

statistischen Methoden nur in manchen Fällen zu besseren Vorhersagen führt, in anderen zu schlechteren als bisherige Methoden. Wenn eine Abschätzung der unterschiedlichen Austauschraten und der Bereiche, in denen sie gelten, schwierig ist, werden verlässliche Kalibrierungspunkte noch wichtiger.

Die Kalibrierung der Molekularen Uhr

Zur Kalibrierung der Molekularen Uhr werden zum einen Austauschraten heute lebender Organismen verwendet. Bei solchen Vergleichen treten allerdings überraschend große Unterschiede zwischen ähnlichen Arten auf. Zum Beispiel wurde für Menschen eine 100-fach höhere Aminosäure-Austauschrate gefunden als für andere Primaten.

Die Ursache solch enormer Unterschiede ist unbekannt, zeigt aber, dass die Annahme einer Autokorrelation nicht angemessen ist.

Eine zweite weit verbreitete Methode zur Kalibrierung der Molekularen Uhr ist die Einbeziehung von Fossilien. Neben der Ungenauigkeit von Methoden zur Altersbestimmung von Fossilien besteht ein Hauptproblem darin, die Fossilien mit der Artauftrennung zu korrelieren. In der Regel wird untersucht, wie weit zurück zwei Abstammungslinien noch an Hand von Fossilien nachgewiesen werden können. Dieser Wert ist aber immer nur die minimale Zeit bis zu einem möglichen gemeinsamen Vorfahren und somit ungenau. Es sieht also so aus, als sei das Fundament der Molekularen Uhr, nämlich die Kalibrierung anhand von Fossilien, enormen Unsicherheiten unterworfen.

PULQUERIO & NICHOLS fordern in ihrem Artikel, dass, wenn die Kalibrierung schon so eine große

Ungenauigkeit hat, man diese unbedingt in Berechnungen einbeziehen muss. Dass dies bei tausenden von veröffentlichten Daten unterlassen wurde, liegt vermutlich daran, dass eine Berücksichtigung der Ungenauigkeit erstens schwierig ist und zweitens der Fehler zu groß für sinnvolle Aussagen werden kann. Aus den verschiedenen Aminosäure-Austauschraten an unterschiedlichen Stellen der Stammbäume ergibt sich zudem, dass die Kalibrierung einer Abstammungslinie nicht auf die anderen Äste übertragbar ist. Wenn aber die Berechnungen anhand der Molekularen Uhr schon für Abstammungslinien *mit* Kalibrierung sehr ungenau sind, wie verlässlich sind dann Berechnungen für Bereiche, für die keine Fossilfunde vorliegen? In solchen Fällen wäre die Bestimmung eines möglichen gemeinsamen Vorfahren mit Hilfe der Molekularen Uhr besonders interessant, ist aber genau dort am ungenauesten. Die Autoren des Artikels „Dates from the molecular clock: how wrong can we be?“ kommen zu dem Schluss, dass viele aktuelle Studien auf Grundlage der Molekularen Uhr so ungenau sind, dass ihre Ergebnisse nicht zu gebrauchen sind und dass nicht vorauszusehen ist, ob in Zukunft genauere Berechnungen möglich sein werden.

Torsten Waldminghaus

Literatur

- PULQUERIO MJ & NICHOLS RA (2007) Dates from the molecular clock: how wrong can we be? *Trends Ecol. Evol.* 22,180-184.
- ZUCKERKANDL E & PAULING L (1962) Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. In: KASHA M & PULLMAN B (eds) *Horizons in Biochemistry*. New York, pp. 189-225.

Parasitoide Schlupfwespen und ihre Wirte — eine komplexe Manipulation

Parasiten werden häufig unter dem Gesichtspunkt betrachtet, dass sie ihre eigenen Leistungen auf Kosten ihrer Wirtsorganismen reduzieren und diese für die eigene Entwicklung und Vermehrung ausnutzen. Sie wären damit als degeneriert zu betrachten. Detaillierte Untersuchungen zeigen jedoch, dass eine sehr fein abgestimmte Wechselwirkung von Parasit und Wirt vorliegt, wenn ersterer zunächst möglichst unbemerkt den Wirt ausnutzt, um schließlich diesen sehr weitgehend und eigennützig zu manipulieren. Das Beispiel von Schlupfwespen zeigt, dass dabei außer Parasit und Wirt auch noch Viren mit beteiligt und in das Gesamtsystem integriert sind. Für ein „degeneriertes“ System erstaunlich komplex!

Wenn Parasiten den von ihnen besiedelten Wirt ausnutzen, dann machen sie sich nicht nur das biochemische System des Wirts zunutze. Oft manipulieren sie den Wirtsorganismus auf eine Weise, dass dieser seinen Stoffwechsel und sogar sein Verhalten (s. BINDER 2000) zugunsten des Parasiten ändert.

Larven von Schlupfwespen leben parasitisch in anderen Gliedertieren (Arthropoden), meist Insekten. Anders als bei typischen Parasiten werden die Wirtsorganismen jedoch schließlich getötet; daher werden diese Organismen als *Parasitoiden* („Parasitenähnliche“) bezeichnet und zwischen Parasiten und Räubern eingeordnet. Fast zwei Drittel der



Abb. 1: Ein *G. liparidis*-Weibchen sticht zur Eiablage mit seinem Legebohrer in eine Schwammspinner-Raupe. Aufnahme: A. SCHOPF; mit freundlicher Genehmigung Wiley VCH; Biol. in unserer Zeit (2007) 37, S. 291, Abb. 3.

parasitoiden Insekten gehören zur Ordnung der Hautflügler (Hymenoptera) und unter diesen ist die Überfamilie der Schlupfwespen (Ichneumonidea) mit geschätzten 80 000 bis 100 000 Arten (ca. 5 000 in Europa) die weitaus artenreichste. Die Überfamilie besteht aus den beiden Familien der eigentlichen Schlupfwespen (*Ichneumonidae*) und den Brackwespen (*Braconidae*).

Axel SCHOPF und seine Mitarbeiter untersuchen die Ökologie und Biochemie der Brackwespe (*Glyptapanteles liparidis*), die in den Eichenwäldern Ost-Österreichs die dominante Parasitoidenart darstellt (Abb. 1). In einem Übersichtsartikel beschreibt SCHOPF (2007) die Brackwespe, die als Hauptwirt die Raupe des Schwammspinners (*Lymantria dispar*) nutzt, sowie deren Lebenszyklus und bestimmte biochemische Aspekte der Manipulation des Wirts durch den Parasitoiden.

Die Abwehr des Wirtes umgehen. Nutzt der Parasitoid für die Entwicklung seiner Larven zeitweise die Leibeshöhle des Wirtes (temporäre endoparasitische Form), so muss zunächst die Immunabwehr des Wirts außer Kraft gesetzt werden. Für eine optimale Versorgung der Parasitenlarve muss der Wirtsorganismus maximal leistungsfähig sein, d.h. seine Schädigung und Beeinträchtigung sollte möglichst gering sein; mit anderen Worten, die Larve muss sich optimal an die Physiologie des Wirts anpassen. Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung muss die Larve den Wirt derart manipulieren, dass sie sich rechtzeitig und unter für sie günstigen Bedingungen aus der Wirtsraupe bohren kann; diese stirbt dann den Hungertod.

Was weiß man bisher über diese Prozesse bei *G. liparidis* und anderen Schlupfwespen? Bei der Eiablage injiziert das Weibchen mit seinem Legestachel je nach Größe des Wirts 10 bis 30 Eier in dessen Leibeshöhle. Jetzt müssen die Eier als Fremdkörper in der Schwammspinnerraupe deren Abwehrsystem überwinden. Insekten haben in ihrer blutähnlichen Körperflüssigkeit (Hämolymphe)

Blutzellen (Hämocyten), die sich kleinste Fremdkörper einverleiben oder sich an der Oberfläche größerer ansiedeln, so dass diese durch Einkapselung unschädlich gemacht werden können. Um dieses Abwehrsystem zu umgehen injiziert das Schlupfwespenweibchen mit den Eiern auch noch Sekrete aus Anhangsdrüsen der Geschlechtsorgane. Dabei handelt es sich um Proteine und Viren, letztere befinden sich in den Kernen der Calyxdrüsenzellen der Weibchen.

Diese Viren, es handelt sich dabei um so genannte Polydnaviren, liegen als provirale, lineare Form im Genom der parasitierenden Wespen vor. Wespenmännchen und -weibchen sind Träger des Virengenoms, welches sich allerdings nur in den Weibchen während der Entwicklung vom Puppen- zum Adultstadium replizieren kann. Bei der Eiablage werden die Viren in die Leibeshöhle des Wirts injiziert, und die infektiösen Viruspartikel (Virionen) dringen in die Hämocyten und die Zellen des Fett- und Muskelgewebes ein. Dort werden die Virengene exprimiert (Proteine werden auf der Basis der DNA-Sequenz produziert); die entsprechenden Proteine können bereits eine halbe Stunde nach der Infektion in den Wirtstieren nachgewiesen werden. Diese Virenproteine bewirken (teilweise zusammen mit den anderen injizierten Proteinen) die Unterdrückung der Immunabwehr des Wirts.

Experimentelle Untersuchungen Implantiert man in Raupen Nylonfäden, so werden diese rasch mit einer dicken Schicht von Hämocyten umhüllt. In Raupen, die von sterilisierten Schlupfwespen angestochen werden (Pseudoparasitierung) erfolgt keine Einhüllung oder nur in sehr geringem Umfang. Für die Pseudoparasitierung werden junge Parasitoidenweibchen mit γ -Strahlen behandelt, wodurch die Embryonen in den im Eierstock befindlichen Eiern absterben; die Schlupfwespenweibchen haben also nur noch sterile Eier. Die Viruspartikel überstehen aber die Bestrahlung. Somit injizieren so behandelte Parasitoide sterile Eier mit Viren und weiteren Sekreten. In pseudoparasitierten Raupen kann man somit die Wirkung der injizierten Komponenten ohne Einfluss der Parasitenlarven untersuchen.

Biochemische Studien zeigen darüber hinaus, dass auch andere Komponenten der Immunabwehr des Wirts deutlich reduziert sind, so ist die Aktivität des Enzyms Phenoloxidase, das bei Insekten an der Abwehrreaktion, Wundheilung und Sklerotisierung beteiligt ist, stark herabgesetzt. Larven, die ohne Viren in Raupen implantiert werden, sind dagegen innerhalb weniger Stunden von Blutzellen eingekapselt und entwickeln sich nicht.

Eine Überbelastung der Wirtsraupe in der ersten Phase vermeidet die Schlupfwespe durch die angepasste Zahl der injizierten Eizellen, sowie durch ein verzögertes Wachstum der Larven in der

Anfangsphase, d.h. sie entnimmt der Wirtshämolymphe nur wenig Nährstoffe.

Der Parasit übernimmt das Regiment. Etwa nach zehn Tagen erfolgt die Häutung zum zweiten Larvenstadium. Rund 80% der Volumenzunahme im Larvenwachstum findet in den letzten drei Tagen der endoparasitischen Entwicklung statt. In dieser Phase übernimmt die Larve, die sich auch in ihrer Gestalt dramatisch verändert hat, die steuernde Manipulation des Wirts. In der Kopfkapsel z.B. werden die Mandibeln (Kiefer, Mundwerkzeuge bei Arthropoden), die die Larve zum Schlüpfen aus dem Parasitoidenei eingesetzt hat, ersetzt bzw. umgeformt zu einem Saugapparat zur Nahrungsaufnahme. Die Larven entwickeln sekretorische Organe, mit deren Sekreten sie die Steuerung der Wirtsraupe übernehmen. So hatten REED & BROWN (1998) bereits in Studien einer anderen Brackwespe (*Chelonus*) gezeigt, dass diese durch Produktion und Ausscheidung eines Proteins die Häutung der Wirtsraupe – in diesem Fall des Eulenfalters (*Trichoplusia ni*) einleiten und damit sein Ausschlüpfen begünstigt.

In dem von SCHOPF et al. (2007) untersuchten System, *Glyptapanteles liparidis* – *Lymantria dispar*, greift ein als JH III bezeichnetes Protein in die Steuerung des Häutungshormons Ecdyson ein. Damit wird die weitere Entwicklung der Raupe verzögert und deren Verpuppung verhindert; dies würde nämlich das Ausbohren der Larve erschweren oder gar verhindern.

Die fertig entwickelten Schlupfwespenlarven bohren sich synchron nach ca. 2 Wochen aus den parasitierten Raupen aus und häuten sich währenddessen in das dritte Larvenstadium. In unmittelbarer Nähe ihres Wirts spinnen sie sich in weiße Kokons ein. Nach fünf bis sieben Tagen schlüpfen die männlichen und zwei Tage später die weiblichen Schlupfwespen. Solange bleibt die Wirts-

raupe noch am Leben und verhungert dann.

Die Parasitoidenweibchen werden meist direkt nach dem Ausschlüpfen begattet und können nach drei bis fünf Tagen ihrerseits mit der Eiablage beginnen. Da jetzt aber oft der Bestand an Wirtsraupen aus jahreszeitlichen oder ökologischen Gründen sehr gering sein kann, müssen die Schlupfwespen auf andere Wirte ausweichen können. Bei *G. liparidis* sind das Verwandte des Schwammspinners, wie z.B. Raupen des Goldafters (*Euproctis chrysorrhoea*) oder Schwans (*Euproctis similis*). Dies erfordert allerdings eine gute Balance zwischen optimaler Anpassung an einen Wirt und Flexibilität.

Bei all den vielen noch offenen und spannenden Detailfragen erheben sich darüber hinaus auch grundsätzliche Fragen: wie kann es zu einer so komplexen, sehr ausgetüftelten Zusammenwirkung von Parasitoid, dessen Viren und dem Wirt kommen? Sind Prozesse modellierbar, wie sich solche komplexen Systeme etablieren? Könnten solche Systeme ursprünglich im Sinne einer Symbiose vorhanden gewesen und später in parasitische Formen umgeschlagen sein?

Harald Binder

Literatur

- BINDER H (2000) Schlupfwespenlarve steuert Spinne. Stud. Int. J. 7, 90.
 REED DA & BROWN JJ (1998) Host/parasitoid interactions: critical timing of parasitoid-derived products. J. Insect Physiol. 44, 721-732.
 SCHAFELLNER C, MARKTL RC & SCHOPF A (2007) Inhibition of juvenile hormone esterase in *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) larvae parasitized by *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera, Braconidae). J. Insect Physiol. 53, 858-868.
 SCHOPF A (2007) Parasitoide – halb Parasit, halb Räuber. Biol. in uns. Zeit 37, 290-298.

Ameisen – Neue Überraschungen IV

Der Naturforscher HALDANE wurde gefragt, was er denn aus seinen Forschungen heraus über einen Schöpfer ableiten könne. Er antwortete, dass der Schöpfer „an inordinate fondness for beetles“ (eine übermäßige Vorliebe für Käfer) habe. In der Tat ist diese Tiergruppe die artenreichste, mit ca. 400.000 Arten. Im Gegensatz dazu gibt es viel weniger Ameisenarten, jedoch sind Ameisen in fast allen natürlichen Biotopen die *häufigsten* Insekten, was die Individuenzahl angeht. Die folgenden Kurzbeiträge sollen zum Staunen über die vielen klei-

nen Details anregen, die der Schöpfer in der Natur verborgen hat, und mit HALDANE könnte man sagen, dass der Schöpfer „an inordinate fondness for details“ hat.

Elefanten-Gedächtnis. Sich an einzelne Personen zu erinnern ist ein Teil unseres normalen täglichen Lebens. Überraschend konnte ähnliches bei zwei sozialen Insekten festgestellt werden. Papierwespen erinnern sich an andere Individuen anhand von deren Gesichtszeichnung. In Ameisen der Art