



gen bij aan een beter beeld van de Nederlandse bijen.

Literatuur

- De Boer, E.P., 2003. De Blaaskopvliegen (Diptera: Conopidae) van Fryslân. - *Twirre* 14: 1.
- Peeters, T.M.J., I.P. Raemakers, & J. Smit, 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). - *European Invertebrate Survey Nederland*, Leiden, 226 p.

A. Loonstra, Rode Kruislaan 35, 9728 CT Groningen, ajloonsta@hotmail.com

Nogmaals parasiet of parasitoïd

Kees van Achterberg

In *Bzzz* 24 bediscussieert René Veenendaal de belangrijke termen “koinobiont” en “idiobiont”, evenals de definitie van “parasitoïd”. Voor het laatste voeg ik een vertaald hoofdstuk toe uit een nog te publiceren boek over Hymenoptera.

Koinobiont en idiobiont

Helaas worden de termen “koinobiont” en “idiobiont” onjuist gedefinieerd (zie Askew & Shaw 1986 en Gauld & Bolton 1988). Een koinobionte parasitoïd staat toe dat de gastheer zich verder ontwikkelt na de parasitering, terwijl een idiobionte parasitoïd direct de gastheer consumeert. Met andere woorden een idiobiont gedraagt zich als een predator. Een koinobiont heeft na de parasitering een sterk vertraagde ontwikkeling om de gastheer de kans te geven zich verder te ontwikkelen tot het moment dat er voldoende voedsel is voor een geslaagde ontwikkeling van de parasitoïd. Ovo-pupale of ovo-larvale koinobionte parasitoïden (zoals diverse Braconidae: Opiinae, Alysiinae, Braconinae en Ichneumonidae: Ichneumoninae) zijn afgeleide parasitoïden omdat de gastheer zich nog kan verpoppen en daarmee beschutting biedt aan de parasitoïd, tevens leidt dit tot de maximale hoeveelheid voedsel. Bij de Aculeaten wordt soms de onnodige term “pseudoparasitoïden” gebruikt voor de soorten die geen nest construeren, één prooi per larve hebben, de prooi niet verslepen en slechts tijdelijk verlammen (zoals voorkomt bij Scoliidae, Crabronidae en Pompilidae). Het zijn slechts normale idiobionte ectoparasitoïden, zie ook de volgende paragraaf.

Parasiet of parasitoïd?

De letterlijke mening van het woord “parasiet” (namelijk iemand die “eet naast de ander”) is te vaag voor een goede definitie. De term wordt algemeen gebruikt om aan te geven dat er sprake is van strikte (= obli-



gate) afhankelijkheid tussen twee organismen. Minstens één van de organismen leeft gedurende een deel van zijn of haar leven ten koste van de ander (Rothschild & Clay 1961). Veel biologen zien een parasiet als een soort predator. In plaats van de prooi te doden en haar direct daarna op te eten, kan door het grootte verschil de parasiet zich op de levende gastheer voeden door hem beetje bij beetje op te eten. Voor parasieten behorend tot de Hymenoptera klopt dit niet: zij eten de gastheer in een paar dagen op en de parasiet kan veel groter zijn dan de prooi. Bij sommige Braconidae en Chalcidoidea blijft de gastheer leven na de parasitering. De meerderheid van de Hymenoptera zijn een speciale soort van tijdelijke parasieten: zij zijn afhankelijk van de gastheer gedurende het larvestadium. Parasieten in beperkte zin doden de gastheer niet (maar die wordt meestal verzwakt en is daardoor gevoeliger voor ziekten) en het volwassen stadium is er bij betrokken. Parasitaire wespen worden vaak "parasitoïden" genoemd, ondanks het feit dat de term in bijna iedere publicatie verschillend wordt gebruikt. De term werd oorspronkelijk gedefinieerd door Reuter (1913) toen hij de zoöfage insecten in drie groepen indeelde: "*Raptatoria*" (predatoren), "*Parasitoidea*" (parasietachtige predatoren), en "*Parasita*" (typische parasieten). Reuter maakte de aparte categorie "*Parasitoidea*" omdat het moederdier de gastheer levert en het ei op of in de gastheer legt. Normaal sterft de gastheer, maar hij gaf in een voetnoot aan dat er geen essentieel verschil is met typische parasieten. Jonge duiven en jonge zwaluwen gaan regelmatig dood door het grote aantal parasieten. Maar deze parasieten, hoewel ze de gastheer doden, blijven tot de parasieten gerekend worden. Het is waard op te merken dat Reuter zijn definitie beperkte tot de zoöfage insecten.

Als de term ook gebruikt wordt voor andere parasitaire organismen dan wordt de term nog moeilijker te definiëren. Bijvoorbeeld een "echte" parasiet als de plasmodia van de malariaparasiet doden méér dan een miljoen mensen per jaar na eerst als een "echte" parasiet in de vector muskiet te

leven: dus in werkelijkheid treden kenmerken van parasiet en parasitoïd gedurende verschillende stadia van de levenscyclus op. De vector muskiet is een "echte" parasiet door haar directe actie, maar indirect is het een parasitoïd, als het doden van de gastheer als criterium gebruikt wordt. Dit is een teleologisch criterium, wat altijd leidt tot conflicterende definities, zelfs als het tot de zoöfage insecten wordt beperkt; zoals al duidelijk gemaakt werd door Reuter (1913). Braconide wespen die als larve in volwassen lieveheersbeestjes (Coccinellidae) leven doden soms de gastheer niet; in plaats daarvan wordt de gastheer onvruchtbaar. Het lieveheersbeestje kan zelfs een tweede keer als gastheer dienen.

De definitie van Henderson & Henderson (1979) "parasitoïd (van Grieks *parasitos*, parasite en *eidōs*, voor vorm) is een organisme dat parasitaire stadia afwisselt met vrijlevende stadia". Dit is in conflict met het voorgaande en maakt een vlo ook tot een parasitoïd. Reuter's deel van "de gastheer wordt geleverd door het moederdier" helpt niet echt omdat sommige groepen parasitaire Hymenoptera larven hebben die actief zoeken naar een gastheer of (als ze parasitair zijn op gregaire gastheren) naar de volgende larve gaan nadat de eerste opgegeten is. Positief is dat alle aculeate Hymenoptera (behalve de bijen, de sociale en masarine wespen) correct als parasitoïden worden geclassificeerd.

Nuttiger is de definitie van Allaby (1985, 1991): "Als de parasiet de gastheer doodt als gevolg van zijn ontwikkeling wordt hij vaak "parasitoïd" genoemd". Maar waar eindigen de gevolgen van de eigen ontwikkeling? Als de malariamuskiet bloed zuigt van zijn gastheer en daarmee de gastheer infecteert met malaria? Maakt de uiteindelijke dood van de gastheer de muskiet tot een parasitoïd, maar niet in de gevallen dat de gastheer het overleeft? Bovendien zal een jonge predator ook de prooi doden voor zijn eigen ontwikkeling. Klomp & Wiebes (1979) definieerden een parasitoïd als "voor een parasitaire wesp is de term parasitoïd een meer nauwkeurige naam dan de term parasiet, omdat de gastheer gedood



wordt door de larven en het volwassen insect heeft geen parasitaire levenswijze”.

Price (1984) geeft een veel langere definitie: een parasitoïd is een soort insect dat slechts één dier nodig heeft gedurende de parasitaire levensfase als larve, maar het volwassen insect is vrijlevend en kan uiteindelijk veel gastheren doden door eieren of larven te leggen op, in of vlakbij de gastheer. Het is een interessante definitie, maar ze is te lang en te moeilijk en sluit zonder goede reden ectoparasitoïde Braconidae uit, die meer dan één gastheer opeten.

De definitie van “parasitoïd” door Torre-Bueno (1989) als “een interne of externe parasiet, bijvoorbeeld veel Hymenoptera en Tachinidae (Diptera), die de gastheer langzaam doodt; dit gebeurt aan het einde van de larvale ontwikkeling;...” is vaag en het adjectief “langzaam” is onjuist. Dit is mogelijk juist voor een koinobionte parasiet (maar ook hier wordt de gastheer gedood in een korte periode aan het eind van de larvale ontwikkeling. In koinobionte parasieten eet en groeit de gastheer (die geparasiteerd is gedurende de eerste stadia) (bijna) normaal tot het laatste of voorlaatste larvale stadium. Dit geldt zeker niet voor een idiobionte parasitoïd. Als een parasitoïd als een speciaal soort parasiet wordt beschouwd dan lost dat het probleem niet op. Omdat volgens de definitie van Torre-Bueno de malaria-trypanosoom een “parasitoïd” is als de gastheer gedood wordt, maar een parasiet als de gastheer overleefd.

De reden waarom deze definities nooit geheel juist zullen zijn, is omdat zij gedeeltelijk teleologisch zijn. Ze omvatten een voorspellend element over het eventueel overleven van de gastheer, wat afhankelijk is van de eventuele reactie van de gastheer. Het grootste verschil tussen de parasiet en de prooi is een ander criterium dat gebruikt wordt. Echter, een predator kan als een groep opereren, zodat een prooi groter dan de predator gedood kan worden. Een Ichneumonidae wesp is vaak groter dan de gastheer gedurende het eileggen.

Gauld & Bolton (1988) definiëren parasitoïden als “insecten die zich als larven ontwikkelen door zich te voeden op of in

een arthropode gastheer, en deze gastheer wordt bijna altijd gedood door de zich ontwikkelende parasitoïde larve”. Dit lijkt op de definitie van Eggleton & Gaston (1990): “een organisme dat zich ontwikkelt op of in een enkel organisme (“gastheer”), daar voedsel aan onttrekt en uiteindelijk doodt als het directe of indirecte gevolg van zijn of haar ontwikkeling”, maar het is breder en ingewikkelder gedefinieerd.

Het ziet er naar uit dat de definitie het beste beperkt kan worden tot zoöfage organismen en tot de activiteit van het parasitaire stadium van het organisme zelf. Dus niet op eventuele consequenties van de parasitaire actie voor de prooi (zoals gedaan wordt door Eggleton & Gaston (1990) en Eggleton & Belshaw (1992)) of op variabele activiteiten van de moeder. In principe is de parasitoïd ook een predator, die echter enkele dagen tot zelfs enkele maanden de tijd neemt om de beste delen van zijn prooi (de gastheer) op te eten. Vooral sommige ectoparasitoïden gedragen zich als predatoren en de larven eten diverse gastheren in een korte tijd op. Daar staat tegenover dat “echte parasieten” de gastheer indirect kunnen doden door als vector te dienen voor een dodelijke ziekte. Klaarblijkelijk zijn er slechts twee hoofdcategorieën: parasieten (die delen van een levende prooi eten) en predatoren (die delen van een prooi eten die direct voor het eten gedood was of sterft tijdens het opeten). Als de prooi door het organisme zelf gedood was en de prooi is vers dan is het een predator. Als de prooi van te voren al dood was en soms al aan het bederven is, dan is het een aaseter. De parasieten kunnen onderverdeeld worden in echte parasieten (dus in de strikte betekenis) en parasitoïden. De larven van ectoparasitoïden eten vaak verlamde prooien en die van endoparasitoïden consumeren verlamde prooien (= idiobionten) of niet-verlamde prooien (= koinobionten als de gastheer zich verder ontwikkelt na de ovipositie).

Pompilidae laten de verschillende stadia van idiobiont parasitisme in wijde zin goed



zien (Grandi 1961, Grout & Brothers 1982). Als een larve van een Aculeate-wesp een verlamde prooi opeet is het niet een predator maar een parasitoïd omdat de prooi nog steeds leeft. "Parasitoïd" kan als een speciale term voor de biologisch en taxonomisch beperkte groep van parasieten gebruikt worden binnen de holometabole insecten. Deze vorm van parasitisme ontstond slechts éénmaal in de Hymenoptera volgens de meest recente phylogenetische overzichten, terwijl het in de Coleoptera (ontstaan in 11 families) en Diptera (onafhankelijk ontwikkeld in 21 families) (Eggleton & Belshaw 1992) een veel minder belangrijke rol speelt.

De algemene term "parasitoïd" kan als volgt gedefinieerd worden: "parasitoïden zijn zoöphage holometabole insecten, waarvan alléén het larvale stadium plaats vindt op of in één of meer levende gastheren (= prooien)". Daarmee zijn Aculeaten die het nest provianderen met één of meer verlamde prooien parasitoïden. De term kan in een beperkte zin gebruikt worden door de toevoeging "die tenminste tijdelijk verlamd zijn". Waarbij ik de term "giftige parasitoïden" voorstel voor de normale parasitoïden die gif gebruiken voor de verlamming om ze te onderscheiden van de "niet-giftige parasitoïden". Voorbeelden van de laatste zijn de broedparasitoïden van mieren die in *Acacia*'s leven (Quicke & Stanton 2005) en parasitoïden van eieren met zich ontwikkelende embryo's erin.

Referenties

- Allaby, M. (ed.), 1985. The Oxford dictionary of natural history. – Oxford, 1-688.
- Allaby, M. (ed.), 1991. The concise Oxford dictionary of zoology. – Oxford, 1-508.
- Askew, R.R. & M.R. Shaw, 1986. Parasite communities: their size, structure and development: 225-264. In: Waage, J. & D. Greathead. Insects Parasitoids. – London.
- Eggleton, P. & K.J. Gaston, 1990. "Parasitoid" species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? - *Oikos* 59: 417-421.

- Eggleton, P. & R. Belshaw, 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. - *Phil. Trans. roy. Soc. London B* 337: 1-20.
- Gauld, I.D. & B. Bolton (eds.), 1988. The Hymenoptera. – Oxford, i-xi + 1-332, figs 1-148. Reprinted 1996.
- Grandi, G., 1961. Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* 25: i-xvi + 1-661.
- Grout, T.G. & D.J. Brothers, 1982. Behaviour of a parasitic pompilid wasp (Hymenoptera). - *J. ent. Soc. sth. Africa* 45: 217-220.
- Henderson, I.F. & W.D. Henderson, 1979 (J.K. Kenneth, ed.). A dictionary of biology terms. - Edinburgh, 1-640.
- Klomp, H. & J.T. Wiebes (eds.), 1979. Sluipwespen in relaties tot hun gastheren. – Wageningen, 1-198, figs 1-71.
- Price, P.W., 1984. Insect ecology. - New York, 1-607. (second edition).
- Quicke, D.L.J. & M.L. Stanton, 2005. *Trigastroteca laikipiensis* sp. nov. (Hymenoptera: Braconidae): a new species of brood parasitic wasp that attacks foundress queens of three coexisting *Acacia*-ant species in Kenya. - *J. Hym. Res.* 14: 182-190, figs 1-5.
- Reuter, O.M., 1913. *Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insecten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte.* – Berlin, 1-448, figs 1-84.
- Rothschild M. & T. Clay, 1961. Fleas, flukes and cuckoos: a study of bird parasites. – London, 1-304. (3rd ed.).
- Torre-Bueno, J.R. de la, 1989. The Torre-Bueno glossary of entomology, including supplement A by George S. Tulloch (compiled by S.W. Nichols and edited by R.T. Schuh). - New York, i-xvii + 1-840.

Kees van Achterberg, Naturalis, Postbus 9517, 2300 RA Leiden.