

Zur Evolution des Stechapparates

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland**

Band (Jahr): **33 (1985)**

PDF erstellt am: **29.06.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

2 Zur Evolution des Stechapparates

Die Ordnung *Hymenoptera* wird in die Unterordnungen *Symphyla* (Pflanzenwespen) und *Apocrita* (Tailenwespen) 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 Hymenopteren 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.

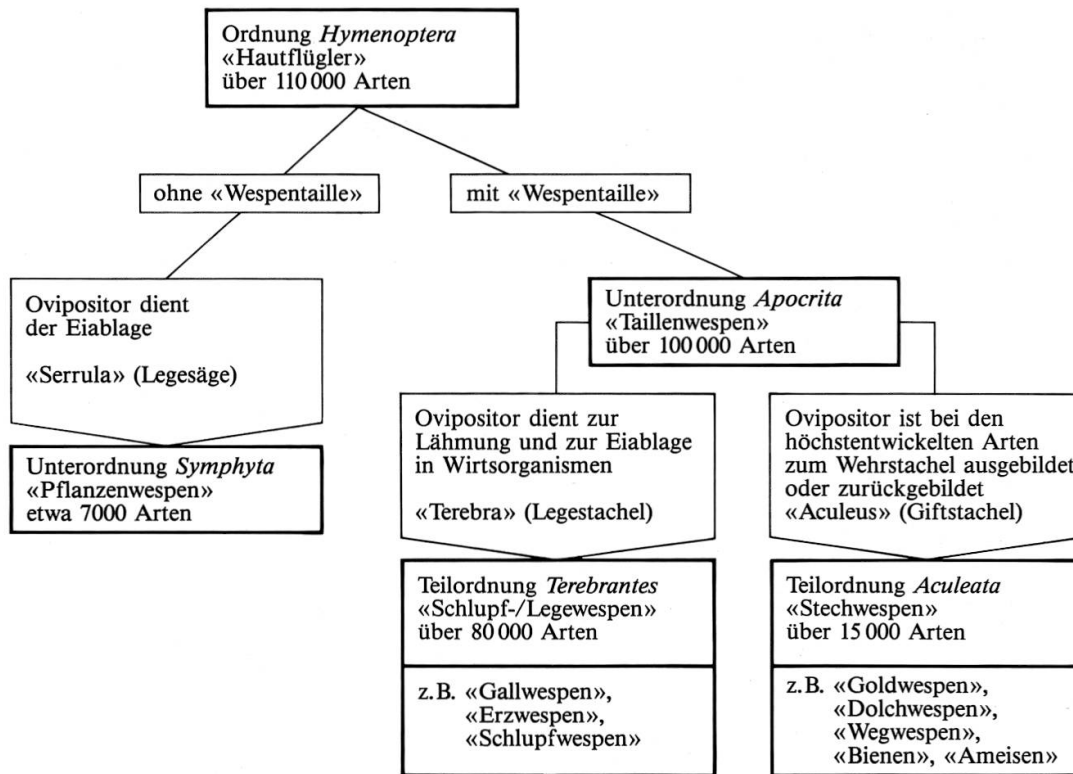


Abb. 1: Systematische Übersicht der Hymenopteren

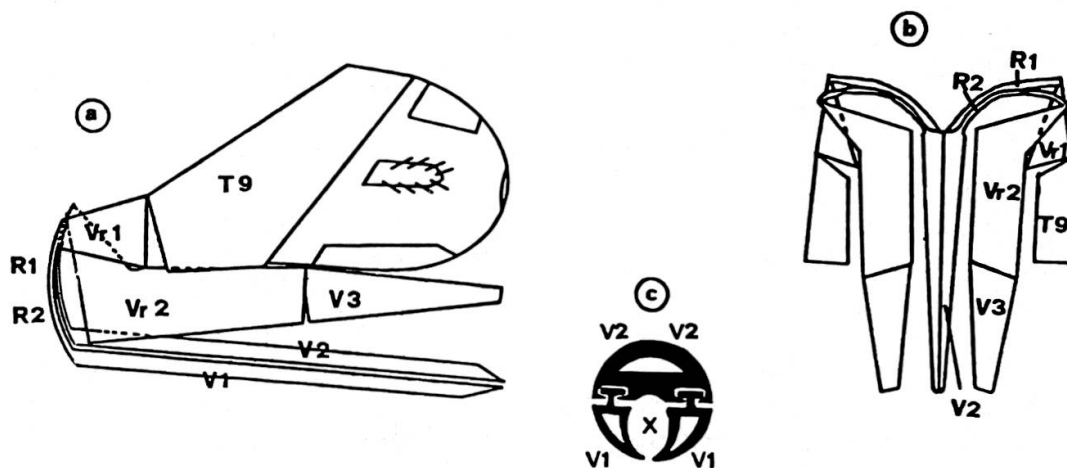


Abb. 2: Grundbauplan des Hymenopteren-Ovipositors

- a) Seitenansicht
- b) Dorsalansicht
- c) Legebohrer- bzw. Stachelquerschnitt
- x = Ei- bzw. Gifttrinne

Abkürzung	Bezeichnung	Herkunft	Funktion/Weitere Benennungsmöglichkeiten
T 9	9. Tergit	9. Segment	«Quadratische Platte»
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* (Tailenwespen)

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).

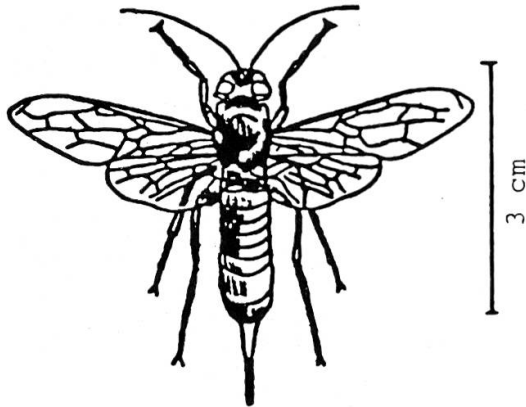


Abb. 3: Riesenholzwespe (*Sirex gigas*) (nach KAESTNER, 1973)

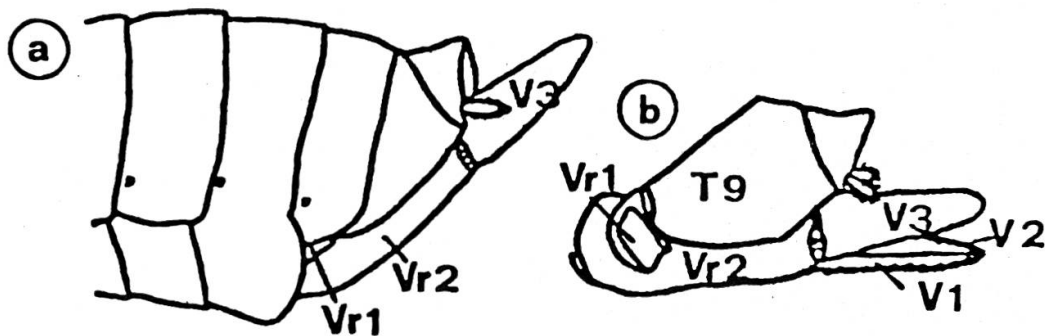


Abb. 4: Getreidehalmwespe (*Cephus pygmaeus*) (nach OESER, 1961)

- a) Seitenansicht des Abdomenendes. Der Ovipositor liegt relativ frei.
- b) Seitenansicht des Ovipositors.

Die «Wespentaille» entsteht durch eine Versmalerung 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 Hautfluglergruppe fruher oft als «Parasitica» bezeichnet. Gewohnlich sind es Larven von landbewohnenden, bisweilen aber auch die Eier oder Larven von suswasserbewohnenden Arthropoden, die als «Nahrsubstrat» fur die Nachkommenschaft ausgewahlt werden. Im letzteren Falle umhullen 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 Wirtstieres 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).

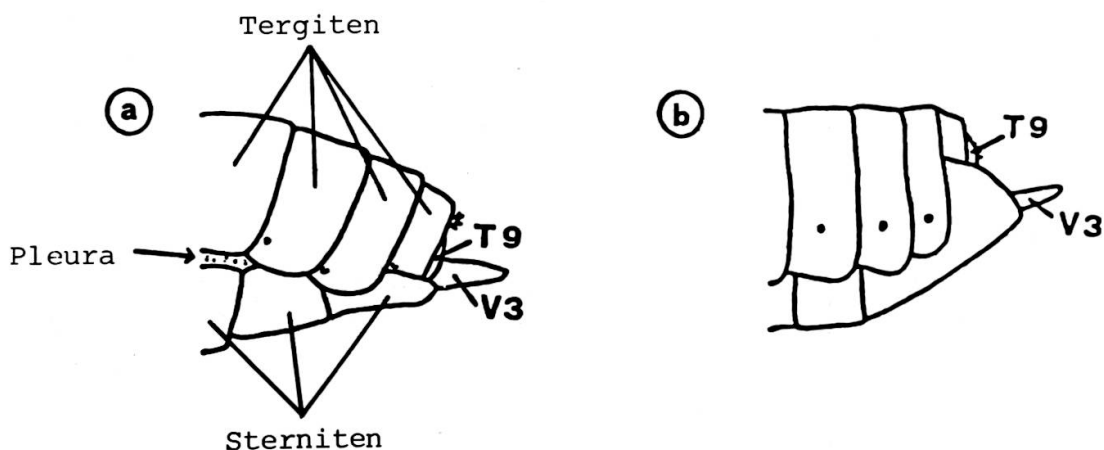


Abb. 5: Seitenansicht des Abdomenenendes von Terebranten (nach OESER, 1961)

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 Ovipositorien 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 entwickel-



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

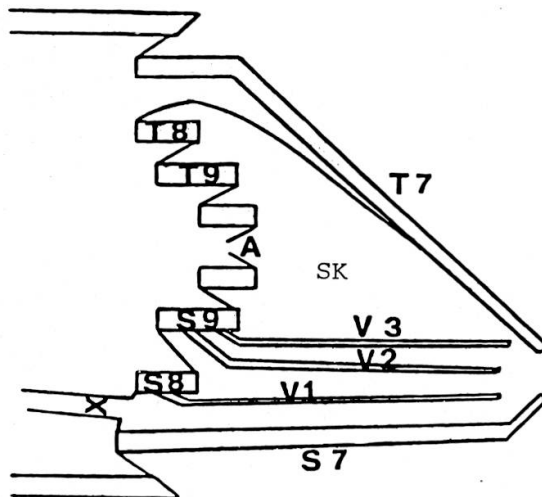


Abb. 7: Schema des Stachelapparates der *Aculeata* (nach KAESTNER, 1973)

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 Stachelapparat 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 Stachelapparat 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 umfunktionierte 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 schmerzhafteste 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.