

Räuber, Parasiten, Kuckucke

Die Evolution von Grabwespen und ihrer vielfältigen Beutefang- und Nestbaustrategien

Grabwespen sind eine enorm artenreiche und morphologisch wie verhaltensbiologisch vielfältige Gruppe aculeater, also stechender Hautflügler. Der Ursprung der Grabwespen sowie der Bienen, ihrer nächsten Verwandten, reicht zurück bis in die früheste Kreide (120 bis 140 Millionen Jahre). Seitdem haben die Grabwespen sich zu einer der dominanten Insektengruppen insbesondere der wüstenartigen Lebensräume der Erde entwickelt. Die weitaus meisten Grabwespenarten bauen eigene Nester, die sie mit selbst gefangener Beute verproviantieren. Einige Arten aber sind zu alternativen Strategien übergegangen und fangen entweder Beute ohne Nestbau, oder sie übernehmen von anderen Grabwespenweibchen angelegte und verproviantierte Nestanlagen. Ein Team von Wissenschaftlern des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin untersucht in internationaler Zusammenarbeit die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Grabwespen sowohl anhand morphologischer als auch molekularer Daten. Auf der Basis der gewonnenen Verwandtschaftshypothesen wird die Evolution der verschiedenen Verhaltensstrategien rekonstruiert und kann so in ihren wesentlichen Abläufen verstanden werden. Morphologisch und molekulargenetisch begründete Hypothesen bilden so die Basis für die Rekonstruktion der Evolution dieser vielfältigen Wespengruppe.

Grabwespen – solitär, artenreich, vielfältig

Bei Wespen denken die meisten Menschen typischerweise an gelb-schwarze Insekten nennenswerter Größe, die im Sommer in großen Individuenzahlen allgegenwärtig zu sein scheinen. Eng verknüpft mit diesem Bild ist die sicher für die meisten Menschen gleichermaßen vertraute wie gefürchtete Erfahrung des Stichs einer solchen Wespe, der meist durch Unachtsamkeit im Umgang mit diesen ständigen Begleitern verursacht wird. Die scheinbare Dominanz dieser sogenannten Faltenwespen unter den stechenden (aber nicht blutsaugenden) Insekten als Kulturfolger des Menschen rührt insbesondere daher, dass es sich um soziale Insekten handelt, die enorm individuenreiche Staaten bilden können.

Die überwiegende Zahl an Wespenarten aber sind Einzelgänger, und jedes ihrer Weibchen erledigt das Brutgeschäft ganz für sich alleine. Die artenreichste Gruppe solitärer Wespen sind die Grabwespen (Sphecidae), von denen heute etwa 10.000 Arten bekannt sind. Grabwespen sind in ihrer äußeren Erscheinung außerordentlich vielgestaltig (Abb. 1, 3–4), und allein ihre schiere Körpergröße deckt einen Bereich von knapp über einem Millimeter bis deutlich mehr als fünf Zentimeter ab. Darüber hinaus sind die 10.000 Arten im Bau spezifischer Organe wie Kopf, Brust, Beine und Geschlechtsorgane sowie in ihrer Färbigkeit so vielfältig wie keine andere Gruppe aculeater Hautflügler.

Im Gegensatz zu Bienen, die eine ganze Reihe typischer Erkennungsmerkmale aufweisen, ist es allerdings nicht möglich, auch nur ein Einzelmerkmal zu nennen, an dem Grabwespen als Grabwespen erkannt werden können. Dies ist kein artifizielles Problem, sondern liegt in den Grabwespen selbst begründet. Unsere stammesgeschichtliche Untersuchungen haben unzweifelhaft gezeigt, dass es sich bei den Grabwes-



1a



1c



1e

pen nicht um ein natürliches Taxon handelt, das auf eine, ihr allein angehörende Stammart zurückgeht (Abb. 2; z.B. Ohl / Bleidorn 2006). Vielmehr sind die Grabwespen eine künstliche Gruppierung von in altertümlichen (plesiomorphen) Merkmalen ähnlichen Arten, die ihre Stammart mit den Bienen teilen.

Do-it-yourself bei Grabwespen-Müttern

Die meisten, aber bei weitem nicht alle Grabwespen graben eigene Nester, in die sie Beute eintragen und in die sie ihre Eier ablegen (Bohart / Menke 1976). Neben diesen Bodennestern gibt es aber eine enorme Vielfalt an anderen Nestbaustrategien:

- *Die Bodennester:* das Nest wird selbst im Boden gegraben (z.B. Abb. 1b–d);
- *Die Pflanzennester:* das Nest wird selbst in Pflanzensubstrat hergestellt (z.B. Abb. 1a, e);



1b



1d



Andere Grabwespen, andere Sitten – Ohne Nestbau geht es auch

Eine verhältnismäßig geringe Zahl von Grabwespenarten dagegen ist einen alternativen Weg gegangen (Abb. 5). Eine einfache Form der Larvennahrungsbeschaffung weisen die Ampulicidae (die Schabenwespen; Abb. 4a) auf, die Schaben jagen und paralysieren, sie aber nur zu einer bereits vorhandenen Nische in Holz oder Stein transportieren, dort verstecken und bei manchen Arten notdürftig bedecken. Die Arten der Gattung *Chlorion* (Abb. 4c) zeigen ein Verhalten, für das sich der etwas irreführende Begriff des Pseudoparasitismus eingebürgert hat. Sie jagen Grillen sogar teilweise bis in deren Bodengänge und paralysieren diese nur vorübergehend durch den Stich ihres Stachels. In der Betäubungsphase wird der Grille ein Wespen-Ei angeheftet, aus dem, lange nach dem Wiedererwachen der Grille, die Wespenlarve schlüpft, die sich als Endoparasit in die lebende Grille einbohrt. Eine weitere alternative Strategie ist der sogenannte Klepto- oder Brutparasitismus, der innerhalb der Grabwespen zweimal evolviert wurde, nämlich bei den Nyssonini (Abb. 4b) und der Gattung *Stizoides* (Stizini). Brutparasiten jagen überhaupt nicht, sondern dringen in die (meist bereits verproviantierte) Nestanlage einer anderen Grabwespe ein und legen ihr eigenes Ei dort ab. Dabei zerstört entweder das Parasitenweibchen das Wirtsei oder die eventuell schon geschlüpfte Larve, oder aber die Parasitenlarve ist mit langen, spitzen Kiefern ausgestattet, um die nahezu wehrlose Nahrungskonkurrenz durch die Wirtslarve zu eliminieren.

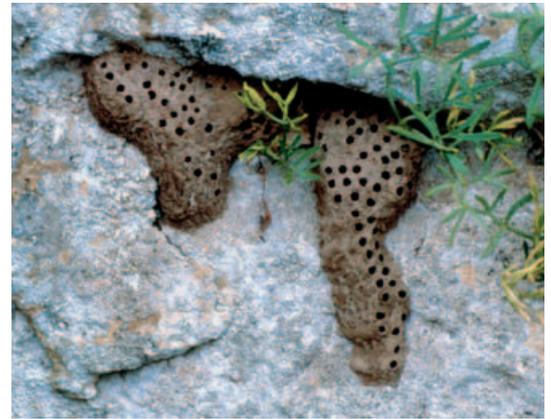
Die Evolution von Brutparasitismus bei Grabwespen

Parasitismus, also Schmarotzertum, ist bei Tieren weit verbreitet, und in der Regel gehören Wirt und Parasit nicht näher miteinander verwandten Tiergruppen an, wie z.B. die an Wirbeltieren parasitierende Bandwürmer. Alle parasitischen Grabwespen dagegen parasitieren an Grabwespen, und Grabwespen-Wirt und Grabwespen-Parasit sind zudem noch auf das Engste miteinander verwandt, wie unsere Arbeitsgruppe zeigen konnte. Darüberhinaus besitzen Parasit und Wirt eine nur ihnen gemeinsame Stammart, was im übrigen auch von vielen parasitischen Bienen- und Ameisenarten bekannt ist (Hölldobler / Wilson 1990). Wie könnte nun die Entstehung eines solchen Parasiten-Wirts-Artenpaares abgelaufen sein? Viele Arten von Bienen und Grabwespen neigen besonders in Zeiten knapper Ressourcen dazu, zumindest zeitweilig Larvennahrung bzw. Nester von anderen Wespenweibchen zu »entwenden« (z.B. Field 1992). Der sozusagen »klassische« Modus der Artentstehung läuft über eine vorherige geografische Trennung von Populationen ab,

- **Die Höhlennister:** das Nest wird in bereits existierenden Hohlräumen hergestellt, evtl. mit leichten Modifikationen;
- **Freie Lehmnestbauer:** an meist senkrechten Substraten werden mit selbst geformten Lehmkugeln meist mehrzellige Nester angelegt (z.B. Abb. 3).

Innerhalb dieser Grundtypen lassen sich vielfältige Strategien unterscheiden. Die weite Verbreitung des Nestbaus im Boden, unabhängig vom jeweiligen Nesttyp, ist innerhalb der aculeaten Hymenopteren derart weit verbreitet, dass man davon ausgehen kann, dass diese Nestbaustrategie bereits in der frühen Evolution der Aculeata erworben und als altertümliches Merkmal an zahlreiche später entstandene Taxa weitergegeben wurde. Ob dies allerdings auf Grabwespen auch zutrifft, ob also die Stammart der Apoidea ein eigenes Nest im Boden errichtet hat, ist nicht leicht zu klären.

Abb. 1
Beispiele grabender und in Holzgängen nistender Grabwespen: (a) Männchen von *Ectemnius continuus* am Eingang eines Holzganges; (b) ein Weibchen des Bienenwolfs *Philanthus triangulum* beim Graben des Nestes; (c) ein Weibchen der Kreiselswespe *Bembix occidentalis* am Nesteingang; (d) ein Weibchen von *Ammophila sabulosa* mit Raupenbeute; (e) Nestanlage von *Pemphredon lethifer* im Längsschnitt in einer *Lipara-Schilfgalle*, mit Larven in seriell angeordneten Zellen. (Fotos: Die Grabwespen-Fotos a, b, d, e stellte freundlicherweise Manfred Blösch zur Verfügung; Foto c: M. Oehl)



die sich in der Folge genetisch voneinander isolieren und so getrennte Arten bilden. Die Entstehung von Brutparasitismus zwischen Schwesterarten ist allerdings insofern ein Problemfall, als durch die Parasiten-Wirts-Beziehung der beteiligten Akteure eine geografische Separation widersinnig wäre. Ein Parasit kann schlecht an einem Wirt parasitieren, der gar nicht in seinem Lebensraum vorkommt. Wollte man dieses sogenannte allopatrische Artbildungsmodell auch in diesem Falle anwenden, müsste man einen

Abb. 3
Ein Lehm sammelndes Weibchen von *Sceliphron spirifex* und zwei zu dieser Art gehörende Lehmester an einer Felswand mit zahlreichen Schlupföffnungen. (Fotos: S. Hardersen)

recht umständlichen Weg vermuten (Abb. 6): Ausgangspunkt wäre eine nicht-parasitische Stammart, die sich in (ebenfalls nicht-parasitische) Tochterpopulationen geografisch aufspaltet. Ohne dass der zukünftige Parasitismus hier bereits eine Rolle spielen könn-

Abb. 2
Verwandtschaftsschema der Apoidea (Grabwespen + Bienen) mit geologischer Zeitachse und Kennzeichnung einiger wesentlicher Insektenfundlagerstätten sowie dem mutmaßlichen Zeitabschnitt der Hauptphase der Blütenpflanzenradiation. Zusammengefasst nach mehreren Autoren.

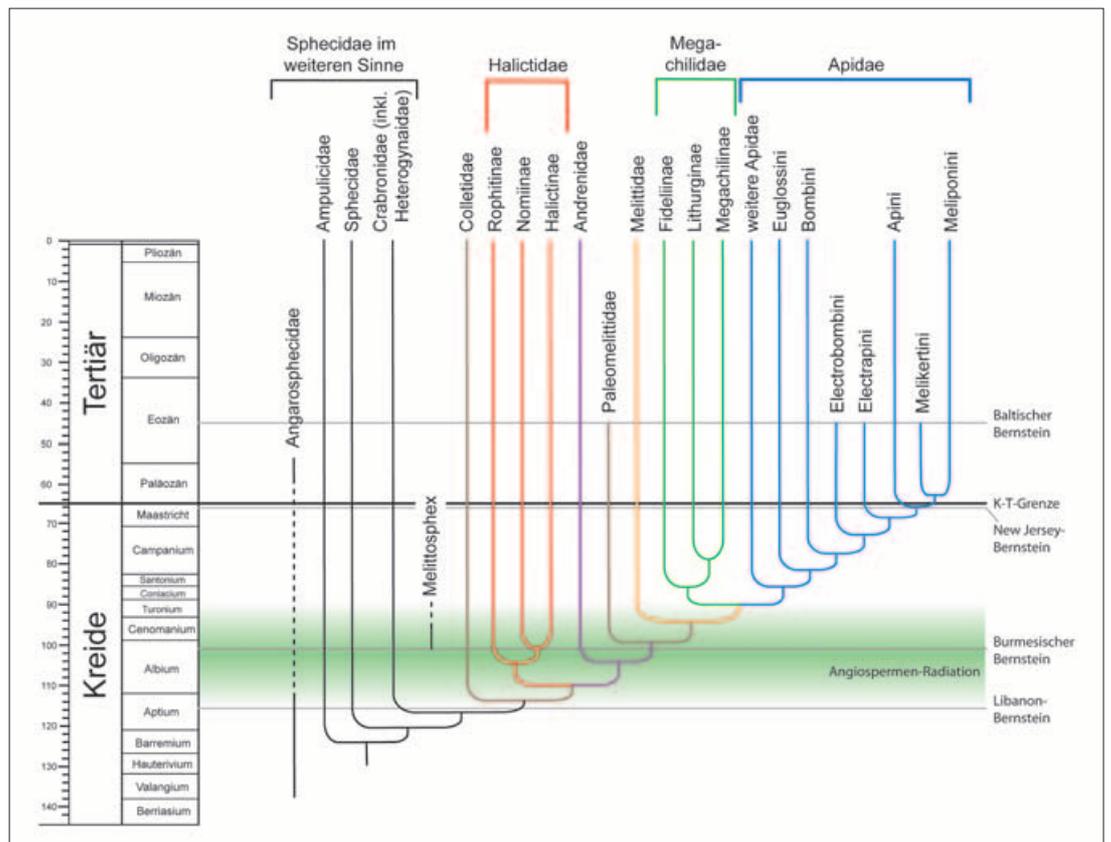




Abb. 4
Vertreter der wichtigsten parasitoiden Grabwespen-
gruppen. (a) ein Weibchen
einer wissenschaftlich noch
nicht beschriebenen Doli-
churus-Art (Ampulicidae)
von Papua Neuguinea;
(b) ein Weibchen von Synne-
vrus epeoliformis (Nyssonini),
mit herausgestrecktem
Stachel; (c) ein Weibchen
von Chlorion aerarium
(Chloriontini), USA.
(Fotos: a, b: M. Ohl;
c: stellte freundlicherweise
David Bygott zur Verfügung;)

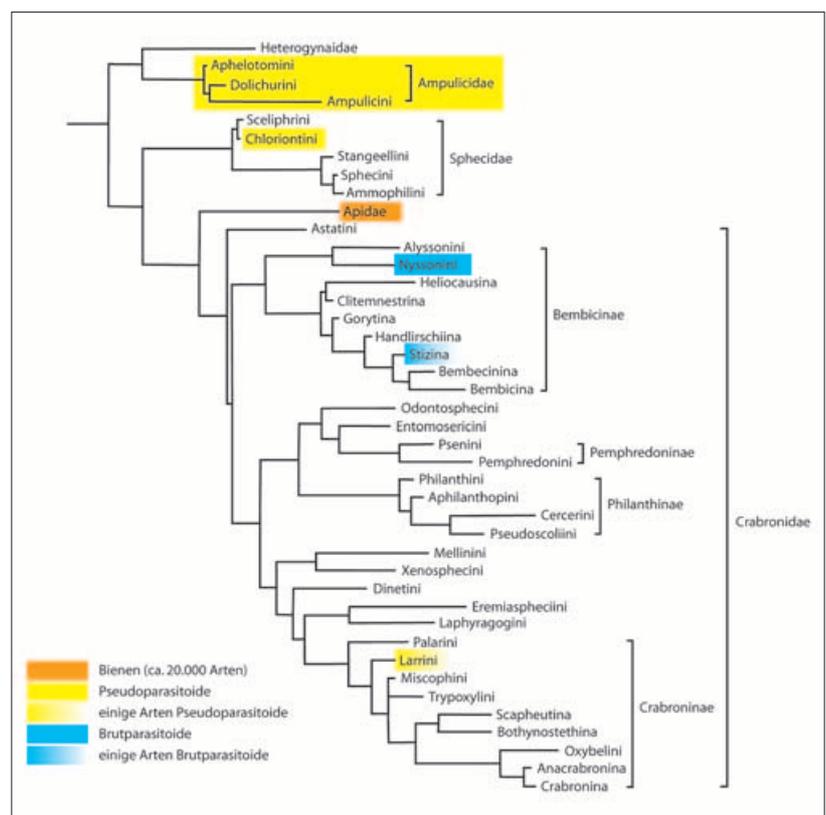
te (sonst wäre ja Sympatrie notwendig), erwerben die Tochterpopulationen in der Folge genetische Autonomie und können als eigenständige Arten betrachtet werden. Erst nach Erreichen der genetischen Isolation geraten die beiden Schwesterarten wieder in geografischen Kontakt (sekundäre Sympatrie), und die eine beginnt, an der anderen zu parasitieren. Auch wenn das zugrunde liegende Speziationsereignis dieses sogenannten »Allopatrie-Modells« gut begründet erscheint, sind die geografischen Prozesse umständlich und möglicherweise unwahrscheinlich. Es wird daher heute die Möglichkeit sympatrischer Artbildung in einem Parasiten–Wirts–Komplex als nicht unwahrscheinlich angesehen (»Sympatrie-Modell«; Abb. 7). Gehen in einer Population einer (nicht-parasitischen) Ausgangsart aufgrund bestimmter Faktoren einige Individuen hin und wieder zu Parasitismus an artgleichen Individuen derselben Population über, ist es denkbar, dass die parasitischen Weibchen selektiv begünstigt sind (Field 1992). Kommen dazu zumindest gewisse genetische Prädispositionen (z. B. Polymorphismus, Habitatpräferenzen), könnte es zu einem Artbildungsprozess im gleichen Lebensraum, also unter sympatrischen Bedingungen, kommen. Bisherige potentielle Beispiele für sympatrische Speziation scheinen meist mit einem durch einen abrupten Wirtswechsel begünstigten »assortative mating« (es paaren sich nur Sexualpartner mit den gleichen alternativen Verhaltensweisen oder Körperstrukturen) zu tun zu haben, was im Falle des Brut- bzw. Sozialparasitismus wahrscheinlich ist (Buschinger 1986, Bourke / Franks 1991, Ohl 1999).

**Vom Museumstier zum Evolutionsprozess –
Stammesgeschichtsforschung und Verhalten**

Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Organismengruppen können anhand der vergleichenden Analyse verhaltensbiologischer Merkmale wie Nestbau- und Beutefangstrategie nur unter großen Schwierigkeiten

rekonstruiert werden. Dies liegt insbesondere an Problemen der Homologisierung von Verhaltensmerkmalen, also an den Schwierigkeiten zu entscheiden, ob zwei beobachtete Verhaltensabläufe auf den stammesgeschichtlich gleichen Ursprung zurückgehen. Unsere Arbeitsgruppe am Berliner Museum für Naturkunde versucht stattdessen, leichter zu homologisierende Merkmale für die stammesgeschichtliche Rekonstruktion zu verwenden. Dies sind insbesondere strukturelle Merkmale der Tiere selber (Morphologie) und molekulargenetische Merkmale. Aus diesen lassen sich durch etablierte Standardverfahren gut begründete Verwandtschaftshypothesen entwickeln, die im Fall der Apoidea zu den Stammbäumen der Abbildungen 2 und 5 geführt haben. Auf die resultierenden Stammbäume lassen sich dann die Verhaltensmerkmale als sogenannte Attribute auftragen. In Abb. 5 wurden die Ver-

Abb. 5
Stammbaum der Apoidea (Grabwespen und Bienen). In verschiedenen Farben aufgetragen ist die Verteilung von Brut- und Pseudoparasitoiden bei Grabwespen und die Position der Bienen. Stark verändert nach Prentice (1998).





Dr. Michael Ohl

Jg. 1964. Studium der Biologie, Philosophie und Wissenschaftsgeschichte an den Universitäten Kiel und Göttingen. 1997 Promotion in Zoologie an der Universität Göttingen. Seit 1997 Kurator für eine Insektensammlung am Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, seit 2006 Sektionsleiter Entomologie. Sprecher der Fachgruppe Zoologische Systematik in der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. *Forschungsschwerpunkte:* Taxonomie, Morphologie, Phylogenie und Evolution holometaboler Insekten, insbesondere Hymenopteren und Neuropteren. Geschichte der Biologie. Theorie der biologischen Systematik und Taxonomie und ihre Bedeutung für die aktuelle Biodiversitätsforschung.

Kontakt

Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin
 Invalidenstr. 43
 D-10115 Berlin
 Tel.: +49 30 2093-8507
 Fax: +49 30 2093-8868
 E-Mail: michael.ohl@museum.hu-berlin.de

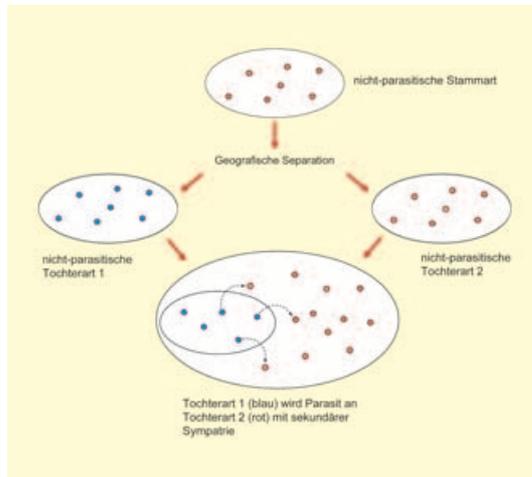


Abb. 6
 Möglicher Ablauf der Entstehung eines Parasiten-Wirts-Schwesterartenpaares nach dem Allopatrie-Modell. Aus einer nicht-parasitischen Stammart entstehen nach geografischer Separation und nachfolgender genetischer Isolation zwei eigenständige, nicht-parasitische Schwesterarten (Tochterarten 1 und 2). Nach sekundärer Sympatrie (die beiden Arten kommen also wiederum in den gleichen Lebensraum) beginnt eine der beiden Arten (1, blau) an ihrer Schwesterart (2, rot) zu parasitieren.

haltensstrategien Brut- und Pseudoparasitismus auf eine Verwandtschaftshypothese der Grabwespen aufgetragen. Man erkennt, dass der Brutparasitismus (blau) zweimal unabhängig voneinander entstanden sein dürfte. Die Verteilung von Pseudoparasitismus (gelb) dagegen ist auf andere Weise zu erklären: Bei den Larrini ist der Pseudoparasitismus neu entstanden, die enge verwandtschaftliche Beziehung der beiden gelb markierten Gruppen an der Basis des Stammbaums dagegen impliziert, dass dieses Verhalten bereits bei deren gemeinsamer Stammart evolviert sein könnte. Mehr noch, da parasitisches Verhalten auch bei den meisten anderen Wespengruppen außerhalb der Grabwespen und Bienen vorkommt, halten wir es für wahrscheinlich, dass bereits die Stammart von Grabwespen + Bienen selber ein Parasitoid war. Mit anderen Worten, die »Ur-Grabwespe« dürfte keine eigenen Nester gegraben haben.

Literatur

Bohart, R.M. / Menke, A.S. (1976): Sphecids wasps of the World. A generic revision. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
 Bourke, A.F.G. / Franks, N.R. (1991): Alternative adaptations, sympatric speciation and the evolution of parasitic, inquiline ants. – Biol. J. Linn. Soc. 43:157–178.
 Buschinger, A. (1986): Evolution of social parasitism

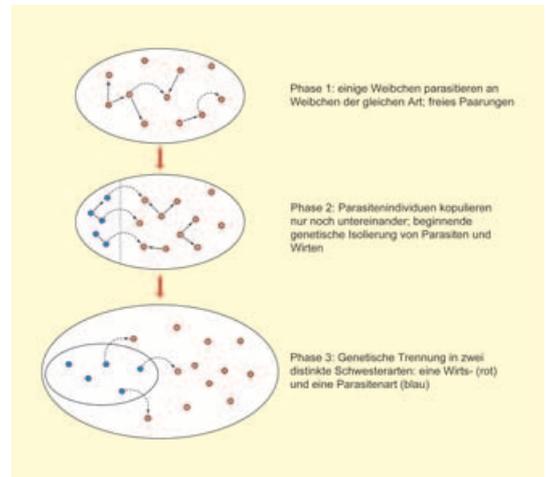


Abb. 7
 Möglicher Ablauf der Entstehung eines Parasiten-Wirts-Schwesterartenpaares nach dem Sympatrie-Modell. Gestrichelter Pfeil: Parasitierung; durchgezogener Pfeil: Kopulation. Erste Phase: In einer Population einer nicht-parasitischen Art beginnen einige Individuen intraspezifisch, also an Individuen der gleichen Art, zu parasitieren. Theoretisch kann jedes Weibchen mit jedem Männchen kopulieren. Zweite Phase: Unter bestimmten Bedingungen beginnen die Parasiten nur noch untereinander zu kopulieren und grenzen sich so genetisch zunehmend von den Wirten ab. Letzte Phase: der Parasitismus ist genetisch fixiert, und Parasit und Wirt sind jeweils eigenständige Arten. Wegen der Parasiten-Wirts-Beziehung spielt sich dies alles im gleichen Lebensraum ab (Sympatrie).

in ants. – Trends in Ecology and Evolution (TREE) 1:155–160.
 Field, J. (1992): Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. – Biol. Rev. 67:79–126.
 Hölldobler, B. / Wilson, E.O. (1990): The Ants. The Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
 Ohl, M. (1999): A revision of *Stizoides* Guérin-Méville, 1844: taxonomy, phylogenetic relationships, biogeography, and evolution (Hymenoptera: Apoidea: »Sphecidae«). – Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75: 63–169.
 Ohl, M. (2004): The first fossil representative of the wasp genus *Dolichurus* Latreille, 1809, with a review of fossil Ampulicidae (Hymenoptera: Apoidea). – J. Kansas Ent. Soc. 77:332–342.
 Ohl, M. / C. Bleidorn (2006): The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogynaidae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). – Syst. Ent. 31:321–337.