



De verschillende typen parasitoïden

Wijnand R.B. Heitmans

Inleiding

In januari/februari 2000 heb ik een inleiding geschreven over verschillende typen parasitoïden en de evolutie van parasitoïd naar nestbevoorrader. Dit stuk zal om redactionele redenen geen plaats krijgen in de aculeatenatlas (wespen/mieren), maar het is misschien interessant dat de Bzzz-lezer er in dit nummer toch kennis van kan nemen, zij het in een enigszins gewijzigde versie.

Typen parasitoïden

In de Hymenoptera worden twee subordes onderscheiden: Symphyta en Apocrita. In beide subordes worden talloze soorten onderscheiden die leven als parasitoïden. In de Symphyta (blad- en houtwespen s.l.) is dit maar een kleine, soortenarme familie: de Orussidae. De Apocrita worden onderverdeeld in de infraordes Parasitica (of parasitoïden sensu stricto) (* zie noot: 'sluipwespen') en Aculeata (angeldragers). In de extreem soortenrijke Parasitica leeft de overgrote meerderheid als parasitoïd; uitzonderingen vormen onder andere de galwespen en de vijgenwespen. Ook in de Aculeata bevatten 16 van de 22 families uitsluitend parasitoïden en van 3 families is de biologie niet bekend, maar op grond van hun taxonomische positie zouden dit ook parasitoïden moeten zijn.

Men spreekt van solitaire parasitoïden als er maar één nakomeling per gastheer kan opgroeien en van gregaire parasitoïden als er zich meer nakomelingen kunnen ontwikkelen. De meeste Hymenoptera zijn obligaat solitair of gregair, maar in sommige taxa zijn er facultatief gregaire soorten die één ei op een kleine gastheer leggen en meer eieren bij toenemende grootte van de gastheer.

Een ander onderscheid is de manier waarop de eieren worden gelegd. Een aantal groepen Parasitica prikt de eieren in de gastheer door middel van een legboor. Dit zijn endoparasitoïden. Ook de aculeate Dryinidae (tangwespen) gebruiken hun angelachtige legboor op die manier en leggen het ei vlak onder de cuticula van de gastheer. De overige angeldragers doen dit niet en leggen de eieren altijd op de gastheer en heten daarom ectoparasitoïden. De larven van Dryinidae ontwikkelen zich overigens wel buiten het lichaam van de gastheer en zij kunnen daarom schijn-ectoparasitoïden worden genoemd.

Een derde onderscheid is gebaseerd op de fysiologie van de gastheer. Als de gastheer na de eileg niet meer eet en dus niet meer verder groeit spreekt men van idiobiontie. Als de gastheer na parasitering energie tot zich neemt door te eten en verder groeit, totdat de wespenlarve(n) er een eind aanmaken, spreekt men van koinobiontie.

Hymenopterologen delen de sluipwespen dus in op een aantal oeco-fysiologische kenmerken; in tabel 1 worden de typen en enige voorbeeldtaxa gegeven.

Tabel 1. Voorbeelden van verschillende typen parasitoïden.

| Typen parasitoïd | Taxa |
|----------------------------------|----------------------------------|
| endoparasitoïd: | |
| - solitair koinobiont | vele Parasitica (Ichneumonoidea) |
| - solitair koino.- (schijn-ecto) | Dryinidae |
| - gregair koinobiont | vele Parasitica (Braconidae) |
| - solitair idiobiont | vele Parasitica (Ichneumonidae) |
| - gregair idiobiont | vele Parasitica (Chalcidoidea) |



met materiaal uit de directe omgeving. Ook Pompilidae (spinnendoders) vertonen een dergelijk gedrag, alleen hebben zich hier ook complexere vormen ontwikkeld van holletjes graven tot het bouwen van nesten uit klei. Vooral in de Pompilidae is een ontwikkeling te zien van eenvoudige en oecologisch 'goedkope' vormen naar meer tijd en energie vergende wijzen van broedzorg en nestbouw. De winst van het bouwen van vrije of vrij hangende nesten is wel dat het vrouwtje voor de voortplanting minder afhankelijk is van de gastheerhabitat en zelf beter in staat is een geschikte plaats voor de eileg te kiezen. Toch zijn alle spinnendoders parasitoïd 'gebleven' en wordt er nooit meer dan één gastheer per keer naar het nest gedragen.

Op de Dryinidae na zijn alle aculeate parasitoïden idiobiont. Zij gebruiken relatief grote gastheren die het nadeel hebben niet of niet gemakkelijk over grote afstanden te verplaatsen te zijn. Vaak is de gastheer twee tot tien keer zo zwaar als de wesp. Daarom zijn de wespen bij het zoeken van het nest sterk gebonden aan de habitat van de gastheer. Indien er op een afstand van enkele meters geen geschikte nestplaats kan worden gevonden moeten de wespen de gevangen gastheer opgeven of lopen zij de kans hem niet meer terug te vinden bij het zoeken naar een nestplaats. De keuze voor het vangen van kleinere gastheren die gemakkelijker te vervoeren zijn vormt geen optie, omdat de larve dan te weinig voedsel krijgt en verhongert of te klein blijft en fitness verliest (steriele dwergvorm). Mogelijk vormden deze beperkingen openingen naar een andersoortig foerageergedrag, namelijk die van de nestbevoorrader.

De ontwikkeling van idiobionte parasitoïd naar nestbevoorrader is goed te reconstrueren in de familie Sphecidae (sensu stricto). De soortenarme, primitieve genera worden beschouwd als relictsoorten. In het archaische genus *Chlorion* zijn er soorten die de gastheren (krekels) niet opbergen en ze na de eileg 'in situ' laten. Andere Spheciden (andere *Chlorion*-soorten, *Podalonia*) vangen grote gastheren die dichtbij de vindplaats in een eenvoudig nest in de grond worden geborgen; een gedrag overeenkomstig met vele Pompilidae. Echter de meeste Spheciden graven of construeren eerst een nest en gaan daarna pas op jacht naar prooi. Deze soorten vangen relatief kleinere prooien die gemakkelijk, vaak vliegend, te vervoeren zijn. Als er voldoende prooien zijn binnengebracht wordt het nest (of de nestkamer) afgesloten. We kunnen hier spreken over nestbevoorraders die aan massabevoorrading doen (massabevoorrader). De wespelarve consumeert de prooien één voor één. Dit is een cruciale stap in het leven van een larve, want bij experimenteel onderzoek is gebleken dat larven van parasitoïden over het algemeen niet overschakelen op het eten van een tweede prooi. De genetische programmering van het gedrag van de larve moet dus essentieel zijn veranderd. Het voordeel van massabevoorrading is dat (1) de wespen eerst een geschikte nestplaats kunnen zoeken (onafhankelijk van de prooivangst), (2) kleinere prooien uit een groter jachtgebied kunnen halen en (3) de grootte van hun nakomelingen kunnen reguleren door de hoeveelheid prooien te variëren. Verder biedt massabevoorrading vele alternatieve mogelijkheden in de manier van nestelen en foerageren. Er kan een aantal éencellige nesten worden geconstrueerd (bijvoorbeeld bij *Ammophila*) of één nest met een aantal kamers (multicellulaire nesten, onder andere bij *Sphex*). Ook treden er variaties op in de volgorde waarin de prooien worden binnengebracht en in de eileg. Vaak wordt het ei op de eerste prooi gelegd en daarna wordt de nestkamer gevuld. Sommige wespen leggen het ei halverwege de bevoorrading op een prooi (een aantal Crabronidae, *Trypoxylon*), weer andere bevoorraden eerst de nestkamer en leggen het ei op de laatste prooi (*Penepodium*). Een groot aantal soorten bevestigen hun ei niet meer op een prooi, maar zetten eerst een ei af aan de wand van de nestkamer en beginnen daarna pas met de bevoorrading [sommige *Sceliphron*, ook *Bembix* (Crabronidae) en alle Eumeninae]. Er is tevens een groot verschil tussen het aantal prooien dat wordt binnengebracht. Bij *Ammophila* en *Sphex* varieert dit aantal nog van een paar tot een



stuk of tien, maar in de Crabronidae kunnen dit er wel over de 150 zijn. Het aantal prooien dat wordt binnengebracht is doorgaans omgekeerd evenredig met de grootte van de individuele prooi, terwijl de individuele prooigrootte nog maar een fractie is van die van de wesp. Vele Crabronidae, die op bladluizen, stofluizen, tripsen of vliegjes jagen worden daarom niet zo zeer beschouwd als jagende wespen, maar als een soort grazers die plaatsjes met veel prooidieren zoeken en ze vervolgens in hoog tempo één voor één oogsten en naar het nest vervoeren (Ross & Matthews, 1991).

Massabevoorrading is de dominante foerageerwijze van de meeste Sphecidae, Crabronidae en alle Eumeninae. Ook vele Apidae zijn massabevoorraders; zij vangen echter geen prooien, maar brengen stuifmeel in afgemeten porties naar het nest. Massabevoorrading moet evolutionair een succesvolle stap zijn geweest te oordelen naar het aantal soorten Sphecidae, Crabronidae, Apidae en Eumeninae en de enorme variatie in prooisorten of 'resources' die worden benut en de uiteenlopende wijzen van nestbouw.

Massabevoorrading kent nog een speciale variant, namelijk progressieve bevoorrading (progressive provider). Bij progressieve bevoorrading worden de prooien met tussenpozen, soms wel van enkele dagen, naar het nest gebracht. Hier heeft zich een voederfrequentie ontwikkelt die gelijke tred houdt met de ontwikkeling en de voedselbehoefte van de larve. De moeder houdt hier dus contact met de larve. Soms wordt het nest alleen maar geopend voor een inspectie en wordt de bevoorrading uitgesteld tot een volgende keer als de larve aan nieuw voedsel toe is. Ook wordt de bevoorrading stopgezet bij de dood van de larve om geen energie te verspillen. Een ander voordeel van progressieve bevoorrading is dat er steeds weinig voedsel in het nest aanwezig en het dus voor nestparasieten minder lonend is om in te breken. Progressieve bevoorrading heeft zich in een aantal genera onafhankelijk ontwikkeld, bijvoorbeeld in *Sphex* en *Ammophila* (Sphecidae) en in *Bembix* en *Bicyrtus* (Crabronidae). Echter de grootste groep progressieve bevoorraders worden heden ten dage gevonden in de (sociale) wespen en mieren (Vespoidea: Vespidae en Formicidae) en sommige bijen (Apinae). Progressieve bevoorrading is ongetwijfeld een voorwaarde geweest voor de ontwikkeling van primitief- of protosociaal gedrag. In deze groepen wordt de prooi niet in zijn geheel aangeboden, maar eerst in stukken gereten (bij vele carnivore Formicidae: Ecitoninae, Nothomyrmecinae, Mymeciinae, Formicinae) of in het geval van Vespidae (Stenogastrinae, Polistinae, Vespinae) tot een balletje 'vlees' gekauwd. Ook sommige bijen doen aan progressieve bevoorrading van stuifmeel: bijvoorbeeld de primitief sociale, kleine houtbijen (Ceratinini) en de eusociaal levende honingbijen (*Apis*) en hommels (*Bombus*). In primitief sociale mieren en wespen is er vaak al een duidelijke taakverdeling te bespeuren tussen seksuele vrouwtjes of koninginnen en steriele werksters. In dergelijke groepen worden de larven in de opbouwfase van het nest ook nog bevoorrad door de koningin. Een belangrijke ontwikkeling bij progressieve bevoorrading is dat het voeren van de larven afhankelijk is geworden van (honger)signalen, die de larven afgeven. Doordat de larven telkens kleine porties vers voedsel aangereikt krijgen groeien ze minder snel dan die van de parasitoïden of massabevoorraders, die snel moeten eten, omdat de prooi(en) anders sterven of weggroten. De hongersignalen van de larven hebben vervolgens ook voedseloverdracht gestimuleerd onder volwassenen. Voedseloverdracht is vooral bij mieren sterk ontwikkeld. Een dergelijke uitwisseling komt heel frequent voor en wordt trophallaxis genoemd. Tijdens de sessies van voedseloverdracht kunnen er tevens signaalstoffen of feromonen worden verspreid, via de speekselklieren en kropvocht, die invloed hebben op de ontwikkeling en het gedrag van de individuen in het nest. Op die manier is 'de weg geopend' tot grootschalige manipulatie van nestgenoten, die heeft geleid tot ingewikkelde vormen van taakverdeling onder de vrouwtjes. (Bij sommige wespen (Polistinae) nemen ook de mannetjes deel aan het voederen van de larven, zij het op zeer bescheiden schaal). In eerste instantie heeft dit geleid



tot een vrouwtje dat dominant kan worden over haar nestgenoten en hun voortplanting doet remmen. Dit heeft tot werksters geleid die steriel blijven zolang het dominante vrouwtje aanwezig is in het nest. Bij de dood van het dominante vrouwtje kan één van de subordinaten die functie overnemen, enzovoorts. De ontwikkeling is nog veel verder gegaan en heeft koninginnen en werksters opgeleverd die niet alleen in gedrag van elkaar verschillen, maar ook in lichaamsbouw. Deze verschillen zijn ontstaan door verschillen in de hoeveelheid voedsel en in de feromonale samenstelling van het voedsel, die de larven ontvangen. De werksters blijven in deze fase van ontwikkeling niet alleen kleiner dan de koninginnen en produceren ook bijna geen eieren meer, maar geven bovendien ook alle seksuele activiteit op. Als ze nog eieren kunnen leggen ontwikkelen deze zich uitsluitend tot zonen (haplodiploïde parthenogenese). Sommige werksters van mieren en angelloze bijen zijn zo gemanipuleerd dat zij alleen nog 'trofische' eieren produceren, die als voedsel dienen voor de larven.

Dit stuk heeft inzicht gegeven over de rol van het voedsel en het gedrag van de larve ten opzichte van de ouder in de overgang van een parasitoïd, solitair leven naar een ingewikkeld geconstrueerd, eusociale levensvorm. De weg via het voedsel wordt wel de manipulatietheorie genoemd (voor een outline, zie Hunt c.s. in Ross & Matthews, 1991).

Het sterke punt van de manipulatietheorie is tweeledig:

1. de theorie verwijst direct naar de processen en mechanismen, zoals die mogelijk in de evolutionaire route naar de sociale levensvormen hebben plaats gevonden.
2. de theorie laat alle ruimte over voor de inbreng van andere theorieën (onder andere kinselectie).

De Amerikaanse bioloog en vespidoloog James Hunt en zijn collega's zijn de grootste experts en propagandisten van de manipulatietheorie. Hunt beweert zelfs dat een andere belangrijke theorie, de zogenaamde verwantschapsanalyse (kinselectie theorie), op vele punten niet toereikend is en gemeenschappelijk niet fasifieerbaar is, omdat deze theorie in het geheel geen uitspraak doet over de aard van de processen en de mogelijke paden die bewandeld zijn in de sociale evolutie van de Aculeata.

Literatuur

Ross, K.G. & R.W. Matthews, 1991. Social biology of wasps. Cornell University Press, 678 p.

*** Opmerking:**

Parasitoïden worden in de Hymenoptera vaak sluipwespen genoemd en in de Diptera sluipvliegen. De Nederlandse term sluipwesp heeft overigens niets met sluipen te maken, maar is eigenlijk een ongelukkige vertaling van de Duitse term 'Schlupfwespe' en 'schlupfen' staat voor (ergens) uitkruipen.