

Beitrag zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven

Von

FRANZ BACHMAIER

Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, Entomologische Abteilung, München

In der Benennung der mannigfachen Erscheinungsformen des Parasitismus in Beziehung zu den Wirtstieren herrscht bei den entomophagen Parasiten heute noch große Verwirrung. Häufig kommt es vor, daß von den einzelnen Autoren ein und dasselbe Phänomen durch verschiedene Termini, andersgeartete aber durch die gleiche Bezeichnung zum Ausdruck gebracht werden. Gerade bei den parasitischen Insekten aber ist eine genaue, einheitliche Definition des jeweiligen biologischen Erscheinungsbildes von großer Bedeutung, sei es für die angewandte Entomologie zum Zwecke der biologischen Bekämpfung von Schadinsekten, sei es — und das wird immer mehr erkannt — für die Aufstellung von Gattungen und Arten in diesen taxonomisch noch so viele ungelöste Probleme bietenden Insektengruppen.

Drei amerikanische Autoren: PIERCE (1908 & 1910), FISKE (1910) und SMITH (1916), tätig in der angewandten Entomologie, waren es, die sich als erste eingehender mit diesem Fragenkomplex befaßten und die terminologische Grundlage für die heute gültigen Anschauungen schufen. Unter ihnen gebührt PIERCE zweifellos das Hauptverdienst. Durch seine große praktische Erfahrung besaß er einen weiten Überblick über die Vielgestalt der biologischen Phänomene bei den Parasiten und so die Möglichkeit ihr Wesen zu erkennen und zu präzisieren. Seine Benennungen der einzelnen Erscheinungen jedoch waren zum Großteil recht unglücklich gewählt, so daß sich FISKE und besonders SMITH berechtigt fühlten, für die von ihm festgelegten Begriffe neue Termini zu schaffen. Da sie dies unabhängig voneinander taten, mußte es notgedrungen zu Mißverständnissen kommen.

Aus diesem Grunde sollen, um einer einheitlichen Auslegung näher zu kommen, in diesem Beitrag nachfolgende Begriffe definiert und mit gleichbedeutenden synonym gesetzt werden: I. Räuber (predator) und Parasit; II. Ekto- u. Entoparasitismus; III. Primär- u. Hyperparasitismus, letzterer in den Formen des direkten u. indirekten Sekundärparasitismus und des Tertiärparasitismus; IV. Solitärparasitismus, Polyembryonalparasitismus, Gregärparasitismus (gregarious parasitism); V. Superparasitismus und Multiparasitismus.

Herrn Professor Dr. H. SACHTLEBEN, dem Direktor des Deutschen Entomologischen Institutes in Berlin-Friedrichshagen, Herrn Dr. W. FORSTER, dem Leiter der Entomologischen Abteilung der Zoologischen Staatssammlung München, und Herrn H. E. WICHMANN, Hebertshausen, bin ich für freundliche Unterstützung, wertvolle Hinweise und Kritik zu großem Dank verpflichtet.

I. Räuber und Parasit

Ein Räuber (predator) benötigt mehr als ein Individuum des Beutetieres (= Succumbenten), um seine Larvalentwicklung vollenden zu können; dieser Bedarf erfordert — von wenigen Ausnahmen abgesehen¹⁾ — ein gut ausgeprägtes Bewegungsvermögen. Der Räuber übertrifft seine Beute fast immer an Körpergröße und die Ernährungsweise von Larven und Imagines ist häufig dieselbe. Beispiel: aphidivore Coccinelliden- und Chrysopiden-Arten.

Eine entomophage Parasitenlarve macht ihre ganze Entwicklung bei einem einzigen Individuum des Wirtstieres durch. Ihr Bewegungsvermögen ist gering oder ein solches fehlt völlig und ihre Körpergröße muß kleiner sein als das befallene Wirtsstadium. Die Nahrung der Imagines ist ihrer Herkunft nach verschieden und besteht aus Blütenhonig, Honigtau u. Hämolymphe der Wirte. Beispiel: Ichneumoniden, Braconiden u. a.

II. Ekto- und Entoparasitismus (external and internal parasitism)

Diese beiden Erscheinungsformen des Schmarotzertums bieten begrifflich keine Schwierigkeiten und werden von allen Autoren einheitlich gebraucht.

Liegt Ektoparasitismus vor, dann frißt die Parasitenlarve außen am Wirt, der entweder noch eine begrenzte Zeit lang aktiv ist, z. B. bei Befall durch *Euplectrus bicolor* Swed. (*Eulophidae*), oder — und das ist die Norm — beim Anstich durch das Muttertier mit verschiedener Dauerwirkung paralysiert wurde, z. B. die Gattung *Ephialtes* Grav. (*Ichneumonidae*).

Beim Entoparasitismus lebt die Parasitenlarve im Innern ihres Wirtstieres, welches dabei mehr oder weniger lang am Leben bleibt und seine Freßtätigkeit fortsetzt; die Verpuppung kann innerhalb, z. B. Gattung *Itopectis* Foerst. (*Ichneumonidae*), oder außerhalb des Wirtes stattfinden, z. B. Gattung *Apanteles* Foerst. (*Braconidae*).

Ekto- und Entoparasitismus bewirken dasselbe Ergebnis: die Ausschaltung des Wirtes. Da dies bei Fall eins gewöhnlich sofort, im Fall zwei aber erst zu einem späteren Zeitpunkt eintritt, ist der Endeffekt der zwei Formen vom Blickpunkt der biologischen Schädlingsbekämpfung aus gesehen ein durchaus verschiedener.

¹⁾ Z. B. die in Eikokons von Spinnen lebenden Spezies der Gattung *Gelis* Thnbg. (*Ichneumonidae*), wie *G. micrurus* Foerst., oder oophage Arten bei Pteromaliden (*Scutellista cyanea* Motsch.) und Encyrtiden (*Microterys sylvius* Dalm.)

III. Primär- und Hyperparasitismus

Primärparasitismus bezeichnet die Lebensweise, bei der ein Schmarotzer bei einem Wirt lebt, der selbst kein Parasit ist, z. B. alle Arten der Unterfamilie *Ichneumoninae* (*Ichneumonidae*).

Hyperparasitismus ist jede Form nicht primären, obligatorischen Schmarotzertums und schließt somit die Begriffe Sekundär- und Tertiärparasitismus ein.

1. Sekundärparasitismus nennt man das Phänomen, welches auftritt, wenn ein Parasit einen Primärparasiten befällt.

Es werden 2 Formen unterschieden:

a) der direkte Sekundärparasitismus:

Das Weibchen des Sekundärparasiten belegt den Primärparasiten unmittelbar mit dem Ei. Am Geschehen sind nur Primär- und Sekundärparasit direkt beteiligt, nicht aber der Wirt des Primärparasiten. Dabei kann der Primärparasit ektoparasitisch sein, z. B. *Ephialtes brevicornis* Grav. — *Gelis instabilis* Foerst. (*Ichneumonidae: Pimplinae—Cryptinae*), aber auch entoparasitisch gelebt haben, z. B. *Apanteles glomeratus* L. (*Braconidae*) — *Dibrachys cavus* Wlk. (*Pteromalidae*).

b) der indirekte Sekundärparasitismus

Das Weibchen des Sekundärparasiten sticht bei der Eiablage ein für seine eigene Entwicklung ungeeignetes Wirtstier an wegen des Primärparasiten, den dieses beherbergt. — Nach dieser von SMITH (1916) aufgestellten Formulierung muß der Primärparasit stets ein Entoparasit sein, denn die Definition sagt aus, daß der Primärparasit durch das Medium seines Wirtstieres belegt wird. Primärparasit, Sekundärparasit und Wirt des Primärparasiten sind Handlungsteilnehmer, z. B. *Phaenodiscus aeneus* Dalm. (*Encyrtidae*) — *Cera-pterocerus mirabilis* Westw. (*Encyrtidae*) — *Sphaerolecanium prunastri* Fonsc. (*Lecaniidae*).

Ein Sonderfall des indirekten Sekundärparasitismus liegt bei *Perilampus tristis* Mayr (*Perilampidae*) vor, dem Hyperparasiten 1. Grades von *Evetria buoliana* Schiff. Diese Art legt ihre Eier frei an Kiefernadeln an. Die ausschließenden Larven, die dem Planidium-Typ angehören, warten hier ab, bis *buoliana*-Raupen vorüberkommen, klammern sich blitzschnell daran fest und bohren sich ein. Im Raupenkörper erwarten sie ihren eigentlichen Wirt, nämlich irgendeinen der endophagen Primärparasiten des Wicklers, den sie befallen. Die Entwicklung von *P. tristis* ist demnach abhängig von einem doppelten Zufall: einmal von dem Vorüberkommen einer *buoliana*-Raupe und sodann von der späteren Parasitierung derselben durch einen Primärparasiten. Die Eizahl ist dementsprechend hoch und beträgt bis 384 Stück pro Weibchen (nach BERGOLD & RIPPER, 1937).

SMITH (1916) hat die beiden Formen des Sekundärparasitismus „secondary parasitism“ und „indirect parasitism“ genannt, was aber leicht zu Irrtümern Anlaß geben kann; denn beide Erscheinungsformen müssen als Sekundärparasitismus bezeichnet werden und wir ordnen sie

daher als direkt bzw. indirekt diesem allgemein in der obigen Deutung gebrauchten Terminus unter.

Durch den direkten und indirekten Sekundärparasitismus wird dasselbe Ziel erreicht: die Vernichtung des Primärparasiten; nur der Ort des Geschehens ist ein anderer.

2. Tertiärparasitismus liegt vor, wenn ein Sekundärparasit obligatorisch von einem Parasiten befallen wird.

Tertiärparasitismus scheint sehr selten zu sein und es bedarf sorgfältiger Beobachtungen und vielen Zuchtmaterials, um ihn richtig zu erkennen und vom später zu besprechenden Multiparasitismus abtrennen zu können. Als sicheres Beispiel nach MUESEBECK & DOHANIAN (1927) ist anzuführen: *Pleurotropis tarsalis* Ashm. (*Eulophidae*), welche in Nordamerika im Beziehungsgefüge von *Lymantria dispar* L. obligatorisch als Tertiärparasit via *Dibrachys cavus* Wlk. (*Pteromalidae*) und mehreren Arten von *Apanteles* Foerst. (*Braconidae*) auftritt.

Sekundär- und Tertiärparasitismus bezeichnet man auch als Hyperparasitismus ersten bzw. zweiten Grades; doch wird gewöhnlich den beiden ersten Termini der Vorzug gegeben.

IV. Solitärparasitismus, Polyembryonalparasitismus, Gregärparasitismus (gregarious parasitism)

Solitärparasitismus: das Parasitenweibchen belegt den Wirt mit einem Ei und der Wirt wird demzufolge durch eine Parasitenlarve befallen, z. B. *Cratichneumon nigrarius* Grav. (*Ichneumonidae*).

Polyembryonalparasitismus: das Parasitenweibchen legt in den Embryo des Wirts-Eies ein einziges Ei ab, aus dem auf dem Wege der fortgesetzten Teilung eine ganze Anzahl (bis zu 3000) von Nachkommen hervorgehen, die schließlich den Wirtskörper erfüllen, z. B. *Ageniapsis fuscicollis* Dalm. (*Encyrtidae*).

Gregärparasitismus (gregarious parasitism): Das Parasitenweibchen belegt obligatorisch (= instinktiv) dasselbe Wirtsindividuum mit mehreren Eiern, so daß dieses gleichzeitig durch mehrere Parasitenlarven derselben Art befallen wird, z. B. *Oncophanes lanceolator* Nees (*Braconidae*).—

V. Superparasitismus und Multiparasitismus

Der Begriff „Superparasitismus“ wurde von FISKE (1910) aufgestellt und wie folgt definiert: „Superparasitism results when any individual host is attacked by two or more species of primary parasites, or by one species more than once.“ Der letzte Absatz könnte zu einer Verwechslung mit dem „gregarious parasitism“ Anlaß geben, wenn der Autor nicht an anderer Stelle der gleichen Arbeit formuliert hätte: „The prevalence of superparasitism depends entirely upon whether or not the female parasite is gifted with a prescience which will enable her to select healthy hosts for

her offspring. Presupposition that she possesses this instinct is equivalent to a denial of the existence of superparasitism.“

PIERCE (1910) und SMITH (1916) erkannten richtig, daß in der FISKE'schen Definition zwei verschiedene biologische Erscheinungen enthalten sind, welche ersterer „mixed superparasitism“ und „cannibal superparasitism“, letzterer „multiple parasitism“ und „superparasitism“ nannte. IMMS (1931) bezeichnete dieselben Erscheinungsformen „multiparasitism“ und (wie SMITH) „superparasitism“ und diese Termini haben sich heute in der angewandten Entomologie endgültig durchgesetzt: SACHTLEBEN (1939), ESCHERICH (1942). In seiner Auslegung des Begriffs Superparasitismus schließt IMMS den Gregärparasitismus mit ein, den wir als selbstständig ausgeschieden und bereits besprochen haben. Es ergeben sich demnach folgende Definitionen:

Superparasitismus: dasselbe Wirtsindividuum ist zufällig (fakultativ) von einer größeren als normalen Zahl von Larven derselben Parasitenart befallen. — Dies kann eintreten auf die Weise, daß ein Weibchen den Wirt, den es bereits früher schon einmal belegt hat, noch einmal belegt oder auch durch die Eiablage von mehreren Weibchen bei dem gleichen Wirt. Waren beim Gregärparasitismus die Parasitenlarven Tischgenossen, so sind sie im vorliegenden Fall Konkurrenten auf Leben und Tod.

Multiparasitismus: dasselbe Wirtsindividuum ist zufällig von zwei oder mehr Larven verschiedener Parasitenarten befallen.

Beispiel: Ein Wirtsindividuum wird von zwei verschiedenen Primärparasitenlarven heimgesucht; dann kann die Folge sein:

1. beide Arten bleiben am Leben; die daraus hervorgehenden Nachkommen sind dann aber in vielen Fällen schwächer entwickelt als im Normalfall, so daß die Fortpflanzungsfähigkeit geringer ist oder überhaupt fehlen kann.
2. die eine Art entwickelt sich, wenn vielleicht auch verzweigt oder verkrüppelt, die andere geht zugrunde.
3. beide Arten kommen nicht zur Entwicklung.

Besonders Fall 2 wird bei oberflächlicher Betrachtungsweise leicht als Hyperparasitismus gedeutet werden. Der grundlegende Unterschied besteht aber darin, daß beim Multiparasitismus der Wirt um des Wirtes willen angestochen und belegt wird, während beim Hyperparasitismus immer der Parasit den Schlüsselreiz für die Eiablage liefert.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Super- und Multiparasitismus stellen eine über das normale Maß hinausgehende Parasitierung, eine Überinfektion, des Wirtstieres dar und haben für die Beteiligten häufig nachteilige Folgen. Man nimmt an, daß die Ursache in der Unzulänglichkeit der Sinnesempfindungen des Parasitenweibchens zu suchen ist, das den bereits parasitierten Wirt von einem noch unbelegten nicht zu unterscheiden vermag. Super- und Multiparasitismus werden aber vor allem auch dann auftreten, wenn einem Überangebot von Parasiten nur wenige geeignete

Wirtstiere gegenüberstehen und so die Weibchen in Legenot kommen (Superparasitismus bei Laborzuchten!). Zu diesem Fragenkomplex sind bis jetzt nur wenige Untersuchungen durchgeführt worden, doch erkennt man heute immer mehr die große Bedeutung für die Konkurrenz der Parasiten untereinander und damit die Tragweite für die Praxis.

Auf die zahlreichen Beispiele in den Arbeiten von PIERCE (1910), IMMS (1931) und SACHTLEBEN (1939) sei hingewiesen.

In welche der erwähnten Kategorien eine entomophage Parasitenart auf Grund ihrer Lebensweise einzuordnen ist, ist nicht immer leicht festzulegen und setzt reichliches Zuchtmaterial und noch mehr Geduld voraus. Daher darf es nicht wundernehmen, daß in den meisten Arbeiten, die sich mit Parasiten beschäftigen, derartige Angaben trotz ihrer großen Wichtigkeit vernachlässigt werden.

Zusammenstellung der behandelten Termini und ihre Synonymie

- I. Räuber (predator)
Parasit
- II. Ektoparasitismus (external parasitism)
Entoparasitismus (internal parasitism)
- III. Primärparasitismus
Hyperparasitismus
 1. Sekundärparasitismus, Hyperparasitismus 1. Grades
= hyperparasitism FISKE (1910)
 - a. Direkter Sekundärparasitismus
= secondary parasitism SMITH (1916)
 - b. Indirekter Sekundärparasitismus
= indirect parasitism SMITH (1916)
 2. Tertiärparasitismus, Hyperparasitismus 2. Grades
- IV. Solitärparasitismus
= simple parasitism PIERCE (1910)
Polyembryonalparasitismus
Gregärparasitismus (gregarious parasitism)
= Herdenparasitismus BERGOLD & RIPPER (1937)
= Superparasitismus BLUNCK (1951)
Gregärparasitismus + Polyembryonalparasitismus
= multiple parasitism PIERCE (1910)
- V. Superparasitismus SMITH (1916) — KÉLER (1955)
= cannibal superparasitism PIERCE (1910)
Multiparasitismus IMMS (1931) — SACHTLEBEN (1939) — ESCHERICH (1942)
= accidental secondary parasitism PIERCE (1908)
= mixed superparasitism PIERCE (1910)
= multiple parasitism SMITH (1916)
= epiparasitism HAVILAND (1921)
= coparasitism KÉLER (1955)

- Gregärparasitismus (incl. Polyembryonalparasitismus)
 + Superparasitismus SMITH (1916)
 = superparasitism IMMS (1931) — SACHTLEBEN (1939) — ESCHERICH (1942)
 Superparasitismus SMITH (1916) + Multiparasitismus IMMS
 (1931)
 = superparasitism FISKE (1910) — PIERCE (1910) — STELLWAAG (1921)
 = Coparasitismus STELLWAAG (1921)

Zusammenfassung

In der Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven herrscht in der Literatur noch große Verwirrung. Von den einzelnen Autoren werden für ein und dasselbe Phänomen verschiedene Termini, für anders geartete aber die gleiche Bezeichnung verwendet. In der vorstehenden Veröffentlichung werden die folgenden Begriffe definiert, mit gleichbedeutenden synonym gesetzt und durch Beispiele erklärt: Räuber und Parasit; Ekto- und Entoparasitismus; Primär- und Hyperparasitismus; Solitärparasitismus, Polyembryonalparasitismus und Gregärparasitismus; Superparasitismus und Multiparasitismus. Eine Zusammenstellung der behandelten Termini und ihrer Synonymie wird zum Schluß gegeben.

Summary

There is a great confusion in literature as to the terminology of the life-history of entomophagous parasite-larvae. The authors use different terms for exactly the same phenomenon but the same designation for those of different character. The above publication is to define these terms with special reference to their synonyms and to explain matters extensively by examples. An assembly of the terms and their synonyms dealt with in this paper is given after all.

Резюме

В терминологии образа жизни энтомофагных личинок паразитов в литературе ещё господствует большая путаница. Отдельные авторы пользуются для одного и того же явления различными терминами и наоборот для различных явлений употребляют одни и те же обозначения. В предлагаемом издании определяются, сравниваются с синонимами и объясняются на примерах следующие понятия: хищник и паразит; экто- и энтопаразитизм; первичный паразитизм и гиперпаразитизм; солитерный паразитизм, полиэмбриональный паразитизм и гregarный паразитизм; суперпаразитизм и мультипаразитизм. В конце работы дается список рассмотренных терминов и их синонимов.

Literatur

- BERGOLD & RIPPER, W., *Perilampus tristis* Mayr als Hyperparasit des Kieferntriebwicklers (*Rhyacionia buoliana* Schiff.) Ztschr. Parasitenk., 9, 394—417, 1937.
 BISCHOFF, H., Hymenoptera. In: P. Schulze: Biologie der Tiere Deutschland. Liefg. 7—8, Teil 42., Berlin, 1923.
 —, Biologie der Hymenopteren. Berlin, 1927.
 BLUNCK, H., Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. Ztschr. angew. Ent., 32, 335—405, 1951.
 CLAUSEN, C. P., Entomophagous Insects. New York und London, 1940.
 ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. Band V. Berlin, 1942.
 FISKE, W. F., Superparasitism: An Important Factor in the Natural Control of Insects. Journ. Econ. Ent., 3, 88—97, 1910.
 FRIEDERICHS, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. Band I. Berlin, 1930.

- HAVILAND, M. D., The bionomics of certain parasitic Hymenoptera. Proc. Cambridge Philos. Soc., 21, 27—28, 1921.
- IMMS, A. D., Recent Advances in Entomology. London, 1931.
- KÉLER, ST. VON, Entomologisches Wörterbuch. Berlin, 1955.
- MUESEBECK, C. F. W. & DOHANIAN, S. M., A Study in Hyperparasitism, with Particular Reference to the Parasites of *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg). U. S. Dept. Agr. Bul. 1487, 1927.
- PIERCE, W. D., Studies of Parasites of the Cotton Boll Weevil, U. S. Bur. Ent., Bul. 73, 1908.
- , On Some Phases of Parasitism Displayed by Insect Enemies of Weevils. Journ. Econ. Ent., 3, 451—458, 1910.
- SACHTLEBEN, H., Biologische Bekämpfungsmaßnahmen. In: P. Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Band VI, 2. Halbband: 1—120. Berlin, 1939.
- SMITH, H. S., An Attempt to Redefine the Host Relationships Exhibited by Entomophagous Insects. Journ. Econ. Ent., 9, 477—486, 1916.
- STELLWAAG, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monographien zur angewandten Entomologie Nr. 6, Berlin, 1921.

Zur Ernährungsweise der *Muscina*-Larven

(Diptera: Muscidae)

Von

WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Berlin-Friedrichshagen

Einleitung

Im August 1957 traten im Verlauf einer in der Abteilung für ökologische und biocönologische Entomologie des Deutschen Entomologischen Instituts, Berlin, durchgeführten Zucht des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say) einige Fliegen auf.

Das betreffende Zuchtglas war etwa vier Wochen zuvor mit 100 aus dem Freiland eingetragenen, fast erwachsenen Kartoffelkäfer-Larven besetzt worden, die zum größten Teil in den darauffolgenden Wochen zu Versuchszwecken dem Glas wieder entnommen wurden.

Zur Zeit des Schlüpfens der Fliegen, am 5. und 6. 8. 1957, befanden sich außer den Fliegen noch im Zuchtgefäß: Reste von abgestorbenen Kartoffelkäfer-Larven, 4 tote und 2 lebende Kartoffelkäfer-Puppen sowie 11 lebende Käfer, des weiteren zwei Bogen Filtrierpapier als Bodenbelag und eine Schicht Holzwolle, die mit vertrockneten resp. verfaulten Kartoffelkraut-Resten durchsetzt war. Zwischen den beiden (etwas feuchten) Filtrierpapier-Lagen befanden sich die Tönnchen (11 Stück) der genannten Fliegen.

Die Bestimmung der Fliegen ergab, daß es sich um *Muscina stabulans* Fall. handelte, eine Muscide, die ebenso wie die drei anderen zur Gattung *Muscina* Rob.-Desv. gehörenden Spezies *assimilis* Fall., *pabulorum* Fall. und *pascuorum* Meig., in der Literatur schon relativ häufig als Parasit verschie-