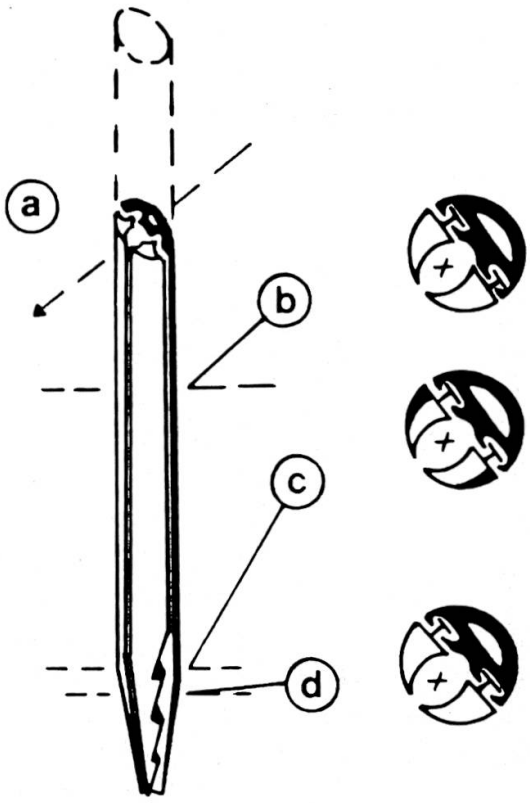

Abb. 13: Stachelspitze der Deutschen Wespe *(Paravespula germanica)*, schematisch.
a) Gesamtansicht
b, c, d) Querschnitte
x) Giftrinne

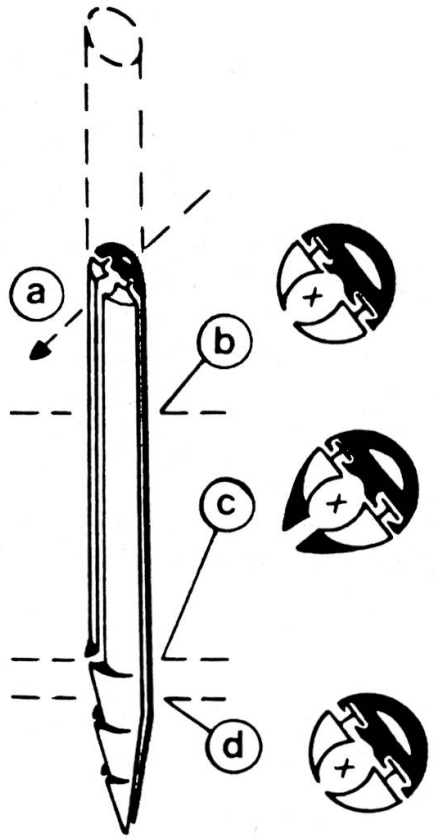

Abb. 14: Stachelspitze der Honigbiene *(Apis mellifera),* schematisch.
a) Gesamtansicht
b, c, d) Querschnitte
x) Giftrinne

eines grossen Widerstandes herausziehen, während derjenige der Deutschen Wespe eine Wunde bohrt, die ein widerstandsloses Zurückziehen des Stachels erlaubt. Nebst dieser anatomischen Besonderheit des Bienenstachels wurde festgestellt, dass die Chitinplatten (T 8, Abb. 8), an welchen die quadratischen Platten (T 9, Abb. 8) und somit der ganze Stechapparat inserieren, bei Arbeiterinnen der Honigbienen mitsamt den zugehörigen Muskeln im Vergleich zum Stechapparat der Bienenkönigin reduziert sind (RIETSCHEL 1938; MARSCHWITZ u. KLOFT 1971; Tab. 2). Damit ist eine Bruchstelle vorprogrammiert. Der Stechapparat wird aber nur dann «verloren», wenn die Haut den Stechborsten einen vergleichsweise grossen Widerstand entgegensetzt. Dies ist, wie bereits erwähnt, bei der elastischen Säugerhaut der Fall, während die brüchige Chitinschale der kleinen Bienenfeinde zu einer Wunde mit dem grösstmöglichen Stacheldurchmesser führt. Diese dürfte dem Durchmesser der Abb. 14c entsprechen.

Beachtenswert ist schliesslich, dass der entleibte Stechapparat noch geraume Zeit Gift in die Wunde pumpt. Für dieses Einpumpen sorgen die bereits erwähnten Hemmplättchen. Wenn man bedenkt, dass durch einen oder

Bestandteil	Bienenkönigin	Arbeitsbiene
Ganzer Stechapparat	gross, stark ausgebildet	kleiner, zierlich
Stachel	säbelartig gebogen	gerade
Widerhaken	wenige (um 3)	viele (um 10)
Tergit 8 ("Spirakelplatte")	stark ausgebildet, mit Tergit 9 gut verbunden	schwach ausgebildet, mit Tergit 9 nur lose verbunden (Vorprogrammierte Bruchstelle!)
Tergit 9 ("Quadratische Platte")	normal ausgebildet	leicht reduziert
Muskulatur	normal entwickelt	Muskeln des 8. Tergiten reduziert

Tab. 2: Kastenunterschiede beim Stechapparat der weiblichen Honigbiene *(Apis mellifera)* (nach MASCHWITZ u. KLOFT, 1971)

Giftchemie	Bienen	Wespen	Hornissen
Biogene Amine	Histamin	Histamin Serotonin	Histamin Serotonin Acetylcholin
Peptide und kleine Proteine	Apamin Mellitin Mastzellen-degranulierendes Peptid	Wespenkinin	Hornissenkinin
Enzyme	Phospholipase A	Phospholipase A Phospholipase B Hyaluronidase	Phospholipase A Phospholipase B Hyaluronidase

Tab. 3: Übersicht über die Giftbestandteile medizinisch bedeutsamer *Hymenopteren* (nach HABERMANN, 1971)

wenige solcher Stiche mit all ihren Konsequenzen ein übergrosser Bienenräuber für längere Zeit mit sich selbst beschäftigt sein wird und, sofern er lernfähig sein sollte, künftig von Bienenstöcken vielleicht überhaupt ablässt, so erscheint der Preis eines oder weniger Bienenleben recht gering. Immerhin können sich nur staatenbildende Insekten, in deren Verband das Individuum eine untergeordnete Rolle spielt, solche Verluste leisten!

Der Verlust des Stechapparates bei Arbeiterinnen der Honigbiene muss aus den angeführten Gründen als eine durch Selektion begünstigte, natürliche Reaktion gegen ihre grössten Feinde, also honig- oder brutraubende Säuger und Vögel, angesehen werden (RIETSCHEL 1938; MASCHWITZ u. KLOFT 1971).

4 Vergiftungsverlauf beim Menschen

Da bei den höchstentwickelten, soziallebenden Arten der *Aculeata* der Stechapparat im Dienste der Verteidigung steht, soll im folgenden nur auf die Auswirkungen von Bienen-, Wespen- und Hornissenstichen eingegangen werden. Da Honigbienen wegen ihrer Bedeutung als Honiglieferanten meist in grosser Zahl in Siedlungsnähe gehalten werden, sind Bienenstiche wohl am häufigsten. Sie werden gefolgt von Wespen- und seltener von Hornissenstichen.

Die in der Übersicht (Tab. 3) erwähnten Giftbestandteile zeigen, isoliert und gereinigt, beträchtliche pharmakologische Eigenschaften (HABERMANN 1971; BANKS et al. 1978; EDERY et al. 1978; O'CONNOR u. PECK 1978). Es ist aber darauf hinzuweisen, dass bei einem Stich kaum mehr als 0,1 mg Gifttrockensubstanz injiziert wird. Nimmt man die Toxizität von 6 mg Gift/kg Körpergewicht, die bei der Maus im Tierversuch nach intravenöser Injektion zu 50% Todesfällen führt (LD_{50}) als Grundlage, so müssten einem ausgewachsenen Menschen mehrere tausend Bienenstiche intravenös verabfolgt werden, damit er stirbt (HABERMANN 1971). Infolge der geringen Giftmenge, die bei einem Stich abgegeben wird, verlaufen die meisten Stichvergiftungen daher auch sehr glimpflich: Eine mehr oder minder starke Schwellung und starke, brennende Schmerzen an der Stichstelle, die meist innert Tagen verschwinden, sind die einzige Folge.

Unangenehmer wird es, wenn jemand von vielen Tieren gestochen wird, weil er möglicherweise einem Bienenstock oder Wespennest zu nahe gekommen ist (EDERY et al. 1978). Schwellung und Schmerzen können dann leicht ein Ausmass erreichen, das medizinische Hilfe erfordert.

Sehr gefährlich sind schliesslich Stiche in die Schleimhäute des Rachenraumes, da die rasch auftretende Schwellung (Larynxoedem) zu einer Blockierung der Luftwege führen kann. Doch solche Unglücksfälle sind ausserordentlich selten (HABERMANN 1971).

4.1 Anaphylaktische Reaktionen

Die meisten tödlich verlaufenden Stichunfälle können nicht direkt der Giftwirkung zugeschrieben werden. Vielmehr sind anaphylaktische Reaktionen (Anaphylaxie = Schutzlosigkeit beziehungsweise Überempfindlichkeit), also eine besondere Form der Allergie, hierfür verantwortlich.

Die Eiweissbestandteile der Hymenopterengifte sind gute Antigene, d.h. Stoffe, die das Immunsystem des Menschen zu Abwehrreaktionen anregen können (z.B. Bildung von Antikörpern). Bei einem Stich gelangen diese Antigene in den Körper, wo sie besonders bei Allergikern die Synthese von Antikörpern der IgE-Klasse induzieren können. Letztere zirkulieren einerseits

frei im Blut und sind andererseits an der Oberfläche von Mastzellen und basophilen Blutzellen fixiert.

Bei einem neuerlichen Antigenkontakt, bei einem nächsten Stich also, können sich zwei benachbarte, zellfixierte Antikörper mit dem Antigen verbinden. Diese spezifische Antigen-Antikörperreaktion führt dazu, dass die basophile Zelle schlagartig ihre Inhaltsstoffe entleert. Diese bewirken, je nach dem Grad der Überempfindlichkeit, mehr oder weniger starke Reaktionen: Innert Minuten kann es zu Juckreiz, Nesselausschlägen (Urticaria), starker Schwellung des Nasen-Rachenraums (Quincke-Oedem), allergischem Asthma und in Fällen sehr starker Überempfindlichkeit zu Übelkeit, Erbrechen, Magenkrämpfen, Kreislaufkollaps und schliesslich zum Tod kommen. Diese Allgemeinsymptome verschwinden innert Stunden wieder. Falls es zum Tode kommt, so tritt dieser gewöhnlich in der ersten Stunde nach dem Stich ein (Habermehl 1981). Glücklicherweise verlaufen aber die meisten anaphylaktischen Zwischenfälle weniger dramatisch und akut.

Wohl müssen die Hymenopteren als die medizinisch bedeutsamsten Gifttiere der Schweiz bezeichnet werden (vgl. Tab. 1). Wenn man aber bedenkt, wie alltäglich solche Stiche bei uns in der wärmeren Jahreszeit sind, erscheint die Bedrohung durch diese Tiere doch äusserst gering. Sie kann zusätzlich noch dadurch vermindert werden, dass man zu Ameisen- und Wespennestern, zu Bienenstöcken und Schwärmen respektvoll Distanz hält.

5 Literatur

BANKS, B.E.C., SINCLAIR, N.M., VERNON, C.A.(1978): The polypeptide components of Bee venom. In: Proc. on the 3rd Symposion on Plant, Animal and Microbial Toxins (Habermehl, G., Mebs, D., Eds.) pp. 65–77. – Hannover: THD Schriftenreihe Wissenschaft und Technik

BEARD, R.L. (1963): Insect toxins and venoms. – ANN. REV. ENTOM. 8, 1–18

BEARD, R.L. (1978): Venoms of Braconidae. – Arthropod venoms (Bettini, S., Ed.) pp. 773–800. – Berlin/Heidelberg/New York: Springer

CLAUSEN, C.P. (1940): Entomophagous Insects. – New York: McGraw-Hill Books

DARWIN, C.R. (1859): Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. – Stuttgart: Reclam (Nachdruck 1976)

EDERY, H. ISHAY, J., GITTER, S., JOSHUA, H. (1978): Venoms of Vespidae. – Arthropod venoms (Bettini, S., Ed.) pp. 691–772. – Berlin/Heidelberg/New York: Springer

HABERMANN, E. (1971): Chemistry, pharmacology and toxicology of Bee, Wasp and Hornet venoms. – Venomous animals and their venoms, Vol.3 (Bücherl, W., Buckley, E.E., Eds.) pp. 61–93. – New York/London: Academic Press

HABERMEHL, G.G. (1981): Venomous animals and their Toxins. – Berlin/Heidelberg/New York: Springer

HEDIGER, H. (1958): Kleine Tropenzoologie. – Basel: Verlag für Recht und Gesellschaft

KÄSTNER, E. (1973): Lehrbuch der speziellen Zoologie Bd. 1, Wirbellose, 3. Teil, Insecta B, Spezieller Teil. – Stuttgart: G. Fischer

MASCHWITZ, U.W., KLOFT, W. (1971): Morphology and function of the venom apparatus of Insects-Bees, Wasps, Ants and Caterpillars. – Venomous animals and their venoms, Vol.3 (Bücherl, W., Bruckley, E.E., Eds.) pp. 1–60. – New York/London: Academic Press

MINTON, S.A. (1974): Venom diseases. – Springfield: C.C. Thomas

NIELSEN, E.T. (1935): zitiert in Beard (1963)

O'CONNOR, R., PECK, M.L. (1978): Venoms of Apidae. – Arthropod venoms (Bettini, S., Ed.) pp. 613–660. – Berlin/Heidelberg/New York: Springer

OESER, R. (1961): Vergleichend-morphologische Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren. – MITT. ZOOL. MUS. BERLIN 37, 3–119

REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig: Geest und Portig

RIETSCHEL, P. (1938): Bau und Funktion des Wehrstachels der staatenbildenden Bienen und Wespen. – Z. MORPH. OEKOL. 33, 313–357

ROBERTSON, P.L. (1968): A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some groups of Hymenoptera. – AUST. J. ZOOL. 16, 134–166

SCHMID, F.R. (1980): Wunderwelt der Ameisen. – Bern/Stuttgart: Hallwag

SNODGRASS, R.E. (1956): Anatomy of the Honey Bee. – London: Constable

SPRADBERY, J.P. (1973): Wasps. – London: Sidgwick and Jackson

VON FRISCH, K. (1969): Aus dem Leben der Bienen. – Berlin/Heidelberg/New York: Springer

WEBER, H. (1974): Grundriss der Insektenkunde. – Stuttgart/New York: G. Fischer