

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 119 (1938)

**Artikel:** Über den Parasitismus der Hymenopteren

**Autor:** [s.n.]

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90416>

### **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:** 15.01.2026

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

## Über den Parasitismus der Hymenopteren

Wohl jedem, der sich mit dem Studium der Hymenopteren befasste, ist mehr als einmal in seiner Arbeit das Gespenst des Parasitismus sinnstörend in die Quere gekommen. Besonders dort aber, wo der Parasitismus als Merkmal systematischer Einteilung Anwendung fand, hat er heillose Konfusion angerichtet.

Stellen wir vorerst die *G r u n d f r a g e* : Gibt es überhaupt Parasitismus bei den Hymenopteren? Der Laie, dessen Urteil davon abhängt, ob er behelligt wurde oder nicht, wird die Frage verneinen. Gelegentlich mag ihn eine gereizte Biene oder Wespe gestochen haben, aber eigentliche schmarotzerhafte Blutsauger und Quälgeister dieser Gruppe . . . nein, weder er noch seine Haustiere hatten sich solcher zu beklagen. Auch mancher Entomologe dürfte — wenigstens zaudern. Er wird erwägen, dass die Hymenopteren sich morphologisch durch einen Habitus vornehmer Einfachheit auszeichnen. Bizarre Auswüchse, Dornen, Hörner und Zangen, jene Hypertrophien und Atelien, die wir, fast als seltsame Naturspiele, an exotischen Orthopteren, Zikaden und Käfern bestaunen, fehlen der phylogenetisch jüngeren Ordnung fast ganz. Sollte diesem morphologischen Eumorphismus nicht auch ein biologischer entsprechen? Volksethisch begegnen uns ja gerade bei den Hymenopteren die bestbeleumdeten Insekten; die geschätzte Honigbiene, die fleissige Hummel, die emsig vorsorgliche Ameise, deren Gleichstellung mit abstossenden Formen, wie wir sie unwillkürlich mit dem Parasitenbegriff verbinden, uns widerstreben muss. In solchen Erwägungen mag auch mancher Entomologe zaudern, auf unsere Frage zu antworten.

Anders der entomologische Systematiker. Er zaudert keinen Augenblick: «Selbstverständlich gibt es Parasiten bei den Hymenopteren, in Hülle und Fülle » und prompt wird er nach Tabelle Nr. 1 aufzählen : Parasiten sind . . . und er wird die ganze rechte-seitige Reihe der Tabelle ablesen. Der Systematiker hat offenbar den Match gewonnen. Seine Parasitenliste ist überwältigend, sie rekrutiert sich aus allen systematischen und biologischen Kreisen, aus Terebrantiern und Akuleaten, aus *n o r m a l* karnivoren, wie phytophagen, solitären und sozialen Hymenopterengruppen, aus solchen mit und ohne Nestbau. Wenn wir jedoch den Schlüssel verlangen, der die Einreihung der Parasiten in die Tabelle recht-

fertigt, so tritt Stockung ein. Die klare Definition fehlt, der Parasitismus erweist sich als schaumartiger Begriff, der durch ethische Einschläge nicht durchsichtiger geworden ist.

Versuchen wir als Notbehelf, das Wesen des Parasitismus deduktiv festzulegen, durch Ableitung seiner typischen Merkmale von ausgesprochenen Schmarotzerformen, die wir der Insektenwelt, natürlich ausserhalb der Hymenopteren, entnehmen müssen. Flöhe, Läuse, Bettwanzen und Schafzecke (letztere zu den Pupiparen, Familie Hypoboscidae, gehörend) dürften als zünftige Schmarotzervertreter gelten. In welchen Merkmalen äussert sich nun der Parasitismus dieser Leitformen?

Wir konstatieren zunächst, dass alle Ecto-Parasiten sind, und zwar von Wirbeltieren. Sie leben dauernd oder vorübergehend, zahlreich oder einzeln auf dem Leibe des Wirtes. Das Grössenverhältnis zwischen Wirt und Parasit ist das eines Riesen gegenüber winzigen Pygmäen. Ziel und Zweck des Parasitismus bildet die Ernährung des Schmarotzers auf Kosten des Wirtes. Die Schmarotzer belästigen den Wirt, doch nur in seltenen Fällen wird dessen Existenz gefährdet. Ausgesprochen treten Degenerationserscheinungen auf, körperliche Abweichungen vom normalen Insektentypus im allgemeinen und von nicht parasitären Verwandtenformen im besondern.

Prüfen wir nun die Hymenopteren-Parasiten der Tabelle auf die soeben deduktiv gewonnenen Merkmale, wobei wir zuerst an die Grossmacht der Schlupfwespenartigen im weitesten Sinne (Ichneumonidea s. l.) herantreten wollen. Schon auf den ersten Blick ergeben sich gewichtige Unterschiede. Die Schlupfwespenwirte sind nie Wirbeltiere, sondern Insekten, in Ausnahmefällen andere Arthropoden, wie Spinnen und Tausendfüssler. Das Grössenverhältnis gestaltet sich dementsprechend ganz anders. An die Stelle der Pygmäen, die den Riesen behelligen, tritt nicht selten der Parasit, der seinem Wirt körperlich nicht nachsteht, was besonders dann zutrifft, wenn der Wirt schon im Jugendstadium als Larve oder Puppe angegriffen wird. Im Gegensatz zum Ectoparasitismus der Leitformen finden wir bei den Schlupfwespen nur Innenparasitismus, wobei es m. E. nicht darauf ankommt, ob schon das Muttertier ihr Ei durch

Anstechen in den Wirtsleib versenkt, oder ob aus dem nur an den Wirtsleib gehefteten Ei eine Larve ausschlüpft, deren erste Lebensaufgabe darin besteht, sich in den Wirt einzubohren. Die Larve zehrt vorerst an Säften und vegetativen Geweben des Wirtes, der innerlich ausgehöhlt wird und im Gegensatz zum Leitformenbrauch, den internen Verletzungen erliegt. Von *D e g e n e r a t i o n* bemerken wir bei den Schlupfwespen keine Spur, wir stehen vielmehr der formenreichsten, lebenskräftigsten Insektengruppe gegenüber, im Vollbesitz fein spezialisierter Organe. Endlich ist der *Z w e c k* des Schlupfwespenangriffs niemals Eigenernährung des Angreifers, sondern stets die *E i a b l a g e*. Die Operation bildet somit einen Bestandteil der *m ü t t e r l i c h e n F ü r s o r g e i n s t i n k t e*. Die Tatsache, dass nur die Schlupfwespenlarve vom Wirt zehrt, veranlasste manche Autoren zur Behauptung, der Parasitismus der Schlupfwespen beschränke sich auf ihr larvales Jugendstadium. Mich hat dieser Ausschluss der Imago aus dem biologischen *C y c l u s* nie befriedigen können. Das Muttertier nimmt derart aktiven Anteil an der Aktion, welche seine vornehmste Lebensaufgabe bildet, dass ihm die Teilnehmer-schaft und Mitverantwortung des Geschehens nicht abgesprochen werden darf. Schliesslich bezeichnet doch auch der Ornithologe den Kuckuck als Parasiten und nicht das Ei des Kuckucks.

Wir gelangen somit bei den Schlupfwespen zum überraschenden Resultat totaler Negation sämtlicher parasitären Merkmale der Leitformen. Wollten wir es jedoch wagen, schon auf Grund dieser Feststellung, die Schlupfwespen vom Parasitismus freizusprechen, würde dies wohl einen *S t u r m e t h i s c h e r* Entrüstung entfesseln. Die Schlupfwespen sind unbeliebt, selbst die sonst überall mitsprechenden Faktoren von « nützlich und schädlich », die im konkreten Falle durchaus zugunsten der Schlupfwespen ausschlagen würden, vermögen hier nicht aufzukommen.

Auch waren die Schlupfwespen biologisch bis in die neuere Zeit ein Buch mit sieben Siegeln. Noch am häufigsten gerieten sie in die Hände von Schmetterlingszüchtern, und wenn diesen aus wohlbehüteten Falterpuppen schlanke Wespen ausschlüpften, verstehen wir, dass die ungebetenen Gäste unfreundlich begrüsst wurden. Diese Gesinnung spiegelt sich auch in der Fachliteratur, in der, *mutatis mutandis*, saftig über faules, feiges und grausames Schmarotzertum losgezogen wird. Wer selbst auch nur oberfläch-



lich Tun und Treiben der Schlupfwespen beschaute, muss zugeben, dass diese ruhelosen, nervös beweglichen Wesen die Negation von Trägheit und Feigheit darstellen. Fatalistisch erfüllen sie eine Lebensaufgabe: die Eiablage. Mag sich das Opfer in Mulm und Rinde, tief im Holz, in dichten Schutzcoccons, in felsenharten Steinburgen, ja selbst in der Tiefe des Wassers verbergen, dem Spürsinn einer Schlupfwespenart, die speziell darauf eingerichtet ist, vermag es sicher nicht zu entgehen. Was die Grausamkeitsanklage betrifft, so ist die Natur gewiss vielerorts unerbittlich, wie ja die gesamte Tierwelt nur durch Zerstörung pflanzlicher oder tierischer Lebensformen ihr Dasein fristet. Den Versuch, die Schlupfwespen als abnormal grausam hinzustellen, vermag selbst das Ausspielen des « *dolus occultus* » Trumpfes nicht zu rechtfertigen. Zum Verständnis dieses schon mehr kriminalistisch anmutenden Faktors müssen wir den Schlupfwespen die etwas willkürlich, rein biologisch zusammengekoppelte Gruppe der *Raubwespen* gegenüberstellen, welche die grossen Familien der *Scoliidae* (Dolchwespen), *Sphegidae* (Grabwespen), *Psammocharidae* (Wegwespen) und *Vespidae* (eigentliche Faltenwespen) einschliesst. Die Tabelle qualifiziert die Raubwespen mit Ausnahme weniger Outsiders als Tugendbolde, daher als Nichtparasiten. Die Opfer der Raubwespen werden, dem Namen der Gruppe entsprechend, gewalttätig, durch räuberischen Überfall, getötet oder paralytisiert, im Gegensatz zum Schlupfwespenangriff, der vom Wirtstier kaum empfunden wird. Das Endresultat bleibt dasselbe.

Ob bei den Raubwespen unsere gewöhnliche Faltenwespe die überfallene Fliege sofort zerreisst und zu breiartigem Brutproviand zerkaut — ob die Grabwespe *Ammophila* die kunstvoll gelähmte Raupe ins Nest schleppt, oder ob anderseits die Schlupfwespe ihr Ei geschickt in eine fette Larve versenkt, die jäh aufzuckt, dann aber apathisch weiterfrisst — das Opfertier bleibt dem Tode verfallen. Nun hat das Volksempfinden aber allezeit den geheimen Mörder schwerer verurteilt als den leidenschaftlichen Totschläger. Jene normal fortfressende Raupe mit dem unsichtbaren Todeskeim des Schlupfwespenstichs in ihrem Innern, jene äusserlich intakte Puppe, aus der nie ein Schmetterling erstehen wird, beide in Wirklichkeit nur mehr lebende Hülle ganz anderer Lebewesen — in dieser Verschleierung liegt das Schlupfwespenmysterium, der *dolus occultus*, der sie mit einem fast unheimlichen Nymbus um-

geben hat. Lassen wir den *dolus occultus* als biologische Barriere zwischen Schlupfwespen und Raubwespen einstweilen bestehen. Spätere Erwägungen werden entscheiden, ob hier ein reales Trennungsmerkmal vorliegt, oder ob es sich nur um zweckmässige Varianten der gleichen Norm handelt. Gerne verlasse ich damit ethisches Gebiet, dem wir an dieser Stelle nicht ausweichen durften. Hüten wir uns vor anthropomorphen Irrungen, eingedenk der prophetischen Worte MAETERLINCK's, dass uns die Insektenwelt psychisch nie ferner steht, als wenn wir anmassend glaubten, ihr menschlich näherzutreten.

Nach den schlupfwespenartigen müssen wir in aller Kürze auch die andern Hymenopteren-Parasiten der Tabelle 1 an Hand der Leitformenmerkmale prüfen: die zoophagen *Cynipiden* (Gallwespen) reihen sich ganz den Schlupfwespen an. Eigenartige Spezialfälle, vielfach die Ausnahme der Regel darstellend, bilden die kleineren und kleinsten Familien der *Chrysididen* und *Trigonaliden*, der *Sapygiden* und *Mutilliden*. Das Gros der Aculeatengruppe bilden die *Apidae* und von diesen auf der Parasitenseite der Tafel, die *Schmarotzerwildbienen*, denen sich als Raubwespen-Outsiders die Gattung *Ceropales* der *Psammochariden* und seltene Arten der Gattung *Vespa* (letztere neuerdings als Untergattung *Pseudovespa* oder auch als eigene Gattung zusammengefasst) anreihen.

Bei den Apiden lässt sich der Zusammenhang des parasitären Astes mit dem Stamm, von dem er sich ablöste, noch da und dort wahrnehmen. Nur angedeutet ist diese Verwandtschaft bei den phylogenetisch älteren *Kurzzüglern* (Urbienen: *Prosopis*, *Colletes* und die beiden grossen Gattungen *Andrena* und *Halictus*), bei welchen sich in lang andauernder Trennung die Habitusunterschiede zwischen Wirt und Schmarotzer stärker ausprägen konnten. Bei den jüngeren *Langzüglern* (Gattungen *Osmia*, *Megachile*, *Anthophora*, *Bombus* usw.) dagegen weisen vielfach Wirte und Schmarotzer augenfällige Ähnlichkeit auf (so *Stelis* Schmarotzer von *Anthidium*, *Melecta* von *Anthophora* usw.). Den extremsten Fall bildet der Hummelparasit *Psithyrus*, bei dem nur der Kenner und auch dieser nicht auf den ersten Blick, Wirte und Parasiten zu unterscheiden vermag. Hier taucht auch die den Hymenopteren sonst fremde Erscheinung des Futterparasitismus auf. Der im Hummelnest aufgezogene *Psithyrus* verbleibt manch-

mal noch als Imago im Wirtsnest und lässt sich dort weiterfüttern. Solange die Zahl der Eindringlinge nicht übermässig anwächst, bildet dieser Commensalismus freilich keine eigentliche Existenzgefährdung des Hummelstaates, es erfüllt sich also wieder die Schmarotzerregel: Belästigung des Wirtes, ohne ihn zugrunde zu richten. Offensichtlich treten bei den parasitären Apiden Degenerationerscheinungen auf, morphologisch in Schwund der Sammelapparate und der Körperbehaarung, biologisch in der Preisgabe des für die Apidensippe so bedeutungsvollen Leitmotivs des eigenen Nestes. Allzuweit freilich dürfen wir auch hier nicht gehen. Durchaus nicht alle Schmarotzerapiden erwecken in uns den Eindruck körperlicher Entwertung. Melecta, Crocisa zählen zu den schönsten Bienen, wobei allerdings wieder menschliche Ästhetik zur Geltung gelangt. Die Gattungen Nomada, Ammobates, Phiarus, Epeolus, übertreffen an bunten Tegumentsfarben alle Sammelbienen und beim Männchen von Coelioxys treten am Hinterleibsende seltsame Dornbildungen auf. Dürfen wir alle diese Erscheinungen einfach als Degeneration interpretieren? Die Reduktion der Sammelapparate, teilweise auch der Körperbehaarung, kann durch den Wegfall der Sammeltätigkeit eine Erklärung finden, darüber hinaus muss man schon zu hochgespannten Hypothesen Zuflucht nehmen, wie etwa folgende: Die Brutpflege bildet die wichtigste, aber auch aufreibendste Aufgabe im normalen Apidenleben. Könnte die Ausschaltung dieser Leistung bei den Parasiten nicht eine anderweitige Steigerung des Bildungsdranges auslösen? Unter den optimalen Lebensbedingungen der Tropen soll ja die Sorglosigkeit des Daseins sich in hypertrophischen Bildungen Luft machen. Könnten die Dornfortsätze des Coelioxys-Männchens ähnlich gedeutet werden? Die Farbenfreudigkeit des Chitins, die mit dem Schwund der Behaarung zunimmt, könnte als atavistischer Rückschlag nach der Grabwespenrichtung gedeutet werden. Bei den Grabwespen bilden ja Kahlheit und bunte Tegumente geradezu das auffallendste Familienmerkmal und von dieser Familie werden die Apiden phylogenetisch abgeleitet. Der Verlauf wäre dann folgender: Der biologische Übergang vom carnivoren Sphegiden- zum phytophagen Apidenregime schuf primär den normalen Apidenhabitus; die mit dem Parasitismus eintretende Preisgabe des Apidenregimes verursacht sekundär den Rückfall zum Sphegidenhabitus.

Das Totalbild des Aculeatenparasitismus weist somit einen durchaus andern Charakter auf, als das der Terebrantier. Bei den Schlupfwespen bildeten die als Parasitismus verschrienen Erscheinungen mit verschwindenden Ausnahmen die durchgreifende Regel. In andern Worten : Ob die Schlupfwespen Parasiten sind, mag fraglich sein — trifft es aber zu, so sind sie es totaliter, in globo. In der Aculeatengruppe dagegen stossen wir in der gleichen Familie, bei *Vespa* sogar in der Gattung des Schmarotzers, auf eine Verwandtschaft, die dem Parasitismus durchaus ablehnend gegenübersteht. Da die antiparasitische Verwandtschaft die überwiegende Majorität, ja den offensichtlichen Normalfall bildet, drängt es uns, die nur sporadisch da und dort auftauchenden Parasitenerscheinungen der Aculeaten als sekundäre Abweichung von der allgemeinen Regel aufzufassen.

## II.

Wir haben geprüft, ob bei den Parasiten der Tabelle 1 die Merkmale, welche wir von Schmarotzerleitformen ableiteten, zutreffen. Bei den Schlupfwespen war das Resultat total negativ, bei den Aculeatenparasiten ist es partiell positiv ausgefallen. In der Folge möchte ich versuchen, die besprochenen Erscheinungen mit der phylogenetischen Entwicklung der Hymenopteren in natürlichen Zusammenhang zu bringen. Mitwirkende Faktoren sind : 1. die Differenzierung des Individuums und 2. der Drang nach Funktionserleichterung. Die Individuenserien reicher Grosssammlungen lehren uns, dass selbst Artsgenossen, aus derselben Gegend, in derselben Jahreszeit erbeutet, erhebliche morphologische Unterschiede aufweisen. Desgleichen lässt sich biologisch nachweisen, dass entgegen der konservativen Macht ererbter Instinkte, das Mass von Fleiss und Geschick der Einzeltiere ungleich ist. Jedes Individuum hat ferner den Drang, seine Lebenspflicht und -aufgabe zu erleichtern. Solitäre Bienen und Wespen umgehen den Nestbau, indem sie verlassene Wohnungen der eigenen Art oder anderer Insekten beziehen. Der Bienenzüchter weiss, dass seine Pfleglinge aussergewöhnliche Nährquellen, z. B. eine neubenachbarte Zuckerraffinerie, so gründlich auszubeuten wissen, dass sie darüber ihre Sammeltätigkeit in der Natur ganz einstellen. Im Jahre 1919 trat in Alagna, am Monte Rosa-Südhang, die grosse Holzwespe *Sirex*

gigas ungemein häufig auf. Auf einem Holzplatz im Bergwald überraschte mich die mehr als hundertfache Wahrnehmung, dass gefällte Stämme mit frisch abgeschroteter Rinde zur Eiablage bevorzugt wurden — ich kann mir nur denken, weil das Einbohren der Legeröhre dort leichter vonstatten ging. — Diese Beispiele aus den höchsten und niedersten Hymenopterengruppen (*Apis* und *Sirex*) bezeugen, dass der Drang nach Funktionserleichterung ein Leitmotiv bildet, das zeitweise verschwindend, doch die gesamte Hymenopterenreihe durchzieht.

Die vorliegende Tabelle Nr. 2 veranschaulicht frei nach HANDLIRSCH den Stammbaum der Hymenopteren. Unten ansetzend finden wir die phylogenetisch ältesten, heute noch mit ancestralen Relikten behafteten *Siriciden* (Holzwespen), die morphologisch, wie auch in ihrer Lebensweise, kaum von den fossilen Hymenopteren der noch blütenlosen Wälder der mittleren Jurazeit abweichen.

Das Muttertier versenkt mit der elastischen Legeröhre ihr Ei tief ins Tannenholz, wo dann die xylophage Larve Schutz und Nahrung finden wird. — Wir können uns nun vorstellen, dass vereinzelte Outsiders von dieser Regel abwichen, indem sie die Eiablage, statt in das sichere, aber die Entwicklung äusserst verzögernde Holzmilieu, in lebendes Tiergewebe vornahmen. Dieses, erstmals vielleicht zufällige, Anstechen einer Käferlarve im Holze, bedeutete evolutiv die Umschaltung von Holzwespen zu Schlupfwespen. Wie war die Weiterentwicklung? Lösten sich die Outsiders endgültig vom Holzwespenstamm, oder verblieb ein Zusammenhang, eine Brücke mit der xylophagen Sippe, ähnlich etwa dem *Bombus-Psithyrus*-Verhältnis unserer Tage?

Für nur allmähliche Ablösung könnte der Umstand sprechen, dass die tieferstehenden Schlupfwespen, die *Pimplinae*, mit ihrem breit ansetzenden Hinterleib, morphologisch den Holzwespentypus bewahrten. Es braucht ein geübtes Auge, um an einer Holzbeige *Xeris* als Holzwespe und *Ephialtes* als Schlupfwespe auseinanderzuhalten. Umgekehrt kann freilich geltend gemacht werden, dass die *Pimplinae* nur eine beschränkte ancestrale Gruppe bilden, während die überwältigende Mehrheit der Schlupfwespen keinerlei Beziehungen zu den Holzwespen aufweist.

Angesichts der Mannigfaltigkeit der Natur wäre es töricht, anzunehmen, dass sämtliche Outsiders denselben Weg einschlugen,

wie auch durchaus keine Veranlassung vorliegt, das uns geläufigere Apidenrezept allmählicher Ablösung auch der Schlupfwespen-Genesis aufzwingen zu wollen. Der Übergang vom Holzwespen- zum Schlupfwespenregime brachte ja an sich schon einschneidendere Veränderungen, als die schlaffe Ablösung der Apidenschmarotzer von ihren Wirten sie verursachen konnte. Das Muttertier musste feinen Spürsinn erwerben, um die unsichtbare Wirtslarve tief im Holz zu ermitteln und anzustechen. Die Larve, bisher xylophag, musste zum karnivoren Regime übertreten und ihre Wandlungen waren damit noch nicht abgeschlossen. Die Holzwespenlarve besass kümmerliche Lokomotionsorgane. Obwohl im Holzmilieu geborgen, war sie doch während langer Entwicklung auf sich selbst angewiesen, was eine gewisse Bewegungsfähigkeit voraussetzte. Die karnivore Schlupfwespenlarve dagegen, die im Überfluss kräftiger Nahrung schwimmt, soll sich vom Schlaraffenberg nicht entfernen, sie bedarf zu ihrer kurzfristigen Entwicklung keiner Bewegungsorgane. So entstand wohl frühzeitig aus der campodeiden Holzwespenlarve die fusslose Madenlarve der Schlupfwespen und aller höheren Hymenopteren.

Aus der Riesenzahl der Schlupfwespenarten müssen wir annehmen, dass das erfolgreiche Experiment der Eiablage in tierisches Gewebe auf alle zugänglichen Wirte ausgedehnt wurde: auf Insekten aller Ordnungen, in allen Lebensstadien, vom Ei bis zur Imago. Darüber hinaus wurden Spinnen und Myriapoden in den Kreis der Wirtstiere eingeschlossen.

Die Abwicklung dieses Riesenprogramms schuf grundverschiedene Situationen zwischen Angreifern und Angegriffenen. Der Mannigfaltigkeit der Aufgaben musste jedoch die Ausstattung der Beteiligten mit zweckmässigen Ausführungsorganen Schritt halten. Das Hauptorgan der Schlupfwespenarten bildet die Legeröhre. In seiner Verlängerung und Verkürzung, in der potenziellen Steigerung der elastischen Bohrkraft, bekundet dieses Organ eine so erstaunliche Variabilität, dass wir annehmen dürfen, seine Anpassungsfähigkeit könnte sich im Bedürfnisfall bis zum Funktionswechsel steigern. Das Aufeinanderprallen grundverschiedener Angreifer und Angegriffenen schuf solche zwingende Notfälle. Die Wespe, der als Gegner ein überlegenes Insekt oder eine wehrhafte Wolfsspinne mit Giftkiefern beschieden war, bedurfte unbedingt einer wirksameren Angriffswaffe als der zarten Legeröhre. Die



neue Waffe wurde durch die anatomische Umwandlung der Terebra in den Aculeus, den Giftstachel gewährt. Es erscheint mir wahrscheinliche These, den morphologischen Übergang der Terebrantier zu den Aculeaten, des Ichneumoniden — zum Raubwespentypus, in diesem Zusammenhang zu suchen.

« Da cosa nasce cosa », Ding schafft Ding, sagt der Italiener. Die neue leistungsfähige Waffe bedingte auch biologische Änderungen der Angriffstaktik. Schlupfwespen wie Raubwespen erstreben beide die Eiablage in oder an das Opfertier. Divergierend ist die technische Ausführung, zweckmässig verschiedenen Verhältnissen angepasst. Apathische Larven und starre Puppen liessen « leises Anstechen » zu, ja das angestochene Opfer durfte sogar vorerst weiterleben. Vom wehrhaften Wirte dagegen musste die Eiablage als Siegespreis erkämpft werden, sie konnte erst erfolgen, wenn der Gegner tot oder gelähmt, jedenfalls kampfunfähig am Boden lag. Zwingend trat der gewalttätige Überfall der Raubwespen an die Stelle des dolus occultus der Schlupfwespen, und so stehen wir neuerdings vor jener Schranke zwischen Schlupf- und Raubwespen, die wir provisorisch bestehen liessen. Hier müssen wir sie abschliessend fallen lassen. — Sie ist kein fundamentaler Trennungsfaktor, sondern nur eine Funktionserscheinung, die, speziellen Verhältnissen angepasst, mit deren Aufhören auch ihr natürliches Ende findet.

Wir haben die Umwandlung der Terebra in den Aculeus als morphologischen Übergang von den Schlupf- zu den Raubwespen gedeutet. — In der Umschaltung der Angriffstaktik dürfen wir die biologische Brücke zwischen beiden Typen erkennen. Die Technik des neuerworbenen Aculeus entwickelte sich zu erstaunlicher Vollkommenheit. Schon die höheren Schlupfwespen hatten den starren, breit angewachsenen Holzwespen-Abdomen, den wir noch bei den Pimplinae antrafen, aufgegeben. Die Einschnürung steigert sich bei den Raubwespen zur Wespentaille, sie verleiht dem Hinterleib erst jene Beweglichkeit, die zur geschickten Waffenführung, sowie zu den erstaunlichen Lähmungsoperationen unerlässlich ist. Es erfüllt uns mit Genugtuung, dass diese evolutiven Fortschritte sich im Zusammenhang mit den Mutterinstinkten entfalteten. Elterliche Fürsorge wird Leittrieb der Entwicklung. Die Muttersorge der Holzwespen beschränkte sich auf die Eiablage in geeignetes Milieu. Die Führerrolle der Brut-



pflege übernahm eigentlich das Holzmilieu selbst, das der Brut in ihrem vieljährigen Entwicklungsgang Schutz und Nahrung gewährte. Grundsätzlich war es auch bei den Schlupfwespen nicht anders, mit dem Unterschied, dass das Holzmilieu durch tierisches Gewebe ersetzt wurde. Übereinstimmend war jedoch in beiden Fällen mit der Eiablage jegliche Mutterpflicht abgeschlossen. Diese frühzeitige Ausschaltung der mütterlichen Betreuung musste jedoch aufhören, als die nun stachelbewehrte Jägerin ihre Jagdbeute zweckmässig zu verwerten hatte. Imperativ trat eine neue Mutterpflicht auf, die uns dem bedeutsamsten Entwicklungsfaktor der Insektenwelt zuführt: dem eigenen Nest. Versuchen wir den Werdegang des Nestes bei den Raubwespen zu verfolgen: Die Scoliidae oder Dolchwespen graben im Mulm nach fetten Lamellicornier-Larven, die sie in situ anstechen, lähmen und mit dem Ei belegen. Von Nest keine Spur. Auf der gleichen Stufe stehen Arten der Psammocharidae, der Wegwespen oder Spinnenjäger. Sie dringen in Spinnenerdgänge ein, überwältigen deren Bewohnerin und legen das eigene Ei an die Spinne. Die Spinnenhöhle wird, ohne Bautätigkeit der Wegwespe, zum Brutraum ihrer Nachkommenschaft. Andere Wegwespen — die Arten sind in ihrer Taktik auffallend konstant — pflegen beim Verlassen der Spinnenhöhle diese durch Einschaufeln von Sand primitiv zu verschliessen. Gewisse Wegwespenarten, welche nestlose Spinnen im freien Felde angreifen, suchen nach dem Überfall in nächster Nähe des Kampfplatzes einen Ablegeort, wobei sie sich bis zur Erstellung einer kleinen Sandgrube versteigen, die nach Aufnahme von Opfer und Ei flüchtig zugeschaufelt wird. Endlich gibt es Wegwespenarten, welche solche Sandgruben vor der Jagd bereitstellen und ihre Jagdbeute mühsam dieser vorbestimmten Grube zuschleppen — dem Neste, denn in jener kleinen Erdgrube entsteht uns erstmalig das Wunder des eigenen Nestes. Es ist einer jener propulsierenden Faktoren, wir dürfen sie schon Kulturfaktoren nennen, welche neuer Entwicklung weite Bahn eröffnen. Nicht länger passt sich die Mutter mit mehr oder weniger Geschick einem Milieu an, das ihr fremd bleiben wird. Das Milieu hat sein Primat verloren, der Intellekt des Insektes hat sich ihm übergeordnet im Moment, da im Muttertier das instinktive Bewusstsein erwachte, dass es aus eigener Initiative, prophylaktisch, ein Bauwerk zu erstellen habe, zum Schutz der Nachkommen-

schaft. Welche Möglichkeiten eröffnen sich hier den Fähigkeiten des Insekts ! Unbegrenzt sind die Abstufungen des Fleisses, der Geschicklichkeit in der Bauart des Nestes. In endlosen Varianten steigt es empor, von der kümmerlichen Sandgrube, zu kräftigen, innen geglätteten Stollen, in Erde, Lehm, Holz — zu bescheidenen Anfängen eigener Maurerarbeit bis hinauf zu stattlichen Burgen aus Harz, Kartonmasse, Zement, Fasern und Wachs.

Zugleich mit der Brutstube entstand auch das Proviantmagazin der Raubwespen, und Jahrmillionen, bevor Menschen die Erde bewohnten, fand das Fleischkonservierungsproblem hier eine vielleicht grausam erscheinende, aber zweckmässige Lösung. Der Brut wird für die Dauer ihrer vier- bis achtwöchigen Entwicklung frisches Fleisch gesichert. Die Opfertiere im Neste verwesen nicht, so leblos sie uns in ihrer Bewegungslosigkeit erscheinen. Sie sind keine Kadaver, sondern gelähmte Tiere, die von der Larve des Eroberers bei lebendigem Leibe langsam aufgefressen werden. So hat der Mutterinstinkt gleich zwei lebenskräftige Instinkte erschlossen : die Kunstfertigkeit des Nestbaues und die geniale Lösung des Verproviantierungsproblems. Auch hier gibt es keinen Stillstand : aus dem fruchtbaren Schosse der Mutterinstinkte wird sich auch die höchste biologische Blüte der Insektenwelt erschliessen : die soziale Gemeinschaft, ein Wunderland, dessen Schwelle wir heute nicht überschreiten wollen.

Lassen Sie mich zusammenfassen : Aus dem Grundstock holzwespenartiger Urformen sprossden die schlupfwespenartigen und entwickelten sich zu unerhörter Mannigfaltigkeit. Vom riesigen Ichneumonidenexperiment lösen sich durch Umwandlung der Terebra in den Aculeus die Aculeaten ab. Unter Beibehaltung karnivorer Bruternährung konsolidiert sich die biologische Gruppe der Raubwespen. In ihr erwacht (auf der Stufe der Psammochariidae) der Nestgedanke. Dem Grabwespenstamm entspringen die Apiden, die eigentlichen Blütenimmen mit vegetarischem Brutregime.

Biologisch erscheint sowohl die Brutpflege der Schlupfwespen wie die Raubwespenmethode zweckmässig. Für die nomadenhaften, nestlosen Schlupfwespen bildete die Praxis, den angestochenen Wirt anscheinend unbehelligt fortleben zu lassen, ja ihn zum Beschützer und Treuhänder der Kuckucksbrut in seinem Innern

zu bestellen, eine geniale Lösung, die vor allem vom Raume ganz unabhängig war. Das eigene Nest dagegen lokalisierte die Brutentwicklung, der Wirt durfte nicht mehr aktiv als Brutträger vagieren, sondern nur mehr passiv als Beute, tot oder in bewegungslosem Zustand, an das Nest gebunden werden.

Rückblickend auf den glanzvollen Auftakt der Schlupfwespenentwicklung müssen wir gestehen, dass kein einziger Faktor vorliegt, der es rechtfertigen könnte, die Ablösung der Schlupfwespen von den Holzwespen als parasitäre Entwertung einzuschätzen. Tatsachen sprechen und der als Endresultat vorliegenden Grossmacht der Schlupfwespen können wir nur dadurch gerecht werden, dass wir sie als Produkt einer fruchtbar fortschrittlichen Evolution anerkennen. Wagen wir daher den ketzerischen Entscheid, die Schlupfwespen, bei denen kein einziges der als typisch erachteten Parasitenmerkmale zutrifft, die keinerlei Degenerationserscheinungen aufweisen, die unter Ablehnung des eigenen Nestes eigene Wege einschlugen und die reichste Formenreihe aller Insekten, ja aller Tiergruppen schufen, als Nichtparasiten auszurufen.

Und nun die *Aculeaten*: Auch hier begegnen wir einer kräftig ansteigenden Gruppe, quantitativ freilich nicht entfernt an die Schlupfwespengrossmacht heranreichend. Als propulsierende Faktoren wirkten die erstmalig auf der Stufe der Wegwespen einsetzende Affirmation des Nestes und das vom Grabwespenstamm ausgehende, aber erst bei den Apiden zu reicher Entfaltung gelangende vegetarische Brutregime. Diese frisch aufsteigende Aculeatenkurve wird jedoch sporadisch unter dem Einfluss des uralten biologischen Rezeptes individueller Trägheit durchbrochen. Rückschläge treten auf, einzelne verzichten auf die von der Gesamtheit errungenen Fortschritte. Diese retrograde Bewegung ist nicht stark genug, um die aufsteigende Entwicklung aufzuhalten, da sie jedoch zur Kreierung zahlreicher stabiler neuer Gattungen und Arten führte, darf sie gleichsam als Negation der für die Gruppe generell massgebenden Prinzipien nicht übersehen werden. Im Gegensatz zur Schlupfwespenentwicklung empfinden wir jedoch hier keinen Augenblick den frischen Antrieb fortschrittlich evolutiver Impulse. Weit eher deprimiert uns der Eindruck sekundärer Erschlaffung altererbter Instinkte. Wenn wir noch die ausgesprochenen Degenerationserscheinungen dazuzählen, können

wir bei den Aculeaten-Outsiders nach derzeitigem Maßstab das Vorhandensein parasitärer Erscheinungen nicht in Abrede stellen.

Wenn ich es wagte, die Schlupfwespenartigen von der Parasitentabelle zu streichen, und dagegen die Aculeatenschmarotzer dort zu belassen, so geschah es als Versuch, als das Bedürfnis, morphologisch und biologisch Grundverschiedenes provisorisch zu trennen. Ich bin mir durchaus bewusst, dass der endgültige Entscheid, soweit solcher überhaupt möglich sein wird, erst auf Grund der überzeugenden Definition des Parasitismus erfolgen kann, die uns heute noch fehlt.

Die Prägung dieser Definition dürfte sich kaum auf dem Gebiete der Hymenopteren, wenigstens nicht der solitären, erfüllen. Die sozialen Hymenopteren, die Ameisen vor allem, und über die Hymenopteren hinaus die ebenso ancestralen als sozial hochentwickelten Termiten, werden zweifellos wertvolles Material beitragen, aber es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass der Schlüssel, das Leitmotiv, jenseits der Insektensphäre, vielleicht in der Welt der Würmer oder Milben erschlossen werde. Jedenfalls muss der Definition ein umfangreichstes Material zugrundeliegen, wobei auch die Komplikationen der Hyperparasiten zweiten und mehrzähligen Grades, wie auch der Polyembryonie, die heute von mir ganz übergangen wurden, Beachtung finden müssen.

Die Definition darf aber auch nicht kleinlich ausfallen, wird sie doch im ständigen Flusse des Weltalls immer temporär und provisorisch bleiben. Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass eine Riesenfront von Hunderttausenden von Arten und Milliarden von Individuen mit der Zähigkeit und der Jahrtausende Geduld, die nur die Natur aufbringt, unablässig neue Wege anstrebt, ist es offensichtlich, dass Einzelfälle nicht berücksichtigt werden können. Auch in der Riesenphalanx der Schlupfwespen werden Rückschläge nicht ausbleiben und Dr. FERRIERE hat uns in Genf bereits von « Chalcidides gallicoles » berichtet, die rückfällig phytophag wurden. Die Zahl dieser Outsiders ist heute verschwindend klein gegen Hunderttausende von Schlupfwespenarten, sie wird, sie muss aber zunehmen.

Bei der Formulierung der Definition wird es stark darauf ankommen, wie Ziel und Zweck der sogenannten Parasitismuserscheinungen aufgefasst und bewertet werden. Mutterinstinkte

der Brutpflege dürfen nicht mit Futterschmarotzertum in einen Tiegel geworfen werden. Hochwertige, aufstrebende Evolution und passiv retrograde Erschlaffung bereits erworbener Instinkte sollten sauber distanziert werden. Anthropomorphe Momente, seien es die sogenannten ethischen Faktoren, oder der bewusst und unbewusst mitspielende Pferdefuss « nützlich — schädlich », sollten ausgeschaltet werden. Die Beiziehung parasitärer Erscheinungen als Merkmale für die Systematik sollte ganz unterbleiben oder doch sorgfältigst dosiert werden.

Wir treiben in unsern Tagen vielleicht allzusehr im breiten Strom intensiver Entwicklung, um uns Prognosen der Endresultate zu erlauben. Was wird mit *Psithyrus* geschehen? Wird er sich aus dem indolenten Commensalismus bei nächstverwandten Hummelarten, nach Schlupfwespenfaçon zu einer unabhängigen Existenzbasis aufschwingen? Oder wird zunehmendes Schmarotzertum und entsprechend gesteigerte körperliche Degeneration die Entwicklungskurve zum physischen und psychischen Abgrund führen, wie ihn uns der Niedergang der Ameisenreihe *Polyergus*, *Strongylognatus* und *Anergates* in fast tragischer Grösse vor Augen führt?

Zum erstenmal habe ich vorgehend die Ameisen zitiert und es mag Sie überrascht haben, dass dieselben nur angedeutet wurden. Da ich mich manches Jahr vorwiegend mit Ameisen beschäftigte, dürfen Sie mir glauben, dass ich diese anziehende Gruppe nicht vergessen habe. Dennoch gelange ich hier wie in andern biologischen Fragen zur Auffassung, dass die Ameisen seit altersher viel zu sehr einsame Eigenwege einschlugen als dass wir sie schlechthin in die allgemeinen Cadres einschalten könnten. Sie erheischen, mit den übrigen sozialen Hymenopteren, getrennte Behandlung, die uns heute allzusehr vom Wege abgelenkt hätte.

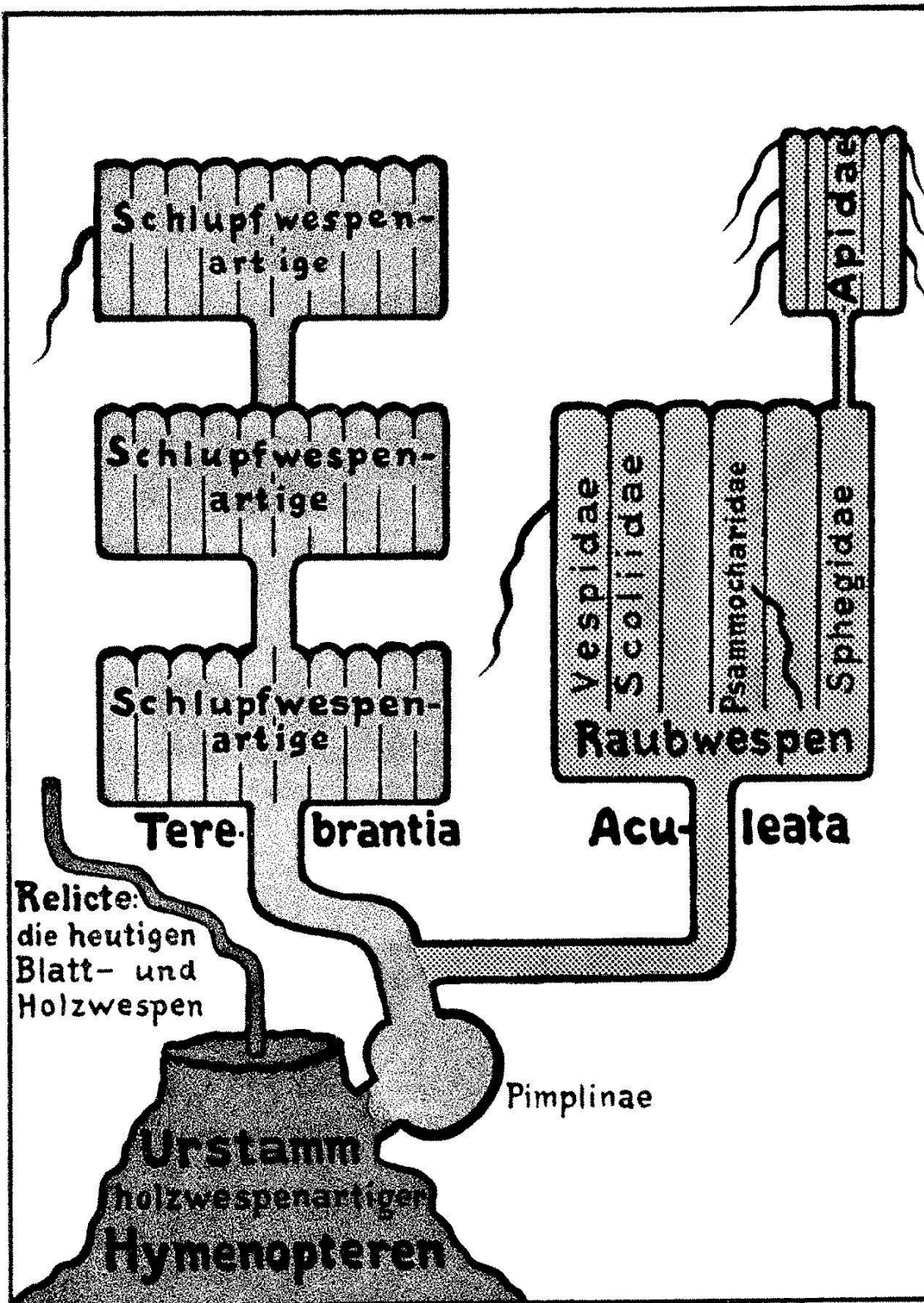
Tabelle Nr. 1

<b>Hymenoptera</b>	
<u>Nicht-Parasiten</u>	<u>Parasiten</u>
<b>I. Terebrantia</b>	
Symphita Blatt- und Holzwespen	<u>Ichneumonidea</u> (Schlupfwespen im weitesten Sinne)
<b>Cynipidae (Gallwespen)</b>	
Phytophage	Zoophage
<b>II. Aculeata</b>	
	<i>Chrysididae, Sapygidae</i> <i>Mutillidae</i>
Raubwespen	
Fam. Scoliidae	
Fam. Psammocharidae	← → <i>Ausn.: Ceropales</i>
Fam. Vespidae	← → <i>Ausn.: Pseudovespa</i>
Fam. Sphegidae	
Formicidae	<i>mit Ausnahmen</i>
Apidae	← → <i>mit Ausnahmen:</i> <i>Parasitäre Apiden</i>

Einteilung der Hymenopteren in Nicht-Parasiten und Parasiten, nach Autoren



Tabelle Nr. 2



Stammbaum der für das Referat in Betracht fallenden Hymenopteren in Anlehnung an Handlirsch. Die rückläufigen Wellenlinien bedeuten: bei Terebrantia vereinzelte Fälle von „Nichtparasitismus“ (S. 16), bei Aculeata Rückfälle zum „Parasitismus“ (S. 15)